

**МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИЧЕСКОГО ФОРМИРОВАНИЯ ЧАСТОТНОЙ
ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ СОВОК
(Noctuidae, Lepidoptera)**

© 2005 г. Д. Н. Лапшин, Д. Д. Воронцов¹

*Институт проблем передачи информации РАН
127994, г. Москва, Б. Каретный пер., 19
E-mail: lapshin@iitp.ru*

¹*Институт биологии развития РАН
117808, г. Москва, ул. Вавилова, 26*

Поступила в редакцию 22.03.2005 г.

Совок *Blepharita satura* Schiff. тестировали в условиях закрепленного полета акустическими пульсами длительностью 2.5 мс, следовавшими с задержкой 1, 6 или 12 мс относительно собственных щелчков насекомых. Исследовали зависимость частотно-пороговых характеристик (аудиограмм) от времени задержки стимулов. В качестве признака реакции использовали учащение насекомыми эмиссии собственных акустических щелчков. При интервале 1 мс между щелчками бабочек и началом стимулирующих пульсов минимальные пороги реакций наблюдались в диапазоне частот 40-60 кГц, но при увеличении задержки до 12 мс зона оптимума смещалась к частоте 20 кГц. При задержке 6 мс зона оптимума занимала промежуточное положение (в среднем на 30 кГц). Плавный сдвиг области минимальных порогов можно объяснить быстрой перестройкой частоты резонанса тимпанальной мембраны за счет изменения ее продольного натяжения мышцами метаторакса.

Анализ формы индивидуальных аудиограмм показал, что на результирующую частотную характеристику слуховой системы совок помимо тимпанальной мембраны существенное влияние оказывают резонансные свойства другой механической структуры, предположительно включающей сколопарииум, лигамент и тимпанальный нерв. На частотах выше 70 кГц пороги в наибольшей степени определяются активностью механизма настройки слуховой системы на несущую частоту воспринимаемого сигнала.

Ключевые слова: Noctuidae, слуховая чувствительность, частотная настройка, тимпанальный орган, частотно-пороговая кривая.

ВВЕДЕНИЕ

Совки (Noctuidae), как и многие другие ночные чешуекрылые, обладают развитой слуховой системой, адаптированной к восприятию ультразвуковых волн. На сегодняшний день у совок определены две основные функции слуха: обнаружение зондирующих сигналов хищных летучих мышей (Roeder, Treat 1957; 1961) и участие в работе собственной эхолокационной системы (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1999; Лапшин, Воронцов, 2000а, 2005). Кроме того, у некоторых видов ноктуид показана возможность акустической коммуникации между конспецифическими особями (Surlykke, Gogala, 1986; Heller, Achmann, 1993).

Парные тимпанальные органы (ТО) у совок расположены в задней части грудного отдела. ТО представляет собой воздушную полость, ограниченную с одной из сторон тимпанальной мембраной (ТМ). Изнутри к центру ТМ крепится сколопарииум, включающий две хордотональные сенсиллы. Сенсиллы содержат тела сенсорных биполярных нейронов - слуховых рецепторов А₁ и А₂. Аксоны рецепторов формируют тимпанальный нерв, механически

соединенный через удлинённый тяж (лигамент) с фрагмой метаскутума (Roeder, Treat, 1957). Сколопарииум совместно с лигаментом и тимпанальным нервом образуют в воздушной камере ТО конфигурации, подобную трехлучевой звезде. Звук, преобразованный в колебания тимпанальной мембраны, вызывает продольное растяжение — сжатие сколопарииума и соответственно дендритов рецепторных клеток.

Результирующая частотная характеристика слуховой системы совок определяется, в первую очередь, механическими свойствами структур ТО. Как показали измерения, выполненные при помощи лазерного виброметра, ТМ может быть описана свойствами низкодобротной резонансной системы (Schiolten et al., 1981). У препаратов совок в условиях острого опыта центральная частота резонансного пика мембраны варьирует в пределах 15-30 кГц, наиболее типичное значение - 20 кГц.

Три дополнительных резонанса с центральными частотами 2, 14 и 60 кГц были выявлены Адамсом (Adams, 1972) при стимуляции микровибратором участка ТМ в точке крепления сколопарииума.

По мнению Адамса, этим частотам соответствует первая, третья и пятая моды поперечного механического резонанса сколопарииума. Рецепторы не возбуждаются промежуточными резонансами потому, что вибрация в этих режимах достигает максимума вне зоны трансдукции. На основании приведенных в той же работе данных можно сделать вывод, что частотно-пороговая характеристика самих слуховых рецепторов имеет общий наклон порядка -6 дБ/октаву. Такая специфика способствует расширению диапазона слуховой чувствительности ТО в сторону высоких частот.

Ранее на основе изучения поведенческих реакций интактных совок на ультразвуковые стимулы нами было высказано предположение, что эти бабочки способны перестраивать частоту основного резонанса ТМ и тем самым существенно модифицировать характеристики слуховой системы (Лапшин, Воронцов, 2000б).

Быстрые перестройки параметров ТО, не связанные с какими-либо поведенческими проявлениями, сложно исследовать потому, что заранее неизвестно, в каком именно состоянии находилась слуховая система бабочки на момент измерения порога. Однако если перестройки происходят синхронно с аппаратно регистрируемыми поведенческими событиями ("нуль-моментами"), то экспериментальное изучение этих процессов становится вполне возможным. В таком контексте логично было бы предположить, что сразу после излучения эхолокационного щелчка слух совок оптимизирован для восприятия ожидаемых эхосигналов. Тогда при измерении частотных перестроек в качестве искомым "нуль-моментов" перспективно использовать собственные сигналы бабочек.

Первая экспериментальная проверка этой гипотезы была выполнена на совках *Enargia paleacea* Esp. (Воронцов, Лапшин, 2002). Подопытным бабочкам после регистрации их собственных щелчков с небольшой задержкой предъявляли короткие тональные пульсы. Оказалось, что слуховая система совок непосредственно после генерации щелчка действительно "настроена" на ожидаемое эхо: минимальные пороги поведенческих реакций в виде учащения акустической эмиссии наблюдались в диапазоне частот 40-50 кГц, что близко к области максимума спектра собственных сигналов совок (Лапшин, Воронцов, 2000в). Однако спустя 15 мс после момента генерации щелчка частотная характеристика приобретала совершенно другой вид - зона оптимума слухового восприятия смещалась к частоте 20-25 кГц. В этой связи следует отметить, что насекомые, способные произвольно изменять частотные характеристики своей слуховой системы, потенциально могут анализировать воспринимаемые сигналы по спектру (так называемый последовательный частотный анализ; Воронцов, Лапшин, 2002).

О возможности регуляции натяжения ТМ со стороны ЦНС известно давно. Еще в 1972 г. американские исследователи Филипп Каллахан и Тельма Карлисл экспериментально показали, что в ответ на акустическую стимуляцию происходит сокращение определенных мышц метаторакса, в свою очередь, через конъюнктиву вызывающее изменение продольного усилия на мембране (Callachan, Carlisle, 1972). Наши собственные эксперименты подтвердили данные этих авторов: искусственное сокращение метаторакальных мышц, вызванное инъекцией хлорида калия в гемолимфу подопытной бабочки, приводило к сдвигу частотного минимума слуховых порогов с 24 к 48-50 кГц, т.е. в сторону более высоких частот. Именно такой эффект должен был наблюдаться при увеличении растягивающего усилия, действующего на ТМ (Лапшин, Воронцов, 2003а).

Детальное исследование аудиограмм совок в условиях электрофизиологических экспериментов с использованием специально разработанной "щадящей" препаровки (т.е. с нанесением минимальных повреждений подопытному насекомому) подтвердило данные Адамса о наличии в ТО многорезонансной структуры. На ее роль лучше всего подходит пространственная система "сколопарииум-лигамент-тимпанальный нерв" (Лапшин, Воронцов, 2003а).

Позже в диапазоне частот 70-100 кГц нами были обнаружены признаки активной "настройки" одного из высокочастотных резонансов на несущую частоту (частоту заполнения) воспринимаемого сигнала (Лапшин, Воронцов, 2004). Анализ данных электрофизиологических экспериментов показал, что при усреднении результатов по нескольким опытам проявление частных резонансов (резонансных мод сколопарииума) зачастую нивелируется из-за сильного индивидуального разброса и переменности во времени их центральных частот (Лапшин, Воронцов, 2004), поэтому изучение механических свойств сколопарииума возможно в основном при анализе индивидуальных аудиограмм. Такой подход оправдывает себя при использовании электрофизиологических методик, когда в течение длительных (порядка 10 мин) интервалов времени параметры слуховой системы подопытных насекомых не претерпевают существенных вариаций. Однако перспективность аналогичных измерений индивидуальных аудиограмм интактных совок долгое время оставалась под вопросом из-за сильной изменчивости их поведения в экспериментальных условиях. Тем не менее, современный уровень развития метода ретрансляции дает основание полагать, что подобные измерения можно обеспечить с достаточной точностью (Лапшин, Воронцов, 2005). Кроме того, по сравнению с фармакологической регуляцией тонуса мышц, участвующих в управлении натяжением ТМ,

поведенческий метод позволит проследить естественный ход процесса перестройки частотных характеристик слуховой системы бабочек в сторону низких частот, т.е. при постепенном снижении растягивающего усилия на мембране.

Первая задача нашей работы - изучение динамики изменения индивидуальных частотных характеристик слуховой системы совок и демонстрация детерминированности этого процесса во временных интервалах, соизмеримых с периодом крыловых взмахов (25-30 мс).

Поведенческие пороги совок *E. paleacea*, измеренные при стимуляции бабочек синхронными с их собственными сигналами тональными посылками, оказались ниже на 13-16 дБ по сравнению со значениями, полученными в условиях острого опыта (Воронцов, Лапшин, 2002; Лапшин, Воронцов, 2003, а, б). В то же время результаты тестирования совок стимулами, следовавшими независимо от активности подопытных насекомых, как правило, хорошо согласуются с электрофизиологическими данными (Лапшин, Воронцов, 2004). На основании этих результатов можно предположить, что наблюдаемая чувствительность слуховой системы бабочек значительно выше к тем сигналам, которые следуют синхронно с их акустической эмиссией. Вторая задача работы - убедиться в правильности этого вывода на примере другого вида совок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

В опытах было использовано 36 экземпляров совок *Blepharita (Crino) satura* Schiff. обоего пола, отловленных на аттрактант. Представители этого вида ранее демонстрировали наиболее высокую слуховую чувствительность к ультразвуковым сигналам по сравнению с другими исследованными нами совками (Лапшин, Воронцов, 1999; 2000б). В экспериментах использованы только акустически активные бабочки, издававшие щелчки с амплитудой не менее 70 дБ УЗД и средней частотой следования не менее 1 с^{-1} .

Методика измерения порогов поведенческих реакций совок на акустические стимулы подробно изложена в более ранних публикациях (Лапшин, Воронцов, 2000б, 2005), поэтому в данной работе основное внимание уделено описанию общих принципов измерения аудиограмм и наиболее важных методических вопросов.

Совок тестировали в условиях так называемого закрепленного полета. Перед опытом бабочку приклеивали теплым воском к проволочному держателю датчика-измерителя усилий, возникавших при попытках летящего насекомого совершать маневры. Стабилизация положения бабочки относительно излучателя акустических стимулов - необходимое условие для обеспечения точности измерения слуховых порогов в ультразвуковом диапазоне.

Для контроля амплитуды и формы стимулов или

собственных щелчков бабочек использовали микрофон В&К 4135 (со снятым защитным колпачком) совместно с измерителем акустического давления В&К 2235 (Brüel & Kjær). За 0 дБ принято значение 20 мкПа.

Стимулирующие сигналы представляли собой тональные посылки (пульсы) длительностью 2.5 мс с фронтами нарастания и спада 0.5 мс. Частоту заполнения пульсов в ходе опытов варьировали в пределах 10-100 кГц. Каждый пульс следовал с фиксированной задержкой относительно щелчка подопытной бабочки.

Источником стимулов служил конденсаторный акустический излучатель собственного изготовления. Диапазон воспроизводимых им частот составлял 10-100 кГц при неравномерности амплитудно-частотной характеристики (АЧХ) порядка 10 дБ. Поправка на неравномерность АЧХ стимулирующего тракта в ходе опыта вносилась автоматически под управлением компьютера при каждом изменении частоты заполнения стимула. После генерации тональной посылки схема управления автоматически блокировала возможность ее повторного запуска за счет действия на микрофон предшествовавшего пульса.

Для повышения эффективности стимуляции период готовности аппаратуры генерировать стимулы на каждый щелчок бабочки был разделен на четыре участка длительностью 0.2 с, разделенных "пассивными" интервалами той же длительности (Лапшин, Воронцов, 2000а).

Ответом бабочки на стимул (реакцией) считали существенное (в 1.5 и более раз) увеличение средней частоты следования ее собственных щелчков в интервале 1.4 с после начала акустического взаимодействия (т.е. первой пары "собственный щелчок - стимул" в отдельной регистрации) (рис. 1, б, в). Метод определения порогов состоял в следующем: при уровне стимула, который мы принимали как подпороговый (на 1-3 дБ ниже порога), ответное учащение эмиссии щелчков должно было наблюдаться не более одного раза в трех последовательных предъявлениях; при пороговом уровне стимула в трех предъявлениях реакция насекомого должна была повториться 2-3 раза. В сомнительных случаях, когда эффект учащения темпа эмиссии был недостаточно выраженным, увеличивали число предъявлений стимулов с околопороговыми уровнями. Каждый опыт длился порядка 20-30 мин, затем полет бабочки, как правило, становился неустойчивым.

Правомерность принятого нами метода оценки порогов была проверена в трех специально поставленных опытах (I экспериментальная серия) с использованием разработанной ранее методики измерения порогов по степени достоверности учащения эмиссии щелчков подопытной бабочкой (Лапшин, Воронцов, 2003б, 2005). В данной работе этот метод нельзя было использовать в качестве основного, поскольку из-

-за ограниченных летных ресурсов бабочек он давал возможность измерять пороги только в одной, реже - в двух точках частотного диапазона.

На входе ТО подопытной совки помимо стимулирующей тональной посылки всегда присутствовало "пассивное" эхо, которое возникало при отражении собственного щелчка бабочки от поверхности излучателя. Цель серии II из девяти опытов состояла в определении степени влияния такого "пассивного" эха на измеряемые пороги. Для этого в качестве контрольного источника ультразвука дополнительно был использован миниатюрный цилиндрический пьезоэлемент (диаметр и высота цилиндра 8 мм). Излучатели такого типа характеризуются высокой неравномерностью частотной характеристики, поэтому их использование в основных экспериментах могло привести к значительным ошибкам. В то же время из-за небольших размеров пьезоэлемента по сравнению с конденсаторным излучателем амплитуда эха от него была почти в 4 раза меньше (эхо возвращалось к источнику звука ослабленным соответственно на 33 и 22 дБ с расстояния 8 см до отражающей поверхности).

В каждом опыте этой серии измерение порогов повторяли последовательно двумя типами излучателей при задержках тональных посылок относительно щелчков подопытной бабочки 1 и 6 мс, т.е. всего по четыре измерения. Частота заполнения посылок в этой серии не менялась и составляла 50 кГц.

При измерении частотно-пороговых характеристик интактных совок были использованы три фиксированных значения задержки: 1 мс (III серия), 6 мс (IV серия) и 12 мс (V серия). Каждая серия включала по восемь однотипных опытов.

Эксперименты проводили в лабораторном помещении биостанции ИБР РАН "Кропотово" в вечернее и ночное время при температуре воздуха 18-22°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Реакции совок на околороговую стимуляцию. При постепенном увеличении амплитуды стимулов из подпороговой области первый признак приближения к слуховому порогу (Th) - увеличение средней частоты спонтанной генерации щелчков. В то же время при уровне $Th-(1-3)$ дБ (т.е. на 1-3 дБ ниже порога) непосредственно на фоне стимуляции у подопытной бабочки могло наблюдаться либо полное, но чаще частичное подавление акустической эмиссии (рис. 1, *a*).

При пороговом уровне стимуляции наблюдалось ответное возрастание средней частоты эмиссии щелчков (обычно в 1.5-2 раза; рис. 1, *б*). Стимулы с большей амплитудой ($Th + (2\pm 3)$ дБ) могли вызывать у совок еще более контрастные реакции, но фоновая активность насекомого при этом нередко снижалась.

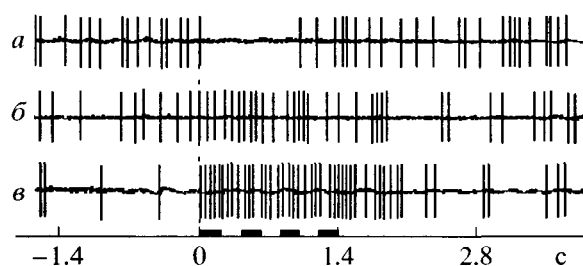


Рис. 1. Примеры ответов совок на стимуляцию (ответы выражены в модуляции темпа эмиссии акустических щелчков): *a* - при подпороговом уровне стимулов (на 2 дБ ниже порога), *б* - пороговой и *в* - надпороговой стимуляции. По горизонтальной оси - время в секундах от первого акустического контакта в предъявлении (пары сигналов: щелчок бабочки - тональная посылка).

Сигналами, заметно превышающими порог ($Th + (6-10)$ дБ), можно было полностью подавить акустическую активность подопытной совки на 5-10 мин, что автоматически означало остановку опыта. Это обстоятельство требовало осторожности при выборе уровня стимуляции.

В диапазоне амплитуд $-4 < Th < 6$ дБ стабильные двигательные реакции совок на акустические стимулы в норме не наблюдались. Если же бабочка демонстрировала стереотипные рывки в стороны, то это служило характерным признаком ее склонности к "пачечной щелчковой активности" - особому состоянию насекомого, при котором резко увеличивался риск спутать его спонтанную активность с поведенческими ответами (Лапшин, Воронцов, 2005). Работу с такими экземплярами обычно переносили на следующий вечер.

Принятый нами критерий порога реакции в трех опытах серии I дополнительно был проверен при таком объеме реализации (регистрации ответов на стимулы), который допускал статистическую оценку достоверности вызванных изменений темпа эмиссии щелчков (обычно это была последовательность 10-15 реализации с предъявлением однотипных стимулов).

Результаты одного такого опыта в виде гистограмм представлены на рис. 2. Каждая гистограмма характеризует распределение щелчков бабочки относительно первых акустических контактов (т.е. от моментов появления первой пары "щелчок - стимул" в ходе каждой регистрации). Щелчки первого акустического контакта, попадавшие при построении гистограмм в канал "0", при расчетах достоверности относили к фоновой активности насекомого.

В ответ на подпороговую стимуляцию наблюдалось небольшое снижение акустической активности подопытной бабочки (рис. 2, *a*). При пороговом уровне стимулов (рис. 2, *б*) возрастание средней частоты эмиссии щелчков в интервале 0-1.4 с становилось достоверным (по критерию Вилкоксона, $No < 0.05$). При действии стимулов еще

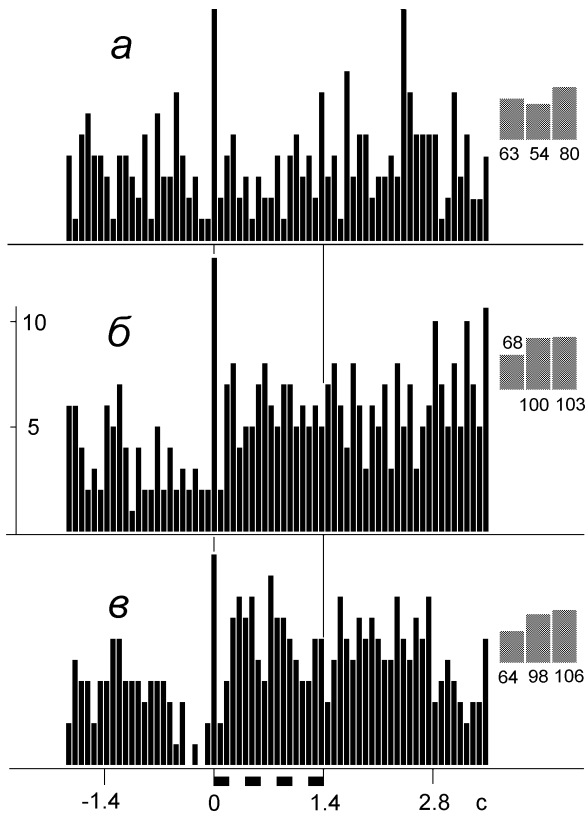


Рис. 2. Гистограммы, иллюстрирующие ответное нарастание акустической активности подопытной бабочки при изменении уровня стимуляции: *а* - 16 дБ УЗД (на 2 дБ ниже порога); *б* - 18 дБ УЗД (порог реакции); *в* - 20 дБ УЗД (на 2 дБ выше порога). Задержка стимулов относительно щелчков насекомого 6 мс, частота заполнения 50 кГц. Представлены результаты одного опыта. Каждая гистограмма построена по 10 предъявлениям однотипных стимулов. По горизонтальной оси - время с момента первого акустического контакта, по вертикальной оси - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Высота каждого из трех заштрихованных прямоугольников при гистограммах соответствует суммарному количеству зарегистрированных щелчков на отрезках времени (-1.4 с - 0) - фоновая активность, (0-1.4 с) - активность на фоне действия цикла стимуляции и (1.4—2.8 с) - в последствии.

большей амплитуды при сохранении уровня ответной активности произошло снижение темпа акустической эмиссии в последствии: более 2.8 с (рис. 2, *в*).

Данные, полученные во всех трех опытах серии I, подтвердили, что принятый нами метод измерения порогов по шести предъявлениям (три в подпороговой области и три на уровне порога) дает оценки, соответствующие критерию достоверного увеличения темпа акустической активности подопытного насекомого.

Оценка влияния "пассивного" эха на результаты экспериментов. После генерации бабочкой щелчка эхо, отразившееся от поверхности излучателя ("пассивное" эхо), поступало на вход тимпанального органа с опережением по отношению к тональному стимулу. Задержка "пассивного" эха

относительно щелчка бабочки определялась суммой расстояний от насекомого до микрофона и поверхности излучателя и составляла примерно 0.5 мс. Таким образом, на вход слуховой системы последовательно поступали два сигнала: импульсный и тональный. За счет временной суммации влияние "пассивного" эха могло выразиться в уменьшении значений измеряемых порогов реакций. Эффективность временной суммации зависит от интервала между сигналами в паре, поэтому оценку порогов проводили при двух задержках тональных посылок: 1 и 6 мс. По идее, эффект должен быть более выраженным при меньших задержках, когда суммация откликов на рецепторной мембране от "пассивного" эха и тональной посылки максимальна.

В процессе проведения каждого эксперимента серии II сначала измеряли порог Th реакций подопытной бабочки с использованием основного (конденсаторного) излучателя. Затем на его место устанавливали пьезоэлемент, коэффициент отражения от которого был на 11 дБ меньше по сравнению с конденсаторным излучателем. Во столько же раз должны были снизиться уровень "пассивного" эха и соответственно степень его влияния на суммарный рецепторный потенциал. При этом можно было ожидать некоторого увеличения значений порогов реакций (Th_p).

Результаты измерений показали более сложную картину по сравнению с ожидаемой. Среднее значение разницы в порогах ($Th_k - Th_p$) оказалось малым: -1 дБ при задержке 1 мс и 0 дБ при задержке 6 мс. Ошибка средней составляла 0.5 дБ в первом случае и 1.1 дБ во втором. Другими словами, при усреднении результатов разницы в порогах при использовании обоих типов излучателей практически не было. Однако по всей экспериментальной серии величина ($Th_k - Th_p$) достоверно коррелировала (0.8 и 0.75 в зависимости от задержки стимулов) с абсолютным значением порогов реакций (Th_p). Например, в цифрах это явление выглядело следующим образом: при $Th_p = 18$ дБ УЗД, $Th_k - Th_p = 4$ дБ, а при $Th_p = 14$ дБ УЗД, $Th_k - Th_p = -2$ дБ (при задержке стимулов 1 мс).

Можно предположить, что имело место встречное влияние двух факторов. Один из них - временная суммация откликов от "пассивного" эха и стимула. При более низких порогах (более высокой индивидуальной чувствительности) влияние пассивного эха должно было возрастать, пороги при использовании конденсаторного излучателя дополнительно уменьшаться, соответственно разность $Th_k - Th_p$ становится более отрицательной.

Второй фактор, имевший обратное действие, пока не определен, можно только предположить, что его влияние мало зависело от задержки стимулов относительно собственных щелчков подопытных насекомых (в пределах исследованного диапазона 1-12 мс). Следует учитывать тот факт, что "пассивное" эхо действовало на тимпаналь-

ную систему каждый раз, когда бабочка издавала щелчок, а не только во время стимуляции. Приближение уровня стимулов к порогу вызывало увеличение средней частоты эмиссии щелчков подопытным насекомым и, следовательно, рост воздействия на ТО "пассивного" эха, в том числе вне интервалов стимуляции. Скорее всего, слуховая система бабочки каждый раз адаптировалась к такому постоянно действовавшему фону, поднимая физиологические пороги до тех пор, пока "пассивное" эхо не переставало вызывать постоянное возбуждение слуховых рецепторов. Следовательно, рост воздействия "пассивного" эха на ТО должен был приводить к увеличению слуховых порогов, причем в большей степени при использовании конденсаторного излучателя. В целом по данным экспериментальной серии II можно сделать вывод, что влияние "пассивного" эха на получаемые результаты должно было приводить к увеличению диапазона variability оценок индивидуальных порогов.

Частотно-пороговые характеристики. При задержке стимулирующих пульсов относительно щелчков бабочек 1 мс (III серия) значения центральных частот пороговых минимумов на индивидуальных аудиограммах распределились следующим образом: в двух опытах минимум был на 40 кГц, в пяти опытах - на 50 кГц и в одном опыте - на 60 кГц. На рис. 3, а в качестве примеров приведены четыре аудиограммы из этой серии. В области 20 кГц на шести графиках наблюдался дополнительный минимум, а на одном - характерный перегиб. Ранее устойчивый локальный минимум на той же частоте был зарегистрирован в электрофизиологических экспериментах при сдвиге резонанса ТМ в высокочастотную область после инъекции в гемолимфу хлорида калия (Лапшин, Воронцов, 2003а).

На усредненном графике (рис. 4) результирующая кривая, построенная по данным III серии, образует широкий "колокол" с минимумом в районе 40 кГц. Из анализа индивидуальных аудиограмм следует, что ширина этого "колокола" в правой своей части в основном определялась разбросом центральных частот локальных минимумов (40-60 кГц), а в левой ветви - влиянием дополнительного резонанса на 20 кГц.

В высокочастотной части в семи случаях индивидуальные аудиограммы имели отрицательный наклон, т.е. пороги уменьшались с ростом частоты. На суммарном графике рис. 4 около частоты 70 кГц виден резкий излом, указывающий на вовлечение другого механизма, который в наибольшей мере определял формирование частотной характеристики в этой части диапазона, в том числе и за его границы (т.е. более 100 кГц).

Признаки активности этого механизма нами были обнаружены ранее при регистрации ответов слуховых интернейронов проторакального ганглия совок *Amphipyra pyramidea* L. на непрерывную последовательность

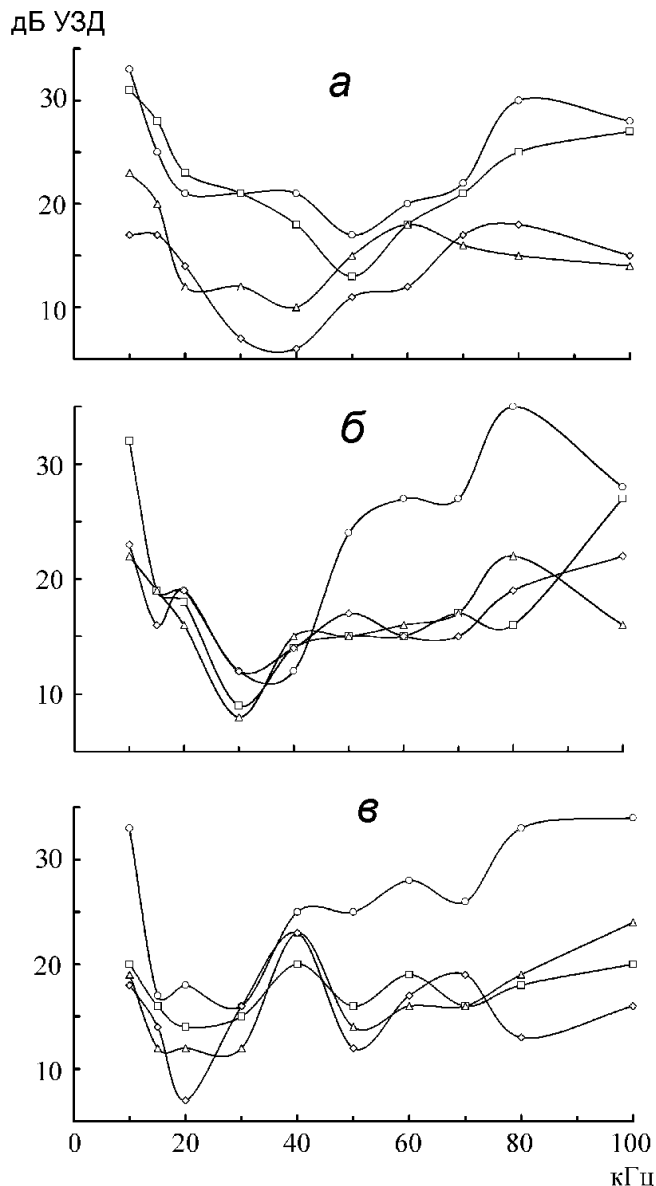


Рис. 3. Примеры индивидуальных частотно-пороговых характеристик совок *B. saturata*, измеренных при разных задержках тональных стимулов относительно собственных щелчков бабочек: а - задержка 1 мс; б - 6 мс; в - задержка 12 мс. По горизонтальной оси - частота заполнения стимулирующих посылок (несущая частота), по вертикальной - порог реакций.

тональных пульсов (период повторения пульсов и их длительность составляли 40 и 5 мс). По комплексу характерных признаков, в частности, динамике нарастания и спада нейронной импульсации при воздействии стимулов с околопороговыми интенсивностями, был сделан вывод, что в ТО происходит перестройка высокодобротного резонанса из области, заведомо превышающей 100 кГц вниз по частоте (Лапшин, Воронцов, 2004). Максимальная разница значений порогов до- и после такой перестройки составляла 17 дБ на частоте 90 кГц. Этот процесс не наблюдался у наркотизированных или сильно поврежденных насекомых.

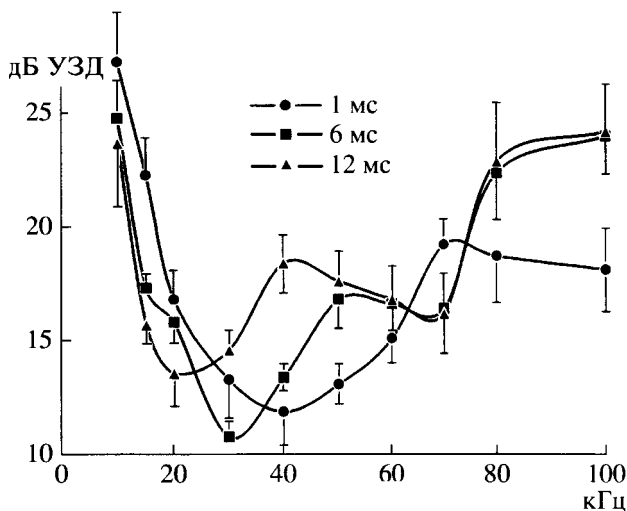


Рис. 4. Усредненные частотно-пороговые характеристики совков *B. satura*, полученные при трех значениях задержек стимулов относительно собственных щелчков бабочек (обозначения - в верхней части рисунка). По горизонтальной оси - частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной - порог реакций. Указаны ошибки средних.

Последние поведенческие эксперименты показали (рис. 3 и 4), что у интактных совков механизм такой перестройки продолжает эффективно функционировать при восприятии более коротких сигналов (2,5 мс), притом следовавших нерегулярно, как и щелчки бабочек, от которых они запускались. Следует, однако, учитывать, что при малых задержках для ЦНС прогноза момента появления стимула был максимально упрощен - этим можно объяснить повышенную эффективность высокочастотной настройки при задержке 1 мс (рис. 4, правая часть графика).

При увеличении интервалов между щелчками и тональными стимулами до 6 мс (IV серия) наблюдался сдвиг порогового минимума "вниз" по частоте (примеры индивидуальных аудиограмм приведены на рис. 3, б). В шести из восьми опытов этой серии минимум располагался на частотной оси вблизи 30 кГц, в одном случае - на 40 кГц и в одном - на 20 кГц. На суммарном графике рис. 4 появление резко выраженного минимума на частоте 30 кГц указывает на высокую вероятность взаимодействия двух резонансов: тимпанальной мембраны и одной из резонансных мод сколопария при близком положении их центральных частот.

На частоте около 15 кГц в четырех опытах этой серии наблюдались признаки еще одного резонанса. На усредненном графике рис. 4 в диапазоне 15-20 кГц отмечен небольшой перегиб, связанный с его влиянием.

На частотах 80 кГц и выше в шести опытах наблюдался "загиб" графиков вплоть до смены знака наклона кривых, у двух экземпляров этой серии

данный эффект не зарегистрирован. Возможная причина "загиба" графиков уже была упомянута выше - это влияние высокочастотной "настройки" слуховой системы на воспринимаемый сигнал.

При увеличении задержки до 12 мс (V серия) общая тенденция в формировании аудиограмм принципиально не изменилась. За счет еще большего сдвига резонанса ТМ изменился баланс влияния двух близких по частоте резонансных мод: на 15 и 30 кГц. Пик на 15 кГц, который при меньших задержках только обозначался (рис. 3, б), в четырех опытах серии V приобрел вполне отчетливую форму (примеры рис. 3, в). Однако за счет варьирования центральных частот обеих резонансных мод и степени их выраженности на суммарном графике рис. 4 наблюдалось не "раздвоение" основного пика, а уплощение его вершины в диапазоне частот 20-30 кГц.

Аналогичное "раздвоение" зоны оптимума слухового восприятия в области 15-25 кГц мы наблюдали на индивидуальных аудиограммах представителей другого вида совков (*A. pyramidea*; отведение активности от интернейронов проторакального ганглия; Лапшин, Воронцов, 2004).

При сдвиге резонанса ТМ к частоте 20 кГц в аудиограммах совков в наибольшей степени начинал проявляться антирезонанс - резкое повышение порогов в районе 40 кГц (Лапшин, 1994). Явление антирезонанса в слуховой системе совков проявляет себя сходным образом независимо от метода измерения аудиограмм: при отведении активности рецепторов от тимпанального нерва (Жантиев, Федорова, 1988; Жантиев и др., 1993), регистрации ответов слуховых интернейронов (Лапшин, Воронцов, 2003а) и при проведении поведенческих тестов. Антирезонансы обычно возникают при взаимодействии двух или более резонансных систем (в данном случае это ТМ в механической связке со сколопарием).

Из сопоставления результатов тестирования совков стимулами, следовавшими с разными задержками, делаем вывод, что настройка ТО на более высокую частоту должна была предшествовать моменту генерации щелчка, т.е. совки сканируют акустическое пространство по частоте как минимум в два такта: до и после акустической эмиссии. Имея возможность в течение нескольких десятков миллисекунд модифицировать форму амплитудно-частотной характеристики входного акустического тракта, бабочки приобрели эффективный инструмент для оптимизации процесса восприятия сигналов, различающихся по своим спектральным характеристикам (Лапшин, Воронцов, 2004).

Абсолютная чувствительность слуховой системы совков. Сходство формы "поведенческих" и "электрофизиологических" аудиограмм указывает на достаточную точность поведенческого метода измерения порогов интактных бабочек. В свою очередь на основе этого вывода можно вы-

сказать предположение, что все многообразие аудиограмм в пределах каждой экспериментальной серии отражает не столько индивидуальную специфику акустического восприятия совок, сколько диапазон возможных модификаций параметров их слуховой системы. В частности, различия графиков на рис. 3, а могли возникнуть из-за разной индивидуальной скорости смещения резонанса мембраны в низкочастотную область.

В то же время нельзя не обратить внимание, что измеренные в данной работе значения поведенческих порогов (порядка 14 дБ) в среднем на 30 дБ ниже по сравнению с оценками, полученными ранее в условиях острого опыта (44 дБ УЗД на частоте 20 кГц; Лапшин, Воронцов, 2003а). Из этой разницы составляющую порядка 6-10 дБ можно объяснить взаимодействием на уровне ТО тестирующих стимулов и шумов различного происхождения (эффект "стохастического резонанса", Wiesenfeld, Moss, 1995; Bezrukov, Vodyanoy, 1997).

На рис. 4 кривая, соответствующая задержке 1 мс, "приподнята" в своей низкочастотной части (в области 10 кГц) относительно других графиков. Такое смещение указывает на общее уменьшение чувствительности слуховой системы подопытных совок. Одна из возможных снижения чувствительности была рассмотрена ранее - это увеличение числа складок на поверхности тимпанальной мембраны вследствие ее продольного растяжения (Лапшин, Воронцов, 2003). Но возможно влияние и другого фактора: сдвиг оптимума слуховой чувствительности в сторону высоких частот должен приводить к увеличению влияния на вход шумовых всплесков, сопровождающих полет совок. Такие всплески возникают при каждом взмахе крыльями бабочки и имеют широкий спектр с максимумом в области 60 кГц (Waters, Jones, 1994).

Ранее нами проводились измерения слуховых порогов интактных совок *B. saturata* на короткие (2.5 мс) тональные стимулы, следовавшие синхронно с маховыми движениями летящего насекомого (Лапшин, Воронцов 1999; 20006). В этих опытах также были получены оценки порогов более низкие (20-22 дБ УЗД) по сравнению с данными электрофизиологических экспериментов. В то же время чувствительность бабочек к стимулам, следующим независимо от поведения насекомых, примерно соответствовала "электрофизиологическим" данным (Лапшин, Воронцов, 2004). Такое противоречие можно было бы снять, предположив, что пороги слуховых рецепторов совок перестраиваются под управлением ЦНС.

Существуют экспериментальные данные, косвенно подтверждающие эту гипотезу. Как уже было упомянуто выше, во время полета на входе слуховой системы бабочки помимо внешних сигналов присутствуют шумы, сопровождающие маховые движения. На совках *Amphipyra perflua* F. в условиях острого опыта было показано, что уве-

личение частоты повторения щелчков стимулов в 2 раза, с 30 до 60 с⁻¹, приводит к частичному подавлению реакции слухового рецептора А; (Лапшин, 2005). Появление на входе ТО бабочки последовательности шумовых всплесков и внешних сигналов, по сути, эквивалентно увеличению среднего темпа стимуляции, что, в свою очередь, должно было бы приводить к увеличению порогов реакций на внешние стимулы. Тем не менее, такое снижение чувствительности у летящих бабочек никогда не наблюдалось, поэтому можно предположить, что пороги слуховых рецепторов с опережением подстраиваются к стереотипному "профилю" шума, сопровождающему каждый взмах крыльями. Подобная "подстройка" слуховой системы у летящего насекомого возможна под управлением ЦНС, где формируется моторная программа управления полетом (Madsen, Miller, 1987).

Итак, на основании имеющихся экспериментальных данных можно сделать три основных вывода.

Летящие бабочки-совки способны модифицировать параметры частотной характеристики слуховой системы в пределах нескольких десятков килогерц за время порядка 12-15 мс.

Непосредственно после момента эмиссии эхолокационного щелчка область минимальных порогов тимпанальных органов совок расположена в диапазоне 30-50 кГц.

Наблюдаемая чувствительность летящих совок к сигналам, так или иначе синхронизированным с собственной активностью насекомого, может быть на порядок более высокой по сравнению с данными, полученными при их тестировании несинхронизированными стимулами.

Авторы выражают благодарность заведующему Кропотовской биостанцией ИБР РАН, к.б.н. В.В. Цыганову за помощь при проведении экспериментов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 02-04-48256 и 02-04-63036К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Д.Д., Лапшин Д.Н. Частотная перестройка слуховой системы акустически активных бабочек-совок (Noctuidae, Lepidoptera) // ДАН. 2002. Т. 386. №3. С. 415-417.
- Жантиев Р.Д., Федорова М.В. Реакция чешуекрылых (Lepidoptera) на ультразвуковые сигналы // Зоол. Журн. 1988. Т. 67. № 7. С. 995-1001.
- Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Федорова М.В. Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. 1993. Т. 72, №3. С. 76-85.
- Лапшин Д.Н. Физические аспекты восприятия акустических импульсов у совок (Noctuidae) // Сенсорные системы. 1994. Т. 8. № 2. С. 40-49.

- Лапшин Д.Н. Эхолокационная система ночных бабочек // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78. №1. С.22-39.
- Лапшин Д.Н. Особенности восприятия совками (Noctuidae, Lepidoptera) непрерывной последовательности коротких акустических щелчков // Сенсорные системы. 2005. Т. 19. № 2. С. 132-137.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Чувствительность к звуку шелкопрядов *Bombyx mori* (Bombycidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 1999. Т. 13. №4. С. 317-329.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Реакции ночных бабочек-совок (Lepidoptera, Noctuidae) на ретранслированные эхо-сигналы // Сенсорные системы. 2000а. Т. 14. № 2. С. 156-166.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Частотная настройка слуховой системы совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Сенсорные системы. 2000б. Т. 14. № 4. С. 304-313.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Ультразвуковая эмиссия совок (Lepidoptera, Noctuidae): основные параметры и возможные механизмы их генерации // Зоол. журн. 2000в. Т. 79. № 10. С. 1189-1202.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Частотная перестройка тимпанных органов совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 2003а. Т. 17. № 3. С. 223-230.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Чувствительность совок *Enargia paleacea* Esp. (Lepidoptera, Noctuidae) к эхоподобным стимулам // ДАН. 2003б. Т. 390. № 4. С.565-567.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Процессы захвата и сопровождения акустического сигнала слуховой системой совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 2004. Т. 18. № 3. С. 265-272.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Ретрансляция эхоподобных сигналов: метод и результаты исследований на ночных чешуекрылых (Insecta) // Журн. общей биологии. 2005. Т. 66. № 1. С. 75-89.
- Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 9. С. 93-105.
- Adams W.B. Mechanical tuning of the acoustic receptor of *Prodenia eridania* (Cramer) (Noctuidae) // J. Exp. Biol. 1972. V. 57. P. 297-304.
- Bezrukov S.M., Vodyanoy I. Stochastic resonance in non-dynamical systems without response threshold // Nature. 1997. V. 385. No 23. P. 319-321.
- Callahan P.S., Carlisle T.C. Comparison of the epaulette and micronodules on the tympanic membrane of the corn earworm moth with those of the cabbage looper // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1972. V. 65. P. 918-925.
- Heller K.G., Achmann R. The ultrasonic song of the moth *Amyna natalis* (Lepidoptera: Noctuidae: Acontiinae) // Bioacoustics. 1993. V. 5. P. 89-97.
- Madsen B.M., Miller L.A. Auditory input to motor neurons of the dorsal longitudinal flight muscles in a noctuid moth (*Barathra brassicae* L.) // J. Comp. Physiol. 1987. V. 160. P.23-31.
- Roeder K.D., Treat A.E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exp. Zool. 1957. V. 134. P. 127-158.
- Roeder K.D., Treat A.E. The detection and evasion of bats by moths // Am. Sci. 1961. V. 49. P. 135-148.
- Schiolten P., Larsen O.N., Michelsen A. Mechanical time resolution in some insect ears // J. Comp. Physiol. A. 1981. V. 143. P.289-295.
- Surlykke A., Gogala M. Stridulation and hearing in the noctuid moth *Thecophora fovea* Tr. // J. Comp. Physiol. 1986. V. 159. P.267-273.
- Waters D.A., Jones G. Wingbeat-generated ultrasound in noctuid moths increases the discharge rate of the bat-detecting A; cell // Proc. R. Soc. Lond. 1994. V. 258. P. 41-46.
- Wiesenfeld K., Moss F. Stochastic resonance and the benefits of noise: from ice ages to crayfish and SQUIDS // Nature. 1995. V. 373. P. 33-36.

The Mechanism of Dynamic Frequency Tuning in the Hearing System of Noctuid Moths (Noctuidae, Lepidoptera)

D. N. Lapshin, D. D. Vorontsov¹

Institute/or Information Transmission Problems, RAS

1277994 Moscow, Bolshoy Karetnyi per.. 19

Institute for Developmental Biology, RAS

117808 Moscow, Vavilov str., 26

Moths *Blepharita satura* Schiff. were tested with short (2.5 ms) acoustic pulses delayed by 1, 6 or 12 ms from a moth's own click under conditions of tethered flight. We studied the shape of the auditory threshold curves depending on the stimulating pulse delay. The increase in moth's click emission rate was taken as an indication of the response. At 1 ms delay the minimal thresholds (tuning optimum) were recorded in the frequency range from 40 to 60 kHz. The increase of the delay value up to 12 ms resulted in shift of the tuning optimum down to 20 kHz. At 6 ms delay the optimum had an intermediate position (30 kHz on average). The smooth shift of the frequency tuning curve could be explained by the modification of the tympanic membrane resonance which depends on the tension of the membrane by the muscles of metathorax. The shapes of individual threshold curves suggest that resonance modes of some mechanical system other than tympanic membrane, presumably including scoloparium, ligament and tympanic nerve, also play considerable role in determining the resulting frequency tuning of the auditory system. At frequencies above 70 kHz the auditory thresholds to a great extent are determined by an active tuning of the auditory system to the carrier frequency of incoming signal.

Key words: Noctuidae, auditory sensitivity, frequency tuning, tympanic organ, frequency-threshold curve.