

УДК 595.771; 591.498

ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХОВЫХ ИНТЕРНЕЙРОНОВ САМЦОВ КОМАРОВ *CULEX PIPIENS PIPIENS* L. (DIPTERA, CULICIDAE)

©2011 г. Д. Н. Лапшин

Представлено академиком М.А. Островским 11.04.2011 г.

Поступило 11.04.2011 г.

Впервые показано, что нейронный комплекс слуховой системы самцов комаров *Culex pipiens pipiens* образован, как минимум, двумя функциональными подсистемами: широкополосной и узконастроенной. Частотно-пороговая характеристика широкополосной подсистемы перестраивается в соответствии с ритмом взмахов крыльев комара, воспринимающего звук. Для узконастроенных нейронов характерна полоса реагирования порядка 30 Гц при центральной частоте оптимума в области 200 Гц.

Восприятие звуковых колебаний у комаров осуществляется антеннами — парными придатками, расположенными на голове. Вызванные звуковыми волнами вибрации антенны передаются к расположенному в их основании джонстонову органу (ДО) [1—4] и затем преобразуются сенсиллами ДО в переменные электрические потенциалы [5,6]. Так как самцы комаров в процессе сближения с самкой ориентируются на звук ее полета, наибольший интерес исследователей был обращен к изучению возможностей слуховой системы этих насекомых селективно реагировать на сигналы с частотой взмахов крыльев конспецифических самок.

Основной объем данных о частотной избирательности ДО ранее был получен на основе анализа "микрофонного" потенциала, который можно зарегистрировать с помощью металлического электрода, введенного в полость ДО [5, 7, 8]. На основании измерений параметров микрофонного потенциала был сделан вывод, что обобщенную частотную характеристику слуховой системы комаров определяют резонансные свойства антенн и собственная настройка сенсилл ДО [5, 7, 9, 10]. Однако пока еще нет четкого представления о том, насколько адекватно характеристики микрофонного потенциала отражают реальные возможности слуховой системы комаров. Для выяснения этого вопроса необходимо использовать иные методы регистрации активности нейронов ДО.

Изучение слуховой системы комаров традиционно проводили на обездвиженных насекомых. Между тем самцы комаров в норме воспринимают звук в полете. Сильная вибрация и звуковые волны, исходящие от крыльев летящего насекомого, могут существенно изменить характер восприятия внешних сигналов. Первая же экспериментальная проверка этой гипотезы показала, что в ответах слуховых сенсилл ДО *Chironomus plumosus* L. в условиях имитации полета наблюдаются эффекты, вызванные нелинейным преобразованием входных сигналов [11]. Таким образом, появилась возможность исследовать процессы обработки акустической информации в слуховой системе комаров в условиях, приближенных к естественным.

В данном исследовании были поставлены следующие задачи:

- 1) зарегистрировать потенциалы действия (спайки) интернейронов слуховой системы комаров *Culex pipiens pipiens* L.;
- 2) измерить частотно-пороговые характеристики таких нейронов с учетом влияния полетной вибрации.

Для имитации влияния условий полета около подопытного насекомого двумя противофазно включенными динамиками ритмически смещался небольшой объем воздуха с частотой 440 или 500 Гц (возможные значения частоты взмахов крыльев комаров данного вида). На антенны комара при этом действовало переменное усилие, пропорциональное мгновенной скорости воздушного потока. Это усилие вызывало деформацию в сочленении антенны с капсулой ДО приблизительно в той же мере, что и в условиях реального полета.

Частотно-пороговые характеристики нейронов измеряли путем предъявления еще одного, тестового стимула с околпороговой интенсивностью и с варьируемой частотой заполнения.

Значения колебательной скорости воздуха в области расположения подопытного насекомого приведены к логарифмической шкале в единицах децибел. За 0 дБ принято значение скорости $4.85 \cdot 10^{-5}$ мм/с. Амплитуда скорости колебаний

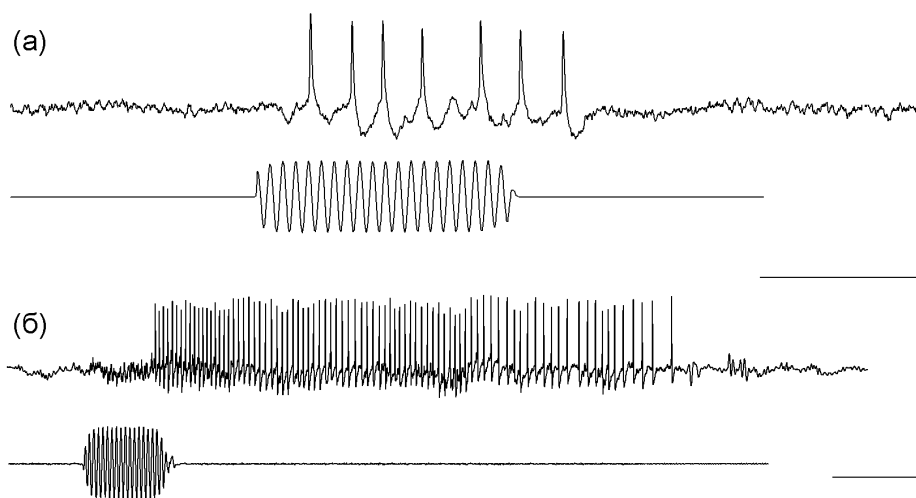


Рис. 1. Примеры осциллограмм ответов интернейронов слуховой системы самцов комаров на тональные послышки (изображены под каждой из осциллограмм). Масштаб времени 50 мс (а) и 100 мс (б); амплитудный масштаб: 20 мВ (а) и 5 мВ (б).

воздуха при имитации условий полета была установлена постоянной на уровне 75 дБ.

Регистрацию ответной активности слуховых интернейронов комаров осуществляли стеклянными микроэлектродами, заполненными 1%-м раствором NaCl. При подготовке к экспериментам удалось подобрать такой режим обработки заготовок из боросиликатного стекла, при котором электрическое сопротивление электродов после прокола кутикулярной мембраны сохранялось на уровне порядка 10 МОм.

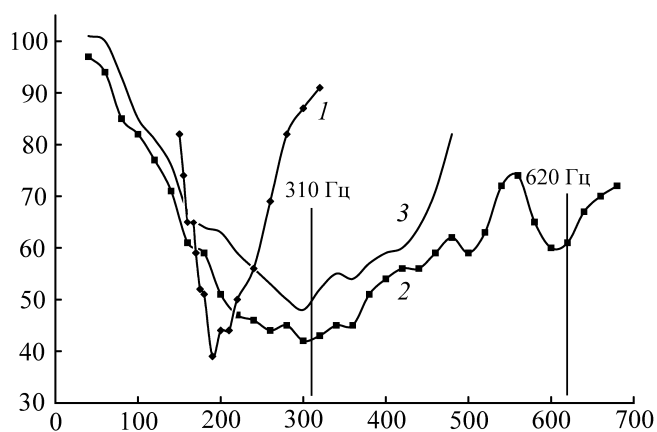


Рис. 2. Частотно-пороговые характеристики двух нейронов ДО самцов комаров: узконастроенный нейрон (1) с зоной оптимума в области 200 Гц и широкополосный нейрон (2), характеристики которого были измерены в условиях имитации полета (амплитуда 75 дБ при частоте 500 Гц) и при выключенной имитации (3). По горизонтальной оси — частота, Гц; по вертикальной оси — пороги реакций нейронов, дБ. Вертикальными линиями обозначено положение первой (310 Гц) и второй (620 Гц) гармоник звука полета конспецифической самки.

Экспериментальный материал работы составлен данными 16 опытов.

По виду частотно-пороговых характеристик исследованные слуховые интернейроны комаров можно разделить на две группы.

Широкополосные нейроны. Для нейронов этого типа характерны вызванные разряды, содержащие 2—8 спайков на один тональный импульс (рис. 1а). Примеры частотно-пороговых характеристик широкополосных нейронов, измеренных в условиях имитации полета и при выключенной имитации, приведены на рис. 2.

На частотно-пороговых графиках широкополосных нейронов влияние имитации полета выразилось в возникновении дополнительной зоны чувствительности в диапазоне выше частоты имитации полета ("зеркальный" канал). При изменении частоты имитации полета происходило смещение этого минимума в линейной пропорции вдоль горизонтальной оси. Зеркальный канал возникал вследствие нелинейного преобразования смеси сигналов имитационного и тестового стимулов на уровне сенсилл ДО. При этом за счет синтеза комбинационных гармоник происходил перенос части энергии тестового стимула в область повышенной чувствительности сенсилл ДО [11].

Частота биений крыльев самки комара при температуре 20° С примерно равна 310 Гц [12, 13], причем в спектре звука ее полета соизмеримую с первой гармоникой мощность имеют вторая и третья гармоники [14]. При сопоставлении значений гармоник акустического излучения самок с частотно-пороговыми характеристиками широкополосных нейронов было обнаружено, что положение области зеркального канала близко к оптимальному совмещению со второй гармоникой

сигнала самки (рис. 2). В этой связи можно предположить, что на финальном этапе сближения особей вторая гармоника используется самцами в качестве признака видоспецифического сигнала.

При выключенной имитации условий полета широкополосные нейроны не реагировали на звук с частотой выше 500 Гц даже при существенном (до 105 дБ) увеличении амплитуды тестового стимула.

Узконастроенные нейроны отвечали на стимуляцию длительным разрядом с большим (60—110 мс) и сильно изменчивым латентным периодом (рис. 1б). Для всех исследованных нейронов этого типа были характерны узкая полоса реагирования (порядка 30 Гц по уровню +10 дБ от минимума, рис. 2), асимметрия частотно-пороговых характеристик и ступенчатая форма их боковых ветвей. Центральные частоты пороговых минимумов не выходили за пределы диапазона 180—220 Гц (шесть регистрации однотипных нейронов). Имитация условий полета не влияла на ответы таких клеток.

Подводя итог работы, можно сделать вывод, что параметры микрофонных потенциалов, регистрируемых в джонстоновых органах комаров, не отражают реальные возможности слуховой системы этих насекомых. На основании результатов тестирования слуховых интернейронов показано, что нейронный комплекс слуховой системы комаров образует, как минимум, две функциональные подсистемы: широкополосную и узконастроенную. Роль узконастроенных элементов пока еще не определена. Широкополосная подсистема способна динамически перестраиваться в со-

ответствии с частотой взмахов крыльев воспринимающего звук комара, что резко расширяет возможности этих насекомых в решении задач обнаружения и идентификации внешних сигналов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Johnston G.* // *Quart. J. Microsc. Sci.* 1855. V. 3. P. 97-102.
2. *Roth L.M.* // *Amer. Midi, and Natur.* 1948. V. 40. P. 265-352.
3. *Tischner H., Schief A.* // *Zool. Anz.* 1955. V. 18. P. 453-460.
4. *Belton P.* In: *Analysis of Insect Behaviour.* B.: Springer, 1974. P. 139-148.
5. *Tischner H.* // *Acustica Suisse.* 1953. V. 3. P. 335-343.
6. *Belton P.* // *Proc. Entomol. Soc. Ontario.* 1962. V. 92. P. 20-26.
7. *Тамарина Н.А., Жантиев Р.Д., Фёдорова М.В.* // *Паразитология.* 1980. Т. 14. С. 398-402.
8. *Cator L.J., Arthur B.J., Harrington L.C., Hoy R.R.* // *Science.* 2009. V. 323. № 5917. P. 107-109.
9. *Göpfert M.C., Brigel H., Robert D.* // *J. Exp. Biol.* 1999. V. 202. P. 2727-2738.
10. *Жантиев Р.Д., Фёдорова М.В.* // *Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология.* 2003. № 1. С. 32-37.
11. *Лануин Д.Н.* // *Сенсор, системы.* 2010. Т. 24. № 2. С. 129-138.
12. *Sotavalta O.* // *Acta entomol. fenn.* 1947. V. 4. P. 1-117.
13. *Belton P., Costello R.A.* // *Entomol. exp. et appl.* 1979. V. 26. P. 105-114.
14. *Mankin R.W.* // *J. Amer. Mosquito Control Assoc.* 1994. V. 10. № 2. P. 302-308.