

УДК 595.786:591.185.5

ОСОБЕННОСТИ ВОСПРИЯТИЯ СОВКАМИ (Noctuidae, Lepidoptera) НЕПРЕРЫВНОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ КОРОТКИХ АКУСТИЧЕСКИХ ЩЕЛЧКОВ

©2005г. Д.Н. Лапшин

Институт проблем передачи информации, РАН
127994, г. Москва. Б. Каретный пер., 19

Поступила в редакцию 02.03.2004 г.

Проведено исследование реакций слухового рецептора A_1 тимпанального органа совок *Amphipyra perflua* F. на непрерывную последовательность коротких акустических импульсов в диапазоне частот повторения 1-100 с⁻¹. Стимулирующие сигналы были сходны по своим параметрам с собственными щелчками бабочек. В диапазоне частот повторения стимулов 1-30 с⁻¹ ответы рецептора A_1 сохранялись стабильными, 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. Такое повышение порога не должно существенно сказываться на эффективности эхолокационной системы совок, но в рамках защитного поведения этих насекомых может иметь адаптивный смысл: часто повторяющиеся, но малые по амплитуде сигналы следует ожидать от летучей мыши в стадии нападения на другой объект, и, следовательно, в данный момент не представляющей реальной угрозы для насекомого, находящегося на большом расстоянии от хищника.

Ключевые слова: совка, Noctuidae, слуховая чувствительность, тимпанальный орган, эхолокация.

ВВЕДЕНИЕ

Совки (Noctuidae, Lepidoptera) - акустически активные насекомые. В полете эти бабочки издают ультразвуковые импульсы (щелчки). Моменты эмиссии щелчков приурочены преимущественно к фазам подъема и опускания крыльев (Жантiev и др., 1993), т.е. бабочки потенциально способны щелкать 2 раза за взмах.

В последнее десятилетие получены данные, указывающие на способность совок использовать щелчки для ближней эхолокации (Лапшин и др., 1993; Лапшин, Воронцов, 2003). В рамках эхолокационной гипотезы было проведено детальное исследование характера восприятия бабочками импульсных стимулов, сходных с их собственными сигналами (Жантiev и др., 1993; Лапшин, Фёдорова, 1996; Лапшин, Воронцов, 2003). В частности, в одной из работ на совках *Amphipyra perflua* было показано, что при увеличении средней частоты повторения щелчков стимулов в 2 раза (с 25 до 50 с⁻¹) наблюдается частичное подавление реакций слухового рецептора A_1 на каждый щелчок (Лапшин, Фёдорова, 1996). Поскольку такая особенность функционирования слуховой системы может влиять на эффективность эхолокации, в данной работе была поставлена задача определить граничную или критическую частоту повторения щелчков стимулов, выше которой становится значимым эффект подавления ответов слухового рецептора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В опытах использовали совку *Amphipyra perflua* F., отловленных на аттрактантную приманку (забродившая смесь пива с медом) в окрестностях г. Москвы. Вскрытие торака производили с латеральной стороны по методике, описанной Лехтенбергом (Lechtenberg, 1971). Спайковую активность наиболее чувствительного слухового рецептора A_1 отводили экстраклеточно от тимпанального нерва вольфрамовым крючковидным электродом. После усиления электрические сигналы регистрировали на магнитной ленте. Всего было проведено шесть однотипных опытов.

Препараты облучали сериями по 100 акустических щелчков с частотой следования в диапазоне от 1 до 100 с⁻¹. Использованные в работе стимулы по своим физическим параметрам были подобны собственным щелчкам бабочек: длительность 100 мкс и частота заполнения 60 кГц (Лапшин, Воронцов, 2000). Спектр сигналов имел основной максимум в области несущей частоты, т.е. 60 кГц.

В опытах использовали изготовленные в лаборатории генератор коротких ультразвуковых сигналов и конденсаторный излучатель. Активный элемент излучателя представлял собой мембрану размером 4x3 см², толщиной 35 мкм из полимер-

ной пленки с односторонним металлическим напылением. На мембрану подавалось поляризующее напряжение +180 В в сумме с управляющим сигналом. При калибровке стимулирующей аппаратуры использовали измеритель акустического давления "RFT 00023" совместно с микрофоном "МК301"(1/4").

В ответ на одиночный щелчок слуховой рецептор генерирует серию спайков. Количество спайков в ответе зависит от пиковой амплитуды акустического стимула и у представителей данного вида совок изменяется от одного до трех-четырех (Лапшин, Фёдорова, 1996). Исходя из особенностей реакций рецептора, при постановке экспериментов было признано целесообразным проводить тестирование каждого экземпляра при трех уровнях входного сигнала: $Th + 6$, $Th + 12$ и $Th + 16$ дБ УЗД, где Th (дБ УЗД) - порог реакций рецептора A_1 . Критерий порога - уровень стимула, при котором вероятность появления ответа рецептора A_1 на одиночный щелчок составляла 0.8.

Электрические сигналы с выхода магнитофона обрабатывали амплитудным дискриминатором, позволявшим отделять спайки клетки A_1 от разрядов других рецепторов тимпанального органа (в первую очередь клетки B) с последующим преобразованием выделенных сигналов в точечный процесс. После преобразования величин интервалов между спайками в цифровой код статистический анализ данных проводили на компьютере с использованием авторских программ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во всех шести опытах были получены сходные зависимости силы ответа рецептора A_1 от частоты предъявления щелчковых стимулов. На рис. 1 в виде графиков представлены результаты одного такого эксперимента: среднее количество спайков в ответе клетки A_1 на один щелчок (r) как функция частоты повторения стимулов и превышения их уровня над порогом. Значения индивидуальных порогов (Th) реакций слуховых рецепторов составляли 61-63дБ УЗД.

В диапазоне частот повторения 1-30 c^{-1} наблюдалось незначительное увеличение ответа r рецептора A_1 . На частотах 30 c^{-1} и выше ответ монотонно снижался примерно от трех до одного спайка на стимул. В диапазоне 60-100 c^{-1} , когда в ответах наблюдался только один спайк, дальнейшее снижение величины r определялось систематическим уменьшением вероятности реакции рецептора на отдельный щелчок.

При больших уровнях стимуляции ($Th + 12$) граничная частота, выше которой начиналось резкое снижение величины r , составляла 25-30 c^{-1} , что соответствует критическому периоду стимуляции 33-40 мс. При уровнях $Th + 6$ зависимость

Величина ответа, спайк/стимул

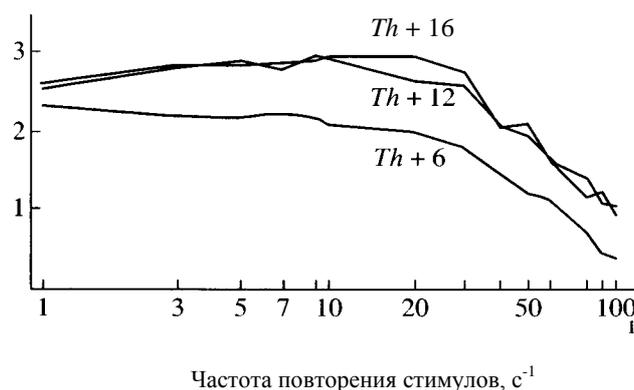


Рис. 1. Графики зависимости величины ответа r рецептора A_1 тимпанального органа от частоты повторения стимулирующих щелчков и их амплитуды ($Th + 6$, $Th + 12$, $Th + 16$ дБ), где Th - порог реакций рецептора. Каждая точка графиков получена как среднее от суммы спайков в ответах на 100 предъявлений однотипных стимулов.

порогов от частоты повторения стимулов оказалась сглаженной, из-за чего область перегиба графика "ответ / частота" определялась менее уверенно.

Специфику влияния темпа стимуляции на величину ответа рецептора r может также характеризовать семейство гистограмм, построенных при разной частоте повторения стимулов (рис. 2). На рисунке видно, что при увеличении темпа стимуляции параллельно со снижением ответа r увеличивался латентный период реакций.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выполненные нами ранее исследования динамических характеристик слухового рецептора A_1 показали, что латентный период его ответов с ростом амплитуды стимулов в диапазоне $Th-(Th + 10)$ плавно убывает примерно на 1 мс (Лапшин, Федорова, 1996). Изменения в ответах рецептора A_1 на фоне постепенного увеличения уровня стимуляции иллюстрирует рис. 3. При сопоставлении рис. 2 и 3 заметно сходство тенденций в изменении формы распределений и латентных периодов реакций. Логично предположить, что такой параллелизм не является случайным. Поскольку все гистограммы на рис. 2 получены при фиксированной амплитуде ($Th + 12$), можно сделать вывод, что при увеличении частоты повторения стимулов от 30 c^{-1} до 100 c^{-1} физиологический порог рецептора A_1 монотонно увеличивался от Th до, примерно, $Th + 10$ (дБ).

Рассмотрим три механизма, влиянием которых можно было бы объяснить рост порогов реакций слухового рецептора на фоне увеличения темпа стимуляции:

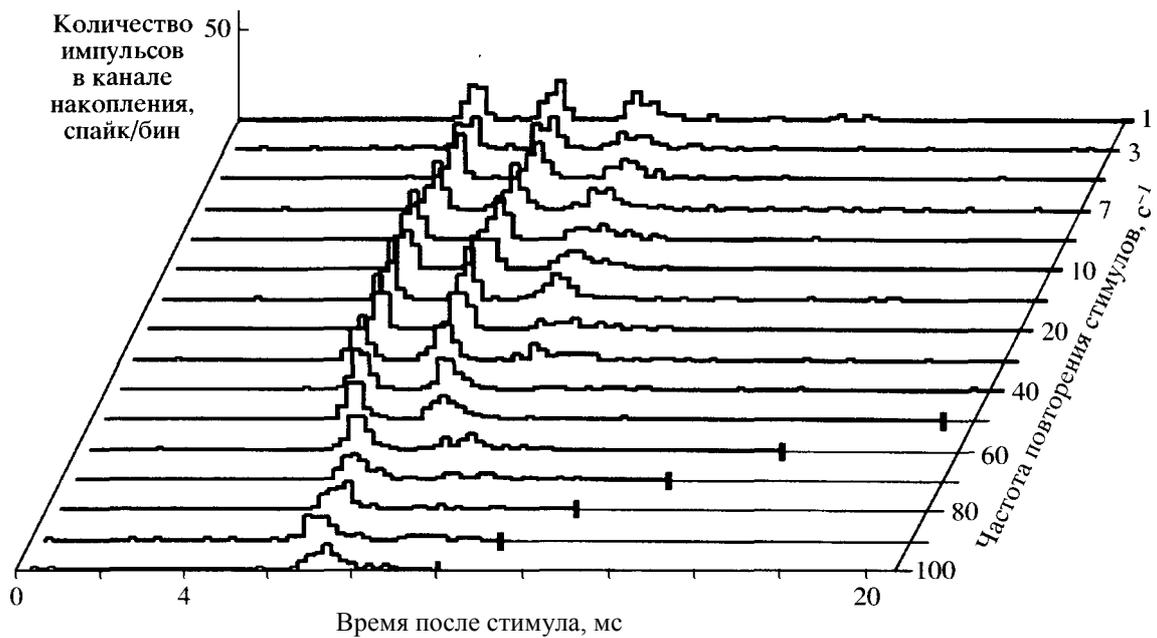


Рис. 2. Постстимульные гистограммы ответов рецептора A_1 тимпанального органа на одиночные импульсные стимулы (щелчки), следовавшие с разной частотой повторения. По горизонтальной оси - время с момента предъявления очередного щелчка, по вертикальной оси - количество спаек в одном канале накопления (спайк / бин), по наклонной оси - частота повторения стимулов с амплитудой $Th + 12$ (дБ). Короткими вертикальными отрезками на горизонтальных осях гистограмм, соответствующим частотам 50-100 s^{-1} , отмечены моменты появления очередного стимула в непрерывной последовательности (в этих случаях период следования щелчков был меньше интервала развертки (20 мс)). Каждая гистограмма получена накоплением ответов рецептора на 100 предъявлений стимулирующих щелчков. Шаг дискретизации 0.2 мс/бин.

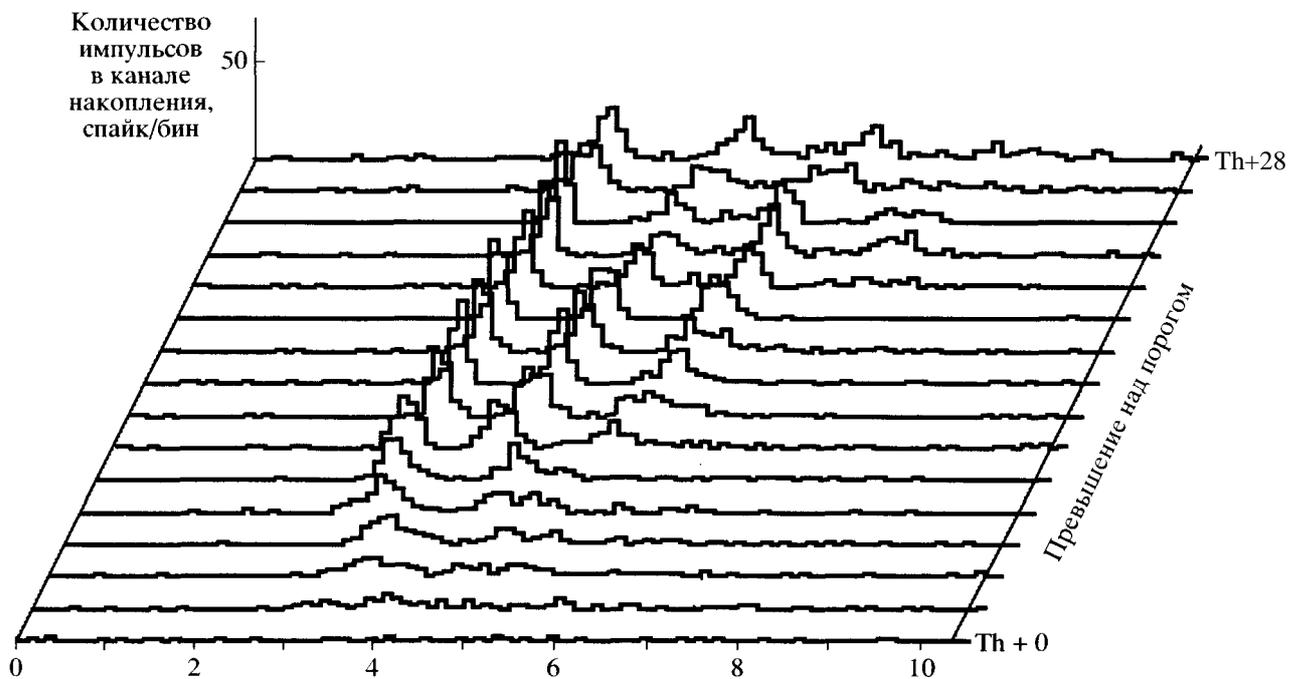


Рис. 3. Постстимульные гистограммы ответов рецептора A_1 (*A. perflua*) на одиночные импульсные стимулы (Лапшин, Фёдорова, 1996). По горизонтальной оси - время с момента предъявления стимула, по вертикальной оси - количество спаек в одном канале накопления (спайк / бин), по наклонной оси - относительная амплитуда стимула от $Th - 2$ (дБ) до $Th + 28$ (дБ). Th - пороговая амплитуда. Шаг дискретизации 0.1 мс / бин.

- за счет возрастания среднего количества потенциалов действия в единицу времени в рецепторе развивается "метаболическая недостаточность";

- увеличение физиологических порогов рецептора за счет действия следовой гиперполяризации;

- адаптация рецепторной мембраны.

Из литературных источников известно, что при стимуляции длительным тональным сигналом большой амплитуды клетка A_1 может отвечать непрерывной последовательностью спайков с частотой следования до 600 с^{-1} (Adams, 1971). Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957) было показано, что частота разрядов рецептора A_1 падает на 50% в течение первых 100 мс стимуляции и далее еще на 25% в течение первой секунды. Затем уровень импульсации сохраняется постоянным на протяжении 20 и более секунд. Итого, 25% 600 с^{-1} составляет 150 с^{-1} - с такой частотой клетка A_1 может разряжаться длительное время. Не будем пока рассматривать причины падения частоты разрядов рецепторов при тональной стимуляции. В данном случае важно, что полученная оценка в 5 раз больше частоты следования стимулов (30 с^{-1}), при превышении которой в наших экспериментах начиналось снижение ответов клетки A_1 . Учитывая тот факт, что нейрон A_1 в среднем отвечал двумя спайками на один щелчок, средняя частота его разрядов получается равной 60 с^{-1} , что в 2.5 раза меньше полученной ранее оценки (150 с^{-1}). Таким образом, в условиях стимуляции, при которых в наших опытах наблюдалось снижение ответа рецептора A_1 , его метаболические ресурсы заведомо не были исчерпаны. При малых уровнях входного сигнала ($Th + 6$) эффект подавления ответа с ростом частоты был выражен особенно сильно, что также не подтверждает обсуждаемую гипотезу.

Полученные факты можно было бы объяснить влиянием следовой гиперполяризации притом, что мембранный потенциал после генерации последнего потенциала действия в залпе асимптотически возвращался к исходному уровню за время порядка 30-40 мс. Влияние гиперполяризации могло бы приводить к увеличению порога рецептора и, как следствие, снижению относительного числа спайков в его ответах на последующие стимулы.

При исследовании реакций клетки A_1 на парные щелчки амплитудой $Th + 6$ (дБ) было показано, что частичное подавление ответа на второй щелчок в паре становится заметным при сокращении интервала между стимулами до 5-7 мс (Лапшин, Фёдорова, 1996). Наблюдавшийся при этом эффект снижения ответа действительно можно объяснить влиянием следовой гиперполяризации, но это влияние недостаточно велико для

сдвига порога чувствительности рецептора на 10 дБ при интервалах между щелчками 10 мс и более.

Ранее было показано, что в зависимости от длительности стимула в последствии происходит снижение спонтанной активности рецептора A_1 , длящегося по разным данным от 40 до 100 мс (Suga, 1961; Agee, 1969). Этот эффект авторы объясняли влиянием адаптации. Следует отметить, что время восстановления спонтанной активности после предъявления коротких стимулов (40 мс) близко полученному нами значению критического периода стимуляции (33-40 мс).

Функция адаптации может быть реализована на рецепторной мембране за счет смещения баланса плотностей активированных и инактивированных механочувствительных ионных каналов в сторону последних (Sachs, Morris, 1998). Процессы на мембране могли определять критический интервал стимуляции и время восстановления спонтанной активности рецептора.

Из полученных данных следует, что при ритме в два щелчка за взмах чувствительность эхолокационной системы совок будет существенно снижена. Действительно, такой режим эмиссии, как стабильное явление, до сих пор не наблюдался. Зарегистрированы только отдельные случаи генерации парных щелчков с интервалом, примерно равным половине периода взмаха (Лапшин, Воронцов, 2000).

Значительно более вероятно появление на входе тимпанального органа нескольких эхолокационных отражений, пришедших к бабочке с разных расстояний и, следовательно, с разной задержкой. Однако при полете насекомого в естественной обстановке такая последовательность эхосигналов не может быть настолько стабильной, чтобы вызвать заметный сдвиг порогов.

Обнаруженный в наших опытах эффект снижения слуховой чувствительности при увеличении частоты повторения коротких стимулов может иметь адаптивный смысл при реализации защитного поведения совок: часто повторяющиеся, но малые по амплитуде сигналы следует ожидать от летучих мышей в стадии нападения на другие объекты, и, следовательно, в данный момент не представляющих реальной угрозы для воспринимающего звук индивидуума.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Фёдорова М.В. Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 3. С. 76-85.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Ультразвуковая эмиссия совок (Lepidoptera, Noctuidae): основные параметры и возможные механизмы их генерации // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 10. С. 1189-1202.

- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Чувствительность совок *Enargia paleacea* Esp. (Lepidoptera, Noctuidae) к эхоподобным стимулам // ДАН. 2003. Т.390. № 4. С.565-567.
- Лапшин Д.Н., Фёдорова М.В. Реакции тимпанальных органов совок (*Amphipyra perflua* F.: Noctuidae) на импульсные ультразвуковые сигналы // Сенсорные системы. 1996. Т.10. №1. С.5-17.
- Лапшин Д.Н., Фёдорова М.В., Жантиев Р.Д. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. 1993. Т.72. №9. С.93-105.
- Adams W.B. Intensity characteristics of the noctuid acoustic receptor // J. Gen. Physiol. 1971. V. 58. P. 562-579.
- Agee H.R. Response of flying bollworm moths and other tympanate moths to pulsed ultrasound // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1969. V.62. №4. P.801-807.
- Lechtenberg R. Acoustic response of the B-cell in noctuid moths // J. Insect. Physiol. 1971. V.17. P. 2395-2408.
- Roeder K.D., Treat A.E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exp. Zool. 1957. V.134. P.127-158.
- Sachs F., Morris F. Mechanosensitive ion channels in non-specialized cells // Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol / Eds M.P. Blaustein and et al. Springer. Berlin. 1998. P.1-78.
- Suga N. Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths // Jpn. J. Physiol. 1961. V. 11. P.666-677.

Auditory Receptor Response to a Continuous Series of Short Clicks in Noctuid Moths (Noctuidae, Lepidoptera)

D. N. Lapshin

*Institute for Information Transmission Problems, RAS
127994 Moscow, Bolshoy Karetnyi per., 19*

Responses of the tympanic auditory A_1 receptor to a series of short acoustic clicks were recorded in noctuid moth *Amphipyra perflua* F. The signals used for stimulation were similar to the own clicks of a moth. The aim of the study was to obtain the dependence of receptor response on the repetition rate of clicks. In the range from 1 to 30 pulses per second the A_1 receptor demonstrated the same stable response to every click. At repetition rates being higher than 30 s^{-1} the monotonic decrease in response from 3 to 1 spike per click was observed. Such a decrease is equal to the auditory threshold rise by 10-12 dB. This effect should not worsen significantly the efficacy of the moth echolocational system. In view of defensive behavior the observed decrease in sensitivity can have an adaptive significance: frequently repeated low-amplitude signals would be expected from a distant bat attacking some other prey and thus not threatening the moth.

Key words: noctuid moth, Noctuidae, auditory sensitivity, tympanic organ, echolocation.