

УДК 612-85

К ВОПРОСУ О СПЕЦИФИКЕ РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ НА ВИДОВЫЕ КОММУНИКАЦИОННЫЕ СТИМУЛЫ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР)

© 2024 г. Н. Г. Бибиков^{1, 2, *}¹ *Акустический институт им. акад. Н. Н. Андреева
117036, Москва, ул. Шверника, 4, Россия*² *Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН
127051, Москва, Большой Каретный пер., 19, Россия*

* E-mail: nbibikov1@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.01.2024 г.

После доработки 07.02.2024 г.

Принята к публикации 25. 03.2024 г.

Одной из основных функций сенсорных систем является осуществление внутривидового общения, которое часто проходит путем обмена коммуникационными звуковыми сигналами. Естественно возникает гипотеза о том, что излучение и прием этих сигналов должны быть согласованы. В самом деле, обычно наблюдается сходство характеристик звуков видового общения и приемных устройств слухового анализатора. Однако степень такого соответствия в нейронных структурах головного мозга остается предметом оживленных дискуссий. В обзоре рассматриваются исследования, направленные на решение вопроса о специализированном кодировании видовых сигналов у разных наземных позвоночных. В течение многих десятилетий исследователи стремились найти нейроны, служащие детекторами сигналов внутривидового общения. Однако анализ литературы не выявляет существования областей прямого слухового пути, специализированных для выделения только этой категории звуков. Представляется, что функция нейронов, составляющих его ядра, состоит в выделении особенностей временного течения звуков, воспринятых слуховым нервом. Этот процесс осуществляется на обучаемых синаптических связях в процессе перманентной эволюции, определяемой сенсорным окружением. В центральных отделах могут формироваться динамически организуемые ансамбли нейронов, синхронно реагирующих при действии определенного звука. Такие ансамбли могут рассматриваться в качестве выходных структур слухового анализатора, определяющих восприятие сигнала и моторные реакции организма.

Ключевые слова: корковый нейрон, видовой коммуникационный звук, прямой слуховой путь, синхронизированный нейронный ансамбль

DOI: 10.31857/S0235009224020017 EDN: DDVFSN

ВВЕДЕНИЕ

Слуховая система играет значительную роль как в пищевом и охотничьем поведении животных, так и при внутривидовом общении. Если при поиске пищи животному обычно надо различать разнообразные стимулы, то при видовом общении или поиске полового партнера набор возможных сигналов обычно сравнительно невелик. Несомненно, анализ конкретных видовых коммуникационных сигналов имеет важное экологическое значение для многих видов позвоночных, включая людей, иных приматов, хищников, грызунов, амфибий и рептилий.

При этом звуки внутривидового общения, которые обычно называются коммуникационными, должны быть выделены из звукового окружения

и привести к ответной реакции со стороны реципиента. Для обеспечения эффективной связи и ослабления шума разумно согласовать параметры принимающего устройства и излучаемого сигнала (Endler, 1993). Такое согласование может быть довольно грубым, ограничиваясь достижением приблизительного соответствия спектров, но может быть и более тонким, учитывающим разные частотно-временные параметры излучаемого звука.

Множество поведенческих экспериментов продемонстрировали преимущество использования коммуникационных звуков для исследования реакций целостного организма при решении поведенческих задач распознавания. В нейрофизиологических экспериментах также иногда удавалось показать преимущество именно

коммуникационных видовых сигналов для вызова реакции нейронов.

Однако до сих пор остается нерешенным вопрос о наличии в прямом слуховом пути наземных позвоночных, от слухового нерва и до коры, ядер или зон, узкоспециализированных для обработки таких звуков. Согласно иному взгляду, в прямом слуховом пути коммуникационные сигналы анализируются принципиально теми же механизмами, которые существуют и для анализа иных сложных звуков. Только в мультисенсорных высших отделах мозга или даже в структурах, получающих от них эфферентные связи, реализуются условия, при которых возбуждение определенного ансамбля клеток ведет к поведенческой реакции животного.

На наш взгляд, именно последнее предположение подтверждается большим объемом литературы, описывающей особенности нейронного кодирования различных акустических особенностей воспринимаемого сигнала. То, каким образом критически важные для поведения звуки внутривидового общения представлены в активности нейронов на этапах слуховой обработки у разных животных, является предметом данного обзора.

Хотя и остается еще много неясных вопросов, имеющиеся данные не противоречат гипотезе о том, что описание коммуникационных звуков нейронами прямого слухового пути наземных позвоночных осуществляется посредством общих механизмов анализа сложных слуховых образов. Поскольку обычно коммуникационные звуки представляют собой комбинации спектрально-временных характеристик, правдоподобность последней позиции подтверждается анализом большинства публикаций. Остается в значительной мере открытым вопрос о роли генетического фонда, обучения, памяти и непосредственного слухового опыта в обработке этих сигналов (Poremba et al., 2013).

Заметим, что мы не анализируем эту проблему в отношении такой специализированной группы позвоночных, как птицы с их весьма разнообразными и видоспецифичными звуковыми сигналами.

БЕСХВОСТЫЕ АМФИБИИ

Интересно отметить, что именно бесхвостые амфибии, относительно слуховых способностей которых еще до сороковых годов прошлого столетия существовали серьезные сомнения (Adrian, 1938), стали едва ли не первыми животными, у которых начали проводить специальные исследования связи между особенностями

слуховой системы и экологически значимыми видовыми коммуникационными звуками.

Первоначальные сомнения слуховых возможностей этих животных определялись отсутствием их видимой реакции на предъявление даже весьма интенсивных шумовых или тональных отрезков. Однако когда к 60-м годам двадцатого столетия в качестве стимулов начали использовать видовые коммуникационные сигналы, исследователи обнаружили выраженные поведенческие реакции лягушек как на брачные сигналы самцов, так и на некоторые иные коммуникационные сигналы.

Примерно в то же время были начаты и корректные работы по регистрации импульсной активности нейронов слуховой системы этих животных. В 1965 г. были описаны реакции одиночных нейронов слухового центра среднего мозга (полукружного турса) лягушки-быка на искусственные тональные звуки (Potter, 1965), а в 1968 г. была опубликована работа, которая на несколько десятков лет во многом определила направление работ большинства зарубежных авторов, исследовавших слуховую систему этих животных (Frishkopf et al., 1968).

Даже в названии этой публикации “Нейронное кодирование в слуховой системе лягушки-быка — подход с точки зрения поставленной цели” постулировалась теснейшая связь слухового анализа с восприятием коммуникационного сигнала. На самом деле авторам удалось получить довольно надежную поведенческую реакцию самцов этого животного (ответное кваканье) в ответ на воспроизводимый через громкоговоритель коммуникационный сигнал другого самца.

В дальнейшем еще более убедительную и направленную реакцию исследователи обнаружили и подробно изучили у самок разнообразных мелких амфибий, обычно относящихся к семейству квакш (*Hyladae*), которые двигались к источнику звуков, издаваемых самцами. Таким образом, высокая селективность поведенческих ответов на коммуникационные сигналы была прекрасно аргументирована. Особенно четко она проявлялась именно в брачном поведении самок.

Фактически все последующие годы акустическую коммуникацию амфибий зарубежные авторы рассматривали главным образом с точки зрения нейробиологии брачного поведения (Ryan, Rand, 1993; Wilczynski, Ryan, 2010). Известно, что у большинства видов самцы собираются вместе в предполагаемых зонах спаривания, издавая характерные звуки, которые обычно называются брачными криками. Эта акустическая коммуникация служит как для привлечения самок,

так и для мечения территории. У многих видов этот сигнал можно использовать в поведенческих экспериментах с самцами, издающими ответное кваканье, или с самками, направленно движущимися к источнику брачного крика. Для определения чувствительности амфибий к параметрам коммуникационных сигналов были разработаны различные методические приемы (Бибиков, 2019).

Задолго до проведения успешных поведенческих экспериментов физиологами и анатомами было установлено, что во внутреннем ухе бесхвостых амфибий имеется, по меньшей мере два приемника звуковых колебаний. Один из них (базиллярный сосочек) обычно настроен на восприятие довольно узкого диапазона высоких частот (как правило, выше 1 кГц), а другой (амфибиальный сосочек), имеющий выраженную тонотопическую организацию, воспринимает более низкочастотные сигналы. Конкретные спектральные характеристики каждого из приемников и степень перекрытия их частотных диапазонов существенно различаются у разных видов.

Именно на этих результатах базировалась гипотеза, выдвинутая в работе (Frishkopf et al., 1968; Capranica, Moffat, 1983). Предполагалось, что после периферического разделения сигналов по спектру в слуховом центре среднего мозга (полукружный торус) должны превалировать элементы, осуществляющие нелинейное суммирование сигналов от двух сосочков или даже реагирующие только на эти сигналы. Очевидно, что эта гипотеза была навееяна очень популярной в те годы работой, касающейся выделения детекторов пятна в зрительной системе лягушек (Lettvin et al., 1959).

Сколь-нибудь подробной экспериментальной апробации гипотезы, выдвинутой в работе (Frishkopf et al., 1968), о выделении коммуникационных сигналов лягушки-быка (*Rana c. catesbeiana*) в нейронах прямого слухового пути этого животного за счет резкого усиления ответа именно на сумму двух частотных компонент коммуникационного стимула так и не появилось.

В пионерской работе, посвященной активности нейронов полукружного торуса, такие нейроны описаны не были (Potter, 1965), а дальнейшей проверки этой простой и привлекательной гипотезы именно на лягушке-быке так и не появилось, что можно расценивать как косвенное ее опровержение.

Наиболее выраженная разница в спектральных параметрах базиллярного и амфибиального сосочков наблюдается у некоторых представителей квакш, причем именно у тех видов, самки которых часто использовались в успешных

поведенческих экспериментах. Естественно, что изучение реакций нейронов основного слухового центра этих объектов на синтетические сигналы, состоящие из двух частотных компонент (соответственно оптимальных для базиллярного и амфибиального сосочков), представляло особый интерес для проверки гипотезы, выдвинутой в работе (Frishkopf et al., 1968).

Такое систематическое исследование было выполнено только в 2017 г. на зеленой квакше (*Hyla cinerea*) (Lee et al., 2017). Коммуникационный сигнал самцов этого животного характеризуется выраженными спектральными максимумами на частотах 0.9 и 2.7 кГц, что приблизительно соответствует характеристикам соответственно амфибиального и базиллярного сосочков. Распределение оптимальных частот нейронов полукружного торуса также имеет максимумы приблизительно на тех же частотах.

Авторы обнаружили, что предъявление тональной пары, включающей и высокочастотные, и низкочастотные компоненты, нередко вызывает довольно резкие нелинейные эффекты в одиночных нейронах полукружного торуса. Однако при этом только в 6.4% случаев ответ на пару оказался выше суммы ответов на каждый из сигналов в отдельности. Еще столько же отвечали приблизительно линейной суммацией, а во всех остальных случаях ответ на пару был слабее суммы ответов на два тона.

Поскольку большинство клеток демонстрировало тормозные эффекты при действии одного из составляющих пары, ответ на пару мог оказаться даже слабее, чем на предъявление одного из тонов. Можно констатировать, что по прошествии более чем полувека после выдвигания изложенной гипотезы свидетельств ее реализации в нейронах прямого слухового пути амфибий обнаружено не было.

Однако в публикации, посвященной регистрации суммарных ответов таламических ядер этого объекта, были приведены единичные примеры суммарных вызванных потенциалов, в которых ответ на сумму компонент был существенно выше ответов на каждый компонент в отдельности (Mudry, Capranica, 1987).

После этого последовала еще одна работа, в которой также в таламусе, а возможно, и в претектальных ядрах леопардовой лягушки (*Rana p. pipiens*), были описаны нейроны, реакция которых на пару тональных сигналов также существенно превышала ответы на каждый из тонов в отдельности (Fuzessery, Feng, 1983).

Нелишне обратить внимание на то, что у лягушки-быка этот эффект наблюдался при периодах

предъявления сигналов, составляющих десятки или даже сотни секунд (Mudry, Capranica, 1987), что позволяет связать эффекты скорее с гормональной, чем с чисто нейронной функцией.

Что касается леопардовой лягушки, то в публикациях, описывающих реакции на звук в претекальных и таламических ядрах этого объекта (Fuzessery, Feng, 1983; Hall, Feng, 1987), период предъявлений не был указан, но, судя по незначительному числу усредняемых ответов, он также была крайне велик. К сожалению, дальнейших исследований того, как обеспечиваются моторные реакции амфибий на звуковые стимулы, и принимают ли в них участие некие, не нейронные этапы, до сих пор не осуществлено.

Надо отметить, что среди европейских бесхвостых амфибий обычно не наблюдали столь резкой дифференциации одиночных нейронов слуховой на две группы с различными частотами настройки. Особенно заметно это для обычной бурой травяной лягушки (*Rana t. temporaria*), у которой спектральный максимум коммуникационного сигнала брачного хора самцов находится в районе 600 Гц, т. е. в частотном диапазоне между приемными структурами амфибиального и базилярного сосочков (Бибиков, 1974).

У озерной лягушки (*Rana r. ridibunda*) и в основном коммуникационном сигнале, и в распределении характеристических частот одиночных нейронов бимодальность спектрального состава налицо. Однако в прямом слуховом пути выраженной фасилитации ответа при суммировании низкочастотных и высокочастотных составляющих этого сигнала нам выявить не удалось. Единственная область, в которой мы отмечали уверенную фасилитацию нейронных ответов на отрезки, содержащие низко- и высокочастотные составляющие, находилась в истмальной зоне, получающей эфферентные выходы из полукружного турса (Бибиков, 2002). Не исключено, что у этого объекта выделение коммуникационных сигналов осуществляется не в центральных отделах головного мозга, а в эфферентных путях, идущих от полукружного турса непосредственно к ядрам, связанным с моторной активностью.

Были также попытки получить свидетельства того, что в слуховой системе выделяются не спектральные, а временные особенности видового коммуникационного сигнала. Такие исследования проводили с двумя видами серых квакш, сигналы которых существенно различались по частоте модуляции. Хотя и было отмечено некоторое предпочтение ответов нейронов слухового центра к временным параметрам видового сигнала, это предпочтение являлось только

количественным и не очень ярко выраженным (Gupta et al., 2021).

При изучении реакций на амплитудно-модулированные сигналы у озерной лягушки были отмечены клетки, оптимально реагирующие в диапазоне частот модуляции, характерном для коммуникационного сигнала. Более того, это предпочтение иногда проявлялось и в наличии периодической составляющей фоновой импульсной активности клеток (Bibikov, 1993).

Работ, посвященных прямой регистрации нейронных ответов на коммуникационные сигналы у различных видов амфибий, довольно много. Приблизительное соответствие излучаемых и воспринимаемых звуков отмечено в большинстве опубликованных работ. Заметим, что оно может возникать и из простых физических соображений, связывающих массу тела с размерами тимпанальной мембраны и голосовых связок (Tonini et al., 2020). В то же время мне не известны работы, в которых были бы описаны выраженные детекторы, возбуждающиеся только при действии видового коммуникационного сигнала или очень близких к нему моделей.

Типичный пример такого исследования был проведен на нейронах полукружного турса европейской озерной лягушки (*Rana r. ridibunda*). Ответы регистрировались при воздействии пяти видовых коммуникационных сигналов, из которых два были видоспецифичными (Бибиков, 1987). Можно было отметить некоторое преимущество видовых сигналов над сигналами, характерными для симпатрических видов, однако избирательность была далеко не полной. Сходная ситуация наблюдается и у близкой по экологии американской леопардовой лягушки.

Хотя у большинства видов бесхвостых частотные диапазоны звуков, воспринимаемых амфибиальным и базилярным сосочками, разделены, даже соответствие этих диапазонов с параметрами коммуникационного крика встречается далеко не во всех случаях.

Одно из наиболее ярких несоответствий параметров коммуникационного видового сигнала и воспринимающей слуховой системы описано у двух видов брахицефальных лягушек. Эти животные генерируют негромкие узкополосные высокочастотные звуки. При этом в соответствующем частотном диапазоне их пороги слуха настолько высоки, что, судя по всему, слышать эти сигналы они не способны (Goutte et al., 2017).

Столь же очевидное несоответствие наблюдается и у австралийской квакши (*Amolop storrentis*) (Zhao et al., 2016). У этих лягушек есть выраженный максимум слуховой чувствительности

в районе 1.5–2 кГц. Между тем коммуникационный сигнал является весьма узкополосным с частотой в районе 4 кГц, т. е. в том диапазоне, в котором пороги слуховой чувствительности резко повышены.

Отметим также, что в недавних поведенческих экспериментах не всегда выявляли достоверное предпочтение самок именно к сигналу самцов собственной популяции. Так, были проведены поведенческие исследования вида *Pleurodema thaul*, распространенного от Патагонии до Мексики вдоль тихоокеанского берега Южной Америки (Velásquez et al., 2015; 2018). Параметры коммуникационного сигнала, издаваемого самцами этого вида, сильно различаются в разных популяциях этого ареала, однако в поведенческих экспериментах все самки предпочитают сигналы самцов наиболее южной популяции.

Столь же подробный анализ и сопоставление излучаемых и воспринимаемых сигналов было осуществлено для комплекса популяций подвидов *Allobates femoralis*, распространенных на большой территории в бассейне Амазонки (Betancourth-Cundar et al., 2016). В этом случае также соответствие излучаемых животными сигналов и воспринимающей их слуховой системой реципиента оказалось далеко не оптимальным. Примерно такая же картина далеко не полного соответствия слуховой чувствительности с параметрами излучаемого сигнала наблюдали у разных видов семейств круглоязычных амфибий (*Alytes*), распространенных в средиземноморском бассейне (Penna et al., 2015).

Кроме того, необходимо отметить, что некоторые амфибии способны довольно существенно менять параметры излучаемых сигналов в зависимости от внешних условий (Ziegler et al., 2011). Соответствующей подстройки системы, воспринимающей звуки, отмечено не было.

Довольно неожиданные результаты были недавно получены на полуводной лягушке *Xenopus laevis* методом регистрации отоакустической эмиссии на частоте кубичного комбинационного тона (Cobo-Cuan, Narins, 2020). Подчеркивается, что у животных этого вида самцы и самки издают различающиеся по спектру звуки. При этом авторы отмечают, что звуки самцов оптимально воспринимаются самками, и наоборот. Этологическое преимущество такого подхода не вполне очевидно. Кроме того, частотные характеристики слуха, оцененные данным методом, довольно существенно отличаются от тех, которые были получены путем регистрации вызванных слуховых потенциалов (Bibikov, Elepfandt, 2005).

Подводя итоги, можно сделать вывод о том, что в прямом слуховом пути бесхвостых

амфибий, несмотря на многочисленные попытки, не было отмечено нейронов, которые можно было бы характеризовать в качестве детекторов видового коммуникационного сигнала. Однако спектральные особенности приемных устройств обычно (хотя и не всегда) согласованы с характеристиками излучаемых звуков.

Несомненно, на заключительном уровне прямого слухового пути, которым у амфибий является, видимо, полукружный торус, проходит эффективное кодирование многих временных особенностей разнообразных сигналов. К числу таких особенностей относятся время нарастания и спада огибающей (Bibikov, Grubnik, 1997); глубина и частота амплитудной модуляции (Bibikov, Nizamov, 1996; 2017); наличие шумовой составляющей модулирующей функции (Bibikov, 2002) и ряд других параметров.

РЕПТИЛИИ

Крайне слабо исследованы нейрональные реакции на видовые коммуникационные сигналы у рептилий, хотя некоторые виды этих животных имеют в своем репертуаре неплохо выраженные звуки внутривидового общения. Обычно для изучения соответствия звукоизлучающих и звуковоспринимающих структур у этих животных использовали довольно простые методики регистрации суммарных потенциалов или оценки частотной характеристики колебаний приемного устройства – тимпанальной мембраны животного.

Надо отметить, что современные рептилии характеризуются необычайно разнообразием приемных устройств и сенсорного нейронного представления слуховой информации. После своего появления в раннем меловом периоде они быстро разделились на несколько семейств, что привело к чрезвычайной вариабельности как периферических, так и центральных отделов слуховой системы.

Морфология основного рецептора звуковых колебаний – базилярного сосочка специфична для каждого семейства и нередко различается даже у разных видов одного и того же рода. Предполагается, что входные характеристики слуховой системы могли оказаться сравнительно нейтральными по отношению к давлению отбора, причем такая независимость привела к огромному разнообразию наблюдаемых периферических устройств. При этом нет специальных оснований полагать, что наблюдаемое разнообразие приемников тесно связано со специфической видовой акустической коммуникацией. Конечно, грубое соответствие спектрального состава излучаемых

животным сигналов и частотных характеристик слухового восприятия обычно (хотя и не всегда) имеет место, однако более тонких корреляций обнаружить не удается.

Исследование реакции нейронов слуховой системы рептилий до сих пор находится в зачаточном состоянии, так что характер их реакции на видовые коммуникационные сигналы довольно трудно проследить. Однако в ряде работ исследовали соответствие спектра видовых акустических сигналов общим характеристикам слуховой системы – частотным параметрам тимпанальной мембраны или суммарным, вызванными потенциалами разных отделов слуховой системы. Как правило, исследования ограничивались только сравнением частотных свойств излучаемых и воспринимаемых звуков.

Известно, что среди ящериц наиболее разнообразными звуки издают различные гекконы, которые имеют и неплохие слуховые способности. Неоднократно предпринимались попытки найти соответствие между спектром излучаемого исследуемым видом звукового сигнала и частотным диапазоном воспринимаемых звуков. Подобное совпадение постулировалось даже в названии одной из работ, в которой сравнивали параметры излучаемого звука с пороговой кривой суммарного вызванного ответа нейронов ствола мозга на тональные отрезки у геккона *Gekko subpalmatus* (Chen et al., 2016).

Это соответствие на самом деле сводилось исключительно к ослаблению мощности излучаемого сигнала на высоких частотах там, где слуховая чувствительность снижается у большинства ящериц. В оптимальном частотном диапазоне этих животных 1–2.5 кГц пороги вызванного ответа были примерно постоянны, а мощность излучаемого сигнала значительно возрастала с частотой. Фактически максимум спектральной плотности звука 3 кГц приходился уже на начало участка повышения порогов. Примерно такие же результаты с неполным соответствием слуховой чувствительности спектру видового коммуникационного сигнала были получены и у других видов гекконов.

Несколько неожиданно у одной из австралийских групп безногих пигопов, принадлежащих к тому же семейству *Geckonidae*, частотный диапазон слуха, определяемый в данном случае по вызванным ответам слухового нерва, был существенно расширен, иногда достигая 15–20 кГц. При этом оптимум слуховой чувствительности соответствовал 4–5 кГц, а спектральный максимум излучаемого звука был около 8 кГц (Manley, Kraus, 2010). Тот факт, что у этих животных, по сравнению с другими представителями

семейства, диапазон воспринимаемых звуков и спектр излучения сместились в высокочастотную сторону, может рассматриваться как косвенное свидетельство искомого соответствия излучающих и приемных систем.

Интересно, что у одного из видов аноловых ящериц (*Anolis carolinensi*), принадлежащих к семейству *Polychrotidae* и вовсе не издающих никаких коммуникационных звуковых сигналов, частотный диапазон слуховой чувствительности также существенно расширен, достигая 10–12 кГц (Brittan-Powell et al., 2010).

В Чили есть две популяции ящериц одного вида, ареалы обитания которых пространственно сильно разделены. Коммуникационные сигналы у этих популяций существенно различны. Между тем параметры тимпанальной мембраны у обоих видов близки, соответствуя спектру коммуникационного сигнала только одной из популяций (Labra et al., 2021).

Весьма интересные данные были получены при поведенческих исследованиях слуховой системы крокодилов, которую, как полагают многие исследователи, следует сопоставлять скорее с птицами, чем с рептилиями.

Хотя слуховая система этих животных восприимчива только к сравнительно низким частотам (ниже 3–4 кГц), уже вскоре после рождения молодых особей у них обнаруживается поведенческая реакция на коммуникационный сигнал (обычно контактный) своих братьев и сестер (Vergne et al., 2012). По своим спектральным свойствам эти сигналы довольно близки, представляя собой гармонические комплексы с широким спектром и с монотонно уменьшающейся основной частотой.

Поведенческие эксперименты не выявили видовой избирательности нильских крокодилят к сигналам своего вида по сравнению с сигналами детенышей двух других видов. Выраженный положительный фонотаксис достигался даже тогда, когда вместо четырех-шести гармонических компонент предъявлялся один ниспадающий по частоте основной тон. Однако ответ полностью отсутствовал в случае постоянства частоты компонент гармонического комплекса по ходу сигнала (Mathevon et al., 2013).

Не столь ярко выраженное, но все же заметное предпочтение сигналов с ниспадающей основной частотой было описано и у китайских аллигаторов, которые в целом характеризовались весьма слабой избирательностью реакции (Wang et al., 2013).

Подводя итоги работам по кодированию коммуникационных сигналов рептилиями, скажем,

что в опубликованных исследованиях обнаруживается только грубое соответствие частотных диапазонов излучателя и приемника звуков, причем и оно в некоторых случаях явно нарушается. Свидетельства специализированного анализа коммуникационных сигналов были получены только в весьма специализированной группе рептилий, к которой относятся крокодилы, и только в поведенческих экспериментах.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

У млекопитающих звуковая коммуникация достигает своего полного развития. Большинство видов обладают довольно широкими наборами коммуникационных звуков, которые обычно видоспецифичны и могут существенно различаться даже у близких видов.

Вопросам, связанным с кодированием видовых коммуникационных сигналов в коре головного мозга млекопитающих, посвящена значительная литература, причем можно выделить несколько видов животных, исследования которых развивались особенно активно. Среди грызунов это прежде всего домовая мышь и морская свинка, среди хищных — домашняя кошка, а среди приматов выделяются работы по изучению реакции на коммуникационные сигналы у некоторых видов макак и игрунок (мартосеток).

В данном обзоре мы отдельно рассмотрим данные, полученные с каждым из этих объектов, имея в виду основной вопрос о возможном существовании в прямом слуховом пути специализированных зон, служащих для выделения видовых коммуникационных стимулов.

Мышь

Известно, что домовая мышь обладает довольно широким набором коммуникационных сигналов, используемых в различных поведенческих ситуациях (Sangiomo, 2020). Попытка выделить нейрональные реакции, специализированные для обнаружения и классификации этих звуков, проводили на различных уровнях слухового пути, включая задние холмы (Portfors et al., 2009) и нейроны второго порядка, расположенные в дорзальном кохлеарном ядре (Roberts, Portfors, 2015).

В этих работах сравнивали ответы на тональные отрезки и довольно большое (от 16 до 35) число разнообразных коммуникационных сигналов домовой мыши, спектральный состав которых нередко включал только крайне высокие частоты в районе 50–80 кГц. Между тем многие нейроны исследованных ядер, отвечавшие на тональные

отрезки, только с гораздо более низкими частотами (обычно менее 25 кГц), эффективно и нередко избирательно отвечали на указанные коммуникационные звуки.

Такое поведение, несомненно, демонстрирует существенную нелинейность преобразования сигналов нейронами слухового пути. Однако поскольку в указанных работах не исследовали ответы на иные сигналы со сложным спектром, вывод авторов об избирательности реакции нейронов стволовых отделов мыши именно на коммуникационные звуки (Portfors et al., 2009) нельзя считать достаточно обоснованным.

Еще в большей степени это замечание относится и к исследованиям, слуховой коры этого животного. Недавняя работа на нейронах первичной слуховой коры в условиях кетамино-ксилаксеновой анестезии показала, что избирательность нейронов к набору из 18 различных коммуникационных звуков довольно слаба (Royer et al., 2021).

Обычно вне зависимости от своей характеристической частоты регистрируемые клетки отвечали на большинство предъявляемых звуков мышат. Авторы попытались сравнить ответы на крики мышат у нерожавших (девственных) самок и у кормящих матерей. Неожиданно выяснилось, что ответы на крики мышат были сильнее у нерожавших самок. Однако при этом способность различать эти звуки оказалась несколько выше у кормящих матерей за счет выраженного сужения частотно-поровых кривых и снижения фоновой активности.

Один из характерных сигналов, воспринимаемых мышью после рождения детенышей, является призывный крик мышат. Этот сигнал, как и другие присущие некоторым амфибиям, включал в себя узкополосные компоненты, в данном случае вблизи 5, 10, и 15 кГц. Было вполне естественно и в этом случае проверить гипотезу о выраженной фасилитации ответа нейронов среднего мозга при предъявлении суммы этих компонент для обеспечения таким образом выделения крика мышат.

Ответы нейронов заднего холма и слуховой коры на данный стимул были изучены у кормящих самок (Акимов 2013; Akimov et al., 2017; Egorova, Akimov, 2020). В большинстве исследованных клеток ответ на сигнал из трех компонент был меньше суммы ответов на эти компоненты, представленные по отдельности. Это могло быть связано с тем, что нередко один из компонентов составного сигнала попадал в тормозную зону частотно-пороговой кривой клетки.

Однако в некоторых клетках ответ на сумму трех компонент превышал сумму ответов на три

отдельных частотных составляющих. Обычно это было отмечено в тех случаях, когда реакция на отдельные компоненты наблюдалась только в присутствии одного из трех тонов (Egorova, Akimov, 2020, их рис. 1). Истинных детекторов коммуникационного сигнала, отвечавших только при наличии всех трех компонент, обнаружено не было. Большинство реакций сводилось к ответу на начало и (или) на окончание звука.

Реакцию на сигнал с близкими параметрами в слуховой коре мыши исследовали также методом оценки реактивности нейронов путем регистрации выделяемого при активации нейронов маркера c-Fos. В первичном слуховом поле не было обнаружено различий в эффективности ответов популяции нейронов при предъявлении реального звука мышат и близкого по спектру сигнала, но не вызывающего поведенческой реакции матери (Geissler, Ehret, 2002), однако в некоторых вторичных зонах такие различия выявлены (Ehret, Geissler, 2005).

Заметим, что похожие результаты были получены и в слуховой коре крыс. Сравнивали ответы на восемь различных коммуникационных звуков в нейронах первичной и одной из вторичных зон коры (Carruthers et al., 2015, их рис. 2). Надо обратить внимание на то, что из приведенного распределения основных параметров множества зарегистрированных коммуникационных звуков ясно, что выделение именно этих восьми стимулов носит произвольный характер, поскольку разделение всего набора на четко обособленные группы весьма затруднительно. Избирательность ответов в первичной коре была крайне низкой, но во вторичной зоне несколько обострилась именно в пользу воспроизведения конспецифического звука.

В работе, недавно выполненной на первичной слуховой коре мышей, наркотизированных фентанилом, медазоламом и медетомидином (Lu et al., 2023), даже этих данных не удалось подтвердить. Авторы использовали метод обратной триггерной корреляции, анализируя не только линейные, но и нелинейные связи между сигналом и ответом нейрона. В качестве предъявляемых сигналов использовали ультразвуковые вокализации мышей, а также пение птиц, частота которого была смещена так, чтобы примерно соответствовать частоте мышинных сигналов.

Такие звуки использовали в качестве естественного, но этологически нерелевантного стимула. Результаты подтвердили, что нейроны слуховой коры млекопитающих характеризуются сложными рецептивными полями, которые могут существенно меняться при зондировании разными естественными звуками.

Довольно неожиданно нерелевантный гетероспецифический стимул (смещенная по частоте песня птицы) оказался весьма эффективным сигналом для нейронов слуховой коры головного мозга мыши. Рецептивные поля, оцененные при помощи этого стимула, обнаружили большее количество как возбуждающих, так и тормозных корреляций между сигналом и ответом, чем было выявлено при действии этологически релевантного видоспецифического стимула.

В любом случае эти данные определенно свидетельствуют против существования в прямом слуховом пути мыши значительного числа нейронов, специализированных только на восприятии видовых коммуникационных звуков.

Морская свинка

В течение определенного времени эталонным объектом для изучения ответов на видовые коммуникационные сигналы были морские свинки. Достоинство этого объекта, состоящее в сравнительно большом, но все же четко ограниченном наборе коммуникационных звуков и близости воспринимаемых и излучаемых частот с диапазоном слуха человека, подробно проанализировано в работе (Montes-Lourido et al., 2022).

В первой публикации активность внутреннего коленчатого объекта была исследована при барбиталовом наркозе (Tanaka, Taniguchi, 1991). Регистрируемая авторами реакция слуховых нейронов весьма незначительна и обычно ограничивалась он-ответом на начало стимула. Более того, многие клетки, отвечавшие на тональные отрезки, никак не реагировали на предъявление видовых коммуникационных сигналов. Сейчас очевидно, что использованный в этой работе наркоз очень сильно подавляет реакцию всех нейронов, расположенных на высших уровнях слухового пути, что, видимо, и объясняет полученные в работе результаты.

Дальнейшие исследования начали активно проводить с начала столетия чешские авторы (Syka et al., 1997, 2005; Suta et al., 2003, 2007). Затем работы были продолжены в Великобритании (Wallace et al., 2005; Grimsley et al., 2011a, 2011b; Lu et al., 2023), Франции (Gaucher et al., 2013a, 2013b; Huerz et al., 2009, 2011; Philibert et al., 2005) и США (Montes-Lourido et al., 2021, 2022).

При анализе этих данных особое внимание следует уделить состоянию животных во время регистрации импульсной активности. В Праге нейроны четверохолмия и таламуса изучали у наркотизированных объектов, а корковые ответы сравнивали при наркозе и без него. В Париже и Ноттингеме обычно работали при уретановой

анестезии, а в Питтсбурге была отработана система регистрации у не наркотизированных животных.

Чешские исследователи под руководством профессора И. Сыки показали, что в среднем мозге и таламусе большинство нейронов адекватно воспроизводят временную форму четырех основных сигналов морской свинки (Suta et al., 2003, 2007). Избирательность реакции при этом была весьма слабой, поскольку нейроны реагировали обычно на все сигналы и не ослабляли своего ответа при воспроизведении сигналов в обратном направлении.

Наиболее неожиданные результаты при исследовании этим коллективом реакции на коммуникационные сигналы в коре головного мозга морских свинок были получены в работе (Syka et al., 2005), где ответы коры анализировали в двух состояниях.

В начале эксперимента животное бодрствовало, а затем ему делали инъекцию смеси кетамина с уретаном – типичный набор, используемый в большинстве современных исследований слуховой системы теплокровных животных. Наркоз обычно незначительно изменял такие общие параметры нейрональной активности, как средняя частота фоновой импульсации. Однако реакция нейронов и (или) мультиклеточных ансамблей на коммуникационные сигналы могла измениться радикально.

В одном из состояний (например, при анестезии) наблюдали мощный ответ, хорошо синхронизированный с огибающей стимула. В этой же точке ответ на тот же стимул без наркоза мог полностью отсутствовать. В других точках отведения ситуация могла оказаться прямо противоположной – ответ возникал только при отсутствии анестезии. Эти результаты в последующих публикациях других лабораторий редко комментировали специально, хотя состояние объектов обычно старались указывать.

В начале нынешнего столетия весьма активной была парижская лаборатория (Gaucher et al., 2013a, 2013b; Huerz et al., 2009, 2011; Philibert et al., 2005). В одной из публикаций (Huerz et al., 2009) авторы все-таки рассматривали вопрос о влиянии уретанового наркоза и пришли к выводу о том, что его влияние выражено не столь резко, как в работе (Syka et al., 2005).

Однако следует отметить, что эти данные не вполне сопоставимы, поскольку в работе (Huerz et al., 2009) регистрация реакций у наркотизированных и не наркотизированных животных проводилась в разных опытах. Напомним, что, согласно данным чешских авторов,

исследовавших влияние наркоза без смещения электродов, радикальные изменения характера ответа при наркозе могли быть направлены как на увеличение, так и на ослабление реакции. В результате общее число возбужденных клеток популяции могло измениться незначительно даже при полной перестройке связей внутри исследованной популяции. При этом в указанной работе (Huerz et al., 2009) подчеркивалось, что сама эффективность кодирования различных вариантов сигналов в отсутствие наркоза была существенно выше, чем при его наличии. К сожалению, в остальных работах этой группы наркоз применяли.

И чешские, и французские авторы не наблюдали нейронов четверохолмия, таламуса или первичной слуховой коры, специально настроенных на выделение одного из использованных коммуникационных сигналов. Ответ возникал при действии большинства предъявляемых звуков и неплохо воспроизводил изменения его огибающей.

Сравнивали ответы на вокализацию морской свинки в таламусе животных этого вида и в таламусе крысы (Philibert et al., 2005). Ответы оказались весьма близки. Кроме того, авторам не удалось выявить сколь-нибудь выраженного предпочтения ответов на реальные сигналы по сравнению с их версией, воспроизведенной в обратном направлении.

Интересно заметить, что ослабление тормозных входов в первичную слуховую кору ингибиторами ГАМК приводило не только к усилению реакции на коммуникационные звуки, но и к контринтуитивному улучшению надежности распознавания. Этот экспериментальный результат авторы довольно произвольно трактовали как снижение избыточности кодирования (Gaucher et al., 2013a).

В недавних работах авторы получили данные, не подтверждающие распространенное мнение о постепенном улучшении кодирования жизненно важных звуков при переходе от субкоркового к первичному корковому полю, а затем – к вторичным корковым структурам. В этих публикациях (Aushana et al., 2018; Souffi et al., 2020) ученые сосредоточили усилия на сравнительном анализе четырех вариантов свистового сигнала морской свинки, состоящего из нескольких гармонических составляющих.

Анализ ответов исследованных клеток первичной зоны коры не выявил сколь-нибудь специализированного подчеркивания различий в представленных вариантах, хотя и позволял их классифицировать, например по продолжительности или интенсивности ответа.

Деградация сигналов путем их замены вокодерными моделями достоверно ухудшала эффективность кодирования только при крайне малом числе каналов вокодера (Aushana et al., 2018). Заметим, что этот результат, как и многие другие (например, эффективность кохлеарной имплантации) свидетельствует о значительной избыточности нейронального кодирования звуковых сигналов на высших уровнях слуховой системы.

В работе (Souffi et al., 2020) авторы сравнивали эффективность кодирования тех же вариантов свистового сигнала в тишине и на фоне шума в пяти разных отделах прямого слухового пути. Авторы пришли к парадоксальному заключению о том, что корковое кодирование коммуникационных сигналов менее эффективно, чем кодирование нейронами стволовых отделов. При этом в каждом из исследованных ядер снижение эффективности классификации было связано с вызванным шумом ухудшением кодирования динамики огибающей.

Британские исследователи из г. Ноттингема старались найти определенные корреляты нейронной активности, характерной для двух поведенчески различных коммуникационных сигналов. В самой низкочастотной зоне первичной слуховой коры не было выявлено существенной разницы в эффективности ответов на эти два стимула, хотя пространственно зоны предпочтения несколько различались (Wallace, Palmer, 2009). При этом в некоторых проходках электродов, идущих перпендикулярно поверхности коры, наблюдалась удивительная стабильность нейронных ответов.

Приведенные постстимульные гистограммы ответов на коммуникационные сигналы были виртуально идентичны при смещении электрода от поверхностных до самых глубоких слоев коры (Wallace, Palmer, 2009, их рис. 3, 5). Заметим, что такое наблюдение косвенно свидетельствует о роли ансамблевой организации в кодировании сигналов на высших уровнях слуховой обработки.

В зонах пояса, окружающего первичную зону, чисто количественные, но неплохо выраженные различия ответов на два разных коммуникационных стимула имели место. Было, в частности, отмечено, что сигнал, соответствующий спокойному состоянию животного (звук типа громкого мурлыканья – именуемый “пурр”), эффективнее представлен в небольшой ростральной вторичной слуховой зоне, а более агрессивный сигнал чаще вызывает ответы в зоне, локализованной более вентрально (Grimsley et al., 2011a).

Применительно к первому из указанных сигналов авторы даже пытались выяснить,

не меняется ли настройка на него в процессе взросления животного, когда с возрастом уменьшается его основная частота (Grimsley et al., 2011b). Определенная тенденция в этом направлении была отмечена, хотя наблюдались и клетки с прямо противоположными особенностями реакций.

Эти наблюдения, несомненно, требуют дальнейшей проверки, ибо существование вторичных зон коры, специализированных на анализе коммуникационных сигналов, совпадает с негласно существующим, но пока еще недостаточно подтвержденным мнением о локализации соответствующих детекторов если не в первичной слуховой коре, то в зонах, окружающих эту область и получающих из нее прямые афферентные входы.

Также следует отметить работы американских авторов (Montes-Lourido et al., 2021; Kar et al., 2021), изучавших ответы на восемь коммуникационных сигналов в различных слоях первичной слуховой зоны коры морской свинки. Обнаружилось существенное различие реакций, регистрируемых в четвертом слое коры, где расположены клетки, получающие прямые входы из таламуса, и в более поверхностных слоях, клетки которых иннервируются исключительно корковыми волокнами. Хотя общая избирательность реакции, как в четвертом слое, так и в поверхностных слоях, была невелика, однако нейроны поверхностных слоев выделяли некоторые особенности, присущие именно коммуникационным сигналам. Это позволило авторам построить модель классификации коммуникационных звуков морской свинки на основе реальных данных (Kar et al., 2021).

Модель включала три последовательных блока. Первый обеспечивал подробное спектрально-временное представление стимула и соответствовал преобразованию сигнала улиткой внутреннего уха. Во втором блоке выделяли около 20 спектрально-временных особенностей сигнала, моделируя этим всю обработку информации в слуховом пути животного, вплоть до поверхностных слоев первичной зоны. Третий блок модели включал простую решающую схему по принципу “Лучший получает все”. Выход этого блока сопоставлялся с поведенческими экспериментами по выбору коммуникационных сигналов реальными животными.

Результаты оказались весьма обнадеживающими. Авторы сделали вывод, что первичный слуховой путь формирует только основные предпосылки для эффективной классификации сигналов на основе анализа синхронно реагирующих клеточных ансамблей.

Кошка

Первая работа, касающаяся кодирования в первичной слуховой коре кошки сложных звуковых сигналов, была выполнена финским исследователем Совиярви (Sovijarvi, 1975). Вместо общего наркоза автор использовал нейрелептаналгезию в сочетании с миорелаксантами. Работа вполне убедительно показала невозможность эффективно предсказать ответ корковых нейронов на сложные звуковые сигналы, исходя только из знания реакции на тональные отрезки в диапазоне до 20 кГц. Какого-либо преимущества видовых коммуникационных звуков по сравнению с другими стимулами отмечено не было. Более того, на иллюстрированном примере типичной клетки первичной коры демонстрировалось подавление нейронной активности при действии чистого тона и мяуканья при возбуждающем ответе на пение соловья.

В последующие годы исследование корковых ответов кошки на мяуканье проводилось главным образом в двух лабораториях: канадской (Gehr et al., 2000; Gourévitch, Eggermont, 2007) и совместной японо-китайской (Qin et al., 2008; Ma et al., 2013).

В первой из этих работ подробно сравнивали ответы на нормальное предъявление сигнала и на его воспроизведение в обратном направлении. Хотя в последнем случае время нарастания сигнала было существенно больше, чем при нормальном воспроизведении, преимущества прямого воспроизведения отмечено не было. Кроме того, сравнивали реакции на полный сигнал с ответом на сигналы, включающие только низкие и только высокие частоты.

Напомним, что такой подход мог быть связан с гипотезой о нелинейной суммации разных частотных составляющих, выдвинутой давно при изучении слуховой системы амфибий (Frishkopf et al., 1968; Capranica, Moffat, 1983). Реакция на полный сигнал была существенно слабее суммы реакций на низкочастотные и высокочастотные его составляющие, что авторы объясняли эффектом латерального торможения.

В следующей работе группы (Gourévitch, Eggermont, 2007), также выполненной на кошках, находящихся под уретановым наркозом, авторы анализировали ответы нейронов различных областей слуховой коры на нормальное мяуканье, его воспроизведение в обратном направлении, а также на версии этого сигнала, сжатые или растянутые во времени или смещенные по частоте несущей.

Мультиклеточная активность, зарегистрированная в первичной слуховой коре, обычно

сводилась к ответу на начало сигнала и только иногда воспроизводила последующие максимумы огибающей. Было отмечено некоторое отличие дорсальной и вентральной зон первичной коры в кодировании вокализаций. Нейроны дорсальной зоны предпочтительно кодировали спектральный состав звука, а в вентральной зоне более выраженные изменения реакции нейронов наблюдали при сравнении ответов на естественное мяуканье и мяуканье, обращенное во времени. Тонические нейроны задней эктосильвиевой извилины неплохо воспроизводили временную огибающую как естественного сигнала, так и сигнала, обращенного во времени. Четко выраженной избирательности реакции к какому-то одному типу из предъявляемых стимулов обнаружено не было.

В работах другой группы исследователей (Qin et al., 2008; Ma et al., 2013) реакции на сложные коммуникационно значимые сигналы были описаны в слуховой коре бодрствующих кошек. В качестве стимулов авторы предъявляли пять вариантов кошачьего мяуканья и пять гласных звуков японского языка. Все предъявляемые сигналы имели сравнительно ограниченный частотный диапазон ниже 5 кГц, представляя собой набор из нескольких гармоник, частота которых могла плавно изменяться во времени.

В первой работе (Qin et al., 2008), выполненной на первичной слуховой коре, авторы прямо формулируют вывод о том, что они не обнаружили данных, свидетельствующих о предпочтительности нейронов реакции нейронов на видовые коммуникационные стимулы.

В работе (Ma et al., 2013), сопоставляющей реакции в антериорной и постериорной зонах слуховой коры, были получены схожие результаты. В антериорной слуховой зоне только один или два нейрона тонически реагировали во время предъявляемых стимулов, а у остальных клеток ответ ограничивался реакцией на начало и окончание стимула. Ответы на естественный сигнал и на сигнал с временной реверсией не отличались по своей эффективности, хотя соответствующие постстимульные гистограммы различались в соответствии с динамикой сигнала.

Более половины всех исследованных нейронов реагировали не менее чем на 13 из 15 использованных сигналов. Ни один нейрон не выделял единственный из стимулов. У нейронов с оптимальными частотами в диапазоне выше 10 кГц реакция на предъявляемые коммуникационные сигналы была весьма слабой либо вовсе отсутствовала как в передней, так и постериорной зоне.

Авторы не выявили качественно значимой разницы в ответах на все исследованные категории (пять прямых и пять реверсивных мяуканий, и пять гласных звуков) ни по общему числу спайков, ни по степени максимального ответа. Фактически единственное выявленное отличие между передней и постериорной зоной состояло в большей выраженности тонической компоненты ответа в постериорной зоне. Нейронов, специфически реагирующих только на наиболее распространенный видовой коммуникационный сигнал домашней кошки (мяуканье), обнаружено не было.

Приматы

Литература, касающаяся кодирования коммуникационных сигналов в головном мозге приматов, довольно обширна (Romanski, Averbeck, 2009) и нередко сопровождается попытками сопоставить особенности такого кодирования с анализом речи у человека.

Исследования ответов одиночных нейронов коры бодрствующих приматов на видоспецифические звуковые сигналы начались еще полвека назад. Уже в первых работах, выполненных на белочьей обезьяне (Newman, Wollberg, 1973a, 1973b; Winter, Funkenstein, 1973), были выявлены основные особенности этих реакций.

В первичной слуховой зоне коры обычно не обнаруживалось выраженной специфики реакции именно на видовые коммуникационные звуки. Большинство нейронов отвечало более чем на половину предъявляемых звуков, причем прямо связать характер реакции на такие сигналы с частотной избирательностью клеток при действии тонов удавалось далеко не всегда.

В работе (Newman, Wollberg, 1973a) исследовали ответы на девять вариантов одного из типичных коммуникационных звуков этого животного. Обычно ответы можно было выявить при действии всех вариантов, хотя временной узор импульсации мог существенно различаться. Правда, в другой работе этих же авторов (Winter, Funkenstein, 1973) был приведен ответ одной клетки, у которой исследователи не выявляли ни фоновой активности, ни активности, вызванной тональными отрезками. При этом клетка генерировала спайковую активность только в ответ на два из десяти предъявляемых видовых коммуникационных криков. Это наблюдение, несомненно, требует подтверждения и внимательного анализа стабильности выявленной реакции на протяжении достаточно длительного интервала времени.

Дело в том, что уже в этих начальных работах были получены принципиально важные результаты, касающиеся вопроса об устойчивости предпочтения выбора той или иной вокализации (Wollberg, Newman, 1972; Manley, Muller-Preuss, 1978; Glass, Wollberg, 1979). Авторы обнаружили, что просто во время длительной регистрации одной и той же клетки реакция на один и тот же сигнал может существенно измениться. Более того, даже стабильность предпочтения исследуемым нейроном того или иного сигнала выдерживается далеко не всегда. К сожалению, в последующих работах проблема устойчивости ответов нередко не затрагивалась вовсе.

В одной из работ этой же группы исследователей рассматривалось предположение о том, что внутривидовые звуки, включающие в себя разные спектральные компоненты и характеризующиеся различной временной структурой, представлены в слуховой коре бодрствующей белочьей обезьяны синхронизированной активностью определенного ансамбля нейронов, распределенных по всему кохлеотопическому пространству (Pelleg-Toiba, Wollberg, 1991).

Подобный пространственно-временной механизм может оказаться толерантен к лабильности реакций отдельных клеток — свойству, характерному для многих клеток слуховой коры (Manley, Muller-Preuss, 1978; Glass, Wollberg, 1979). Более того, такая лабильность может обеспечить большую функциональную гибкость, поскольку конкретная клетка может быть членом более чем одного ансамбля и участвовать в классификации нескольких сигналов, т. е. может быть задействованной при разных обстоятельствах для различения разных звуков и даже при решении совершенно разных задач. Мы вернемся к обсуждению данной гипотезы в заключение работы.

Другим хорошо изученным объектом в отношении анализа видоспецифических звуков была макака-резус (*Macaca mulatta*), обладающая очень разнообразными коммуникационными звуками (Romanski, Averbeck, 2008). В одной из работ, выполненных на первичной слуховой коре этого животного, были получены результаты, несколько неожиданные для гипотезы о специализированном выделении видоспецифических коммуникационных звуков в этой зоне головного мозга (Remedios et al., 2009). Ответы клеток на видоспецифические крики оказались достоверно слабее, чем реакции на коммуникационные сигналы других приматов и даже на посторонние звуки, приблизительно выровненные по амплитуде.

Однако во вторичной слуховой зоне, локализованной в инсулярной области, ситуация изменилась, и уже видовые сигналы оказались

достоверно предпочтительнее. Различия между первичной корой и слуховой областью инсулы были не очень резкими, но абсолютно достоверными.

В работе (Recanzone, 2008) были исследованы ответы на четыре разных коммуникационных звука у нейронов макаки, локализованных как в первичной, так и в некоторых вторичных зонах коры этого объекта. Практически все исследованные клетки отвечали на все предъявляемые стимулы, причем как на натуральные звуки, так и на звуки, воспроизводимые в обратном направлении.

Довольно подробное сравнение реакций на видовые коммуникационные сигналы и другие окружающие звуки было проведено при исследовании реакции нейронов еще нескольких вторичных слуховых зон животных этого вида (Rauschecker, 1998; Kusmierek, Rauschecker, 2009). Были выявлены довольно существенные и даже разнонаправленные различия эффективности реакции на эти сигналы в разных зонах, однако эти различия обычно можно было объяснить за счет особенностей частотно-временных свойств использованных сигналов, не прибегая к аргументам о значимости этих звуков для выживания вида.

В другой публикации было осуществлено исследование вторичных слуховых зон животных этого же вида, локализованных латерально по отношению к первичной слуховой коре (Tian et al., 2001). Приведенные в работе примеры свидетельствовали в пользу того, что в передней части латеральной зоны чаще встречаются клетки, специфически реагирующие на конкретный коммуникационный стимул, независимо от его пространственного положения. Однако в этой же работе была выявлена клетка, расположенная в каудальной части этой зоны, которая реагировала только на один из семи предъявляемых звуков и только при его излучении из определенного сектора пространства.

Есть некоторые основания полагать, что специализированные области коры, возможно служащие для распознавания и даже идентификации голосов сородичей, у макак (*Macaca mulatta*) присутствуют в вентролатеральной префронтальной коре. В этой зоне мозга большинство клеток реагировало только на небольшое число (от двух до пяти) звуков в предъявляемом наборе из десяти возможных вокализаций (Romanski et al., 2005; Plakke et al., 2013). Качественно возможную роль этой зоны в идентификации коммуникационных сигналов была подтверждена методом магнитно-резонансной томографии (Petkov et al., 2008).

Ряд работ выполнен на южноамериканских миниатюрных приматах, называемых игрунками (marmosets). В первой статье, выполненной на наркотизированных барбитуратами животных вида обыкновенная игрунка (*Callithrix jacchus*), особенно подчеркивалось выделение в первичной слуховой коре сигналов, соответствующих одному из видовых коммуникационных звуков (Wang et al., 1995). Этот звук представлял собой последовательность коротких отрезков, различающихся между собой как спектральным составом, так и временами нарастания и спада амплитуды огибающей.

Авторы отмечали, что в большинстве исследованных нейронов ответ на натуральный сигнал был существенно сильнее, чем на сигнал, воспроизводимый в обратном направлении, трактуя это наблюдение как свидетельство специфического выделения в первичной слуховой коре именно коммуникационных звуков.

Однако такая трактовка не представляется достаточно убедительной. В той же работе (Wang et al., 1995) наблюдали популяцию, хотя и меньшую по числу клеток, но демонстрирующую прямо противоположные свойства, когда ответ на сигнал, воспроизводимый в обратном направлении, был сильнее ответа на натуральный стимул. При этом преимущество натурального сигнала довольно легко можно было связать с известными особенностями реакции многих корковых нейронов, предпочитающих резкие времена нарастания огибающей сигнала.

В последующем было осуществлено даже специальное исследование, в котором ответ на эту же пару сигналов анализировали в слуховой коре домашней кошки, где превосходства естественного сигнала обезьяны над обращенным сигналом не наблюдали (Wang, 2000; Wang, Kadia, 2001). Это вновь пробудило интерес к гипотезе о выраженном специализированном выделении именно видовых сигналов в первичной слуховой коре. Однако затем в нейронах слуховой коры другого, столь же далекого от приматов, объекта (хорьки) после небольшой тренировки наблюдалось если не исключительное выделение данного звука то, по крайней мере, существенное улучшение кодирования его временных характеристик (Schnupp et al., 2006).

Авторы отмечают, что эти результаты заставляют сомневаться в функциональной значимости нейронов-детекторов, выделяющих именно коммуникационные стимулы на уровне первичной слуховой коры.

В работе той же лаборатории (Sadagopan, Wang, 2009) были приведены единичные примеры очень резкой нелинейности взаимодействия разных

спектрально-временных особенностей предъявляемых одновременно сигналов в первичной слуховой коре. Один такой нейрон, не отвечавший на тональные стимулы, реагировал на шесть из 20 предъявляемых видовых сигналов, причем на один из них особенно интенсивно.

Стоит отметить, что другие, весьма яркие иллюстрации резкой фасилитации ответов при предъявлении суммы двух тональных компонент в работе были описаны вне связи с параметрами коммуникационных сигналов (их рис. 2–4). Таким образом, эти результаты скорее свидетельствуют о резкой нелинейности взаимодействия разных входов, определяющих реакцию корковых нейронов, чем о выделении именно признаков коммуникационных звуков.

В последующих работах при исследовании этих южноамериканских широконосых обезьян Нового Света особое внимание было уделено эффекту подавления ответов клеток коры на собственный сигнал в процессе фонации. Такой эффект, хорошо выраженный и у людей, наблюдали во многих, хотя и не во всех, клетках первичной слуховой коры приматов (Eliades, Wang, 2017; Eliades, Tsunada, 2018).

Нейроны премоторной (Roy et al., 2016) и фронтальной (Miller et al., 2015) коры этих животных специфически реагировали накануне и во время излучения звука, напоминая поведение гомологичных зон человека при произнесении речевых сигналов. В нейронах фронтальной коры выявлено отличие реакций при пассивном восприятии звуков и при обмене информацией (Miller et al., 2015). Что касается реальной избирательности ответов на различные варианты коммуникационных звуков, то в прежние годы этот вопрос обычно не затрагивали.

Однако недавно была опубликована работа группы китайских авторов, возможно, позволяющая вновь поставить вопрос о существовании выраженных детекторов коммуникационных сигналов в головном мозге животных. При регистрации импульсной активности нейронов одного из важнейших базальных ядер — миндалины у двух обезьян, принадлежащих к виду (*Callithrix jacchus*), эти исследователи обнаружили нейроны, четко реагирующие только на один из трех коммуникационных видовых стимулов и очень слабо отвечающие на иные звуки, в том числе довольно сложные (Jia et al., 2023).

Интересную попытку вновь обнаружить специализированные детекторы коммуникационных стимулов в первичной слуховой коре предприняли авторы работы (Kanwal, Rauschecker, 2007), сопоставившие результаты исследования

ответов на эти сигналы у макак-резусов и усатых летучих мышей (*Pteronotus parnellii*).

Следует заметить, что даже у летучих мышей, общающихся между собой короткими звуками с выраженной частотной модуляцией, исследователям не удалось продемонстрировать преимущество нормального предъявления этих звуков по сравнению с воспроизведением их в обратном направлении (Medvedev, Kanwal, 2004). В анализируемой работе (Kanwal, Rauschecker, 2007) авторы снова вернулись к гипотезе о нелинейной суммации нейронами слуховой системы спектральных составляющих сложного звука, сформулированной ранее применительно к амфибиям (Frishkopf et al., 1968; Capranica, Moffat, 1983) и дополнительно исследованной на мышах (Akimov et al., 2017).

Авторы привели единичные примеры, в которых реакция на сумму низкочастотного и высокочастотного компонента сигнала количественно превышала сумму ответов на эти две составляющие. На рисунке, иллюстрирующем этот эффект у макаки-резуса, нелинейная суммация была выражена только в реакции на окончание стимула при выраженной вариабельности и пачковости ответов на каждое отдельное предъявление (Kanwal, Rauschecker, 2007, их рис. 5b).

Несколько более убедительный, но также единичный пример был приведен одним из этих авторов еще значительно раньше (Rauschecker, 1998, рис. 6). Сама длительность временного интервала между этими публикациями косвенно свидетельствует о том, что нелинейная возбудительная суммация различных частотных компонент, если и встречается в некоторых зонах слуховой коры, не может рассматриваться в качестве основного механизма выделения коммуникационных звуков.

Было осуществлено также прямое сопоставление реакции на коммуникационные звуки и речевые сигналы в первичной слуховой коре человека и макаки (*Macaca fascicularis*). Реакции на эти стимулы у исследуемых объектов качественно были весьма схожи и тоже не демонстрировали специфического выделения сигналов, присущих исследуемому виду (Steinschneider et al., 2013).

Таким образом, и в этой группе наземных позвоночных на уровне первичных корковых областей не удается обнаружить нейронов — выраженных детекторов какого-либо из коммуникационных сигналов. Вопрос о возможной специфике реакций в корковых зонах более высокого порядка остается открытым, а применительно к людям находится вне рамок данного обзора. Учитывая данные работы (Jia et al., 2023), перспективным представляется поиск детекторов

коммуникационного сигнала в базальных ядрах мозга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Остается много нерешенных вопросов, однако имеющиеся экспериментальные данные, полученные на самых разнообразных объектах, свидетельствуют о том, что нейроны прямого слухового пути животных обеспечивают нейронную репрезентацию коммуникационных звуков посредством общих механизмов представления сложных слуховых объектов.

Остается неоспоримым факт: нейроны даже самых высоких уровней слухового пути обычно реагируют на весьма широкий диапазон звуковых сигналов, включая, конечно, и коммуникационные звуки исследуемого вида.

Поскольку слуховые рецептивные поля усложняются по мере того, как исследователь поднимается по иерархии слуховой обработки, специфика нейронных реакций на сложные стимулы постепенно повышается на последовательных этапах слуховой обработки, и временной паттерн ответа клеток становится более разнообразным.

Существует мало систематических доказательств, подтверждающих повышение избирательности этих реакций в отношении эффективности ответа именно на видовые коммуникационные звуки с формированием истинных детекторов того или иного звука (De Cheveigne, 2001; Nelken et al., 2003). При этом остается не вполне ясным даже простой вопрос о том, какие именно параметры реакции клеток наиболее значимы для принятия решения. Так, при исследовании ответов на коммуникационные сигналы в миндалевидном ядре летучей мыши авторы пришли к выводу, что наиболее информативным параметром реакции является не частота импульсации ответа, а длительность его последствия (Gadziola et al., 2012; Peterson, Wenstrup, 2012).

Подводя итоги, можно сказать, что полученные в течение нескольких десятилетий экспериментальные результаты трудно согласовать с гипотезой о том, что слуховая система наземных позвоночных эволюционировала с основной целью распознавания коммуникационных звуков. Более естественно допустить, что на корковых уровнях головного мозга формируются динамические ансамбли нейронных элементов, импульсация которых при действии определенных стимулов четко синхронизируется во времени.

Импульсация отдельного нейрона даже самых высоких уровней прямого слухового пути коры передает информацию только об определенных

частотно-временных особенностях воспринимаемого сигнала, а целостное представление звука возникает именно вследствие возникновения специфических ансамблей синхронно реагирующих элементов.

При этом кортикальным механизмом, критически важным для выделения источника, может стать анализ когерентности, при помощи которого все совпадающие во времени признаки одного источника идентифицируются, группируются и, в конечном счете, отделяются от других источников (De Charms, 1996). Это может осуществляться на основе большого числа признаков сигнала, выделенных одиночными нейронами, как на подкорковых уровнях, так и в первичной слуховой коре млекопитающих, а также в иных центральных отделах головного мозга наземных позвоночных. Несколько лет эта гипотеза находит все больше сторонников, причем не только среди исследователей слуховой системы (Bizley et al., 2010; Metzen et al., 2015; Gansel, 2022). Связь подобных ансамблей с базальными ядрами мозга еще предстоит исследовать.

Следует предположить, что формируемые ансамбли обладают высокой пластичностью, быстро адаптируясь, чтобы модулировать свою значимость в соответствии с целями и объектом внимания (Metzen et al., 2015). В настоящее время изучение возникновения и динамического изменения во времени нейронных ансамблей коры мозга все еще в зачаточном состоянии, однако есть все основания надеяться на быстрое развитие этого направления исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов А.Г. Кодирование моделей крика дискомфорта мышат популяцией нейронов центрального ядра заднего холма среднего мозга мыши (*Mus musculus*). *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 2013. Т. 49. № 3. С. 233–236.
- Бибиков Н.Г. Импульсная активность нейронов *torus semicircularis* травяной лягушки (*Rana temporaria*) *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 1974. Т. 10. № 1. С. 40–47.
- Бибиков Н.Г. Реакция нейронов полукружного турса озерной лягушки (*Rana g. ridibunda*) на некоторые коммуникационные сигналы амфибий. *Зоолог. журн.* 1987. Т. 66. № 8. С. 1214–1223.
- Бибиков Н.Г. Активность слуховых нейронов истмальной зоны озерной лягушки. *Сенсорные системы.* 2002. Т. 16. № 1. С. 23–34.
- Бибиков Н.Г. Методы оценки слуховых способностей бесхвостых амфибий. *Зоолог. журн.* 2019. Т. 98. № 3. С. 285–301. <https://doi.org/10.1134/S0044513419030048>

- Adrian E.D., Craik K.J.W., Sturdy R.S. The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. *Proceed. Royal Society London*. 1938. V. 125. № 841. P. 435–455. <https://doi.org/jstor.org/stable/i204892>
- Akimov.G., Egorova M.A., Ehret G. Spectral summation and facilitation in on- and off-responses for optimized representation of communication calls in mouse inferior colliculus. *Eur. J.Neurosci*. 2017. V. 46. № 3. P. 440–459. <https://doi.org/10.1111/ejn.13488>.
- Aushana Y., Souffi S., Edeline J.-M., Lorenzi C., Huetz C. Robust neuronal discrimination in primary auditory cortex despite degradations of spectro-temporal acoustic details: comparison between guinea pigs with normal hearing and mild age-related hearing loss. *J. Assoc. Res. Otolaryng*. 2018. V. 19. № 2. P. 163–180. <https://doi.org/10.1007/s10162-017-0649-1>.
- Betancourth-Cundar M., Lima A.P., Hödl W., Amézquita A. Decoupled evolution between senders and receivers in the Neotropical *Allobates femoralis* frog complex. *Plos One*. 2016. V. 11. P. E0155929. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155929>
- Bibikov N.G. Auditory units in the medulla of the marsh frog with unusual patterns of spontaneous activity. *J. Comp. Physiol. A*. 1993. V. 173. №. 1. P. 123–131. <https://doi.org/10.1007/bf00209624>
- Bibikov N.G., Elepfandt A. Auditory evoked potentials from medulla and midbrain in the clawed frog *Xenopus laevis*. *Hear. Res*. 2005. V. 204. P. 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2004.12.009>
- Bibikov N.G. Nizamov S.V. Temporal coding of low-frequency amplitude modulation in the torus semicircularis of the grassfrog. *Hear. Res*. 1996. V. 101. № 1. P. 23–44. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(96\)00128-1](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(96)00128-1)
- Bibikov N.G. Nizamov S.V. Statistical characteristics of the spike activity of neurons in the midbrain auditory center in frogs on exposure to tones modulated by low-frequency noise. *Neurosc. Behav. Physiol*. 2018. V. 48. № 6. P. 764–773. <https://doi.org/10.1007/s11055-018-0628-y>
- Bibikov N.G. Addition of noise enhanced neural synchrony to amplitude-modulated sounds in the frog's midbrain. *Hear. Res*. 2002. V. 173. № 1. P. 21–28. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(02\)00456-2](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(02)00456-2)
- Bibikov N.G., Grubnik O.N. Responses to intensity increments and decrements in different types of midbrain auditory units of the frog. *Acoustical signal processing in the central auditory system*. New York. Plenum Press.1997. P. 271–277. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8712>.
- Bizley J.K., Walker K.M. M., King A.J., Schnupp J.W.H. Neural ensemble codes for stimulus periodicity in auditory cortex. *J. Neurosc*. 2010. V. 30. № 14. P. 5078–5091. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5475-09.2010>
- Brittan-Powell E.F., Christensen-Dalsgaard J., Tang Y.Z., Carr C., Dooling R.J. The auditory brainstem response in two lizard species. *J. Acoust. Soc. Amer*. 2010. V. 128. P.787–794. <https://doi.org/10.1121/1.3458813>
- Capranica R.R., Moffat A.J.M. Neurobehavioral correlates of sound communication in anurans. *Advances in Vertebrate Neuroethology*. Eds: Ewert J.P., Capranica R.R., Ingle D.J. Springer US. Boston.1983. P. 701–730. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4412-4_36
- Carruthers I.M., Laplagne D.A., Jaegle A., Briguglio J.J., Mwilambwe-Tshilobo L., Natan R.G., Geffen M.N. Emergence of invariant representation of vocalizations in the auditory cortex. *J. Neurophysiol*. 2015. V. 114. № 5. P. 726–740. <https://doi.org/10.1152/jn.00095.2015>.
- Chen J., Jono T., Cui J., Yue X., Tang Y. The acoustic properties of low intensity vocalizations match hearing sensitivity in the webbed-toed gecko *Gekko subpalmatus*. *Plos ONE*. 2016. V. 11. P. E0146677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146677>
- Cobo-Cuan.A., Narins P.M. Reciprocal matched filtering in the inner ear of the african clawed frog (*Xenopus laevis*). *J. Ass. Res. Otolaryng*. 2020. V. 21. P. 33–42. <https://doi.org/10.1007/s10162-019-00740-4>
- De Charms R.C., Merzenich M.M. Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing. *Nature*.1996. V. 381. P. 610–613. <https://doi.org/10.1038/381610a0>
- De Cheveigne A. The auditory system as a “separation machine”. *Physiological and psychophysical bases of auditory function*. Eds: Breebart D.J., Houtsma A.J.M., Kohlrausch A., Prijs V.F., Schoonhoven R. Maastricht. 2001. P. 453–460.
- Egorova M., Akimov A. Specialization of neurons with different response patterns in the mouse *Mus Musculus* auditory midbrain and primary auditory cortex during communication call processing. *J. Evol. Biochem. Physiol*. 2020. V. 56. P. 406–414. <https://doi.org/10.1134/S0022093020050038>.
- Ehret G., Geissler D. Communication-call representation in the mouse auditory cortex: perception vs. recognition // In the book “*Plasticity and Signal Representation in the Auditory System*”. 2005. P. 85–96. <https://doi.org/10.1007/0-387-23181-1-8>
- Eliades S.J., Tsunada J. Auditory cortical activity drives feedback-dependent vocal control in marmosets. *Nature Comm*. 2018. V. 9. №.1. P.1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04961-8>
- Eliades S.J., Wang X. Contributions of sensory tuning to auditory-vocal interactions in marmoset auditory cortex. *Hear. Res*. 2017. V. 348. P. 98–111. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2017.03.001>
- Endler J.A. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosoph. Transactions: Biol.Sciences*.1993. V. 340. P. 215–225. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0060>

- Frishkopf L.S., Capranica R.R., Goldstein M.H.J. Neural coding in the bullfrog's auditory system – a teleological approach. *Proceedings IEEE*. 1968. V. 56. № 6. P. 969–980. <https://doi.org/10.1109/proc.1968.6448>
- Fuzessery M., Feng A.S. Mating call selectivity in the thalamus and midbrain of the leopard frog (*Rana p. Pipiens*): Single and multiunit analyses. *J. Comp. Physiol.* 1983. V. 150. P. 333–344. <https://doi.org/10.1007/BF00605023>
- Gadziola M.A., Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Wenstrup J.J. A novel coding mechanism for social vocalizations in the lateral amygdala. *J. Neurophysiol.* 2012. V. 107. P. 1047–1057. <https://doi.org/10.1152/jn.00422.2011>
- Gansel K.S. Neural synchrony in cortical networks: mechanisms and implications for neural information processing and coding. *Front. Integr. Neurosci.* 2022. V. 16. P. 900715. <https://doi.org/10.3389/fnint.2022.900715>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Edeline J.M. Cortical inhibition reduces information redundancy at presentation of communication sounds in the primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2013a. V. 33. №. 26. P.10713–10728. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0079-13.2013>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Laudanski J., Occelli F., Edeline J.M. How do auditory cortex neurons represent communication sounds? *Hear Res.* 2013b. V. 305. P. 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.03.011>
- Gehr D.D., Komiya H., Eggermont J.J. Neuronal responses in cat primary auditory cortex to natural and altered species-specific calls. *Hear Res.* 2000.V. 150. P. 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(00\)00170-2](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(00)00170-2)
- Geissler D.B., Ehret. G. Time-critical integration of formants for perception of communications calls in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. P. 9021–9025. <https://doi.org/10.1073/pnas.122606499>
- Glass I., Wollberg Z. Lability in the responses of cells in the auditory cortex of squirrel monkeys to species-specific vocalizations. *Exp. Brain Res.*1979. V. 34. P. 489–498. <https://doi.org/10.1007/BF00239144>
- Gourévitch B., Eggermont J.J. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. № 1. P. 144–158. <https://doi.org/10.1152/jn.00807.2006>
- Goutte S., Mason M.J., Christensen-Dalsgaard J., Montealegre F., Chivers B., Sarria F.A., Antoniazzi M.M., Jared C., Toledo L.F. Evidence of auditory insensitivity to vocalization frequencies in two frogs. *Scientific Reports* .2017. V. 7. Article 12121. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12145-5>
- Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Palmer A.R., Wallace M.N. Processing of communication calls in guinea pig auditory cortex. *Plos ONE.* 2012a. V. 7. Article e51646. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051646>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Different representations of tooth chatter and purr call in guinea pig auditory cortex. *Neuroreport.* 2011b. V. 22. № 12. P. 613–616. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283495ae9>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Age differences in the purr call distinguished by units in the adult guinea pig primary auditory cortex. *Hear. Res.* 2011a. V. 277. P. 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2011.01.018>
- Gupta S., Alluri R.K., Rose G.J., Bee M.A. Neural basis of acoustic species recognition in a cryptic species complex. *J. Exp. Biol.* 2021. V. 224. № 23. Article Jeb243405. <https://doi.org/10.1242/jeb.243405>
- Hall J.C., Feng A.S. Evidence for parallel processing in the frog's auditory thalamus. *J. Comp. Neurol.* 1987. V. 258. № 3. P. 407–419. <https://doi.org/10.1002/cne.902580309>. PMID: 3495555.
- Huetz C., Philibert B., Edeline J.-M. A spike timing code for discriminating conspecific vocalizations in the thalamocortical system of anesthetized and awake guinea pigs. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 334–350. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3269-08.2009>
- Huetz C., Gourevitch B., Edeline J.-M. Neural codes in the thalamocortical auditory system: From artificial stimuli to communication sounds. *Hear Res.* 2011. V. 271. P. 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.01.010>
- Jia G., Bai S., Lin Y., Wang X., Zhu L., Lyu C., Sun G., An K., Roe A.W., Li X., Gao L. Representation of conspecific vocalizations in amygdala of awake marmosets. *Natl. Sci. Rev.* 2023. V. 10. Article nwad194. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwad194>.
- Kar M., Pernia M., Williams K. et al. Vocalization categorization behavior explained by a feature-based auditory categorization model. *Elife.* 2022. V. 11. E78278. <https://doi.org/10.7554/elife.78278>
- Kanwal J.S., Rauschecker J.P. Auditory cortex of bats and primates: managing species-specific calls for social communication. *Frontiers in Bioscience.* 2007. V. 12. P. 4621–4640. <https://doi.org/10.2741/2413>
- Kusmierek P., Rauschecker J.P. Functional specialization of medial auditory belt cortex in the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 102. P. 1606–1622. <https://doi.org/10.1152/jn.00167.2009>
- Labra A., Reyes-Olivares C., Moreno-Gómez F.N., Velásquez N.A., Penna M., Delano P.H., Narins P.M. Geographic variation in the matching between call characteristics and tympanic sensitivity in the Weeping lizard. *Ecol. Evol.* 2021. V. 11. № 24. P. 18633–18650. <https://doi.org/10.1002/ece3.8469>
- Lee N., Schrode K.M., Bee M.A. Nonlinear processing of a multicomponent communication signal by combination-sensitive neurons in the anuran inferior colliculus. *J. Comp. Physiol. S.A.* 2017. V. 203. № 9. P. 749–772. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1195-3>
- Lettvin J.Y., Maturana H.R., McCulloch W.S., Pitts W. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proceedings of the*

- IRE*. 1959. V. 47. P. 1940–1951. <https://doi.org/10.1109/jrproc.1959.287207>
- Lu S., Steadman M, Ang. G.W.Y., Kozlov A. Composite receptive fields in the mouse auditory cortex. *J. Physiol.* 2023. V. 601. № 18. P. 4091–4104. <https://doi.org/10.1113/JP285003>
- Ma H., Qin L., Dong C., Zhong R., Sato Y. Comparison of neural responses to cat meows and human vowels in the anterior and posterior auditory field of awake cats. *Plos ONE*. 2013. V. 8. Article E52942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052942>
- Manley G., Kraus J. Exceptional high-frequency hearing and matched vocalizations in Australian pygopod geckos. *J. Exp. Biology*. 2010. V. 213. P. 1876–1885. <https://doi.org/10.1242/jeb.040196>
- Manley J.A., Muller-Preuss P. Response variability of auditory cortex cells in the squirrel monkey to constant acoustic stimuli. *Exp. Brain Res*. 1978. V. 32. № 2. P. 171–180. <https://doi.org/10.1007/bf00239725>
- Mathevon N., Vergne A., Aubin T. Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? *Proceed. Meet. Acoust.* 2013. V. 19. Article 010001. <https://doi.org/10.1121/1.4799192>
- Medvedev A.V., Kanwal J.S. Local field potentials and spiking activity in the primary auditory cortex in response to social calls. *J. Neurophysiol.* 2004. V. 92. № 1. P. 52–65. <https://doi.org/10.1152/jn.01253.2003>
- Metzen M.G., Jamali M., Carriot J., Ávila-Ákerberg O., Cullen K.E., Chacron M.J. Coding of envelopes by correlated but not single-neuron activity requires neural variability. *Proceed. Nat. Acad. Sciences*. 2015. V. 112. № 15. 4791–4796. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418224112>
- Miller C.T., Thomas A.W., Nummela S.U., de la Mothe L.A. Responses of primate frontal cortex neurons during natural vocal communication. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 2. P. 1158–1171. <https://doi.org/10.1152/jn.01003.2014>
- Montes-Lourido P., Kar M., David S.V., Sadagopan S. Neuronal selectivity to complex vocalization features emerges in the superficial layers of primary auditory cortex. *Plos. Biol.* 2021. V. 19. Article E3001299. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001299>
- Montes-Lourido P., Kar M., Pernia M., Parida S., Sadagopan S. Updates to the guinea pig animal model for in-vivo auditory neuroscience in the low-frequency hearing range. *Hear Res*. 2022. V. 424. Article 108603. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2022.108603>
- Mudry K.M., Capranica R.R. Correlation between auditory evoked responses in the thalamus and species-specific call characteristics. *J. Comp. Physiol.* 1987. V. 160. P. 477–489. <https://doi.org/10.1007/BF00615081>
- Nelken I.A., Fishbach L., Las L., Ulanovsky N., Farkas D. Primary auditory cortex of cats: feature detection or something else? *Biol. Cyber.* 2003. V. 89. P. 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00422-003-0445-3>
- Newman J.D., Wollberg Z. Responses of single neurons in the auditory cortex of squirrel monkeys to variants of a single call type. *Exp. Neurol.* 1973a. V. 40. P. 821–824. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(73\)90116-7](https://doi.org/10.1016/0014-4886(73)90116-7)
- Newman J.D., Wollberg Z. Multiple coding of species-specific vocalizations in the auditory cortex of squirrel monkeys. *Brain Res*. 1973b. V. 54. P. 287–304. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90050-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90050-4)
- Penna M., Velásquez N.A., Bosc J. Dissimilarities in auditory tuning in midwife toads of the genus *Alytes* (Amphibia: Anura). *Biol. J. Linnean Society*. 2015. V. 116. P. 41–51. <https://doi.org/10.1111/bij.12563>
- Petkov C.I., Kayser C., Steudel T., Whittingstall K., Augath M., Logothetis N.K. A voice region in the monkey brain. *Nat. Neurosci.* 2008. V. 1. P. 367–374. <https://doi.org/10.1038/nn2043>
- Philibert B., Laudanski J., Edeline J.-M. Auditory thalamus responses to guinea pig vocalizations: a comparison between rat and guinea pig. *Hear Res*. 2005. V. 209. P. 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.07.004>
- Peterson D.C., Wenstrup J.J. Selectivity and persistent firing responses to social vocalizations in the basolateral amygdala. *Neuroscience*. 2012. V. 17. P. 154–171. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.04.069>
- Plakke B., Diltz M.D., Romanski L.M. Coding of vocalizations by single neurons in ventrolateral prefrontal cortex. *Hear. Res*. 2013. V. 305. P. 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.07.011>
- Poremba A., Bigelow J., Rossi B. Processing of communication sounds: contributions of learning, memory, and experience. *Hear. Res*. 2013. V. 305. P. 31–34. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.06.005>
- Portfors C.V., Roberts P. D, Jonson K. Over-representation of species-specific vocalizations in the awake mouse inferior colliculus. *Neuroscience* 2009. V. 162. P. 486–500. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.04.056>
- Potter H.D. Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. *J. Neurophysiol.* 1965. V. 28. № 6. P. 1155–1184. <https://doi.org/10.1152/jn.1965.28.6.1155>
- Qin L., Wang J.Y., Sato Y. Representations of cat meows and human vowels in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008. V. 99. P. 2305–2319. <https://doi.org/10.1152/jn.01125.2007>
- Rauschecker J.P. Parallel processing in the auditory cortex of primates. *Audiol. Neurotol.* 1998. V. 3. № 2-3. P. 86–103. <https://doi.org/10.1159/000013784>
- Recanzone G.H. Representation of conspecific vocalizations in the core and belt areas of the auditory cortex in the alert macaque monkey. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 13184–13193. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-08.2008>
- Remedios R., Logothetis N.K., Kayser C. An auditory region in the primate insular cortex responding

- preferentially to vocal communication sounds. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 1034–1045. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4089-08.2009>
- Roberts P.D., Portfors C.V. Responses to social vocalizations in the dorsal cochlear nucleus of mice. *Front. Syst. Neurosci.* 2015. V. 9. P.172–177. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2015.00172>
- Romanski L.M., Averbeck B.B. The primate cortical auditory system and neural representation of conspecific vocalizations. *Ann. Rev. Neurosci.* 2009. V. 32. P. 315–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.051508.135431>
- Romanski L.M., Averbeck B.B., Diltz M. Neural representation of vocalizations in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 93. P. 734–747. <https://doi.org/10.1152/jn.00675.2004>
- Roy S., Zhao L., Wang X. Distinct neural activities in premotor cortex during natural vocal behaviors in a New World primate. The common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J. Neurosci.* 2016. V. 36. P. 12168–12179. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1646-16.2016>
- Royer J., Huetz C., Occelli F., Cancela J.M., Edeline J.M. Enhanced discriminative abilities of auditory cortex neurons for pup calls despite reduced evoked responses in c57bl/6 mother mice. *Neuroscience.* 2021. V. 453. P. 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.11.031>
- Sangiameo D.T., Warren M.R., Neunuebel J.P. Ultrasonic signals associated with different types of social behavior of mice. *Nature Neurosci.* 2020. V. 23. P. 411–422. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Sadagopan S., Wang X. Nonlinear spectrotemporal interactions underlying selectivity for complex sounds in auditory cortex. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 36. P. 11192–11202. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Schnupp J.W.H., Hall T.M. et al. Plasticity of temporal pattern codes for vocalization stimuli in primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. № 18. P. 4785–4795. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.4330-05.2006>
- Souffi S., Lorenzi C., Varnet L., Huetz C., Edeline J.M. Noise-sensitive but more precise subcortical representations coexist with robust cortical encoding of natural vocalizations. *J. Neurosci.* 2020. V. 40. № 27. P. 5228–5246. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2731-19.2020>
- Sovijarvi A.R.A. Detection of natural complex sounds by cells in the primary auditory cortex of the cat. *Acta Physiol. Scand.* 1975. V. 93. P. 318–335. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1975.tb05821.x>
- Steinschneider M., Nourski K.V., Fishman Y.I. Representation of speech in human auditory cortex: is it special? *Hear Res.* 2013. V. 305. P. 57–73. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.05.013>
- Suta J., Kvasniak E., Popelar J., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the inferior colliculus of the guinea pig. *J. Neurophysiol.* 2003. V. 90. P. 3794–3808. <https://doi.org/10.1152/JN.01175.2002>
- Suta D., Popelar J., Kvasniak E., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the medial geniculate body of the guinea pig. *Exp. Brain Res.* 2007. V. 183. P. 377–388. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1056-3>
- Syka J., Suta D., Popelar J. Responses to species-specific vocalizations in the auditory cortex of awake and anesthetized guinea pigs. *Hear. Res.* 2005. V. 206. P. 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.013>
- Tanaka H., Taniguchi I. Responses of medial geniculate neurons to species-specific vocalized sounds in the guinea pig. *Jap. J. Physiol.* 1991. V. 41. № 6. P. 817–829. <https://doi.org/10.2170/jjphysiol.41.817>
- Tian B., Reser D., Durham A., Kustov A., Rauschecker J.P. Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science.* 2001. V. 292. P. 290–293. <https://doi.org/10.2307/3082738>
- Tonini J.F.R., Provete D.B., Maciel N.M., Morais A.R., Goutte S., Toledo L.F., Pyron R.A. Allometric escape from acoustic constraints is rare for frog calls. *Ecology Evol.* 2020. V. 10. P. 3686–3695. <https://doi.org/10.1002/ece3.6155>
- Velásquez N.A., Valdes J.L., Vasquez R.A., Penna M. Lack of phonotactic preferences of female frogs and its consequences for signal evolution. *Behav. Process.* 2015. V. 118. P. 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.06.001>
- Velásquez N.A., Moreno-Gómez F.N., Brunett E., Penna M. The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better. *Scientific Reports.* 2018. V. 8. P. 6990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25359-y>
- Vergne A.L., Thierry A., Martin S., Mathevon N. Acoustic communication in crocodylians: Information encoding and species specificity of juvenile calls. *Animal Cognition.* 2012. V. 15. P. 1095–1109. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0533-7>
- Wallace M.N., Palmer A.R. Functional subdivisions in low-frequency primary auditory cortex (A1). *Exp. Brain Res.* 2009. V. 194. P. 395–408. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1714-8>
- Wallace M.N., Shackleton T.M., Anderson L.A., Palmer A.R. Representation of the purr call in the guinea pig primary auditory cortex. *Hear Res.* 2005. V. 204. P. 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.007>
- Wang X., Wang D., Wu X., Wang C., Wang R., Xia T. Response specificity to advertisement vocalization in the Chinese alligator (*Alligator sinensis*). *Ethology.* 2009. V. 115. P. 832–839. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01671.x>
- Wilczynski W., Ryan M.J. The behavioral neuroscience of anuran social signal processing. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2010. V. 20. № 6. P. 754–763. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.021>

- Wilczynski W., Keddy-Hector A.C., Ryan M.J. Call patterns and basilar papilla tuning in cricket frogs. 1. Differences among populations and between sexes. *Brain Behavior. Evol.* 1992. V. 39. № 4. P. 229–237. <https://doi.org/10.1159/000114120>
- Winter P., Funkenstein H.H. The effect of species-specific vocalization on the discharge of auditory cortical cells in the awake squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Exp. Brain Res.* 1973. V. 18. P. 489–504. <https://doi.org/10.1007/BF00234133>.
- Wollberg Z., Newman J.D. Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalizations. *Science.* 1972. V. 175. P. 212–214. <https://doi.org/10.2307/1733054>
- Zhao L., Wang J., Yang Y., Zhu B., Brauth S.E., Tang Y., Cui J. An exception to the matched filter hypothesis: A mismatch of male call frequency and female best hearing frequency in a torrent frog. *Ecol. Evol.* 2016. V. 7. P. 419–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.2621>
- Ziegler L., Arim M., Narins P. Linking amphibian call structure to the environment: The interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behav. Ecol.* 2011. V. 22. P. 520–526. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr011>

The characteristic features of the auditory neurons responses in terrestrial vertebrates to species-specific communication calls (analytical review)

N. G. Bibikov^{1, 2, *}

¹ N.N. Andreev Acoustic Institute
117036, Moscow, Shvernik str., 4, Russia

² A. A. Kharkevich Institute of Information Transmission Problems of the Russian Academy of Sciences
127051, Moscow, Bolshoy Karetny Lane, 19, Russia

* E-mail: nbibikov1@yandex.ru

One of the main functions of sensory systems is the implementation of intraspecific communication, which often occurs through the exchange of communication calls. It is quite natural that the hypothesis arises that the radiation and reception of these signals should be coordinated. There is usually a certain similarity in the characteristics of specific communication sounds and the receiving devices of an auditory analyzer. However, the degree of such correspondence in the neural structures of the brain remains a subject of debate. The review examines studies aimed at solving the issue of specialized encoding of such signals in the brains of various terrestrial vertebrates, ranging from tailless amphibians to primates. For decades, researchers have been searching for neurons in the direct auditory pathway that could serve as detectors of communication signals. However, an analysis of the extensive literature does not reveal the existence of any clearly defined area of the direct auditory pathway that would be specialized for analyzing this category of sounds. It seems that the functional significance of the neurons of this pathway consists of highlighting many features of the temporal flow within the entire perceived spectral composition of sound. This process is carried out on the trained synaptic connections in the process of permanent evolution, determined by the sensory environment. Dynamically organized ensembles of neurons can be formed in the central parts of the direct auditory pathway, synchronously reacting to the action of a certain sound. It is precisely such ensembles that can be considered as output structures of an auditory analyzer, which can determine the perception and the corresponding motor reactions.

Keywords: communication calls, direct auditory pathway, neuronal detectors, evolution

REFERENCES

- Akimov A.G. *Kodirovaniye modeley krika diskomforta myshat populyatsiyey neyronov tsentral'nogo yadra zadnego kholma srednego mozga myshi (Mus musculus)* [Encoding of pups' wriggling call models by neuronal population of midbrain inferior colliculus central nucleus in house mouse (*Mus musculus*)] *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology]. 2013. V. 49. № 3. P. 233–236 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0022093013030122>
- Bibikov N.G. *Impul'snaya aktivnost' neyronov torus semicircularis travyanoy lyagushki (Rana temporaria)* [Impulse activity of neurons of the torus semicircularis grass frog (*Rana temporaria*)] *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology]. 1974. V. 10. № 1. P. 40–47 (in Russian).
- Bibikov N.G. *Reaktsiya neyronov polukruzhnogo torusa ozernoy lyagushki (Rana ridibunda) na nekotoryye kommunikatsionnyye signaly amfibiy.* [Reaction of neurons of the semicircular torus of the lake frog (*Rana ridibunda*) to some communication signals of amphibians]. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoolog. Journal] 1987. V. 66. № 8. P. 1214–1223 (in Russian).
- Bibikov N.G. *Aktivnost' slukhovyykh neyronov istmal'noy zony ozernoy lyagushki.* [Activity of auditory neurons in the

- isthmal zone of the lake frog]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2002. V. 16. № 1. P. 23–34 (in Russian).
- Bibikov N.G. *Metody otsenki slukhovykh sposobnostey beskhvostykh amfibi* [Methods for assessing the hearing abilities of tailless amphibians]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoolog. Journal]. 2019. V. 98. № 3. P. 285–301. <https://doi.org/10.1134/S0044513419030048>
- Adrian E.D., Craik K.J.W., Sturdy R.S. The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. *Proceed. Royal Society London*. 1938. V. 125. № 841. P. 435–455. <https://doi.org/jstor.org/stable/i204892>
- Akimov G., Egorova M.A., Ehret G. Spectral summation and facilitation in on- and off-responses for optimized representation of communication calls in mouse inferior colliculus. *Eur. J. Neurosci*. 2017. V. 46. № 3. P. 440–459. <https://doi.org/10.1111/ejn.13488>
- Aushana Y., Souffi S., Edeline J.-M., Lorenzi C., Huetz C. Robust neuronal discrimination in primary auditory cortex despite degradations of spectro-temporal acoustic details: comparison between guinea pigs with normal hearing and mild age-related hearing loss. *J. Assoc. Res. Otolaryng*. 2018. V. 19. № 2. P.163–180. <https://doi.org/10.1007/s10162-017-0649-1>
- Betancourth-Cundar M., Lima A.P., Hödl W., Amézquita A. Decoupled evolution between senders and receivers in the Neotropical *Allobates femoralis* frog complex. *Plos One*. 2016. V. 11. Article E0155929. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155929>
- Bibikov N.G. Auditory units in the medulla of the marsh frog with unusual patterns of spontaneous activity. *J. Comp. Physiol. A*. 1993. V. 173. № 1. P. 123–131. <https://doi.org/10.1007/bf00209624>
- Bibikov N.G., Elepfandt A. Auditory evoked potentials from medulla and midbrain in the clawed frog *Xenopus laevis*. *Hear. Res.* 2005. V. 204. P. 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2004.12.009>
- Bibikov N.G., Nizamov S.V. Temporal coding of low-frequency amplitude modulation in the torus semicircularis of the grassfrog. *Hear. Res.* 1996. V. 101. № 1. P. 23–44. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(96\)00128-1](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(96)00128-1)
- Bibikov N.G., Nizamov S.V. Statistical characteristics of the spike activity of neurons in the midbrain auditory center in frogs on exposure to tones modulated by low-frequency noise. *Neurosci. Behav. Physiol.* 2018. V. 48. № 6. P. 764–773. <https://doi.org/10.1007/s11055-018-0628-y>
- Bibikov N.G. Addition of noise enhanced neural synchrony to amplitude-modulated sounds in the frog's midbrain. *Hear. Res.* 2002. V. 173. № 1. P. 21–28. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(02\)00456-2](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(02)00456-2)
- Bibikov N.G., Grubnik O.N. Responses to intensity increments and decrements in different types of midbrain auditory units of the frog. In: *Acoustical signal processing in the central auditory system*. New York. Plenum Press, 1997. P. 271–277. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8712>
- Bizley J.K., Walker K.M.M., King A.J., Schnupp J.W.H. Neural ensemble codes for stimulus periodicity in auditory cortex. *J. Neurosci*. 2010. V. 30. № 14. P. 5078–5091. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5475-09.2010>
- Brittan-Powell E.F., Christensen-Dalsgaard J., Tang Y.Z., Carr C., Dooling R.J. The auditory brainstem response in two lizard species. *J. Acoust. Soc. Amer.* 2010. V. 128. P. 787–794. <https://doi.org/10.1121/1.3458813>
- Capranica R.R., Moffat A.J.M. Neurobehavioral correlates of sound communication in anurans. *Advances in Vertebrate Neuroethology*. Eds: Ewert J.-P., Capranica R.R., Ingle D.J. Springer US. Boston. 1983. P. 701–730. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4412-4_36
- Carruthers I.M., Laplagne D.A., Jaegle A., Briguglio J.J., Mwilambwe-Tshilobo L., Natan R.G., Geffen M.N. Emergence of invariant representation of vocalizations in the auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 5. P.726–740. <https://doi.org/10.1152/jn.00095.2015>
- Chen J., Jono T., Cui J., Yue X., Tang Y. The acoustic properties of low intensity vocalizations match hearing sensitivity in the webbed-toed gecko *Gekko subpalmatus*. *Plos ONE*. 2016. V. 11. Article E0146677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146677>
- Cobo-Cuan A., Narins P.M. Reciprocal matched filtering in the inner ear of the african clawed frog (*Xenopus laevis*). *J. Ass. Res. Otolaryng*. 2020. V. 21. P. 33–42. <https://doi.org/10.1007/s10162-019-00740-4>
- De Charms R.C., Merzenich M.M. Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing. *Nature*. 1996. V. 381. P. 610–613. <https://doi.org/10.1038/381610a0>
- De Cheveigne A. The auditory system as a “separation machine”. *Physiological and psychophysical bases of auditory function*. Eds: Breebart D.J., Houtsma A.J.M., Kohlrausch A., Prijs V.F., Schoonhoven R. Maastricht. 2001. P. 453–460.
- Egorova M., Akimov A. Specialization of neurons with different response patterns in the mouse *Mus Musculus* auditory midbrain and primary auditory cortex during communication call processing. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2020. V. 56. P. 406–414. <https://doi.org/10.1134/S0022093020050038>
- Ehret G., Geissler D. Communication-call representation in the mouse auditory cortex: perception vs. recognition. *Plasticity and Signal Representation in the Auditory System*. 2005. P. 85–96. <https://doi.org/10.1007/0-387-23181-1-8>
- Eliades S.J., Tsunada J. Auditory cortical activity drives feedback-dependent vocal control in marmosets. *Nature Comm.* 2018. V. 9. № 1. P.1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04961-8>

- Eliades S.J., Wang X. Contributions of sensory tuning to auditory-vocal interactions in marmoset auditory cortex. *Hear. Res.* 2017. V. 348. P. 98–111. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2017.03.001>
- Endler J.A. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosoph. Transactions: Biol. Sciences.* 1993. V. 340. P. 215–225. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0060>
- Frishkopf L.S., Capranica R.R., Goldstein M.H.J. Neural coding in the bullfrog's auditory system – a teleological approach. *Proceedings IEEE.* 1968. V. 56. № 6. P. 969–980. <https://doi.org/10.1109/proc.1968.6448>
- Fuzessery M., Feng A.S. Mating call selectivity in the thalamus and midbrain of the leopard frog (*Rana p. Pipiens*): Single and multiunit analyses. *J. Comp. Physiol.* 1983. V. 150. P. 333–344. <https://doi.org/10.1007/BF00605023>
- Gadziola M.A., Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Wenstrup J.J. A novel coding mechanism for social vocalizations in the lateral amygdala. *J. Neurophysiol.* 2012. V. 107. P. 1047–1057. <https://doi.org/10.1152/jn.00422.2011>
- Gansel K.S. Neural synchrony in cortical networks: mechanisms and implications for neural information processing and coding. *Front. Integr. Neurosci.* 2022. V. 16. Article 900715. <https://doi.org/10.3389/fnint.2022.900715>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Edeline J.M. Cortical inhibition reduces information redundancy at presentation of communication sounds in the primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2013a. V. 33. № 26. P. 10713–10728. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0079-13.2013>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Laudanski J., Ocellini F., Edeline J.M. How do auditory cortex neurons represent communication sounds? *Hear Res.* 2013b. V. 305. P. 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.03.011>
- Gehr D.D., Komiya H., Eggermont J.J. Neuronal responses in cat primary auditory cortex to natural and altered species-specific calls. *Hear Res.* 2000. V. 150. P. 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(00\)00170-2](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(00)00170-2)
- Geissler D.B., Ehret G. Time-critical integration of formants for perception of communications calls in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. P. 9021–9025. <https://doi.org/10.1073/pnas.122606499>
- Glass I., Wollberg Z. Lability in the responses of cells in the auditory cortex of squirrel monkeys to species-specific vocalizations. *Exp. Brain Res.* 1979. V. 34. P. 489–498. <https://doi.org/10.1007/BF00239144>
- Gourévitch B., Eggermont J.J. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. № 1. P. 144–158. <https://doi.org/10.1152/jn.00807.2006>
- Goutte S., Mason M.J., Christensen-Dalsgaard J., Montealegre F., Chivers B., Sarria F.A., Antoniazzi M.M., Jared C., Satol A., Toledo L.F. Evidence of auditory insensitivity to vocalization frequencies in two frogs. *Scientific Reports.* 2017. V. 7. Article 12121. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12145-5>
- Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Palmer A.R., Wallace M.N. Processing of communication calls in guinea pig auditory cortex. *Plos ONE.* 2012a. V. 7. Article e51646. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051646>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Different representations of tooth chatter and purr call in guinea pig auditory cortex. *Neuroreport.* 2011b. V. 22. № 12. P. 613–616. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283495ae9>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Age differences in the purr call distinguished by units in the adult guinea pig primary auditory cortex. *Hear. Res.* 2011a. V. 277. P. 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2011.01.018>
- Gupta S., Alluri R.K., Rose G.J., Bee M.A. Neural basis of acoustic species recognition in a cryptic species complex. *J. Exp. Biol.* 2021. V. 224. № 23. Article jeb243405. <https://doi.org/10.1242/jeb.243405>
- Hall J.C., Feng A.S. Evidence for parallel processing in the frog's auditory thalamus. *J. Comp. Neurol.* 1987. V. 258. № 3. P. 407–419. <https://doi.org/10.1002/cne.902580309>. PMID: 3495555.
- Huetz C., Philibert B., Edeline J.-M. A spike timing code for discriminating conspecific vocalizations in the thalamocortical system of anesthetized and awake guinea pigs. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 334–350. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3269-08.2009>
- Huetz C., Gourevitch B., Edeline J.-M. Neural codes in the thalamocortical auditory system: From artificial stimuli to communication sounds. *Hear Res.* 2011. V. 271. P. 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.01.010>
- Jia G., Bai S., Lin Y., Wang X., Zhu L., Lyu C, Sun G., An K., Roe A.W., Li X., Gao L. Representation of conspecific vocalizations in amygdala of awake marmosets. *Natl. Sci. Rev.* 2023. V. 10. Article nwad194. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwad194>
- Kar M., Pernia M., Williams K. et al. Vocalization categorization behavior explained by a feature-based auditory categorization model. *Elife.* 2022. V. 11. Article E78278. <https://doi.org/10.7554/elife.78278>
- Kanwal J.S., Rauschecker J.P. Auditory cortex of bats and primates: managing species-specific calls for social communication. *Frontiers in Bioscience.* 2007. V. 12. P. 4621–4640. <https://doi.org/10.2741/2413>
- Kusmirek P., Rauschecker J.P. Functional specialization of medial auditory belt cortex in the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 102. P. 1606–1622. <https://doi.org/10.1152/jn.00167.2009>
- Labra A., Reyes-Olivares C., Moreno-Gómez F.N., Velásquez N.A., Penna M., Delano P.H., Narins P.M. Geographic variation in the matching between call characteristics and tympanic sensitivity in the Weeping lizard. *Ecol. Evol.* 2021. V. 11. № 24. P. 18633–18650. <https://doi.org/10.1002/ece3.8469>

- Lee N., Schrode K.M., Bee M.A. Nonlinear processing of a multicomponent communication signal by combination-sensitive neurons in the anuran inferior colliculus. *J. Comp. Physiol. S.A.* 2017. V. 203. № 9. P. 749–772. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1195-3>
- Lettvin J.Y., Maturana H.R., McCulloch W.S., Pitts W. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proceedings of the IRE.* 1959. V. 47. P. 1940–1951. <https://doi.org/10.1109/jrproc.1959.287207>
- Lu S., Steadman M., Ang G.W.Y., Kozlov A. Composite receptive fields in the mouse auditory cortex. *J. Physiol.* 2023. V. 601. №.18. P. 4091–4104. <https://doi.org/10.1113/JP285003>
- Ma H., Qin L., Dong C., Zhong R., Sato Y. Comparison of neural responses to cat meows and human vowels in the anterior and posterior auditory field of awake cats. *Plos ONE.* 2013. V. 8. P. E52942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052942>
- Manley G., Kraus J. Exceptional high-frequency hearing and matched vocalizations in Australian pygopod geckos. *J. Exp. Biology.* 2010. V. 213. P. 1876–1885. <https://doi.org/10.1242/jeb.040196>
- Manley J.A., Muller-Preuss P. Response variability of auditory cortex cells in the squirrel monkey to constant acoustic stimuli. *Exp. Brain Res.* 1978. V. 32. № 2. P. 171–180. <https://doi.org/10.1007/bf00239725>
- Mathevon N., Vergne A., Aubin T. Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? *Proceed. Meetings. Acoust.* 2013. V. 19. Article 010001. <https://doi.org/10.1121/1.4799192>
- Medvedev A.V., Kanwal J.S. Local field potentials and spiking activity in the primary auditory cortex in response to social calls. *J. Neurophysiol.* 2004. V. 92. № 1. P. 52–65. <https://doi.org/10.1152/jn.01253.2003>
- Metzen M.G., Jamali M., Carriot J., Ávila-Ákerberg O., Cullen K.E., Chacron M.J. Coding of envelopes by correlated but not single-neuron activity requires neural variability. *Proceed. Nat. Acad. Sciences.* 2015. V. 112. № 15. P. 4791–4796. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418224112>
- Miller C.T., Thomas A.W., Nummela S.U., de la Mothe L.A. Responses of primate frontal cortex neurons during natural vocal communication. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 2. P. 1158–1171. <https://doi.org/10.1152/jn.01003.2014>
- Montes-Lourido P., Kar M., David S.V., Sadagopan S. Neuronal selectivity to complex vocalization features emerges in the superficial layers of primary auditory cortex. *Plos Biol.* 2021. V. 19. E3001299. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.300129>
- Montes-Lourido P., Kar M., Pernia M., Parida S., Sadagopan S. Updates to the guinea pig animal model for in-vivo auditory neuroscience in the low-frequency hearing range. *Hear Res.* 2022. V. 424. 108603. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2022.108603>
- Mudry K.M., Capranica R.R. Correlation between auditory evoked responses in the thalamus and species-specific call characteristics. *J. Comp. Physiol.* 1987. V. 160. P. 477–489. <https://doi.org/10.1007/BF00615081>
- Nelken I.A., Fishbach L., Las L., Ulanovsky N., Farkas D. Primary auditory cortex of cats: feature detection or something else? *Biol. Cyber.* 2003. V. 89. P. 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00422-003-0445-3>
- Newman J.D., Wollberg Z. Responses of single neurons in the auditory cortex of squirrel monkeys to variants of a single call type. *Exp. Neurol.* 1973a. V. 40. P. 821–824. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(73\)90116-7](https://doi.org/10.1016/0014-4886(73)90116-7)
- Newman J.D., Wollberg Z. Multiple coding of species-specific vocalizations in the auditory cortex of squirrel monkeys. *Brain Res.* 1973b. V. 54. P. 287–304. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90050-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90050-4)
- Penna M., Velásquez N.A., Bosc J. Dissimilarities in auditory tuning in midwife toads of the genus *Alytes* (Amphibia: Anura). *Biol. J. Linnean Society.* 2015. V. 116. P. 41–51. <https://doi.org/10.1111/bij.12563>
- Petkov C.I., Kayser C., Steudel T., Whittingstall K., Augath M., Logothetis N.K. A voice region in the monkey brain. *Nat Neurosci.* 2008. V. 1. P. 367–374. <https://doi.org/10.1038/nn2043>
- Philibert B., Laudanski J., Edeline J.-M. Auditory thalamus responses to guinea pig vocalizations: a comparison between rat and guinea pig. *Hear Res.* 2005. V. 209. P. 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.07.004>
- Peterson D.C., Wenstrup J.J. Selectivity and persistent firing responses to social vocalizations in the basolateral amygdala. *Neuroscience.* 2012. V. 17. P. 154–171. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.04.069>
- Plakke B., Diltz M.D., Romanski L.M. Coding of vocalizations by single neurons in ventrolateral prefrontal cortex. *Hear. Res.* 2013. V. 305. P. 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.07.011>
- Poremba A., Bigelow J., Rossi B. Processing of communication sounds: contributions of learning, memory, and experience. *Hear. Res.* 2013. V. 305. P. 31–34. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.06.005>
- Portfors C.V., Roberts P.D., Jonson K. Over-representation of species-specific vocalizations in the awake mouse inferior colliculus. *Neuroscience* 2009. V. 162. P. 486–500. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.04.056>
- Potter H.D. Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. *J. Neurophysiol.* 1965. V. 28. № 6. P. 1155–1184. <https://doi.org/10.1152/jn.1965.28.6.1155>
- Qin L., Wang J.Y., Sato Y. Representations of cat meows and human vowels in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008. V. 99. P. 2305–2319. <https://doi.org/10.1152/jn.01125.2007>

- Rauschecker J.P. Parallel processing in the auditory cortex of primates. *Audiol. Neurotol.* 1998. V. 3. № 2-3. P. 86–103. <https://doi.org/10.1159/000013784>
- Recanzone G.H. Representation of conspecific vocalizations in the core and belt areas of the auditory cortex in the alert macaque monkey. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 13184–13193. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-08.2008>
- Remedios R., Logothetis N.K., Kayser C. An auditory region in the primate insular cortex responding preferentially to vocal communication sounds. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 1034–1045. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4089-08.2009>
- Roberts P.D., Portfors C.V. Responses to social vocalizations in the dorsal cochlear nucleus of mice. *Front. Syst. Neurosci.* 2015. V. 9. P. 172–175. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2015.00172>
- Romanski L.M., Averbeck B.B. The primate cortical auditory system and neural representation of conspecific vocalizations. *Ann. Rev. Neurosci.* 2009. V. 32. P. 315–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.051508.135431>
- Romanski L.M., Averbeck B.B., Diltz M. Neural representation of vocalizations in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 93. P. 734–747. <https://doi.org/10.1152/jn.00675.2004>
- Roy S., Zhao L., Wang X. Distinct neural activities in premotor cortex during natural vocal behaviors in a New World primate. The common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J. Neurosci.* 2016. V. 36. P. 12168–12179. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1646-16.2016>
- Royer J., Huetz C., Ocelli F., Cancela J.M., Edeline J.M. Enhanced discriminative abilities of auditory cortex neurons for pup calls despite reduced evoked responses in c57bl/6 mother mice. *Neuroscience.* 2021. V. 453. P. 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.11.031>
- Sangiameo D.T., Warren M.R., Neunuebel J.P. Ultrasonic signals associated with different types of social behavior of mice. *Nature Neurosci.* 2020. V. 23. P. 411–422. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Sadagopan S., Wang X. Nonlinear spectrotemporal interactions underlying selectivity for complex sounds in auditory cortex. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 36. P. 11192–11202. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Schnupp J.W.H., Hall T.M. et al. Plasticity of temporal pattern codes for vocalization stimuli in primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. № 18. P. 4785–4795. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.4330-05.2006>
- Souffi S., Lorenzi C., Varnet L., Huetz C., Edeline J.M. Noise-sensitive but more precise subcortical representations coexist with robust cortical encoding of natural vocalizations. *J. Neurosci.* 2020. V. 40. № 27. P. 5228–5246. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2731-19.2020>
- Sovijarvi A.R.A. Detection of natural complex sounds by cells in the primary auditory cortex of the cat. *Acta Physiol. Scand.* 1975. V. 93. P. 318–335. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1975.tb05821.x>
- Steinschneider M., Nourski K.V., Fishman Y.I. Representation of speech in human auditory cortex: is it special? *Hear Res.* 2013. V. 305. P. 57–73. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.05.013>
- Suta J., Kvasiniak E., Popelar J., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the inferior colliculus of the guinea pig. *J. Neurophysiol.* 2003. V. 90. P. 3794–3808. <https://doi.org/10.1152/JN.01175.2002>
- Suta D., Popelar J., Kvasniak E., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the medial geniculate body of the guinea pig. *Exp. Brain Res.* 2007. V. 183. P. 377–388. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1056-3>
- Syka J., Suta D., Popelar J. Responses to species-specific vocalizations in the auditory cortex of awake and anesthetized guinea pigs. *Hear. Res.* 2005. V. 206. P. 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.013>
- Tanaka H., Taniguchi I. Responses of medial geniculate neurons to species-specific vocalized sounds in the guinea pig. *Jap. J. Physiol.* 1991. V. 41. № 6. P. 817–829. <https://doi.org/10.2170/jjphysiol.41.817>
- Tian B., Reser D., Durham A., Kustov A., Rauschecker J.P. Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science.* 2001. V. 292. P. 290–293. <https://doi.org/10.2307/3082738>
- Tonini J.F.R., Provete D.B., Maciel N.M., Morais A.R., Goutte S., Toledo L.F., Pyron R.A. Allometric escape from acoustic constraints is rare for frog calls. *Ecology Evol.* 2020. V. 10. P. 3686–3695. <https://doi.org/10.1002/ece3.6155>
- Velásquez N.A., Valdes J.L., Vasquez R.A., Penna M. Lack of phonotactic preferences of female frogs and its consequences for signal evolution. *Behav. Process.* 2015. V. 118. P. 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.06.001>
- Velásquez N.A., Moreno-Gómez F.N., Brunett E., Penna M. The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better. *Scientific Reports.* 2018. V. 8. Article 6990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25359-y>
- Vergne A.L., Thierry A., Martin S., Mathevon N. Acoustic communication in crocodylians: Information encoding and species specificity of juvenile calls. *Animal Cognition.* 2012. V. 15. P. 1095–1109. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0533-7>
- Wallace M.N., Palmer A.R. Functional subdivisions in low-frequency primary auditory cortex (A1). *Exp. Brain Res.* 2009. V. 194. P. 395–408. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1714-8>
- Wallace M.N., Shackleton T.M., Anderson L.A., Palmer A.R. Representation of the purr call in the guinea pig

- primary auditory cortex. *Hear Res.* 2005. V. 204. P. 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.007>
- Wang X., Wang D., Wu X., Wang C., Wang R., Xia T. Response specificity to advertisement vocalization in the Chinese alligator (*Alligator sinensis*). *Ethology.* 2009. V. 115. P. 832–839. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01671.x>
- Wilczynski W., Ryan M.J. The behavioral neuroscience of anuran social signal processing. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2010. V. 20. № 6. P. 754–763. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.021>
- Wilczynski W., Keddy-Hector A.C., Ryan M.J. Call patterns and basilar papilla tuning in cricket frogs. 1. Differences among populations and between sexes. *Brain Behavior. Evol.* 1992. V. 39. № 4. P. 229–237. <https://doi.org/10.1159/000114120>
- Winter P., Funkenstein H.H. The effect of species-specific vocalization on the discharge of auditory cortical cells in the awake squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Exp. Brain Res.* 1973. V. 18. P. 489–504. <https://doi.org/10.1007/BF00234133>
- Wollberg Z., Newman J.D. Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalizations. *Science.* 1972. V. 175. P. 212–214. <https://doi.org/10.2307/1733054>
- Zhao L., Wang J., Yang Y., Zhu B., Brauth S.E., Tang Y., Cui J. An exception to the matched filter hypothesis: A mismatch of male call frequency and female best hearing frequency in a torrent frog. *Ecol. Evol.* 2016. V. 7. P. 419–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.2621>
- Ziegler L., Arim M., Narins P. Linking amphibian call structure to the environment: The interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behav. Ecol.* 2011. V. 22. P. 520–526. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr011>