

4. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА NOCTUOIDEA

В начале прошлого века вышла классическая работа Ф. Эггерса (Eggers, 1919) с подробным описанием морфологии тимпанального органа совок (Noctuidae). Затем, спустя 30 лет, появились первые данные, что ноктуиды способны воспринимать ультразвуки (Schaller, Timm, 1950). Дальнейшее систематическое изучение акустического поведения чешуекрылых неотделимо связано с именами двух американских ученых: Редера и Трита. Трит в своих воспоминаниях писал, что он, не зная более ранних работ, фактически переоткрыл в 1954 г. способность совок воспринимать ультразвуки летучих мышей и даже подготовил соответствующую статью к печати. Только по чистой случайности выяснилось, что он на этом пути не первый (Treat, 1983). Не имея возможности самостоятельно проводить электрофизиологические эксперименты на насекомых, Трит обратился за помощью к известному физиологу Редеру с просьбой о помощи. Так образовался этот знаменитый тандем, причем для Редера со временем нейроэтология бабочек стала одним из основных направлений его научной деятельности.

Методы исследований того периода включали отведение электрофизиологической активности крючководными электродами от тимпанального нерва в остром опыте, в том числе, и в полевых условиях - "живой микрофон" (Roeder, 1967a); отведение электрической активности от интернейронов грудных и головных ганглиев (Roeder 1966b; 1969a); регистрацию двигательной активности бабочек в закрепленном полёте в ответ на стимуляцию ультразвуком. Датчиками в этом случае служили два нагретых термистора, расположенные под крыльями подопытного насекомого. При попытках совершить манёвр увеличивался обдув и снос тепла с термистора, расположенного под более сильно машущим крылом. Изменение температуры термистора приводило к увеличению его сопротивления, которое измерялось с помощью специальной электронной схемы (Roeder, 1966a).

Редер и Трит стремились проводить свои эксперименты по возможности в естественных условиях и ничем не стеснять поведение подопытных совок, даже в ущерб точности количественных данных (Roeder, Treat, 1961a). При таком подходе в наибольшей степени учитывалась специфика объектов исследований - резкое падение вероятности двигательных ответов при ограничении мобильности. Например, в свободном полёте вероятность проявления реакций бабочек на звук составляла 90% (Roeder, 1964), тогда как в закрепленном полёте - всего 20% (Roeder, 1967b).

Исследования физиологических характеристик слуховой системы ночных чешуекрылых опирались на морфологические данные, которые постепенно детализировались параллельно с внедрением в практику современных методов (Roeder, Treat, 1957; Ghiradella, 1971; Callahan, Carlisle, 1972; Paul, 1973; Surlykke, Miller, 1982; Boyan, Fullard, 1986).

4.1. Морфологическая организация слуховой системы Noctuoidea

4.1.1. Тимпанальный орган

Тимпанальные органы совок (Noctuidae) расположены латерально-симметрично в задней части метаторакального сегмента (см. рис. 11, *Тупр*; рис.15). Тимпанальный орган представляет собой полость, сформированную метаторакальным эпимером и ограниченную двумя перепонками: тимпанальной (ТМ) и контртимпанальной (КТМ) мембранами. Тимпанальная камера является частью трахейной системы, и её внутренняя поверхность выстлана трахеальным эпителием. Внешняя часть тимпанального органа представляет собой открытую полость под названием *капюшон* (Кп) и напоминает по внешнему виду и функциям наружное ухо млекопитающих.

Контртимпанальная мембрана (см. рис. 15, КТМ) расположена почти перпендикулярно к поверхности тимпанальной мембраны. Наружная поверхность КТМ открыта через узкую щель в контртимпанальную полость – КТП. Считается, что оба эти образования выполняют функцию дополнительных резонаторов (Roeder, Treat, 1957).

Тимпанальная мембрана (ТМ) ограничена склеротизированной рамкой сложной архитектуры, которая служит также как один из боковых скелетных элементов соединения торакса и брюшка. Сбоку мембрана ограничена маленьким склеритом, известным под названием *эполет*, или нодулярный склерит (см. рис. 15, Э). Этот склерит разделяет тимпанальную мембрану и сравнительно толстую, мягкую кутикулярную мембрану (конъюнктивна или конъюнктивная мембрана – Кн).

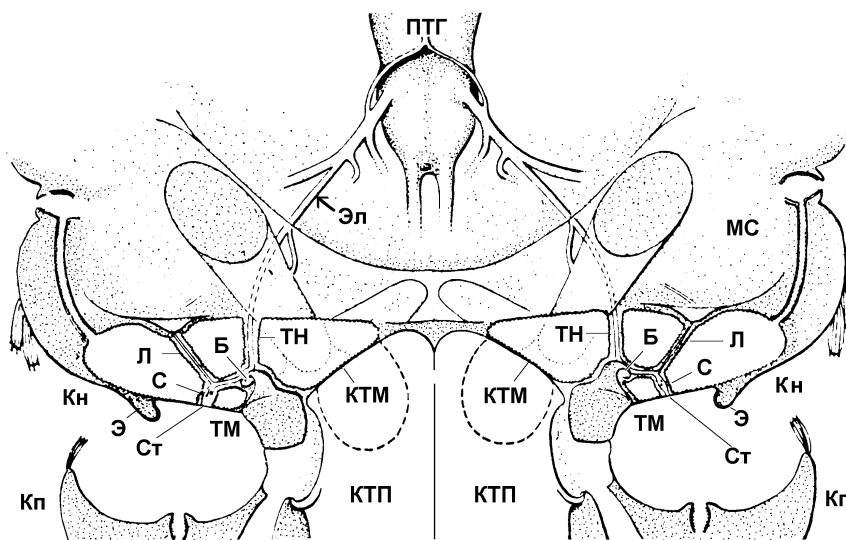


Рис. 15. Расположение и структура тимпанальных органов сорок: Б – бюгель, Кн – конъюнктивна, Кп – капюшон, КТМ – контртимпанальная мембрана, КТП – контртимпанальная полость, Э – эполет, Л – лигамент, МС – метаскутум, ПТГ – птероторакальный ганглий, С – сколопариум, Ст – стигма, ТМ – тимпанальная мембрана, ТН – тимпанальный нерв, Эл – положение отводящих электродов; (Roeder, Treat, 1957, с незначительными изменениями).

Тимпанальная мембрана, как правило, имеет круглую или полукруглую форму и настолько тонка, что снаружи дает интерференционную картину. В центре тимпанальной мембраны находится пятно - так называемая *стигма*, которая представляет собой зону прикрепления сколопариума (см. рис.16). Стигма окружена небольшой полупрозрачной зоной, состоящей из эпителиальных клеток, покрывающих внутреннюю поверхность тимпанальной мембраны (Treat, Roeder, 1959; Ghiradella, 1971).

Сколопариум включает две хордотональные сенсиллы (см. рис.17). Сенсиллы содержат тела цилиарных сенсорных биполярных нейронов - рецепторных клеток A_1 и A_2 , Ресничка каждого из них заключена в канале хорошо развитого сколопса, состоящего из шапочки, набора сколопидиевых стержней и воротничка. Сколопс одной из сенсилл крупнее другого, считается, что он принадлежит низкопороговому рецептору A_1 . Шапочки каждого из двух сколопсов прикрепляются к тимпанальной мембране через шапочковую клетку, микротубулярный стержень и микротубулярный тяж (Ghiradella, 1971).

Аксоны рецепторов A_1 и A_2 формируют хордотональную веточку тимпанального нерва. Этот нерв механически соединен через "лигамент" (см рис. 16, Л) с фрагмой скутума. В точке соединения с лигаментом нерв образует угол и достигает области бюгеля (Бю). Бюгель (Bügel - стремя (нем.)) представляет собой выпячивание склеротизированной тимпанальной рамки. В нем расположен большой униполярный неслуховой *В*-нейрон (Б), богато

оплетённый трахеями. Аксоны слуховых нейронов, тела которых находятся в хордотональных сенсиллах, проходят мимо этого нейрона (Treat, Roeder, 1959).

Вышедшие из зоны бюгеля аксоны трех рецепторов тимпанального органа (A_1 , A_2 , B) образуют тимпанальную веточку - ПИН1b, которая далее, после слияния с крыловым нервом ПИН1, направляется к мезоторакальному ганглию.

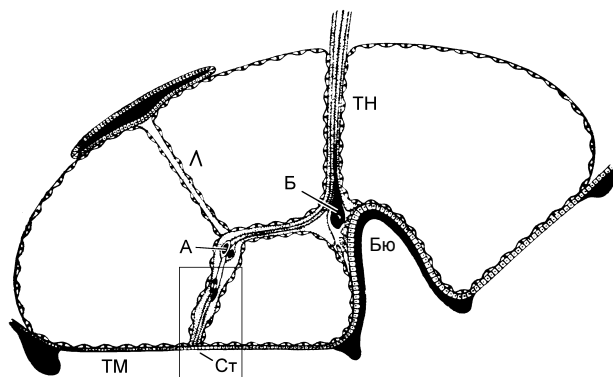


Рис. 16. Схема строения тимпанального органа совки: А - слуховые рецепторы A_1 и A_2 , Б - B -клетка, Л - лигамент, ТМ - тимпанальная мембрана, Ст - стигма, ТН - тимпанальный нерв, Бю - бюгель (по Eggers, 1919 с изменениями по Treat, Roeder, 1959). Область внутри прямоугольника более подробно показана на рис.14.

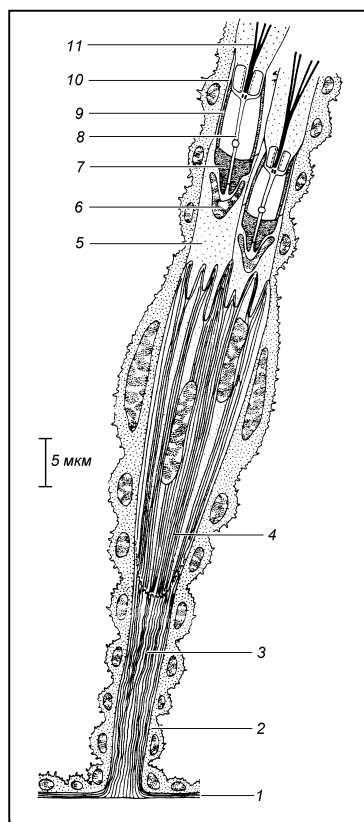


Рис. 17. Разрез через дистальный участок сколопариума тимпанального органа. (По работе (Ghiradella, 1971) с небольшими изменениями): 1 - тимпанальная мембрана, 2 - эпителиальная оболочка, 3 - микро-тубулярный стержень, 4 - микротубулярный тяж, 5 - шапочковая клетка, 6 - ядро шапочковой клетки, 7 - шапочка сколопса, 8 - ресничка, 9 - стержни сколопса, 10 - воротничок, 11 - дендрит слухового рецептора.

Ночные бабочки - хохлатки (Notodontidae) относятся к тому же надсемейству Noctuoidea, что и совки. Тимпанальные органы хохлаток в целом гомологичны тимпанальным органам совок, но содержат только один слуховой рецептор (A) и B -клетку (Eggers, 1919; Surlykke, 1984).

Нейронные структуры, гомологичные слуховым рецепторам и клетке B , найдены также у бабочек, не имеющих слуховых органов (Yack, Fullard, 1990). Нерв, гомологичный тимпанальному, иннервирует комплекс рецепторов, расположенный около аксиллярной пластинки заднего крыла. Этот комплекс состоит из трех чувствительных клеток, образующих простой хордотональный орган, имеющий проприоцептивную функцию в системе управления движением крыла. Исходя из этих данных, можно предположить, что тимпанальные рецепторы бабочек надсемейства Noctuoidea эволюционно произошли от проприоцепторов.

4.1.2. Проекция рецепторов тимпанального органа в ЦНС

Ветвление аксонов рецепторов тимпанального органа совок в ЦНС исследовали дважды: сначала с использованием красителя "Procion yellow" (Paul, 1973), а затем хлорида кобальта (Surlykke, Miller, 1982). В последнем случае были получены более полные данные, и описание морфологии рецепторов ноктуид приведено по работе Сюрликк и Миллера.

У совок нерв ПИН1, включающий волокна сенсорных нейронов заднего крыла и три аксона тимпанального рецепторного комплекса, входит в метоторакальный ганглий дорсально в

передней его части (см. рис. 18, а, б). После входа в ганглий аксоны рецепторов тимпанального органа делятся на передние и задние коллатерали.

Ветвление отростков клетки A_2 не распространяется за пределы мета – и мезоторакальных ганглиев. Задняя (метаторакальная) коллатераль A_2 имеет диаметр $2\div3$ мкм, передняя несколько тоньше. Ветвления остаются ипсилатеральными по отношению к нерву III N1 и не пересекают среднюю линию.

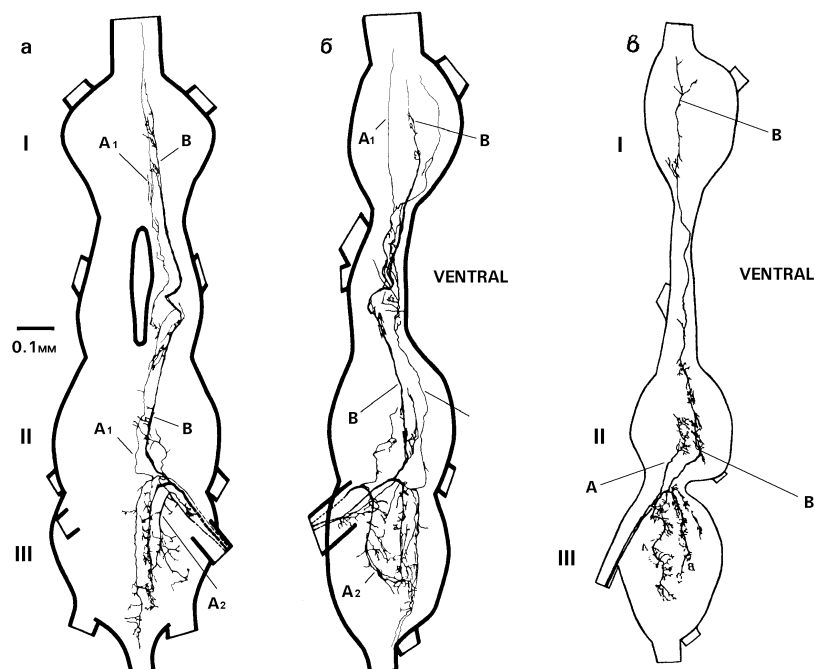


Рис. 18. Вид грудных ганглиев (I, II и III) совки *A. segetum* (а, б) и хохлатки *P. tremula* (в) с дорсальной (а) и латеральной (б, в) сторон. Показаны центральные ветвления аксонов трех рецепторов тимпанального органа (A_1 , A_2 и B) совки и двух рецепторов хохлаток (A и B) (по Surlykke, Miller, 1982; Surlykke, 1984).

Аксон нейрона A_1 самый тонкий из трех аксонов рецепторов тимпанального органа. Диаметр передней и задней коллатерали около точки бифуркации аксона равен примерно 1 мкм. Задняя коллатераль образует несколько коротких терминалей перед входом брюшного коннектива. Несколько аналогичных ветвлений пересекают среднюю линию. Клетка A_1 образует ветвления во всех трех грудных ганглиях и, как показали электрофизиологические исследования, образует связи с многочисленными интернейронами. Коллатераль A_1 простирается далее в шейный коннектив.

После первого деления аксона клетки B диаметр каждой коллатерали составляет $5\div6$ мкм. Задняя часть клетки простирается назад примерно так же, как и A_2 и имеет несколько коротких отростков в стороны. Передняя коллатераль образует отростки, заканчивающиеся в проторакальном ганглии. В целом можно отметить, что аксоны клеток A_1 и B распространяются близкими путями и образуют очень сходные ветвления в нейропиле грудных ганглиев.

Анатомия слуховой клетки A и неслухового B-рецептора тимпанального органа хохлаток (Notodontidae) была изучена методом ретроградной прокраски хлоридом кобальта (Surlykke, 1984) на представителях *Pheosia tremula*. После входа в метаторакальный ганглий аксоны обеих клеток остаются ипсилатеральными относительно нерва III N1 (см. рис. 18, в). Оба аксона разделяются на переднюю и заднюю коллатераль диаметром $1\div2$ мкм. Наиболее латеральный и дорсальный аксон принадлежит слуховой клетке A, тогда как медиально-вентральный принадлежит клетке B. Задняя коллатераль клетки A заканчивается в задней половине метаторакального ганглия и дает многочисленные отростки в стороны, некоторые

из которых переплетаются с отростками ипсилатеральной **B**-клетки. Передняя коллатераль заканчивается в центральной части мезоторакального ганглия. Передняя часть **B**-клетки имеет отростки, заканчивающиеся в проторакальном ганглии и, возможно, проходящие в шейные коннективы. В целом морфология слухового рецептора хохлаток сходна с морфологией клетки **A**₂ совок.

4.1.3. Торакальные слуховые интернейроны

Согласно данным Редера (Roeder, 1966b) клетки **A**₁ связаны с релейными (**R**) нейронами, которые далее передают афферентные сигналы с незначительными преобразованиями к другим ипси - и контрлатеральным областям мезо - и проторакального ганглиев и к ипсилатеральным шейным коннективам, однако информация с контрлатеральной стороны на работу **R**-нейронов не влияет. Скорость адаптации **R**-нейронов существенно варьирует, но в среднем выше, чем у слуховых рецепторов, поэтому они лучше подчеркивают фронты нарастания тональных стимулов.

На последующих этапах обработки акустической информации сигнал преобразуется интернейронами второго порядка - маркерами пульса (**PM**). Отдельному звуковому импульсу соответствуют один - два спайка в ответе нейрона **PM**. Такие параметры, как интенсивность звука и его продолжительность, полностью нивелируются в величине ответов этих интернейронов (в количестве спайков на один стимул). Латентный период ответов **PM** уменьшается от 20 до 6 мс при увеличении амплитуды стимулов от порогового значения (**Th**) до **Th**+30 дБ.

Нейроны **R**, и **PM** отвечают только при стимуляции одного тимпанального органа. Интернейроны, суммирующие сигналы с обеих сторон, группируются в пределах средней линии мезоторакального ганглия. Редер не обнаружил признаков тормозных взаимодействий. Работа была проведена на совках *Caenurgina erechtea* и *Heliothis zea*.

Данные Редера позже были подтверждены и дополнены на представителях медведиц *Empyreuma pugione* (Arctiidae) (Alonso, Coro, 1984) и другом виде совков - *Ascalapha odorata* (Coro, Alonso, 1989). У совков при передаче возбуждения от рецепторов к интернейронам **RA**₁ и **RA**₂ время активации составляло в среднем 0.7 мс (имеются в виду нейроны типа **R** по классификации Редера, получающие вход от соответствующего слухового рецептора). Авторы обнаружили также нейрон (**RA**), который по своим физиологическим характеристикам напоминал сумматор входов рецепторов **A**₁ и **A**₂. Задержка возбуждения этого нейрона относительно разрядов клеток **A**₁ и **A**₂ составляла 1.1÷1.5 мс, что указывает на его прямую связь с рецепторами.

Ответы двух зарегистрированных маркеров импульсов практически не зависели от амплитуды стимула (в надпороговой области). Задержка активации составляла в среднем 6 мс для одного и 12 мс для другого интернейрона. Авторы наблюдали синхронизацию сокращений торакальных мускулов с разрядами одного из зарегистрированных нейронов - маркера импульсов.

Были также обнаружены нейроны, которые вытормаживались при возбуждении слуховых входов (Alonso, Coro, 1986; Coro, Alonso, 1989). Нейроны с признаками бинауральной суммации возбуждения и торможения зарегистрированы также в проторакальном ганглии (Alonso, Coro, 1991).

4.1.4. Связи слуховой и моторной систем

В мета - и мезоторакальном ганглиях идентифицированы пять пар больших (40÷60 мкм) и три пары мелких (20÷30 мкм) мотонейронов, получающих слуховой вход. Они иннервируют дорзальные продольные мускулы мезоторакса (Madsen, Miller 1987).

Находящиеся в покое нейроны редко отвечают спайками на возбуждение слуховых входов. Крыловые мотонейроны получают колебательный синаптическое управление от

генератора ритма полёта и обычно сами генерируют спайк на каждый цикл взмаха. Ультразвуковая стимуляция может обеспечить дополнительное возбуждение мотонейрона, и тем самым увеличить силу полёта. Тот же самый стимул, предъявленный в другой поведенческой ситуации, может запретить залповую активность в том же самом двигательном нейроне, но на фоне сохранения ритмического притока. Таким образом, когда генератор полёта работает, слуховые стимулы модулируют нейронные ответы различными путями в зависимости от некоторого неопределённого пока состояния ЦНС.

4.2. Акустико-физиологические характеристики слуховой системы в качестве воспринимающей части эхолокатора

Для понимания специфики работы эхолокатора бабочек важны данные о чувствительности, пространственном, спектральном и временном разрешении слуховой системы этих насекомых. Перечислим те параметры тимпанального органа и слуховой системы в целом, которые лимитируют возможности эхолокатора.

- Пороговая чувствительность к коротким щелчкам, сходным с зондирующими сигналами. От чувствительности приемного устройства зависят максимальный радиус действия эхолокационной системы и надежность обнаружения препятствий на меньших дальностях.

- Спектральное разрешение: усложнение временной структуры эхосигнала может привести к существенному искажению его спектра по сравнению со спектром исходного зондирующего щелчка. Эхолокационная система должна быть устойчивой к искажениям такого рода.

- Динамический диапазон и точность представления амплитуды входного сигнала. У совов оценка направления прихода звука осуществляется по интерауральным различиям (Roeder, Treat, 1961b; Payne et al., 1966; Coro et al., 1986), т.е. на основе амплитудного анализа. Следовательно, оба эти параметра приемника накладывают ограничения на точность измерения углового положения источника эха.

- Временное разрешение. Эхосигнал может иметь сложную временную структуру в результате отражения от предметов, находящихся на разных расстояниях от локатора. Способность разделять отдельные компоненты такого сигнала определяет линейное разрешение системы в глубину пространства.

- Дирекциональная характеристика слуховой системы лимитирует возможность насекомого определять направление прихода эха.

- Характер функциональных связей слуховой системы и крыловых мотонейронов определяет выбор адекватных моторных программ и латентный период их активации.

Перечисленные характеристики взаимосвязаны и в некоторых случаях их затруднительно анализировать обособленно, поэтому подразделение главы 4 по частным темам носит несколько условный характер и определяется в первую очередь методами исследований.

По сравнению с механизмом звукоизлучения слуховая система бабочек до наших работ была исследована значительно лучше, но большая часть фактов получена и интерпретирована в рамках гипотезы защитной функции слуха этих насекомых: своевременного обнаружения летучих мышей по их эхолокационным крикам. Сведений о способности бабочек воспринимать короткие акустические щелчки типа их собственных было очень мало.

4.3. Частотно-пороговые характеристики

4.3.1. Частотная характеристика тимпанального органа совков

Частотная характеристика механической части слухового органа в основном определяется свойствами двух структур: тимпанальной мембраны и пространственной системы сколопариум – лигамент – тимпанальный нерв (см. рис. 16). Как показали измерения, выполненные с помощью лазерного виброметра, тимпанальная мембрана может быть описана свойствами низкодобротной резонансной системы (Schiolten et al., 1981).

У препаратов совков в условиях острого опыта резонансный пик мембраны обычно расположен в диапазоне 15÷30 кГц, наиболее типичное значение – 20 кГц. Добротность колебательной системы по разным оценкам составляет от 1.5 до 6 (Schiolten et al., 1981; Лапшин, 1994; Лапшин, Воронцов, 2003б).

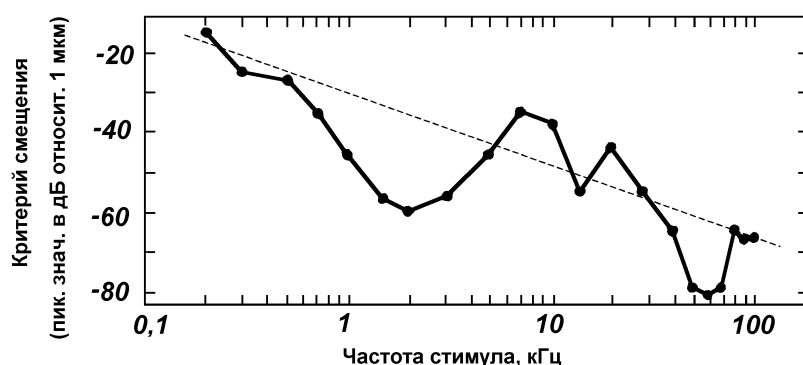


Рис. 19. Частотно-пороговая характеристика ТО совков *P. eridania* при механической стимуляции вибратором тимпанальной мембраны. Критерий порога – средняя частота разрядов рецептора A_1 – 50 спайк./с в ответ на один вибрационный пульс длительностью 50 мс. (По Adams, 1972). Пунктиром показана линия, отражающая общую тенденцию уменьшения порогов ТО с ростом частоты.

Звук, преобразованный в колебания тимпанальной мембраны, вызывает продольное растяжение / сжатие сколопариума, который совместно с лигаментом и нервным тяжом образуют в камере тимпанального органа конфигурацию, подобную трёхлучевой звезде. Такая конструкция по своей сути является системой с распределенными параметрами. Это качество подразумевает теоретически неограниченное количество присущих системе резонансов, соответствующих колебаниям в плоскости "звезды", перпендикулярно ей и во всех других промежуточных направлениях.

Три резонанса с центральными частотами 2, 14 и 60 кГц (см. рис. 19) были выявлены Вильямом Адамсом (Adams, 1972) при стимуляции микровибратором точки крепления сенсилл (области стигмы). В этих опытах свободные колебания ТМ подавлялись за счет её контакта со штоком вибратора, поэтому влияние механических свойств мембраны незначительно сказывалось на результатах эксперимента. По мнению Адамса высокочастотному резонансу (в диапазоне 60–70 кГц) соответствует пятая мода поперечного механического резонанса сколопариума. Рецепторы не возбуждаются промежуточными резонансами потому, что механическая вибрация в этих режимах достигает максимума вне зоны трансдукции.

Из анализа графика на рис. 19 можно также сделать вывод, что частотно-пороговая характеристика слухового рецептора A_1 имеет общий наклон порядка –6 дБ / октаву (на рис. 19 линия указана пунктиром), т.е. сам рецептор демонстрирует характеристики классического дифференциального звена. Такое свойство рецептора способствует расширению полосы чувствительности слуховой системы совков в сторону высоких частот.

До недавнего времени форма частотно-пороговых характеристик тимпанальной системы совок интересовала исследователей акустического поведения чешуекрылых, прежде всего в рамках парадигмы о защитной функции слуха у бабочек, в частности проблемы согласования спектрального диапазона сигналов летучих мышей и полосы восприятия слуховой системы бабочек (Fullard, 1988, 2001). Типичный пример такой характеристики приведён на рис.20, "SIN". Однако на основе подобных графиков затруднительно провести оценку чувствительности тимпанальных органов совок к щелчкам, сходным с их собственными сигналами.

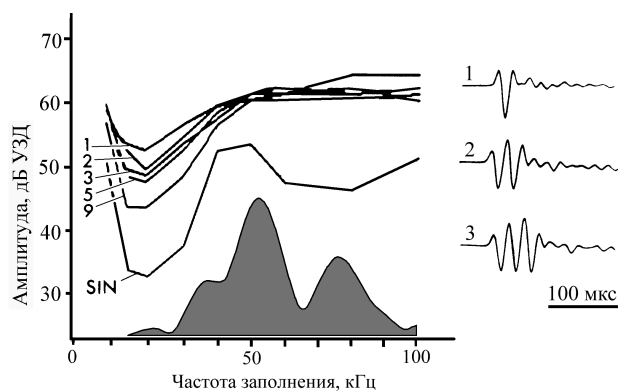


Рис. 20. Частотно-пороговые характеристики тимпанальных органов совок *M. brassicae* при стимуляции акустическими сигналами разной длительности. 1 – 3, 5, 9 - число периодов несущей частоты, составляющих длительность стимула. Справа приведены соответствующие им осциллограммы (частота несущей 50 кГц). SIN – результат стимуляции длительными тональными посылками; по горизонтальной оси - частота заполнения стимула, по вертикальной оси - пиковое акустическое давление. Внизу приведён пример спектра щелчка совки (закрашен серым цветом).

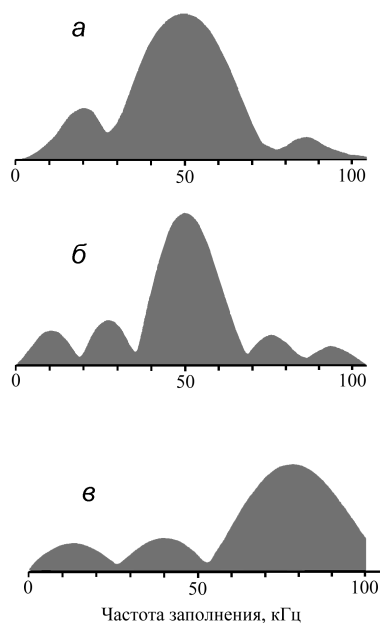


Рис. 21. Примеры спектров стимулирующих щелчков: *а* – 50 кГц, длительность – 2 периода несущей частоты (40 мкс); *б* – 50 кГц, длительность 3 периода (60 мкс); *в* – 80 кГц, 3 периода несущей частоты (38 мкс).

Наши многократные измерения показали, что форма огибающей спектра щелчков совок варьирует в весьма широких пределах. (Жантеев и др., 1993; Лапшин, Воронцов, 2000б). Возник естественный вопрос, как восприятие импульсных сигналов зависит от их спектральных характеристик?

Для выяснения этого вопроса препараты совок *Mamestra brassicae* L. тестировали стимулами, сходными с собственными щелчками бабочек. Параметры стимулов варьировали по амплитуде, частоте заполнения (несущей частоте) и длительности, которую меняли дискретно, пропорционально периоду заполняющего сигнала, т.е. один период, два периода и т.д. до девяти периодов. Наличие ответа определяли по синхронному со стимулом появлению спайков в тимпанальном нерве. Результаты представлены на рис. 20.

Пороги реакций на короткие акустические щелчки оказались выше по сравнению с порогом на длительные синусоидальные сигналы во всем диапазоне вариаций частоты заполнения стимулирующих щелчков. В области влияния резонанса ТМ (т.е. в районе 20 кГц) пороги монотонно уменьшались с увеличением числа периодов в стимуле. Выше 45 кГц слуховая чувствительность практически не зависела от длительности и несущей частоты входных сигналов. В этом диапазоне для всех кривых была характерна высокая повторяемость формы, а индивидуальные различия выражались только в абсолютных величинах порогов.

В наших экспериментах энергия стимулирующего щелчка была пропорциональна количеству образующих его периодов частотного заполнения. Поскольку на частотах выше 45 кГц ответы практически не зависели от длительности импульсов и, следовательно, от их суммарной энергии, можно было сделать вывод, что электрофизиологический ответ

тимпанальных органов совок определялся в первую очередь не суммарной энергией щелчка, а значением пиковой амплитуды акустического давления. На рис. 21 приведены спектры трех типов равноамплитудных стимулов, на которые слуховые рецепторы давали практически одинаковую реакцию.

Как показал анализ результатов математического моделирования колебательных процессов на тимпанальной мембране (Лапшин, 1994), форма экспериментальных частотных характеристик при действии импульсных стимулов во многом определялась влиянием механических переходных процессов: при частоте несущей 40–100 кГц резкий передний фронт входного сигнала вызывал отклонение тимпанальной мембраны, максимальная амплитуда которого мало зависела от общей длительности стимула (см. рис. 22). По-видимому, слуховые рецепторы реагировали именно на этот амплитудный выброс. Такое свойство тимпанальных органов совок может иметь значение в процессе эхолокации при восприятии нескольких отражений от предметов со сложным рельефом.

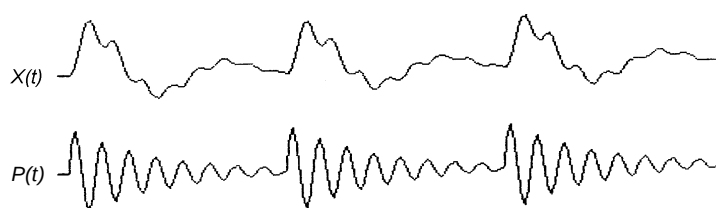


Рис. 22. Реакция модели тимпанальной мембраны $X(t)$ на последовательность затухающих щелчков $P(t)$ с частотой заполнения $f = 5 \cdot f_0$, где f_0 - частота собственного резонанса мембраны.

На основании измерений чувствительности тимпанальных органов к щелчковым стимулам появилась возможность оценить радиус действия эхолокационной системы совок. Это расстояние оказалось очень небольшим - порядка 10 см (Жантiev и др., 1993). Однако анализ уже полученных к тому времени результатов поведенческих экспериментов (см. раздел 5.5) указывал на более высокую слуховую чувствительность лоцирующих бабочек (разница составляла 10÷15 дБ по сравнению с электрофизиологическими данными). Для выяснения причин этого несоответствия были предприняты дополнительные исследования, исходная цель которых состояла в определении качества частотного согласования излучающей и воспринимающей систем совок.

Ранее два американских исследователя, Филипп Каллахан и Тельма Карлисл экспериментально показали, что в ответ на акустическую стимуляцию происходит сокращение определённых мышц метоторакса, в свою очередь, вызывающих изменение натяжения тимпанальной мембраны. (Callahan, Carlisle, 1972). Наши собственные наблюдения поверхности ТМ при стимуляции интактных совок подтвердили этот эффект. **Так фактически была обоснована возможность динамической перестройки механических характеристик тимпанальной мембраны и, соответственно, всей слуховой системы в целом.** В этой связи следует отметить, что в большей части последующих работ, посвящённых акустическому взаимодействию летучих мышей и чешуекрылых, данные Каллахана и Карлисл не учитывались. Конечно же, возникает вопрос, почему информация, столь важная для понимания основ физиологии слуха ночных чешуекрылых, была проигнорирована большинством исследователей? Опираясь на собственный опыт проведения такого рода экспериментов, могу предположить, что результаты Каллахана и Карлисл другим авторам не удалось повторить, скорее всего, из-за специфики используемого ими наркоза и метода препаровки.

Основной объём экспериментальных данных о частотной избирательности периферической части слуховой системы чешуекрылых был получен в электрофизиологических экспериментах на наркотизированных животных. В ходе подготовки к опыту для обеспечения доступа к тимпанальному нерву проводится обширное вскрытие грудного отдела подопытного насекомого с последующим рассечением и удалением групп мышц и трахей (Lechtenberg, 1971). Вопрос, насколько результаты, полученные в подобных условиях, соответствуют реальным характеристикам слуха бабочек, просто не ставился.

Первый "сигнал" о том, что характеристики слуха интактных совок не соответствуют сложившимся представлениям, прозвучал в 1987 г. в статье Жантиева и Фёдоровой. Авторы применили методику тестирования ультразвуком бабочек, находящихся в условиях частично ограниченного полёта (в карусельной установке). В этих опытах в ответ на стимуляцию у совок *B. saturata* были зарегистрированы двигательные реакции в виде быстрых изменений характера полёта. Опубликованная авторами усреднённая частотно-пороговая кривая содержала один минимум в диапазоне 50–70 кГц. В то же время аудиограммы, измеренные в электрофизиологических экспериментах по общепринятой методике на совках того же вида, характеризовались чётко выраженным понижением порогов в области 20–30 кГц. Расхождение электрофизиологических и поведенческих данных можно объяснить либо способностью бабочек к частотному анализу звука, либо сдвигом области максимальной чувствительности тимпанального органа в высокочастотную область. В свою очередь, подобный сдвиг мог возникнуть либо под влиянием условий полёта, либо в результате действия специальных физиологических механизмов, например, за счёт натяжения тимпанальной мембраны через конъюнктиву метаторакальными мышцами.

О влиянии условий полёта на функционирование слуховой системы в какой-то степени можно судить по данным измерений диаграммы направленности ТО в зависимости от положения крыльев подопытного насекомого (Payne et al., 1966). В этой работе крылья подопытных бабочек при очередном цикле измерений электрофизиологических порогов устанавливали в новом положении. Опыты показали, что дирекциональная характеристика тимпанального органа существенно зависит от фазы взмаха, причём эта зависимость различается для разных частот. При всей ценности таких измерений по-прежнему оставался открытым вопрос о правомерности экстраполяции результатов электрофизиологических экспериментов на реальные слуховые возможности интактных бабочек.

Дефицит поведенческих данных, можно объяснить отсутствием до недавнего времени адекватных методик для подобного рода измерений. Оценки поведенческих порогов, опубликованные в отдельных работах (Madsen, Miller, 1987; Жантиев, Фёдорова, 1988), отражают, скорее всего, физиологические характеристики слуховых рецепторов A_2 , которые, как известно, имеют на порядок более низкую чувствительность по сравнению с рецепторами A_1 . В свою очередь, попытки поиска поведенческих коррелятов активности клеток A_1 строились на гипотезе Редера о бимодальной стратегии защитного поведения чешуекрылых в ультразвуковом поле летучих мышей. Согласно этой гипотезе совки при восприятии слабых ультразвуков, когда активны только одна или обе клетки A_1 в каждом из тимпанальных органов, разворачиваются и летят в сторону от их источника (Roeder, 1962, 1964). Эта идея базируется на визуальных наблюдениях за свободно летающими бабочками и, скорее всего, если и соответствует реальности, то в ограниченном наборе поведенческих ситуаций.

Для изучения частотно-пороговых характеристик совок нами дополнительно были разработаны три методики, две из которых позволяют измерять поведенческие пороги на акустические стимулы, а третья, электрофизиологическая, отличается от уже известных аналогов малым травматическим воздействием на подопытное насекомое и сохранностью структур, непосредственно окружающих тимпанальные органы. Результаты, полученные с использованием новых методов, заставили пересмотреть сложившиеся представления,

которые, по сути, принципиально не менялись с работ Редера и Трита шестидесятых годов прошлого века.

4.3.2. Аудиограммы интактных бабочек

Измерения частотно-пороговых характеристик (аудиограмм) должны базироваться на поведенческих методиках, позволяющих определять индивидуальные пороги интактных (т.е. неповреждённых) насекомых с точностью порядка 2 дБ. Такая точность возможна только при взаимной фиксации в пространстве излучателя акустических стимулов и объекта исследования. По этой причине все измерения порогов проводились на совках в условиях закреплённого полёта.

Фотография экспериментальной установки представлена на рис. 23. Перед опытом бабочку приклеивали теплым воском к концу тонкого поводка механооптического датчика горизонтального смещения, позволяющего регистрировать маневры насекомого в горизонтальной плоскости. Бабочка в ответ на стимуляцию пыталась маневрировать. Эти попытки выражались в изменениях силы и направления аэродинамической тяги и, соответственно, вызывали отклонения поводка механического датчика от положения равновесия.

Излучатель акустических стимулов располагался сбоку от насекомого. Схема формирования стимулирующих сигналов приведена на рис.24. Сигналы представляли собой тональные посылки (пульсы) длительностью 2.5 мс, с фронтами нарастания и спада 0.5 мс. По опыту наших работ было известно, что насекомые активнее реагируют на прерывистые стимулы (в масштабе долей секунды), чем на монотонные (Лапшин, Воронцов, 2000а). Для повышения эффективности стимуляции тональные посылки были сгруппированы в четыре пачки со средней длительностью 0.2 с каждая, разделенные равными им по времени беззвучными промежутками. Чтобы не получать ложные зависимости порога от частоты из-за усталости бабочек или их адаптации к стимулам, последовательность предъявления частот меняли от опыта к опыту в произвольном порядке.

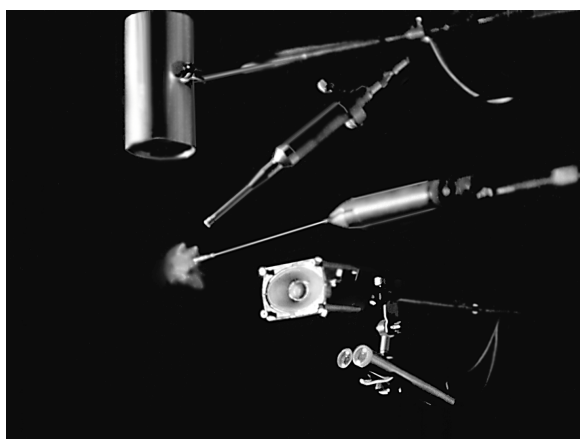


Рис. 23. Фотография экспериментальной установки для исследования влияния положения крыльев бабочки на работу её слуховой системы. Бабочка укреплена на поводке механического датчика горизонтального смещения. Справа от бабочки расположен акустический излучатель, ниже которого в паре укреплены оптический излучатель и приёмник. С помощью оптической системы регистрировалось мгновенное положение крыльев летящего насекомого. Справа и выше бабочки расположен ультразвуковой микрофон, сверху - световой стробоскоп, с помощью которого можно было наблюдать положение крыльев насекомого в моменты акустической стимуляции.

Редер в своих публикациях неоднократно отмечал, что в условиях закреплённого полёта вероятность появления ответных реакций у совков не превышает 20%, тогда как в свободном полёте, регистрация двигательных ответов насекомых на ультразвук не представляет особых проблем (Roeder, 1967b; Roeder, 1969a). Низкий процент реакций затрудняет их выделение на фоне хаотических самопроизвольных движений. Более ранние попытки разрешить это противоречие не дали достоверных результатов (например, в работе Roeder, Fenton, 1973).

Основная проблема измерений слуховых порогов - выделение из непрерывного потока самопроизвольных манёвров летящих бабочек устойчивых поведенческих комплексов,

которые можно было бы использовать в качестве признака реакции насекомого на звук. Решение этой проблемы заняло у нас несколько лет, в результате были найдены три типовых набора признаков реакций.

Первый тип - раскачивание подопытной бабочки около положения равновесия на фоне прерывистой стимуляции и затем, уже после окончательного выключения стимула, смещение насекомого в сторону (эффект отдачи) (см. рис. 25). Следует отметить, что размах таких смещений составляет доли миллиметра. Это обстоятельство потребовало увеличения общей чувствительности механического регистратора с введением системы стабилизации его исходного состояния.

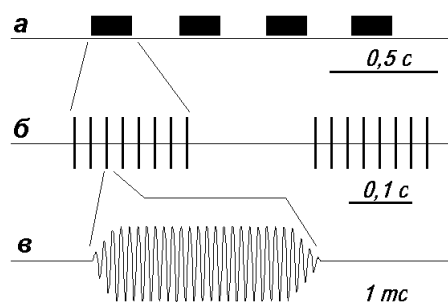


Рис. 24. Стимулирующие сигналы: *а* - схематическое изображение цикла стимуляции; *б* - акустические пульсы, следующие с частотой взмахов крыльев насекомого (30÷40 Гц); *в* - осциллограмма одного пульса.

Придание стимулу ритмического рисунка на "макроуровне", т.е. периодическое включение и выключение стимуляции, позволило не столько увеличить вероятность ответов (хотя эффект был заметным), сколько облегчило последующую интерпретацию полученных осциллограмм двигательной активности, так как бабочки в полёте нередко начинали ритмично смещаться из стороны в сторону в такт с включением / выключением стимулов (см. рис. 26, а).

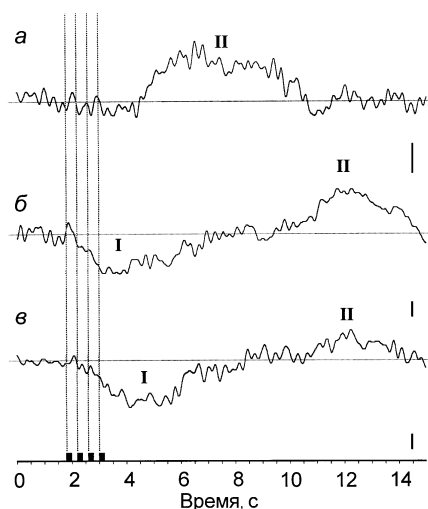


Рис. 25. Осциллограммы двигательных реакций бабочки *A. pyramidea* в ответ на акустическую стимуляцию. Ответы получены в ходе одного опыта при разных амплитудах стимула: *а* – 26 дБ (порог), *б* - 28 дБ и *в* - 58 дБ; I - фаза реакции, II - фаза "отдачи". Электрический сигнал с выхода датчика смещения был подвергнут низкочастотной фильтрации. Черными прямоугольниками на оси времени обозначен цикл стимуляции по типу, изображенному на рис.24. Масштаб по вертикали на всех трех осциллограммах – 0.1 мм.

Второй тип реакций - изменение аэродинамического усилия в курсовом направлении. Наиболее характерная реакция на звук - притормаживание "полета" (отклонение осциллограммы вниз в первой фазе, рис. 26, б). Впрочем, некоторые экземпляры давали прямо противоположную реакцию - увеличивали интенсивность полёта. На осциллограмме при этом наблюдался выброс вверх.

Важно, что индивидуальная предрасположенность к тому или иному варианту манёвра у совок не менялась в ходе опыта. В этом контексте можно провести аналогию с данными исследований влияния акустической стимуляции на работу крыловых мотонейронов (раздел 4.1.4., Madsen, Miller, 1986): мотонейроны крыловых мышц в ответ на акустическую стимуляцию могли отвечать как повышением своей активности, так и её подавлением.

Третий тип реакций можно наблюдать только у акустически активных бабочек. Признаком поведенческого ответа на стимуляцию в этом случае является увеличение насекомым темпа эмиссии щелчков (см. рис. 26, в). Необходимость использовать в опытах только активно щёлкающих бабочек является сильным ограничивающим фактором, но в случае успеха метод позволял уверенно регистрировать рекордно низкие пороги реакций совок на серии ультразвуковых посылок.

Наши предварительные измерения порогов у интактных бабочек в условиях закреплённого полёта не дали однозначных результатов: форма поведенческих частотно-пороговых кривых не совпадала с графиками, полученными в условиях электрофизиологических экспериментов (рис. 27). Возможно, в поведенческих опытах не было учтено влияние переменного давления в тимпанальной полости, возникающее вследствие дыхания бабочки (тимпанальная полость связана с трахейной системой (Roeder, Treat, 1957)), или механической деформации торакса при маховых движениях крыльями. Ритмичное изменение подмембранного воздушного давления могло приводить к периодическому смещению частоты резонанса тимпанальной мембраны. Аналогичный эффект влияния давления воздуха в трахейной системе на параметры слуха был обнаружен ранее на саранче (Michelsen et al., 1990).

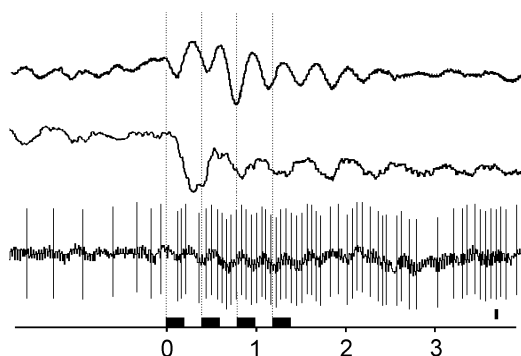


Рис. 26. Примеры поведенческих реакций интактных совков в ответ на акустическую стимуляцию: *а* - раскачивание в горизонтальной плоскости, *б* - уменьшение аэродинамического тяги, *в* - учащение эмиссии щелчков. Непрерывные линии отражают смещение бабочки в горизонтальной плоскости. Вертикальные линии на фоне осциллограммы - моменты эмиссии бабочкой щелчков. По горизонтальной оси - текущее время с момента начала регистрации; черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды стимуляции. В правой части рисунка вертикальной чертой дан масштаб смещения насекомого (0.1 мм).

Было принято решение стабилизировать условия эксперимента - предъявлять бабочкам стимулы в виде коротких (2.5 – 3 мс) тональных посылок в заранее определённой фазе взмаха. Другими словами, тональная посылка поступала к подопытному насекомому в те временные интервалы, когда его крылья в процессе маховых движений находились в фиксированном угловом положении (Лапшин, Воронцов, 1999, 2000в).

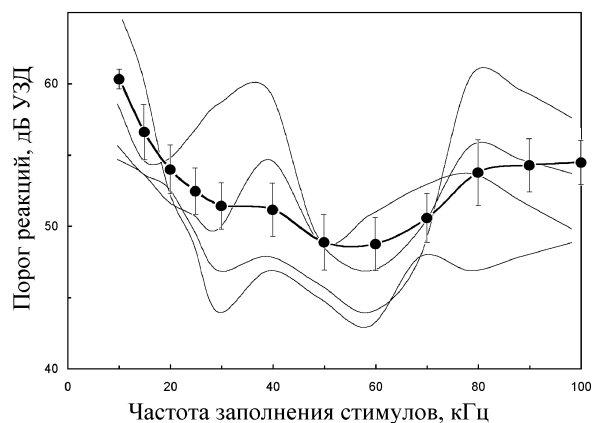
Для решения этой задачи экспериментальная установка была дополнена оптическим датчиком (см. рис. 23). Световой поток от его осветителя после отражения от поверхности крыла поступал на приемник. Сигнал с выхода приемника после преобразования формы поступал на устройство переменной задержки. Подстройкой времени задержки можно было обеспечить подачу акустических стимулов в определенной фазе цикла взмаха. Для визуального контроля положения крыльев бабочки в моменты стимуляции применяли стробоскоп. В опытах были использованы совки *A. pyramidea* и *B. saturata*. На представителях первого вида проводилась основная часть экспериментов, второй вид в этой серии опытов использовали в качестве контроля. По нашим наблюдениям, совки *A. pyramidea*, издающие в лабораторных условиях щелчки, составляют небольшой процент от общего числа, поэтому в основной части поведенческих экспериментов в качестве признаков реакций на звук были использованы двигательные ответы бабочек по типу, представленному на рис.25.

Исходно для измерения частотно-пороговых кривых были выбраны три фазы взмаха:

- 1) крылья находились в верхней точке;
- 2) при горизонтальном положении крылья двигались вверх;
- 3) при горизонтальном положении крылья двигались вниз.

Выбор вариантов фаз взмаха в качестве условия для запуска стимула определялся следующими соображениями: эмиссия щелчков у совков наиболее вероятна при горизонтальном положении крыльев, причём излучение сигналов возможно как при их подъёме, так и при опускании (Жантеев и др., 1993). Для понимания логики согласованной работы излучающей и воспринимающей систем интересно было посмотреть частотные характеристики слуха совков в двух типичных для акустической эмиссии фазах взмаха. При положении крыльев в верхней точке у совков, как правило (но не обязательно), наблюдается шумовой всплеск с амплитудой порядка 60 дБ УЗД (раздел 3.4.). Этот шум занимает широкую полосу частот в ультразвуковом диапазоне (Waters, Jones, 1994). Естественно, возник вопрос, в какой степени призвуки полёта влияют на слуховое восприятие бабочек.

Результаты измерений акустических порогов летящих совок *A. pyramidea* дали больше вопросов, чем ответов. Как и следовало ожидать, форма аудиограмм оказалась зависимой от положения крыльев в моменты стимуляции (см. рис. 28). Но в отличие от частотных характеристик тимпанального органа, поведенческие аудиограммы, измеренные в 1 и 3-й фазах взмаха, не содержали участков, неравномерность которых можно было бы однозначно расценить как результат действия механических резонансов тимпанальной системы.



Наибольшее сходство с ранее опубликованными частотными характеристиками имели графики порогов, измеренных при горизонтальном положении движущихся вниз крыльев (фаза 2).

Рис. 27. Результаты поведенческих опытов: широкая линия, отмеченная кружками, - усредненная аудиограмма; тонкие линии – примеры индивидуальных частотно-пороговых кривых. Указаны ошибки средних. Стимулы: серии тональных посылок длительностью 3 мс и периодом следования в серии 30 мс.

На высоких частотах (выше 50 кГц) крутизна наклона поведенческих аудиограмм оказалась значительно меньшей по сравнению с графиками, полученными другими авторами на основании электрофизиологических данных (Agee, 1967; Surlykke, 1986; Madsen, Miller, 1987). Были обнаружены и другие странности в результатах. Максимальные значения порогов ($60 \div 78$ дБ УЗД) у совок *A. pyramidea* наблюдались в начале массового лёта этого вида (первые числа августа), а минимальные ($17 \div 22$ дБ УЗД) - ближе к концу того же месяца. На протяжении всего этого периода наблюдалось постепенное снижение регистрируемых порогов от экземпляра к экземпляру.

На следующий год по ряду причин работа была продолжена во второй половине августа.

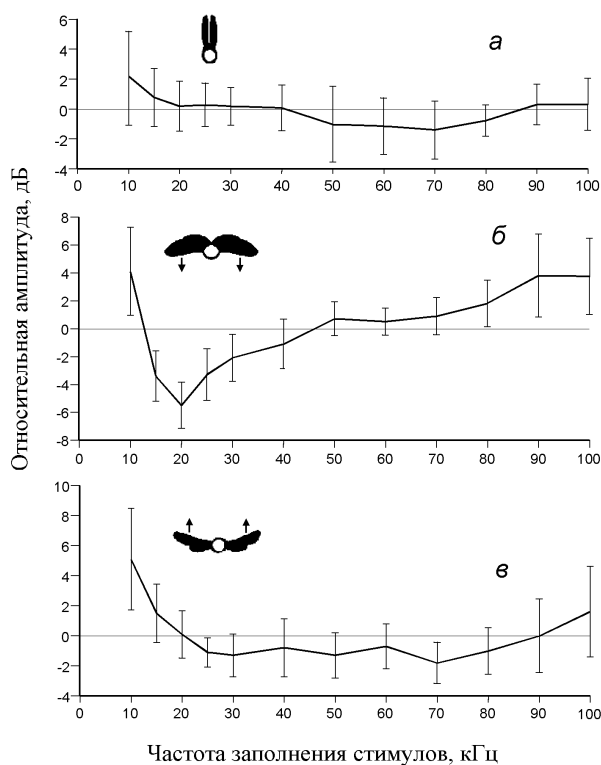


Рис. 28. Нормированные частотно-пороговые характеристики, полученные при стимуляции бабочек в разных фазах цикла взмаха: *а* - крылья расположены в верхней точке (фаза 1), *б* - при горизонтальном положении крыльев и их движении вниз (фаза 2), *в* - при горизонтальном положении крыльев и их движении вверх (фаза 3). Вертикальными линиями указаны ошибки средних.

Измеренные пороги реакций совок *A. pyramidea* в первых же опытах сезона составляли $21 \div 34$ дБ, что близко к значениям, зарегистрированным у бабочек в аналогичный день предыдущего года ($24 \div 32$ дБ). Несмотря на разброс индивидуальной чувствительности, характер связи формы аудиограмм и фаз взмаха сохранялся примерно одинаковым. Чтобы исключить влияние разброса индивидуальной чувствительности на оценку погрешности формы усреднённых частотно-пороговых графиков, при обработке результатов каждого опыта предварительно проводилось нормирование исходных данных

методом вычитания из значений порогов среднего арифметического от всех измерений, относящихся к одному эксперименту (см. рис. 28).

В последующих экспериментах при двух частотах заполнения тональных стимулов, 20 кГц и 50 кГц были проведены более подробные измерения зависимости слуховых порогов от фазы взмаха (см. рис. 29). На рисунке точке "0 дБ" соответствует порог, измеренный в фазе "а" (крылья бабочки в нижнем положении). Фаза "g" по положению крыльев соответствует фазе "а", но измерения в этой точке проводились последними в опыте и служили контролем стабильности порогов на интервале времени проведения эксперимента.

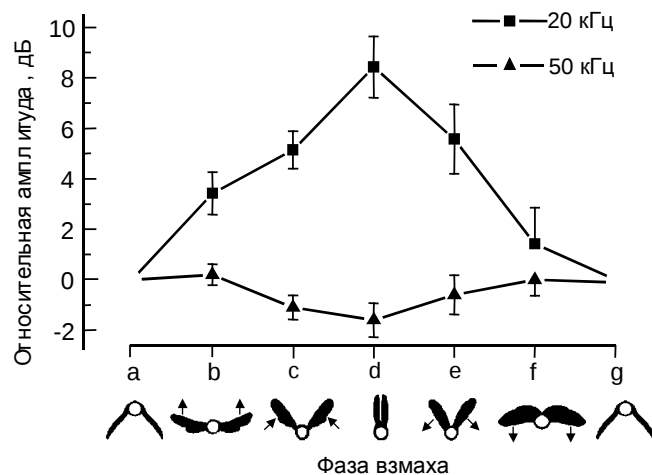


Рис. 29. Зависимости поведенческих порогов от фазы взмаха в моменты стимуляции: ■ - при частоте заполнения пульсов 20 кГц, ▲ - при частоте 50 кГц. По горизонтальной оси в условных единицах отложена фаза взмаха, которая характеризуется определенным положением крыльев и направлением их движения. Под горизонтальной осью схематично изображено положение крыльев бабочек в каждой фазе, стрелками указано направление их движения. По вертикальной оси — изменение порогов относительно фазы а. Указаны ошибки средней.

У всех исследованных экземпляров совок при частоте несущей 20 кГц минимальные пороги оказались приурочены к положению

крыльев в крайней нижней точке (фазы "а" и g" на рис. 29), а максимальные пороги - к вертикальному положению крыльев (фаза "d").

При частоте заполнения стимулов 50 кГц в целом наблюдалась обратная тенденция по сравнению с предыдущей экспериментальной серией, т.е. относительное снижение порогов в фазе "d" (рис. 29, нижняя кривая). Однако этот эффект индивидуально оказался значительно менее стабильным. Как уже было упомянуто выше, тимпанальная мембрана (ТМ) может дополнительно растягиваться мышцами метоторакса (Callahan, Carlysle, 1972). Из этого факта прямо следует заключение, что частота резонанса ТМ есть величина переменная. Если бабочки способны перестраивать резонансную частоту не в такт с крыловыми взмахами, то аудиограммы в средней части частотного диапазона должны быть значительно более ровными по сравнению со "статическими" характеристиками ТО. Абсолютные пороги при этом могут оказаться соизмеримыми со значениями, характерными для области резонансного пика. Именно такие низкие пороги и были получены в наших экспериментах — 21÷34 дБ УЗД (в середине рабочего сезона).

Верхний график рис. 29 (частота заполнения стимулов 20 кГц) имеет один максимум и один минимум - это признак того, что ТМ в течение всего периода взмаха оставалась однонаправлено натянутой, несмотря на возможную декомпрессию в подмембранной области при респирации. Роль дополнительной "пружины" для ТМ, скорее всего, выполняет лигамент (см. рис.16). Следовательно, если резонанс в наших опытах смещался от частоты 20 кГц (см. рис. 28, в), то в одном направлении. Может быть, он сдвигался за пределы исследованного диапазона? Однако такое явление должно было существенно повлиять на тенденцию изменения порогов на краях частотных графиков. В частности, если бы резонанс мембраны сместился ниже 10 кГц, то пороги в низкочастотной части аудиограмм рис. 28, а и рис.28,б понижались с уменьшением частоты по мере приближения к точке резонанса. Однако наши результаты дали прямо противоположную картину. Кроме того, такой сдвиг, приуроченный к определенной фазе взмаха, должен был привести к резкому подъему порогов в ультразвуковом диапазоне - это опять же не соответствует результатам наших

экспериментов (см. рис. 29, нижний график). Скорее всего, значению резонанса $15 \div 25$ кГц соответствует состояние минимального натяжения мембраны. Те же частоты резонансного снижения порогов наблюдались в условиях острого опыта у наркотизированных животных с поврежденной во время операции трахейной системой - "статические" аудиограммы (Agee, 1967; Surlykke, 1986; Madsen, Miller, 1987). Смещение резонанса выше 100 кГц маловероятно, так как столь широкий диапазон перестройки (от 20 до 100 кГц, т.е. в 5 раз) требует очень сильного растяжения мембраны.

Как уже было упомянуто выше, в области частот 60-70 кГц на форму аудиограммы ТО оказывает влияние ещё один резонанс (Adams, 1972; раздел 4.3.1.). Его действие должно резко возрасти на фоне сдвига резонанса тимпанальной мембраны "вверх". При этом может происходить общее "выравнивание" формы аудиограммы на средних частотах (30-70 кГц). Вместе с тем взаимодействием двух резонансных систем затруднительно объяснить высокую линейность графиков рис. 28, а, б в областях 10 и 100 кГц.

4.3.3. Наблюдение процессов частотных перестроек слуховой системы акустически активных совков

Для объяснения существенных различий в результатах поведенческих и электрофизиологических опытов нами была выдвинута гипотеза, что совки могут периодически изменять частоту резонанса тимпанальной мембраны, причём процесс таких перестроек протекает во временных интервалах, жёстко не связанных с ритмом маховых движений летящей бабочки (Лапшин, Воронцов, 2000в).

Возможность экспериментальной проверки этого предположения определялась в первую очередь умением аппаратно регистрировать такие моменты времени ("точки отсчёта"), к которым слуховая система в процессе повторяющихся перестроек подходит с близкими значениями своих акустических параметров.

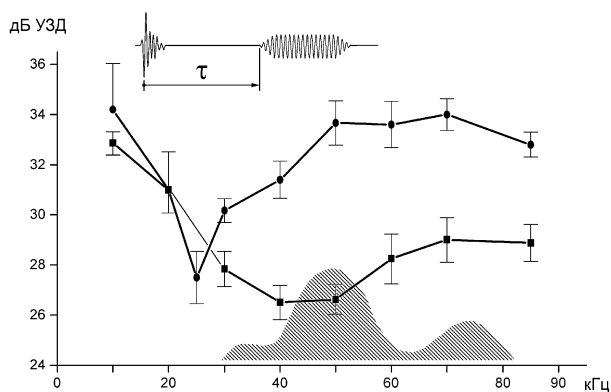


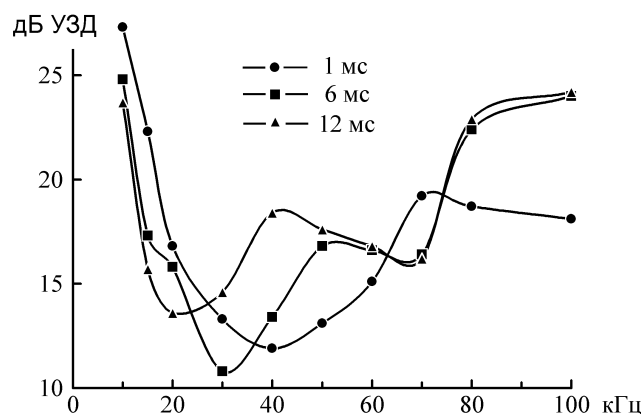
Рис. 30. Частотно-пороговые характеристики совков *E. paleacea*, полученные при двух значениях задержек стимулов относительно собственных щелчков бабочек: задержка $\tau=1$ мс (—■—) и $\tau=15$ мс (—●—). По горизонтальной оси — частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной — порог реакций. В верхней части рисунка дана схема вычисления задержки, в нижней части рисунка приведён пример спектра эхолокационного щелчка бабочки.

Из сопоставления частотно-пороговых графиков, измеренных в условиях острого опыта и наиболее типичных спектров щелчков совков видно, насколько велико наблюдаемое рассогласование характеристик излучающей и воспринимающей систем (см. рис. 20). Естественно было бы предположить, что в моменты эхолокационного зондирования слуховая система интактных бабочек оптимизирована для восприятия собственных щелчков, отраженных от внешних объектов. Если это действительно так, то моменты регистрации зондирующих сигналов могут оказаться удобными "точками отсчёта" для изучения процессов перестройки параметров слуховой системы. Соответственно, спустя некоторое время после генерации щелчка можно было бы наблюдать другой режим частотной оптимизации слуховой системы бабочки.

Для проверки нашей гипотезы совкам *E. paleacea* предъявляли стимулы, следовавшие с малой задержкой (1 мс) после эмиссии собственного щелчка. Ответом бабочки на стимул (реакцией) считали существенное (в 2 и более раз) увеличение средней частоты эмиссии

собственных щелчков на фоне действия стимулов (1.4 с) по сравнению с предшествовавшей фоновой акустической активностью насекомого (см. рис. 26, в; Воронцов, Лапшин, 2002).

На рис. 30, (кривая "а") приведена усреднённая аудиограмма, построенная по результатам этих опытов. У всех исследованных экземпляров минимальные значения порогов располагались в диапазоне 40-50 кГц. С ростом частоты в диапазоне 50-70 кГц наблюдалось увеличение порогов, однако, на ещё более высоких частотах пороги уже мало зависели от частоты заполнения. В нижней части рис. 30 приведён пример спектра щелчка совки. Близкое положение



на частотной оси основного спектрального пика собственных сигналов совки и области максимальной чувствительности указывает на согласованность параметров акустической эмиссии и восприятия в моменты излучения щелчков.

Рис. 31. Частотно-пороговые характеристики совки *B. saturata*, полученные при трёх значениях задержек стимулов относительно собственных щелчков бабочек (обозначения – в верхней части рисунка). По горизонтальной оси – частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной – порог реакций.

Иная картина наблюдалась при стимуляции бабочек тональными посылками, задержанными относительно их собственных сигналов на 15 мс, т.е. на время, составляющее немного больше половины периода взмаха крыльями у совки данного вида.

При увеличении задержки основной минимум на аудиограммах наблюдался в диапазоне частот 25-30 кГц, т. е. оптимум чувствительности оказался сдвинутым "вниз" по сравнению с данными предыдущей экспериментальной серии на 25 кГц (см. рис. 30, кривая б). Полученные частотно-пороговые характеристики оказались сходными по форме с аудиограммами, построенными по результатам электрофизиологических экспериментов (см. рис. 20).

На совках *B. saturata* было проведено аналогичное по смыслу, но более детальное исследование процессов перестроек слуховой системы (Лапшин, Воронцов, 2005б). В отличие от предыдущей серии опытов пороги регистрировали при трёх значениях задержки стимулов относительно собственных щелчков бабочек: 1 мс, 6 мс и 12 мс (интервал 12 мс примерно соответствует половине периода взмахов крыльями совки *B. saturata*).

В целом, полученные результаты подтвердили способность совки перестраивать характеристики слуховой системы (рис. 31). Минимум графика, соответствующего промежуточному значению задержки (6 мс, 30 кГц) располагался по частотной оси между двумя минимумами (20 и 40 кГц), соответствующими задержкам 12 и 1 мс. Последовательный сдвиг оптимума слухового восприятия вниз по частоте указывает на плавное протекание во времени этого процесса.

За время действия собственного щелчка (порядка 0.1÷0.2 мс) и следовавшего за ним короткого (3 мс) тонального пульса слуховая система совки не могла существенно изменить свои характеристики - слишком мало время, отпущенное на весь процесс, не более 4 мс. Для сравнения - латентный период регистрации электрофизиологического ответа на акустический щелчок на уровне тимпанального нерва составляет 3÷4 мс (см. рис.39, Лапшин, Фёдорова, 1996). Следовательно, **настройка тимпанального органа на более высокую частоту должна была предшествовать моменту генерации щелчка, из чего можно сделать вывод, что совки сканируют акустическое пространство по частоте в два такта: до и после акустической эмиссии.**

Остаётся пока открытым вопрос, с какой целью у совков происходит частотная перестройка слуховой системы? Если это явление рассматривать в рамках концепции защитного поведения от хищничества летучих мышей, то в подобной тактике поведения бабочек есть смысл: летучая мышь, обнаружив присутствие совки по её эхолокационному щелчку, немедленно начнёт облучать зондирующими сигналами место предположительного нахождения жертвы. Бабочке же за пользование эхолокацией надо "платить" повышенным вниманием к внешним звукам непосредственно до и после излучения собственного акустического импульса. Более подробно вопросы взаимодействия бабочек и летучих мышей будут рассмотрены в главе 7.

4.3.4. Электрофизиологический контроль процессов модификации частотной характеристики слуховой системы совков

Результаты поведенческих экспериментов в целом подтвердили нашу гипотезу о существенном влиянии на результирующую частотную характеристику динамических сдвигов по частоте резонанса тимпанальной мембраны. По данным Каллахана и Карлисла, дополнительное растяжение мембраны происходит за счёт мышечной деформации торакса (Callahan, Carlysle, 1972). В таком случае стимуляция торакальных мышц должна вызывать сдвиг резонанса тимпанальной мембраны в сторону более высоких частот.

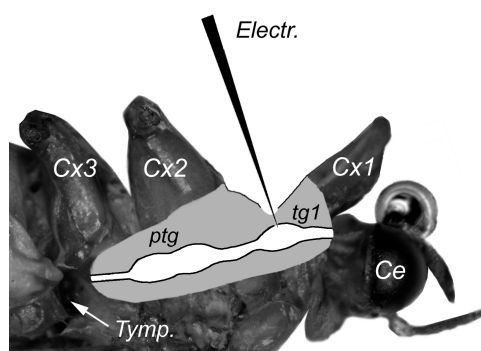


Рис. 32. Схема отведения электрической активности от нейронов проторакального ганглия. *Electr.* – стеклянный микроэлектрод; *CxI*, *CxII*, *CxIII* – проторакальная, мезоторакальная и метоторакальная коксы, соответственно; *Tmp* – проход к тимпанальному органу; *Ce* – голова; *tg1* – проторакальный ганглий; *ptg* – птероторакальный нейромер (сросшиеся мезо – и метоторакальные ганглии).

Для контроля влияния мышечного тонуса на частотную характеристику слуховой системы бабочек была проведена серия электрофизиологических экспериментов, в которых отведение вызванной активности осуществля-

лось не от тимпанального нерва, а от слуховых интернейронов проторакального ганглия совков (см. рис. 32). Методика позволяла свести к минимуму влияние повреждающих воздействий на подопытное насекомое. В работе были использованы совки *E. paleacea* и *B. satura*.

Форма измеренных частотно-пороговых характеристик в целом соответствовала аудиограммам, полученным ранее другими авторами при отведении активности слуховых рецепторов от тимпанального нерва. Аппликация 2 мкл 3М раствора KCl в гемолимфу метоторакса в течение нескольких минут приводила к сокращению прилежащих мышц и росту порогов на низких частотах (в диапазоне 10–30 кГц на 10÷14 дБ (Лапшин, Воронцов 2003б)). На частотах выше 60 кГц разница в порогах до и после введения хлорида калия была обратной, т.е. пороги понижались (см. рис. 33). Аудиограммы, измеренные спустя примерно час после начала действия хлорида калия, занимали положение, промежуточное между зарегистрированными в исходном состоянии и на пике сокращения мышц метоторакса. Таким образом, с течением времени по мере снижения концентрации ионов калия в гемолимфе слуховая система постепенно возвращалась в исходное состояние.

По нашим наблюдениям, изменение формы аудиограмм по типу, изображённому на рис. 33, возможно также самопроизвольно, т.е. без действия хлорида калия (Лапшин, Воронцов, 2003б, 2004). Самопроизвольные частотные перестройки до этого никогда не наблюдались при отведении активности от тимпанального нерва. В литературе, посвящённой слуху чешуекрылых, также не существует описаний аналогичных эффектов.

По динамике постепенного восстановления вызванного возбуждения интернейронов в начальной стадии экспериментов можно предположить, что работа ЦНС на фоне действия наркоза существенно нарушалась (в наших опытах использовался хлороформный наркоз). Спустя некоторое время (порядка 30÷40 минут) ответы нейронов на звук восстанавливались и в дальнейшем уже принципиально не менялись. Возможно, что в условиях собственных опытов Каллахан и Карлисл также имели возможность наблюдать эффекты перестроек механических резонансов тимпанального органа, но они не измеряли слуховые пороги (Callahan, Carlisle, 1972). Что же касается проблемы действия наркоза то в тексте их статьи это обстоятельство никак не отражено. Скорее всего, авторы наркоз вообще не применяли.

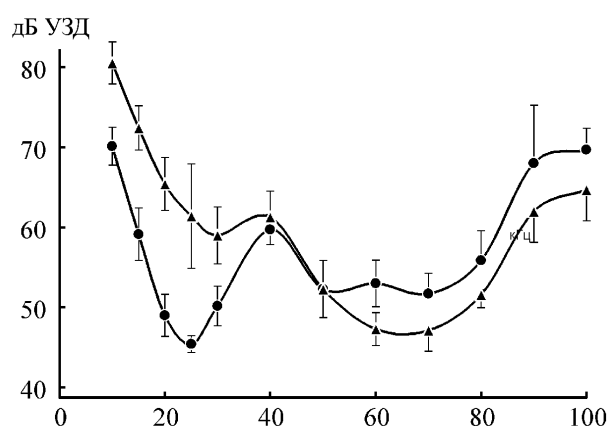


Рис. 33. Усреднённые частотно-пороговые характеристики слуховых интернейронов проторакального ганглия совка *B. satara*, измеренные до аппликации хлорида калия (-●-) и спустя 5 минут после аппликации (-▲-). По горизонтальной оси — частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной — порог реакций.

Исследование математической модели тимпанальной мембраны показало, что разнонаправленные изменения слуховой чувствительности на низких и высоких частотах могут быть вызваны одновременным действием двух факторов: сдвигом частоты

резонанса мембраны от 24 кГц до 48÷50 кГц и общим падением слуховой чувствительности примерно на 12 дБ. В свою очередь, уменьшение чувствительности, сопровождавшее перестройки в электрофизиологических опытах, можно объяснить образованием продольной складчатости на поверхности растянутой мембраны. Из данных поведенческих опытов с совками *E. paleacea* (см. рис.30) следует, что в реальности падение чувствительности при растяжении мембраны может и не происходить - пороги минимальны при малой задержке стимулов. Что же касается результатов с *B. satara* (см. рис. 31), то некоторое повышение порогов при задержке стимулов 1 мс, скорее всего, было связано с действием шумов полёта, хотя нельзя исключить и влияние складчатости мембраны.

Дополнительно были проведены эксперименты для выяснения, насколько существенно влияют на форму измеряемых частотно-пороговых характеристик индивидуальные свойства интернейронов. Сопоставление данных, полученных при отведении от нейронов про- и мезоторакальных ганглиев либо в разных точках проторакального ганглия, не показало принципиальных различий в форме индивидуальных аудиограмм. Пороговые характеристики интернейронов, локализованных в различных ганглиях, либо совпадали, либо были смещены относительно друг друга по вертикали в пределах нескольких децибел. Эти наблюдения подтверждают гипотезу, согласно которой частотные параметры слуховой системы совков определяются исключительно свойствами тимпанальных органов (Boyan, Fullard, 1986).

Помимо эффекта динамической модификации частотной характеристики слуховой системы, первоначально обнаруженного в поведенческих экспериментах, результаты электрофизиологических опытов подтвердили наличие нескольких дополнительных резонансов, присущих слуховой системе совков. В районе 24 кГц после введения хлорида калия у большинства подопытных бабочек сохранялся частный оптимум чувствительности (см. рис. 33 - область снижения порогов), у остальных экземпляров на индивидуальных аудиограммах в этом месте наблюдался перегиб, который также можно объяснить влиянием дополнительного резонанса. В одном опыте с *E. paleacea* на фоне высокой стабильности порогов удалось более подробно, с шагом по частоте 1 кГц измерить форму этого частного пика. Его форма оказалась колоколообразной, добротность по уровню 3 дБ от минимума составила 7÷9 при

высоте пика по его оси симметрии 11 дБ. Из этих наблюдений следует вывод, что низкочастотная зона пониженных порогов, которую считали следствием влияния резонанса тимпанальной мембраны, на самом деле определяется взаимодействием двух резонансных систем. Особенно ярко это взаимодействие было выявлено в серии экспериментов, проведённых на совках *A. pyramidea*. Примерно у половины исследованных бабочек в области 15-25 кГц наблюдались две близко расположенные области низких порогов.

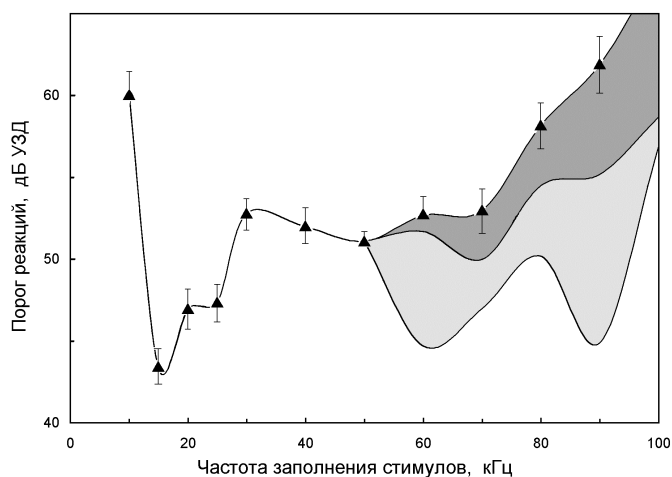


Рис. 34. Усредненные аудиогаммы, измеренные в условиях электрофизиологических экспериментов (*A. pyramidea*). Тёмно-серым цветом обозначена область между ветвью графика "верхнего" порога, (обозначен треугольниками) и средними значениями "нижнего" порога $Th(n)$. Светло-серым цветом обозначена область между графиками средних и минимальных значений "нижнего" порога.

Наиболее стабильным по положению на частотной оси оказался минимум на 15 кГц. Частота второго минимума у разных экземпляров варьировала в диапазоне 25÷30 кГц. На суммарной аудиогамме (рис. 34) ему соответствует уступ на 20-25 кГц.

При неполном слиянии двух резонансов ширина результирующего пика существенно зависит от степени рассогласования их центральных частот. Поскольку добротность колебательной системы оценивается как отношение значения центральной частоты к ширине резонансной кривой, частичное несовпадение двух резонансов должно приводить к занижению оценки добротности результирующего "колокола" на частотно-пороговой кривой. Этим эффектом можно объяснить сильный разброс оценок добротности тимпанальной мембраны, полученных на разном экспериментальном материале.

4.3.5. Перестройки аудиогамм в высокочастотной части ультразвукового диапазона

В ходе регистрации активности слуховых интернейронов совков *A. pyramidea* в одном опыте было обнаружено ранее неизвестное явление: на высоких частотах (70-100 кГц) значения слуховых порогов, зарегистрированные при плавном уменьшении амплитуды стимулов, оказались существенно ниже по сравнению с порогом, измеренными при постепенном увеличении уровня стимуляции. В большинстве случаев эффект несовпадения порогов становился заметным спустя 30÷50 минут после начала эксперимента.

Весьма специфическим был характер ответов нейронов в зоне "неопределенности" между минимальным и максимальным значениями порогов. При постепенном уменьшении амплитуды стимулов в надпороговой области количество спайков в ответах постепенно уменьшалось, а затем, когда нейрон уже отвечал одним спайком, начинала снижаться вероятность ответа от 1 до 0 (рис. 35, а). Латентный период реакций нейронов при уменьшении амплитуды стимулов монотонно увеличивался. В целом, ничего необычного в таком поведении исследованных нейронов не было, следует только отметить большой амплитудный диапазон существования одного спайка в ответе - 6 дБ - по сравнению с 3 дБ при регистрации активности слуховых рецепторов в тимпанальном нерве (Лапшин, Фёдорова, 1996) и резко выраженный порог ($Th(n) = 66$ дБ УЗД на рис. 35, а).

Однако если после исчезновения ответов на подпороговые сигналы амплитуду стимулов постепенно увеличивали, то выше найденного ранее порога нейрон не давал устойчивого ответа. Только иногда появлялись отдельные спайки или даже серии спайков. Подобная

эпизодическая активность могла сменяться полностью пассивными периодами, несмотря на то, что амплитуда стимуляции продолжала увеличиваться. Затем, при достижении второго, "верхнего" порога $Th(v)$, за $0.2 \div 0.5$ с происходил быстрый рост ответа до нескольких (3-4) спайков (см. рис.35, б). Во время переходного процесса латентный период ответа быстро уменьшался примерно на 1 мс, а затем начинал увеличиваться. Разница между "верхним" и "нижним" порогами индивидуально варьировала от нескольких дБ до 17 дБ.

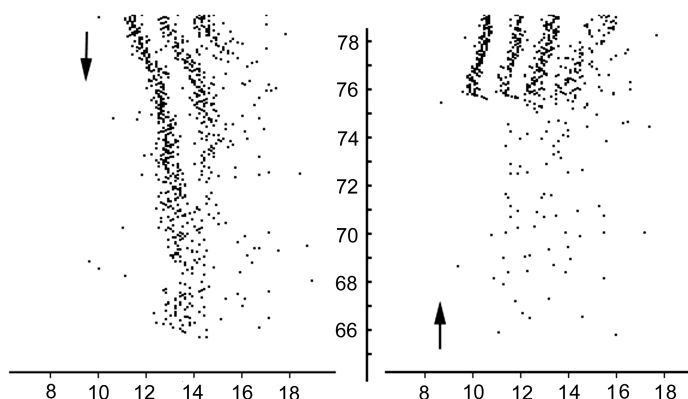


Рис. 35. Распределение спайков в ответах слухового интернейрона проторакального ганглия при нисходящем (а) и восходящем (б) "лестничном" изменении амплитуды стимула. Точками обозначены отдельные спайки, стрелками - направление изменения амплитуды стимула. По горизонтальным осям - время в мс от начала действия тональной посылки в непрерывной последовательности (длительность посылки 5 мс, период следования 40 мс, частота заполнения 100 кГц); по вертикальной оси - пиковый уровень звукового давления в дБ УЗД. На каждой "ступеньке" лестницы, равной 1 дБ, проводилось по 40 однотипных предъявлений; каждая из диаграмм построена по результатам 600 предъявлений.

При непрерывной стимуляции на уровне "верхнего" порога среднее количество спайков в ответе на один пульс постепенно уменьшалось с трёх до двух. Одновременно латентный период ответа возрастал на $1 \div 1.5$ мс. В обобщенном виде данные по разности между порогами D на различных частотах представлены на рис. 34 (область в правой части рисунка, закрашенная серым цветом).

Частоты, на которых разность значений "верхних" и "нижних" порогов была максимальной, отличались от опыта к опыту: у одного экземпляра наиболее существенные различия наблюдались на частотах от 60 до 100 кГц. Перепады в выраженности эффекта на 90 и 100 кГц от опыта к опыту варьировали в пределах $|D(90)-D(100)| = 2 \div 12$ дБ.

По комплексу признаков: разнице между "верхним" и "нижним" порогами на близких частотах (например, на 90 и 100 кГц), величине этой разницы (до 17 дБ), отсутствию в большинстве случаев проявлений эффекта в области средних частот - можно предположить, что в ответ на предъявление высокочастотного сигнала в тимпанальном органе происходило смещение высокочастотного резонанса (или системы близко расположенных резонансов) из области, заведомо превышающей 100 кГц "вниз" по частоте, где его действие наблюдалось непосредственно.

О механизме перестройки высокочастотного резонанса можно делать определённые выводы, проанализировав динамику спайковой активности после достижения "верхнего" порога. На рис.35, б видно, что резкое увеличение ответа нейрона занимало вполне определенное время. Процесс настройки проявлялся в самом начале бурной реакции нейрона в виде закономерного уменьшения латентного периода. Такое явление очень сходно с "захватом" сигнала следящей системой. В процессе "захвата" частота резонанса сдвигается к несущей входного сигнала (система настраивается). Во внешнем проявлении настройка должна сопровождаться ростом силы ответа и уменьшением его латентного периода. Именно такой комплекс признаков наблюдался в наших опытах.

Для обнаружения такой системой сигнала необходимы также самопроизвольные, т.е. без внешнего воздействия, сдвиги резонанса в сторону низких частот. Только в процессе таких сдвигов могут появиться спайковые ответы рецептора A_1 , необходимые для замыкания петли обратной связи через ЦНС.

"Затянутая" в сторону низких порогов область односпайковых ответов (см. рис. 35, а) может быть следствием удержания (сопровождения) слуховой системой слабого сигнала с постепенной оптимизацией настройки на его несущую частоту. Случайная дестабилизация, возможно возникавшая под влиянием дыхательных движений подопытного насекомого, приводила к срыву процесса удержания сигнала и, как следствие, резкому исчезновению ответных спайков.

Предположительно, объектом механических перестроек является многорезонансная система упругих тяжей, включающая сколопариум, лигамент и тимпанальный нерв (Adams, 1972). Наблюдавшееся в одном опыте несовпадение порогов разностью 6 дБ на частоте 60 кГц, скорее всего, было следствием сдвига резонанса тимпанальной мембраны "вверх" по частоте примерно так, как это отображено на рис. 33. По-видимому, необходимым условием наблюдения перестроек обоих типов в условиях острого опыта является снижение либо прекращение действия наркоза.

Ход экспериментальных кривых около точки 100 кГц подразумевает повышенную чувствительность совок к ультразвукам и за пределами исследованного диапазона. Можно с уверенностью предположить, что на частотах до 120 кГц значения порогов принципиально не отличались от измеренных на 100 кГц.

Остается пока невыясненным источник активности интернейронов в области между "нижним" порогом (порогом удержания) и "верхним" (порогом захвата). Эта активность эпизодически проявлялась в виде отдельных спайков или их групп. В другом масштабе времени моменты появления этих спайков тяготели к области латентных периодов слуховых ответов (см. рис. 35, б). В этой связи можно предположить, что разряды возникали вследствие слабого возбуждающего притока с контрлатеральной части слуховой системы, которая в процессе собственных частотных перестроек в отдельные моменты времени могла оказаться более чувствительной по сравнению с ипсилатеральной стороной. Если принять эту гипотезу, то следует вывод, что обе симметричные части слуховой системы функционируют в определенной степени независимо.

Способность совок модифицировать частотную характеристику слуха в области 70 кГц и выше объясняет специфическое свойство большинства поведенческих аудиограмм: уменьшение наклона правых высокочастотных ветвей графиков или даже изменение его знака (см. рис. 30, 31). По-видимому, в условиях острого опыта при отведении активности от тимпанального нерва перестройки такого рода не реализуется.

Таким образом, у совок в процессе эволюции сформировался акустический приемник, имеющий практически равномерную амплитудно-частотную характеристику в диапазоне от 10 до 100 кГц и более. Широкополосность слуховой системы достигается за счет динамической перестройки резонансов, присущих механической части тимпанального органа. Следует отметить, что такой метод расширения диапазона воспринимаемых частот не приводит к пропорциональному увеличению уровня шумов, поскольку в каждый момент времени восприятие осуществляется преимущественно в пределах тех двух или нескольких резонансных полос, на которые "настроена" слуховая системы бабочек.

Имея возможность в течение нескольких десятков миллисекунд менять форму амплитудно-частотной характеристики входного акустического тракта, бабочки приобрели очень гибкий инструмент для оптимизации процесса восприятия сигналов самых разных типов, как моночастотных, так и широкополосных.

Поскольку слуховые рецепторы в составе тимпанального органа совок имеют одинаковые кривые частотной настройки, считается, что эти бабочки не способны к спектральному анализу акустических сигналов (Suga, 1961; Roeder 1966a; 1974; Surlykke, Miller, 1982; Fullard, 1988). Однако если совки могут варьировать частоту резонанса тимпанальной мембраны, то возникает принципиальная возможность анализировать звуки по их частотному заполнению (так называемый последовательный анализ).

4.3.6. Особенности спектральной чувствительности представителей других семейств Noctuoidea

С точки зрения сравнительного анализа физиологии слуховых систем ночных чешуекрылых наиболее интересны данные по хохлаткам (Notodontidae). Тимпанальные органы совок и хохлаток в целом гомологичны, но у хохлаток в каждом слуховом органе один слуховой рецептор (A), а не два (A_1 и A_2), как у совок.

Рецептор A хохлаток является анатомическим аналогом клетки A_2 совок, однако его максимальная чувствительность (для исследованного вида *Pheosia tremula* (Surlykke, 1984)) примерно равна чувствительности клетки A_1 симпатрического вида совок *Agrotis segetum* Schiff. (Surlykke, Miller, 1982).

У хохлаток в условиях острого опыта зарегистрированы минимальные пороги на частотах 40–45 кГц, т.е. на 20–25 кГц выше по сравнению с данными по симпатрическим совкам (например, см. рис.20). Сюрликк в своей работе никак не комментировала этот факт, что вызывает удивление. По-видимому, примитивность слуховой системы хохлаток (по сравнению с совками) выражается помимо меньшего количества акустических рецепторов ещё и в неспособности хохлаток модифицировать частотную характеристику тимпанальных органов - они постоянно "настроены" на одну частоту.

Согласно представлениям Фулларда параметры слуха ночных бабочек определяются критерием наиболее эффективного восприятия эхолокационных сигналов летучих мышей (Fullard, 1982). Тогда слуховая система хохлаток должна быть оптимизированной к восприятию ультразвуков в средней части частотного диапазона сигналов большинства симпатрических хищников. Это условие вроде бы действительно выполняется (Айрапетьянц, Константинов, 1970), но вопрос о биологическом значении слуха у хохлаток пока ещё нельзя считать окончательно решённым.

Исследования акустической чувствительности отдельных видов Notodontidae, перешедших к дневному образу жизни, дали противоречивые результаты: в одних случаях наблюдаются признаки слуховой дегенерации (в первую очередь, на высоких частотах), в то время как у других - параметры слуховой системы были сохранены в полной мере (Fullard et al., 1998). Из анализа формы аудиограмм, приведённых в этой работе, также можно сделать вывод, что у хохлаток с признаками слуховой дегенерации наблюдается также смещение оптимума слухового восприятия в сторону более низких частот.

Слуховая система медведиц (Arctiidae) по морфологии и частотным характеристикам наиболее близка слуховой системе совок (Fullard et al., 1997). Следует только отметить, что физиологические характеристики тимпанальных органов медведиц также были получены при отведении активности слуховых рецепторов на уровне тимпанального нерва.

4.4. Динамический диапазон слуховых сенсилл

Рецепторные клетки A_1 и A_2 имеют сходные частотные характеристики, но отличаются по динамическому диапазону акустического восприятия: при действии тональных стимулов пороги реакций клетки A_1 на 20÷30 дБ ниже, чем у клетки A_2 (Roeder, Treat, 1957; Suga, 1961).

Слуховые пороги клетки A_1 существенно растут с уменьшением длительности входного сигнала. Эта закономерность (см. рис.36) была подробно исследована в работе Сюрликк с соавторами на совках *A. segetum*. График на рис.36 имеет характерную точку перегиба при длительности стимула 25 мс, которую авторы назвали "временем интегрирования". В левой части графика пороговая кривая имеет линейный (при логарифмических отсчётах по обеим осям) подъем вверх с наклоном – 9 дБ / дек. Разница в чувствительности к стимулам

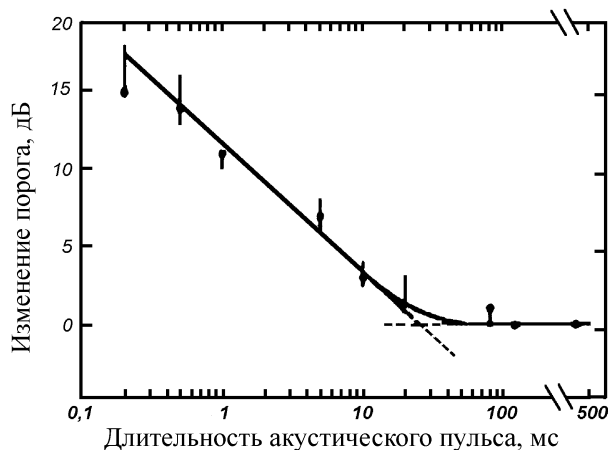


Рис. 36. Зависимость порогов рецептора A_1 тимпанального совка *A. segetum* от длительности стимулирующих пульсов с частотой заполнения 40 кГц. Наклон кривой в области коротких длительностей составляет –9 дБ/ дек. При длительности стимулов более 30 мс пороги постоянны. Точки – усредненные данные экспериментов, вертикальные линии – средние квадратичные отклонения. (Из работы Surlykke et al., 1988).

длительностью более 25 мс и коротким сигналам (110 мкс) составляла 18 дБ (Surlykke et al., 1988). Амплитудно-динамические характеристики слуховых рецепторов также зависят от длительности стимулирующих сигналов (Adams, 1971; Perez et al., 1991). Адамс установил, что при действии тональных стимулов длительностью 20–60 мс амплитудная кривая рецептора A_1 совок *P. eridania* имеет S-образную форму (т.е. зависимость нелинейная). Насыщение ответа наступает при интенсивностях, превышающих порог на 50 дБ ($Th+50$) (Th – значение порога рецептора A_1). Средняя частота спайков в ответе рецептора может достигать 700 с⁻¹.

Зависимость частоты спайков в разряде рецептора A_2 от интенсивности, напротив, линейная, причем даже при уровне 100 дБ УЗД "насыщения" ответа не наблюдалось (Suga, 1961). Редер показал, что динамическая характеристика клетки A_2 имеет больший угол наклона к горизонтальной оси, чем аналогичная характеристика рецептора A_2 (Roeder, 1974).

Марта Перез и Франк Коро связывали эффект нелинейности верхней части амплитудной характеристики рецептора A_1 с тормозным действием клетки A_2 непосредственно в слуховом органе (латеральное торможение) (Perez, Coro, 1985). У двух исследованных этими авторами видов совок *Mocis latipes* и *Erebus odorata* график амплитудной характеристики клетки A_1 при интенсивности стимула более 60 дБ УЗД имел участок с отрицательным наклоном, т.е. увеличение громкости сигнала приводило к уменьшению средней частоты спайков в ответе. Порог чувствительности рецептора A_2 на 5 дБ меньше того уровня, на котором находится точка перегиба графика амплитудной характеристики клетки A_1 . Для проверки гипотезы о латеральном торможении было проведено исследование влияния пикротоксина на возбудимость слуховых рецепторов (работа была проведена на представителях двух близких семейств Arctiidae и Noctuidae (Perez, Coro, 1986)). Пикротоксин является блокатором химической синаптической передачи.

У медведиц *E. pugione* (Arctiidae) рецептор A_1 после введения блокатора реагировал возрастанием импульсации в ответ на звуки высокой интенсивности, что можно интерпретировать как результат снятия торможения. Активность слуховых рецепторов *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae) после введения блокатора не изменилась. Эти опыты дали

неопределенный результат и могут свидетельствовать о различии механизмов взаимодействия слуховых рецепторов у разных представителей надсемейства Noctuoidea. Ещё одна проверка гипотезы о латеральном торможении была предпринята путем изучения динамических характеристик слуховой системы хохлаток (Notodontidae). Тимпанальный орган хохлаток содержит только один слуховой рецептор. Эти исследования показали немонотонный ход графика амплитудной характеристики: при высоких интенсивностях стимула происходило уменьшение уровня спайковой активности (Fullard et al., 1998). Авторы считают, что немонотонность амплитудной характеристики можно объяснить адаптацией и нелинейными эффектами, не привлекая гипотезу о латеральном взаимодействии рецепторов тимпанального органа.

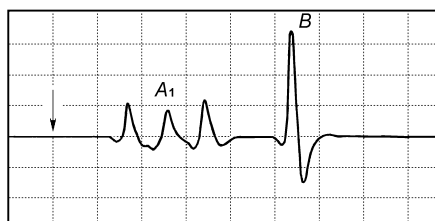


Рис. 37. Осциллограмма ответа рецептора A_1 (*A. perflua*) на акустический щелчок. Момент стимуляции отмечен стрелкой. " A_1 " – спайки слухового рецептора, " B " – спайк B -клетки. Отведение от тимпанального нерва. Размерность координатной сетки по горизонтали – 2 мс/дел., по вертикали – 50 мкВ/дел..

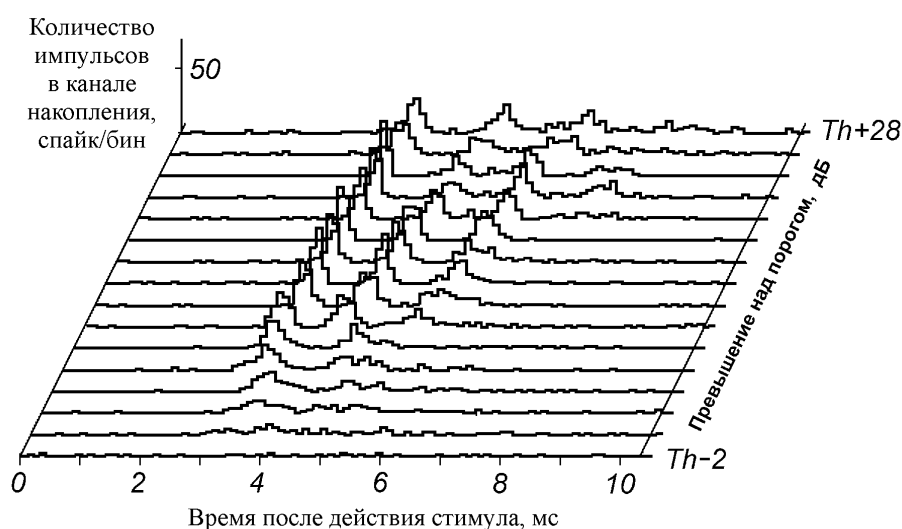


Рис. 38. Постстимульные гистограммы ответов рецептора A_1 (*A. perflua*) на одиночные импульсные стимулы (Лапшин, Фёдорова, 1996). Th – пороговая амплитуда. Шаг дискретизации 0.1 мс/бин.

В экспериментах Адамса при действии коротких стимулов (<5 мс) "насыщение" в ответах рецептора A_1 не наблюдалось. Автором был сделан вывод, что степень нелинейности амплитудной характеристики определяется не интенсивностью стимула, а величиной ответа (Adams, 1971). Возможными причинами "насыщения" могут быть изменения в ионной проводимости или концентрации на участках генерации рецепторных потенциалов или спайков. Мы провели методически сходные эксперименты, но в качестве стимулов совкам *A. perflua* предъявляли короткие акустические сигналы, сходные с собственными щелчками бабочек (Лапшин, Федорова, 1996). При изучении влияния амплитуды стимула на реакции тимпанального органа уровень сигнала увеличивали дискретно с шагом 2 дБ, начиная с подпорогового уровня ($Th-2$) дБ (т.е. ниже порога на 2 дБ). В качестве критерия порога в нашей работе была принята вероятность появления спайка в ответе, равная 0.8. Величина порога рецептора A_1 составляла в среднем $Th = 61$ дБ УЗД. Пример осциллограммы ответа клетки A_1 на одиночный щелчок представлен на рис. 37. Результаты одного из опытов в виде семейства постстимульных гистограмм (ПСТГ) представлены на рис. 38.

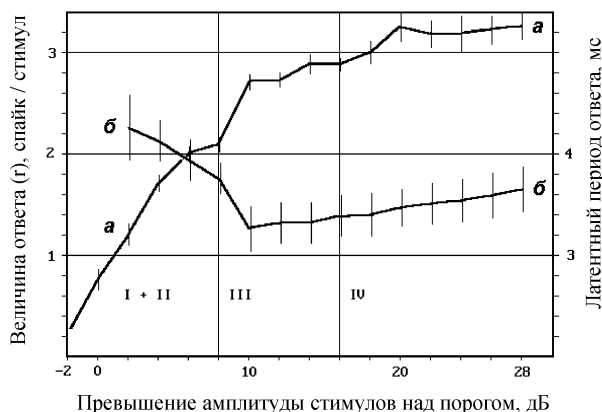


Рис. 39. Зависимость величины ответа рецептора A_1 (коэфф. r – левая ось ординат) от амплитуды стимула (a) и график изменения латентного периода первого спайка в разряде рецептора ($б$, правая ось ординат). Зонами I+II, III и IV обозначены области наиболее быстрого роста вероятности появления соответственно 1 и 2, 3 и 4 спайков в электрофизиологических ответах. Указаны ошибки средних.

Из анализа зависимости среднего количества спайков в ответе рецептора от амплитуды щелчкового стимула (см. рис. 39, а) верхнюю границу динамического диапазона рецептора A_1 можно принять равной ($Th+20$) дБ. В нашей работе в отличие от более ранних результатов Адамса (Adams, 1971) выше этого значения в ответах рецептора наблюдалось насыщение. В пределах ширины динамического диапазона 20 дБ (его нижняя граница равна порогу) кодирование амплитуды коротких сигналов в тимпанальном органе совок может осуществляться по 5 уровням (0–4 спайка). Однако реальное число уровней будет заведомо меньше из-за низкой (менее 0.6) вероятности появления четвертого спайка при действии стимулов высокой амплитуды.

4.5. Временное разрешение тимпанальных органов

Слуховая система лоцирующих бабочек должна обеспечивать восприятие отраженных сигналов от предметов, находящихся в непосредственной близости от насекомого, независимо от максимального радиуса чувствительности эхолокационной системы, в противном случае бабочка будет получать информацию от дальних предметов, ничего при этом не чувствуя вблизи. При сравнительно быстром полёте 1–1.4 м/с (20–28 габаритов насекомого в 1 сек.) (Лапшин, 1995) такая ситуация может привести к резкому снижению эффективности эхолокатора, так как бабочка будет "терять" преграду в процессе сближения. Совки по сравнению с позвоночными животными, использующими эхолокацию, имеют значительно меньшие размеры (длина крыла совки среднего размера $25 \div 30$ мм). Поскольку для нормальной ориентации минимальные дальности обнаружения предметов должны быть соизмеримы с габаритами самого животного, становится весьма актуальным вопрос о способности бабочек воспринимать эхо с малых расстояний (3–20 см), которым соответствуют задержки эха порядка 0.18–1.2 мс. Известно, что пользующиеся эхолокацией млекопитающие (например, дельфины) такой способностью обладают (Супин, Попов, 1985).

4.5.1. Время затухания свободных колебаний тимпанальной мембраны

В момент эмиссии щелчка сильный акустический удар вызывает возмущение тимпанальной мембраны, которая затем будет совершать затухающие колебания. Для последующего восприятия эха важно, чтобы к моменту его прихода амплитуда колебаний мембраны, возбужденной собственным сигналом насекомого, была меньше величины отклика от полезного (отражённого) сигнала.

Будем считать, что тимпанальная мембрана – линейная система, в этом случае, определенному уровню звукового давления можно пропорционально соотнести амплитуду деформации мембраны. После окончания внешнего воздействия колебания затухают экспоненциально с постоянной времени τ . Для оценки времени успокоения мембраны (t) до

подпорогового уровня надо знать начальный и конечный уровень звукового давления, причём последний принимаем равным порогу (Th).

Приближенную оценку начального уровня сигнала на входе тимпанального органа, т.е. амплитуды собственного сигнала можно сделать, предположив, что грудь бабочки представляет собой сферический излучатель, для которого характерна гиперболическая зависимость акустического давления от дальности (Лепендин, 1978). Исходя из этого допущения, амплитуду сигнала, действующего на тимпанальную мембрану, можно выразить соотношением:

$$P = P_0 + 20 \lg(a/b), \text{ дБ}, \quad 1.$$

где $P_0 = 76 \div 94$ дБ УЗД – измеренное акустическое давление собственных сигналов совок на расстоянии $a = 20$ мм (Жантиев и др., 1993), $b = 3$ мм - усредненный радиус кривизны торакса бабочки. При $P_0 = 76$ дБ УЗД амплитуда, действующая на мембрану, равна: $P = 93$ дБ УЗД или $P = Th + 60$ дБ УЗД (при $Th = 33$ дБ УЗД); соответственно, при $P_0 = 94$ дБ УЗД значение $P = 111$ дБ УЗД или $P = Th + 78$ дБ УЗД.

Время успокоения свободных колебаний мембраны до порогового уровня можно выразить соотношением:

$$t = \tau (P - Th) / (20 \lg(e)) + t_c, \quad 2.$$

где $e = 2,71828$, $t_c = 100$ мкс – средняя длительность щелчка. Так как колебания мембраны являются входным сигналом для клетки A_1 , то минимальный период нечувствительности этого рецептора к излучаемым импульсам должен определяться величиной t .

Исследования механических реакций мембраны на щелчки ранее были проведены при помощи лазерного виброметра Петером Шiolтенем с соавт. (Schiolten et al., 1981). По их данным постоянная времени мембраны $\tau = 61$ мкс, однако эта оценка получена без учёта переменности частоты её резонанса.

Постоянную времени затухания можно определить также по ранее полученным аудиограммам. В этом случае непосредственно из графиков определяются частота резонанса f_0 и добротность Q (Лапшин, 1994). Постоянную времени затухания можно рассчитать по формуле

$$\tau = Q / (\pi f_0), \text{ с}, \quad 3.$$

при $Q = 2$ и $f_0 = 45$ кГц получаем $\tau = 14$ мкс (Воронцов, Лапшин, 2002).

Рассчитанное по формуле (2) время успокоения может варьировать в зависимости от начальной амплитуды щелчка в диапазоне $t = 200 \div 230$ мкс, т.е. **возможности механической части тимпанального органа совок допускают восприятие эха с расстояний порядка 3 см и более (с дистанции, примерно равной длине крыла насекомого).**

Если частота резонанса тимпанальной мембраны была бы равна 20 кГц, как это следует из экспериментов с регистрацией активности рецепторов от тимпанального нерва (см. рис. 20), то время успокоения составило $t = 320 \div 390$ мкс, соответственно, $Dm = 5.3 \div 6.5$ см. Такое увеличение радиуса зоны нечувствительности эхолокационной системы неизбежно должно привести к существенному снижению вероятности обнаружения препятствий в ближней зоне.

4.5.2. Реакции рецептора A_1 на парные импульсы

Временное разрешение слуховых рецепторов влияет на способность эхолокационной системы отдельно различать несколько предметов в глубину пространства. Оценка этого параметра была проведена при изучении электрофизиологических ответов на уровне тимпанального нерва совок *A. perflua* (Лапшин, Фёдорова, 1996).

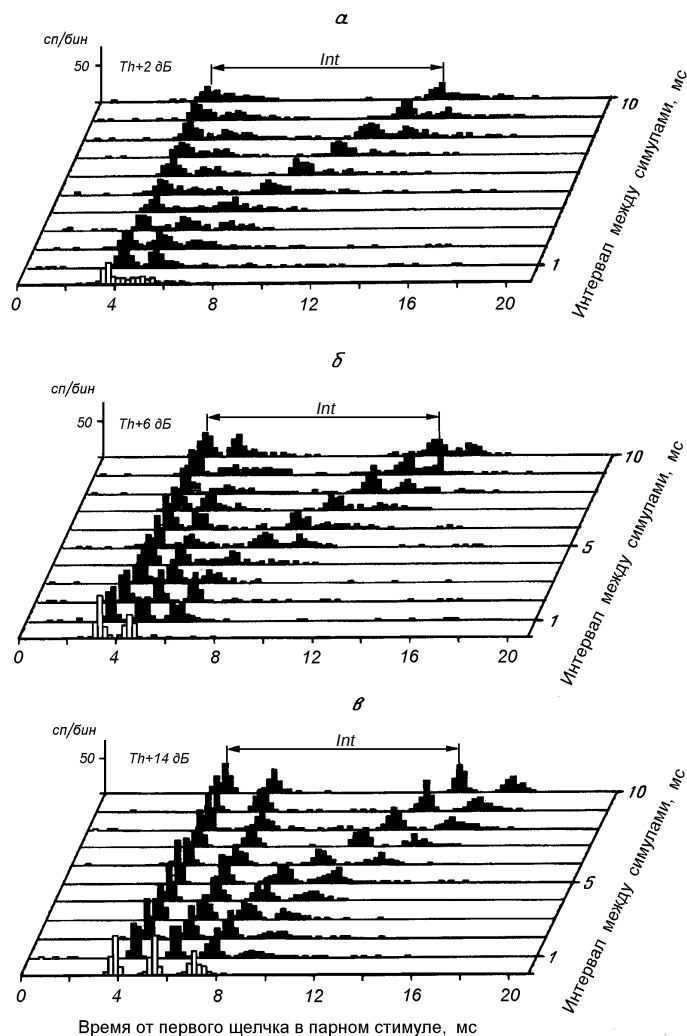


Рис. 40. Постстимульные гистограммы (ПСТГ) ответов рецептора A_1 (*A. perflua*) на парные щелчковые стимулы: *a* - при амплитуде щелчков $Th+2$, *б* - $Th+6$ и *в* - $Th+14$. Гистограммы на переднем плане - PSTГ на одиночные щелчки той же амплитуды. По вертикальной оси - количество спайков в одном канале накопления (спайк / бин). *Int* - интервал между разделёнными ответами рецептора A_1 .

При стимуляции парными щелчками, следующими с интервалом $T=0.15-1$ мс, количество пиков на постстимульных гистограммах ответов рецепторов увеличивалось во всех случаях на единицу по сравнению с реакциями на одиночные щелчки той же амплитуды (см. рис. 40). Изменение интервала T в этом диапазоне не влияло заметным образом на временную структуру электрофизиологического ответа рецепторов. По-видимому, увеличение числа спайков в разрядах рецептора при таких условиях стимуляции определялось временной суммацией реакций от двух последовательно действовавших раздражителей. Аналогичный ответ клетки A_1 можно было получить, воздействуя на препарат одиночными щелчками с большей амплитудой ($+3\div 6$ дБ).

При $T>3$ мс ответы на PSTГ разделялись на две обособленные группы, интервал между которыми (*Int*) увеличивался с ростом T . При $T>5$ мс зависимость между величинами *Int* и T можно считать близкой к линейной. При амплитуде стимулов в диапазоне $(Th+6) - (Th+8)$ дБ процесс разделения электрофизиологических ответов имел свои особенности: при $T=3$ мс увеличивалась дисперсия третьего пика гистограммы (см. рис. 40, б), при $T=4$ мс появлялись признаки четвертого пика, который приобретал более четкую форму после разделения ответов на каждый щелчок в паре при $T>5$ мс.

Сходным образом происходило разделение ответов рецептора A_1 при большем уровне стимула $(Th+14)$ дБ. Различия в основном наблюдались в динамике изменения формы четвертого пика: распределения при больших интенсивностях он был явно выражен при всех значениях T (см. рис. 40, в).

Временное разрешение слухового рецептора в наших опытах мало зависело от амплитуды сигнала и составляло в среднем 4 мс (начало разделения ответов). Это значение несколько больше величины различимого временного интервала, полученного ранее (2.5 мс - Surlykke

et al., 1988). Метод, использованный авторами этой работы, был основан на статистическом анализе распределения спайков рецептора A_1 на фоне амплитудной модуляции белого шума. Однако Якоб Тугард (Tougaard, 1996), применив методику сходную с нашей, получил более близкие значения - временное разрешение порядка $3 \div 4$ мс.

4.5.3. Реакции рецептора A_1 на импульсы с убывающей амплитудой

В свете поставленной задачи необходимо было выяснить, как меняется временное разрешение рецепторов в том случае, когда амплитуда первого импульса значительно превышает пороговое значение (например, в 10 раз и более).

Значения амплитуды первого (кондиционирующего) и второго (тестирующего) импульсов в парном стимуле были выбраны таким образом, чтобы первый вызывал ответ рецептора A_1 , состоящий из нескольких спайков (амплитуда стимула 85–90 дБ УЗД), тогда как второй, будучи на порядок меньше первого, вызывал устойчивый ответ рецептора в надпороговой области (например, 65 дБ УЗД).

При интервале $T < 7$ мс добавление тестирующего щелчка не привело к существенным изменениям в ответах рецептора. При $T = 8$ мс в ответе появлялся дополнительный спайк как реакция на тестирующий щелчок, причем интервал между ним и первым спайком был равен T . По-видимому, это повторное возбуждение рецептора оказывалось возможным после завершения процессов, определяющих рефрактерность рецептора.

4.5.4. Ответы слуховых интернейронов проторакального ганглия на парные щелчки

Исследование ответов слуховых интернейронов на парные щелчки дало широкий спектр вариантов временных разрешений. Наиболее общая и ожидаемая тенденция состояла в том, что меньшим латентным периодам ответа нейрона на первый щелчок соответствовали меньшие минимальные интервалы временного разрешения. В целом нейроны демонстрировали тенденции в ответах, близкие уже описанным ранее на уровне тимпанального органа, но для нас наибольший интерес представляли результаты, существенно расходящиеся с данными по слуховым рецепторам.

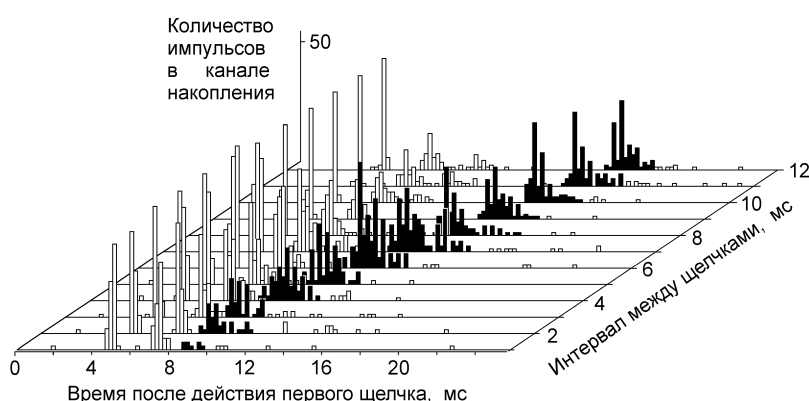


Рис. 41. Постстимульные гистограммы (ПСТГ) ответов слухового интернейрона проторакального ганглия совки (*A. pyramidea*) на парные щелчковые стимулы с амплитудой 90 дБ УЗД (первый щелчок) и 67 дБ УЗД (второй щелчок). Гистограммы, в которых просуммированы реакции нейрона на второй, меньший по амплитуде щелчок, окрашены в чёрный цвет. Каждая гистограмма построена по результатам 100 однотипных предъявлений

На рис.41 представлено семейство гистограмм, построенных по ответам нейрона проторакального ганглия совки *A. pyramidea* на последовательность парных щелчков. В этом опыте кондиционирующий щелчок по амплитуде в 14 раз превышал тестирующий (амплитуды, соответственно, 90 и 67 дБ УЗД). Период следования парных стимулов в ходе опыта не менялся и составлял 50 мс. Несмотря на существенную разницу уровней двух щелчков в паре, заметные изменения в распределении спайков наблюдались уже при переходе от интервала 1 мс к интервалу 2 мс, а при интервале 4 мс и более ответ распадался

на две группы, причем момент появления второй группы спайков определялся значением интервала между щелчками.

Эта же тенденция наблюдалась в другом опыте при действии на препарат последовательность пар высокоамплитудных стимулов (90 дБ УЗД).

При суммарных отведениях от слухового нейрона неоднократно была зарегистрирована активность двух нейронов, один из которых начинал регулярно отвечать при увеличении интервала между щелчками 1.5 мс и более (на рис. 42, в соответствующий ему спайк, имевший большую амплитуду, обозначен стрелкой). **Следовательно, в ЦНС совок поступает информация о втором щелчке в парном стимуле, даже при весьма неблагоприятных условиях, когда амплитуда второго щелчка на порядок меньше первого.**

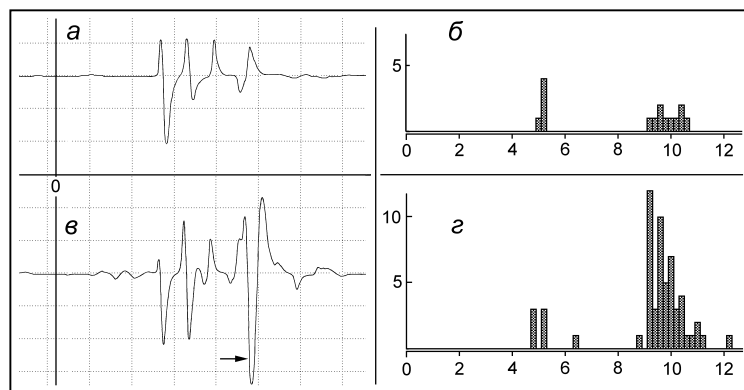


Рис. 42. Осциллограммы и постстимульные гистограммы, полученные при двух значениях интервалов между кондиционирующими (90 дБ УЗД) и тестирующими (70 дБ УЗД) щелчками: *а, б* - интервал между щелчками 1 мс и *в, з* - 2 мс. Гистограммы построены для спайков большей амплитуды (на осциллограмме «*в*» указан стрелкой). При увеличении интервала между щелчками от 1 до 2 мс возрастает вероятность генерации высокоамплитудных спайков. Осциллограммы: размерность координатной сетки по горизонтали – 2 мс/дел., по вертикали – 100 мкВ/дел., точка «0» – начало действия первого щелчка. Гистограммы: по горизонтальным осям – время (мс) от начала первого щелчка, по вертикальным осям – число импульсов в канале накопления шириной 0.2 мс. Каждая гистограмма построена по результатам 100 предъявлений однотипных стимулов. Отведение от слухового нейрона первого грудного ганглия совок *A. pyramidea*.

Эти данные можно пока рассматривать как предварительные, поскольку они принципиально расходятся с представлениями, базирующихся на результатах анализа ответной активности в тимпанальном нерве (см. предшествующие разделы). Можно предположить, что столь существенное различие эффектов, регистрируемых при отведении активности от тимпанального нерва и интернейронов проторакального ганглия, определяется информацией, параллельно приходящей в ЦНС двумя путями: ипси - и контрлатеральным по отношению к источнику звука. Различия в амплитуде сигналов на входах двух слуховых каналов могут служить базой для более изощренного анализа поступающей акустической информации, позволяющего выделять сложную временную структуру входных сигналов с миллисекундным разрешением. При этом динамическая подстройка акустических порогов со стороны ЦНС может осуществляться таким образом, чтобы формирование реакций слуховых рецепторов в каждом из каналов обеспечивало наибольшую информативность.

4.6. Возможные механизмы восприятия эха

Исходя из анализа результатов электрофизиологических экспериментов можно сделать заключение, что эхолокация с малых дистанций (порядка 3-5 см) возможна только при том условии, если слуховые рецепторы бабочек не будут реагировать на собственные щелчки насекомого. В противном случае эхо возвратится к тимпанальному органу в период рефрактерности рецепторов. В несколько другой формулировке это требование звучит так: **сильные акустические сигналы должны подавлять ответную активность рецепторов.**

Скорее всего, основным действующим фактором (отличительной особенностью) собственного щелчка является сильный вибрационный удар, распространяющийся по кутикуле от места генерации к тимпанальному органу. За счёт большей скорости распространения звука в твёрдой среде действие вибрационного импульса будет опережающим и может оказаться значительно сильнее звукового компонента. Воздействие на слуховые рецепторы начнётся с момента выхода вибрационной волны на внутреннюю поверхность тимпанальной камеры.

При исследованиях ответов механорецепторов (клеток Пачини) на сильную деформацию механорецептора Ильинский (1967) наблюдал гиперполяризацию рецепторной мембраны. Помимо эффекта гиперполяризации, Ильинским было описано ещё одно важное наблюдение: латентный период электрического ответа клетки Пачини уменьшался в 3 раза по сравнению с задержкой ответа на более слабое механическое воздействие. Такое изменение латентного периода указывает на резкое уменьшение постоянной времени мембраны (произведение ёмкости на сопротивление мембраны) и, следовательно, её электрического сопротивления. Снижение электрического сопротивления, в свою очередь, проще всего объяснить активацией дополнительных ион-селективных каналов. Ионные токи (скорее всего, K^+ и /или Cl^- в сумме вызывают гиперполяризацию мембраны и местное "закорачивание" деполяризующих токов. Уменьшение постоянной времени мембраны способствует также более быстрому протеканию процессов восстановления нормальной чувствительности слухового рецептора после воздействия собственного щелчка.

Можно предположить, что клетка A_1 тимпанального органа совок имеет два физиологических порога: первый, или нижний, порог регистрируется по началу возрастания спайкового ответа на акустическую стимуляцию (см. рис.38, 39), тогда как второй (верхний) - характеризуется началом подавления ответа рецептора на стимулы, превышающие нижний порог на порядок или более.

4.7. Функции В-клетки

В импульсном эхолокаторе отсчет времени запаздывания эха производится от момента генерации собственного сигнала. Вместе с тем, необходимым условием для реализации такого типа локатора является подавление реакции приемного устройства на собственный сильный зондирующий импульс (см. раздел 4.3.3.). **Следовательно, для регистрации момента эмиссии щелчка необходим специальный неслуховой рецептор.** Такой рецептор мог бы обладать следующими свойствами:

- реагировать на механическую деформацию кутикулы, но не реагировать на звук;
- находиться в непосредственной близости от тимпанального органа;
- иметь проекции в ЦНС в зоны обработки слуховой информации.

Этим условиям в наибольшей степени отвечает крупный униполярный нейрон, названный В-клеткой (Roeder, Treat, 1957). Тело этого нейрона лежит в области Bügel (склерита в стенке тимпанальной полости) (см. рис.16) в непосредственной близости от слуховых рецепторов. Клетка В механически не связана с тимпанальной мембраной.

Исследования морфологии рецепторов тимпанального органа совок (*A. segetum*) показали, что в птеро - и проторакальном ганглиях аксоны В-клетки и наиболее чувствительного слухового рецептора A_1 распространяются краниально практически параллельно друг другу

и в пределах грудных ганглиев образуют очень сходные ветвления (Surlykke, Miller, 1982; см. раздел 4.1.2.), что указывает на участие **B**-клетки в процессе обработки акустической информации в центральной нервной системе.

Частота разрядов клетки **B** может меняться от 1 до 300 с^{-1} (Roeder, Treat, 1957; Lechtenberg, 1971), но обычно составляет $10\div 20\text{ с}^{-1}$. Динамика спонтанных разрядов нейрона не зависит от видовой принадлежности бабочки, не изменяется в течение суток и не коррелирует с активностью аналогичной клетки из контрлатерального тимпанального органа (Treat, 1959; Treat, Roeder, 1959).

До наших исследований функциональное назначение **B**-клетки не было определено, несмотря на то, что её спонтанную активность регистрировали уже при первых электрофизиологических исследованиях тимпанального нерва (Haskell, Belton, 1956). По данным Трита и Редера нейрон **B** не реагирует на звук, но на динамику его импульсации влияет изменение механического напряжения кутикулы около тимпанального органа (Roeder, Treat, 1957; Treat, Roeder, 1959). Авторы высказали предположение, что эта клетка выполняет функцию проприоцептора задних крыльев. Однако Рихард Лехтенберг не обнаружил изменений в частоте импульсации клетки **B**, связанных с движением крыльев совок, находившихся в закреплённом полёте (работа была проведена на представителях нескольких видов). Им же было показано, что акустическая стимуляция при определенных условиях вызывает тоническое уменьшение средней частоты импульсации клетки **B**. По предположению Лехтенберга, взаимодействие между слуховыми рецепторами и клеткой **B** осуществляется в самом органе слуха (Lechtenberg, 1971).

Чтобы разобраться в столь противоречивых сведениях, мы поставили цель исследовать реакции клетки **B** тимпанального органа на механическую деформацию склеритов метоторакса у представителей надсемейства Noctuoidea: совок (Noctuidae) и медведиц (Arctiidae), а также на собственные щелчки бабочек. Для решения последней задачи необходимо было активировать механизм эмиссии непосредственно в электрофизиологическом эксперименте. У совок разрыв механизма сцепления сопровождается сильным сотрясением тела насекомого, из-за чего зарегистрировать электрическую активность в тимпанальном нерве в этот момент весьма проблематично. У медведиц акустический генератор тимпанального типа расположен на метэпистернах (Blest et al., 1963). Осторожно надавливая на поверхность тимбала, можно получить щелчок в момент скачкообразного прогиба кутикулы. До сих пор ещё не было известно, как рецепторы слухового органа бабочек (клетки **A**₁, **A**₂ и **B**) реагируют на такой щелчковый стимул.

4.7.1. Активность рецепторов тимпанального органа совок на фоне деформации торакальных склеритов

В первой серии опытов (Лапшин, Фёдорова, 2000) было проведено исследование модуляции активности рецепторов тимпанального органа совок *B. satura* на фоне периодической деформации различных склеритов торакса: метэпистерна, метэпимера, коксы, основания заднего крыла, а также при движении крыла под воздействием механического толкателя.

Средняя частота спонтанной импульсации клетки **B** у разных экземпляров варьировала в пределах $12.5\div 20\text{ с}^{-1}$ (период $50\div 80\text{ мс}$). Пример гистограммы межимпульсных интервалов клетки **B** приведен на рис.43, Bs. Спонтанные разряды слухового нейрона **A**₁ следовали внешне случайным образом со средней частотой $15\div 40\text{ с}^{-1}$.

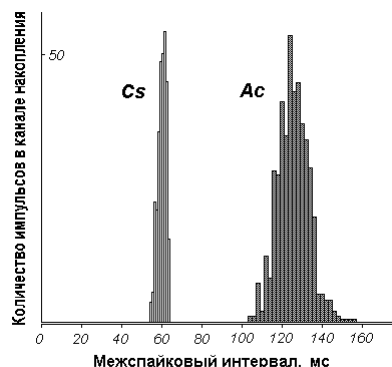


Рис.43. Гистограммы межспайковых интервалов клетки **B**: Bs - *B. satura*, 300 интервалов; Ac - *A. caja*, 400 интервалов.

При механической стимуляции разных точек торакса характер реакций клетки **B** оказался сходным у всех подопытных насекомых. В качестве примера на рис.44, *a* приведена гистограмма распределения спайков: при надавливании на склерит штока механического стимулятора сначала наблюдалась фазная составляющая ответа (в пределах первых 100÷200 мс), а затем его тоническая часть.

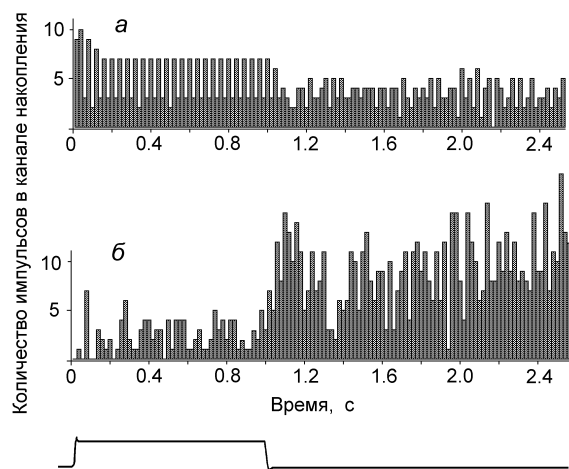


Рис.44. Гистограммы распределения спайков в ответах рецепторов тимпанального органа совки *B. saturata*: *a* - ответ клетки **B** на механическое надавливание в основание заднего крыла, *б* - изменение уровня спонтанной активности слухового рецептора A_1 в ответ на надавливание в области коксы. Внизу приведена осциллограмма смещения штока механического стимулятора. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений стимула. Шаг дискретизации 20 мс.

После окончания действия стимула в течение примерно 150 мс происходило снижение частоты разрядов, а затем нейрон **B** возвращался к темпу активности, свойственному ему до стимуляции. Периодическая неравномерность огибающей гистограммы на рис.44, *a* возникла за счет биений частоты разрядов клетки **B** и частоты канального квантования (50 Гц). Стабильность такой периодичности указывает на синхронизацию разрядов клетки фронтом нарастания стимула.

Степень выраженности описанных эффектов зависела от места и амплитуды деформации. Наиболее сильное изменение частоты разрядов клетки **B** наблюдалось при толчках в верхнюю часть метэпистерна, наименьшее - при давлении на коксу.

Иначе выглядела динамика импульсации клетки **B** при качании заднего крыла: наибольшая средняя частота разрядов была зарегистрирована на фоне фронтов включения/выключения стимула, причем возрастание частоты импульсации начиналось ещё до моментов переключения (см. рис.45). Период повторения разрядов клетки **B** в спонтанной активности составлял 68 мс, а на фоне стимуляции - 100 мс, т.е. ритм импульсации перестраивался в сторону урежения спайков. После окончания стимуляции нейрон вернулся к темпу, близкому к исходному (период повторения импульсов 75 мс). Активность рецептора не менялась при качании крыла вручную в ритме, примерно соответствующем осциллограмме на рис.45, но без резких движений при переходе от одного положения к другому.

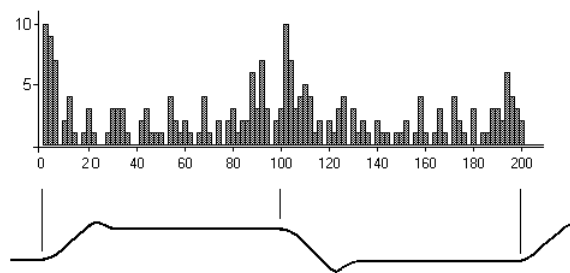


Рис.45. Изменение активности клетки **B** при качании заднего крыла на угол примерно 5° вверх относительно фронтальной плоскости бабочки. В гистограмме просуммированы ответы на 100 предъявлений стимула, осциллограмма которого приведена в нижней части рисунка. По горизонтальной оси - время от начала толчка в мс, по вертикальной оси - количество импульсов в одном канале накопления шириной 1 мс.

Повышение активности рецептора A_1 в ответ на деформацию торакса проявлялось, как правило, на фоне фронтов изменения стимула в виде кратковременных серий спайков, представленных 3–4 последовательными импульсами (фазный ответ). Только при надавливании на коксу удалось получить тоническое изменение уровня импульсации слухового рецептора - его активность снижалась на фоне действия стимула по сравнению с фоновой, особенно в течение первых 200 мс (см. рис.44, *б*). Средняя частота импульсации в интервале 200–800 мс составляла 11 с^{-1} . После снятия механической нагрузки на коксу нейрон

постепенно возвращался к достимульному уровню активности (средняя частота 37 с^{-1}). Изменение уровня спонтанной активности рецептора A_1 при деформации торакса можно объяснить сдвигом его физиологических порогов, что согласуется с результатами Трита и Редера (Treat, Roeder, 1959).

4.7.2. Исследование активности В-клетки медведиц

Исходная частота разрядов клетки **В** у исследованных нами экземпляров медведиц *Arctia caja* L. составляла $6 \div 12\text{ с}^{-1}$ (период $82 \div 170\text{ мс}$). Пример гистограммы межспайковых интервалов клетки в режиме спонтанной активности приведен на рис.43, Ас.

В ответ на ритмичное надавливание толкателем на метэпистерн динамика разрядов клетки **В** у разных экземпляров медведиц отличались весьма существенно. На рис.46, а приведен пример наиболее простого типа реакций - генерация спайков синхронно с фронтами изменения стимула. На гистограмме видно, что активность рецептора резко возрастала на фронтах включения / выключения механической нагрузки. У некоторых экземпляров медведиц на фоне устойчивой ритмической активности клетки **В** реакции на механическую стимуляцию были выражены в форме синхронизации активности нейрона с повторяющимся стимулом (см. рис.46, б).

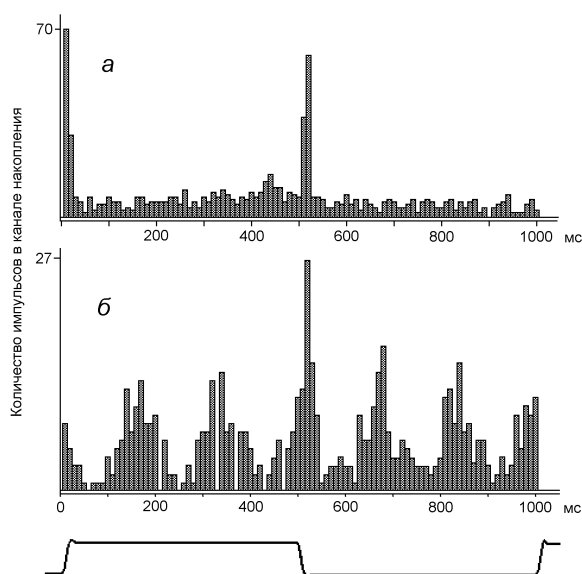


Рис. 46. Постстимульные гистограммы ответов рецептора **В** медведиц *A. caja* на механические толчки в верхнюю часть метэпистерна. Каждая гистограмма построена по результатам 100 предъявлений стимула. Внизу приведена осциллограмма смещения штока толкателя. Шаг дискретизации 10 мс.

Фазотонические реакции клетки **В**, полученные на совках (см. рис. 44, а), подтвердили более ранние результаты Редера и Трита (Roeder, Treat, 1957) и не противоречат выводу этих авторов о возможности сохранения рецептором проприоцептивных функций. Однако у исследованных экземпляров медведиц тип реакций **В**-клеток на механические стимулы оказался иным по сравнению с совками - в нем был более выражен фазный компонент (примеры на рис.46, а). По-видимому, полученные данные в своем разно-

образии характеризуют степень сохранения **В**-клеткой свойств позиционного проприоцептора. Главное противоречие с результатами Лехтенберга (Lechtenberg, 1971) - способность **В**-клетки тормозиться громкими звуками - можно снять, предположив, что характер ответов клетки на неспецифические стимулы коррелирует с уровнем исходной спонтанной активности. Такое предположение подтверждается данными Лехтенберга из упомянутой статьи: торможение клетки **В** звуком хорошо выражено при средней частоте её спонтанной активности 1 с^{-1} , но уже при частоте 15 с^{-1} и выше какая-либо реакция на звук не наблюдалась. Спонтанная активность при частоте спайков 17 с^{-1} (период 60 мс) напоминает пейсмекерную (см. рис.43) и, по-видимому, отражает другое физиологическое состояние нейрона.

Лехтенберг в своей работе указал, что при низкой частоте генерации спайков клеткой **В** межимпульсные интервалы становятся очень нерегулярными. Это является прямым указанием на то, что рецептор становится особо восприимчивым к шумоподобным факторам различной природы.

Известно, что при стимуляции длительным тональным сигналом большой амплитуды клетка A_1 может отвечать непрерывной последовательностью спайков с частотой следования порядка 600 с^{-1} (Adams, 1971). Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957) было также показано,

что частота разрядов рецептора A_1 падает на 75% в течение первой секунды действия стимула. Эффект снижения активности клетки A_1 авторы объясняют действием адаптационных механизмов. Из-за очень близкого пространственного положения самих клеток A_1 и B и их терминалей (см. рис. 16, 18) влияние адаптации может также распространиться и на клетку B , вызвав снижение уровня её спонтанной активности.

По данным Лехтенберга, клетка B возвращалась к исходной активности ещё на фоне действия звука, т.е. она, похоже, адаптировалась к новым условиям (Lechtenberg, 1971). На графике, приведенном в работе Лехтенберга, после выключения стимула в активности клетки наблюдалось небольшое увеличение уровня спонтанной активности (порядка 25%), что также указывает на возможное влияние процесса адаптации.

В "пейсмекерном" состоянии клетки B , когда она генерирует непрерывную последовательность спайков со стабильной частотой повторения, градиент изменения мембранного потенциала в околопороговой области высокий и малые внешние воздействия практически не влияют на процесс формирования очередного потенциала действия.

4.7.3. Реакции рецепторов тимпанального органа медведиц на искусственно вызванный тимбальный щелчок

Как показали наши эксперименты (Лапшин, Фёдорова, 2000), изменения активности клетки B при механической стимуляции приурочены к фронтам включения / выключения стимула (см. рис. 44-46). Можно предположить, что этот рецептор будет также реагировать и на сильное импульсное сотрясение покровов бабочки в момент генерации собственного щелчка насекомого. Сложность электрофизиологического подтверждения способности B -клетки совок возбуждаться столь коротким вибрационным импульсом состоит в том, что для разрыва зон сцепления (см. рис. 9) требуется значительное тянущее усилие, в то время как методика механической защиты места контакта электрода с нервом нами пока ещё не разработана. Поэтому в качестве объектов исследования реакций клетки B на собственные щелчки были выбраны бабочки - медведицы *A. saja*, обладающие тимбальными органами, расположенными на метэпистернах (Blest et al., 1963). Легкими надавливаниями на тимбальную мембрану можно вызвать генерацию последовательности акустических ультразвуковых импульсов, обеспечив тем самым адекватную стимуляцию интересующих нас структур.

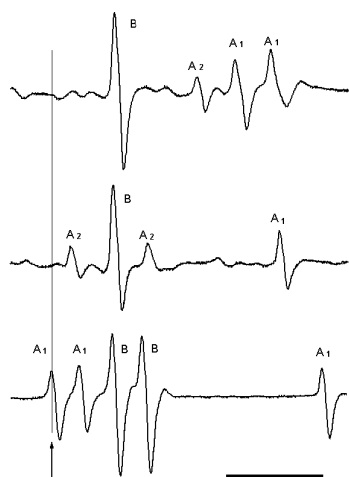


Рис.47. Примеры осциллограмм электрической активности в тимпанальном нерве непосредственно после генерации вызванного щелчка на тимбале медведицы *A. saja*. Момент акустической эмиссии указан стрелкой. A_1 и A_2 - спайки рецепторов A_1 и A_2 , соответственно, B - спайки рецептора B . Масштаб времени – 5 мс.

Эмиссия тимбального щелчка у медведиц *A. saja* сопровождалась пачкой разрядов в тимпанальном нерве. Одиночные спайки наибольшей амплитуды или группы таких спайков (активность клетки B) возникали спустя 3÷6 мс после генерации щелчка (см. рис.47). Наряду с высокоамплитудными импульсами в нерве были также зарегистрированы спайки меньшей амплитуды. Для выяснения их источника препараты дополнительно стимулировали сериями ультразвуковых щелчков (пиковое давление 88 дБ УЗД). Рецептор, активность которого

была представлена спайками средней амплитуды (примерно в два раза меньшей по сравнению с разрядами клетки B), разряжался в ответ на звуковые щелчки двумя последовательными импульсами с латентным периодом и временным рисунком, характерными для слуховой клетки A_1 (Лапшин, Фёдорова, 1996), и с вероятностью ответа 98% (см. рис. 48, а). Высоко- и низкоамплитудные нейроны на такие звуки не реагировали.

Из этих наблюдений можно сделать вывод, что среднеамплитудные спайки представляли активность клетки A_1 , а низкоамплитудные принадлежали слуховому рецептору A_2 , порог которого, как известно, примерно на 20÷30 дБ выше порога A_1 (Suga, 1961; Coro, Perez, 1983). Из суммарной нейронной активности того же препарата дискриминатором были выделены спайки, имевшие амплитуду, близкую к амплитуде разрядов клетки A_1 (их амплитуда нам теперь известна), и исследован характер их распределения во времени непосредственно после генерации тимбальных щелчков.

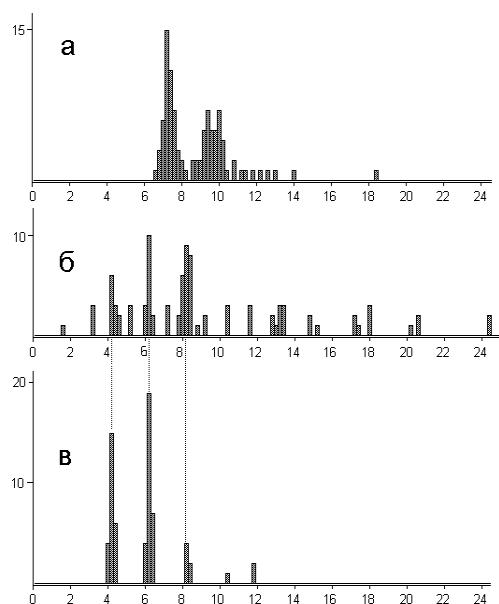


Рис.48. Постстимульные гистограммы спайковой активности в тимпанальном нерве медведицы *A. caja* (данные, представленные на иллюстрации, получены в ходе одного опыта): *а* - накопление ответов слухового рецептора A_1 на ультразвуковые щелчковые стимулы; *б* - распределение спайков после вызванных тимбальных щелчков (амплитуда выделенных дискриминатором спайков близка к амплитуде разрядов слухового рецептора A_1); *в* - распределение высокоамплитудных спайков (клетки B) в ответ на вызванные щелчки тимбала. Каждая гистограмма построена по результатам 50 предъявлений стимула. По горизонтальной оси - время с момента генерации щелчка в мс, по вертикальной оси - количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации 0.2 мс.

Пример гистограммы, построенной по 50 таким регистрациям, приведен на рис.48, *б*. Если считать все импульсы, попавшие в "окно" дискриминатора, ответом рецептора A_1 , то можно сделать

вывод, что характер реакций рецептора на внешние звуки (см. рис. 48, *а*) и на собственные щелчки (см. рис.48, *б*) существенно различается по степени выраженности и латентному периоду. Постстимульное распределение высокоамплитудных спайков (активность клетки B) (см. рис.48, *в*) представлено тремя пиками, отстоящими приблизительно на 4, 6 и 8 мс от момента генерации тимбального щелчка. Третий пик выражен на гистограмме значительно слабее первых двух. Такому положению пиков соответствовали повторявшиеся пачки разрядов, содержавшие по 2–3 спайка. Если соотнести две гистограммы, различающиеся по амплитуде накопленных импульсов (см. рис.48, *б* и *в*), то на каждой из них можно выявить группы, имеющие сходное положение пиков на временной оси. На рисунке эти группы отмечены пунктирными линиями. Повторяемость структурных деталей указывает на то, что в обеих гистограммах представлена активность одного и того же нейрона, но с большой дисперсией амплитуды спайков. Высокую изменчивость амплитуды регистрируемых разрядов можно объяснить суперпозицией электрической активности трех рецепторов при суммарном отведении от тимпанального нерва. Исследование осциллограмм ответов подтвердило, что этот эффект действительно может существенно влиять на результаты разделения импульсов по амплитуде. Так как появление спайков A_1 и A_2 не было жестко привязано к моментам генерации щелчков (см. рис. 47), то влияние активности этих рецепторов на результаты амплитудной сортировки носило случайный характер. Учитывая прежде всего стабильность временных характеристик выделенных групп спайков на гистограммах рис.48, *б*, *в*, их в сумме можно отнести к активности клетки B . Таким образом, наиболее вероятно, что на современном этапе развития слуховой системы бабочек надсемейства *Noctuoidea* клетка B служит для регистрации моментов эмиссии собственных звуков насекомого.

Так как при внеклеточной регистрации от тимпанального нерва амплитуда спайков клетки B самая высокая по сравнению с амплитудой разрядов слуховых рецепторов, можно ожидать, что и время проведения возбуждения по аксону клетки B наименьшее из-за его большего

диаметра. Тогда за счет более быстрого проведения информация о собственном щелчке будет предшествовать информации об эхе, которая представлена разрядами слухового рецептора A_1 . **Акустический импульс и его вибрационный компонент, распространяющийся по кутикуле, должны воздействовать не только на чувствительные элементы тимпанального органа, но и на другие механорецепторы бабочки. Если клетка В является детектором собственных щелчков, становится понятным физиологический смысл развитых ветвлений этой клетки во всех трёх грудных ганглиях - необходимость обрабатывать отклики на собственную акустическую эмиссию, поступающие в ЦНС от многочисленных механорецепторов, расположенных на теле и крыльях насекомого.**

Кроме представителей надсемейства Noctuoidea способность издавать щелчки обнаружена также у пядениц (Geometridae) (Fyodorova, Zhantiev, 1994; Acharya, 1995). Слуховые органы у этих бабочек расположены на первом брюшном сегменте, т.е. они не гомологичны тимпанальным органам совок и медведиц. Однако и у пядениц в каждом слуховом органе также присутствует нечувствительная к звуку **В-клетка** (Roeder, 1974). **Вполне возможно, что у акустически активных ночных бабочек рецепторы, имеющие общее название "В-клетки", выполняют функцию датчиков собственных щелчков.**

Анализ осциллограмм и гистограмм (см. рис. 47 и рис. 48) также показал, что реакции клетки A_1 на искусственно вызванные тимбальные щелчки слабее, чем на внешние звуковые стимулы, имевшие, к тому же, значительно меньшую амплитуду по сравнению с тимбальными. В ряде случаев реакция рецептора A_1 на тимбальный щелчок вообще не была выражена. Примером суммарного ответа всех трех рецепторов тимпанального органа может служить верхняя осциллограмма рис.47. Два спайка клетки A_1 в начале нижней осциллограммы не связаны непосредственно со щелчком, так как латентный период их появления слишком мал (латентный период ответов клетки A_1 в этом опыте составлял 7.5 мс (см. рис. 48, а)). Активность рецепторов A_1 и A_2 , в том числе и опережавшая по времени вызванный тимбальный щелчок, являлась, скорее всего, следствием механической деформации кутикулы торакса, предшествовавшей генерации щелчка.

4.8. Диаграммы направленности слуховых органов совок

При положении крыльев бабочки выше горизонтальной плоскости каждый тимпанальный орган имеет диаграмму направленности, ориентированную своей главной осью под углом $90 \div 110^\circ$ к продольной оси тела насекомого (см. рис. 49) (Roeder, Treat, 1961b; Payne et al., 1966; Coro et al., 1986). Такая направленность обеспечивает интерауральные различия, достигающие для тональных звуковых посылок $20 \div 30$ дБ.

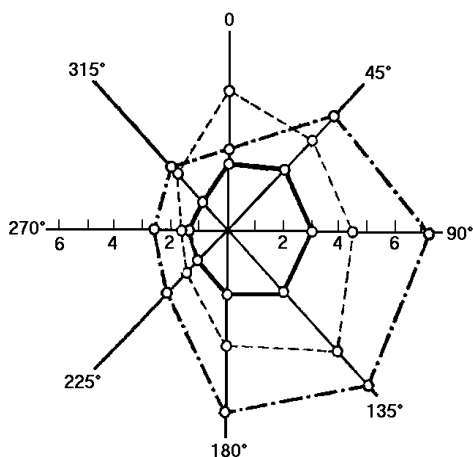


Рис. 49. Диаграммы, характеризующие дирекциональную чувствительность тимпанального органа в горизонтальной плоскости у представителей трех родов совок *Acronycta*, *Graphyphora*, *Lucania*. По радиусу - максимальное расстояние (м), с которых звуковой сигнал (короткий щелчок с частотой заполнения 30 кГц) вызывал ответ слуховых рецепторов (Roeder, Treat, 1961b).

Используя данные, полученные при исследовании динамических характеристик тимпанального органа (см. раздел 4.4, рис. 39, а), можно оценить, на какой угол относительно продольной оси тела бабочки надо сместить источник акустических импульсов, для того чтобы на уровне реакций периферической части слуховой системы была заметна разница в амплитуде входных сигналов. Такие расчеты были проведены. Как оказалось минимальный диапазон изменений угла визирования (угла между продольной осью насекомого и направлением на

источник звука (эха)), в пределах которого количество спайков в разрядах рецепторов изменяется на единицу, равен 18° . Эта величина определяет точность измерения слуховой системой бабочек углового положения источника звука горизонтальной плоскости. Однако в диапазоне углов от -26° до $+26^\circ$ (сектор перед насекомым шириной 52°) среднестатистическая разница в ответах ипси- и контрлатеральных тимпанальных органов составляет менее одного спайка, т.е. в пределах этого диапазона бабочка с большой вероятностью не почувствует изменений в угловом положении источника.

На результирующую диаграмму направленности слуховой системы существенно влияет положение крыльев бабочки (Raupе et al., 1966). В частности, при опущенных крыльях латеральная асимметрия восприятия дополняется дорсовентральной: каждый слуховой орган воспринимает звуки с нижней стороны с чувствительностью на $10\div 20$ дБ более высокой по сравнению с направлением в верхнюю полусферу. Форма дирекциональной характеристики слуховой системы варьирует в зависимости от частоты заполнения тестирующих сигналов и на более высоких частотах характеризуется сильной неравномерностью, однако общая тенденция зависимости положения главной оси дирекциональной характеристики от фазы взмаха сохраняется (в упомянутой работе (Raupе et al., 1966) тестирование проводилось на частотах 30 и 60 кГц).

4.9. Интернейроны головных ганглиев

Имеются поведенческие и нейрофизиологические свидетельства, что нейроны головных ганглиев получают и обрабатывают слуховую информацию (Roeder, 1969a; 1969b; 1973). Известно, например, что при определенных условиях бабочки трепещут антеннами синхронно с ультразвуковыми стимулами, следующими с частотой 5 с^{-1} или меньше. Трепетание антенн вызывали тональные посылки с низкой интенсивностью. Нейрофизиологические свидетельства - проекции рецепторов A_1 и слуховых интернейронов в шейных коннективах (Roeder, 1966b; Surlykke, Miller, 1982; Boyan, Fullard, 1986).

При исследовании активности слуховых интернейронов церебральных ганглиев (работа была проведена на представителях 11 родов совок) Редер исходил из той гипотезы, что для запуска поведенческой реакции избегания в ответ на звук достаточно возбуждения только одного рецептора A_1 . Так как этот рецептор имеет максимальную чувствительность, тестирование проводилось в основном при низкой интенсивности акустических стимулов, когда можно было рассчитывать на возбуждение только рецептора A_1 (Roeder, 1969a).

4.9.1. Реакции на звук интернейронов подглоточного ганглия

В подглоточном ганглии Редером (Roeder, 1969a) были зарегистрированы ответы двух типов: фазические (несколько спайков в начале ответа на пульс длительностью 30 мс) и тонические ответы, для которых характерно распределение спайков на фоне всего стимула и некоторое время после. При моноуральной стимуляции ответные реакции нейронов наблюдались с обеих сторон подглоточного ганглия. Латентный период реакций сокращался с увеличением звуковой интенсивности от $12\div 14$ мс до 7 мс.

4.9.2. Активность интернейронов протоцеребрального ганглия

Наибольшее количество исследованных нейронов протоцеребрума реагировали на слабые стимулы фазно или тонически, причем динамика разрядов была сходной с таковой нейронов подглоточного ганглия и не менялась в течение нескольких часов наблюдений. Однако активность примерно 50% тонических нейронов частично или полностью подавлялась при действии стимулов, превышающих порог A_1 на $20\div 30$ дБ. Величины порогов некоторых исследованных клеток были подвержены спонтанным вариациям на интервалах от нескольких секунд до часа. После периода падения чувствительности клетки зачастую

становились более чувствительными, чем до торможения. **Визуальная стимуляция вызвала временное торможение ответов интернейронов, причем яркий свет, направленный на бабочку, оказывался менее эффективным, чем изменения слабой естественной освещенности в лаборатории.** Восстановление акустической чувствительности могло быть либо согласованным с окончанием действия стимула, либо отсрочено на несколько минут после его прекращения (Roeder, 1969a).

Позже нами было показано, что сильные звуки могут тормозить акустическую активность совок (раздел 5.2.), а визуальная информация (движение на бабочку тёмного ствола дерева) вызывает рост средней частоты эмиссии эхолокационных щелчков (см. раздел 6.).

4.10. Влияние на слуховую систему совок шумов полёта

Во время полёта на входе слуховой системы акустически активной бабочки помимо внешних сигналов или эха от её собственных щелчков всегда присутствуют шумы, сопровождающие маховые движения: высокочастотные всплески, связанные с пронацией и супинацией крыльев, аэродинамические шумы и низкочастотный "гул", определяемый непосредственно ритмом крыловых взмахов и его обергармониками (см. раздел 3.4, рис. 13, 14). Измерение физических характеристик звуков, издаваемых свободно летающими насекомыми, представляет сложную задачу, поэтому все немногочисленные данные о шумовых свойствах летящих совок получены в условиях закрепленного полёта, когда насекомое и микрофон взаимно фиксированы в пространстве.

Если к электрофизиологическому препарату совки приблизить укреплённую на держателе летящую интактную бабочку, то в тимпанальном нерве препарата можно зарегистрировать спайковую активность, синхронную с маховыми движениями интактного насекомого (Waters, Jones, 1994). По данным авторов этой работы пиковая амплитуда высокочастотных акустических всплесков, сопровождающих полёт, составляет в среднем 62 дБ (на расстоянии 2 см от источника), поэтому неудивительно, что в тимпанальном нерве совки возникали реакции на звуки полёта другого насекомого. Из этих же результатов следует, что шумы, сопровождающие полёт, и внешние акустические сигналы с надпороговой амплитудой в принципе могут возбуждать тимпанальную систему совок в пределах каждого периода взмаха. Возникает вопрос, насколько сильно дополнительная активация рецепторов влияет на результирующую чувствительность тимпанальной системы бабочек?

Ранее на совках *A. perflua* нами было показано, что увеличение средней частоты повторения щелчковых стимулов в два раза, с 25 до 50 с⁻¹, приводит к частичному подавлению суммарной реакции слухового рецептора A_1 . (Лапшин, Фёдорова, 1996). Спектры щелчков совок близки по своим основным характеристикам спектру шумовых всплесков, сопровождающих полёт этих насекомых (Лапшин, Воронцов, 2000б), поэтому появление на входе слуховой системы бабочки последовательности шумовых всплесков и внешних импульсных сигналов, по сути, эквивалентно увеличению среднего темпа стимуляции широкополосными щелчками. Следовательно, оценку влияния на акустическое восприятие шумов полёта или уровня акустической активности бабочки можно провести, изучив зависимость ответов слуховых рецепторов от частоты следования импульсных стимулов, сходных по своим параметрам с собственными сигналами совок.

Такие исследования были проведены (Лапшин, 2005). Как оказалось, в диапазоне частот повторения щелчковых стимулов 1-30 с⁻¹ ответы рецептора A_1 сохранялись стабильными, но выше 30 с⁻¹ наблюдалось монотонное снижение величины ответа рецептора от 3 до 1 спайка на каждый щелчок, что эквивалентно росту слухового порога на 10÷12 дБ (см. рис. 50; Лапшин, 2005б). Из этих данных следует, что присутствие на входе слуховой системы шумов, синхронных с маховыми движениями, должно приводить к ухудшению восприятия внешних ритмических сигналов. Кроме того, логично было бы также ожидать, что на фоне и непосредственно после шумового всплеска, возникающего синхронно с маховыми

движениями (когда крылья находятся в верхнем положении), пороги должны возрастать из-за влияния рефрактерности слуховых рецепторов. Однако наши эксперименты не показали каких-либо существенных изменений в чувствительности бабочек в данной фазе взмаха (Лапшин, Воронцов, 2000в).

Эти противоречия можно было бы разрешить, предположив, что физиологические пороги слуховых рецепторов динамически подстраиваются к стереотипному "профилю" шума, сопровождающему каждый взмах крыльями (раздел 3.4). Однако в тимпанальной системе совок нет эфферентных путей, посредством которых можно было бы осуществлять оперативное управление чувствительностью рецепторов со стороны ЦНС. Каким тогда мог бы быть механизм такого управления? Некоторые предположения о его локализации можно сделать на основе анализа латентных периодов реакций слуховых рецепторов и интернейронов.

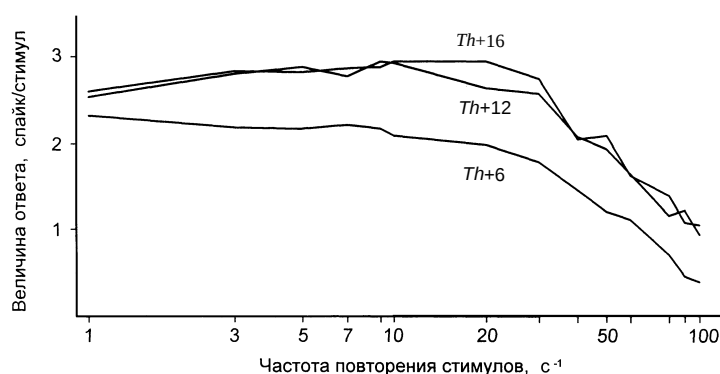


Рис. 50. Графики зависимости величины ответа рецептора A_1 тимпанального органа совок *A. perflua* от частоты повторения стимулирующих щелчков и их амплитуды ($Th+6$, $Th+12$, $Th+16$ дБ), где Th - порог реакций рецептора. Каждая точка графиков получена как среднее от суммы спайков в ответах на 100 предъявлений однотипных стимулов.

Регистрация активности рецепторов по стандартной методике обычно производится от тимпанального нерва до его слияния с крыловым нервом, идущим далее в метоторакальный ганглий (см. рис. 15, 18). Как показали многократные измерения, при таком отведении латентный период реакций клетки A_1 составляет в среднем 3.3 мс (см. рис. 39, б). При превышении порога входным сигналом на 28 дБ латентность ответа увеличивается примерно до 3.6 мс (Лапшин, Фёдорова, 1996).

Минимальный латентный период реакций, зарегистрированных в нейропиле проторакального ганглия, составляет в $4.5 \div 5$ мс (см. рис. 41). Таким образом, время от момента предъявления щелчка до появления первого спайка в дистальной части тимпанального нерва составляет 3.6 мс, в то время как путь, которой проходит возбуждение от той же точки тимпанального нерва к метоторакальному ганглию и далее через мезоторакальный ганглий и коннективы к проторакальному ганглию, занимает всего $1 \div 1.5$ мс. Если считать скорость проведения по аксону постоянной, то получается, что большая часть латентного периода ответа определяется инерционностью рецептора A_1 . Однако этот вывод плохо согласуется с тем фактом, что клетка A_1 способна разряжаться с частотой $600 \div 1000 c^{-1}$ (период следования спайков $1 \div 1.4$ мс), а при реакции на короткий щелчок мгновенная частота её разрядов обычно составляет $500 \div 700 c^{-1}$ (период следования спайков в ответе $1.4 \div 2$ мс, рис. 38). К этому также следует добавить, что слуховые интернейроны характеризуются высокой скоростью передачи возбуждения - время синаптической задержки составляет порядка 1 мс (Boyan, Fullard, 1986). На фоне такого быстроедействия видимая "инерционность" клетки A_1 представляется чем-то неестественным, притом что процессы трансдукции в механорецепторах беспозвоночных также известны своей высокой скоростью протекания (Поляновский, Алексеева, 2001).

Перечисленные противоречия можно снять, предположив, что генерация потенциала действия рецептора A_1 происходит не около сомы клетки, расположенной в полости тимпанального органа, а на уровне первого ветвления её аксона в метаторакальном ганглии. Тогда при отведении активности от тимпанального нерва крючковидным электродом регистрируется не спайк в аксоне, а его электротонический отклик, распространяющийся ретроградно из ганглия по аксону клетки A_1 .

Понятно, что непосредственно в ганглии, где формируется моторная программа полёта, значительно проще организовать управление пороговыми характеристиками рецепторов. Результат такого управления в условиях электрофизиологического эксперимента будет выглядеть как адаптация слуховой системы, причём характерное время установления нового режима адаптации (30 мс) соизмеримо с периодом крылового взмаха. У летящего насекомого по аналогичной схеме может быть реализована функция подавления реакций рецепторов на призвуки, сопровождающие полёт.

Процессы динамической перестройки параметров слуховых рецепторов в соответствии с огибающей входного шума, скорее всего, являются частными случаями более общего явления. У животных, в том числе и насекомых, на всех этапах анализа поступающей информации должна работать система фильтров, задача которых - не допустить в высшие отделы ЦНС сенсорные потоки, связанные с собственным движением и жизнедеятельностью (аутошумы). Одним из важнейших признаков аутошумов является их высокая коррелированность с ритмом движения животного.

Поскольку все бабочки имеют свои индивидуальные особенности, и их крылья на протяжении жизни постепенно теряют первоначальную целостность, работа системы подавления аутошумов, начиная с момента первого полёта имаго, должна постоянно оптимизироваться с учётом индивидуальной динамики шумового потока. Косвенным подтверждением этой гипотезы могут служить наши данные, из которых следовало, что слуховые пороги совок *A. pyramidea* в течение экспериментального сезона постепенно снижались: от 65 до 34 дБ УЗД на частоте 50 кГц (Лапшин, Воронцов, 2000в). Такую тенденцию в смещении порогов можно рассматривать как внешнее проявление оптимизации системы выделения внешних сигналов на фоне аутошумов.

Эхо от звуков, производимых в полёте бабочкой (см. рис. 13) может внезапно усиливаться или, наоборот, пропадать в зависимости от геометрии и удалённости встречных предметов. По сравнению с исходными сигналами эхо хуже коррелирует с собственными движениями животного. Соответственно эффективность фильтрации таких отражений в ЦНС также будет сниженной, т.е. при достаточно высокой слуховой чувствительности на выход нейронных сетей, исполняющих роль фильтров, могут проникать нейрокорреляты эха. Таким образом, **система подавления аутошумов представляет собой естественную физиологическую базу для развития у животного специализированного эхолокатора.**

4.11. Заключение

Если обобщить имеющиеся данные по слуху совок с точки зрения возможности его участия в эхолокационном процессе, то можно сделать следующие выводы.

- Расчётная дальность действия эхолокационной системы с учётом результатов поведенческих опытов может составлять порядка 20÷30 см.
- Частотные параметры слуха совок в моменты эмиссии собственного щелчка оптимизированы для восприятия эха.
- Дирекциональная характеристика слуховой системы бабочек в горизонтальной плоскости при стимуляции короткими щелчками напоминает по форме кардиоиду, развёрнутую своим максимумом на угол 90÷110° относительно продольной оси тела насекомого. Периферическая часть слуховой системы позволяет весьма грубо определить направление на источник звука по принципу "объект спереди / сбоку". Мгновенное

положение крыльев существенно влияет на результирующую диаграмму направленности: при переходе крыльев в цикле взмаха из верхнего положения в нижнее латеральная асимметрия пространственного восприятия дополняется дорсовентральной с максимальной чувствительностью в нижней полуплоскости. Такая динамика вариаций акустического оформления бабочек позволяет предположить, что совки в полёте сканируют пространство диаграммой направленности воспринимающей системы.

- Латентный период поведенческой реакции совок на пульсирующий ультразвук составляет $40 \div 50$ мс (Roeder, 1967b). Столь высокое быстродействие может быть обеспечено за счёт прямых синаптических связей слуховых и моторных нейронов в центральной нервной системе насекомого (Madsen, Miller, 1987).

- **В**-клетка тимпанального органа совок, функциональное назначение которой до сих пор не было определено, скорее всего, является рецептором собственных щелчков насекомых.

- Из результатов исследования временного разрешения слуховой системы совок прямо не следует, что эти бабочки способны воспринимать эхо от собственных сигналов, однако имеются наблюдения, что у представителей близкого совкам семейства *Arctiidae* происходит подавление активности рецепторов A_1 тимпанального органа после генерации тимпанального щелчка. Если рецепторы совок обладают такими же свойствами, то снимаются физиологические ограничения на возможность эхолокации у этих бабочек.