

УДК 591.5

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ СЛУХОВЫХ СПОСОБНОСТЕЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

© 2019 г. Н. Г. Бибииков*

АО “Акустический институт им. акад. Н.Н. Андреева”,
Москва 117036, Россия

*e-mail: nbibikov1@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.12.2017 г.

После доработки 12.04.2018 г.

Принята к публикации 26.04.2018 г.

Осуществлен обзор работ, характеризующих слуховые способности бесхвостых амфибий. В связи с тем, что у этих животных трудно выработать условный рефлекс, поведенческие параметры их слуха оценивали косвенными методами (метод ответного кваканья, метод движения самки к источнику брачного крика), обычно с применением стимулов, близких к естественным. Обнаружилось, что некоторые виды бесхвостых способны воспринимать ультразвуки, недоступные человеческому уху. Хорошими оказались и их способности различать сигналы по интенсивности и по временным особенностям (длительности, времени нарастания уровня, частоте следования). В некоторых случаях дифференциальные пороги амфибий оказались сравнимы с теми же порогами у людей (результаты получены при психофизических исследованиях). Это свидетельствует о принципиальной близости механизмов первичного слухового анализа признаков звука у таких филогенетически далеких объектов, как бесхвостые амфибии и человек. Обсуждаются некоторые примеры пластичности поведения и проявления элементов памяти в акустическом поведении бесхвостых амфибий.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, акустическое поведение, бинауральный слух, телеологический подход к сенсорному анализу

DOI: 10.1134/S0044513419030048

Звуковые сигналы, излучаемые бесхвостыми амфибиями, прежде всего лягушками и жабами, хорошо известны людям и наблюдаются во всех частях земного шара, где встречаются эти животные. Тем более парадоксален тот факт, что согласно первым научным исследованиям, выполненным в начале двадцатого столетия, слуховые способности интересующей нас группы наземных позвоночных были повергнуты сомнению. Это было обусловлено следующими причинами. Во-первых, слуховой нерв, регистрация которого проводилась под наркозом или даже в условиях изолированной головы (по аналогии с анализом импульсной активности сетчатки), не проявлял выраженной импульсной активности при действии звука. Даже авторы известной работы (Adrian et al., 1938) оценивали пороги слуховой чувствительности лягушек как крайне высокие, а частотный диапазон слуха ограничивали несколькими сотнями герц. Во вторых, предъявление громких тональных сигналов обычно либо не вызывало у этих животных заметной ответной реакции, либо вызывало неспецифический ответ, который мог объясняться вибрацией, возникающей под действием громкого звука.

Только к середине прошлого столетия, когда были зарегистрированы вначале ответы нейронов слуховой системы и корректно проведены поведенческие эксперименты с использованием натуральных звуков, жизненно важных для исследуемых объектов, взгляд на слуховые способности амфибий существенно изменился.

Во все последующие годы акустическую коммуникацию амфибий рассматривали главным образом с точки зрения нейроэтологии брачного поведения (Frishkopf et al., 1968; Ryan, Rand, 1993; Wilczynski, Ryan, 2010). Дело в том, что бесхвостые амфибии обличаются относительной однородностью в системе коммуникации при поиске половых партнеров. У большинства видов самцы собираются вместе в предполагаемых зонах спаривания, издавая характерные звуки, которые обычно называются брачными криками. Эта акустическая коммуникация служит преимущественно как для привлечения самок, так и для мечения территории. У многих видов этот сигнал можно использовать в экспериментах с самцами, издающими ответное кваканье, или с самками, направленно движущимися к источнику брачного крика. По выражению пионеров исследования слуховой системы амфибий (Frishkopf et al., 1968),

подход к проблеме почти во всех случаях можно охарактеризовать как телеологический: предполагается, что основная цель акустической коммуникации сводится к нахождению полового партнера или отпугиванию возможного конкурента. Такой подход предполагал тесную корреляцию между спектрами коммуникационных звуков, издаваемых животными, и частотными характеристиками приемного устройства. Рассмотрение всего комплекса проблем, связанных с акустической коммуникацией этих животных, началось несколько позднее (см. Бибиков, 1987).

ТОНАЛЬНАЯ АУДИОГРАММА

Вплоть до настоящего времени у амфибий чрезвычайно трудно получить такую простую и основополагающую характеристику слухового анализа как поведенческая аудиограмма. Четкая поведенческая реакция целостного животного на тональные сигналы обычно не проявляется и классический условный рефлекс на звук также не вырабатывается. Определенные успехи в получении тональной аудиограммы были связаны с модификацией условно-рефлекторной методики, заключающейся в том, что в ответ на условный сигнал можно отметить изменение ответа на безусловный стимул. Так, у лягушки-быка (*Rana catesbeiana*) было выявлено достоверное ослабление незначительного вздрагивания в ответ на слабый, не травмирующий разряд электрического тока, если за 400 мс до этого предъявляется тональный отрезок в частотном диапазоне слышимости объекта (Megela-Simmons, 1984; Megela-Simmons et al., 1985). Эффект проявлялся даже при воздействии малых уровней сигнала, что позволило получить у нескольких экземпляров вполне достоверную зависимость порогов от частоты в диапазоне до 3.2 кГц. Довольно неожиданно у этого объекта максимум чувствительности пришелся на частоты 0.4–0.7 кГц, что никак не соответствует спектру брачного крика самца. В данном диапазоне поведенческие пороги достигали 20 дБ уровня звукового давления, что почти не уступает аудиометрическим порогам человека.

У древесной лягушки – американской зеленой квакши (*Hyla cinerea*) – пороги, оцененные этим же методом, в среднем оказались существенно выше (35–45 дБ), но частотный диапазон слуха простирается до 6 кГц. В этом случае отчетливо выделялись два максимума чувствительности, вблизи частот 0.9 и 3.0 кГц, что качественно соответствовало особенностям спектрального состава видового брачного крика. В той же работе (Moss, Simmons, 1986) путем оценки порогов маскировки тональных сигналов разных частот широкополосным шумом была ориентировочно определена и частотная избирательность слуховой системы данного вида.

Интересная методика была применена для получения поведенческой тональной аудиограммы

у полуводной шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) (Elepfandt et al., 2000). Животное находилось в аквариуме на глубине 5 см, а тональный отрезок длительностью 1с излучался со дна сосуда. Непосредственно к концу излучения тона экспериментатор касался поверхности воды в 5–6 см от животного. Таким образом имитировался сигнал, излучаемый насекомым при падении в воду. Вероятность поворота к точке касания водной поверхности была существенно выше при наличии предшествующего отрезка тона, чем при его отсутствии. Указанная методика позволила качественно оценить чувствительность слуховой системы в диапазоне от 0.2 до 4.0 Гц. Минимальные пороги были отмечены в диапазонах 0.6, 1.6, 3.6 кГц.

Еще один оригинальный метод получения поведенческой тональной аудиограммы был использован в экспериментах с тропической древесной лягушкой (*Eleutherodactylus coqui*) (Zelick, Narins, 1982). В естественных местах обитания было отмечено, что сравнительно короткий брачный крик самцов этого вида излучается почти исключительно при отсутствии брачных сигналов других самцов этого же вида или иных симпатрических видов. При этом оказалось, что пауза в излучении брачных сигналов наблюдается и в присутствии иных, в том числе тональных звуков. Излучая различные тональные отрезки длительностью 100 мс и фиксируя появление приуроченных к ним пауз в излучении сигнала, можно было оценить чувствительность животного к тональным отрезкам. Оказалось, что звуковые сигналы с частотой 1 кГц, соответствующие частоте излучаемого брачного сигнала, никак не выделяются по своей эффективности для подавления кваканья. Наименьшие пороги отмечались при тонах частотой 0.2 и 0.4 кГц, весьма далеких от тех, которые используются для внутривидовой коммуникации. На этих частотах пороги, оцененные указанным методом, составляли 40–50 дБ УЗД, что близко к наилучшим показателям, полученным на мелких представителях бесхвостых. При этом задержка в наступлении паузы фактически не превышала 100 мс после начала тонального отрезка. Столь быстрая реакция на внешний звуковой сигнал редко наблюдается даже у человека. Отметим также, что результаты этой работы были получены в естественных условиях (свели только за отсутствием звуков других животных) при наличии маскировки абиотическими шумами.

Все же следует отметить, что у значительного большинства исследованных видов амфибий поведенческую аудиограмму для тональных сигналов получить не удавалось. В этих случаях для оценки реакции на тональные сигналы приходилось использовать физиологические методики, определяя пороговые кривые либо для мультиклеточной нейронной активности, регистрируемой обычно в слуховом центре среднего мозга, либо для суммарного потенциала, отводимого от поверхности головы. Эти потенциалы у одного и

того же вида имеют примерно одинаковую частотную зависимость, хотя прямая регистрация мультисклеточной активности торуса демонстрирует более низкие пороги во всем частотном диапазоне. Подобные исследования были проведены на довольно большом числе видов — *X. laevis* (Bibikov, Elepfandt, 2005), *H. cinerea* (Buerkle et al., 2014), *Hyla chrysoscelis* (Hillery, 1984; Yu et al., 2006; Schrode et al., 2014), *Pseudacis crucifer* (Diekamp, Gerhardt, 1992).

Из этих данных следует, что у ряда видов бесхвостых амфибий спектральные характеристики основного коммуникационного сигнала и чувствительности слуха демонстрируют положительную корреляцию. Наиболее четко она прослеживается у некоторых видов квакш. Спектр основного коммуникационного сигнала этих животных имеет два максимума, которые приблизительно соответствуют частотным диапазонам рецепции амфибиального и базилярного сосочков (Buerkle et al., 2014; Schrode et al., 2014). Однако у других видов отмечается явное расхождение частотных параметров излучаемого брачного крика сигнала и приемной системы самки. Приведем несколько дополнительных примеров. У лягушки *Amolops torrentis*, обитающей вблизи шумящих водопадов, частота коммуникационного сигнала хорошо выражена и превышает 4 кГц. Между тем по электрофизиологическим оценкам суммарных вызванных ответов, отражающих общие слуховые способности этого вида, наиболее низкий порог слуха как у самцов, так и у самок наблюдается на частоте 1.8 кГц (Zhao et al., 2016). У южноамериканского вида *Eupsophus roseus* спектр брачного крика самца имеет несколько максимумов, расположенных в диапазоне выше 0.7 кГц, причем максимальная мощность наблюдается у второй гармоники коммуникационного сигнала на частоте около 1.4 кГц. Между тем порог мультисклеточной активности характеризуется минимумом на частоте около 1.9 кГц, что лишь приблизительно соответствует третьей гармонике этого сигнала. Другой, не менее выраженный минимум приходится на низкочастотный диапазон, который полностью отсутствует в спектре брачного крика (Moreno-Gómez et al., 2013). Также только приблизительное соответствие одного из минимумов физиологически измеренной аудиограммы с максимумом спектра коммуникационного сигнала было отмечено и у другого вида (*Pleurodema thau*), обитающего в Южной Америке (Penna et al., 2008). Это же касается и подробного исследования суммарных вызванных потенциалов зеленой жабы (Schrode et al., 2014). Несколько лучшее, хотя тоже неполное соответствие максимумов излучения и приема описано у лягушки *Pseudacis crucifer* (Diekamp, Gerhardt, 1992). Уже упоминалось о расхождении оптимумов поведенческой гистограммы и максимумов спектра брачного крика у лягушки быка (Megela-Simmons et al., 1985).

Наиболее убедительные свидетельства эффективности слухового анализа амфибий были получены в поведенческих экспериментах при исследовании ответов не на простые отрезки чистого тона, а на сигналы, возникающие в реальных, жизненно важных для животного ситуациях.

ОЦЕНКА СЛУХОВОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ ОТВЕТНОГО КВАКАНЬЯ

В связи со значительной сложностью или даже невозможностью исследования слуха амфибий традиционными условно-рефлекторными методами, для изучения их были разработаны специальные приемы. Одной из первых была предложена методика регистрации вокального ответа животного на излучение из громкоговорителя сигнала, воспроизводящего основные признаки коммуникационного стимула. В работе, фактически положившей начало современному поведенческому исследованию слуха амфибий, Роберт Капраника (Capranica, 1965) отметил, что ответная реакция самцов лягушки-быка на синтезированный сигнал возникает только в том случае, если в излученном сигнале присутствуют как низкочастотная (0.2–0.5 кГц), так и высокочастотная (1.1–1.8 кГц) составляющие. Эти диапазоны соответствуют максимумам спектра основного видового коммуникационного сигнала объекта. При этом наличие энергии в промежуточном частотном диапазоне (0.6–0.9 кГц) может тормозить ответную реакцию. Исследователь также обратил внимание на то, что при взрослении самцов пики спектра излучаемого ими сигнала смещаются в направлении низких частот, что, возможно, увеличивает его привлекательность для самок.

Другой пионер современного исследования слуховой системы амфибий Андреа Мегела-Симмонс этим же методом изучала вопрос об оптимальном уровне сигнала, вызывающего у самцов этого вида ответное кваканье. Оказалось, что таковым является уровень около 80 дБ уровня звукового давления. Сигналы как меньшей, так и большей амплитуды приводили к ослаблению вероятности ответного кваканья. В природе этот уровень примерно соответствовал стандартному сигналу, воспринимаемому с расстояния 1 м (Megela-Simmons, 1984).

Метод получения ответного звукового сигнала, хотя и не позволяет получить тональную аудиограмму во всем диапазоне слышимых частот, но дает возможность убедительно показать, что исследуемые животные действительно слышат предъявляемые им сигналы. Обычно ответные кваканья издают самцы, хотя у некоторых видов квакш такой ответ удавалось вызвать у самок после инъекции тестостерона (Schmidt, 1966).

Именно методом ответного кваканья было выявлено, что частотный диапазон сигналов, воспринимаемых бесхвостыми амфибиями, оказал-

ся далеко не столь ограниченным, каким его полагали ранее. До последнего времени было принято считать, что расположение тимпанальной мембраны непосредственно на поверхности тела амфибий не позволяет сделать ее достаточно упругой и тонкой. В результате она не может колебаться с частотой, превышающей 2–4 кГц. Однако согласно последним данным, это положение не является общим правилом для всех видов. Наиболее убедительные результаты, касающиеся возможности высокочастотного слуха у амфибий, были получены сравнительно недавно на нескольких видах, обитающих в горных районах Китая и на островах Малайского архипелага вблизи водопадов, шум которых практически полностью маскирует все слышимые человеческим ухом звуки. Эти амфибии могут использовать для коммуникации ультразвуковой диапазон. Они обычно имеют специальные кожные углубления по сторонам головы, в которых собственно и располагается барабанная перепонка. Это позволяет добиться ее малой толщины и большой упругости. Выяснилось, что эти животные способны и излучать, и воспринимать сигналы с частотами 20–30 кГц, то есть за пределами возможностей человеческого слуха.

Для миниатюрной амфибии *Huia cavitytrantum* с острова Борнео твердо доказано, что общение на ультразвуковых частотах является функционально значимым. Несмотря на существенную вариабельность излучаемого этим животным сигнала, иногда практически весь его спектр лежит в области ультразвука (Arch et al., 2009). В ответ на такой сигнал или на его модель, не содержащую энергию в области слышимых человеком частот, самцы генерируют собственные ответные звуки с весьма высокой надежностью. При этом было обнаружено, что и приемные устройства этих животных, и их нейронные структуры настроены именно на восприятие ультразвука. Наибольшая амплитуда колебаний барабанной перепонки находилась в диапазоне 10–30 кГц, а максимум нейронной активности в диапазоне 20–28 кГц.

Отметим, что первый из описанных видов амфибий с ультразвуковой чувствительностью — *Odorrana tormota* (Feng et al., 2006; Shen et al., 2008) — обитает в горных районах Китая и генетически никак не связан с видом *H. cavitytrantum*. Однако условия жизни этих двух видов весьма схожи, поскольку животные обитают вблизи весьма шумных водопадов. Важно заметить, что и у этого объекта внутривидовое общение на ультразвуковых частотах, по-видимому, является вполне информативным. В эксперименте самцы отвечали агрессивным ответным кваканьем на сигналы неизвестных им самцов, но не реагировали на крики самца, который находился вблизи его расположения в течение достаточно длительного времени. Таким образом было показано, что животные этого вида способны на основании акустических признаков, расположенных главным образом в

ультразвуковом диапазоне, отличать сигнал одного индивидуума от другого (Feng et al., 2009).

Интересно, что в брачный период самки *O. tormota* излучают призывные сигналы, основная энергия которых также сконцентрирована в зоне очень высоких звуковых и низких ультразвуковых частот. Антифонный сигнал самца начинается с латентным периодом менее 0.8 с, что, несомненно, свидетельствует о весьма быстром сенсорном взаимодействии (Shen et al., 2008).

У этого вида было выявлено существенное гендерное различие в восприятии ультразвуковых сигналов (Shen et al., 2011). Для самок ни на поведенческом, ни на физиологическом уровне не удалось выявить способности к восприятию ультразвука, в то время, как самцы четко отвечали на сигнал, содержащий только ультразвуковые составляющие, ответным кваканьем. Можно отметить, что к настоящему времени указанные виды бесхвостых амфибий являются единственными позвоночными животными, не относящимися к классу млекопитающих, способными осуществлять активную коммуникацию на ультразвуковых частотах.

Методика с использованием в качестве свидетельства восприятия стимула именно ответного кваканья довольно широко использовалась с разными видами амфибий и при решении других задач. Во многих случаях объектом этих исследований являлись представители вида лягушка-бык (*R. catesbeiana*). В природе самцы этого вида обычно занимают стационарную позицию и периодически излучают призывные сигналы, обозначающие свое положение в пространстве. Эти звуки выполняют как территориальную функцию, так и функцию брачного крика. Было отмечено, что при появлении в непосредственной близости другого самца, также генерирующего призывный крик, характер излучаемого сигнала изменяется на агрессивный.

Во время эксперимента в естественных условиях на избранном расстоянии от квакающего самца лягушки-быка излучали сигнал, который по своим частотно-временным параметрам также соответствовал территориальному видовому крику. Вначале этот сигнал вызывал четкий агрессивный вокальный ответ. Однако, если ситуация не приводила к непосредственному соперничеству, то через некоторое время число агрессивных ответов на воспроизведение крика соседа уменьшалось, а задержка этих ответов существенно возрастала (Vee, Gerhard, 2001, 2001a, Vee, 2003). В результате после нескольких десятков предъявлений характер ответа стабилизировался на невысоком уровне. Это происходило даже при интервале между излучаемыми звуками в 20 с, который по некоторым данным (Megela, Capranica, 1983) вызывает наиболее выраженную агрессивную реакцию. Однако незначительное изменение параметров излучаемого сигнала может вызвать рез-

кое увеличение вероятности ответного агрессивного кваканья. Этот эффект можно наблюдать при изменениях частоты несущей, частоты следования пульсов в отдельном сигнале и даже частоты следования сигналов.

Поскольку параметры призывного и агрессивного крика лягушки-быка существенно различаются, эту методику оказалось возможным применить при исследовании способности лягушки-быка к дифференциации близких по своим параметрам сигналов. При этом удалось продемонстрировать, что самцы могут различать между собой весьма близкие сигналы. Так, изменение фундаментальной частоты синтетического звука, излучаемого предполагаемым соседним животным, с 110 Гц на 99 или на 121 Гц меняло характер ответного крика на более агрессивный (Bee, Gerhard, 2001). При этом лягушка-бык опознает “незнакомца”, даже если источник находится там же, где и исходный сигнал, притом, что незначительное изменение положения соседа не вызывает агрессивной реакции. Эти результаты позволили авторам сделать вывод о способности амфибий к индивидуальному распознаванию партнера по его голосу (Bee, Gerhard, 2002).

Такие опыты осуществлялись и на более мелких представителях бесхвостых, в частности на квакшах. Самцы квакши *Pseudacris crucifer*, типичной для восточного побережья северной Америки, во время брачного периода издают два сигнала, которые также можно интерпретировать, соответственно, как брачный и агрессивный (Marshall et al., 2003). Сигналы мало различаются по спектру, но агрессивный крик характеризуется выраженной амплитудной модуляцией. В естественных условиях у этого вида тоже наблюдали агрессивную активность самца в присутствии брачного крика соседа. После первых сигналов соседа животное переходит на крики агрессии, но через затем частота следования агрессивных сигналов снижается и животное переходит к излучению призывных сигналов. При изменении параметров акустической активности соседа вновь возникает сигнал агрессии.

Самцы зеленой квакши (*H. cinerea*) также излучают два сигнала — агрессивный и призывный — сходные по частотным характеристикам, но различные по своей временной структуре (Allan, Simmons, 1994). Призывный сигнал длительностью около 100 мс модулирован по амплитуде с частотой около 300 Гц. В сигнале агрессии к этой модуляции добавлялась глубокая низкочастотная модуляция с частотой около 50 Гц. При действии синтетических сигналов ответное кваканье самца было существенно сильнее выражено при отсутствии низкочастотной частоты модуляции, то есть в ответ на призывный сигнал. Сигналы без модуляции вовсе не вызывали ответа. Вокальный ответ был крайне слаб и при промежуточной частоте модуляции 100 Гц, которая не соответствовала ни одному из видовых сигналов, но была

близка к частоте модуляции брачного крика симпатрического вида *Hyla squirella*. В то же время изменение тонкой структуры несущей звукового сигнала, достигаемое случайностью фазовых соотношений различных частотных составляющих, никак не влияло на эффективность ответа (Simmons et al., 1993). Эти результаты вновь свидетельствуют об определяющем значении временной динамики изменения амплитуды при классификации звуковых сигналов бесхвостыми амфибиями.

Методика регистрации вызванного звукового ответа была очень эффективно использована в отношении тропической листовая лягушка (*E. coqui*). Сигнал этих амфибий состоит из двух отрезков: тонального с частотой 1.2 кГц и частотно-модулированного с частотами в диапазоне около 2 кГц. Первый из этих отрезков очень сильно влияет на акустическую активность воспринимающих его самцов, поскольку, как уже указывалось, непосредственно во время звучания синтетических тональных сигналов излучение брачных сигналов практически полностью прекращается (Narins, Capranica, 1978; Zelick, Narins, 1982). Зато окончание или краткое прерывание этого сигнала вызывает резкое повышение вокальной активности (Zelick, Narins, 1983). Эффект наблюдается даже при длительности паузы между тональными сигналами всего в 100 мс. Особенно интересно, что ответное кваканье возникало даже при весьма незначительном (на 2–4 дБ) уменьшения интенсивности тонального отрезка. Таким образом, и в этом конкретном эксперименте дифференциальная чувствительность амфибий в отношении интенсивности действующего сигнала оказалась соизмеримой со слуховой чувствительностью человека.

Второй участок крика самцов *E. coqui*, характеризуемый выраженной частотной модуляцией, практически никак не влияет на поведение самцов, обладая при этом выраженной привлекательностью для самок (Narins, Capranica, 1976; 1978).

Был описан еще один вид лягушек (*Hyla ebracata*), у которых коммуникационный сигнал сочетает в себе элементы как призывного, так и агрессивного поведения, причем в зависимости от ситуации животное может изменять относительный вклад того или другого компонента (Wells, Bard, 1987). Когда соперник, излучающий брачный крик, оказывается в ближайшем окружении, усиливаются элементы сигнала, соответствующие агрессивному крику.

Удивительное поведение в отношении скорости реакции на сигнал наблюдалось у одной неотропической лягушки (Ryan, 1986). Самцы этого вида (*Smilisca sila*) генерируют свои сигналы фактически синхронно. Запаздывание ответного кваканья одного самца относительно начала сигнала другого самца может составлять меньше 50 мс. Поскольку сигналы возникают спорадически, такой быстрый моторного ответа очень трудно объ-

яснить, если не сделать предположение о прямой связи сенсорных и моторных центров головного мозга.

Попытки разработать методику ответного кваканья осуществлялись и на европейских зеленых лягушках (Brzosca, 1982). Были исследованы: озерная лягушка (*Rana ridibunda*), остромордая лягушка (*Rana arvalis*) и их гибрид прудовая лягушка (*Rana esculenta*). Наиболее характерными для всех этих животных были два сигнала, интерпретируемые как территориальный (уауа) и брачный (брекекеке). Территориальные крики были схожи у всех трех видов, в то время как брачные крики существенно различались по частоте следования пульсов. В ответ на территориальный сигнал самцы всех видов обычно также отвечали территориальным криком. Такой же сигнал вызывался и брачным криком, но в этом случае ответ был видоспецифичным, и возникал только после прослушивания сигнала, излучаемого самцом своего вида.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОГО ДВИЖЕНИЯ ЖИВОТНОГО ДЛЯ ОЦЕНКИ ПАРАМЕТРОВ СЛУХА

У многих видов амфибий, и прежде всего у квакш, самки направленно движутся к источнику брачного крика самцов, используя бинауральный слух. Очень простой и эффектный опыт для демонстрации функционирования бинауральных механизмов у квакш был продемонстрирован в работе Фенга с соавторами (Feng et al., 1976). При предъявлении сигнала, вызывающего положительный фонотаксис, требовалось в среднем менее полминуты, чтобы самка могла достичь громкоговорителя, который был удален от нее на расстояние 4 м. Однако, когда на одну из барабанных перепонок наносили специальную пасту (окклюзия уха), то животное не двигалось по направлению к источнику звука. Поскольку звук воспринимался только с одной из сторон, лягушка описывала концентрические круги, при каждом прыжке поворачиваясь в сторону свободной барабанной перепонок. Когда окклюзия уха случайно прекратилась, животное сразу же направилось непосредственно к источнику звука.

Точность азимутальной локализации источника брачного крика самцами самками даже у видов, обладающими весьма малыми размерами тела и, соответственно, малым межшумным расстоянием, составляет около 20° (Rheinlaender et al., 1979; Passmore et al., 1984). Такая точность вполне достаточна для эффективной миграции в нужном направлении.

Совершенно ясно, что наличие столь четкой модели поведения позволила осуществить многочисленные эксперименты с использованием методики вынужденного выбора, когда животному

предъявляли сигналы от разных источников и фиксировали его окончательный выбор.

Ряд важных исследований был проведен на двух близких видах серых квакш: диплоидным (*H. chrysoscelis*) и тетраплоидным (*Hyla versicolor*). Эти виды тесно связаны между собой и нередко создают смешанные брачные хоры, сохраняя при этом видовую специфичность. Самцы обоих видов издают чрезвычайно интенсивные звуковые сигналы, спектры которых качественно близки. Самки движутся по направлению к хору с расстояния, превышающего 100 м (Christie et al., 2010). В природе была изучена динамика поведения самки *H. chrysoscelis* при приближении к источнику брачного крика (Caldwell, Bee, 2014). Авторы фиксировали не только успешность достижения цели, но и направление первого прыжка. Практически все животные легко, быстро и уверенно приближались к источнику, расположенному в переднем полупространстве. При этом направление первого прыжка соответствовало направлению на источник, что свидетельствовало о способности самок, находящихся в неподвижном состоянии, определять нужное направление. Между тем, если источник находился позади животного, направление первого прыжка практически всегда было ошибочным и скорее соответствовало смещению источника на 180°. Несмотря на это, после нескольких прыжков в случайных направлениях источник оказывался в переднем полупространстве, и лягушка успешно достигала цели.

На этом же объекте методом оценки вероятности подхода к источнику в варианте одноальтернативного выбора исследовали роль несущей частоты (Nityananda, Bee, 2012). Коммуникационный сигнал самцов *H. chrysoscelis* имеет два спектральных максимума на частотах, близких к 1.3 и 2.6 кГц, и состоит из 15–30 пульсов длительностью около 10 мс каждый, следующих с периодом около 50 Гц. При излучении искусственного сигнала с указанными временными характеристиками самки уверенно двигались к источнику, который генерировал только одну из двух составляющих спектра. Исследовалась маскировка этих сигналов звуками, имеющими ту же временную структуру, но отличающимися значениями несущей частоты. Маскировка существенно ослабевала только при сдвиге частоты маскира примерно на шесть семитонов от частоты цели. Такая невысокая избирательность наблюдалась для частот, воспринимаемых как амфибиальным (1.3 кГц), так и базилярным (2.6 кГц) сосочками.

Еще одна попытка оценки частотной избирательности фонотаксиса этого объекта была осуществлена в работе (Gerhardt, 2005). Известно, что частота как низкочастотного, так и высокочастотного максимумов в крике *H. versicolor* в среднем примерно на 10% ниже, чем у *H. chrysoscelis*. В режиме двух альтернативного вынужденного выбора пытались доказать, что эти частотные раз-

личия могут определять выбор самок *H. chrysoce-lis*. Однако при изменении положения как низко-частотного, так и высокочастотного максимума на 15–20% самки выбирали каждый из сигналов примерно с равной вероятностью (Gerhardt, 2005). Больше того, в другой работе (Morris, 1989) подчеркивалось, что самки *H. chrysoce-lis* из штата Индиана обычно предпочитают низкочастотные сигналы высокочастотным, предпочитая более крупных самцов. Этот выбор, однако, был неочевиден, особенно в других местах обитания. Предпочтения самок могли изменяться даже при незначительных вариациях других признаков тестового сигнала (Schrode et al., 2012). Эти данные свидетельствуют, что у исследуемых видов различия в частоте несущей брачного крика вряд ли имеют решающее значение для выбора полового партнера.

Исследование зависимости брачного поведения самки от спектрального состава звука, излучаемого самцом, исследовали также у зеленой квакши (*H. cinerea*) – вида, для самцов которого характерен довольно сложный спектр брачного крика. Сигнал имеет один максимум в сравнительно низкочастотной области около 0.9 кГц и несколько близкорасположенных максимумов в диапазоне частот 2.6–3.2 кГц (Gerhardt, 1976, 1981, 1987). Благодаря наличию нескольких высокочастотных составляющих, в результирующем сигнале формируются биения на частоте около 300 Гц. Интенсивность низкочастотного и высокочастотного максимумов в брачном крике почти одинакова, однако порог слышимости самок существенно ниже в низкочастотной области. В результате в процессе приближения к хору на сравнительно больших расстояниях самки фактически ориентируются только на низкочастотную составляющую брачного крика. Однако по мере приближения к хору, когда общая громкость растет, самки начинают воспринимать высокочастотную составляющую, и спектрально полный сигнал становится более привлекательным, чем сигнал, имеющий только низкочастотный пик спектра. При этом наличие энергии в промежуточном диапазоне частот 2 кГц существенно снижает вероятность приближения самки к источнику сигнала (Gerhardt, Höbel, 2005). В определенной степени это напоминало данные, полученные для лягушки-быка методом ответного кваканья (Carganica, 1965).

Работы, связанные с изучением роли несущей частоты сигнала, далеко не всегда демонстрировали четкое предпочтение самкой частотных параметров коммуникационного сигнала. Так, у двух американских видов – тунгара (*Physalaemus pustules*) и сверчковая лягушка (*Acris crepitans*) – оптимальная частота для эффективного фонотаксиса самки лежит ниже спектральных максимумов спектра крика, излучаемого самцом. Исследователи пытались объяснить эти наблюдения, оставаясь в рамках телеологического подхода.

Они опирались на тот факт, что при распространении сигнала в воздухе затухание растет с увеличением частоты и рассчитали, что на определенном расстоянии от источника звука оптимумы излучения и приема должно сблизиться. Предположение частично оправдалось только для одного из двух исследованных видов (Sun et al., 2000).

Эффективность движения к источнику во многом определяется интенсивностью излученного сигнала. Согласно данным, полученным на зеленой квакше, оптимальная интенсивность воспринимаемого звука составила около 80 дБ уровня звукового давления (Beckers, Schul, 2004). В диапазоне уровней до 75 дБ увеличение амплитуды приводило к увеличению вероятности прыжка по направлению к стимулу и к ускорению движения. При интенсивности звука, превышающей 85 дБ уровня звукового давления, вероятность прыжка оставалась близка к единице, но длина прыжков уменьшалась, что обуславливало некоторую задержку в достижении цели. При этом точность движения к цели почти не зависела от амплитуды сигнала. Авторы отмечают, что самки данного вида амфибий совершали движение к источнику звука, имитирующего крик самца, только в моменты, близкие к окончанию звука. Непосредственно во время звучания сигнала, а также во время пауз длительностью 4 с животное оставалось неподвижным.

При осуществлении выбора полового партнера в процессе движения к источнику самки серой квакши демонстрировали высокую дифференциальную чувствительность по отношению к амплитуде сигнала. В работе (Bee, Véles, 2012), выполненной на самках *H. chrysoce-lis*, использовали метод двухальтернативного выбора. Животное выбирало один из сигналов, излучаемых поочередно двумя разнесенными в пространстве источниками и различающихся только по интенсивности. В исследованном диапазоне уровней самки обычно предпочитали более громкий сигнал. Дифференциальная чувствительность составила 2 дБ, практически не уменьшаясь даже для сравнительно слабых сигналов и мало изменялась при наличии маскирующего широкополосного шума.

Однако было отмечено, что уровень сигнала не всегда определяет поведение животного. В модельном эксперименте при выборе между слабым сигналом, излучаемым близко расположенным громкоговорителем, и более интенсивным звуком, излучаемым удаленным источником, самки лающей древесной квакши (*Hyla gratiosa*) обычно выбирали стимул от более мощного, хотя и более далекого источника (Murphy, 2008). Это происходило даже тогда, когда в месте расположения самки как уровни, так и градиенты уровней от этих двух источников искусственно выравнялись. Видимо, в данном случае при выборе полового партнера животное использовало стратегию, позволяющую оценить реальный уровень излучения путем оценки изменения направления на источ-

ники звука при последовательных прыжках. Однако в экспериментах, выполненном на другом виде амфибий (*Bufo calamita*) подобного предпочтения обнаружено не было (Arak, 1983).

У некоторых миниатюрных тропических видов эффективность движения самца к источнику видового коммуникационного сигнала, излучаемого другим самцом, также была хорошо выраженной. У одного из этих видов с массой менее 2 г и межзубным расстоянием 8 мм (*Allobates femoralis*) самцы издают весьма сложный по своей временной структуре сигнал, вызывающий направленное агрессивное движение другой особи (обычно также самца) (Ursprung et al., 2009). Сигнал длился в течение нескольких десятков секунд и состоит из нескольких участков длительностью около 8 с, разделенных паузами примерно такой же длительности. Авторы сравнивали движение при наличии указанных пауз и при их отсутствии. В обоих случаях цель успешно достигалась, причем скорость была выше при отсутствии прерываний. Это объяснялось тем, что движение происходило исключительно во время звучания сигнала. Авторы рассматривают этот факт, как свидетельство слабости следов памяти у этого конкретного объекта.

Основные результаты, демонстрирующие высокую дифференциальную чувствительность амфибий при анализе коммуникационных сигналов, были получены при исследовании временных параметров стимула. Многие из этих работ также были осуществлены на серых квакшах *H. chrysoseleis* и *H. versicolor*. Временные параметры брачных криков у этих видов различаются довольно существенно. Отдельные импульсы брачного сигнала *H. chrysoseleis* сравнительно короткие и следуют друг за другом с интервалом около 20 мс, существенно меньшим, чем у симпатрического вида.

Кроме того время нарастания каждого пульса у *H. versicolor* существенно больше, чем у *H. chrysoseleis*, причем эта особенность по-видимому, имеет важное значение при выборе полового партнера. Самки *H. versicolor* в режиме двухальтернативного выбора предпочитали сигналы, отдельные импульсы которых характеризовались более длительным временем нарастания (Gerhardt, Schul, 1999). При интенсивности сигнала 85 дБ уровня звукового давления самки достаточно уверенно выбирали сигнал, у которого время нарастания каждого пульса было всего на 5 мс больше, чем у альтернативного стимула (12.5 и 7.5 мс или 17.5 и 12.5 мс). При снижении уровня до 65 дБ чувствительность к этому параметру снижалась, и уверенный выбор осуществлялся только при разнице времен нарастания 10 мс (17.5 и 7.5 мс).

У этих же двух видов серых квакш специально исследовали относительную роль длительности пульсов и частоты их следования (Schul, Bush, 2002). Использовали режим одиночного выбора,

который, несомненно, являлся менее избирательным, чем двухальтернативный режим (Oldham, Gerhardt, 1975). Вероятность приближения самки *H. versicolor* к источнику звука была велика при длительности сигнала от 20 до 60 мс и при интервале между пульсами от 10 до 50 мс. У самок вида *H. chrysoseleis* движение совершалось избирательно только при частоте следования пульсов около 50 раз в секунду, характерной для видового коммуникационного крика, почти независимо от длительности отдельного пульса.

В работах (Gerhardt, 2008, 2008a), выполненных на тех же видах, исследовалась зависимость избирательности к временным признакам от несущей частоты сигнала. Оказалось, что при излучении только низкочастотной компоненты модели брачного крика чувствительность к частоте следования у обоих видов выражена значительно ярче, чем при излучении только высокочастотной компоненты.

Важно, что четкое выделение частоты следования у самок *H. chrysoseleis* происходило и в тех случаях, когда вместо последовательности коротких пульсов им предъявляли амплитудно-модулированный сигнал с частотой модуляции, близкой к 50 Гц, даже при глубинах модуляции менее 50% (Kuczynski et al., 2010). Авторы показали, что в природе такая деградация временной структуры наблюдается при удалении самки на расстоянии 6–8 м от источника сигнала вследствие его ослабления из-за наличия окружающих шумов и реверберации. Стоит отметить, что подобная толерантность к глубине модуляции отмечена у вида, брачный крик которого характеризуется большой длительностью и состоит из десятков отдельных пульсов. Как показали наши физиологические исследования, выполненные на европейских видах амфибий *R. ridibunda*, *R. temporaria*, при воздействии подобных сигналов синхронность реакции слуховых нейронов резко возрастает в течение действия звука вследствие эффектов адаптации (Бибиков, 1988; Bibikov, Nizamov, 1996).

У некоторых серых квакш важным признаком, свидетельствующим о готовности самца к спариванию, является общая длительность излучаемого им сигнала (Welch et al., 1998). В соответствии с этой особенностью и дифференциальные пороги по длительности у *H. chrysoseleis* оказались достаточно низкими (Ward et al., 2013), причем это касалось как непрерывных отрезков, так и последовательностей пульсов, характерных для видового брачного крика (Vélez et al., 2013). В двухальтернативном эксперименте с одновременным предъявлением стимулов изъятие одного—двух пульсов из последовательности в 24 пульса приводило к существенному снижению вероятности правильного выбора.

Самкам этого вида требовалась непрерывность следования пульсов в длительном видовом брачном сигнале самца. Наличие пауз между по-

следовательными пульсами лишало сигнал привлекательности для самок. Однако если эти паузы заполнялись просто широкополосным шумом, сигнал вновь вызывал направленное движение животного (Seeba et al., 2010).

Самки симпатрического вида (*H. versicolor*) также отличались хорошей способностью к классификации сигналов, которые имитируют брачный крик и различаются только числом пульсов в последовательности (Schwartz et al., 2001). Даже в присутствии маскирующего шума они различали сигналы, у которых число отдельных пульсов изменялось весьма незначительно. Заметим, что в данной работе исследователи использовали не двух, а восьмиальтернативный выбор, что должно было дополнительно усложнить решаемую задачу.

У других видов квакш параметры временной последовательности пульсов также являются важнейшим признаком, используемым при поведенческом выборе полового партнера. Например, как уже указывалось, два наиболее характерных сигнала зеленой квакши — агрессивный и призывный — отличаются тем, что в сигнале агрессии присутствуют 6–7 периодов амплитудной модуляции с частотой около 50 Гц. В двухальтернативном выборе между этими сигналами самки никогда не выбирали сигнал агрессии. Более того, если в призывный сигнал добавляли несколько периодов амплитудной модуляции, сигнал переставал привлекать самку. Даже единичное увеличение числа периодов такой модуляции приводило к достоверному уменьшению вероятности выбора (Gerhardt, 1987).

Эксперименты по движению животного к источнику брачного крика проводились и с целью определить способности животных к выделению акустических особенностей сложных звуков, которые не подвергались точному количественному описанию. Результаты этих работ также обычно свидетельствовали о хорошей дифференциальной чувствительности слуховой системы амфибий.

Так, самцы музыкальной лягушки (*Babina daunchina*) излучают сигналы сложной гармонической структуры с частотной модуляцией (Chen et al., 2011). При этом самцы предпочитают издавать свои сигналы из вырытой ими норы. Отражение звука от стенок этой норы приводит к сложным изменениям в спектре излученного сигнала. Согласно результатам выполненных экспериментов с двухальтернативным выбором даже при уравнивании громкости звучания самки уверенно выбирали сигнал, имитирующий звуки из укрытия (Cui et al., 2012).

У других видов амфибий степень избирательности самок при выборе брачного сигнала самцов выражена не столь четко. Самцы квакши (*Pseudacris crucifer*), вида, типичного для восточного побережья северной Америки, издают два крика — агрессивный и брачный, довольно сильно различающиеся по частотно-временным характеристикам

(Marshall et al., 2003). При равной интенсивности самки явно предпочитали брачный сигнал, однако, агрессивный крик, служащий для отпугивания соперников, не вызывал движения самок от источника звука. Более того, если агрессивный крик был на 6 дБ интенсивнее брачного сигнала, он оказался для самок столь же привлекательным как и брачный.

Довольно подробное исследование вопроса об избирательности движения к источнику звука было осуществлено на самках лягушек, которые принадлежат к роду *Physalaemus* (Ryan, Rand, 1993; 2003) и занимают несколько ограниченных изолированных ареалов Гавайского архипелага. У нескольких видов (или подвидов) этого рода сигналы качественно были довольно близки по спектру (несколько понижающихся по частоте гармоник в диапазоне ниже 3 кГц), но отличались по некоторым временным особенностям.

Самки одного из видов этого рода (*Physalaemus pustulosus*) четко выбирали собственный сигнал при сравнении его с сигналами других видов. При этом уже внутри этого вида авторы выявили 9 разных, отличающихся друг от друга реализаций брачного крика (Ryan, Rand, 1993). Авторы показали, что самки действуют избирательно, уверенно предпочитая один из предложенных сигналов. Хотя предлагаемые сигналы различались по общей степени привлекательности, конкретный характер предпочтения мог быть разным даже у самок одного и того же вида. В частности, некоторые особи уверенно выбирали сигнал, который не являлся привлекательным для большинства других самок этого же вида. Таким образом, и в этом случае можно было предположить, что амфибии способны выделять индивидуальные особенности брачного сигнала разных самцов.

В последующем исследовании путем анализа митохондриальной ДНК авторы смогли оценить степень генетической общности и создали “родословное древо” исследованных подвидов. Всего были исследованы ответы к 14 гетероспецифическим группам коммуникационного сигнала (Ryan, Rand, 1995). В режиме двухальтернативного выбора избирательность реакции была практически абсолютной — лягушка достоверно выбирала именно свой коммуникационный сигнал по сравнению с 13 сигналами других подвидов. Только сигнал непосредственного генетического предшественника приводил к некоторым ошибкам. В режиме одно альтернативного выбора или двух альтернативного выбора между коммуникационными сигналами и белым шумом избирательность была существенно слабее, оставалась все же весьма высокой. Однако авторы отметили, что сам по себе видовой брачный сигнал не всегда являлся абсолютно оптимальным. Если перед ним включали небольшой амплитудно-модулированный участок, наблюдавшийся в сигнале другого вида, то такой сигнал мог оказываться даже более привлекательным, чем исходный, не подвергшийся

модификации брачный крик. Согласно другим данным самки одного из исследованных видов (*Physalaemus shulpustulosu*) в таком же режиме вынужденного выбора предпочитали более сложный сигнал самца упрощенному сигналу, лишенному заключительного участка (Gridi-Papp et al., 2006).

Надо отметить, что в естественных условиях самки осуществляют выбор полового партнера, находясь в окружении группы животных, создающих то, что именуется брачным хором. В одной из работ (Wollerman, 1999) был исследован вопрос, насколько хорошо самки коста-риканской квакши (*Hyla ebraccata*) выделяют одиночного самца на фоне такого хора. По данным этого автора, уверенное выделение синтетического сигнала, в котором присутствовал крик самца, по сравнению с сигналом, в котором звучал один хор, происходило только при превышении интенсивности брачного сигнала над хором на 3 дБ. На этом основании автор делает вывод о том, что в реальном хоре самка может выделять не более чем одного-двух наиболее близко расположенных самцов. Следует, однако, отметить, что маскирующий брачный хор, звучащий из обоих громкоговорителей, был непрерывным, а в реальной ситуации возможны паузы, в течение которых эффективность выделения конкретной особи может резко возрастать.

Возможность использования временных пауз в маскере для выделения единичного брачного крика у разных видов, по-видимому, различна. У зеленой квакши (*H. cinerea*) эффективность маскировки индивидуального брачного крика на фоне амплитудно-модулированного и непрерывного маскера оказалась идентичной (Vélez et al., 2012), то есть эти животные не использовали участки пониженного уровня маскера для обнаружения сигнала. Между тем у серой квакши (*H. chrysoyelis*) восприятие сигнала именно в моменты минимумов интенсивности медленно флуктуирующего брачного хора было четко продемонстрировано (Vélez, Bee, 2011, 2013). При этом амплитудно-модулированный шум с частотой модуляции, близкой к частоте следования пульсов, вызывал у этого же объекта резкое усиление маскировки (Vélez, Bee, 2011; Vélez et al., 2013).

На лягушках вида *Physalaemus pustulosus* было проведено исследование, ставящее своей целью обнаружить у амфибий проявления хотя бы элементарной слуховой памяти (Akre, Ryan, 2010). В течение продолжительного времени (1–2 ч) самки, лишенные возможности перемещаться, слушали сигналы из двух разнесенных в пространстве громкоговорителей, один из которых излучал упрощенный сигнал, а другой – сигнал с заключительным участком, который в норме был более привлекателен. После 30-минутной паузы оба громкоговорителя излучали упрощенный сигнал, а животному предоставляли возможность

перемещаться. Если уровень сигналов был достаточно высок, наблюдалось четкое предпочтение движения по направлению к громкоговорителю, который ранее излучал более сложный и более привлекательный сигнал. Если излучаемый сигнал был недостаточно интенсивен, такое предпочтение отсутствовало. Существование предпочтения именно для громких стимулов авторы объясняют тем, что по мере движения по направлению к хору животное переходит от стратегии приближения к группе самцов к стратегии выбора конкретного партнера внутри хора.

Способность эффективно локализовать источник звука обусловлена еще одним важным свойством слухового поведения амфибий – их способностью к бинауральному освобождению от маскировки (см. Bee, 2015). При психофизических исследованиях на людях эту особенность нередко связывают с так называемым “коктейль-парти” эффектом, позволяющим вычлнить один источник звука на фоне других, звучащих с иных направлений. Несколькими авторами было продемонстрировано, что при пространственном разделении сигнала и шума точность локализации самками лягушек брачного сигнала самца резко возрастает (Schwartz, Gerhardt, 1989; Bee, 2007, 2008; Ward et al., 2013).

Типичные результаты, демонстрирующие эффективность бинаурального освобождения от маскировки, были получены в работе (Bee, 2007). В эксперименте животные (*H. chrysoyelis*), взятые в состоянии амplexa, после небольшой выдержки при низкой температуре и последующем возвращении в нормальные условия, должны были найти направление на источник сигнала, который по своим спектральным и временным параметрам соответствовал видовому брачному крику. Сигнал, повторяющийся каждые 5 с, предъявлялся на фоне непрерывного интенсивного маскера. Маскер не обладал специальной временной структурой, но по своим спектральным характеристикам неплохо воспроизводил сигнал обоих симпатрических видов. Он предъявлялся либо из громкоговорителя, расположенного в 7.5° от места излучения призывного сигнала, либо смещался относительно него на 90°. Если уровень сигнала и уровень помехи были одинаковы, то при большом пространственном разнесении сигнала и маскера 90% исследованных самок в течение 5 мин достигали области, непосредственно примыкающей к источнику брачного крика. В то же время при разнесении источника и шума на 7.5° успех достигался менее чем в трети случаев (Bee, 2007). При превышении помехи над сигналом на 12 дБ животные не справлялись с задачей, а при превышении сигнала над шумом на 6 дБ животные достигали цели при любых разнесениях источников сигнала и помехи. Конечно, условия эксперимента являются в значительной мере искусственными, поскольку в реальной ситуации крик хора обычно поступает со всех сторон, одна-

ко сам факт существования эффекта бинаурального освобождения от маскировки у амфибий представляется несомненным. При этом количественная оценка эффективности этого эффекта довольно близка к соответствующим данным, полученным на человеке (Bronkhorst, 2000).

Значительная роль оценки направления поступления сигнала для его идентификации была продемонстрирована еще в одном варианте экспериментов с двухальтернативным вынужденным выбором (Bee, 2015). Самкам *H. chrysoscelis* предлагалось выбрать полный сигнал, звучащий из одного громкоговорителя, или сигнал, звучащий из двух громкоговорителей, один из которых излучал низкочастотную, а другой – высокочастотную компоненту. Уже при очень небольшом 7.5° пространственном разнесении компонент животные выбирали источник, в котором обе компоненты были слиты.

Некоторые виды амфибий в поведенческом эксперименте демонстрировали неплохие способности по определению вертикального направления на источник звука. Самки зеленой квакши, находившиеся по горизонтали на расстоянии метра от источника синтетического брачного крика, издаваемого громкоговорителем на высоте 1 м в трехмерной конструкции из вертикальных и горизонтальных стержней, уверенно поднимались к источнику. Если источник располагался на горизонтальной плоскости, движение в вертикальном направлении практически отсутствовало (Gerhardt, Rheinlaender, 1982). Авторы отмечают, что все квакши при перемещении осуществляли сканирующие движения головы, при разных углах наклона по отношению к горизонтальной плоскости, которые видимо помогали определить нужное направление.

В работе (Passmore et al., 1984), выполненной на миниатюрном виде (*Hyperolius marmoratus*), использовали трехмерный лабиринт с расстоянием между уровнями 20 см. В естественных условиях самцы этого вида излучали сигналы, находясь на высоте 20–80 см над поверхностью. В эксперименте самок выпускали в данный лабиринт на высоту 45 см над поверхностью. Громкоговоритель, излучающий призывные крики самца, располагался в произвольной точке трехмерного лабиринта. В подавляющем большинстве случаев животные в течение 10 мин достигали требуемой точки. При этом погрешность их прыжков по азимуту составляла около 20° , а по восхождению – около 40° , оставаясь, однако, существенно меньше той, которая наблюдалась бы при случайном выборе. Период достижения цели был минимален, если источник находился на высоте, близкой к 45 см, и резко возрастал при значительном сдвиге излучателя по высоте. В этих экспериментах не проводился специальный контроль положения головы, поэтому весьма возможно, что при решении задачи животное поворачивалось таким образом, чтобы добиться возникновения интера-

уральной разности уровней. Однако сам тот факт, что животное с межуровневым расстоянием менее 1 см способно ориентироваться в трехмерном пространстве, используя только слуховую систему, представляется удивительным. Следует заметить, что локализация в вертикальном направлении представляет собой трудную задачу для многих млекопитающих, включая и человека.

ДРУГИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ СЛУХОВЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ АМФИБИЙ И ИХ СПОСОБНОСТИ К ОБУЧЕНИЮ

Хотя основные результаты, касающиеся исследования слухового поведения амфибий, были получены методом ответного кваканья или при анализе движения самок к источнику брачного крика, иногда исследования осуществляли и в несколько иных парадигмах. Так, у вида, отличающегося крайне непродолжительным брачным периодом (*Rana sylvatica*), направленное движение к источнику, имитирующему брачный хор, наблюдалось не только у самок, но и у самцов (Bee, 2007a). При этом ошибка локализации и у самцов и у самок составляла около 20° .

У одного из европейских видов жаб (*Bufo calamita*) скорость и эффективность движения самок к источнику узкополосного крика самцов была практически одинаково при основных частотах сигнала 1.2 и 1.8 кГц. Между тем это частотное различие полностью изменяло поведение самцов, расположенных нераспределенно внутри популяции, излучающей брачные крики. Высокая основная частота, вероятно, свидетельствовала о маленьком размере излучающего животного, и слышащий ее сосед проявляет признаки агрессии. При низкой основной частоте близкорасположенный самец предпочитал движение от источника (Arak, 1983).

Звуки, генерируемые самцами распространенной в Европе травяной лягушки (*R. temporaria*), также в основном, вероятно, служат для взаимодействия индивидуумов внутри хора. Сигналы этого объекта с основной несущей частотой в диапазоне 0.4–0.6 кГц представлены набором коротких пульсов, следующих с периодом 20–40 Гц. Длительность пульсов и их интенсивность довольно широко варьируют, что позволило некоторым авторам условно разделить эти сигналы на брачные, территориальные и промежуточные (Walkowiak, Brzoska, 1982). Предпринимались попытки классифицировать эти сигналы с выявлением функциональной значимости отдельных подтипов, причем предполагалось, что брачный крик короче территориального. По мнению этих авторов, территориальный крик часто вызывает ответный, также территориальный крик. Другие авторы (Gelder et al., 1978) полагают, что основные функции сигналов травяной лягушки скорее связаны с поддержанием пространственных ин-

тервалов между особями и обеспечением освобождения при попытках амплекса между самцами.

Факт неспецифического повышения вокальной активности самцов при предъявлении искусственного звучания хора давно известен. Я оценивал скорость возврата хоровой активности *R. temporaria* после стрессового ухода самцов под воду при наличии и при отсутствии звуков брачного хора, излучаемого из громкоговорителя. В среднем такое возвращение происходила в 2–3 раза быстрее при наличии звука (Бибиков, неопубликованные наблюдения).

Хорошие способности к классификации и разделению звуков иногда демонстрировались и для некоторых сигналов, никак не связанных с видовой коммуникацией. В работе (Schwartz et al., 2000) не было отмечено достоверного снижения вокальной активности потенциальной жертвы (*H. versicolor*) при предъявлении звуков, излучаемых предполагаемым хищником (*R. catesbeiana*). Однако в других случаях реакции амфибий на жизненно важные, но не брачные стимулы были вполне воспроизводимыми. Особенно убедительными представляются результаты работы, выполненной с целью определения способности лягушек реагировать на звук лесного пожара (Grafe et al., 2002). Предъявляемый животным сигналы представляли собой либо реальное воспроизведение этого звука либо его же воспроизведение, но в обратном направлении. Естественно, что спектр этих сигналов был идентичен. Разница состояла только в изменении последовательности чередования крутых и более плавных участков нарастания и спада отдельных коротких пульсов. Для человека эти сигналы различались весьма слабо. В эксперименте фиксировалось направление движения животного, слышащего такой сигнал. Амфибии достоверно предпочитали направление движения от источника звука только при прямом воспроизведении сигнала. Воспроизведение звука пожара в обратном направлении не оказывало влияния на поведение животных.

В целом, представления о том, что слуховое поведение амфибий стандартно и неизменно, в настоящее время следует считать неправомерным. В частности, имеется довольно много данных, свидетельствующих об адаптации характера сигналов, излучаемых отдельными особями, к параметрам окружающей среды. Так, уже отмечалось использование резонансных свойств укрытий для повышения уровня сигнала самцами музыкальной лягушки (*B. daunchina*). В других работах (Penna et al., 2005, Penna, Hamilton-West, 2007) было показано, что представители вида *Eupsophus calcaratus* существенно изменяют громкость своего сигнала при изменении уровня окружающего шума.

Еще ярче выражена адаптация слуховой коммуникации амфибий к внешним условиям у небольшой лягушки с острова Борнео (*Metaphrynella*

la sundana). Эта лягушка живет в дуплах больших деревьев, где обычно находится некоторое количество воды. По наблюдениям натуралистов самец настраивает частоту излучаемого сигнала таким образом, чтобы она соответствовала резонансным характеристикам дупла. Поскольку эти характеристики зависят от уровня воды, спектр излучаемого самцом сигнала также зависит от этого параметра (Lardner, bin Lakim, 2002). Индивидуальные особенности брачного сигнала единичной особи, хорошо продемонстрированные на примере лягушки-быка (Bee, Gerhardt, 2002), возможно существуют и у других видов.

В последние годы появились работы, демонстрирующие, что амфибии обладают определенной способностью к длительному запоминанию слуховых образов. Известно, что периодическое предъявление одного и того же сигнала обычно вызывает у животных явление привыкания и снижения эффективности ответа на данный звук. Однако эти эффекты сравнительно короткие и могут смениться эффектом тренировки. Если в течение 10 ночей предъявлять самкам зеленой квакши достаточно громкие звуки брачного хора, то чувствительность их слуха, по крайней мере, в соответствующих частотных диапазонах, может достоверно увеличиться (Gall, Wilczinsky, 2015). Еще раньше эти же авторы показали, что такое воздействие повышает экспрессию гена *zenk*, непосредственно связанного с возбуждением клеток в акустических ядрах полукружного турса (Gall, Wilczinsky, 2014). Эти наблюдения очень важны, поскольку они демонстрируют способность бесхвостых амфибий к простейшим вариантам обучения. Выше уже было отмечено, что выбор самки зеленой квакши (*H. cinerea*) мог быть модифицирован после длительного прослушивания сигналов, один из которых характеризовался усложненной временной структурой (Akre, Ryan, 2010).

Есть основания считать, что и самцы амфибий изменяют свое поведение в зависимости от окружающих их условий. Например, показано, что в популяции серых квакш (*H. versicolor*) увеличение плотности хора приводит к тому, что отдельные сигналы самцов становятся более редкими, но более длительными (Schwarz et al., 2001), что повышает эффективность выбора полового партнера самкой.

Необходимо отметить, что поведение бесхвостых амфибий так же как и поведение других позвоночных может существенно изменяться под воздействием гормонов (Lynch et al., 2006; Kelley, 2014). В частности, имеются данные об изменении характеристик брачного крика самцов серой квакши (*H. versicolor*) после инъекции пептида аргинин-вазопрессин (Trainor et al., 2003).

У самцов зеленой квакши (*H. cinerea*) резко растет уровень гормонов и прежде всего тестостерона после прослушивания видового брачного

хора по сравнению с уровнем гормонов контрольных животных, находившихся либо в тишине, либо в условиях озвучивания набором тональных сигналов. Гормональный статус повышался также и в отсутствии хора при излучении самцом собственного крика. В свою очередь уровень половых гормонов весьма сильно влияет на поведение самцов, существенно повышая вероятность излучения призывного сигнала (Burmeister, Wilczynski, 2000). Кастрированные самцы, которым была осуществлена инъекция большой дозы тестостерона, в тишине могут генерировать призывные сигналы даже чаще интактных животных. Однако оказалось, что такая инъекция не обеспечивает у них избирательности реакции. На фоне брачного хора, когда обычные самцы резко усиливают свою вокальную активность, у экспериментальных животных этот показатель остается таким же, как и в тишине (Burmeister, Wilczynski, 2001).

Можно обратить внимание еще на одну особенность акустического поведения амфибий, сближающую этих животных с другими наземными позвоночными, включая млекопитающих. Имеется в виду латерализация схемы обработки звуковых сигналов, определяемая существованием различий в функционировании правого и левого полушарий головного мозга при восприятии значимых сенсорных событий. Эта особенность, описанная еще в прошлом столетии (Bisazza et al., 1998), в последнее время привлекает особый интерес.

Сравнительно недавно церебральная асимметрия была специально исследована у музыкальной лягушки (*B. daunchina*) (Cui et al., 2012; Xue et al., 2015). В эксперименте по локализации призывного сигнала самца, излучаемого непосредственно позади животного, было показано, что в значительном большинстве (76%) случаев первый поворот самки делали в правую сторону. Различия между правым и левым направлениями первого поворота были вполне достоверны. При предъявлении в аналогичных условиях крика, свидетельствующего о появлении опасности, отмечалась противоположная тенденция к левосторонним поворотам. Данные о церебральной асимметрии были подтверждены и при электрофизиологическом исследовании (Fang et al., 2014), показавшем различия между суммарными электрическими ответами двух полушарий при восприятии разнообразных звуков. Особенно интересно, что такие же различия в латерализации реакций на привлекательные и потенциально опасные сигналы были обнаружены и при исследовании зрительной системы амфибий (Vallortigara et al., 1998).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ литературных данных убедительно демонстрирует множество черт, сближающих слуховые первичные этапы распо-

знавания сигналов у бесхвостых амфибий и у высоко развитых позвоночных животных, включая млекопитающих. При некоторых постановках задачи у этих животных способность различения сигналов по частоте, интенсивности и временным характеристикам у оказывается весьма высокой. Так, дифференциальный порог по интенсивности составляет порядка 1–2 дБ (Bee, Vélez, 2012), причем лягушки способны замечать даже снижение интенсивности длящегося сигнала всего на 2 дБ (Zelick, Narins, 1983). Способность к частотному разрешению сигналов представляется более слабой, хотя до сих пор нет четких оценок дифференциальных порогов по частоте. При этом способность к идентификации одиночной особи лягушкой-быком (Bee, 2002), и четкая видовая идентификация сигналов своего подвида внутри хора близких представителей рода *Physalaemus* (Ryan, Rand, 1993; 2003) свидетельствуют о том, что амфибии обладают способностями к анализу и выделению разнообразных, в том числе частотных особенностей звуковых сигналов. Что касается временных признаков, то и здесь амфибии демонстрируют весьма хорошую дифференциальную чувствительность. В то же время при решении большинства задач, требующих запоминания сигналов и формирования новых устойчивых связей, бесхвостые амфибии значительно уступают даже рыбам, стоящим на более низкой ступени эволюционной иерархии.

Следует обратить внимание на тот факт, что в большинстве поведенческих экспериментов исследовались амфибии с малыми размерами тела. Исследование этих животных путем регистрации электрических ответов одиночных клеток весьма затруднительно. С другой стороны, те виды амфибий, которые подробно изучались в физиологических опытах, сравнительно слабо изучены в контролируемых поведенческих экспериментах. К ним относятся, прежде всего, зеленые лягушки, входящие в комплекс американских видов *R. pipiens*, и европейских видов *R. arvalis* и *R. ridibundula*. Также остается слабо исследованным поведение обычной европейской травяной лягушки (*R. temporaria*). Физиологические данные с несомненностью свидетельствуют о потенциальной способности этих животных к весьма тонкому частотному, так и, прежде всего, временному анализу. Между тем эти поведение этих объектов исследовано явно недостаточно. Отчасти это объясняется существенным отличием характера их акустической коммуникации от видов, поведение которых изучено наиболее подробно. Если у большинства квакш именно самка выбирает партнера, приближаясь к нему и обычно касаясь его, то и у леопардовой (Oldham, 1974), и у травяной лягушек (Орлов, Кондрашев, 1971) инициативу в осуществлении амплекса берут на себя самцы. При этом поведение самок внутри хора обычно оказывается довольно сложным. Последнее касается и вида *R. catesbeiana*, у которого, однако, хорошо отрабо-

тана методика ответного кваканья. Попытки отработать эту методику для изучения европейских видов, к сожалению, были весьма ограничены (Brzoska, 1982).

В будущем можно надеяться на то, что современные методы выявления активности одиночных нейронов без хирургического вмешательства позволят эффективно подойти к решению проблемы взаимодействия слуховой сенсорной системы и систем, определяющих поведение животного. При этом бесхвостые амфибии, имеющие сравнительно простую организацию нейронного слухового пути и сравнительно стереотипное поведение, могут явиться хорошим модельным объектом для решения данной задачи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (16-04-01066).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибиков Н.Г., 1987. Акустическая коммуникация у низших позвоночных // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. Л.: Наука. С. 353–389.
- Бибиков Н.Г., 1988. Выделение амплитудно-модулированных отрезков в непрерывном тоне нейронами слуховой системы лягушки // Акустический журнал. Т. 34. № 3. С. 400–401.
- Орлов О.Ю., Кондрашев С.Л., 1971. Брачное поведение лягушки // Природа. № 11. С. 90–98.
- Adrian E.D., Craik K.J.W., Sturdy R.S., 1938. The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates // Proceedings Royal Society London s. B. V. 125. № 841. P. 435–455.
- Akre K.L., Ryan M.J., 2010. Complexity increases working memory for mating signals // Current Biology. V. 20. № 6. P. 502–505.
- Allan S.E., Simmons A.M., 1994. Temporal features mediating call recognition in the green treefrog, *Hyla cinerea*: amplitude modulation // Animal Behavior. V. 47. P. 1073–1086.
- Arak A., 1983. Sexual selection by male–male competition in natterjack toad choruses // Nature. V. 306. P. 261–262.
- Arch V.S., Grafe T.U., Gridi–Papp M., Narins P.M., 2009. Pure ultrasonic communication in an endemic bornean frog // PLoS one. V. 4. № 4. e5413.
- Beckers O.M., Schul J., 2004. Phonotaxis in *Hyla versicolor* Anura, *Hylidae*: the effect of absolute call amplitude // Journal Comparative Physiology s. A. V. 190. P. 869–876.
- Bee M.A., 2003. Experience–based plasticity of acoustically evoked aggression in a territorial frog // Journal Comparative Physiology s. A. V. 189. P. 485–496.
- Bee M.A., 2007. Sound source segregation in grey treefrogs: Spatial release from masking by the sound of a chorus // Animal Behavior. V. 74. P. 549–558.
- Bee M.A., 2007a. Selective phonotaxis by male wood frogs (*Rana sylvatica*) to the sound of a chorus // Behavior Ecology Sociobiology. V. 61. P. 955–966.
- Bee M.A., 2008. Finding a mate at a cocktail party: spatial release from masking improves acoustic mate recognition in grey treefrogs // Animal Behavior. V. 75. P. 1781–1791.
- Bee M.A., 2015. Treefrogs as animal models for research on auditory scene analysis and the cocktail party problem // International Journal Psychophysiology. V. 95. № 2. P. 216–237.
- Bee M.A., Gerhard C.H., 2001. Neighbour–stranger discrimination by territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*): II. Perceptual basis // Animal behavior. V. 62. P. 1141–1150.
- Bee M.A., Gerhardt H.C., 2001. Habituation as a mechanism of reduced aggression between neighboring territorial male bullfrogs, *Rana catesbeiana* // Journal Comparative Psychology. V. 115. P. 68–82.
- Bee M.A., Gerhardt C. 2002. Individual voice recognition in a territorial frog *Rana catesbeiana*. // Proceedings Royal Society London, s. B. V. 269. P. 1443–1448.
- Bee M.A., Vélez A., 2012. Sound level discrimination by gray treefrogs in the presence and absence of chorus–shaped noise // Journal Acoustical Society of America. V. 131. № 5. P. 4188–4195.
- Bibikov N.G., Elepfandt A. 2005. Auditory evoked potentials from medulla and midbrain in the clawed frog, *Xenopus laevis laevis* // Hearing Research. V. 204. P. 29–36.
- Bibikov N.G., Nizamov S.V., 1996. Temporal coding of low–frequency amplitude modulation in the torus semicircularis of the grassfrog // Hearing Research. V. 101. № 1. P. 23–44.
- Bisazza A., Rogers L., Vallortigara G., 1998. The origins of cerebral asymmetry: a review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians // Neuroscience Biobehaviour Review. V. 22. P. 411–426.
- Bronkhorst A.W., 2000. The cocktail party phenomenon: a review of research on speech intelligibility in multiple–talker conditions // Acustica. V. 86. № 2. P. 117–128.
- Brzoska J., 1982. Vocal response of male European water frogs *Rana esculenta* complex. to mating and territorial calls // Behavioural. Processes. V. 7. № 1. P. 37–47.
- Buerkle N.P., Schrode K.M., Bee M.A., 2014. Assessing stimulus and subject influences on auditory evoked potentials and their relation to peripheral physiology in green treefrogs *Hyla cinerea* // Comparative Biochemistry and Physiology. s. A. V. 178. № 1. P. 68–81.
- Burmeister S.S., Wilczynski W., 2000. Social signals influence hormones independently of calling behavior in the treefrog (*Hyla cinerea*) // Hormone Behaviour. V. 38. P. 201–209.
- Burmeister S.S., Wilczynski W., 2001. Social context influences androgenic effects on calling in the green treefrog (*Hyla cinerea*) // Hormone Behaviour. V. 40. P. 550–558.
- Caldwell M.S., Bee M.A., 2014. Spatial hearing in Cope’s gray treefrog: I. Open and closed loop experiments on sound localization in the presence and absence of noise // Journal Comparative Physiology s. A. V. 200. P. 265–284.

- Capranica R.R., 1965. The evoked vocal response of the bullfrog: A study of communication by sound // Massachusetts Inst. Technology Press. 110 p.
- Chen Q., Cui J.G., Fang G.Z., Brauth S.E., Tang Y.Z., 2011. Acoustic analysis of the advertisement calls of the music frog, *Babina daunchina* // Journal of Herpetology. V. 45. № 4. P. 406–416.
- Christie K., Schul J., Feng A.S., 2010. Phonotaxis to male's calls embedded within a chorus by female gray treefrogs, *Hyla versicolor* // Journal Comparative Physiology s. A. V. 196. № 8. P. 569–579.
- Cui J., Tang Y., Narins P.M., 2012. Real estate ads in Emei music frog vocalizations: female preference for calls emanating from burrows // Biology Letters. V. 8. P. 337–340.
- Diekamp B.M., Gerhardt H.C., 1992. Midbrain auditory sensitivity in the spring peeper (*Pseudacris crucifer*): correlations with behavioral studies // Journal Comparative Physiology s. A. V. 171. P. 245–250.
- Elepfandt A., Eistetter I., Fleig A., Günther E., Hainich M., Traub B., 2000. Hearing threshold and frequency discrimination in the purely aquatic frog *Xenopus laevis* (Pipidae): measurement by means of conditioning // Journal Experimental Biology. V. 203. P. 3621–3629.
- Fang G., Xue F., Yang P., Cui J., Brauth S.E., Tang Y., 2014. Right ear advantage for vocal communication in frogs results from both structural asymmetry and attention modulation // Behavioural Brain Research. V. 266. P. 77–84.
- Feng A.S., Arch V.S., Yu Z.L., Yu X.J., Xu Z.M., Shen J.X., 2009. Neighbor–stranger discrimination in concave-eared torrent frogs, *Odorrana tormota* // Ethology. V. 115. P. 851–856.
- Feng A.S., Gerhardt H.C., Capranica R.R., 1976. Sound localization behavior of the green treefrog (*Hyla cinerea*) and the barking treefrog *Hyla gratiosa* // Journal Comparative Physiology s. A. V. 107. 3. P. 241–252.
- Feng A.S., Narins P.M., Xu C.H., Lin W.Y., Yu Z.L., et al., 2006. Ultrasonic communication in frogs // Nature. V. 440. P. 333–336.
- Frishkopf L.S., Capranica R.R., Goldstein M.H.J., 1968. Neural coding in the bullfrog's auditory system – a teleological approach // Proceedings IEEE. V. 56. P. 969–980.
- Gall M.D., Wilczynski W., 2014. Prior experience with conspecific signals enhances auditory midbrain responsiveness to conspecific vocalizations // Journal of Experimental Biology. V. 217. P. 1977–1982.
- Gall M.D., Wilczynski W., 2015. Hearing conspecific vocal signals alters peripheral auditory sensitivity // Proceedings Royal Society London, s. B. V. 282. № 1808. P. 20150749. doi 10.1098/rspb.2015.0749
- Gelder J.J., van Evers P.M.G., Maagnus C.J.M., 1978. Calling and associated behavior of the common frog (*Rana temporaria*) during breeding activity // Journal Animal Ecology. V. 47. P. 667–676.
- Gerhardt H.C., 1976. Significance of two frequency bands in long distance vocal communication in the green tree frog // Nature. V. 261. P. 692–694.
- Gerhardt H.C., 1981. Mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinerea*): Importance of two frequency bands as a function of sound pressure level // Journal Comparative Physiology s. A. V. 144. P. 9–16.
- Gerhardt H.C., 1987. Evolutionary and neurobiological implications of selective phonotaxis in the green treefrog, *Hyla cinerea* // Animal Behaviour. V. 35. P. 1479–1489.
- Gerhardt H.C., 2005. Acoustic spectral preferences in two cryptic species of grey treefrogs: implications for mate choice and sensory mechanisms // Animal Behaviour. V. 70. P. 39–48.
- Gerhardt H.C., 2008. Discrimination of intermediate sounds in a synthetic call continuum by female green tree frogs // Science. V. 199. P. 1089–1091.
- Gerhardt H.C., 2008a. Phonotactic selectivity in two cryptic species of gray treefrogs: effects of differences in pulse rate, carrier frequency and playback level // Journal of Experimental Biology. V. 211. P. 2609–2616.
- Gerhardt H.C., Höbel G., 2005. Mid-frequency suppression in the green treefrog *Hyla cinerea*: mechanisms and implications for the evolution of acoustic communication // Journal Comparative Physiology s. A. V. 191. P. 707–714.
- Gerhardt H.C., Rheinlaender J., 1982. Localization of an elevated sound source by the green tree frog // Science. V. 217. № 4560. P. 663–664.
- Gerhardt C.M., Schul J., 1999. A quantitative analysis of behavioral selectivity for pulse rise–time in the gray treefrog, *Hyla versicolor* // Journal Comparative Physiology s. A. V. 185. P. 33–40.
- Grafe T.U., Dobler S., Linsenmair K.E., 2002. Frogs flee from the sound of fire // Proceedings Royal Society London. s. B. V. 269. P. 999–1003.
- Gridi–Papp M., Rand A.S., Ryan M.J., 2006. Animal communication: complex call production in the tungara frog // Nature. V. 442. № 7100. P. 257.
- Hillery C.M., 1984. Seasonality of midbrain auditory responses in the treefrog (*Hyla chrysoscelis*) // Copeia. V. 4. P. 844–852.
- Kelley D.B., 2014. Vocal communication in frogs // Current Opinion in Neurobiology. V. 14. P. 751–757.
- Kuczynski M.C., Vélez A., Schwartz J.J., Bee M.A., 2010. Sound transmission and the recognition of temporally degraded sexual advertisement signals in Cope's gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*) // Journal of Experimental Biology. V. 213. P. 2840–2850.
- Lardner B., bin Lakim M., 2002. Tree–hole frogs exploit resonance effects // Nature. V. 420. P. 475.
- Lynch K.S., Crews D.C., Ryan M.J., Wilczynski W., 2006. Hormonal state influences aspects of female mate choice in the tungara frog (*Physalaemus pustulosus*) // Hormone Behaviour. V. 49. P. 450–457.
- Marshal V.T., Humfeld S.C., Bee M.A., 2003. Plasticity of aggressive signalling and its evolution in male spring peepers, *Pseudacris crucifer* // Animal Behaviour. V. 65. P. 1223–1234.
- Megela A.L., Capranica, R.R., 1983. Neural and behavioral study of auditory habituation in the bullfrog, *Rana catesbeiana* // Journal Comparative Physiology s. A. V. 151. P. 423–434.
- Megela–Simmons A. L., 1984. Behavioral vocal response thresholds to mating calls in the bullfrog (*Rana catesbe-*

- iana*) // Journal Acoustical Society of America. V. 76. P. 676–681.
- Megela–Simmons A. L., Moss C.F., Daniel K.M., 1985. Behavioral audiograms of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) and the green tree frog (*Hyla cinerea*) // Journal Acoustical Society of America. V. 78. P. 1236–1244.
- Morris M.R. 1989. Female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*: the importance of identifying the scale of choice // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 25. № 4. P. 275–281.
- Moreno–Gómez F.N., Sueur J., Soto–Gamboa M., Penna M., 2013. Female frog auditory sensitivity, male calls, and background noise: Potential influences on the evolution of a peculiar matched filter // Biological Journal of Linnean Society. V. 110. P. 814–827.
- Moss C.F., Simmons A.M., 1986. Frequency selectivity of hearing in the green treefrog (*Hyla cinerea*) // Journal Comparative Physiology s. A. V. 159. P. 257–266.
- Murphy C.G., 2008. Assessment of distance to potential mates by female barking treefrogs *Hyla gratiosa* // Journal Comparative Psychology. V. 122. № 3. P. 264–273.
- Narins P.M., Capranica R.R., 1976. Sexual differences in the auditory system of the tree frog *Eleutherodactylus coqui* // Science. V. 192. P. 378–380.
- Narins P.M., Capranica R.R., 1978. Communicative significance of the two–note call of the treefrog *Eleutherodactylus coqui* // Journal Comparative Physiology s. A. V. 127. № 1. P. 1–9.
- Nityananda V., Bee M.A., 2012. Spatial release from masking in a free field source identification task by gray treefrogs // Hearing Research. V. 285. P. 86–97.
- Oldham R.S., 1974. Mate attraction by vocalization in members of the *Rana pipiens* complex // Copeia. V. 1974. P. 982–984.
- Oldham R.S., Gerhardt H.C., 1975. Behavioral isolating mechanisms of the treefrogs *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa* // Copeia. V. 1975. P. 223–231.
- Passmore N.I., Capranica R.R., Telford S.R., Bishop P.J., 1984. Phonotaxis in the painted reed frog *Hyperolius marmoratus*. The localization of elevated sound sources // Journal Comparative Physiology s. A. V. 154. P. 189–197.
- Penna M., Hamilton–West C., 2007. Susceptibility of evoked vocal responses to noise exposure in a frog of the temperate austral forest // Animal Behaviour. V. 74. P. 45–56.
- Penna M., Pottstock H., Velásquez N., 2005. Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest // Animal Behaviour. V. 70. P. 639–651.
- Penna M., Velásquez N., Solís R., 2008. Correspondence between evoked vocal responses and auditory thresholds in *Pleurodema thaul* Amphibia (Leptodactylidae) // Journal Comparative Physiology s. A. V. 194. P. 361–371.
- Rheinlaender J., Gerhardt H.C., Yager D.D., Capranica R.R., 1979. Accuracy of phonotaxis by the green treefrog *Hyla cinerea* // Journal Comparative Physiology s. A. V. 133. P. 247–255.
- Ryan M.J., 1986. Synchronized calling in a treefrog (*Smilisca sila*) // Brain Behavior and Evolution. V. 29. № 3/4. P. 196–206.
- Ryan M.J., Rand A.S., 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication // Evolution. V. 47. P. 647–657.
- Ryan M.J., Rand A.S., 1995. Female responses to ancestral advertisement calls in tungara frogs // Science. V. 269. P. 390–392.
- Ryan M.J., Rand A.S., 2003. Sexual selection in female perceptual space: how female tungara frogs perceive and respond to complex population variation in acoustic mating signals // Evolution. V. 57. № 11. P. 2608–2618.
- Seeba F., Schwartz J.J., Bee M.A., 2010. Testing an auditory illusion in frogs: perceptual restoration or sensory bias? // Animal Behaviour. V. 79. P. 1317–1328.
- Schmidt R.S., 1966. Central mechanisms of frog calling // Behaviour. V. 26. P. 251–285.
- Schrode K.M., Buerkle N.P., Brittan–Powell E.F., Bee M.A., 2014. Auditory brainstem responses in Cope’s gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*): Effects of frequency, level, sex and size // Journal Comparative Physiology s. A. V. 200. P. 221–238.
- Schrode K.M., Ward J.L., Vélez A., Bee M.A., 2012. Female preferences for spectral call properties in the western genetic lineage of Cope’s gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*) // Behavioural Ecology Sociobiology. V. 66. P. 1595–1606.
- Schul J., Bush S.L., 2002. Non–parallel coevolution of sender and receiver in the acoustic communication system of treefrogs // Proceedings Royal Society London. s. B. V. 269. P. 847–852.
- Schwartz J.J., Buchanan B.W., Gerhardt H.C., 2001. Female mate choice in the gray treefrog (*Hyla versicolor*) in three experimental environments // Behavioural Ecology Sociobiology. V. 49. P. 443–455.
- Schwartz J.J., Gerhardt H.C., 1989. Spatially mediated release from auditory masking in an anuran amphibian // Journal Comparative Physiology s. A. V. 166. № 1. P. 37–41.
- Schwartz J.J., Bee M.A., Tanner S.D., 2000. A behavioral and neurobiological study of the responses of gray treefrogs, *Hyla versicolor*, to the calls of a predator, *Rana catesbeiana* // Herpetologica. V. 56. № 1. P. 27–37.
- Shen J.X., Feng A.S., Xu Z.M., Yu Z.L., Arch V.S., Yu X.J., Narins P.M., 2008. Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls // Nature. V. 453. № 7197. P. 914–916.
- Shen J.X., Xu Z.M., Yu Z.L., Wang S., Zheng D.Z., Fan S.C., 2011. Ultrasonic frogs show extraordinary sex differences in auditory frequency sensitivity // Nature Communication. V. 2. Art. 342. P. 1–5.
- Simmons A.M., Buxbaum R.C., Mirin M.P., 1993. Perception of complex sounds by the green treefrog, *Hyla cinerea*: envelope and fine–structure cues // Journal Comparative Physiology s. A. V. 173. P. 321–327.
- Sun L–X., Wilczynski W., Rand A.S., Ryan M.J., 2000. Trade–off in short– and long–distance communication in tungara (*Physalaemus pustulosus*) and cricket (*Acris*

- crepitans*) frogs // Behavioural Ecology. V. 11. № 1. P. 102–109.
- Trainor B.C., Rouse K.L., Marler C.A.*, 2003. Arginine vasotocin interacts with the social environment to regulate advertisement calling in the gray treefrog *Hyla versicolor* // Brain Behavior Evolution. V. 61. P. 165–173.
- Ursprung E., Ringler M., Hödl W.*, 2009. Phonotactic approach pattern in the neotropical frog *Allobates femoralis*: A spatial and temporal analysis // Behaviour. V. 146. P. 153–170.
- Vallortigara G., Rogers L.J., Bisazza A., Lippolis G., Robins A.*, 1998. Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behavior in toads // Neuroreport. V. 9. P. 3341–3344.
- Vélez A., Bee M.A.*, 2011. Dip listening and the cocktail party problem in grey treefrogs: signal recognition in temporally fluctuating noise // Animal Behaviour. V. 82. P. 1319–1327.
- Vélez A., Bee M.A.*, 2013. Signal recognition by green treefrogs (*Hyla cinerea*) and Cope's gray treefrogs (*Hyla chrysoscelis*) in naturally fluctuating noise // Journal Comparative Psychology. V. 127. P. 166–178.
- Vélez A., Höbel G., Gordon N.M., Bee M.A.*, 2012. Dip listening or modulation masking? Call recognition by green treefrogs (*Hyla cinerea*) in temporally fluctuating noise // Journal Comparative Physiology s. A. V. 198. P. 891–904.
- Vélez A., Linehan-Skillings B.J., Gu Y., Sun Y., Bee M.A.*, 2013. Pulse-number discrimination by Cope's gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*) in modulated and unmodulated noise // Journal Acoustical Society of America. V. 134. № 4. P. 3079–3089.
- Walkowiak W., Brzoska J.*, 1982. Significance of spectral and temporal call parameters in the auditory communication of male grass frogs // Behavioral Ecology Sociobiology. V. 11. P. 247–252.
- Ward J.L., Buerkle N.P., Bee M.A.*, 2013. Spatial release from masking improves sound pattern discrimination along a biologically relevant pulse-rate continuum in gray treefrogs // Hearing Research. V. 306. P. 63–75.
- Welch A.M., Semlitsch R.D., Gerhardt H.C.*, 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray treefrogs // Science. V. 280. P. 1928–1930.
- Wells K.D., Bard K.M.*, 1987. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: responses of females to advertisement and aggressive calls // Behaviour. V. 101. P. 200–210.
- Wilczynski W., Ryan M.J.*, 2010. The behavioral neuroscience of anuran social signal processing // Current Opinion in Neurobiology. V. 20. P. 754–763.
- Zelick R.D., Narins P.M.*, 1982. Analysis of acoustically evoked call suppression behavior in a neotropical treefrog // Animal Behaviour. V. 30. P. 728–733.
- Zelick R.D., Narins P.M.*, 1983. Intensity discrimination and the precision of call timing in two species of neotropical treefrogs // Journal Comparative Physiology s. A. V. 153. P. 403–412.
- Zhao L., Wang J., Yang Y., Zhu B., Brauth S.E., et al.*, 2017. An exception to the matched filter hypothesis: A mismatch of male call frequency and female best hearing frequency in a torrent frog // Ecology and Evolution. V. 7. P. 419–428.

BEHAVIORAL ESTIMATES OF THE HEARING ABILITIES OF TAILLESS AMPHIBIANS

N. G. Bibikov*

JSC Andreyev Acoustical Institute, Moscow 117036, Russia

*e-mail: nibikov1@yandex.ru

The literature dealing with the auditory abilities of tailless amphibians is reviewed and discussed. Due to the difficulty of receiving real conditioned reflexes to sounds in these animals, the behavioral parameters of hearing were estimated by indirect methods (the method of response croaking, the method of movement of the female to the source of the mating call), usually with the use of stimuli similar to natural ones. A number of species of tailless amphibians can perceive ultrasounds that are inaccessible to the human ear. Their ability to analyze both the intensity and temporary characteristics of the stimulus are incredible. In some cases, the differential thresholds of amphibians are comparable to the results obtained in psychophysical studies on humans. These results demonstrate a fundamental similarity in the mechanisms of primary auditory analysis in phylogenetically distant species. A few examples of the manifestation of plasticity and memory in the behavior of tailless amphibians are also discussed.

Keywords: tailless amphibians, auditory behavior, binaural hearing, teleological approach to sensory analysis