

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ КОНТЕКСТ УЛЬТРАЗВУКОВЫХ И ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ
ПОДЗЕМНОГО ГРЫЗУНА ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS*)**

**THE BEHAVIORAL CONTEXT OF ULTRASONIC AND SONIC SIGNALS OF A
SUBTERRANEAN RODENT, THE NORTHERN MOLE VOLE (*ELLOBIUS TALPINUS*)**

Дымская М.М.
Dymskaya M.M.

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

E-mail: Rita.dym@yandex.ru

Аннотация. Использование разных акустических сигналов животными часто связано с определенными условиями – поведенческий контекст при взаимодействии или отсутствии взаимодействия с другой особью, их эмоциональным состоянием в конкретный момент. Для многих подземных грызунов описаны акустические сигналы с точки зрения их поведенческого контекста. Ранее нами было описано 8 типов акустических сигналов обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*), выделенные на основе структурных характеристик. При этом ни для одного вида, кроме слепушонки, не было описано ультразвуковых сигналов и, соответственно, ситуаций, в которых грызуны, ведущие подземный образ жизни, их издают. Данное исследование посвящено изучению поведенческого контекста выделенных нами ранее типов акустических сигналов. Из 8 типов в достаточных количествах в данном исследовании было зафиксировано 5 типов акустических сигналов. Как и ожидалось, звуковые сигналы «бульк» и «писк» и ультразвуковой подъемный сигнал чаще всего встречались при мирных контактах животных. Высокочастотный ультразвуковой сигнал не показал связи с каким-либо вариантом поведенческого контекста, как и с количеством особей в эксперименте (одно животное или два). Вариативный ультразвуковой сигнал также не показал связи с поведенческим контекстом, но практически не встречался у одиночных животных

Ключевые слова: акустическая коммуникация, звуковые и ультразвуковые сигналы, подземные грызуны, поведенческий контекст.

Abstract. Using different acoustic signals by animals depends on behavioural context and emotional state of a caller. Acoustic signals of many subterranean rodents were previously described in the viewpoint of behavioural context. For the northern mole vole (*Ellobius talpinus*), we previously described 8 call types, classified on the basis of their acoustic characteristics. The northern mole vole was the first species of subterranean rodents, for which ultrasonic calls were described. The set of behavioural contexts for producing the ultrasonic calls by subterranean rodents was unknown so far. In this study, we investigate the behavioural contexts for emission of the previously described repertoire of the acoustic signals. Of the 8 call types, 5 were recorded in numbers for representative investigation of relationship with behavioural context. As we hypothesized, sonic (below 20 kHz) "wheek" and "squeak" and ultrasonic (above 20 kHz) "upswEEP" were prevalent during peaceful interactions in animal dyads. The "high-frequency" ultrasonic signal did not display any relationship with certain behavioural context or number of tested animals (single or dyad). The "variative" ultrasonic call type was also not related with a particular behavioural context, but was did not practically met in animals which were alone, out of contact with other individuals.

Key word: Acoustic communication, Audible and ultrasonic calls, Subterranean rodent, Behavioral context.

Введение. Акустическая система коммуникации имеет большое значение для млекопитающих. На данный момент неизвестны виды, которые не использовали бы акустические сигналы. Таким образом, акустика является неотъемлемой частью поведения млекопитающих, благодаря особенностям физических характеристик звуковых волн. Звук может оглашать препятствия, данный тип коммуникации возможен в условиях плохой видимости и может использоваться одновременно с другими вариантами коммуникативного поведения [1, 2, 3], а также может содержать в себе различную информацию о том, кто его издает – возраст, пол, размер, социальный статус, родство, физиологическое и эмоциональное состояние животного [4, 5, 6]. Вокализации, издаваемые животными посредством голосовых связок [7] или свиста [8] в зоне слуховой слышимости человека (от 20 Гц до 20 кГц) традиционно называют звуковыми, а

сигналы большей частоты ультразвуковыми. О структурных особенностях, способах производства и функциональном значении последних до сих пор мало известно.

Обыкновенная слепушонка, *Ellobius talpinus* – грызун подсемейства полевокые (*Arvicolinae*), высоко специализированный к подземному образу жизни и живущий большими семейными группами [9]. На данный момент для этого вида нами описаны 3 типа звуковых сигналов, 3 типа ультразвуковых сигналов, шумовое шипение и сигнал, расположенный на границе звукового и ультразвукового диапазона [10]. Эти типы были выделены нами на основании структурных характеристик сигналов. Вокальные репертуары других подземных грызунов в большинстве случаев описана на основе разделения сигналов на типы по поведенческому контексту [11]. Как правило, у взрослых особей выделяют агонистические, репродуктивные контакты, ситуации тревоги и мирные контакты между особями [11]. При этом ни для одного подземного вида, кроме слепушонки, не было описано ультразвуковых сигналов и, соответственно, ситуаций, в которых грызуны, ведущие подземный образ жизни, их издают.

По нашим предварительным наблюдениям, слепушонки издают разные типы звуковых и ультразвуковых сигналов в различных ситуациях, однако это предположение не было подкреплено конкретными количественными данными. Целью данного исследования было выявить поведенческий контекст использования различных акустических сигналов обыкновенной слепушонкой в экспериментальной ситуации.

Материалы и методы

Сбор данных. Сбор данных проводили с середины июня до начала июля 2023 года в Краснокутском районе Саратовской области, в окрестностях деревни Дьяковка (50.714215 N, 46.716292 E). Отлов животных происходил на участке площадью примерно 5 га. Дьяковка расположена на границе степи и полупустыни [12].

Жилые норы слепушонок обнаруживали по свежим выбросам земли около норных отверстий. Отлов происходил посредством установки спиралевидных живоловок-накопителей А. Голова [13] после небольшого раскапывания обнаруженной жилой норы. Живоловки проверяли каждые 20 минут. Для каждого пойманного животного отмечали (фиксировали географические координаты точки с точностью до 10^{-7} градуса) норное отверстие, из которой было оно выловлено.

После отлова слепушонок содержали каждую в отдельном ведре с субстратом, и укрытиями из картона или коры деревьев. Ведра с животными размещали в тени в вырытых в земле ямах для сохранения более низкой температуры и меньшего воздействия прямого солнечного света. Также сразу после вылова слепушонкам предоставляли корм в виде моркови и овса. Воду животным не предоставляли.

После проведения всех необходимых манипуляций и опытов, животное возвращали в нору, откуда оно было выловлено. Нахождение полевок вне норы длилось не более 7-8 часов. Животных не выпускали сразу в их норы для возможности продолжения отлова других особей из той же норы.

Тесты проводили в отдалении от ведер с животными в тени, в дневное время при температуре 25-30°C. Экспериментальная установка состояла из 10-литрового ведра высотой 28 см с диаметром дна 20 см, в котором находилось перевернутое ведро объемом 3 литра, высотой 17 см, с диаметром открытой части 17 см и диаметром дна 14 см. После вылова животные содержались в ведрах без беспокойства около часа, прежде чем попадали в экспериментальную установку. Непосредственно перед началом теста в пространство между ведрами помещался субстрат (песок или почва) на высоту около 5 см. При меньшем объеме земли животным было трудно перемещаться в очень узком пространстве, а при большем был риск выпрыгивания из экспериментальной установки.

Тесты были двух типов:

1. Тесты типа А-В начинались с момента выпуска одного животного в экспериментальную установку (стадия А). Через 1,5 минуты к нему подсаживалось второе животное (стадия В). Стадия В длилась также 1,5 минуты.

2. Тесты типа В-А начинались с момента запуска двух животных в экспериментальную установку (стадия В). Через 1,5 минуты один из партнеров отсаживался и в опыте оставалась одна особь (стадия А). Стадия А длилась также 1,5 минуты.

После окончания теста животных возвращали каждое в свое ведро. Перед следующим тестом субстрат заменяли на свежий, чтобы избежать влияния запаха на следующих фокальных животных. Не было зафиксировано случаев гибели животных после прохождения теста.

За один день каждое животное принимало участие в тестах только один раз. Однако за весь период работы большинство животных вылавливали повторно, в том числе иногда и на следующий день. Всего в опытах участвовало 35 особей (18 самцов и 17 самок) из 7 семейных групп; 18 особей принимали участие в опытах повторно.

Во время каждого теста проводили непрерывную запись ультразвуковых и звуковых криков фокальных животных и видеорегистрацию поведения животных. Для записи ультразвуковых криков использовали ультразвуковой рекордер Echo Meter Touch 2 PRO (Wildlife Acoustics, Inc., Maynard, MA USA) (запись с частотой дискретизации 256 кГц, 16 бит), который позволял просматривать спектрограммы криков в режиме реального времени во время опыта на дисплее смартфона. Для записи криков звукового диапазона (частота дискретизации 48 кГц, 16 бит) использовали рекордер Zoom H1 (Zoom Corporation, Tokyo, Japan) со встроенным микрофоном. Для записи видео использовали камеру Sony HDR-CX240E (Sony Group Corporation, Minato, Tokyo, Japan). Ультразвуковой и звуковой микрофоны удерживали над зоной проведения опыта на высоте 20-30 см, что обеспечивало высокое соотношение сигнал/шум при записи. Камера находилась на высоте 40-45 см. Записи каждого опыта были сохранены как отдельные wav-файлы, один для ультразвуковой записи и один для звуковой записи, видеозаписи сохранялись в формате MP4.

Анализ данных. В обработку было включено 29 тестов с хорошим качеством видеозаписи и низким количеством шума в записях звуковых и ультразвуковых сигналов. Видеозаписи отсматривали в программе Mediaplayer (Microsoft Corporation, Redmond, Washington, USA) звук был включен для отсечки начала теста, для описания поведения животных звук отключали. Для каждого теста было обработано 88 секунд записей на стадии А и 88 секунд записей на стадии В.

При анализе звукозаписей мы регистрировали наличие или отсутствие сигнала каждого типа в течение каждой секунды. На стадии В (два животных в тесте) наличие сигналов отмечали для двух животных одновременно, поскольку невозможно было понять, кто из двух животных кричит. В одну секунду могли присутствовать разные типы звуковых и ультразвуковых сигналов, но максимально возможное число регистраций для сигнала каждого типа на каждой стадии теста составляло 88.

Из 8 типов сигналов, описанных нами ранее для обыкновенной слепушонки [10], в данном исследовании были отмечены шесть. Среди звуковых сигналов (ниже 20 кГц) в данном исследовании были отмечены бульк, писк и вопль. Бульк – это тональный, короткий сигнал с низкой основной частотой (0,57-1,31 кГц), который обычно издавался сериями. Вопль – одиночный тональный сигнал высокой интенсивности, с наибольшей среди всех звуковых сигналов длительностью, высокими значениями основной частоты (1,19-2,41 кГц) и смещенной на более высокие частоты энергией звука. Писк – одиночный тональный сигнал, имеющий промежуточные значения основной частоты (1,04-2,03 кГц) и длительности между бульками и воплями.

Среди ультразвуковых сигналов (выше 20 кГц) подъемный сигнал характеризовался средними значениями основной частоты (23,5-36,8 кГц) и повышающимся контуром, издавался сериями. Высокочастотный сигнал имел наибольшие значения основной частоты – выше 47 кГц. Вариативный по значениям основной частоты был близок к подъемному (29,4-36,9 кГц), имел самую небольшую продолжительность, чаще всего имел плоский контур и не издавался сериями. Сигнал на границе ультразвукового и звукового диапазонов имел наименьшую продолжительность, издавался поодиночке, а показатели его основной и пиковой частот имели промежуточные значения между звуковым и ультразвуковым диапазонами.

При анализе видеозаписей поведение фокальных животных фиксировали методом временных срезов 1 раз в секунду. Таким образом, для каждой стадии теста мы получали 88 регистраций поведения. На основании поведения одной особи на стадии А или комбинации поведения двух слепушонок на стадии В выделяли три поведенческих контекста:

1. «Беспокойство» – хотя бы один из двух зверьков демонстрирует следующие формы поведения: прыжки на стенки ведра, попытки выбраться из экспериментальной установки, бег по кругу.

2. «Мирное взаимодействие» (только для стадии В) – назальные и аноназальные контакты, перелезания друг через друга и любые другие контакты животных, не сопровождающиеся беспокойством ни одной особи; агрессивных взаимодействий между особями не было отмечено.

3. «Спокойствие» – ни одно животное не проявляет беспокойство, нет никаких взаимодействий между особями.

Статистический анализ. Статистический анализ проводился с помощью STATISTICA 8.0. Различия считались значимыми при $p < 0,05$.

Для каждого типа сигнала мы рассчитали, отдельно для стадий А и В, вероятность его издавания одной слепушонкой за одну секунду. Этот показатель (далее – «вероятность издавания сигнала») определялся как доля 1-секундных интервалов, в которых зарегистрирован данный сигнал, от общего числа 1-секундных интервалов (88), деленный на 2 в случае стадии В (два животных в тесте).

Мы использовали дисперсионный анализ для повторных измерений (Repeated measures ANOVA), чтобы сравнить вероятность издавания сигналов между двумя стадиями. Тип опыта (А-В и В-А) был введен в анализ как межгрупповой фактор. В этом анализе мы анализировали только те типы акустических сигналов, которые были отмечены на обеих стадиях тестов. Это были звуковые бульк и писк и ультразвуковые высокочастотный, подъемный и вариативный. Значения вероятностей предварительно логарифмировали.

Для сравнения вероятности издавания акустических сигналов между тремя поведенческими контекстами мы также использовали дисперсионный анализ для повторных измерений. Поведенческий контекст был введен в анализ как внутригрупповой фактор с тремя уровнями. Этот анализ проводили только для стадии В, так как на стадии А акустическая активность животных оказалась очень низкой, и для 16 тестов, в которых были представлены все три типа поведенческих контекстов.

Для оценки значимости попарных сравнений в полученных результатах использовали тест Тьюки.

Результаты и обсуждение. Вероятность издавания звуковых сигналов типа *бульк* была значительно выше на стадии В, чем на стадии А ($F_{1,27}=106,75$, $p < 0,001$), независимо от типа опыта ($F_{1,27}=0,66$, $p=0,42$, взаимодействие: $F_{1,27}=0,65$, $p=0,425$) (рисунки 1).

Вероятность регистрации *высокочастотного ультразвукового сигнала* не показала значимых различий ни между типами теста ($F_{1,27}=0,003$, $p=0,95$), ни между двумя стадиями теста, ($F_{1,27}=0,7$, $p=0,4$). Взаимодействие этих факторов также не оказывало влияния на вероятность ($F_{1,27}=0,005$, $p=0,94$) (рисунки 1).

На вероятность регистрации *вариативных ультразвуковых сигналов* оказывала значимое влияние стадия теста ($F_{1,27}=6,24$, $p=0,02$). На стадии В вероятность изданных вариативных ультразвуков была значительно выше, чем на стадии А. Влияния типа опыта не было обнаружено ($F_{1,27}=2,1$, $p=0,16$), как и совместного влияния факторов ($F_{1,27}=2,53$, $p=0,12$) (рисунки 1).

Подъемные ультразвуковые сигналы и *писки* были отмечены только на стадии В (рисунки 1).

Значимое влияние поведенческого контекста на вероятность регистрации выявлено для трех типов акустических сигналов – *булька*, *писка* и *подъемного* (таблица 1). Все эти типы сигналов значительно чаще издавались при мирных контактах, чем в других поведенческих контекстах (таблица 1). При этом между спокойным состоянием особей и беспокойством значимых различий в вероятности издавания не было обнаружено ни для одного типа звуковых или ультразвуковых сигналов (таблица 1).

В нашем исследовании отмечено преобладание издавания сигналов типа *бульк*, *писк* и *подъемный* на стадии теста В, где присутствовало двое животных. Большая часть работ, направленных на изучение вокального репертуара или описание разных типов звуковых и ультразвуковых сигналов грызунов с описанием поведенческого контекста, обращают внимание именно на сигналы во время взаимодействий двух или более особей, или во время тестов при дискомфорте для животного [14-16]. Однако при описании вокального репертуара разных видов грызунов, отмечают отсутствие сигналов, издаваемых одиночными особями. При этом в подобных исследованиях изучали как социальные виды (Heterocephalidae [17, 18], Bathyergidae [19-21]), так и одиночные (Geomysidae [22], Stenomyidae [23], Arvicolinae [24]).

В целом, для многих видов подземных грызунов найдены контактные звуковые сигналы [17-19, 21, 25-27]. Среди всех изученных с точки зрения вокального репертуара видов подземных грызунов, контактных сигналов нет лишь у гофера *Geomys breviceps* [22], для которого характерен одиночный образ жизни, и трех изученных социальных видов туко-туко рода *Stenomys* [16, 28]. В нашем исследовании мы предполагаем подобный контекст у звукового сигнала типа *бульк*.

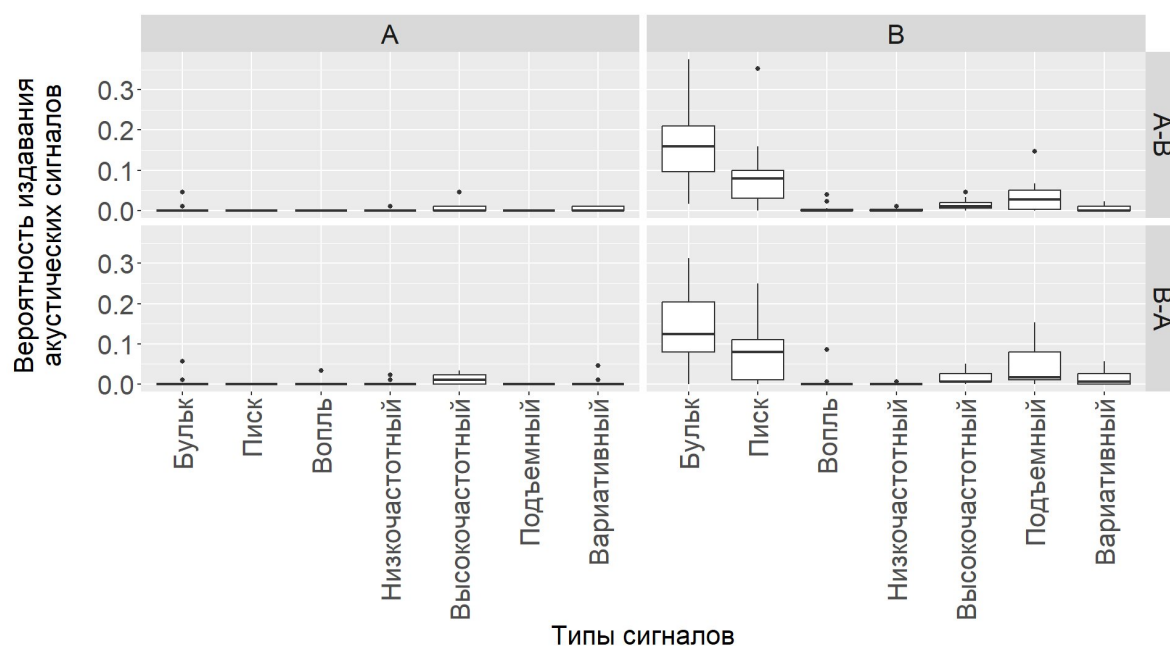


Рисунок 1. Вероятность издавания сигнала одним животным за 1 секунду. А – стадия опыта с одним животным, В – стадия опыта с двумя животными. А-В и В-А означает тип теста. Горизонтальная линия обозначает медиану, бокс – квартили, вертикальная линия – максимальные и минимальные значения, точки – выбросы.

Ультразвуковые сигналы подземных грызунов известны только для обыкновенной слепушонки [29]. При этом у представителей Полевковых широко представлены сигналы в ультразвуковом диапазоне, но до сих пор контексты ультразвуковых вокализаций не включали вокализации во время мирных взаимодействий животных, кроме экспериментов с родственными прерийными полевками (*Microtus ochrogaster*) [30]. По нашим результатам, мы предполагаем, что *подъемный* ультразвуковой сигнал имеет контактное значение для слепушонки.

Таблица 1

Средние величины ($X \pm SD$) вероятности встречаемости разных типов акустических сигналов на стадии В тестов в разных поведенческих контекстах и результаты сравнения с помощью *rmANOVA*

Сигнал \ Типы поведения	Мирные контакты	Спокойствие	Беспокойство	rmANOVA
Бульк	46,62±25,56 ^a	16,91±20,28 ^{a,d}	17,1±15,99 ^{a,d}	$F_{2,30}=19,21$ p<0,001
Писк	29,21±20,21 ^a	8,16±8,09 ^{a,d}	12,33±15,73 ^{a,d}	$F_{2,30}=13,37$ p<0,001
Высокочастотный	7,42±10,49 ^d	3,53±4,35 ^d	6,00±15,35 ^d	$F_{2,30}=0,58$ p=0,57
Подъемный	16,83±15,74 ^a	2,11±3,39 ^{a,d}	2,16±5,54 ^{a,d}	$F_{2,30}=12,71$ p<0,001
Вариативный	1,93±5,19 ^d	1,93±3,84 ^d	0,57±1,59 ^d	$F_{2,30}=0,75$ p=0,48

Примечание. Разные верхние индексы указывают на статистически различные значения (Тест Тьюки: a – p<0,001, d – p не значимо).

Таким образом, мы подтвердили предварительные предположения [10] о том, что *подъемные* ультразвуковые сигналы представляют собой контактные сигналы во время мирных взаимодействий между особями у обыкновенной слепушонки, так же, как и звуковые *бульки*. *Писки* также оказались более характерны для мирных взаимодействий особей. *Высокочастотный* сигнал слепушонка часто издавала в ситуациях с высоким уровнем

дискомфорта [10] и в нашем исследовании данный тип сигнала не показал связи с конкретным поведенческим контекстом. *Вариативный* ультразвуковой сигнал требует дальнейшего более подробного рассмотрения.

Благодарности. Мы хотим выразить благодарность Сморгачевой А.В., Бергалиеву А.М., Никоновой В.Р., Наумовой А.Е., Рудык А.И., Вдовиной М.Ю., Володину И.А., Володиной Е.В. и сотрудникам лесничества Дьяковского лесхоза и национального парка «Дьяковский лес» за помощь и поддержку на всех этапах проведения данного исследования, работы с материалом и написания рукописи.

Исследования проведены при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 23-24-00142).

Список литературы

1. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе / Под ред. Б.П. Мантейфель, В.Н. Орлов. Москва: Наука, 1984. 202 с.
2. Иваницкий В.В. Коммуникация у животных: теории и факты // Поведение животных и человека: сходства и различия. Пушкино: ОНТИ Науч. центра биол. исслед. АН СССР, 1989. С. 124-141.
3. Yurlova D.D., Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Rapid Development of Mature Vocal Patterns of Ultrasonic Calls in a Fast-Growing Rodent, the Yellow Steppe Lemming (*Eolagurus luteus*) // PLoS ONE. 2020. Vol. 15(2). P. 1-24.
4. Nikol'skii A.A., Suchanova M.V. Individual variability of alarm call in steppe marmot (*Marmota bobac* Mull., 1776) // Actual problems of marmots investigation. Moscow: ABF Publishing House, 1994. P. 169-181.
5. Charrier A., Martinez D., Monette R., Comas T., Movileanu R., Py C., Denhoff M., Kranti A., Mealing G. Cell placement and guidance on substrates for neurochip interfaces // Biotechnol Bioeng. 2010. Vol. 105 (2). P. 368-73.
6. Володин И.А. Структурно-функциональная организация внутривидового разнообразия вокального поведения млекопитающих и птиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук (03.02.04) / МГУ им. Ломоносова, Биологический факультет. Москва, 2013. 49 с.
7. Titze I.R. Generation and propagation of sound // Principles of voice production. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1994. P. 112-135.
8. Riede T. Stereotypic laryngeal and respiratory motor patterns generate different call types in rat ultrasound vocalization // J Exp Zool A Ecol Genet Physiol. 2013. Vol. 319 (4). P. 213-224.
9. Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург, 2001. 144 с.
10. Dymskaya M.M., Volodin I.A., Smorkatcheva A.V., Rudyk A., Volodina E.V. Field experiments disclose acoustic variation of sonic and ultrasonic calls in a subterranean rodent, the northern mole vole *Ellobius talpinus* // J Mamm. 2024. In press.
11. Schleich C., Francescoli G. Three Decades of Subterranean Acoustic Communication Studies // Rodent Bioacoustics; Dent M.L., Fay R.R., Popper A.N., Eds.; Springer Handbook of Auditory Research; Springer International Publishing: Cham, 2018. Vol. 67. P. 43-69.
12. Чибилев А.А. Лик степи. Ленинград: Гидрометеиздат, 1990. 191 с.
13. Голов Б.А. Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл. МОИП: Отд биол. 1954. Т. 59(5). С. 95-96.
14. Brooks R.J., Banks E.M. Behavioural biology of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail): An analysis of acoustic communication // Anim. Behav. Monograph, 1973. 83 с.
15. Giannoni S.M., Márquez R., Borghi C.E. Airborne and substrate-borne communications of *Microtus (Terricola) gerbei* and *M. (T.) duodecimcostatus* // Acta Theriol. 1997. Vol. 42(2). P. 123-141.
16. Francescoli G. A preliminary report on the acoustic communication in uruguayan *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae): basic sound types // Bioacoustics. 1999. Vol. 10(2-3). P. 203-218.
17. Pepper J.W., Stanton H.B., Lacey E.A., Sherman P.W. Vocalization of the naked mole-rat // The biology of the naked mole-rat – Princeton, New Jersey: Princeton Univ Press., 1991. P. 243-274.
18. Barker A.J., Koch U., Lewin G.R., Pyott S.J. Hearing and vocalizations in the naked mole-rat // The Extraordinary Biology of the Naked Mole-Rat. Advances in Experimental Medicine and Biology. Cham: Springer, 2021. Vol. 1319. P. 157-195.
19. Credner S., Burda H., Ludescher F. Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys sp.*, Bathyergidae) // J. Comp. Physiol. A. 1997. Vol. 180. P. 245-255.
20. Vanden Hole C., Van Daele P.A.A.G., Desmet N., Devos P., Adriaens D. Does sociality imply a complex vocal communication system? A case study for *Fukomys micklemei* (Bathyergidae, Rodentia) // Bioacoustics. 2014. Vol. 23. P. 143-160.
21. Dvořáková V., Hrouzková E., Šumbera R. Vocal repertoire of the social Mashona mole rat (*Fukomys darlingi*) and how it compares with other mole rats // Bioacoustics. 2016. Vol. 25. P. 253-266.
22. Devries M.S., Sikes R.S. Vocalisations of a North American subterranean rodent *Geomys breviceps* // Bioacoustics. 2008. Vol. 18. P. 1-15.

23. Schleich C.E., Busch C. Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates // J Ethol. 2002. Vol. 20. P. 123-131.
24. Kapusta J., Kruczek M. Ultrasonic reaction of bank vole males to the presence of females varying in hormonal activity // Ethology. 2016. Vol. 122. P. 468-480.
25. Veitl S., Begall S., Burda H. Ecological determinants of vocalisation parameters: the case of the coruro *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), a fossorial social rodent // Bioacoustics. 2000. Vol. 11. P. 129-148.
26. Yosida S., Kobayasi K.I., Ikebuchi M., Ozaki R., Okanoya K. Antiphonal vocalization of a subterranean rodent, the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*) // Ethology. 2007. Vol. 113. P. 703-710.
27. Okanoya K., Yosida S., Barone C.M., Applegate D.T., Brittan-Powell E.F., Dooling R.J., Park T.J. Auditory-Vocal Coupling in the Naked Mole-Rat, a Mammal with Poor Auditory Thresholds // J Comp Physiol A. 2018. Vol. 204 (11). P. 905-914.
28. Zache K.C., Silveira L.M., Francescoli G., Ochotorena de Freitas T.L. Description of the sound diversity of two species of tuco-tucos (*Ctenomys torquatus* and *Ctenomys lami*) in natural environment // BioRxiv. 2021. Preprint.
29. Volodin I.A., Dymkaya M.M., Smorkatcheva A.V., Volodina, E.V. Ultrasound from underground: cryptic communication in subterranean wild-living and captive northern mole voles (*Ellobius talpinus*) // Bioacoustics. 2022. Vol. 31. P. 414-434.
30. Ma S.T., Resendez S.L., Aragona B.J. Sex differences in the influence of social context, salient social stimulation and amphetamine on ultrasonic vocalizations in prairie voles // Integr. Zool. 2014. Vol. 9. P. 280-293.