

УДК 595.771; 591.498

© Д. Н. Лапшин

**СЛУХОВАЯ СИСТЕМА САМОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ
(DIPTERA, CULICIDAE): АКУСТИЧЕСКОЕ ВОСПРИЯТИЕ
В УСЛОВИЯХ ИМИТАЦИИ ПОЛЕТА**[D. N. LAPSHIN. AUDITORY SYSTEM OF BLOOD-SUCKING MOSQUITO FEMALES
(DIPTERA, CULICIDAE): ACOUSTIC PERCEPTION DURING THE FLIGHT SIMULATION]

В результате многолетних исследований был накоплен обширный экспериментальный материал о роли слуха в репродуктивном поведении самцов комаров (Roth, 1948; Tischner, Schief, 1955; Wishart, Riordan, 1959; Belton, 1974). Согласно современным представлениям, самцы обнаруживают и затем преследуют пролетающих самок, ориентируясь на характерный звук их полета. В то же время о слухе самок известно значительно меньше, но многие закономерности, обнаруженные при исследовании слуховой системы самцов, в той или иной степени применимы и по отношению к самкам.

Комары воспринимают колебания воздуха перистыми антеннами. Вибрации жгутика (флагеллума) передаются джонстонову органу (ДО), расположенному в основании антенны (Johnston, 1855; Risler, 1955). ДО самцов комаров содержит несколько десятков тысяч механочувствительных рецепторов (Boo, Richards, 1975a), преобразующих мельчайшие вибрации флагеллума в электрические потенциалы (Roth, 1948; Tischner, 1953; Belton, 1974).

Слуховой системе самцов комаров свойственна выраженная частотная избирательность с оптимумом, в первом приближении соответствующим значению основного тона полета конспецифичных самок (Тамарина и др., 1980). Результирующая частотная характеристика ДО определяется резонансными свойствами антенны, избирательностью слуховых рецепторов (Göpfert et al., 1999) и действием механизма активной настройки ДО на воспринимаемый сигнал (Göpfert, Robert, 2001; Avitabile et al., 2010).

В последние годы исследователи стали обращать больше внимания на проявления нелинейности передаточных характеристик антеннального комплекса (Jackson, Robert, 2006; Warren et al., 2009; Gibson et al., 2010) и рецепторного аппарата ДО (Лапшин, 2011, 2012). Под нелинейностью понимается отклонение от прямой пропорциональности между внешним воздействием на исследуемый элемент и его откликом на это воздействие. Например, передаточная характеристика механорецепторов ограничена пороговой областью и областью насыщения. Стимулы с подпороговой амплитудой не вызывают ответа рецепторов, а в области насыщения происходит ограничение или даже подавление ответных реакций на высокоамплитудные стимулы. В целом передаточная характеристика типичного механорецептора имеет S-образную форму (Акоев, Алексеев, 1985).

Влияние нелинейности становится значимым при действии на антенны летящего комара сильной акустической вибрации, вызванной работой крылового аппарата. Как показали электрофизиологические исследования, в ответах рецепторов ДО самцов комаров на фоне имитации условий полета формируются комбинационные гармоники, действие которых вызывает соответствующую активность слуховых интернейронов (Лапшин, 2011, 2012). При этом в области основного порогового минимума (220—320 Гц) наблюдалось снижение акустических порогов в среднем на 7 дБ (т. е. в 2.2 раза).

Однако не все экспериментальные данные можно интерпретировать в контексте уже известных механизмов акустического восприятия. У самцов *Cx. pipiens pipiens* в ходе тестирования слуховых интернейронов были обнаружены клетки, которые реагировали на тональные стимулы в узком частотном диапазоне, причем имитация условий полета на реакции этих клеток не влияла. Для всех исследованных нейронов такого типа были характерны полоса реагирования порядка 30 Гц, асимметрия частотно-пороговых кривых и ступенчатая форма их боковых ветвей. Центральная частота пороговых минимумов не выходила за пределы диапазона 180—220 Гц. У тех же особей комаров были зарегистрированы и широкополосные нейроны с зоной оптимума на частоте первой гармоники звука полета конспецифичной самки. Эти результаты означают, что слуховые рецепторы самцов разнородны по частотным характеристикам (Лапшин, 2011, 2012).

Опушение антенн у самок комаров развито слабее, чем у самцов, их ДО содержит примерно вдвое меньшее количество рецепторов (Boo, Richards, 1975b). Результаты электрофизиологических исследований слуховой системы самок до настоящего времени ограничивались регистрациями низкоамплитудных «микрофонных» потенциалов (Kerpler, 1958; Warren et al., 2009). Бедность сведений о столь важном предмете можно объяснить отсутствием значимых результатов поведенческого тестирования самок акустическими стимулами. Однако уже известен пример привлечения комаров *Culex territans* Walker коммуникационным пением лягушек, кровью которых питаются комары данного вида (Bartlett-Healy et al., 2008). Можно предположить, что отсутствие результатов в поведенческих экспериментах с самками других видов определялось недостаточной изученностью их слуховой системы и как следствие — трудностью выбора адекватных акустических стимулов.

В предлагаемой работе приведены результаты исследования реакций на звук слуховых нейронов самок кровососущих комаров 3 видов — *Anopheles messeae* Falleroni, *Aedes excrucians* Walker и *Culex pipiens pipiens* Linnaeus (Гуцевич и др., 1970). В природе *An. messeae* предпочитают крупную добычу, например копытных (Беклемишев, 1944); комарам *Cx. p. pipiens* свойственна орнитофильность (Виноградова, 1997; Лопатина и др., 2007); самки *A. excrucians* в своих пищевых предпочтениях занимают промежуточное положение: при выраженной антропофильности (Попов, 1953) комары этого вида нападают также на птиц (Кухарчук, 1981; Лопатина и др., 2007). Выбор прокормителя, в частности человека, у перечисленных видов в значительной степени определяется конкретными условиями их обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы самки *Anopheles messeae* Falleroni (15 особей), *Aedes (Ochlerotatus) excrucians* Walker (15 особей) и *Culex pipiens pipiens* Linnaeus (40 особей) из природных популяций. Основная часть экспериментов выполнена на особях *Cx. p. pipiens*, данные по двум другим видам были использованы в сравнительном аспекте.

В ходе опытов насекомым предъявляли одновременно два акустических стимула: один с частотой полета конспецифичных самок и высокой амплитудой колеба-

ний воздушной среды (имитация условий полета, дорсовентральное направление стимуляции), а второй, тестовый, — с околопороговой амплитудой. В ходе измерений были использованы два направления тестовой стимуляции: дорсовентральное и латеральное. Ответную активность регистрировали стеклянными микроэлектродами от антеннального нерва и интернейронов в областях дейтоцеребрума, куда проецируются аксоны рецепторов ДО (Ignell, 2005; Чайка, 2010).

Эксперименты проводили в лабораторных условиях при температуре воздуха 18—22 °С в периоды массового лёта самок комаров в июне (*A. excrucians*) и августе—сентябре (*An. messeae*, *Cx. p. pipiens*) 2009—2011 гг. на базе биостанции Института биологии развития РАН «Кропотово».

Методика акустической стимуляции комаров и регистрации ответной электрической активности слуховых нейронов была описана в предыдущей статье (Лапшин, 2012), поэтому в данной работе приводится лишь ее сокращенное изложение.

Акустическая стимуляция. Акустическая камера состояла из двух симметрично расположенных частей, каждая из которых представляла собой трубу из пластика диаметром 120 мм с динамиком, закрепленным в торце. Одна из частей камеры была съемной. Два динамика располагалась в камере симметрично напротив друг друга и электрически были соединены параллельно и противофазно.

В процессе акустической стимуляции за счет колебаний диффузоров динамиков периодически смещался небольшой объем воздуха вокруг подопытного комара, закрепленного в геометрическом центре камеры. На антенны комара при этом действовало переменное усилие в дорсовентральном направлении, пропорциональное мгновенной скорости воздушного потока. При имитации условий полета это усилие вызывало деформацию сочленения антенны с капсулой ДО приблизительно в той же мере, как это происходит в условиях реального полета насекомого. При дорсовентральной стимуляции на те же динамики через сумматор поступал управляющий сигнал, соответствующий тестовому стимулу. Формирование и усиление управляющих электрических сигналов осуществлялись в двух полностью независимых каналах с последующим объединением их выходов на резистивном сумматоре, установленном непосредственно перед клеммами динамиков.

Измерения чувствительности слуховой системы самок комаров в латеральном направлении были выполнены с помощью миниатюрного динамика 0.25ГДШ-3, установленного в плоскости симметрии камеры и ориентированного под прямым углом относительно ее продольной оси. Звуковые волны, возбуждаемые этим динамиком, действовали в направлении, перпендикулярном направлению распространения волн имитации полета.

Для контроля уровня стимуляции около центра одного из динамиков был установлен датчик колебаний диффузора — электромагнитный адаптер M75-6S (Shure Inc.). Все данные измерений колебательной скорости воздушной среды около подопытного комара приведены к логарифмической шкале в единицах децибел. За 0 дБ принято значение уровня колебательной скорости (УКС) $4.85 \cdot 10^{-5}$ мм/с, которое в условиях свободного поля соответствует стандартному значению звукового давления $2 \cdot 10^{-5}$ Па.

Регистрация электрофизиологической активности нейронов. Стеклянный микроэлектрод и держатель препарата подводили в центральную зону камеры через боковые отверстия в стенке цилиндра.

Электрическое сопротивление микроэлектродов, заполненных 0.9 %-ным раствором NaCl, после прокола мягкой кутикулярной мембраны в основании ДО составляло 5—10 МОм. Сигнал с электрода поступал на вход усилителя постоянного тока с большим входным сопротивлением (30 Гом) и далее на дополнительный усилитель с регулируемым коэффициентом усиления и полосой пропускания 5—5000 Гц.

Критерием ответа рецептора на стимулы считалось устойчивое превышение на 2 дБ вызванных амплитудных выбросов относительно среднего значения стационарного шума в конкретном отведении. Разделение ответной активности и шума осуществлялось амплитудным дискриминатором.

Схема опыта включала измерение частотно-пороговых характеристик как в условиях имитации полета, так и при стационарном состоянии препарата, когда имитатор был выключен. Увеличение общей продолжительности эксперимента потребовало введения текущего контроля чувствительности исследуемого нейрона. Контроль заключался в периодических измерениях порога на одной и той же частоте (обычно 120 Гц). Если это значение в ходе опыта изменялось на 2 дБ и более, вно-

силась соответствующая поправка в последующие данные и/или проводились повторные измерения.

В качестве дополнительного контроля в некоторых опытах измеряли зависимость микрофонного потенциала от частоты тестового стимула. Микрофонный потенциал регистрировали стеклянным электродом при его контакте с поверхностью капсулы ДО.

Акустические измерения. Звуки комаров, летавших в марлевом садке размером 20 x 20 x 20 см, регистрировали с помощью динамического микрофона D40S (AKG, Австрия), установленного на расстоянии 10 см от боковой стенки садка. Измерения проводили в лабораторных условиях при температуре 18—20°C. Сигнал с выхода микрофона после усиления поступал на вход звуковой карты компьютера и сохранялся в цифровом виде для последующего спектрального анализа.

Контроль линейности динамиков. Измерения параметров суммарного стимулирующего сигнала внутри акустической камеры были выполнены с помощью ленточного микрофона «Октава» МЛ-53 (Россия). Спектральный анализ сигнала с выхода микрофона показал, что при уровнях тестового стимула 80 дБ УКС (120 Гц) и имитации полета 85 дБ УКС (300 Гц) амплитуда комбинационных спектральных компонентов, порождаемых самими динамиками, не превышала 10 дБ УКС.

Обработка данных. Оцифровку сигналов с выходов электрофизиологических усилителей, датчика колебаний диффузора динамика и усилителей мощности стимулирующих сигналов производили с помощью аналогово-цифрового преобразователя Е14-440 под управлением программы LGraph II (L-Card, Россия). При последующем анализе цифровых данных были использованы специализированные компьютерные программы (Spike-C3, EF-Spike), разработанные научным сотрудником Института биологии развития РАН Д. Д. Воронцовым.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Акустические измерения. Диапазон индивидуальной изменчивости значения первой гармоники звука полета самок *Cx. p. pipiens* (количество исследованных особей $N = 12$) и *A. excrucians* ($N = 12$) составлял 260—350 Гц. В экспериментах с представителями этих видов была установлена частота имитации полета 300 Гц. У самок *An. messeae* ($N = 14$) диапазон вариаций частоты взмахов составлял 235—265 Гц, частота имитации звука полета была установлена 250 Гц и в последующих опытах не изменялась. Частота звука полета самцов *An. messeae* из той же популяции варьировала в пределах 455—470 Гц ($N = 6$).

Описание реакций рецепторов ДО. На рис. 1 приведены примеры реакций слуховых нейронов на стимуляцию тональными акустическими импульсами. При экстраклеточном отведении в области антеннального нерва в ответной активности нейронов, как правило, доминировала гармоника с частотой, в 2 раза превышающей частоту заполнения стимула (рис. 1, а). Такой тип ответа по спектральным параметрам близок к микрофонному потенциалу, который можно зарегистрировать в полости ДО с помощью металлического электрода (Тамарина и др., 1980), однако по амплитуде он больше микрофонного потенциала примерно на порядок. При очень медленном смещении электрода в продольном направлении иногда наблюдался переход от внеклеточного типа отведения к внутриклеточному. Форма потенциалов после такого перехода резко изменялась за счет увеличения уровня первой гармоники, одновременно в несколько раз возрастала амплитуда ответа (рис. 1, б). Спектр спонтанного шума в отведении, иллюстрированном на рис. 1, б, имел избыточность в области 70—100 Гц, что косвенно указывает на соответствующую частоту собственной настройки рецептора. К сожалению, внутриклеточные отведения сохранялись недостаточно долго для проведения всего комплекса измерений. Таковую нестабильность можно объяснить влиянием остаточного механического напряжения в месте охвата

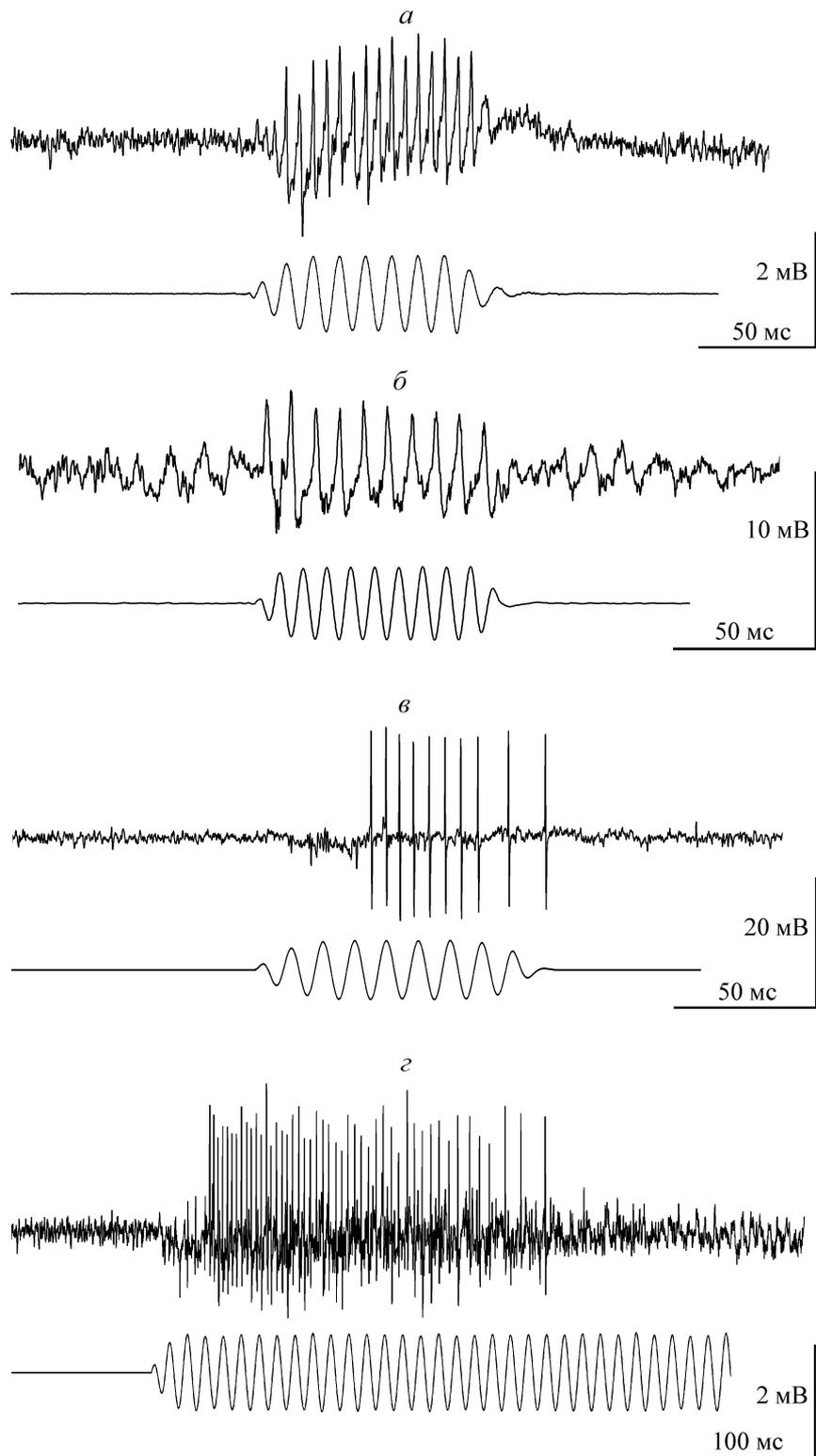


Рис. 1. Осциллограммы ответов слуховых нейронов самок комаров *Aedes excrucians* на тональные импульсы (изображены под каждой из осциллограмм).
a — реакции рецептора ДО (внеклеточная регистрация); *б* — реакции рецептора ДО (внутриклеточная регистрация); *в, г* — спайковые ответы двух типов интернейронов (внеклеточная регистрация активности).
 Условия стимуляции: *a* — 90 Гц, 65 дБ УКС; *б* — 120 Гц, 65 дБ УКС; *в* — 90 Гц, 55 дБ УКС; *г* — 80 Гц, 75 дБ УКС. Масштаб по амплитуде относится к осциллограммам ответов нейронов.

шейки электрода кутикулой. Из-за этого напряжения происходило самопроизвольное смещение тела комара относительно электрода, в результате чего постепенно утрачивался его контакт с исследуемым аксоном.

При внутри- и внеклеточных регистрациях нейронной активности от антеннального нерва (рис. 1, а, б) амплитуда потенциалов менялась пропорционально уровню акустической стимуляции, на основании чего можно сделать вывод, что волокна нерва передают в центр аналоговое отображение акустического стимула.

Спайковая активность нейронов. Наряду с рецепторными ответами неоднократно была зарегистрирована импульсная (спайковая) активность интернейронов (рис. 1, в). Амплитуда таких разрядов не зависела от уровня стимуляции. Местом локализации интернейронов, получающих слуховой вход, предположительно является область дейтоцеребрума JOB (Ignell et al., 2005), куда также проецируются аксоны рецепторов ДО.

При ритмической стимуляции тональными пульсами ответные спайки, как правило, синхронизировались не с началом пульса, а с его синусоидальным заполнением. На рис. 2, а приведена строчная диаграмма реакций интернейрона на последовательность 310 тональных пульсов. Точками на поле диаграммы обозначены моменты регистрации отдельных спайков. Первая сверху горизонтальная строка соответствует ответу клетки на первое предъявление тонального пульса в последовательности, вторая строка — второму

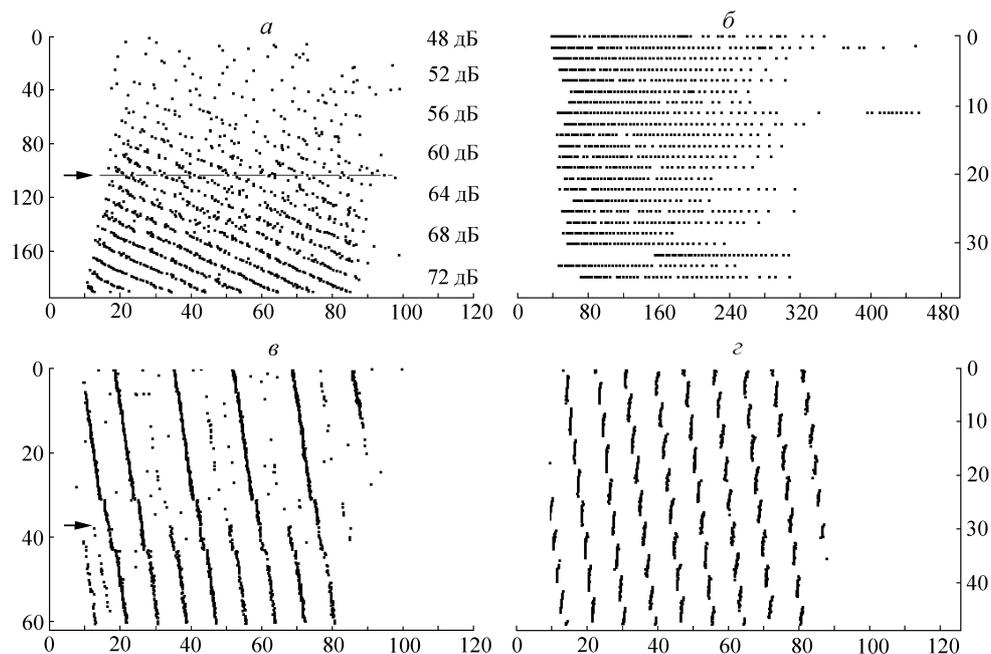


Рис. 2. Строчные диаграммы распределения импульсной активности в ответах слуховых нейронов самок комаров.

а — ответы интернейрона при ступенчатой увеличении амплитуды стимула (*Aedes excrucians*), линией со стрелкой обозначена одна из строк, включающая 8 спайков в ответе нейрона на один из тональных пульсов в непрерывной последовательности; б — ответы длиннотентного интернейрона (*A. excrucians*); в — ответы рецептора ДО (*Culex pipiens pipiens*) на тестовый стимул на фоне имитации полета и при выключенной имитации (момент выключения указан стрелкой); з — компромиссная синхронизация ответов интернейрона на начало тональных пульсов и их синусоидальное заполнение (*Cx. p. pipiens*). Условия стимуляции: а — 100 Гц, постепенное увеличение уровня стимулов от 48 до 72 дБ УКС; б — 80 Гц, 75 дБ УКС; в, з — 120 Гц, 65 дБ УКС. По горизонтальной оси — «быстрое» время (мс), точка «0» соответствует началу очередного тонального пульса в серии. По вертикальной оси — текущее время регистрации («медленное» время, с).

предъявлению, и т. д. Признаком синхронизации разрядов нейрона с синусоидальным заполнением пульсов является группировка точек в наклонные полосы. Угол наклона таких полос определялся степенью рассогласования темпа следования тональных пульсов и их частотного заполнения (электронные генераторы, определявшие в ходе опыта эти два параметра, действовали независимо друг от друга).

В ходе опыта, результат которого представлен на рис. 2, *а*, постепенно с шагом в 1 дБ увеличивалась амплитуда стимулов. На диаграмме видно, как с уровнем стимуляции возрастало количество спайков в ответе на отдельный пульс от одного (в верхней части диаграммы, при 48 дБ УКС) до 7 спайков (одна из строк, соответствующая такому типу разряда, отмечена горизонтальной линией со стрелкой на уровне стимулов 62 дБ УКС).

По характеру синхронизации спайков со стимулами интернейроны самок комаров существенно отличались от внешне сходных по типу реакций интернейронов самцов, для которых была характерна синхронизация с началом тонального пульса, а не с его синусоидальным заполнением (Лапшин, 2012).

Латентный период ответов интернейронов у самок комаров в разных опытах варьировал от 10 до 30 мс, на его величину существенно влияла амплитуда стимула, с увеличением которой латентный период в среднем уменьшался.

В особую группу включены интернейроны с длительным и изменчивым латентным периодом ответной реакции (рис. 1, *з*; 2, *б*). Такие типы ответов были зарегистрированы у самок *Cx. p. pipiens* и *A. excrucians*. Помимо особенностей реакций на дующий тональный стимул эти нейроны демонстрировали характерную форму частотной характеристики (более подробно см. далее).

Ответы слуховых нейронов самок комаров на акустические стимулы в условиях имитации полета. Ранее было показано, что слуховая система самцов комаров *Cx. p. pipiens* при включении имитации полета начинала функционировать совершенно особым образом из-за проявления эффектов, вызванных нелинейностью рецепторов (Лапшин, 2012). Естественно, возник вопрос, как в сходных условиях будут реагировать на звук слуховые рецепторы самок.

Для решения этой задачи комаров стимулировали смесью двух синусоидальных сигналов. Один из компонентов в смеси с частотой $F_b = 300$ Гц и амплитудой 85 дБ УКС служил для имитации механических возмущений, вызванных полетной вибрацией. Второй стимул — тестовый, его амплитуду и частотное заполнение F_c варьировали в ходе эксперимента.

Эффекты нелинейности в ответах рецепторов ДО самок в виде биений комбинационных частот были наиболее заметны около точек консонанса. На рис. 3, *а* приведен пример осциллограммы ответов рецептора ДО на последовательность тональных пульсов со ступенчатым увеличением частоты заполнения: в интервале *I* частота 140 Гц, *II* — 150 Гц (строго октавное соотношение частот тестового стимула и имитации полета $2F_c = F_b$) в интервале *III* — 160 Гц. При расстройке на 10 Гц относительно точки консонанса в ответах рецепторов наблюдалась существенная амплитудная модуляция с частотой 20 Гц (удвоенный шаг смещения частоты относительно консонанса). Обращает на себя внимание также очевидная непропорциональность между незначительной амплитудной модуляцией стимула, вызванной биениями двух частот, и размахом колебаний рецепторного ответа.

Аналогичные реакции ранее были зарегистрированы у самцов *Cx. p. pipiens* (Лапшин, 2012). Сходство эффектов амплитудных биений вызванной активности рецепторов у самцов и самок объясняется общими физическими закономерностями нелинейных преобразований (Харкевич, 1962), не зави-

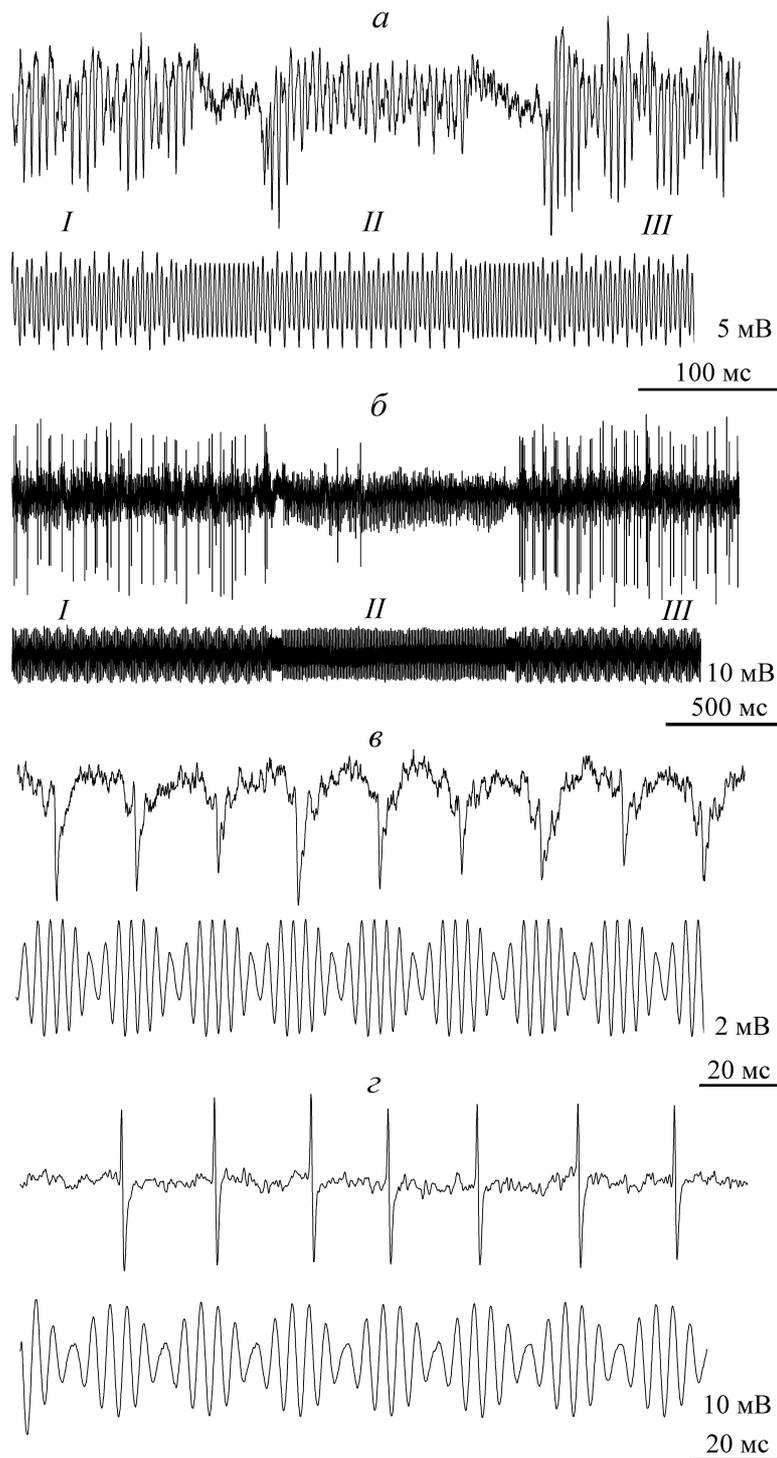


Рис. 3. Осциллограммы ответов слуховых нейронов самок комаров на тональные пульсы в условиях имитации полета.

a — реакция рецептора ДО (*Culex pipiens pipiens*); *б* — спайковый ответ слухового интернейрона (*Aedes excrucians*); *в* — ответ рецептора ДО при частоте тестового стимула выше частоты имитации полета (*Cx. p. pipiens*); *г* — спайковые ответы слухового интернейрона, локализованного в головном ганглии (*Cx. p. pipiens*). Условия стимуляции: *a, б* — последовательное переключение частоты тестового стимула 140 — 150 — 160 Гц, 65 дБ УКС; *в, г* — непрерывный стимул 350 Гц, 80 дБ УКС. Масштаб по амплитуде относится к осциллограммам ответов нейронов. Осциллограммы скорости колебаний воздуха в зоне фиксации подопытного комара (сумма тестового стимула и сигнала имитации условий полета) приведены под каждой осциллограммой.

сящими от видовой или половой принадлежности объектов исследования. Амплитудные биения возникали при взаимодействии комбинационных гармоник, которые, в свою очередь, являлись продуктами нелинейного преобразования суммы двух периодических сигналов.

Эффект амплитудной модуляции микрофонного потенциала при одновременном действии на антенны комара двух тональных стимулов был известен и ранее (Jackson, Robert, 2006). Однако методика регистрации, применявшаяся в работе этих авторов и в аналогичных исследованиях, не позволяла понять, в какой мере характеристики микрофонного потенциала отражают информационную значимость продуктов нелинейных преобразований. Для ответа на этот вопрос очень важны данные о повышенной восприимчивости слуховых интернейронов к амплитудным биениям рецепторных ответов.

На рис. 3, б приведена осциллограмма реакции интернейрона на предъявление тестового стимула в условиях имитации полета. В зарегистрированном сигнале присутствовали также низкоамплитудные рецепторные потенциалы, что наряду с характерной биполярной формой спайков указывает на внеклеточный характер отведения.

Обращает на себя внимание резкое снижение реакции интернейрона в области октавного консонанса ($F_c = 150$ Гц и $F_b = 300$ Гц) и его сильное возбуждение при отстройке тестового стимула по частоте на 10 Гц выше или ниже. В области консонанса (150 Гц) рецепторная активность, тем не менее, сохранялась (высокочастотные колебания потенциала на среднем участке осциллограммы), поэтому снижение активности интернейрона на частоте 150 Гц нельзя объяснить отсутствием рецепторного ответа.

Аналогичные реакции были зарегистрированы от интернейрона, расположенного в мозге самки комара *Cx. p. pipiens* (предположительно в области LPC: Ignell et al., 2005). В этом опыте дополнительно были получены синхронные спайковые ответы на амплитудные биения при действии тестового стимула выше частоты имитации полета (F_b). Рецепторный потенциал при такой стимуляции возникал синхронно с амплитудными биениями и с частотой, определяемой разностью $F_c - F_b$ (рис. 3, в). Ответы интернейрона в виде спайков также следовали в такт с амплитудными биениями, но с дополнительной фазовой задержкой (рис. 3, г).

Сходные эффекты наблюдались при небольшой отстройке частоты тестового стимула относительно других консонансов, например, $3F_c = F_b$ ($F_c = 100$ Гц при $F_b = 300$ Гц) и $3F_c = 2F_b$ ($F_c = 200$ Гц). По-видимому, это первые результаты в электрофизиологии, в которых переходы от консонанса к диссонансу в явном виде проиллюстрированы реакциями слуховых интернейронов.

Способность комаров воспринимать биения комбинационных гармоник создает предпосылки к анализу частотного рассогласования внешнего периодического сигнала (например, звука от летящей рядом другой особи) и ритма собственного полета.

Синхронизация ответов рецепторов с тестовыми стимулирующими импульсами в условиях имитации полета у самок также имела особенности: на фоне имитации основные амплитудные выбросы в рецепторных ответах следовали синхронно с биениями комбинационных частот (рис. 2, в). При выключении имитации электрическая активность рецепторов переходила в обычный режим синхронных колебаний в такт с синусоидальными волнами стимула или с их удвоенной частотой.

В условиях имитации полета весьма необычно реагировали на тональные послышки слуховые интернейроны. В активности таких клеток наблюдалась тенденция к компромиссной фазовой привязке одновременно к началу стимулирующих импульсов и их синусоидальному заполнению (рис. 2, г). Точеч-

ная диаграмма при этом приобретала характерный вид систем вертикальных линий (фазовая привязка к началу тонального пульса) с периодическим дискретным сдвигом во времени относительно начала пульсов (тенденция к синхронизации с отдельными волнами синусоидального заполнения).

Следует отметить, что рецепторы ДО у исследованных особей в процессе тестирования демонстрировали нелинейные эффекты в разной степени: от сильной амплитудной модуляции ответов (как на рис. 3, а, в) до полного отсутствия разницы в реакциях на фоне имитации полета и при выключенной имитации.

Измерения порогов чувствительности рецепторов при разной амплитуде имитации полета. При частоте заполнения тестового стимула от 100 до 200 Гц и в диапазоне уровня имитации от 80 до 85 дБ УКС амплитудные характеристики рецепторов содержали выраженный минимум (рис. 4), подтвержденный во всех опытах данной серии (N = 14). Другими словами, при таком уровне имитации чувствительность рецепторов ДО была максимальной. В дальнейшем при измерении частотно-пороговых характеристик действующее значение скорости колебаний воздуха при имитации условий полета было установлено на уровне 85 дБ УКС и не менялось от опыта к опыту.

Частотно-пороговые характеристики рецепторных ответов самок *Cx. p. pipiens* условно можно разделить на 2 группы. Первая группа, характеризовавшаяся стереотипной формой частотных графиков (рис. 5), представлена в результатах наиболее полно (N = 40). В этой группе измерения были проведены на фоне имитации условий полета и при моночастотной стимуляции, когда имитация была выключена.

Вторая, малочисленная, группа рецепторов ДО характеризовалась «нетипичными» вариантами формы частотных характеристик (в сравнении с рис. 5). Описание таких «нетипичных» результатов, полученных на представителях всех трех видов комаров, приведено в конце этого раздела.

Для частотно-пороговых характеристик рецепторов *Cx. p. pipiens* из первой группы, измеренных в условиях дорсовентральной стимуляции и на фоне имитации полета, типичен выраженный минимум в области 80—100 Гц при значениях порогов 35—49 дБ УКС (среднее значение 45 дБ УКС). В сторону более высоких частот (до 280 Гц) пороги рецепторов монотонно увеличивались со средней крутизной 20 дБ на октаву.

Разница между значениями порогов на частоте 80 Гц при выключенной имитации полета и на фоне имитации составляла в среднем 9 дБ (максимальная зарегистрированная разница 29 дБ). На более низких частотах влияние имитации полета оказалось еще более существенным: на частоте 40 Гц при включении имитации пороги снижались в среднем на 26 дБ (максимально — на 56 дБ).

В 40 опытах этой группы уменьшение порогов при включении имитации полета (на 2 дБ и более на частоте основного минимума) зарегистрировано в 34 случаях. Эффекты противоположной направленности не наблюдались.

При моночастотной стимуляции ответы рецепторов удавалось зарегистрировать только в диапазоне ниже 380 Гц. На более высоких частотах рецепторы переставали отвечать даже при значительном увеличении уровня тестового стимула (более 110 дБ УКС).

В связи с этим необходимо отметить, что стимуляция комаров с уровнем более 90 дБ УКС, как правило, приводила к долговременному повышению порогов в области основного оптимума на 4—7 дБ. С учетом этого обстоятельства тестирование насекомых в терминальных точках диапазона, т. е. на тех частотах, где пороги максимальные, необходимо было проводить в конце опыта после всех измерений на промежуточных частотах.

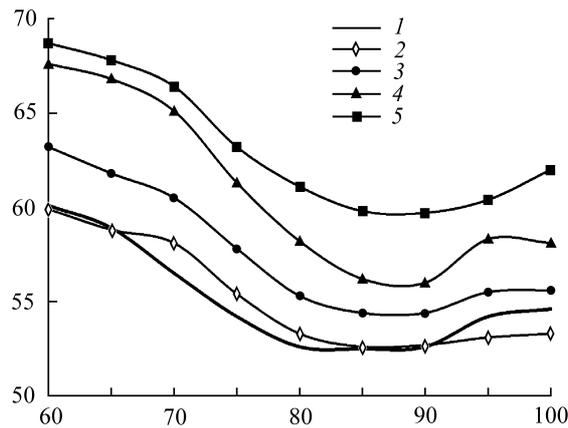


Рис. 4. Графики зависимости порогов реакций рецепторов ДО самок *Culex pipiens pipiens* от частоты заполнения тестовых стимулов и амплитуды имитации условий полета (усредненные данные измерений).

По горизонтальной оси — среднеквадратичная амплитуда сигнала имитации условий полета, дБ УКС; по вертикальной оси — пороги реакций рецепторов, дБ УКС. Частота заполнения тестовых стимулов: 1 — 100 Гц, 2 — 120 Гц, 3 — 140 Гц, 4 — 160 Гц, 5 — 200 Гц.

Зеркальный канал. В условиях имитации полета в диапазоне частот 340—560 Гц во всех опытах наблюдались один и два дополнительных пороговых минимума, обычно более выраженные на индивидуальных графиках по сравнению с усредненной кривой (рис. 5). Этот эффект ранее был исследован у самцов *Cx. p. pipiens* (Лапшин, 2011, 2012). Дополнительная область восприятия высокочастотных сигналов получила название зеркального ка-

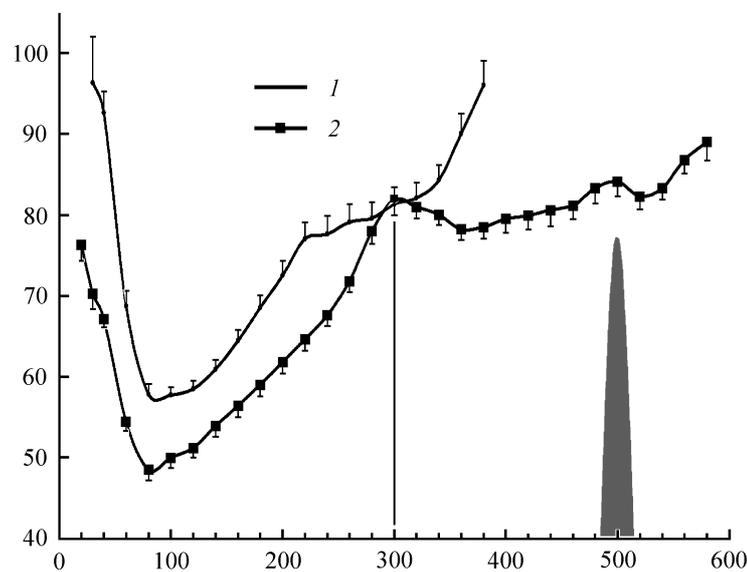


Рис. 5. Усредненные частотно-пороговые характеристики рецепторов ДО самок *Cx. p. pipiens*, измеренные в условиях моночастотной стимуляции (1) и имитации полета (2). Дорсовентральное направление колебательной скорости имитации условий полета и тестового стимула. Частота имитации (300 Гц) отмечена вертикальной линией.

По горизонтальной оси — частота заполнения стимулов, Гц; по вертикальной оси — физиологические пороги, дБ УКС. На графиках указаны ошибки средней. Серым цветом условно показан спектр первой гармоники звука полета конспецифичного самца (Лапшин, 2012).

нала. Область зеркального канала возникала вследствие нелинейного преобразования на уровне ДО смеси сигнала имитации полета (F_B) и тестового стимула (F_C). В результате такого преобразования формировалась комбинационная гармоника $F_C - F_B$ с частотой, близкой к оптимуму восприятия рецепторов. Например, при частоте тестового стимула 380 Гц частота комбинационной гармоники равна $F_C - F_B = 380 - 300 = 80$ Гц. На графике (рис. 5) видно, что эта гармоника попадала в область максимальной чувствительности рецепторов ДО и, таким образом, могла вносить определяющий вклад в формирование минимума в зеркальном канале. При повышении частоты тестового стимула в этот процесс включались и другие комбинационные гармоники. Например, при частоте $F_C = 520$ Гц возможно действие гармоники $2F_B - F_C = 2 \cdot 300 - 520 = 80$ Гц. Так в области зеркального канала мог образоваться второй локальный минимум на частоте 520 Гц.

Реализация описанных эффектов возможна, если антенны комара передают вибрации к рецепторам ДО в высокочастотном диапазоне, иначе восприятие в области зеркального канала было бы затруднено или даже невозможно. Ранее выполненные измерения резонансных свойств антенн самок комаров *Aedes aegypti* L. показали, что основной пик механической чувствительности расположен на частоте 220 Гц (Göpfert et al., 1999), т. е. в интервале между основным пороговым минимумом (80 Гц) и началом области зеркального канала (340 Гц). Такое соотношение частот указывает на компромиссный характер резонансной настройки антеннального комплекса у самок комаров. При снижении частоты резонанса антенны увеличится слуховая чувствительность на низких частотах, но при этом возрастут пороги в области зеркального канала, одновременно снизится механическая устойчивость антенны под действием ветровой нагрузки.

Американские исследователи (Cator et al., 2009) на основании данных электрофизиологических экспериментов и регистрации акустического взаимодействия самцов и самок комаров *Aedes aegypti* сделали вывод, что при пространственном сближении особей происходит взаимная настройка ритмов полета в соотношении частот 3 : 2.

У летящих самцов область зеркального канала по частоте совмещена со второй гармоникой звука полета конспецифичной самки (Лапшин, 2011, 2012). В то же время, как было показано в настоящем сообщении, в диапазон зеркального канала самок попадает первая гармоника звука полета самца (рис. 5). При этом подстройка собственной частоты взмахов и у самцов, и у самок возможна на основе анализа амплитудных биений (рис. 3, в, г), несущих информацию о разности маховых частот сближающихся особей. Таким образом, акустическая коммуникация у комаров может быть обеспечена механизмами, основанными на нелинейном преобразовании входных сигналов.

Акустическая чувствительность самок комаров *Cx.p. pipiens* при латеральной стимуляции. После обнаружения эффекта возрастания акустической чувствительности у самок комаров в условиях имитации полета возник естественный вопрос, насколько существенной для реализации такого эффекта является коллинеарность векторов имитации полета и тестового стимула. Для решения этого вопроса экспериментальная камера была оборудована малогабаритным акустическим излучателем, волны от которого распространялись к подопытному насекомому в направлении, перпендикулярном его сагиттальной плоскости (латеральная стимуляция).

При латеральной стимуляции минимальные пороги на фоне имитации полета на низких частотах оказались выше (рис. 6, N = 14) и составляли в среднем 66 дБ УКС на частотах 100—120 Гц. При выключении имитации полета пороги дополнительно возрастали еще на 5 дБ и на 13 дБ превышали

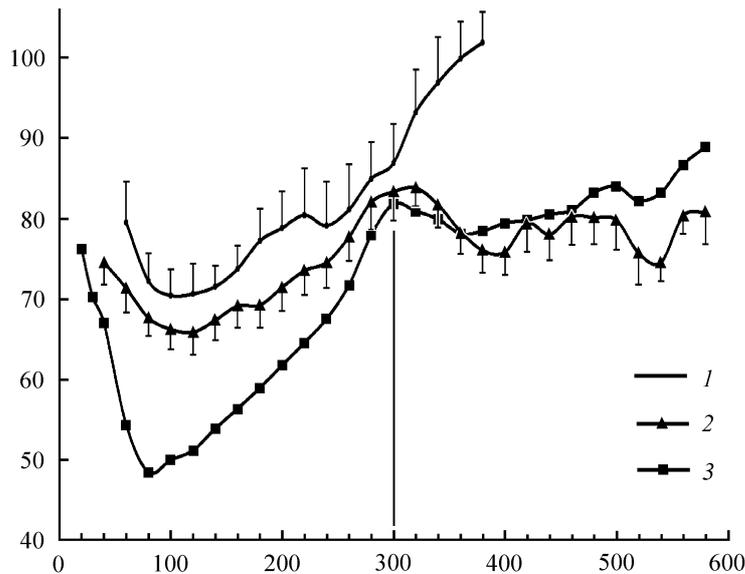


Рис. 6. Усредненные частотно-пороговые характеристики рецепторов ДО самок *Culex pipiens pipiens* при дорсовентральном направлении имитации полета и латеральном направлении действия тестового стимула.

Характеристики измерены в условиях моночастотной стимуляции (1) и имитации полета (2). Для сравнения приведена частотно-пороговая характеристика (3), полученная при стимуляции препаратов в дорсовентральном направлении (рис. 5). Остальные обозначения — см. рис. 5.

значения, измеренные при дорсовентральной моночастотной стимуляции (рис. 5). Таким образом, полученные данные отображают в первую очередь пространственную анизотропию чувствительности слуховой системы самок, которая прямо не связана с действием полетной вибрации.

Иная картина наблюдалась при стимуляции самок комаров в области зеркального канала (выше 340 Гц). В этом диапазоне пороги реакций рецепторов ДО при действии тестового стимула с разных направлений либо сохраняли близкие значения, либо при латеральной стимуляции оказывались ниже порогов, измеренных при стимуляции препарата в дорсовентральном направлении (рис. 6).

Частотно-пороговые характеристики рецепторов ДО самок *A. excrucians*. На рис. 7 приведены частотно-пороговые графики, построенные по результатам тестирования самок *A. excrucians* в условиях имитации полета и моночастотной стимуляции (N = 12, дорсовентральное направление стимуляции). В целом форма графиков и основные их характеристики оказались сходными с аналогичными данными по *Cx. p. pipiens* (рис. 5). Можно отметить следующие различия: основной пороговый минимум у самок *A. excrucians* смещен в область 100—120 Гц при близких средних значениях порогов (45 дБ УКС), ширина зеркального канала оказалась несколько меньше (320—460 Гц). Снижение порогов на частоте основного минимума при включении имитации полета в среднем составляло 7 дБ (у *Cx. p. pipiens* — 9 дБ); на частоте 40 Гц — 14 дБ (у *Cx. p. pipiens* — 26 дБ). Как эти различия связаны с биологическими особенностями видов, пока определенно сказать нельзя.

Частотно-пороговые характеристики рецепторов ДО самок *An. messeae*. Методика регистрации электрической активности у комаров этого вида имела особенности, связанные с отсутствием у самок микрофонного потенциала. Это создавало определенные трудности при

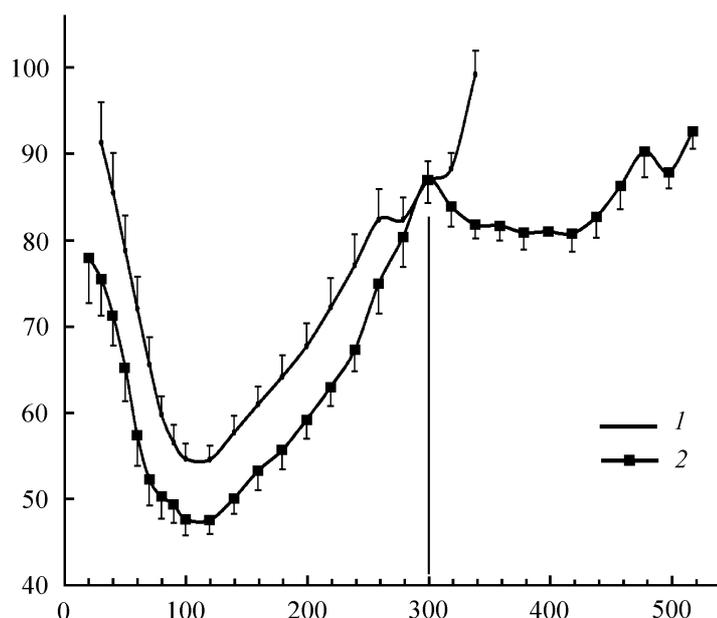


Рис. 7. Усредненные частотно-пороговые характеристики рецепторов ДО самок *Aedes excrucians*, измеренные в условиях моночастотной стимуляции (1) и имитации условий полета (2).

Обозначения — см. рис. 5.

проведении экспериментов, поскольку при смещении электрода в области антеннального нерва в работе с другими видами комаров можно было ориентироваться на изменения уровня этого потенциала. Для того чтобы обнаружить электрическую активность рецепторов у самок *An. messeae*, требовалось, пробив электродом кутикулу в основании ДО, точно попасть в антеннальный нерв, не имея дополнительных ориентиров.

Индивидуальные частотно-пороговые графики, полученные в ходе регистрации активности от нерва, как правило, содержали 2 локальных минимума. Эта тенденция отразилась также на усредненных графиках рис. 8 ($N = 12$, дорсовентральное направление стимуляции). Реже встречались клетки с несколькими оптимумами (до 5). Повышенная неравномерность частотных характеристик в этой экспериментальной серии потребовала уменьшить шаг изменения частоты в процессе тестирования до 5—10 Гц.

Пороги акустической чувствительности на фоне имитации полета у самок *An. messeae* оказались выше, чем у представителей *A. excrucians* и *Cx. p. pipiens*: 64 дБ УКС на частоте 80 Гц и 65 дБ УКС на 160 Гц (у самок *Cx. p. pipiens* соответственно 45 дБ и 56 дБ УКС). При выключении имитации полета на частоте 80 Гц пороги возрастали в среднем на 7 дБ (на частоте 40 Гц — на 10 дБ).

Пороги в области зеркального канала у большей части самок *An. messeae* удалось измерить только до частоты 420 Гц, на более высоких частотах ответы рецепторов терялись в шуме. Однако в двух опытах из этой серии при высокой амплитуде регистрируемых потенциалов удалось проследить ответную активность рецепторов до 480 Гц. В этих случаях пороги монотонно возрастали от 78—85 дБ УКС при 400 Гц до 94 дБ УКС при 480 Гц. Такая тенденция ставит под сомнение возможность восприятия летящими самками *An. messeae* звуков полета конспецифичных самцов, частота взмахов крыльями которых при той же температуре составляла 455—470 Гц. Однако при определенных условиях акустическое взаимодействие между самцом

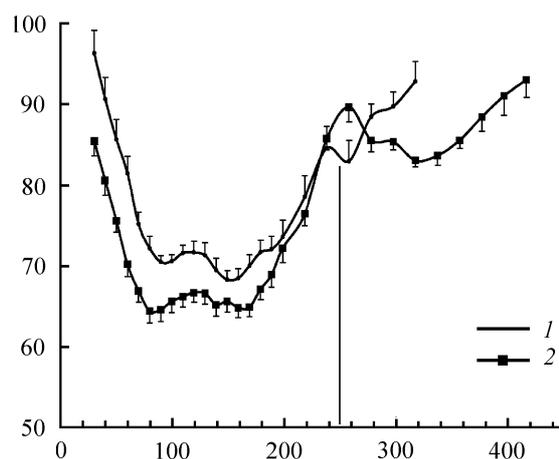


Рис. 8. Усредненные частотно-пороговые характеристики рецепторов ДО самок *Anopheles messeae*, измеренные в условиях моночастотной стимуляции (1) и имитации условий полета (2). Частота имитации 250 Гц указана вертикальной линией.

Обозначения — см. рис. 5.

и самкой все-таки возможно. Известно, что повышение частоты полетной вибрации, действующей на антенны комаров, приводит к пропорциональному сдвигу зеркального канала в область более высоких частот (Лапшин, 2012). Если самец в процессе сближения с самкой будет снижать частоту взмахов, а самка, наоборот, ее повышать, то произойдет встречное сближение порогового минимума в зеркальном канале и первой гармонике звука полета самца.

Итак, анализ результатов акустического тестирования самок комаров в условиях имитации полета показал, что механическая вибрация их антенн способствует повышению слуховой чувствительности. Особенно сильно этот эффект выражен на низких частотах (120 Гц и менее) и в области зеркального канала. В основном пороговом минимуме чувствительности самок *A. excrucians* и *Cx. p. pipiens* оказалась соизмеримой с чувствительностью самцов. Однако если смысл акустического восприятия самцов (обнаружение самок и пространственное сближение с ними) в настоящее время вполне определен, то функциональное значение особенностей слуховой системы самок требует дальнейшего изучения.

Гипотеза о взаимной подстройке частот взмахов крыльями самцов и самок в соотношении 3 : 2 (Cator et al., 2009) объясняет необходимость формирования дополнительной зоны чувствительности выше частоты полета самки (зеркального канала), но не основного оптимума в области 60—140 Гц. Можно предложить две гипотезы о назначении слуха самок комаров в этом диапазоне: функция защиты от хищников и обнаружение движущегося прокормителя.

Естественными врагами комаров являются стрекозы, причем некоторые виды стрекоз имеют вечерний пик активности, приуроченный к массовому лёту двукрылых (Харитонов, Борисов, 1989; Котенчиев, Тихонова, 2011). В диапазон максимальной слуховой чувствительности самок комаров попадает вторая гармоника звука полета стрекоз (Sotavalta, 1947), поэтому гипотеза защитного поведения вполне перспективна для дальнейшей проверки. С учетом орнитофильности *A. excrucians* и *Cx. p. pipiens* к потенциально опасной для комаров группе хищников можно отнести также мелких птиц.

Обнаружение животных-прокормителей по шуму их движения в растительности также возможно, но спектр этих шумов, естественно, будет суще-

ственно отличаться от спектра акустических волн от летящих стрекоз. Эти две гипотезы не вступают во взаимное противоречие, но каждая из них предполагает способность комаров к частотному анализу звуковых сигналов с их последующим распознаванием.

К группе нейронов с «нетипичной» формой частотно-пороговых кривых следует отнести прежде всего узкополосные элементы — пачечные интернейроны (рис. 1, *з*; 9, *а*), зарегистрированные в опытах с самками *Cx. p. pipiens* и *A. excrucians*. Эти клетки предположительно являются аналогами ранее описанных узкополосных интернейронов самцов комаров *Cx. p. pipiens* (Лапшин, 2011, 2012). У самок *Cx. p. pipiens* трижды удалось зарегистрировать в антеннальном нерве рецепторные ответы со сходными свойствами (рис. 9, *б*). Оптимумы чувствительности таких рецепторов располагались в диапазоне 75—80 Гц.

Частотные характеристики с двумя или большим (до 5) числом локальных пороговых минимумов (рис. 9, *в*) наиболее характерны для самок *An. messeae*, однако аналогичные результаты были получены в опытах с представителями двух других видов: *A. excrucians* и *Cx. p. pipiens*. По всей вероятности, характеристики с несколькими оптимумами формировались

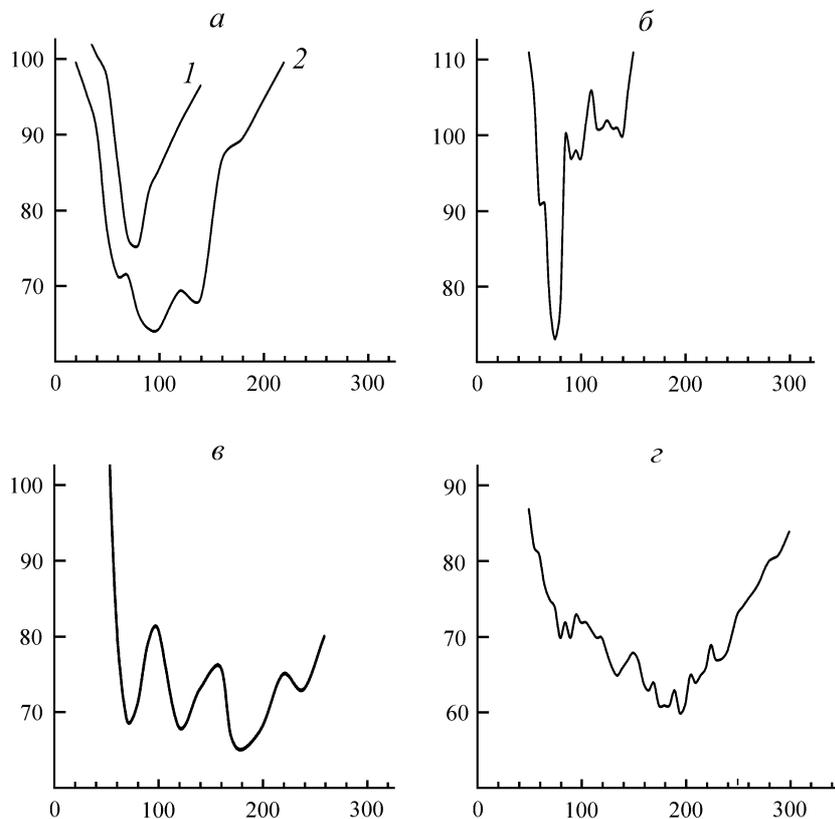


Рис. 9. Частотно-пороговые характеристики слуховых нейронов самок комаров.

а — настройка узкополосного интернейрона (1), для сравнения приведена частотная характеристика (2), полученная в том же опыте методом регистрации микрофонного потенциала (*Aedes excrucians*); *б* — характеристика узкополосного рецептора (*Culex pipiens pipiens*); *в* — характеристика с 4 оптимумами (*A. excrucians*); *з* — широкополосная характеристика с оптимумом, сдвинутым в высокочастотную область (*Anopheles messeae*). Все представленные на рисунке результаты получены при моночастотной стимуляции. По горизонтальной оси — частота заполнения стимулов, Гц; по вертикальной оси — физиологические пороги, дБ УКС.

вследствие суммации выходов рецепторных единиц, имевших разную частотную настройку.

В группу «нетипичных» включены также рецепторы с широкой частотно-пороговой характеристикой с основным минимумом, сдвинутым в высокочастотную часть диапазона (рис. 9, з). Такие элементы зарегистрированы у представителей всех трех исследованных видов комаров.

Несмотря на ограниченный объем данных по «нетипичным» нейронам, эти сведения могут оказаться важными для понимания принципов функционирования слуховой системы комаров. Обнаружение узкополосных рецепторов и интернейронов, получающих от них вход (рис. 9, а, б), а также чувствительных элементов с характеристиками, существенно различающимися между собой (рис. 9, в, з), свидетельствует о разнообразии свойств рецепторов ДО. На это же указывает двухвершинная форма индивидуальных и усредненных частотно-пороговых кривых (рис. 8). Наличие в ДО нескольких типов слуховых рецепторов, различающихся по частотным характеристикам, может служить признаком способности комаров к спектральному анализу акустических сигналов.

Исследования последних лет показали, что слуховая система комаров-гематофагов существенно сложнее, чем это представлялось ранее. За такой сложностью должно стоять разнообразие функций, которые, вероятно, не исчерпываются задачей обеспечения репродуктивного поведения. Можно предположить участие слуховой системы самок в наведении на прокормителей и запуске защитного поведения.

ВЫВОДЫ

1. Впервые показано, что в условиях имитации полета слуховая чувствительность самок комаров *Cx. p. pipiens* и *A. excrucians* сопоставима с чувствительностью самцов. Пороги реакций рецепторов джонстоновых органов самок в диапазоне частот 80—120 Гц составляли в среднем 45 дБ.

2. Восприятие акустических сигналов самками комаров в условиях имитации полета характеризовалось тремя основными особенностями: а) снижением порогов слуховой чувствительности в среднем на 8 дБ (в 2.5 раза); б) формированием дополнительной зоны восприятия (зеркального канала) в области выше частоты имитации полета; в) низкочастотной амплитудной модуляцией ответов слуховых рецепторов, возникающей в результате биемных комбинационных гармоник.

3. Пороги слуховой чувствительности самок комаров *Cx. p. pipiens* в области низких частот (100 Гц) при стимуляции в дорсовентральном направлении в среднем на 13 дБ (в 4.5 раза) ниже порогов, измеренных при латеральной стимуляции.

4. Внутривидовая акустическая коммуникация у летящих комаров может быть обеспечена механизмами, основанными на нелинейном преобразовании сигналов на уровне рецепторов джонстоновых органов.

5. Анализ частотно-пороговых характеристик рецепторов и интернейронов показал, что нейронный комплекс слуховой системы самок комаров состоит из функциональных подсистем, различающихся по частотным свойствам. Такое разделение может служить основой для формирования в центральной нервной системе комаров механизма спектрального анализа акустических сигналов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акоев Г. Н., Алексеев Н. П. Функциональная организация механорецепторов. Л.: Наука, 1985. 224 с.
- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mgn.). М.: Медгиз, 1944. 299 с.
- Виноградова Е. Б. Комары комплекса *Culex pipiens* в России (таксономия, распространение, экология, физиология, генетика, практическое значение и контроль). Тр. Зоол. ин-та РАН. 1997. Т. 271. 307 с.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Комары. Т. 3, вып. 4. Л., 1970. 384 с.
- Котенчиев Х. А., Тихонова А. В. Особенности проявления различных видов и типов суточной активности имаго стрекоз (Odonata) центрального Кавказа // Изв. Дагест. гос. пед. ун-та. 2011. Т. 15, № 2. С. 26—30.
- Кухарчук Л. П. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. 232 с.
- Лапшин Д. Н. Частотные характеристики слуховых интернейронов самцов комаров *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) // Докл. АН. 2011. Т. 439, № 2. С. 279—282.
- Лапшин Д. Н. Биоакустика комаров: функционирование слуховой системы самцов *Culex pipiens pipiens* L. в условиях имитации полета // Энтомол. обозр. 2012. Т. 91, вып. 1. С. 36—57.
- Лопатина Ю. В., Безжонова О. В., Федорова М. В., Булгакова Т. В., Платонов А. Е. Комплекс кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в очаге лихорадки Западного Нила в Волгоградской области. III. Виды, питающиеся на птице и человеке, и ритмы их ночной активности // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 2007. № 4. С. 37—43.
- Попов В. М. Материалы по экологии комаров *Aedes excrucians* Walk, и *Aedes cinereus* Meig. в условиях лесной зоны Западной Сибири // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1953. Т. 22, № 6. С. 521—528.
- Тамарина Н. А., Жантиев Р. Д., Федорова М. В. Частотные характеристики звуков полета и Джонстоновых органов симпатрических видов комаров рода *Aedes* (Culicidae) // Паразитология. 1980. Т. 24. С. 398—402.
- Харитонов А. Ю., Борисов С. Н. Суточные ритмы активности стрекоз // Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука, 1989. С. 77—85.
- Харкевич А. А. Основы радиотехники. М.: Связьиздат, 1962. 350 с.
- Чайка С. Ю. Нейроморфология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 2010. 396 с.
- Avitabile D., Homer M., Champneys A. R., Jackson J. C., Robert D. Mathematical modelling of the active hearing process in mosquitoes // J. R. Soc. Interface. 2010. Vol. 7. P. 105—122.
- Bartlett-Healy K., Crans W., Gaugler R. Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2008. Vol. 101, N 1. P. 95—103.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes // Browne L. B. (ed.). Analysis of Insect Behaviour. Berlin: Springer, 1974. P. 139—148.
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) // Int. J. Insect Morphol. Embryol. 1975a. Vol. 4. P. 549—566.
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of the scolopidia in Johnston's organ of female *Aedes aegypti* compared with that of male // J. Insect Physiol. 1975b. Vol. 21. P. 1129—1139.
- Cator L. J., Arthur B. J., Harrington L. C., Hoy R. R. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito // Science. 2009. Vol. 323, N 5917. P. 1077—1079.
- Gibson G., Warren B., Russell I. Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing // JARO. 2010. Vol. 11. P. 527—540.
- Göpfert M. C., Brigel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti* // J. Exper. Biol. 1999. Vol. 202. P. 2727—2738.
- Göpfert M. C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 2001. Vol. 268. P. 333—339.

- Ignell R., Dekker T., Ghaninia M., Hansson B. S. Neuronal architecture of the mosquito deutocerebrum // *J. Corp. Neurol.* 2005. Vol. 493. P. 207—240.
- Jackson J. C., Robert D. Nonlinear auditory mechanism enhances female sounds for male mosquitoes // *Proc. Natn. Acad. Sci. USA.* 2006. Vol. 103, N 45. P. 16 734—16 739.
- Johnston G. Auditory apparatus of the *Culex* mosquito // *Q. J. Microscop. Sci.* 1855. Vol. 3. P. 97—102.
- Keppler E. Über das Richtungshören von Stechmücken // *Z. Naturf.* 1958. Bd. 13. S. 280—284.
- Risler H. Das Gehörorgan der Männchen von *Culex pipiens* L., *Aedes aegypti* L. und *Anopheles stephensi* Liston (Gulicidae), eine vergleichend morphologische Untersuchung // *Zool. Jahrb. (Anat. Ontog. Tiere)*, 1955. Bd. 74. S. 478-490.
- Roth L. M. A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behaviour of *Aedes aegypti* Linnaeus // *Amer. Midi. Naturalist.* 1948. Vol. 40. P. 265—352.
- Sotavalta O. The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects // *Acta Entomol. Fenn.* 1947. Vol. 4. P. 1—117.
- Tischner H. Über den Gehörsinn von Stechmücken // *Acustica Suisse*, 1953. Bd. 3. S. 335-343.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae) // *Zool. Anz.*, 1955. Bd. 18 (Suppl.). S. 453—460.
- Warren B., Gibson G., Russell I. J. Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion // *Current Biol.* 2009. Vol. 19. P. 485—491.
- Wishart G., Riordan D. F. Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aegypti* // *Can. Entomol.* 1959. Vol. 91. P. 181—191.

Институт проблем передачи информации
им. А. А. Харкевича РАН,
Москва.

Поступила 28 II 2012.

SUMMARY

Mosquitoes hear with their plumose antennae, which respond to the movement of the air caused by sound propagation and conduct vibrations to the Johnston's organ located at the base of each antenna.

Each of the two Johnston's organs contains several tens of thousands mechanosensory cells that detect the displacements of the flagellum and transduce them into the electric potentials. Hearing plays very important role in reproductive behaviour of the male mosquitoes. At the same time, our knowledge of the hearing in female mosquitoes is very limited and its functional significance is unclear.

In the current study we measured the auditory sensitivity of the female mosquitoes and investigated how the flight conditions affect their hearing. We studied mosquitoes of three species: *Anopheles messeae*, *Aedes excrucians* and *Culex pipiens pipiens*. The neuronal responses were recorded from antennal nerve and deutocerebral interneurons using a glass microelectrode. Stimulation was applied in two modes: 1) the main stimulus against the background of a strong vibration with the typical wingbeat frequency of a given mosquito species which simulated the flight and 2) only the main stimulus without the background stimulation.

It was found that during the flight simulation females demonstrated the increased sensitivity to the frequencies below 200 Hz. Auditory receptor thresholds at 80—120 Hz were equal to 45 dB (on average) which is by 8 dB lower compared to the stimulation without the flight simulation (0.4 times as great as that). Also we found the area of increased sensitivity at the frequencies higher than the simulated wingbeat frequency (the so-called image channel).

Our analysis of frequency tuning curves measured from the receptors and auditory interneurons shows that mosquito auditory neuronal complex consists of several subsystems which have different frequency tuning, and suggests the possibility of spectral analysis of sounds.

Three hypotheses could be proposed on the function of hearing in female mosquitoes: 1) predator avoidance, 2) moving prey detection and 3) intraspecific communication. Each of the hypotheses involves the ability to analyse the frequency spectrum of a sound and subsequent signal recognition.