

УДК 595.786:591.185.5

## ФУНКЦИИ В-КЛЕТКИ ТИМПАНАЛЬНЫХ ОРГАНОВ НОЧНЫХ БАБОЧЕК (LEPIDOPTERA, NOCTUOIDEA)

© 2000 г. Д. Н. Лапшин\*. М. В. Федорова\*\*

\*Институт проблем передачи информации РАН  
101447, Москва, Б. Каретный пер., 19

\*\*Биологический факультет МГУ  
119899, Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию 26.08.99 г.

Исследовали ответы клетки *B* тимпанального органа бабочек надсемейства Noctuoidea на механическую стимуляцию торакса. Регистрацию активности клетки осуществляли от тимпанального нерва вольфрамовым электродом. В условиях острого опыта клетка *B* не реагировала на звуковые стимулы, но механическое надавливание на некоторые точки торакса вызывало либо увеличение средней частоты импульсации этой клетки (у совков *Crino satura*: Noctuidae), либо фазный ответ, приуроченный к фронтам быстрых изменений стимула (у медведиц *Arctia caja*: Arctiidae). На искусственно вызванные щелчки тимбалов медведиц клетка *B* отвечала двумя-тремя спайками с латентным периодом 3-6 мс. Активность наиболее чувствительного слухового рецептора *A*<sub>1</sub> в ответ на такие стимулы была снижена по сравнению с реакциями на внешние звуки. С учетом морфологических особенностей клеток *B* и *A*<sub>1</sub> высказано предположение, что клетка *B* является рецептором собственных щелчков акустически активных ночных бабочек.

*Ключевые слова:* Noctuoidea, совки, тимпанальный орган, *B*-клетка.

### ВВЕДЕНИЕ

Представители надсемейства Noctuoidea - совки (Noctuidae) способны ориентироваться в темноте с помощью эхолокации (Лапшин и др., 1993). Эти бабочки могут излучать в полете короткие ультразвуковые импульсы (Roeder, Treat, 1957; Жантиев и др., 1993) и воспринимать эхо от ближайших предметов (Лапшин, Воронцов, 1998). Слуховые (тимпанальные) органы совков (ТО) расположены на метатораксе и содержат по три рецепторные клетки, *A*<sub>1</sub>, *A*<sub>2</sub> и *B* (Eggers, 1919; Roeder, Treat, 1957).

В импульсном эхолокаторе отсчет времени запаздывания эха производится от момента генерации собственного сигнала. Вместе с тем необходимым условием для реализации такого типа локатора является подавление реакции приемного устройства на собственный сильный зондирующий импульс. Применительно к тимпанальным органам совков это означает, что эхолокационный щелчок, либо его вибрационный компонент, должны вызывать последующую гиперполяризацию рецепторной мембраны клеток *A*<sub>1</sub> и *A*<sub>2</sub>, т.е. обеспечивать их нечувствительность к звуку, на время порядка 200-300 мкс (Лапшин, Федорова, 1996). Следовательно, для регистрации момента эмиссии щелчка необходим специальный неслуховой рецептор. Такой рецептор мог бы обладать следующими свойствами: реагировать на

механическую деформацию кутикулы, но не реагировать на звук; находиться в непосредственной близости от ТО; иметь проекции в ЦНС в зоны обработки слуховой информации.

Этим условиям в наибольшей степени отвечает крупный униполярный нейрон, названный *B*-клеткой (Roeder, Treat, 1957). Тело этого нейрона лежит в области Bügel (склерита в стенке тимпанальной полости) (рис. 1) в непосредственной бли-

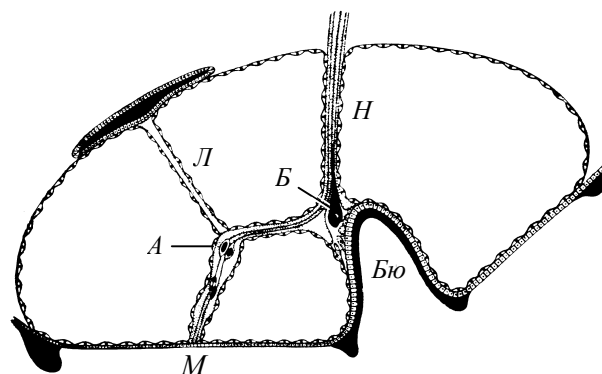


Рис. 1. Схема строения тимпанального органа совки: А - слуховые рецепторы *A*<sub>1</sub> и *A*<sub>2</sub>, Б - *B*-клетка, Л - лигамент, М - тимпанальная мембрана, Бю - бюгель, Н - тимпанальный нерв (Treat, Roeder, 1959).

зости от слуховых рецепторов. Клетка **B** механически не связана с тимпанальной мембраной.

Исследование морфологии рецепторов ТО показало (Surlykke, Miller, 1982), что в птеро- и проторакальном ганглиях аксоны **B**-клетки и наиболее чувствительного слухового рецептора  $A_1$  распространяются краниально практически параллельно друг другу и образуют очень сходные ветвления (рис. 2), что указывает на участие **B**-клетки в процессе обработки акустической информации в центральной нервной системе.

По данным Трита и Редера, нейрон **B** не реагирует на звук, но на динамику его импульсации влияет изменение механического напряжения кутикулы около ТО (Roeder, Treat, 1957; Treat, Roeder, 1959). Авторы высказали предположение, что эта клетка выполняет функцию проприоцептора задних крыльев. Однако Лехтенберг (Lechtenberg, 1971) не обнаружил изменений в частоте импульсации клетки **B**, связанных с движением крыльев совок, находившихся в закрепленном полете. Им же было показано, что акустическая стимуляция при определенных условиях вызывает тоническое уменьшение средней частоты импульсации клетки **B**. По предположению Лехтенберга, взаимодействие между слуховыми рецепторами и клеткой **B** осуществляется в самом органе слуха. Возможно, эти противоречия могут быть объяснены различиями в методических подходах на разных этапах исследований.

До сих пор функциональное назначение **B**-клетки не выяснено, несмотря на то, что ее спонтанная активность была зарегистрирована при первых же электрофизиологических исследованиях тимпанального нерва (Haskell, Belton, 1956). Частота разрядов клетки **B** может меняться от 1 до  $300\text{ с}^{-1}$  (Roeder, Treat, 1957; Lechtenberg, 1971), но обычно составляет  $10\text{--}20\text{ с}^{-1}$ . Активность нейрона не зависит от видовой принадлежности бабочки, не изменяется в течение суток и не коррелирует с активностью аналогичной клетки из контралатерального ТО (Treat, 1959; Treat, Roeder, 1959).

Совки и медведицы являются акустически активными насекомыми, но механизм генерации щелчков у совок до сих пор еще точно не определен. У медведиц акустический генератор тимпанального типа расположен на метэпистернах (Blest et al., 1963). Осторожно надавливая на поверхность тимбала, можно получить щелчок в момент скачкообразного прогиба кутикулы. До сих пор еще неизвестно, как рецепторы ТО бабочек (клетки  $A_1$ ,  $A_2$  и **B**) реагируют на такой стимул.

Цели данной работы - исследовать реакции клетки **B** тимпанального органа на механическую деформацию склеритов метаторакса у представителей надсемейства Noctuoidea: совок (Noctuidae) и медведиц (Arctiidae), а также на щелчки, генерируемые тимбалами на метэпистернах медведиц.

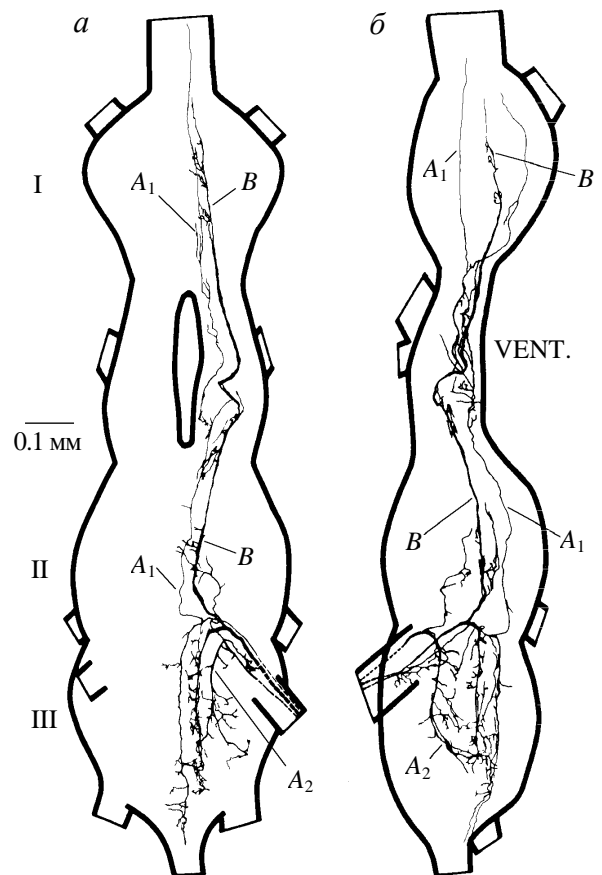


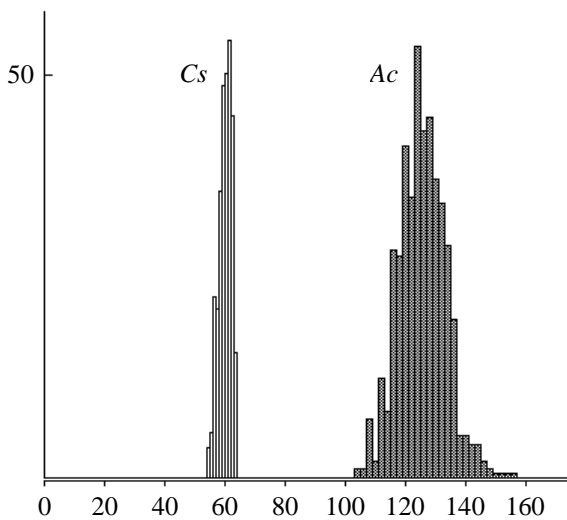
Рис. 2. Вид грудных ганглиев (I, II и III) совки с дорсальной стороны (а) и латерально справа (б).

Показаны центральные ветвления аксонов трех рецепторов тимпанального органа ( $A_1$ ,  $A_2$  и **B**) (Surlykke, Miller, 1982).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В опытах были использованы 15 экземпляров медведиц *Arctia caja* L. (Arctiidae) и четыре совки *Crino satura* Schiff. Бабочки были отловлены на свет ртутно-люминесцентной лампы в окрестностях г. Москвы в 1996-97 гг. Вскрытие торакса бабочек, предварительно наркотизированных хлороформом, проводили с латеральной стороны по методике, описанной Лехтенбергом (Lechtenberg, 1971). Активность нейронов в тимпанальном нерве регистрировали экстраклеточно вольфрамовым крючковидным электродом. Использовали электрофизиологический усилитель переменного тока с нижней и верхней частотами среза, равными 0.3 и 5 кГц соответственно. После усиления ответы записывали на магнитную ленту и в дальнейшем обрабатывали на компьютере.

Для визуализации электрических ответов рецепторов ТО использовали цифровой запоминаю-



**Рис. 3.** Гистограммы межспайковых интервалов клетки **B**.

*Cs* – *C. satura*, 300 интервалов, ширина канала накопления 1 мс; *Ac* – *A. caja*, 400 интервалов, ширина канала накопления 2 мс. По горизонтальной оси – мгновенный период повторения спайков в мс, по вертикальной – количество импульсов в канале накопления.

ший осциллограф HP 51604B (Hewlett Packard), связанный через интерфейс RS232 с компьютером.

При внеклеточной регистрации от тимпанального нерва амплитуда спайков клетки **B** обычно в 2–3 раза больше разрядов слуховых рецепторов (Roeder, Treat, 1957) – это позволило провести аппаратное разделение активности рецепторов с помощью амплитудного дискриминатора.

Эксперименты проводили в лабораторных условиях при температуре  $t = 18\text{--}20^\circ\text{C}$ .

Механическую деформацию локальных участков кутикулы проводили с помощью электромагнитного толкателя под управлением стимулятора ЭСЛ-2. Управляющие сигналы на выходе стимулятора представляли собой либо прямоугольные импульсы длительностью 1 с и периодом следования 2.5 с, либо меандр с частотой 1–5 Гц. Амплитуда поступательного движения тонкого (0.7 мм) штока толкателя составляла в среднем 0.15 мм, длительность механических переходных процессов на фронтах управляющего напряжения была равна 25 мс по уровню 0.9 от установившегося состояния. Механическое воздействие на различные точки торакса проводили с ипсилатеральной стороны по отношению к исследуемому ТО.

При изучении реакций клетки **B** и слуховых рецепторов ТО медведиц на собственный щелчок экспериментатор слегка касался тонкой иглой поверхности тимбала. При надавливании кутикула легко прогибалась со щелчком, имевшим амплитуду 90–110 дБ УЗД в 4–5 см от тела насекомого. Эти акустические импульсы регистрировали микро-

фоном RFT МК301 (1/4") и после преобразования в прямоугольную форму записывали на магнитную ленту параллельно с электрофизиологической информацией. В дальнейшем при анализе активности рецепторов эти короткие прямоугольные сигналы использовали в качестве "точек отсчета" латентного периода реакций.

Для выявления ответов слуховых рецепторов в тимпанальном нерве препараты стимулировали непрерывными сериями коротких акустических щелчков с периодом повторения 40 мс, длительностью каждого щелчка 60 мкс, доминирующей спектральной частотой 46 кГц и пиковой амплитудой 88–92 дБ УЗД на уровне ТО подопытного насекомого. За 0 дБ принято значение 20 мкПа. Источником звука служил конденсаторный излучатель с мембраной из металлополимерной пленки. При калибровке системы акустической стимуляции был использован измерительный комплект RFT 00023 в режиме фиксации пиковой амплитуды акустического давления.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Активность рецепторов ТО совок *C. satura**

Средняя частота спонтанной импульсации клетки **B** у разных экземпляров совок варьировала в пределах  $12.5\text{--}20\text{ с}^{-1}$  (период 50–80 мс). Пример гистограммы межимпульсных интервалов клетки **B** приведен на рис. 3, *Cs*. Спонтанные разряды слухового нейрона  $A_1$  следовали внешне случайным образом со средней частотой  $15\text{--}40\text{ с}^{-1}$ .

В этой серии опытов мы исследовали изменения активности рецепторов ТО при периодическом механическом надавливании на поверхность различных склеритов торакса: метэпистерна, метэпимера, коксы, на основание заднего крыла, а также при движении крыла под воздействием толкателя. При стимуляции разных точек торакса характер реакций клетки **B** оказался сходным у всех подопытных насекомых (постстимульные гистограммы на рис. 4, *a, б*): в ответ на надавливание при общем учащении импульсации сначала наблюдалась фазная составляющая (в пределах первых 100–200 мс), а затем тоническая часть. После окончания действия механического стимула в течение ~150 мс происходило снижение частоты разрядов, а затем нейрон **B** возвращался к темпу активности, свойственному ему до стимуляции. Периодическая неравномерность огибающей гистограммы на рис. 4, *б* возникла за счет биений частоты разрядов клетки **B** и частоты канального квантования. Стабильность такой периодичности указывает на синхронизацию разрядов клетки фронтом нарастающего стимула.

Степень выраженности описанных эффектов зависела от места и амплитуды деформации. Наиболее сильное изменение частоты разрядов клет-

ки **B** наблюдалось при толчках в верхнюю часть метэпистерна (рис. 4, *a*), наименьшее – при давлении на коксу.

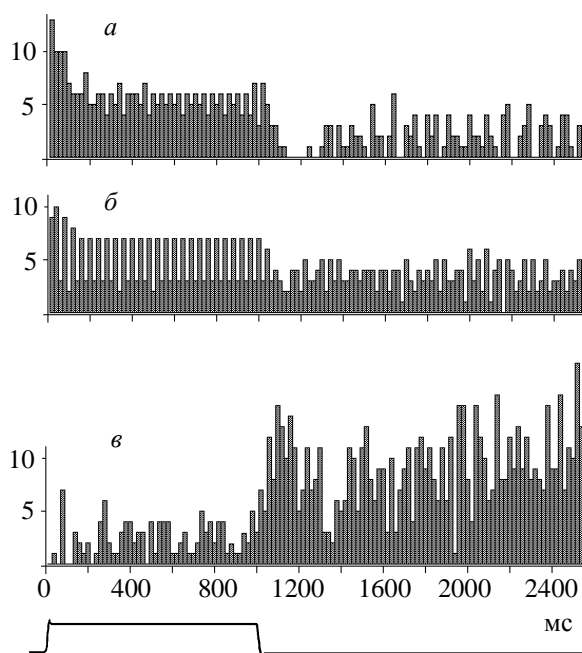
Иначе выглядела динамика импульсации клетки **B** при качании толкателем крыла: наиболее высокая средняя частота разрядов была зарегистрирована на фоне фронтов включения/выключения стимула, причем возрастание частоты импульсации начиналось еще до моментов переключения (рис. 5) (амплитуда поступательного движения штока толкателя в этих опытах была увеличена до 0.3 мм, крыло под его действием отклонялось на ~5°). Период повторения разрядов клетки **B** в спонтанной активности составлял 68 мс, а на фоне стимуляции - 100 мс, т.е. ритм импульсации перестраивался в сторону урежения спайков. После окончания стимуляции нейрон вернулся к темпу, близкому к исходному (период повторения импульсов 75 мс). Активность рецептора не менялась при качании крыла вручную в ритме, примерно соответствующем осциллограмме на рис. 4, но без резких движений при переходе от одного положения к другому.

Стимуляция препаратов акустическими импульсами не вызывала ответных изменений в частоте разрядов клетки **B**.

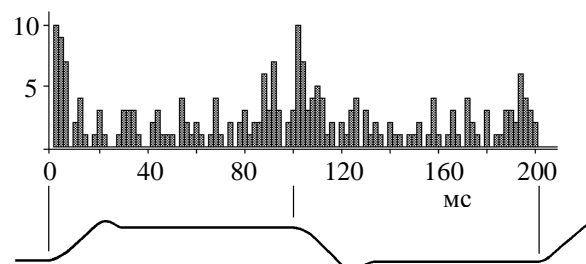
Повышение активности рецептора  $A_1$  в ответ на деформацию торакса проявлялось, как правило, на фоне фронтов изменения стимула в виде кратковременных серий спайков, представленных 3–4 последовательными импульсами (фазный ответ). Только при надавливании на коксу удалось получить тоническое изменение уровня импульсации слухового рецептора: при этом активность на фоне действия стимула была снижена по сравнению с фоновой, особенно в течение первых 200 мс (рис. 4, *в*). Средняя частота импульсации в интервале 200–800 мс составляла  $11\text{ с}^{-1}$ . После выключения стимула нейрон постепенно возвращался к достигнутому уровню активности (средняя частота  $37\text{ с}^{-1}$ ). Изменение уровня спонтанной активности рецептора  $A_1$  при деформации торакса можно объяснить сдвигом его физиологических порогов, что согласуется с результатами Трита и Редера (Treat, Roeder, 1959).

#### Исследование активности В-клетки медведиц *A. saja*

Частота разрядов клетки **B** у исследованных нами экземпляров медведиц составляла 6–12  $\text{с}^{-1}$  (период 82–170 мс). Пример гистограммы межимпульсных интервалов при спонтанной активности приведен на рис. 3, *Ac*. В ответ на ритмичное надавливание толкателем на метэпистерн паттерны разрядов у разных экземпляров отличались весьма существенно. На рис. 6, *a* приведен пример наиболее простого типа реакций - генерация спайков клеткой **B** синхронно с фронтами изменения



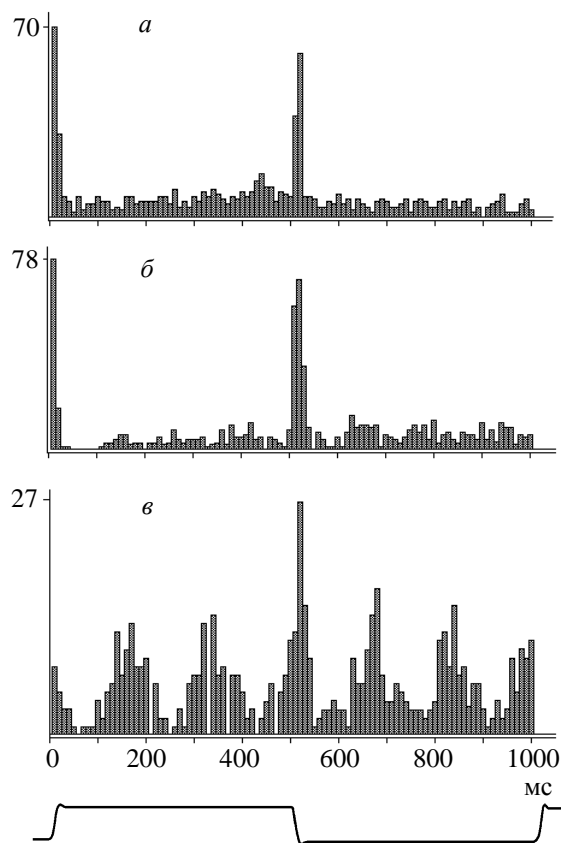
**Рис. 4.** Постстимульные гистограммы ответов рецепторов ТО совки *C. satura* на механические толчки. *a, б* – ответы клетки **B** при надавливании на верхнюю часть метэпистерна и в основании заднего крыла соответственно; *в* – изменение уровня спонтанной активности слухового рецептора  $A_1$  в ответ на надавливание в области коксы. Внизу приведена осциллограмма смещения штока толкателя. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений стимула. По горизонтальной оси - время от начала стимульной точки в мс, по вертикальной оси - количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации 20 мс.



**Рис. 5.** Изменение активности клетки **B** при качании толкателем заднего крыла на угол ~5° вверх относительно фронтальной плоскости бабочки.

В гистограмме просуммированы ответы на 100 предъявлений стимула, осциллограмма которого приведена в нижней части рисунка. По горизонтальной оси - время от начала толчка в мс, по вертикальной оси - количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации 1 мс.

стимула, причем активность возрастала как на включение, так и на выключение механической нагрузки. В распределении спайков клетки **B** у другого экземпляра, кроме фазного ответа, наблюдались признаки синхронизации ритма активности со



**Рис. 6.** Постстимульные гистограммы ответов рецептора **B** трех экземпляров (*a, б, в*) медведиц *A. saja* на механические толчки в верхнюю часть метэпистерна. Каждая гистограмма построена по результатам 100 предъявлений стимула. Внизу приведена осциллограмма смещения штока толкателя. По горизонтальной оси – время от начала стимула в мс, по вертикальной оси – количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации 10 мс.

стимулом (рис. 6, *б*), выраженные в волнообразной огибающей распределения спайков (особенно в последствии (интервал 500–1000 мс).

У двух исследованных экземпляров медведиц на фоне устойчивой ритмической активности клетки **B** реакции на механическую стимуляцию были выражены в форме синхронизации активности нейрона с фронтами включения и выключения стимула (рис. 6, *в*).

#### *Исследование реакций рецепторов ГО*

*на искусственно вызванный тимбальный щелчок*

Данная серия опытов была проведена на семи экземплярах медведиц *A. saja*. Генерация акустического щелчка при надавливании на тимбал сопровождалась пачкой разрядов в тимпанальном нерве. Одиночные спайки наибольшей амплитуды или группы таких спайков (активность клетки **B**) ре-

гистрировались спустя 3–6 мс после генерации щелчка (рис. 7). Наряду с высокоамплитудными импульсами в нерве были зарегистрированы также спайки меньшей амплитуды. Для выяснения их принадлежности к определенному рецепторному типу препараты стимулировали ультразвуковыми щелчками. Рецептор, активность которого в нерве была представлена спайками средней амплитуды (примерно в 2 раза меньшей по сравнению с разрядами клетки **B**), разряжался в ответ на звуковые щелчки двумя последовательными импульсами с латентным периодом и временным рисунком, характерными для слуховой клетки  $A_1$  (Лапшин, Федорова, 1996) и с вероятностью ответа 98% (рис. 8, *а*). Высоко- и низкоамплитудные нейроны на такие звуки не реагировали. Таким образом, можно сделать вывод, что среднеамплитудные спайки представляли активность клетки  $A_1$ , а низкоамплитудные принадлежали слуховому рецептору  $A_2$ , порог которого, как известно, примерно на 20–30 дБ выше по сравнению с  $A_1$  (Suga, 1961; Sogo, Perez, 1983).

Из суммарной нейронной активности того же препарата амплитудным дискриминатором были выделены спайки, имевшие амплитуду, близкую к амплитуде разрядов клетки  $A_1$  (их амплитуда нам теперь известна), и исследован характер их распределения во времени непосредственно после генерации тимбальных щелчков. Пример гистограммы, построенной по пятидесяти таким регистрациям, приведен на рис. 8, *б*. Если считать все импульсы, попавшие в "окно" дискриминатора, ответом рецептора  $A_1$ , то можно сделать вывод, что характер реакций рецептора на внешние звуки (рис. 8, *а*) и на собственные щелчки (рис. 8, *б*) существенно различен по степени выраженности и латентному периоду.

Распределение высокоамплитудных спайков (активность клетки **B**) (рис. 8, *в*) представлено тремя пиками, отстоящими приблизительно на 4, 6 и 8 мс от момента генерации тимбального щелчка. Третий пик выражен на гистограмме, значительно слабее по сравнению с первыми двумя. Такому положению пиков соответствовали повторявшиеся пачки разрядов, содержавшие в среднем по два спайка. Если соотнести две гистограммы, различающиеся по амплитуде накопленных импульсов (рис. 8, *б* и *в*), то на каждой из них можно выявить группы, имеющие сходное положение пиков на временной оси. На рис. 8 эти группы отмечены пунктирными линиями. Повторяемость структурных деталей указывает на то, что в обеих гистограммах представлена активность одного и того же нейрона, но с большой дисперсией амплитуды спайков. Высокую изменчивость амплитуды регистрируемых разрядов можно объяснить суперпозицией электрической активности трех рецепторов при суммарном отведении от тимпанального нерва. Исследование осциллограмм ответов подтвердило, что этот эффект действительно может

## ФУНКЦИИ В-КЛЕТКИ

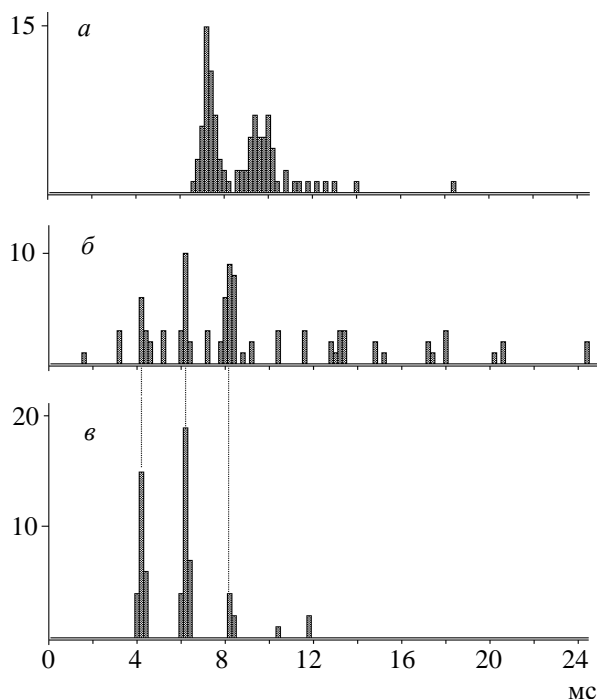


**Рис. 7.** Примеры осциллограмм электрической активности в тимпанальном нерве непосредственно после генерации вызванного щелчка на тимбале медведицы *A. saja*.

Момент акустической эмиссии указан стрелкой. "A<sub>1</sub>" и "A<sub>2</sub>" – спайки рецепторов A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub> соответственно, "B" – спайки рецептора B. Масштаб времени – 5 мс.

существенно влиять на результаты разделения импульсов по амплитуде. Так как появление спайков A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub> не было жестко привязано к моментам генерации щелчков (рис. 7), то влияние активности этих рецепторов на результаты амплитудной сортировки носило случайный характер. Учитывая прежде всего стабильность временных характеристик выделенных групп спайков на гистограммах (рис. 8, а и б), в сумме их можно отнести к активности клетки B.

Анализ осциллограмм также показал, что реакции клетки A<sub>1</sub> в ответ на искусственно вызванные тимбальные щелчки слабее, чем на внешние стимулы, имевшие, к тому же, значительно меньшую амплитуду по сравнению с тимбальными. В ряде случаев реакция на тимбальный щелчок вообще не была выражена. Примером суммарного ответа всех трех рецепторов ТО может служить верхняя осциллограмма рис. 7. Два спайка клетки A<sub>1</sub> в начале нижней осциллограммы не связаны непосредственно со щелчком, так как латентный период их



**Рис. 8.** Постстимульные гистограммы спайковой активности в тимпанальном нерве медведицы *A. saja* (данные получены в ходе одного опыта):

а – накопление ответов слухового рецептора A<sub>1</sub> на ультразвуковые щелчковые стимулы (уровень пикового звукового давления 88 дБ УЗД), б – распределение спайков после вызванных тимбальных щелчков (амплитуда выделенных дискриминатором спайков близка к амплитуде разрядов слухового рецептора A<sub>1</sub>); в – распределение высокоамплитудных спайков (клетки B) в ответ на вызванные щелчки тимбала. Каждая гистограмма построена по результатам 50 предъявлений стимула. По горизонтальной оси – время с момента предъявления стимула в мс, по вертикальной оси – количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации 0.2 мс.

появления слишком мал (латентный период клетки A<sub>1</sub> был равен 7.5 мс (рис. 8, а)). Анализ осциллограмм показал, что активность рецепторов A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>, в том числе и опережающая по времени вызванный тимбальный щелчок, весьма характерна при таком типе стимуляции и являлась, по-видимому, следствием механической деформации кутикулы, непосредственно предшествовавшей моменту акустической эмиссии.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали наши эксперименты, изменения активности клетки B приурочены к фронтам включения/выключения механического стимула. Можно предположить, что рецептор будет также реагировать и на собственные щелчки бабочки, так как их генерация должна сопровождаться высокочастотной вибрацией кутикулы самого насекомого. Проверка этой гипотезы на медведицах дала положительные результаты: спустя 3–6 мс

после эмиссии тимбалом акустического импульса в нерве регистрировался спайк (или несколько спайков) клетки **B** (рис. 7, рис. 8, в).

Полученные в нашей работе фазотонические реакции клетки **B** совок (рис. 4, а, б) подтвердили более ранние результаты Редера и Трита (Roeder, Treat, 1957) и не противоречат выводу этих авторов о возможности сохранения нейроном проприоцептивных функций. Однако у исследованных нами экземпляров медведиц тип реакций **B**-клеток на механические стимулы оказался иным по сравнению с совками - в нем был более выражен фазный компонент (примеры на рис. 6, а, б). По-видимому, полученные данные в своем разнообразии характеризуют степень сохранения свойств позиционного проприоцептора **B**-клеткой у представителей разных таксонов ночных бабочек. Наиболее вероятно, что на современном этапе развития слуховой системы клетка **B** служит для регистрации моментов эмиссии собственных звуков насекомого. Главное противоречие с результатами Лехтенберга (Lechtenberg, 1971) - способность **B**-клетки тормозиться громкими звуками - можно снять, предположив, что характер ответов этого рецептора на неспецифические стимулы существенно зависит от уровня исходной спонтанной активности. Такое предположение подтверждается данными Лехтенберга из упомянутой статьи: торможение клетки **B** звуком хорошо выражено при частоте ее спонтанной активности  $1\text{ с}^{-1}$ , но уже при частоте  $15\text{ с}^{-1}$  и выше какая-либо реакция на звук не наблюдалась. Спонтанная активность при частоте спайков  $17\text{ с}^{-1}$  (период 60 мс) напоминает пейсмекерную (рис. 3) и, по-видимому, отражает другое физиологическое состояние нейрона.

Лехтенберг в своей работе указал, что при низкой частоте генерации спайков клеткой **B** межимпульсные интервалы становятся очень нерегулярными. Это является прямым указанием на то, что рецептор становится восприимчивым к шумоподобным факторам различной природы. Аксоны слуховых рецепторов в ТО проходят в непосредственной близости от тела **B**-клетки (рис. 1). При сильной звуковой стимуляции частота разрядов более чувствительной клетки ( $A_1$ ) может достигать  $400\text{--}1000\text{ с}^{-1}$  (Roeder, Treat, 1957). Следствием высокой активности мембраны слуховых рецепторов неизбежно будет изменение ионного состава межклеточной среды в непосредственной близости от самих слуховых рецепторов и клетки **B**. В свою очередь такие изменения могут привести к сдвигу мембранного потенциала последней. Если этот сдвиг соизмерим с амплитудой шумов, то средняя частота спонтанных разрядов клетки **B** должна существенно измениться. В нейроне с выраженной ритмической активностью и небольшим периодом следования спайков градиент изменения мембранного потенциала в околопороговой области высокий и низкочастотные шумы не могут

оказать существенного влияния на момент генерации очередного потенциала действия.

Возможен еще один вариант действия слуховых рецепторов на клетку **B**. В литературе имеются данные, что у представителей надсемейства Noctuoidea (*Empyrea pugio*: Stenuchidae) при стимуляции ТО громкими звуками наблюдается торможение более чувствительного рецептора  $A_1$  со стороны  $A_2$  (Perez, Coro, 1986) (латеральное торможение). В таком случае клетка  $A_2$  может одновременно тормозить и клетку **B**, подавляя ее спонтанную активность на фоне действия сильных звуковых стимулов. Однако если такое торможение действует, то оно очень слабое и практически не влияет на клетку **B** в режиме ее выраженной ритмической активности.

Кроме представителей надсемейства Noctuoidea способность издавать щелчки обнаружена также у пядениц (Geometridae) (Fedorova, Zhantiev, 1994). Слуховые органы у этих бабочек расположены на первом брюшном сегменте, т.е. не гомологичны ТО совок и медведиц. Однако и у пядениц в каждом ТО также присутствует нечувствительная к звуку **B**-клетка (Roeder, 1974). Таким образом, вполне возможно, что у акустически активных ночных бабочек рецепторы, имеющие общее название "**B**-клетки", выполняют функцию датчиков собственных щелчков.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 96-04-50881).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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., Воронцов Д.Д. Активация эмиссии эхолокационных сигналов совок (Noctuidae, Lepidoptera) в ответ на ретрансляцию эхолокационных стимулов // Доклады РАН. 1998. Т. 362. № 4. С. 567–569.
- Лапшин Д.Н., Федорова М.В. Реакции тимпанальных органов совок (*Amphipyra perflua*: Noctuidae) на импульсные ультразвуковые сигналы // Сенсорные системы. 1996. Т. 10. № 1. С. 5–17.
- Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 9. С. 93–105.
- Blest A.D., Collett T.S., Pye J.D. The generation of ultrasonic signals by a New World Arctiid moths // Proc. Roy. Soc. London. 1963. Ser. B158. P. 196–207.
- Coro F., Perez M. Peripheral interaction in the tympanic organ of a moth // Naturwissenschaften. 1983. V. 70. P. 99–100.
- Eggers F. Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera, Heterocera // Zool. Jb. (Anat.). 1919. V. 41. P. 273–376.
- Fedorova M.V., Zhantiev R.D. Emission of ultrasonic clicks in some families of moths // 9th International Meeting on Insect Sound and Vibration. Austria. Seggau, 1994. P. 27.

- Haskell P.T., Belton P. Electrical responses in certain lepidopterous tympanic organs // *Nature*. 1956. V. 177. P. 139–140.
- Lechtenberg R. Acoustic response of the B-cell in noctuid moths // *J. Insect. Physiol.* 1971. V. 17. P. 2395–2408.
- Perez M., Coro F. Effect of picrotoxin on the tympanic organ of a noctuid moth // *Naturwissenschaften*. 1986. V. 73. № 8. P. 501–502.
- Roeder K.D. Responses of the less sensitive acoustic sense cells in the tympanic organs of some noctuid and geometrid moths // *J. Insect. Physiol.* 1974. V. 20. P. 55–66.
- Roeder K.D., Treat A.E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // *J. Exp. Zool.* 1957. V. 134. P. 127–158.
- Suga N. Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths // *Jpn. J. Physiol.* 1961. V. 2. P. 666–677.
- Surlykke A., Miller L.A. Central branchings of three sensory axons from a moth ear (*Agrotis segetum*, Noctuidae) // *J. Insect. Physiol.* 1982. V. 28. № 4. P. 357–364.
- Treat A.E. The metathoracic musculature of *Crymodes devastator* (Brace) (Noctuidae) with special reference to the tympanic organ // *Studies in invertebrate morphology / Smithsonian Miscellaneous Collections*. 1959. V. 137. P. 365–377.
- Treat A.E., Roeder K.D. A nervous element of unknown function in the tympanic organs of moths // *J. Insect. Physiol.* 1959. V. 3. № 2. P. 262–270.

## The Functions of the B-Cell in the Tympanic Organs of Nocturnal Moths (Lepidoptera: Noctuoidea)

D. N. Lapshin\*, M. V. Fyodorova\*\*

*\*Institute for Information Transmission Problems, B. Karetny per. 19, GSP-4 Moscow, 101447*

*\*\*Moscow State University, Faculty of Biology, 119899 Vorob'evy Gory, Moscow*

The B-cell is a large unipolar neuron that belongs to the receptor complex of tympanal organ of moths from superfamily Noctuoidea. The responses of this neuron to the mechanical stimulation of thorax were investigated. Registration of its electrical activity was carried out from tympanal nerve using tungsten electrode. In conditions of acute experiments the B-cell did not react to the acoustic stimuli, but mechanical pushing of some points of thorax caused either increase of average spiking frequency of this neuron (in moths *Crino satura*: Noctuidae) or phasic response timed to fronts of fast changes of stimulus (in *Arctia caja*: Arctiidae). Artificially evoked tymbal clicks of arctiids caused 2-3 spikes of the B-cell with latency of 3-6 ms. The responses of the most sensitive acoustical receptor cell A<sub>1</sub> on such stimuli was reduced in comparison with its reactions to external sounds. In view of morphological peculiarities of the cells B and A<sub>1</sub> it is supposed that the B-cell is a receptor of own clicks in acoustically active nocturnal moths.

*Key words:* Noctuoidea, noctuid moth, tympanal organ, B-cell.



