

УДК 595.729:591.582.2:591.174

Д. Н. Лапшин, Р. Д. Жангиев

ВЛИЯНИЕ АКУСТИЧЕСКИХ СТИМУЛОВ НА РИТМ РАБОТЫ КРЫЛОВОГО АППАРАТА СВЕРЧКА *GRYLLUS BIMACULATUS DEG.*

Сверчки, так же как и многие другие насекомые, могут во время полета локализовать источники звука. Изучению фонотаксиса сверчков в условиях закрепленного полета в последнее время уделяется много внимания (Moiseff et al., 1978; Pollack, Hoy, 1981; Pollack, Plourde, 1982; Nolen, Hoy, 1986; Sergeeva, Popov, 1990; и др.). Параллельно ведутся исследования нейронных сетей, контролирующих работу крыловых мышц сверчков (Robertson, 1987, 1988; Wang, Robertson, 1988, 1989).

Маховые движения летящего насекомого всегда сопровождаются вибрациями кутикулы и звуковыми колебаниями, которые можно рассматривать как помехи, затрудняющие восприятие и анализ биологически важных акустических сигналов. В связи с этим возникает вопрос о механизмах, способствующих ослаблению негативного влияния таких помех или, иначе говоря, о функциональном взаимодействии слуховой системы и нервных центров, управляющих полетом. В настоящей статье представлены результаты исследования влияния ритмических звуковых сигналов на работу крылового аппарата сверчка *Gryllus bimaculatus Deg.*

В опытах использовали самок в возрасте 2 - 4 сут. после линьки на имаго. В этом возрасте у них наблюдалась максимальная летная активность. К переднеспинке насекомого расплавленным воском припаивали проволоку диаметром 0,2 и длиной 30 мм. Другим концом проволока была жестко соединена с пьезоэлектрическим вибродатчиком. Электрический сигнал с его выхода соответствовал ритмическим механическим колебаниям торакса, направленным в противофазе вертикальной составляющей вектора ускорения крыльев. Кроме основной гармонической составляющей частоте взмахов крыльев, в сигнале присутствовали другие частотные составляющие, которые сильно затрудняли последующий анализ.

Для выделения полезного сигнала мы использовали полосовой фильтр с нижней и верхней частотами среза соответственно 15 и 30 Гц и крутизной скатов частотной характеристики вне пределов полосы пропускания 18 дБ на октаву. После усиления и фильтрации сигнал поступал на формирователь, на выходе которого появлялись импульсы положительной или отрицательной полярности в зависимости от полярности сигнала. Положительный импульс с выхода формирователя соответствовал началу махового движения крыльев вниз. Момент его появления мы будем в дальнейшем считать началом цикла реального взмаха и все временные соотношения рассматривать относительно него. Соотношение во времени положения крыльев сверчка в полете и импульсов с выхода формирователя контролировали с помощью стробоскопической фотосъемки. Акустический излучатель типа 4ГДВ1 был расположен в 30 см сбоку от подопытного сверчка.

Для рефлекторной поддержки полета самку обдували воздухом, поступающим по шлангу от вентилятора. Некоторые самки совершали полет без обдува.

Импульсы с выхода формирователя и другую информацию записывали на магнитофоне «Союз-110». В установке были использованы осциллограф С1-74, звуковой генератор ГЗ-56/1, формирователь управляющих импульсов и ключ, изготовленные в лаборатории. Акустические сигналы регистрировали при выключенном вентиляторе микрофоном *RFT MV 201* с капсулом *МК 301*, расположенным в 5 мм от правой передней ноги сверчка. Уровень звукового давления измеряли в децибелах. За 0 дБ УЗД (уровень звукового давления) принято значение относительно 0,00002 Па. Для записи широкополосного шума использовали специально доработанный магнитофон «Юпитер 203С». Общий частотный диапазон сквозного электроакустического тракта составлял 1—70 кГц.

Анализ результатов опытов производили на амплитудном анализаторе АИ-1024 и спектроанализаторе С4-34. Фоторегистрацию осуществляли с экрана осциллографа, работавшего с приставкой, позволявшей производить построчный просмотр импульсов, соответствующих по времени началу цикла движения крыльев вниз («И»).

Длительность фронтов нарастания и спада акустического сигнала во всех опытах составляла 3 мс. Культуру сверчков содержали при температуре 25°. При проведении опытов температуру воздуха поддерживали в пределах 20—22°.

У самок сверчков *G. bimaculatus* в закрепленном полете период взмахов крыльев (T_v) отличался высокой стабильностью. Наиболее характерные значения $T_v=39\pm 2$ мс. В этих пределах возможна плавная флуктуация периода. Более резкие изменения в режиме полета (укорочение цикла на 5 - 10 мс) наблюдались при манипуляциях экспериментаторов около подопытного насекомого. Возвращение к прежнему, «стабильному», режиму происходило за время порядка 10 с.

Последовательная сумма импульсов «И» с накоплением относительно начала звукового стимула (ПСТГ) выявляет эпизодически возникающую картину временной «привязки» ритма полета к звуку (рис. 1). Формально, с учетом допущений, принятых в биоритмологии

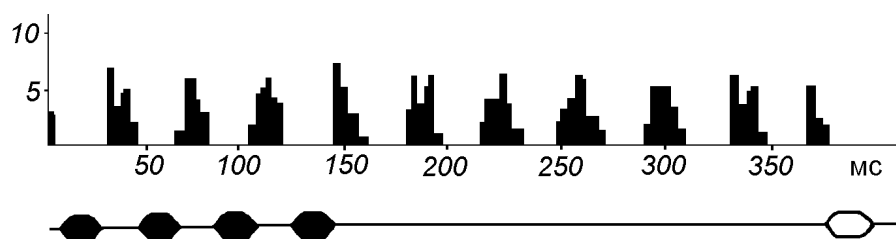


Рис. 1. Постстимульная гистограмма распределения взмахов (импульсов «И») при синхронизации ритма полета с акустическим стимулом. Ось абсцисс — время, мс; ось ординат — число импульсов в одном канале. Шаг дискретизации — 4 мс/канал. Накопление по 16 предъявлениям стимула. Внизу модель акустического сигнала: $T_p = 40$ мс (период пульсов), $T_c = 360$ мс (период серий), уровень 60 дБ УЗД.

(Путилов, 1987), можно считать, что происходит синхронизация моторного генератора ритма и внешнего звукового стимула. Однако ПСТГ не дает общей картины входа системы в режим синхронизации, т. е. процесса «захвата» одного ритма другим. Нами был использован метод построчного разложения ритмического процесса (рис. 2), при этом начала и концы строк по времени совпадали с началом периодического стимула. Такой метод широко применяется в ритмологии (Биологические ритмы, 1984).

Прежде чем приступить к описанию результатов, необходимо кратко определить свойства таких диаграмм. Предположим, что ритм полета жестко синхронизирован со стимулом. Точки, соответствующие каждому взмаху, будут выстраиваться в вертикальные столбцы. Если соединить линией все точки, соответствующие первому взмаху после начала действия стимула, второму взмаху и т. д., то получатся вертикальные линии (далее в тексте — фазовые линии), делящие всю развертку, равную периоду серий, на целое число одинаковых отрезков. Длительность каждой такой части равна T_v . Если синхронизации нет, но выполняется условие $K \cdot T_v \approx T_c$, где K - коэффициент кратности, равный целому числу, и T_c - период серий, то фазовые линии будут иметь наклон в ту или иную сторону в зависимости от соотношения T_v и T_c . Если T_v линейно меняется во времени, то фазовые линии будут иметь форму, близкую к параболе. На рис. 2, а представлен график, отражающий

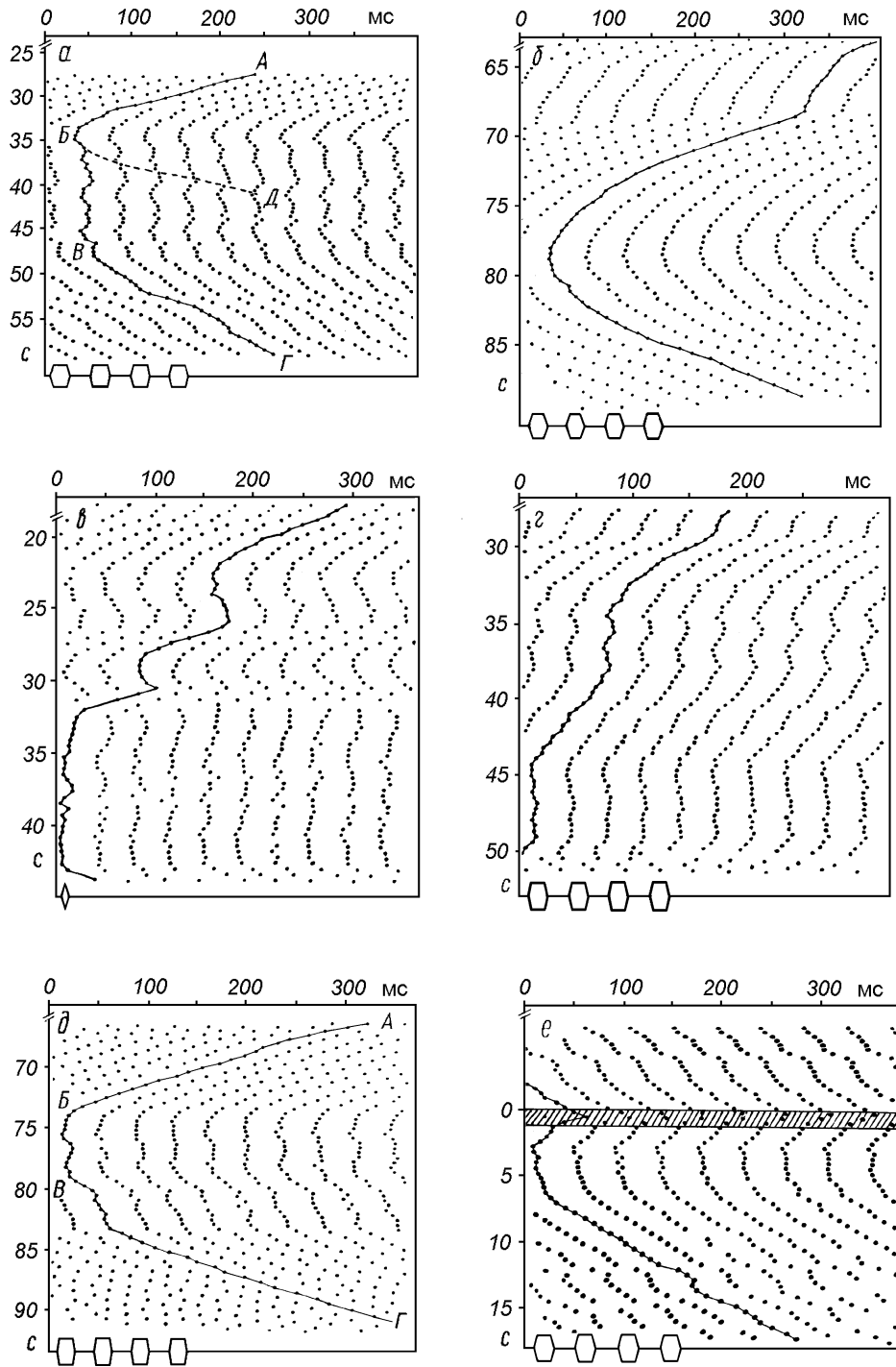


Рис. 2. Реакции крылового аппарата сверчка на ритмические акустические стимулы. Черные точки соответствуют начальной фазе взмахов (импульсы «И»). По оси абсцисс графики ограничены продолжительностью периода серий (*a, б, з—e*) или периода пульсов (*е*). По оси ординат — время с момента включения стимула, *с* (*a—д*). Под каждым графиком представлена модель акустического сигнала: *a* — $T_{п} = 44$ мс, $T_{с} = 418$ мс; *б, д, e* — $T_{п} = 40$ мс, $T_{с} = 360$ мс; *з* — $T_{п} = 36$ мс, $T_{с} = 324$ мс; *в* — $T_{п} = 360$ мс, длительность пульсов — 6 мс. Уровень стимулирующего сигнала — 60 дБ УЗД (*a—д*); *e* — реакция на плавное увеличение амплитуды стимула с 30 до 40 дБ УЗД (заштрихованная область).

процесс синхронизации и десинхронизации ритма полета во время звуковой стимуляции. В данном случае фазовую линию можно разделить на три участка: *АВ* - линейное увеличение T_v , *ВВ* - режим синхронизации (фазовый дрейф в пределах $1/4$ периода) и *ВГ* — десинхронизация. Такая последовательность процессов в перестройке ритма полета наиболее типичная и наблюдалась у всех испытуемых самок. Форма участка *АВ* близка к параболической, это особенно заметно, если достроить вторую, симметричную, часть того же процесса (участок *БД*). После прохождения максимума (точка *В*) значение T_v стабилизируется, остаются только шумоподобные хаотические изменения фазы. Переход от точки *В* к режиму синхронизации не обязателен. На рис. 2, *б* представлен участок фазовой линии, на которой не произошло «захвата» ритма взмахов стимулом. Линейное увеличение T_v продолжалось и после момента, когда этот период был кратен T_c (точка максимума параболы). Обращает на себя внимание тот факт, что T_v (38 мс) на рис. 2, *а* на участке *ВВ* не равен периоду пульсов ($T_p = 44$ мс).

В интервале T_c (418 мс) T_v укладывается 11 раз, а T_p - 9,5 раза. Несовпадение чисел кратности встречалось у всех подопытных самок. Коэффициент K принимал значения от 7 до 11 в зависимости от соотношения величин T_v и T_c . Таким образом, настройка моторного центра происходила на серию как на единое целое. Для проверки этого положения самок стимулировали одиночными импульсами длительностью 6 мс с периодом повторения от 320 до 360 мс. Пример синхронизации моторного центра с последовательностью импульсов представлен на рис. 2, *в*. При коротких стимулирующих сигналах длительность «синхронной» части обычно больше, сам процесс стабильнее, что выражается в уменьшении дисперсии фазы взмахов относительно начала развертки. С увеличением длительности акустического стимула устойчивость синхронизации снижается.

Фазовая линия на участке *ВГ* (рис. 2, *а*), отражающая процесс десинхронизации, имеет характерные изгибы, связанные с неравномерностью изменения текущей фазы. Более сильно это явление выражено на рис. 2, *д*, где на аналогичном участке происходит кратковременный повторный «захват» ритма взмахов акустическим стимулом. Тенденция изменения T_v после десинхронизации может быть разной, даже у одной особи. На рис. 2, *г* синхронизация происходит два раза, причем между первым и вторым участками T_v практически не меняется, а после второго он уменьшается. Неоднократно в опытах десинхронизация заканчивалась самопроизвольным прекращением полета.

Синхронизация ритма может в общем случае происходить неоднократно за время действия стимула (в опытах предъявляли по 256 серий). Обычно первый случай отмечался спустя 1-3 с после начала стимуляции по схеме, соответствующей изображенной на рис. 2, *а*. Однако участок «синхронной» работы крыльев не превышал 6 T_c . Складывается впечатление, что для поддержания работы системы, обеспечивающей синхронную со звуковым стимулом работу крылового аппарата, требуется постоянное подкрепление. Предположим, что самка в полете обнаружила конспецифический сигнал и развернулась в сторону его источника. По мере сокращения расстояния между самкой и поющим самцом амплитуда акустического сигнала будет быстро расти. Возможно, что увеличение уровня сигнала и является фактором поддержки режима синхронизации.

Для проверки этого предположения была проведена специальная серия опытов. Самкам предъявляли модель призывного сигнала и через 20 с плавно за 1,5 с увеличивали амплитуду

на 10 дБ. Начальная установка уровня сигнала составляла 10 дБ УЗД. Увеличение амплитуды от 30 дБ и выше инициировало процесс синхронизации (рис. 2, *e*).

Обращает на себя внимание низкий порог реакции (30-35 дБ УЗД), особенно если учесть, что во время полета самка издает хорошо слышимый звук, возникающий в момент, когда крылья сходятся в крайнем нижнем положении (рис. 3). По форме огибающей этот сигнал

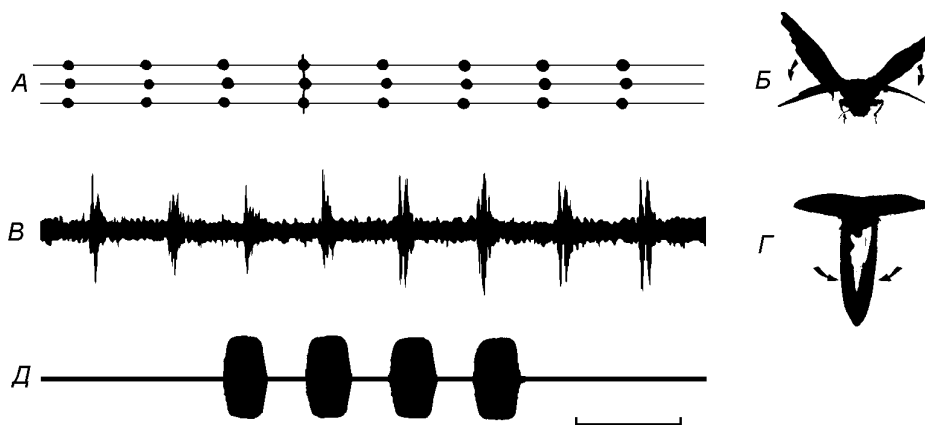


Рис. 3. Взаимное положение во времени сигналов в режиме синхронизации полета. *A* — черные точки — последовательность импульсов «И» (соответствуют началу цикла взмаха), *B* — положение крыльев у летящего сверчка в момент появления импульсов «И» (синхронная фотография), *B* — шумовые всплески, возникающие во время полета при положении крыльев в нижней точке (*T*), *D* — модель акустического стимула: $T_p = 40$ мс, $T_c = 360$ мс, уровень — 40 дБ УЗД. Стрелками указано направление движения крыльев. Отметка времени — 50 мс

представляет собой «пульс», длительностью $\frac{1}{6} - \frac{1}{4} T_v$ с явно выраженным шумовым заполнением. Спектр этого шума практически линеен (± 3 дБ) во всем диапазоне измерений (1 - 70 кГц). Передний фронт огибающей пульса отставлен на $(\frac{1}{4} - \frac{1}{3}) T_v$ относительно импульса «И». Амплитуда шума в непосредственной близости от слухового органа сверчка составляла 45 - 50 дБ УЗД. Возможны случайные флуктуации уровня сигнала во время полета.

Природу этого шума специально не исследовали, можно только сказать с уверенностью, что он возникает не в результате схлопывания крыльев в нижней крайней точке. Во время одного из опытов у самки произошел сбой нормального полета, выразившийся в том, что в течение нескольких десятков секунд она совершала машущие движения только одним крылом. Тем не менее, шумовой сигнал был зарегистрирован в той же фазе взмаха и имел аналогичные параметры. Амплитуда сигнала уменьшилась незначительно (менее 3 дБ). Анализ фотоснимков летящего насекомого, выполненных синхронно с моментом появления шумового акустического сигнала, показал, что крылья могут быть развернуты под разными углами скручивания. Это свидетельствует о том, что шумовой эффект возникает при супинации крыльев. Взаимное положение во времени стимулирующего звука и шумовых пульсов в режиме синхронизации ритма полета позволяет предположить, что самка стремится освободить от шумовой помехи фронт нарастания воспринимаемого стимула (рис. 3).

В специальной серии опытов проводили измерения других возможных искажений акустического поля, связанных с работой крылового аппарата. Источник синусоидального

сигнала частотой 5 кГц располагали под разными углами передней полусферы относительно летящего насекомого. Существенного модулирующего действия крыльев на амплитуду сигнала около тимпанального органа (более 5%) не выявлено.

* * *

Способность к синхронизации с внешним ритмическим стимулом — характерное свойство осцилляторов, и нейромоторная система, обеспечивающая полет сверчка, в этом отношении не исключение. Однако анализ полученного материала заставляет отказаться от упрощенной прямой схемы «вынуждающий стимул — осциллятор». Прежде всего обращает на себя внимание явное тяготение этой системы к ритму более высокого порядка — периоду серий. Такое взаимодействие можно определить как «мультисинхронизацию» (Путилов, 1988). Для простой схемы было бы характерно сродство T_v к T_p ввиду их соразмерности и схожего нейронного механизма генерации ритмов следования пульсов и взмахов соответственно у самцов и самок. Поскольку T_c в большинстве случаев был кратен T_p ($T_c=9T_p$), то в момент прихода следующей серии сбоя не должно было быть. Другими словами, условия для резонанса существовали, но сам резонанс не наблюдался. Стимуляция летящего сверчка непрерывной трелью с периодом следования пульсов 40 мс не дала выраженной картины синхронизации. Отрицательный результат был получен и в том случае, когда T_p искусственно подстраивали к текущему значению T_v . Простой схеме взаимодействия противоречит также рост стабильности синхронизации ритма полета при упрощении и укорочении вынуждающего стимула.

Таким образом, афферентное воздействие на нейронный центр полета осуществляется, по всей видимости, элементами, выделяющими из акустических сигналов ритмическую составляющую, соизмеримую с периодом серий (T_c). Это воздействие может модулироваться в соответствии с определенными критериями. В частности, одним из факторов, усиливающих эффект синхронизации ритма полета, может быть плавный рост амплитуды воспринимаемого сигнала.

Можно предположить, что основная цель механизма, обеспечивающего синхронизацию работы крыльев, — упорядочить взаимное положение во времени шумовой помехи и акустического сигнала. Это облегчает выделение на фоне шума начальной фазы полезного ритмического сигнала, являющейся «точкой временного отсчета», необходимой для последующего анализа серии. Опыты с предъявлением коротких одноимпульсных сигналов, следующих с периодом 360 мс, подтверждают этот вывод: на «синхронном» участке пульс стимула располагался между следующими одна за другой вспышками широкополосного шума.

Более сложная картина складывается при предъявлении звуковых серий, состоящих из четырех пульсов. Поскольку T_v , как правило, не был равен T_p , то могли возникать «конкурентные» процессы, выражающиеся в большей неравномерности фазовой линии. Тем не менее, принцип временного согласования можно обеспечить и в этом случае (рис. 3). Таким образом, становится понятным, как самка способна выделять полезный сигнал при наличии постоянной ритмической шумовой помехи с амплитудой превышения 10 - 20 дБ.

Кроме этого можно предположить, что есть нейронная связь между крыловым моторным и слуховым центрами, необходимая для подавления реакции нейронов на широкополосный сигнал, возникающий в такт с движением крыльев.

Теоретически возможны три основных механизма захвата в режим синхронизации:

- 1 — рефлекторный взмах сразу после появления акустического стимула;
- 2 — задержка очередного взмаха до момента прихода звука;
- 3 — подстройка T_v за счет работы специальной следящей системы.

В первых двух случаях должно происходить соответственно укорочение или удлинение того цикла взмаха, на который приходится по времени начало стимула. Из-за ограниченных возможностей таких изменений устойчивая синхронизация в режиме кратного деления невозможна. Фазовые линии в обоих случаях до и после начала стимула должны резко отличаться по форме. На рис. 2, *a* существенных отличий нет, это указывает на то, что изменения T_v происходят плавно. Для второго случая кроме этого необходимо независимо измерять и запоминать значения T_c . Таким образом, представляется наиболее вероятным наличие следящей системы, обеспечивающей плавную подстройку T_v с последующей стабилизацией фазы взмаха относительно момента появления очередного акустического стимула.

Действием следящей системы можно объяснить природу неравномерности изменения текущей фазы в моменты десинхронизации, особенно явно выраженной на рис. 2, *d*: здесь на участке *ВГ* произошла попытка повторного захвата ритма взмахов вынуждающим стимулом. Хорошо видно, что оба участка имеют один и тот же фазовый сдвиг относительно начала действия стимула. В меньших масштабах аналогичные процессы происходили на участке *ВГ* (рис. 2, *a*). Описываемые явления известны в биоритмологии, они указывают на наличие связи между осциллятором и вынуждающим ритмическим воздействием и после срыва синхронизации (Путилов, 1988). Необходимо также отметить, что для обеспечения синхронной со стимулом работы крылового аппарата обязательна высокая стабильность значения T_v (менее 2% T_v), так как в интервале между сериями критерий, в соответствии с которым происходит «привязка» ритма полета, не действует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биологические ритмы. 1984. Под ред. Ю. Ашоффа. Т. 1. М. Путилов А. А. 1987. Системообразующая функция синхронизации в живой природе. Методологический очерк. Новосибирск. Moiseff A., Pollack G., Hoy R. 1978. Steering responses of flying crickets to sound and ultrasound: mate attraction and predator avoidance // Proc. Natl. Acad. Sci. **152**. 155 - 167. Nolen T. G., Hoy R. R. 1986. Phonotaxis in flying crickets. 1. Attraction to the calling song and avoidance of bat-like ultrasound are discrete behaviors // J. Comp. Physiol. **159**. 423 - 439. Pollack G. S., Hoy R. R. 1981. Phonotaxis in flying crickets: neural correlates // J. Insect Physiol. **27**. 41 - 45. Pollack G. S., Plourde N. 1982. Directionality of acoustic orientation in flying crickets // J. Comp. Physiol. **146**. 207 - 215. Robertson R. M. 1987. Interneurons in the flight system of the cricket *Teleogryllus oceanicus* // J. Comp. Physiol. **160**. 431 - 445. Robertson R.M. 1988. Central nervous control of insect flight: a comparative approach // Proc. 18th Int. Congr. Entomol. Vancouver. 4. Sergeyeva M. V., Popov A. V. 1990. Ontogenesis of phonotaxis in female crickets *Cryllus bimaculatus* // Sensory systems and communication in Arthropods. Basel. P. 335 - 340. Wang S., Robertson R.M. 1988. Changes of the hindwing motor pattern associated with phonotactic steering during flight in the cricket *Teleogryllus oceanicus* // J. Comp. Physiol. **164**. 219 - 229. Wang S., Robertson R.M. 1989. Morphological study of flight motor neurons in the cricket // J. Comp. Neurol. **279**. N 2. 272 - 280.

Поступила в редакцию
16.01.92

D. N. Lapshin, R. D. Zhantiev

THE EFFECT OF ACOUSTIC STIMULI ON THE CRICKET FLIGHT SYSTEM

The objective of the present study was to investigate the effect of rhythmic acoustic signals on the female crickets flight system in order to obtain an insight into the mechanisms coordinating exogenous and endogenous rhythms. Flying crickets are able to locate a source of conspecific signals. Stimulation by sounds to imitate natural conspecific signal resulted in spontaneous synchronization between wing strokes and chirp repetition rate.