

316

Р. Д. ЖАНТИЕВ

БИОАКУСТИКА НАСЕКОМЫХ



Издательство
Московского университета



R. D. ZHANTIEV

BIOACOUSTICS
OF INSECTS

*DEPARTMENT OF ENTOMOLOGY
MOSCOW STATE UNIVERSITY*

MOSCOW UNIVERSITY PRESS
1981

Р. Д. ЖАНТИЕВ

**БИОАКУСТИКА
НАСЕКОМЫХ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1981

415909

Жантiev P. Д. Биоакустика насекомых. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981, 256 с.

В монографии излагаются результаты исследования акустических систем связи насекомых. Описываются строение и функции звуковых органов, физические характеристики и адаптивные свойства звуковых сигналов. Приводятся новейшие данные о структуре и функциях слуховых органов и механизмах обработки акустической информации в ЦНС насекомых. Большое внимание уделено проблеме распознавания звуковых сигналов и локализации источника звука. Рассматриваются возможности применения звуков для управления поведением насекомых.

Для научных работников, аспирантов и студентов, специализирующихся в области энтомологии, физиологии, биофизики и бионики.

Библ. 445 назв. Ил. 88. Табл. 12. Прил. 6 табл.

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. *В. Д. Ильичев*,
д-р биол. наук, проф. *Г. А. Мазохин-Поршняков*

Ж $\frac{21008-110}{077(02)-81}$ 147-81 2005000000

© Издательство Московского университета, 1981 г.

РУСТЕМ ДЕВЛЕТОВИЧ ЖАНТИЕВ
БИОАКУСТИКА НАСЕКОМЫХ

Заведующая редакцией *Н. М. Глазкова*
Редактор *Г. М. Полехова*
Мл. редактор *М. Ю. Буянова*
Художник *Б. А. Валит*
Художественный редактор *М. Ф. Евстафьева*
Технический редактор *З. С. Кондрашова*

Тематический план 1981 г. № 147. ИБ № 1040
Сдано в набор 17.03.81. Подписано к печати 14.05.81. Л-97045
Формат 60×90^{1/16}. Бумага тип. № 1. Гарнитура Литературная.
Высокая печать. Усл. печ. л. 16,0. Уч.-изд. л. 18,20. Тираж 1800 экз.
Заказ 65. Цена 3 р. Изд. № 1212 Издательство Московского университета.
103009, Москва ул. Герцена, 5/7. Типография Изд-ва МГУ
Москва, Ленинские горы

Введение

Биоакустика представляет собой одно из новых направлений исследований, развивающихся на стыке биологических и физических наук. Обычно ее определяют как науку об акустической сигнализации и ориентации животных. Оба эти явления играют чрезвычайно важную и многообразную роль в жизнедеятельности большинства животных, поэтому для их изучения применяют широкий спектр акустических, математических и биологических методов. Результаты биоакустических исследований имеют первостепенное значение для решения многих проблем, стоящих перед такими биологическими дисциплинами, как систематика, экология, этология, нейрофизиология и генетика. Некоторые достижения биоакустики используются для бионических разработок и решения прикладных задач, связанных преимущественно с управлением поведением животных, имеющих хозяйственное значение.

Предпосылки для возникновения биоакустики существовали давно, так как исследования в этом направлении велись в течение многих десятилетий, однако официальным началом ее существования принято считать I Биоакустический конгресс, состоявшийся в 1956 г. в США.

Биоакустику насекомых, естественно, можно рассматривать как часть или раздел общей биоакустики. Цели и задачи этого направления во многом определяются спецификой класса насекомых. Оценивая его как объект биоакустических исследований, приходится принимать во внимание три обстоятельства. Во-первых, насекомые не используют звук для активной локации (эхолокации), а гетероспецифическая коммуникация не получила у них значительного развития, поэтому основное внимание исследователей может быть сконцентрировано на изучении внутривидовых систем коммуникации. Во-вторых, эти системы возникают у насекомых многократно и независимо в разных таксонах, отличаются удивительным разнообразием и, вопреки существовавшим до недавнего времени представлениям, чрезвычайно широко распространены. В-третьих, насекомые являются единственной группой наземных беспозвоночных, у которых звуковая сигнализация получила достаточное развитие, а так как ее возникновение относится, по-видимому, к пермскому периоду (Шаров, 1968), можно предполагать, что в процессе длительной эволюции акустические системы связи достигли значительного совершенства.

В целом эта форма коммуникации играет в жизнедеятельности многих насекомых очень большую роль: с ее помощью обеспечивается встреча особей противоположного пола, поддержи-

вается репродуктивная изоляция у близких видов, регулируются внутривидовые и внутрисемейные отношения. Кроме того, некоторые насекомые используют звуки для защиты от врагов и обнаружения добычи.

Все эти обстоятельства определяют актуальность биоакустических исследований и их интенсивное развитие в течение последних десятилетий. Чтобы составить представление о теоретическом и практическом значении таких работ, достаточно перечислить те энтмологические и общебиологические проблемы, при разработке которых биоакустические данные играют значительную, а иногда и решающую роль.

В этой связи необходимо прежде всего отметить, что в процессе акустической сигнализации и ориентации насекомые решают не менее сложные задачи, чем позвоночные животные, но делают это на иной морфофункциональной основе. Поэтому результаты изучения их акустических систем представляют необходимый и интересный материал для сравнительных исследований в области морфологии, физиологии, этологии и экологии животных.

Значение и место биоакустики в энтмологии определяются главным образом тем, что звуковая сигнализация непосредственно связана с размножением и внутривидовыми отношениями насекомых. Этим объясняется возрастающий интерес к акустическим работам со стороны экологов и этологов. В настоящее время становится все более очевидным, что важнейшие закономерности распределения насекомых в биотопах, регуляция плотности популяций, динамика численности, миграции и т. п. не могут изучаться без учета звуковых систем связи. Знание «языка», с помощью которого общаются при контактах или на значительном удалении друг от друга многие насекомые, позволяет по-новому подойти к изучению их поведения во время размножения, при конкурентных отношениях, установлении ранга (ранжировании), защите от хищников, ориентации в пространстве и других этологических проблем.

Не меньшее значение биоакустика животных имеет для изучения механизмов видообразования, особенно у форм, для которых звуковые сигналы служат основным изолирующим фактором. Видоспецифичность и стабильность звуковых сигналов позволяет использовать их в качестве надежных таксономических признаков, необходимых для решения таких сложных задач, как различение видов-двойников, установление видового статуса, определение степени сходства близких таксонов и т. п. Благодаря этим достоинствам некоторые характеристики звуков прочно вошли в практику систематиков, занимающихся изучением насекомых, обладающих развитыми системами сигнализации (прямокрылые, цикады и др.).

Обширная область биоакустики насекомых, связанная с изучением процессов приема и обработки акустической информации, по существу является разделом физиологии сенсорных систем.

Поэтому изучение слуховых анализаторов насекомых содействует раскрытию механизмов, обеспечивающих распознавание конспецифических сигналов и ориентацию по отношению к источнику звука, вносит много нового в представления о ритмических процессах в ЦНС, интегративных функциях некоторых отделов мозга, взаимодействиях различных анализаторов и др.

Исследование акустических систем связи насекомых имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Знание принципов организации этих систем позволяет, с одной стороны, использовать вскрытые закономерности для разработки и совершенствования технических систем (в первую очередь, акустических, локационных, радиоизмерительных), а с другой — получать информацию о жизнедеятельности вредных насекомых или активно влиять на их поведение. В результате этих исследований могут быть созданы устройства и приборы для обнаружения, учета численности, диагностики и контроля за физиологическим состоянием вредителей, а также акустические репелленты и аттрактанты.

Описанию различных аспектов организации и функционирования отдельных звеньев акустических систем связи насекомых посвящено очень большое число статей и несколько обзоров (Busnel, 1955 (Ed.); Haskell, 1961; Busnel, 1963 (Ed.); Alexander, 1967; Bennet-Clark, 1975a; Elsner, Huber, 1973; Michelsen, 1974; Michelsen, Nocke, 1974; Elsner, Popov, 1978 и др.). Сколько-нибудь подробное изложение этих материалов не могло быть осуществлено в рамках настоящей книги и не входило в наши задачи. Вместе с тем анализ литературных источников свидетельствует о том, что подавляющее большинство биоакустических работ концентрируется вокруг двух основных проблем — распознавания и локализации. Причина повышенного интереса многих исследователей к этим вопросам объясняется тем, что насекомые в процессе акустического общения и ориентации решают по существу две основные задачи: опознают конспецифические коммуникационные сигналы и определяют положение в пространстве источника звука. Поэтому в данной работе мы стремились в первую очередь рассмотреть материалы, которые позволяют максимально приблизиться к пониманию механизмов, обеспечивающих распознавание и локализацию звуковых сигналов. Этим вопросам посвящены II и III разделы. В I разделе описаны основные компоненты акустических систем связи. Материалы по некоторым из них даны в обобщенном виде, но многие аспекты их организации рассматриваются более подробно¹ в последующих главах.

В основу настоящей работы легли результаты 15-летних исследований автора, проводившихся на кафедре энтомологии био-

¹ В данной работе мы почти не касаемся звуковой сигнализации общественных насекомых, так как сводка литературы по этому вопросу представлена в монографии Е. К. Еськова (1979).

логического факультета МГУ. Автор приносит глубокую благодарность за ценные советы и помощь в работе проф. Г. А. Мазохину-Поршнякову, проф. Н. П. Наумову, проф. С. Н. Ржевкину, Н. Н. Дубровину, И. Н. Калинкиной, О. С. Корсуновской, А. Г. Черному и В. С. Чуканову, а также выражает свою признательность А. В. Попову, проф. Ф. Хуберу (F. Huber), проф. К. Кальмрингу (K. Kalmring), д-ру Ю. Райнлендеру (J. Rheinlaender), д-ру Х.-Г. Ребайну (H.-G. Rehbein) и д-ру М. Сэмвейсу (M. J. Samways), любезно предоставившим рисунки из своих работ.

Часть I

АКУСТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ

Согласно определениям, принятым в кибернетике, любая система связи включает источник информации, передатчик, канал связи, приемник (дешифратор) и адресат. Все эти элементы, несомненно, имеются в акустических системах связи насекомых (рис. 1). Источниками информации в этом случае служат находящиеся в ЦНС осцилляторы, генерирующие видоспецифические залпы импульсов; поступающая отсюда информация перекодируется в звуковые посылки с помощью звуковых органов (передатчик) и распространяется далее в воздушной, водной или твердой среде (канал связи). Функции приемников у насекомых выполняют разнообразные слуховые органы, преобразующие звуковые колебания в нервные импульсы, а адресатом являются те отделы ЦНС, которые используют поступающую акустическую информацию для управления определенными поведенческими актами. Важной особенностью акустических коммуникационных систем насекомых следует считать высокий уровень помех в канале связи, заставляющей предполагать наличие в их ЦНС специальных механизмов, обеспечивающих выделение полезного сигнала из шумов, поступающих на вход приемника.

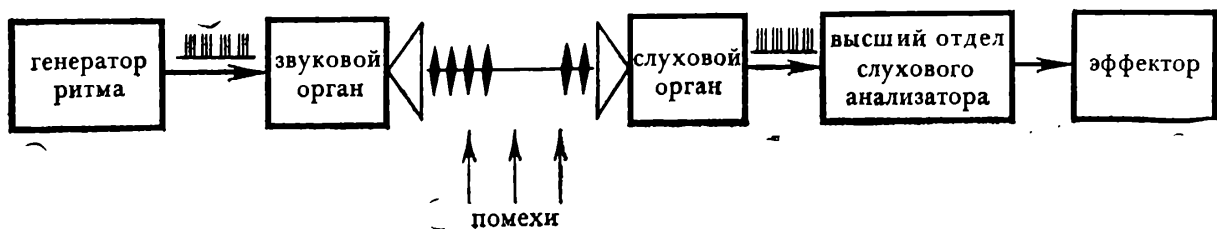


Рис. 1. Схема акустической системы связи у насекомых

Глава 1

МЕХАНИЗМЫ ЗВУКОИЗЛУЧЕНИЯ

Насекомые издают звуки с помощью пяти основных механизмов:

- 1) трением подвижно сочлененных склеритов (фрикционный или стридуляционный);

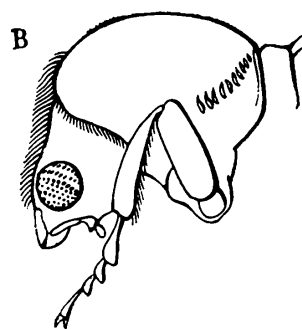
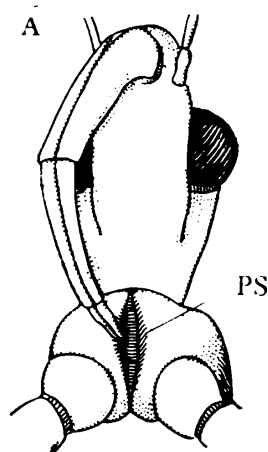
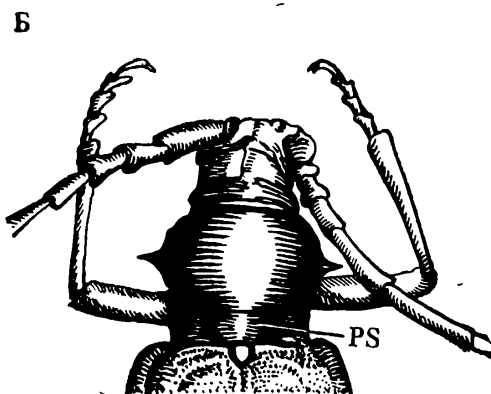
- 2) вибрацией специализированных мембран (тимбальный);
- 3) пропусканием воздуха через отверстия (пневматический);
- 4) ударением различными частями тела по субстрату (ударные механизмы);
- 5) вибрацией крыльев и связанных с ними структур.

Фрикционные механизмы

Звуковые органы фрикционного типа обычно состоят из двух основных частей — острого канта (plectrum) и зазубренной пластинки (pars stridens), расположенных на соприкасающихся, подвижно сочлененных склеритах. В процессе эволюции эти органы возникают у представителей разных отрядов и даже семейств

Рис. 2. Фрикционные звуковые органы:

А — клоп *Coganus subapterus* (по Poisson, 1951); Б — жук-усач *Ergates faber* (по Dumortier, 1963a); В — капюшонник *Phonapate nitidipennis* (по Gahan, 1900)
PS — pars stridens



независимо и неоднократно, поэтому нет ничего удивительного в том, что они занимают разное положение на теле насекомого. По этому признаку могут быть выделены органы приблизительно 25 типов (Dumortier, 1963a).

Примером сравнительно простых фрикционных аппаратов могут служить стридуляционные органы некоторых жуков и клопов. У жуков-усачей (Cerambycidae) на медиальной части среднеспин-

ки имеется покрытая тонкими ребрышками площадка, по которой скользит задний край переднеспинки (рис. 2, Б). Клопы-хищницы (*Reduviidae*) издают звуки с помощью хоботка, трущегося о зазубренный участок переднегруди (рис. 2, А), а некоторые капюшонники (*Bostrychidae*) используют для этой цели бугорки на переднеспинке и небольшие напильнички на вершинах передних бедер (рис. 2, В).

Максимальной сложности звуковые органы фрикционного типа достигают у прямокрылых. У большинства саранчовых (*Acrido-*

А

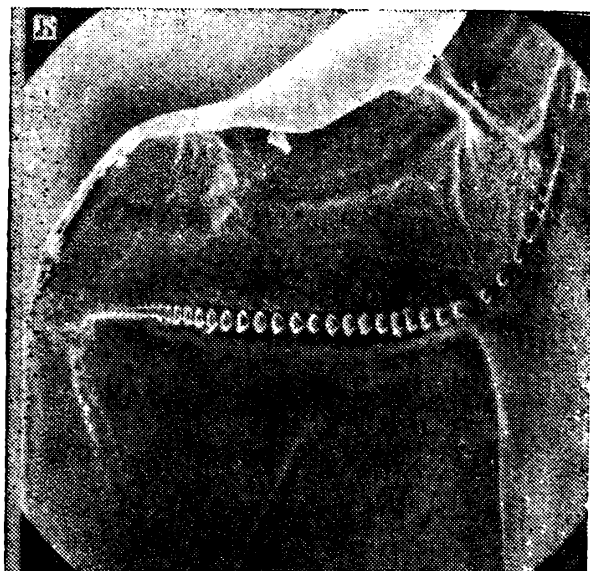
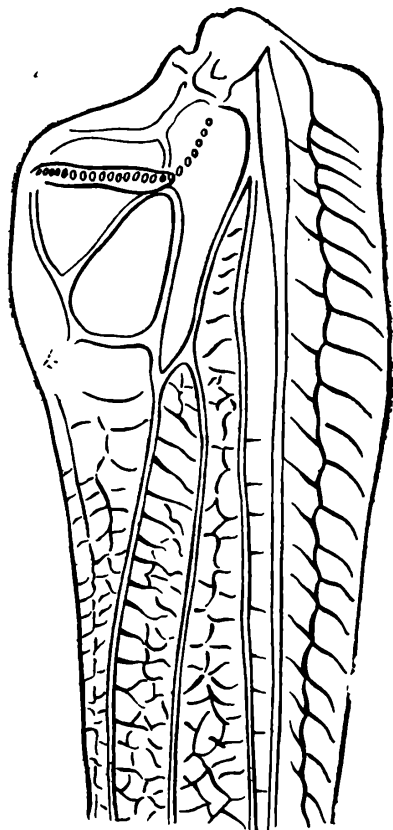


Рис. 3. Звуковой орган кузнечика *Conocephalus discolor*:
А — левое надкрылье (снизу); Б — стридуляционная жилка (*pars stridens*)

dea) на внутренней стороне задних бедер находится продольный ряд бугорков, который соприкасается с одной из жилок надкрылий. Реже наблюдается обратная картина: бугорки располагаются на надкрыльях, а острые канты — на бедрах. Во время стридуляции насекомые поочередно поднимают и опускают задние ноги, в результате чего возникают вибрации надкрылий, излучающих сравнительно громкие звуки с довольно широким спектром. У кузнечиковых (*Tettigonioidae*) на внутренней поверхности левого надкрылья расположена зазубренная жилка, которая во время стридуляции трется о внутренний край правого надкрылья (рис. 3). Аналогичная жилка имеется и на правом надкрылье, но она, как правило, не функционирует. К ней примыкает тонкая мембрана, так называемое «зеркальце», представляющее собой более или менее увеличенную кубитальную ячейку. В случае частичной редукции надкрылий звуковой аппарат обычно полностью сохраняется. У сверчковых (*Crylloidea*), в отличие от кузне-

чиковых, функционирует *pars stridens* на правом надкрылье, а зеркальце расположено в дистальной части надкрылий. У медведок (*Gryllotalpidae*) зеркальце отсутствует.

У подавляющего большинства прямокрылых звуковыми органами обладают только самцы. У самок они либо отсутствуют, либо бывают развиты в значительно меньшей степени, чем у самцов.

При изучении функций фрикционных органов основное внимание уделяется механическим свойствам звукоизлучающих структур, особенностям движения частей тела, на которых они расположены, и работе нервно-мышечного аппарата, приводящего их в движение.

В результате тщательного исследования звуковых органов кузнечиков установлено, что основным источником колебаний служит жесткая рамка, образованная жилками, окружающими «зеркальце». Если частота ударов *plectrum* по зубчикам *pars stridens* соответствует собственной частоте колебаний рамки и прилегающих к ней снаружи участков надкрылий, то эта «резонансная система» излучает более или менее чистые тональные сигналы (кузнечики рода *Homorocoryphus*). Если же такое соответствие не наблюдается (большинство кузнечиков *Tettigoniidae*), то каждый удар зубчика вызывает свободные колебания системы. Обычно они частично или полностью затухают к началу следующего удара (рис. 4, А), поэтому звук распадается на более или менее отчетливые щелчки («нерезонансная система») (Morris, Piper, 1967; Bailey, 1967; 1970; Bailey, Broughton, 1970). К последнему типу относятся и звукоизлучающие системы саранчовых (Elsner, 1974).

У сверчков главной излучающей структурой является так называемая «лировидная часть» надкрылий; ее резонансная частота совпадает с основной частотой призывного сигнала (около 5 кГц) (Noske, 1971). Приблизительно так же функционируют и звуковые органы медведок (Bennet-Clark, 1970) (рис. 4, Б). У большинства длинноусых прямокрылых (*Ensifera*) звуковые посылки возникают при сдвигании надкрылий, но во многих случаях их раздвигание также сопровождается эмиссией звука меньшей амплитуды (рис. 7).

Использование специальных методов регистрации движений надкрылий у кузнечиков и задних ног у саранчовых позволило обнаружить интересные модификации в работе их звуковых органов. Так, например, у некоторых видов кузнечиков смыкание надкрылий происходит в два этапа с закономерно изменяющейся скоростью, причем не каждое смыкание сопровождается эмиссией звука (Walker, Dew, 1972; Walker, 1975a).

У многих саранчовых усложнение ритмической организации сигналов достигается за счет комбинации стридуляционных движений разных типов: поднимания, опускания и быстрых вибраций бедер. При этом парные звуковые органы могут работать

с некоторым фазовым сдвигом или даже по разным программам (Elsner, 1973, 1974; Elsner, Popov, 1978).

Нервно-мышечный аппарат, приводящий в движение фрикционные звуковые органы, хорошо изучен у сверчков, саранчовых и кузнечиков (обзоры: Elsner, Huber, 1973; Huber, 1974b, 1975; Elsner, Popov, 1978).

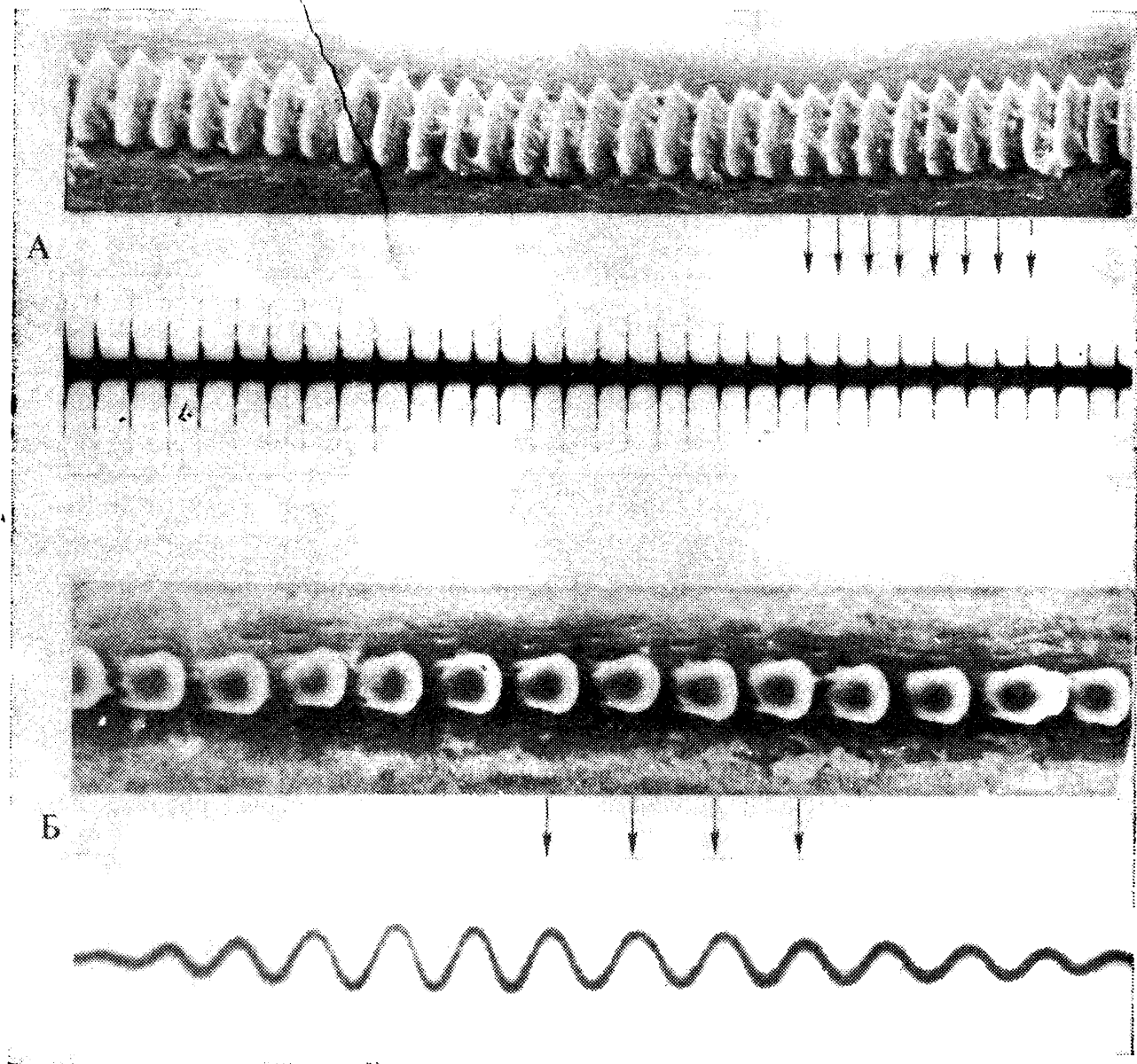


Рис. 4. Стридуляционные жилки и структура пульсов у прямокрылых: А — участок *pars stridens* и осциллограмма пульса кузнечика *Isophya taurica* (нерезонансный тип); Б — то же медведки *Gryllotalpa unispina* (резонансный тип)

Анализ электромиограмм, зарегистрированных во время стридуляции, свидетельствует о том, что нервная система обеспечивает не только четкую координацию работы мышц, приводящих в движение надкрылье или ногу, но и последовательность срабатывания моторных единиц в пределах одной мышцы, а также

фазовые соотношения в движениях парных органов. Так, например, у сверчков при издавании призывного сигнала поочередно сокращаются две группы мышц-антагонистов, сводящих и разводящих надкрылья (рис. 5, А). Причем мышцы в пределах каждой группы (синергисты) срабатывают почти синхронно (Kutsch, 1969). Приблизительно такая же картина наблюдается у быстро стридулирующих саранчовых, но у видов, сравнительно медленно

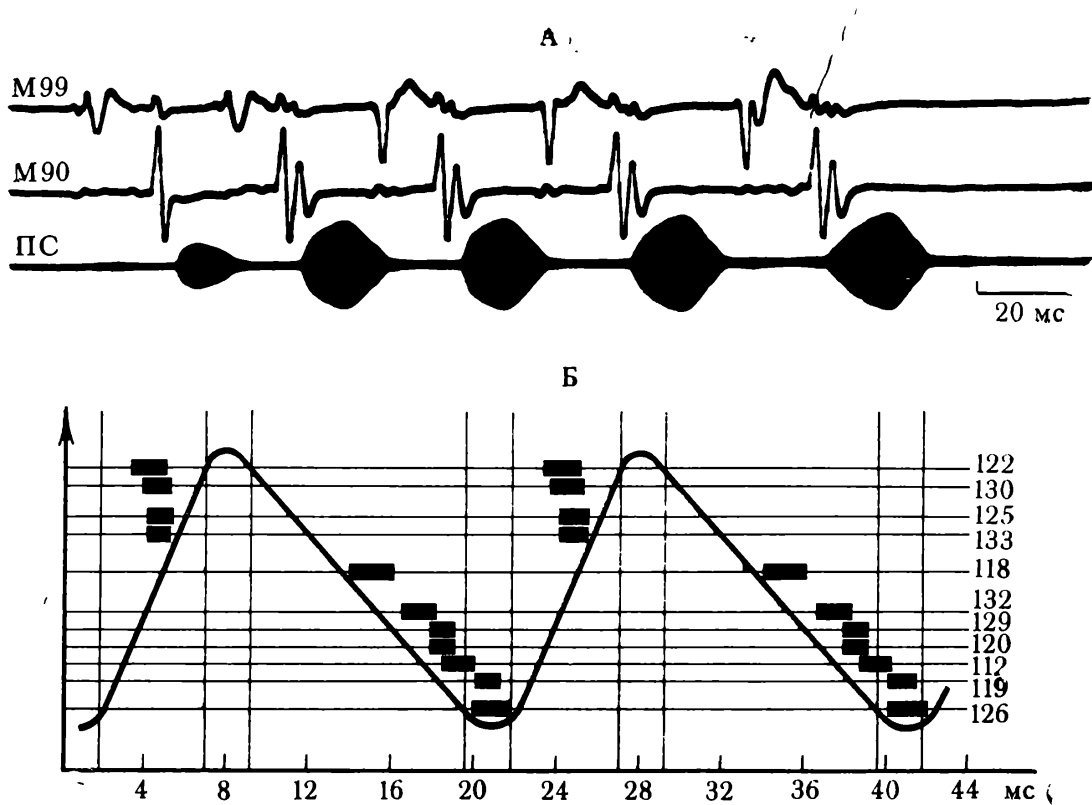


Рис. 5. А — синхронная регистрация призывного сигнала и электромиограмм двух мышц, приводящих в движение надкрылья сверчка *Gryllus campestris* (по Kutsch, 1969):

М 99 — электромиограмма субаларной мышцы (разводящей надкрылья); М 90 — электромиограмма задней тергококсальной мышцы (сводящей надкрылья); ПС — осциллограмма призывного сигнала; Б — последовательность сокращения заднегрудных мышц, опускающих и поднимающих ногу у *Gomphocerippus rufus* во время стридуляции. По вертикали — номера мышц (по Snodgrass, 1929); по горизонтали — время, мс. Кривая отражает два цикла движения ноги (по Elsner, 1968)

поднимающих и опускающих бедра, соответствующие мышцы сокращаются в определенной последовательности (рис. 5, Б) (Elsner, 1968, 1975).

Разнообразные проприоцепторы, по-видимому, не оказывают непосредственного влияния на ритм стридуляции. Сразу после их отключения в сигналах или импульсации мотонейронов не удается обнаружить заметных изменений (Elsner, Huber, 1969; Kutsch, Huber, 1970; Möss, 1971). Однако через несколько дней после такой операции во временной организации сигнала все же проявляются некоторые искажения (Lindberg, Elsner, 1977), поэтому

есть основания думать, что функционирование этих рецепторов необходимо для нормальной работы звуковых органов.

В настоящее время можно считать твердо установленным, что у прямокрылых звуковые центры, в состав которых входят генераторы ритма (осцилляторы), целиком определяющие видоспецифический рисунок сигнала, локализируются в грудных ганглиях. Об этом убедительно свидетельствуют результаты перерезок и электростимуляции коннективов. Так, у сверчков перерезка коннективов между I грудным и подглоточным или между II и III грудными ганглиями не исключает возможности нормальной стридуляции (Huber, 1960; Kutsch, Otto, 1972), а электростимуляция перерезанных шейных коннективов вызывает эмиссию призывных или прекопуляционных звуков, причем ритм раздражения не влияет на временные характеристики этих сигналов (Otto, 1967).

Различные визуальные, ольфакторные или механические стимулы могут оказывать значительное влияние на акустическое поведение насекомых. Координация их звуковой активности с общим поведением в конкретной ситуации осуществляется интегративными центрами надглоточного ганглия. Раздражая электротоком определенные области этого ганглия у закрепленных или свободно двигающихся сверчков, можно получить один из трех внутривидовых сигналов: призывный, агрессивный или прекопуляционный (см. рис. 9). Изменение частоты повторения или амплитуды стимула приводит к замене одного сигнала другим, но не вызывает искажений основных временных параметров каждого из них (Huber, 1960, 1962, 1963; Otto, 1969, 1971). Таким образом, функции надглоточного ганглия сводятся в данном случае к запуску и регуляции продолжительности звучания каждого из трех сигналов, а их стабильные видоспецифические параметры целиком определяются звуковым центром в грудных ганглиях.

Функциональная организация этого центра изучена недостаточно, но результаты внутриклеточной регистрации активности мезоторакальных мотонейронов сверчка дают основание предполагать, что их активность контролируется двумя генераторами ритма — быстрым и медленным. Первый задает ритм элементарных звуковых посылок (пульсов), а второй — определяет длительность и частоту повторения их группировок (серий) (Bentley, 1969 a, b).

Тимбальные механизмы

Тимбальные звуковые органы имеются у многих представителей Homoptera, некоторых Heteroptera и Lepidoptera. Долгое время считалось, что в отряде Homoptera этими органами обладают только самцы крупных цикад семейства Cicadidae, но впоследствии они были обнаружены и у мелких форм, относящихся ко многим другим семействам (Eurimelidae, Cicadellidae, Cercopidae

и др.). Причем оказалось, что у этих насекомых звуки издают не только самцы, но и самки. У цикад тимбальные органы располагаются в I брюшном сегменте. Основу этого органа образует выпуклая мембрана, к которой изнутри прикрепляется мощная тимбальная мышца и небольшая группа вспомогательных тензорных волокон (рис. 6).

Механизм работы такого аппарата сравнительно прост. При сокращении тимбальной мышцы упругая мембрана прогибается

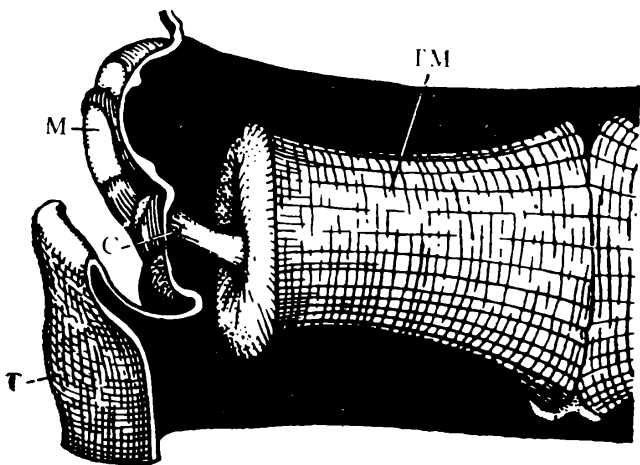


Рис. 6. Тимбальный орган цикады *Quesada gigas* (по Weber, 1930):

М — тимбальная мембрана; ТМ — тимбальная мышца; С — сухожилие; Т — 2-й абдоминальный тергит

внутрь, а при ее расслаблении возвращается в исходное положение. В результате этого генерируются 2 пульса¹, которые усиливаются различными резонирующими структурами и в первую очередь большими воздушными полостями (трахейными мешками), занимающими значительную часть брюшка (Pringle, 1954; Nagiwara, 1956). Тензорные мышцы, по-видимому, регулируют натяжение (и кривизну) мембраны и тем самым оказывают определенное влияние на интенсивность и частоту повторения пульсов (Pringle, 1954; Aidley, 1969; Simmons, Young, 1978).

Цикады, так же как и прямокрылые, могут издавать тональные и шумовые звуки. Основные или доминирующие частоты их сигналов обычно соответствуют резонансной частоте тимбальной мембраны. На ширину спектра излучаемых частот определенное влияние оказывают трахейные мешки, выполняющие (по крайней мере у некоторых видов) роль резонаторов. Для этих насекомых характерна очень высокая частота повторения пульсов (до нескольких сот в секунду; см. рис. 43). Повышение частоты их повторения достигается у разных видов с помощью двух механизмов: а) тимбальные мышцы отвечают на один импульс мотонейрона несколькими сокращениями (миогенный ритм) (Pringle, 1954; Nagiwara et al., 1954); б) обе мышцы отвечают на каждый импульс одним сокращением (нейрогенный ритм), но работают поочередно, в результате чего ритм удваивается (до 800 пульсов в секунду). У многих видов цикад тимбальная мембрана имеет ребристую структуру, поэтому при однократном сокращении мышцы она прогибается в несколько этапов, генерируя серию (до 6)

¹ Терминологию см. на с. 19.

звуковых импульсов, образующих один сложный in-пульс (Mooge, Sawyer, 1966; Reid, 1971; Young, 1972a; Попов, 1975). Каждая тимбальная мышца иннервируется одним мотонейроном. Видоспецифический ритм импульсации этих клеток определяется осцилляторами (пейсмейкерами) звукового центра (Hagiwara, Watanabe, 1956; Свидерский, 1969, 1973; Simmons, 1977).

У клопов-щитников (Pentatomidae) небольшие тимбальные органы располагаются в двух первых сегментах брюшка. Тимбалы чешуекрылых из семейств Arctiidae и Stenuchidae представляют собой несколько модифицированные метэпистерны. При сокращении базальных мышц поверхность этих склеритов волнообразно изгибается, в результате чего излучается серия коротких звуковых импульсов. Их число обычно соответствует количеству поперечных ребрышек на поверхности тимбальной мембраны. Расслабление мышц и выпрямление мембраны сопровождается эмиссией второй серии импульсов. У видов с гладкими тимбалами при однократном сокращении мышцы генерируются только два пульса (Blest et al., 1963; Fenton, Roeder, 1974; Fullard, Fenton, 1977).

Пневматические механизмы

Неоднократно высказывались предположения, что насекомые могут издавать звуки, пропуская воздух через дыхальца. Некоторые исследователи считают, что именно таким способом издают звуки жуки-плавунцы и их личинки, пчелиные матки и двукрылые. Более определенно известно, что такой механизм функционирует у тараканов рода *Gromphadorhina*. Эти насекомые издают шипящие звуки, выпуская воздух из пары специализированных брюшных дыхалец (см. рис. 43) (Dumortier, 1965; Nelson, 1979).

Бражник «мертвая голова» (*Acherontia atropos*) может всасывать воздух через хоботок в глотку, в результате чего возникают вибрации эпифаринкса (см. рис. 43), дающие колебания сравнительно низких частот (5—15 кГц). При выпуске воздуха эпифаринкс приподнимается и создаются условия для генерации высокочастотных звуков (3,5—30 кГц) (Prell, 1920; Busnel, Dumortier, 1959).

У некоторых саранчовых выделение пены из грудных дыхалец сопровождается хорошо слышимым звуком. Аналогичное явление наблюдается и у чешуекрылых (Arctiidae, Zygaenidae) с той лишь разницей, что у них пенные вещества выделяются из специальных желез. Механизм звукоизлучения в этих случаях изучен недостаточно. У жуков-бомбардиров (*Brachinus*, Carabidae) звук возникает в результате «взрыва», образующегося при выбрызгивании из анального отверстия легко испаряющейся жидкости, содержащей азотнокислые соли и окись азота.

Ударные механизмы

Многие насекомые издают звуки, ударяя по субстрату различными частями тела. Особенно успешно этот способ звуковой сигнализации используется насекомыми, живущими в древесине. Так, некоторые жуки-точильщики (Anobiidae), ударяя головой о стенки ходов, издают звуки, напоминающие тиканье часов (так называемые «часы смерти»).

Хорошо известно, что солдаты термитов (Isoptera) оповещают членов семьи об опасности, ударяя (часто синхронно) по стенкам гнезда головой (см. рис. 43). Приблизительно такой же способ сигнализации наблюдается и у некоторых муравьев (*Camponotus*, *Polyrhachis*). Личинки шершней (*Vespa*) царапают ротовым аппаратом стенки ячеек. Многие сеноеды (Psocoptera), веснянки (Plecoptera) (см. рис. 43), вислоккрылки (Megaloptera), скорпионовые мухи (Mecoptera), чешуйчатые сверчки (Mogoplistidae), жуки (Tenebrionidae) издают звуки, постукивая по субстрату кончиком брюшка. При этом некоторые из них для усиления звука специально прикасаются вибрирующим брюшком к сухим листьям и другим резонирующим предметам. Реже для такой сигнализации используются конечности. Известно, например, что некоторые саранчовые (Oedipodinae) стучат по земле задними лапками.

Таблица 1

Распространение различных механизмов звукоизлучения у насекомых

Отряды	Механизмы звукоизлучения				
	фрикционные	тимбальные	пневматические	ударные	крыловой аппарат
Odonata (нимфы)	+				
Blattodea	+		+	+	
Isoptera				+	
Plecoptera				+	
Orthoptera	+		+	+	+
Psocoptera				+	
Hemiptera	+	+			
Heteroptera	+	+			
Thysanoptera	+				
Coleoptera	+		+	+	
Megaloptera				+	
Mecoptera				+	
Trichoptera (личинки)	+				
Lepidoptera	+	+	+		
Hymenoptera	+		+	+	+
Diptera	+		+		+

Механизмы, связанные с работой крылового аппарата

Работа крылового аппарата насекомых почти всегда сопровождается более или менее отчетливым звуком. Его источником могут служить как сами крылья, так и стенки тела, вибрирующие под воздействием крыловых мышц. Некоторые насекомые издают звуки не только во время полета, но и при других видах активности. Особенно интенсивно этот механизм звукоизлучения используется в гнездах общественных перепончатокрылых — пчел, шмелей и ос.

При анализе звуков, возникающих в полете, иногда приходится учитывать возможность работы дополнительных механизмов — фрикционных (*Oedipodinae*) или тимбальных (*Arctiidae*, *Stenuchidae*). Некоторое представление о распространении разных механизмов звукоизлучения у насекомых дает табл. 1.

Глава 2

ФИЗИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

При изучении физических характеристик звуковых сигналов насекомых основное внимание уделяется временным, частотным и амплитудным параметрам. До настоящего времени в биоакустике не существует общепринятой терминологии, поэтому используемые в дальнейшем термины требуют некоторых пояснений (рис. 7).

В большинстве акустических сигналов насекомых можно выделить элементарные звуковые послы — пульсы, возникающие в результате однократного срабатывания фрикционного или тимбального органа (точнее при смещении их подвижных элементов в одном направлении). Иногда в заполнении пульсов различают щелчки — амплитудные всплески, соответствующие удару *plectrum* по единичному зубцу *pars stridens*. У многих кузнечиков звук возникает не только при сдвигании надкрылий, но и при их раздвигании. Образующиеся в этом случае звуковые послы мы называем интерпульсами. Периодически повторяющиеся группы пульсов образуют серии, которые в свою очередь могут объединяться в ритмически повторяющиеся фразы. Сигналы неопределенной длительности, состоящие из непрерывно чередующихся с одним и тем же интервалом пульсов, называют трелями.

Временные параметры. Только звуки, возникающие во время полета насекомых, представляют собой непрерывно длящиеся пе-

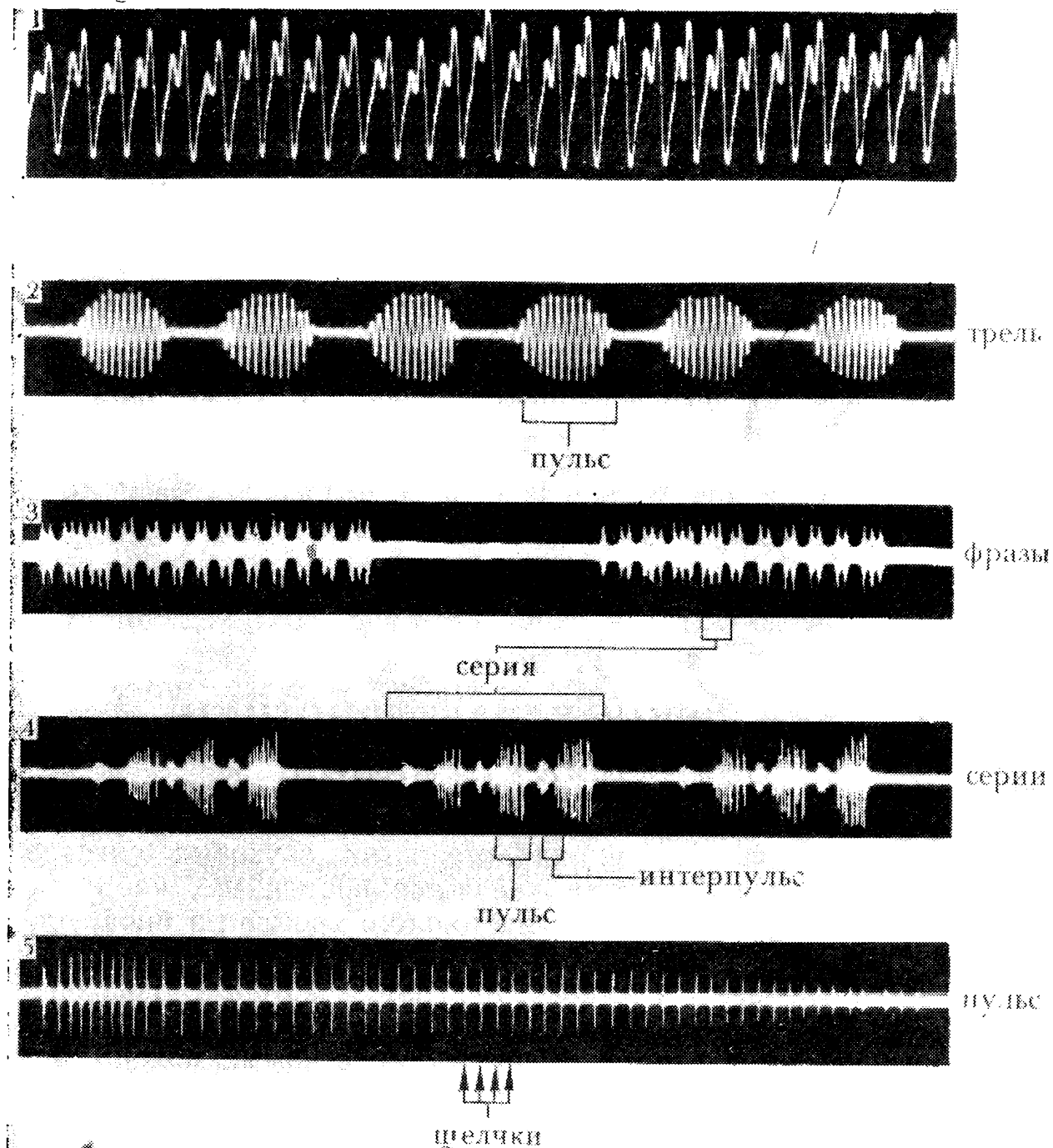


Рис. 7. Основные типы акустических сигналов насекомых:

1 — звук полета самки комара *Aedes diantaeus*, 2 — призывный сигнал медведки *Grylotalpa unispina*, 3 — призывный сигнал кузнечика *Metrioptera bicolor*, 4 — то же при большей скорости развертки, 5 — призывный сигнал кузнечика *Isoptera taurica*

риодические колебания (рис. 7, 1). Во всех других сигналах заметна более или менее отчетливо выраженная амплитудная модуляция. Если ее глубина достигает 100%, то звуки распадаются на отдельные посылки (импульсно-модулированный сигнал) (рис. 8, 9). Для большинства звуковых сигналов насекомых характерны быстрые переходные процессы (так называемый transient) и довольно крутые фронты пульсов, играющие опре-

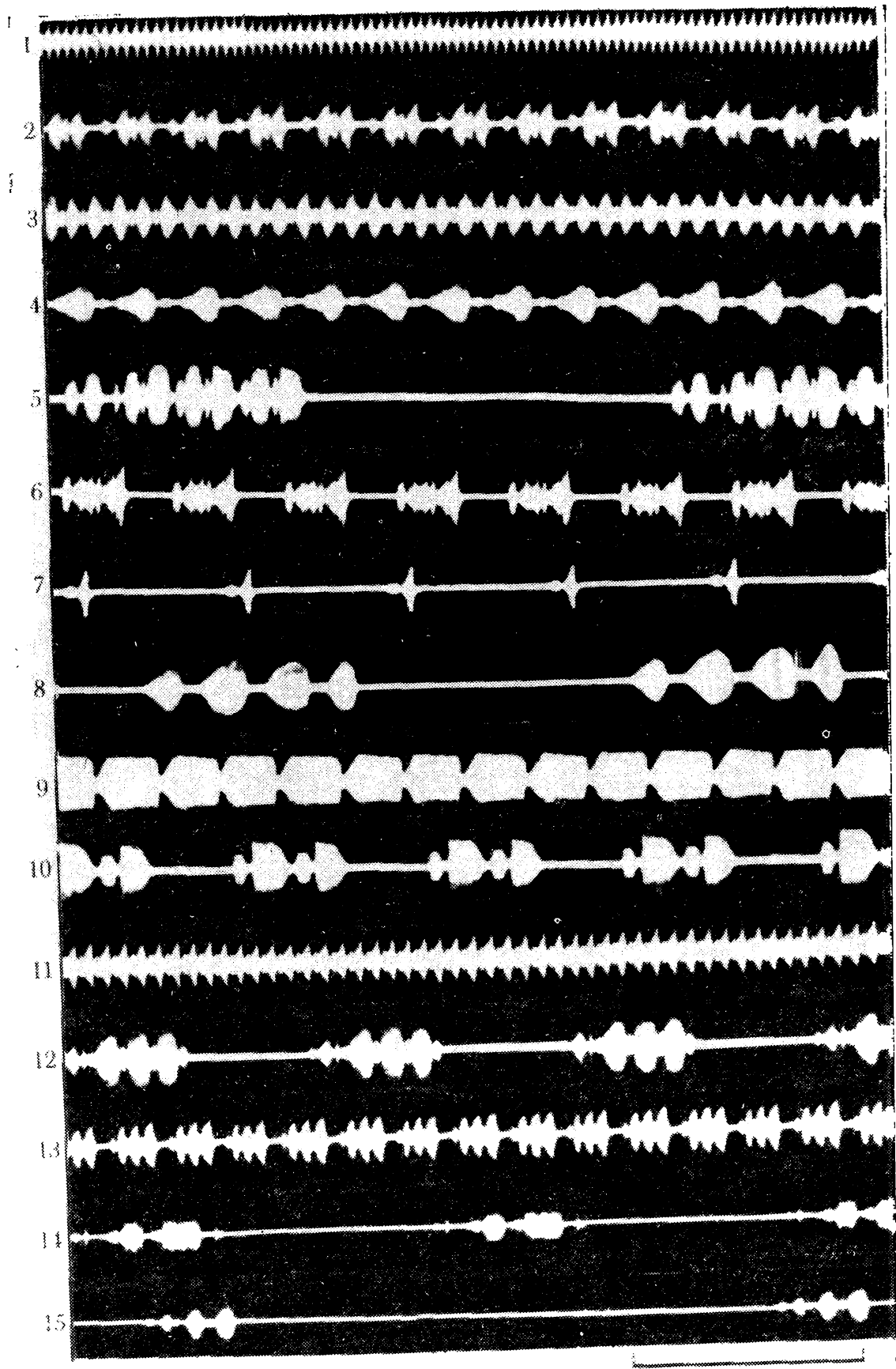


Рис. 8. Осциллограммы призывных сигналов кузнечиков (отметка времени — 250 мс) (по Дубровину, Жантиеву, 1970):
 1 — *Homorocoryphus nitidulus*, 2 — *Tettigonia viridissima*, 3 — *T. cantans*, 4 — *T. ussuriana*, 5 — *Anadrymadusa retowskii*, 6 — *Decticus verrucivorus*, 7 — *D. albifrons*, 8 — *Platycleis intermedia*, 9 — *P. escalerae*, 10 — *Sepiana sepium*, 11 — *Metrioptera roeseli*, 12 — *M. brachyptera*, 13 — *M. bicolor*, 14 — *Pholidoptera pustulipes*, 15 — *Ph. cinerea*

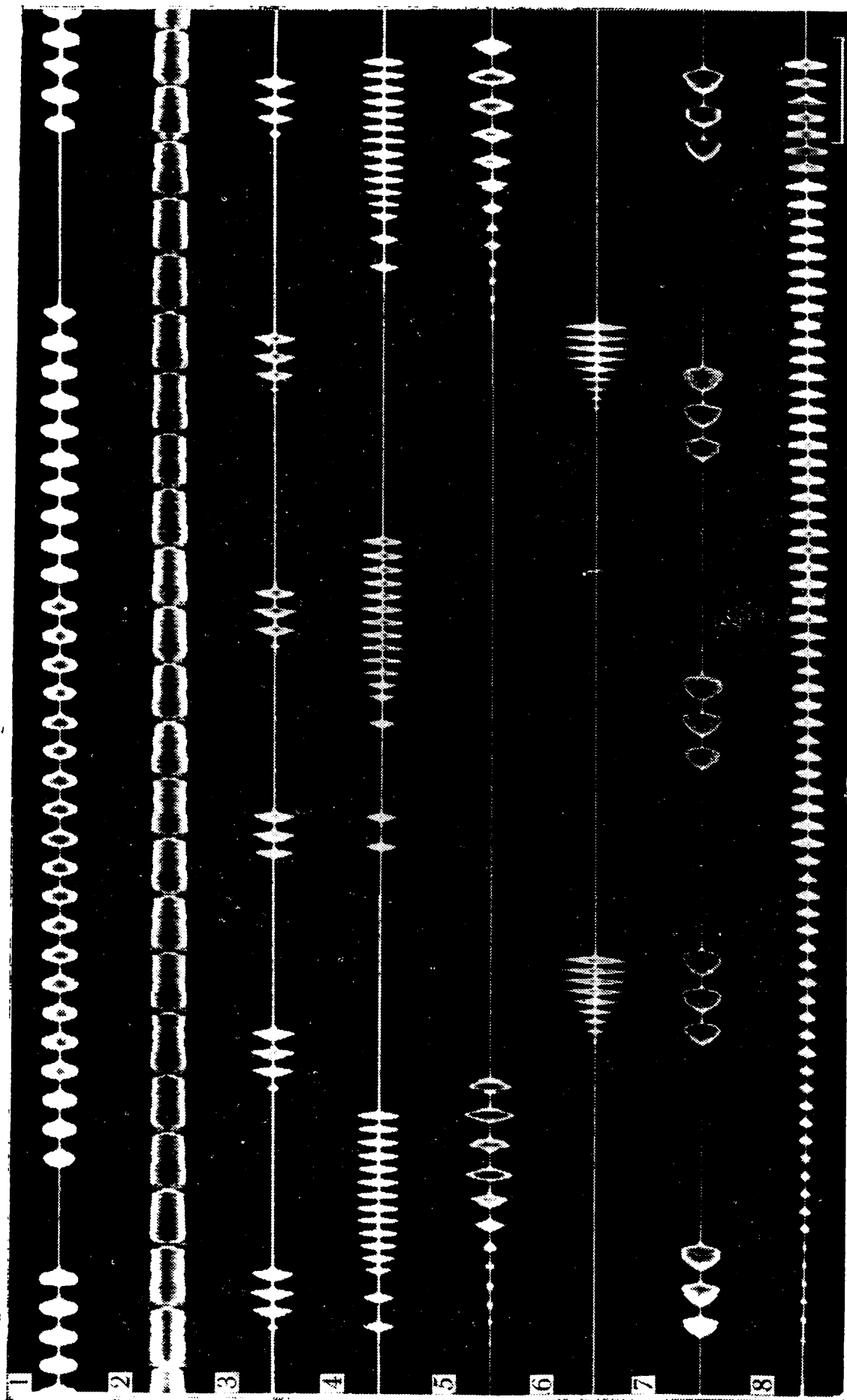


Рис. 9. Осциллограммы призывных сигналов сверчков, одновременно поющих в одном биотопе (отметка времени — 100 мс) (по Жантйеву, Дубровину, 1974):
 1 — *Oecanthus turanicus*, 2 — *Gryllodinus kerkennensis*, 3 — *Tartarogryllus tartarus*, 4 — *T. burdigalensis*, 5 — *Melanogryllus desertus*, 6 — *Modicogryllus pallipalpis*, 7 — *Gryllus bimaculatus*, 8 — *Pteronemobius heydeni*

деленную роль в восприятии и распознавании видоспецифических сигналов.

Длительность пульса колеблется у насекомых от 0,8 мс до 1 с, но в большинстве случаев она составляет 10—30 мс. Сравнительно простые сигналы состоят из трелей или стабильно повторяющихся серий, образованных более или менее стандартными пульсами (рис. 8, 9). Частота повторения пульсов в трелях и сериях лежит в пределах 5—800 в секунду. Серии у изученных видов состоят из 2—70 пульсов. Их длительность колеблется от 15 до 1500 мс. Частота повторения серий варьирует у разных видов от 0,5 до 20 в секунду.

Результаты сравнительного акустического анализа свидетельствуют о том, что в сигналах насекомых можно выделить несколько ритмических уровней. Наиболее простые ритмы I порядка определяются закономерностями повторения пульсов, ритмы II порядка — временной организацией их простейших группировок (серий), а ритмы III и более высоких уровней возникают при закономерном повторении групп серий, т. е. фраз.

Помимо увеличения числа ритмических уровней усложнение сигнала может достигаться и другими способами: 1) закономерным изменением амплитуды пульсов в сериях (возрастанием от начала к концу, чередованием пульсов разной амплитуды и др.) (рис. 9, 4, 6; 10); 2) изменением длительности и частоты повторения пульсов в сериях (рис. 8, 5, 12); 3) чередованием серий и отдельных пульсов или разных серий (см. рис. 10; 44). У большинства прямокрылых при повышении температуры частота повторения пульсов и серий возрастает (обычно линейно), а их длительность сокращается. У некоторых кузнечиков (*Atlanticus*) возрастает также частота повторения щелчков (Walker, 1975b).

Частотные параметры. Все звуки насекомых могут быть разделены на тональные и шумовые. Первые из них представляют собой периодические колебания, дающие линейчатые спектры (рис. 11), вторые — сложные шумоподобные сигналы, для которых характерны сплошные спектры, занимающие более или менее широкую полосу частот (рис. 12).

Тональные звуки возникают при полете многих насекомых. Их основная частота обычно соответствует частоте взмахов крыльев, но кроме того их спектры содержат высокочастотные гармоники (см. рис. 51). Результаты анализа этих звуков у некоторых видов насекомых свидетельствуют о том, что наиболее низкочастотные звуки издают стрекозы, бабочки и некоторые прямокрылые (5—10 Гц). У многих двукрылых и перепончатокрылых основная частота составляет несколько сот герц, а у некоторых мелких двукрылых она превышает 1 кГц (Sotavalta, 1963).

С помощью фрикционных органов тональные сигналы издают почти все сверчковые и некоторые кузнечики (*Homorocoryphus*, *Drepanoxiphus*). Их пульсы имеют почти синусоидальное запол-

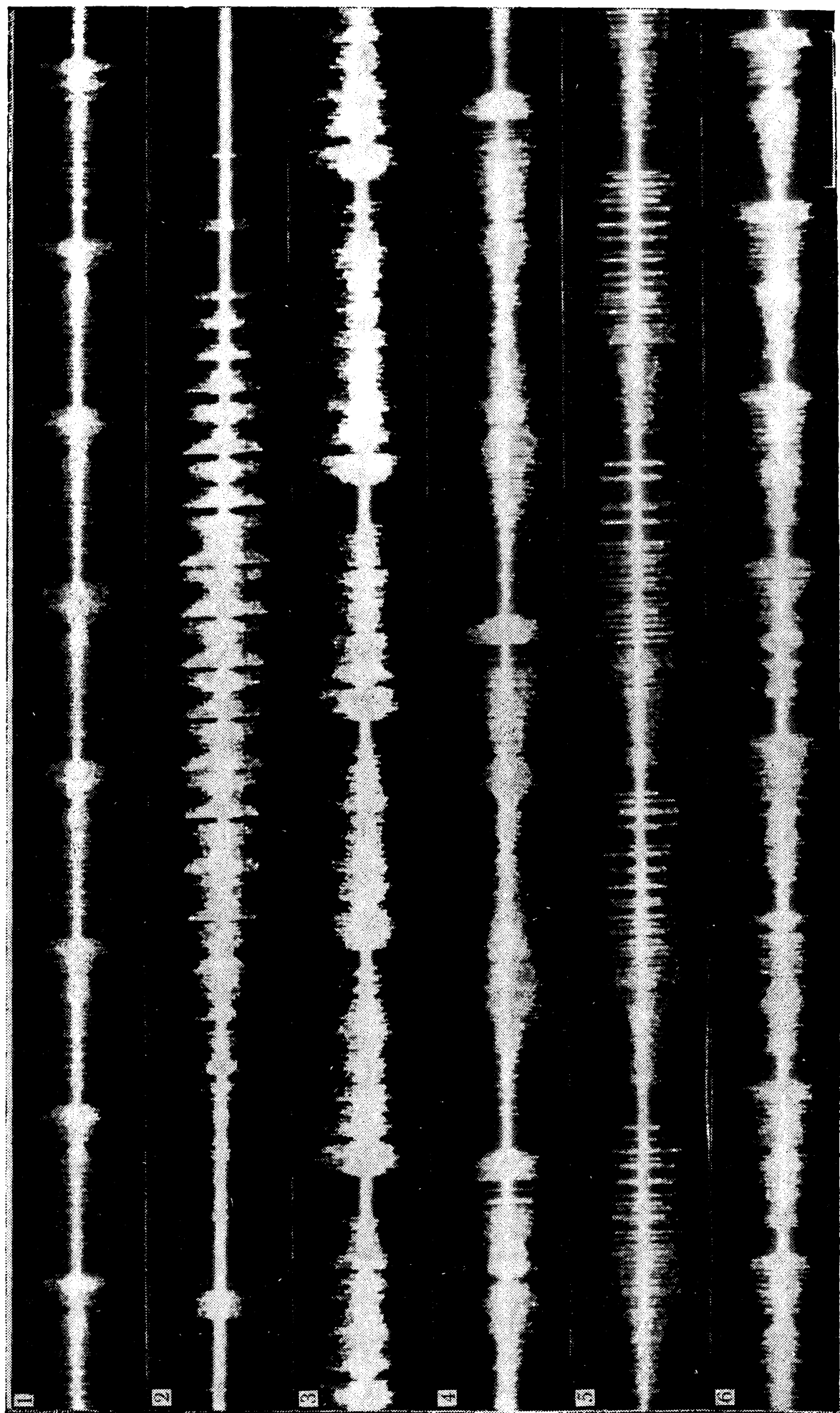


Рис. 10. Осциллограммы призывных сигналов саранчовых (окр. Москвы) (отметка времени — 100 мс):
1 — *Omocestus viridulus*, 2 — *Chorthippus mollis*, 3 — *Ch. biguttulus*, 4 — *Ch. apicarius*, 5 — *Ch. parallelus*, 6 — *Chrysoch-
raon dispar*

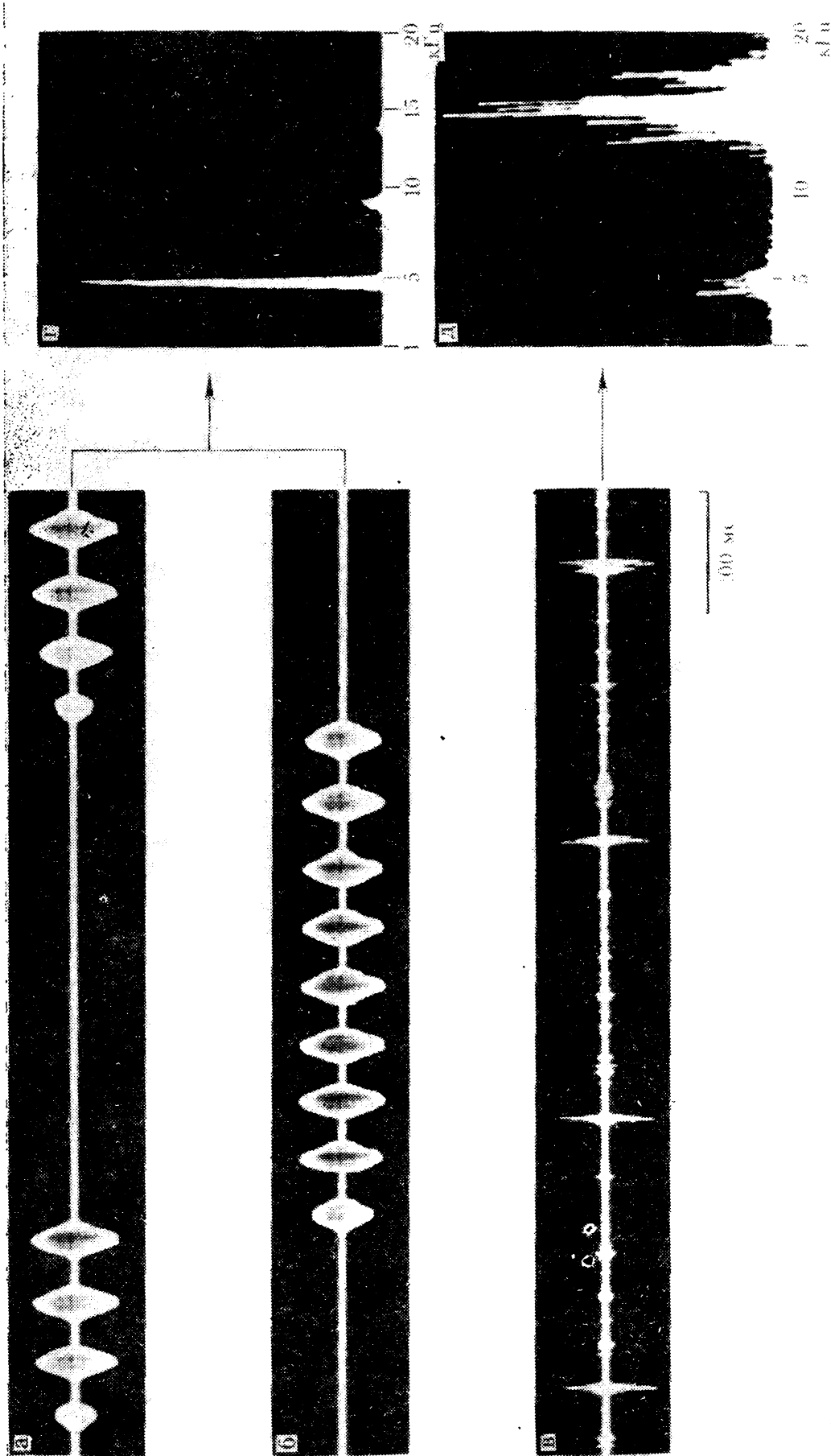


Рис. 11. Осциллограммы и частотные спектры призывного (а, г), прекопуляционного (в, д) и агрессивного (б, е) сигналов сверчка *Gryllus bimaculatus* (отметка времени — 100 мс)

нение. В призывных сигналах сверчков и медведок основная частота лежит в диапазоне 2—8 кГц, а у кузнечиков она смещена в область ультразвука (16—30 кГц).

Шумовые сигналы возникают при работе всех перечисленных ранее механизмов звукоизлучения. Их частотные характеристики чрезвычайно разнообразны и с трудом поддаются классификации

(табл. 2; рис. 12). Сравнение полученных к настоящему времени спектрограмм свидетельствует о том, что полоса излучаемых частот варьирует от нескольких сот герц до десятков килогерц. В некоторых спектрах легко выделяются одна или несколько областей доминирующих частот, в других — амплитуда составляющих бывает приблизительно одинаковой. Относительная величина спектральных компонентов может заметно меняться не только у разных особей одного вида, но и у одного животного при разных условиях (в частности, при разных положениях

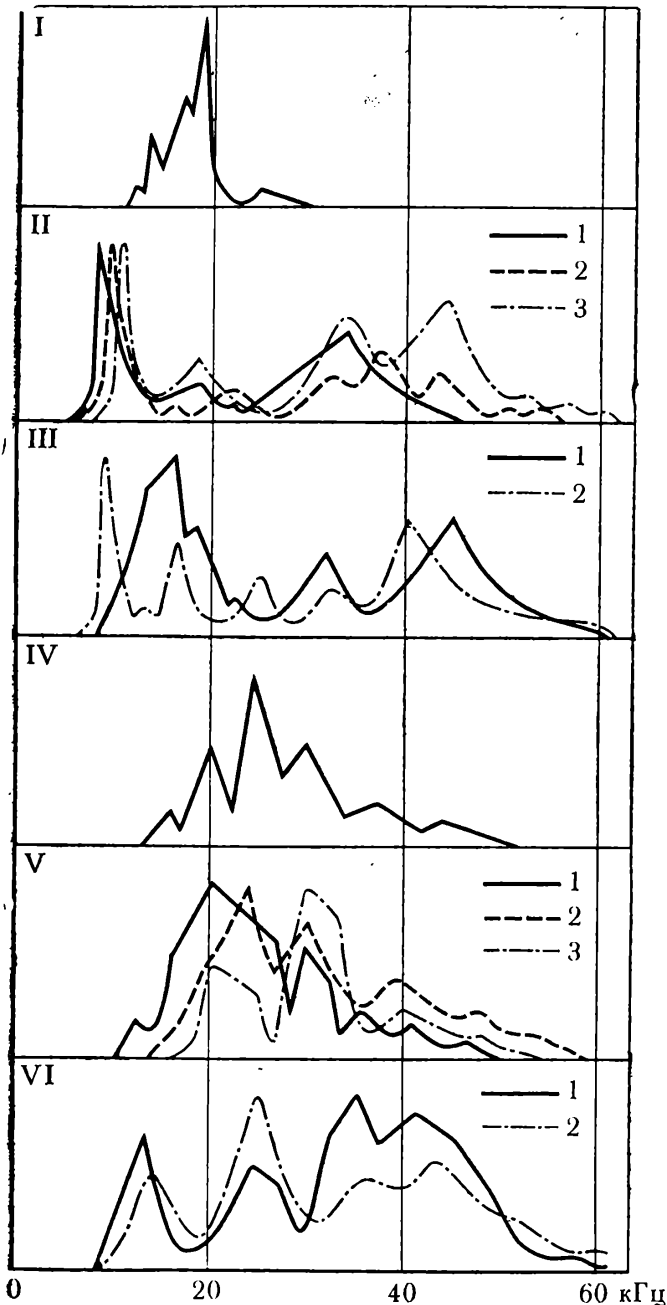


Рис. 12. Спектры акустических сигналов кузнечиков (по Дубровину, Жантиеву, 1970):

I — *Homorocoryphus* (*H. nitidulus*); II — *Tettigonia* (1 — *T. cantans*, 2 — *T. ussuriensis*, 3 — *T. viridissima*); III — *Decticus* (1 — *D. verrucivorus*, 2 — *D. albifrons*); IV — *Platycleis* (*P. intermedia*); V — *Metrioptera* (1 — *M. roeseli*, 2 — *M. bicolor*, 3 — *M. brachyptera*); VI — *Pholidoptera* (1 — *Ph. pustulipes*, 2 — *Ph. cinerea*)

микрофона). Тем не менее уже в первых сравнительных биоакустических работах было отмечено, что сигналы представителей крупных таксономических групп насекомых (до надсемейства включительно) занимают определенные диапазоны частот. В дальнейшем были получены материалы, указывающие на то, что специфическими частотными характеристиками могут обладать не только сигналы видов, относящихся к одному семейству, но и

Частотные характеристики звуков некоторых насекомых *

Таксоны	Доминирующие частоты, кГц	Границы спектра, кГц	Источник
Blattodea			
Blaberidae			
<i>Leucophaea</i>	5—10	2,5—14,4	46
<i>Gromphadorhina</i>	2—20		35
<i>Nauphoeta</i>		—15	29
Orthoptera			
Gryllacridoidea			
Stenopelmatidae (<i>Magrettia</i>)	3,1	—20	6
Tettigonioidae			
Bradyporidae (<i>Ephippiger</i>)		6—88	19, 4
Listrocaelidae (<i>Phlugis</i>)	44—56	32—70	47
Pseudophyllidae (<i>Drepanoxiphus</i>)	22—54	18—28	47
Tettigoniidae			
<i>Barbitistes</i>	25	12—90	23, 4
<i>Isophya</i>	13—25		3
<i>Neoconocephalus</i>		4,5—50	27
<i>Conocephalus</i>	18—66	0—120	47, 4
<i>Homorocoryphus</i>	16—18	10—30	1
<i>Tettigonia</i>	8—10	5—60	1
<i>Decticus</i>	8—15	7—60	1
<i>Platypleis</i>	24	13—50	1
<i>Metrioptera</i>	20—30	10—60	1
<i>Pholidoptera</i>	25—35	10—90	1
Crylloidea **			
Gryllidae			
<i>Gryllus</i>	3,2—5		2, 8, 10, 32
<i>Acheta</i>	3,4—4,9		18, 23, 32, 38
<i>Tartarogryllus</i>	3,7—7		2, 10, 32
<i>Modicogryllus</i>	3,5—8		2, 8, 10, 32
<i>Melanogryllus</i>	4,7—7,2		2, 8, 10
<i>Gryllodinus</i>	3,3—6,7		2, 8, 10
<i>Turanogryllus</i>	5,7—6,7		2, 8
<i>Pteronemobius</i>	5—8		2, 10
Oecanthidae			
<i>Oecanthus</i>	2—3,9		2, 8, 9, 49, 50
<i>Neoxabea</i>	3,3		50
Gryllotalpidae			
<i>Gryllotalpa</i>	1,6; 3,5		5, 16, 18
<i>Scapteriscus</i>	2,6; 3,2		48
<i>Neocurtilla</i>	2		50

* Почти для всех прямокрылых и большинства других насекомых даны характеристики призывных сигналов, издающихся с помощью фрикционных или тимбальных органов.

** Сигналы представителей других таксонов Grylloidea см. Walker, Carlisle, 1975.

Таксоны	Доминирующие частоты, кГц	Границы спектра, кГц	Источник
Acridoidea			
Acrididae			
<i>Locusta</i>	4	3—18	19
<i>Stenobothrus</i>	4	0,4—16	23, 30
<i>Chorthippus</i>	5	0,5—50	23, 30
<i>Omocestus</i>	5	0,3—8	30
Homoptera			
Cicadidae			
<i>Cicada</i>	4—6; 14,5—16	1,8—16	9
<i>Tibicen</i>	4—7; 13—16	0,2—9	9
<i>Tibicina</i>	6—9	5—8	9
<i>Platypleura</i>	5; 7		40
<i>Magiccicada</i>		0,9—6	44
<i>Cicadetta</i>		0,1—18	9
<i>Cicadatra</i>	5; 9—13	1—16	9
<i>Cystosoma</i>	0,8—5		52
<i>Arunta</i>	6		52
<i>Psaltoda</i>	3—5		52
<i>Abrieta</i>		7,5—10	52
<i>Fidicina</i>	4—5; 9—12		11
Cicadellidae			
<i>Oncopsis</i>	5; 9—13	1—16	21
<i>Empoasca</i>	0,5—4		43
Heteroptera			
Cydnidae			
<i>Sehirus</i>		0,1—6	26
<i>Canthophorus</i>	2—6	0,1—11	26
<i>Tritomegas</i>		0,1—12	26
Corixidae			
<i>Sigara</i>	3—5	3—15	24
<i>Callicorixa</i>	3—6	3—15	24
<i>Corixa</i>	1—4	—12	по 39
<i>Cenocorixa</i>	3—5		по 39
Coleoptera			
Carabidae			
<i>Carabus</i>		—70	15
<i>Elaphrus</i>	25—35	—55	14
Hydrophilidae (<i>Tropisternus</i>)			
Silphidae (<i>Necrophorus</i>)			
Scarabaeidae (<i>Geotrupes</i>)			
Cerambycidae (<i>Cerambyx</i>)			
Curculionidae			
<i>Conotrachelus</i>	1—17	4—12	25
<i>Pissodes</i>	3,2—10	—16	28
<i>Hylobius</i>	1,3—2	—14	42

Таксоны	Доминирующие частоты, кГц	Границы спектра, кГц	Источник
Ipidae			
<i>Ips</i>		2—16	51
<i>Hylurgops</i>	1—12	1—18	36
Hymenoptera			
Formicidae			
<i>Atta</i>	20—60		33
<i>Myrmica</i>	0,9; 1,4; 1,7	0,3—5	7
<i>Acromyrmex</i>	2—4	—25; —60	31
<i>Pogonomyrmex</i>	1—8	0,1—25	34
Mutillidae (<i>Dasimutilla</i>)	0,225—0,6		45
Lepidoptera			
Sphingidae (<i>Acherontia</i>)		3,5—20	20
Arctiidae (<i>Melese</i>) ***	45—90	11—160	17
Ctenuchidae (<i>Empyreuma</i>)	35	14—55	22
Agarasidae (<i>Hecatesia</i>)	18; 30		13

*** Данные о других представителях этого семейства см. Fullard, Fenton, 1977.

Таблица составлена по результатам собственных исследований (см. приложение) и литературным источникам: 1. Дубровин, Жантiev, 1970; 2. Жантiev, Дубровин, 1974; 3. Жантiev, Дубровин, 1977; 4. Жантiev, Дубровин, неопubl.; 5. Жантiev, Корсуновская, 1973; 6. Жантiev, Корсуновская, неопubl.; 7. Жантiev, Сулханов, 1977; 8. Попов, 1972; 9. Попов, 1975; 10. Попов и др., 1974; 11. Aidley, 1969; 12. Autrum, 1936; 13. Bailey, 1978; 14. Bauer, 1973; 15. Bauer, 1975; 16. Bennet-Clark, 1970; 17. Blest et al., 1963; 18. Busnel, 1953; 19. Busnel, Chavasse, 1951; 20. Busnel, Dumortier, 1959; 21. Claridge, Howse, 1968; 22. Coro (Kopo), 1979; 23. Dumortier, 1963b; 24. Finke, 1968; 25. Gibson, 1967; 26. Gogala, 1970; 27. Gwynne, 1977; 28. Hartman, Kranzler, 1969; 29. Hartman, Roth, 1967; 30. Haskell, 1957; 31. Kermarrec et al., 1976; 32. Leroy, 1966; 33. Markl, 1968; 34. Markl et al., 1977; 35. Nelson, 1979; 36. Oester et al., 1978; 37. Paul, Walker, 1979; 38. Pierce, 1948; 39. Prager, 1976; 40. Pringle, 1954; 41. Ryker, 1975; 42. Selander, Jansson, 1977; 43. Shaw et al., 1974; 44. Simmons et al., 1971; 45. Spangler, Manley, 1978; 46. Stürmer, 1967; 47. Suga, 1966; 48. Ulagaraj, 1976; 49. Walker, 1957; 50. Walker, Carlisle, 1975; 51. Wilkinson et al., 1967; 52. Young, 1972b.

роду (Дубровин, Жантiev, 1970). Так например, у всех изученных видов рода *Tettigonia* имеется максимум на доминирующих частотах 8—10 кГц и два других максимума на 18—22 и 34—44 кГц. Огибающая их спектров в целом очень специфична, и ее можно легко отличить от огибающих спектров других кузнечиков сем. Tettigoniidae (см. рис. 12).

В последнее время в результате сравнительно-акустических исследований стали обнаруживаться определенные частотные различия и у видов, относящихся к одному роду. Такие различия в основных или доминирующих частотах найдены, например, у медведок из родов *Gryllotalpa* (Bennet-Clark, 1970) и *Scaptisciscus* (Ulagaraj, 1976), сверчков из родов *Teleogryllus* (Leroy, 1965; Hill et al., 1972) и *Cryllodinus* (Жантiev, Дубровин, 1974), а также некоторых кузнечиков (Nickle, 1976; Жантiev, Дубровин, 1977).

Зависимость частоты звука от температуры изучена еще недостаточно. В некоторых случаях повышение температуры приводит к повышению частоты (*Oecanthus*, *Orocharis*, *Cyrtoxipha*) (Walker, 1957, 1969 a, b; Sismondo, 1979), в других — такая закономерность не наблюдается (*Gryllus*) (Busnel in: Dumortier, 1963b).

Интенсивность. Измерение уровня звукового давления сигналов насекомых сопряжено с некоторыми трудностями. Главная из них состоит в том, что существующая акустическая аппаратура не приспособлена для измерения коротких импульсных сигналов. Поэтому применяют два способа измерений. Для сравнительно продолжительных сигналов приводится значение г.м.с., а для импульсных сигналов (особенно с небольшой частотой повторения) дается максимальное значение их амплитуды.

Определить минимальный уровень акустических сигналов насекомых чрезвычайно трудно, так как для этого необходима очень чувствительная аппаратура. Максимальные значения уровня звука, приближающиеся к 110—115 дБ, зарегистрированы у кузнечиков и цикад. Некоторое представление об интенсивности звуков разных групп насекомых дает табл. 3.

Т а б л и ц а 3

Уровень звукового давления акустических сигналов некоторых насекомых

Таксоны	Интенсивность, дБ	Таксоны	Интенсивность, дБ
Blattodea	55—65 (1—15)	Acrididae	70—90 (10)
Orthoptera		Homoptera	
Bradyporidae		Cicadidae	90—100 (10)
Ephippigerinae	90—95 (100)	Heteroptera	
Listrocaelidae	100—110 (8—10)	Corixidae	75—99 (15)
Pseudophyllidae	98—102 (10)	Coleoptera	30—60 (0,5—1)
Tettigoniidae		Hymenoptera	
Phaneropterinae	100—115 (10)	Formicidae	74 (0,5)
Conocephalinae	100—110 (10)	Lepidoptera	
Tettigoniinae	100—115 (10)	Sphingidae	65 (5)
Gryllidae	90 (10)	Ctenuchidae	75 (4)
Oecanthidae	60 (10)	Arctiidae	54—82,5 (2)
Gryllotalpidae	65—69 (15)		

Примечание. Таблица составлена по результатам собственных измерений и литературным источникам (см. табл. 2).
В скобках дано расстояние от микрофона до объекта в см.

Глава 3

СЛУХОВЫЕ ОРГАНЫ

Насекомые воспринимают звуковые колебания с помощью тимпанальных и Джонстоновых органов. В экспериментальных условиях на интенсивные низкочастотные звуки реагируют также

некоторые трихоидные сенсиллы (особенно ветрочувствительные волоски), однако служит ли для них звук адекватным раздражителем и воспринимают ли они его в естественных условиях, остается пока неясным. Поэтому мы вслед за Михельсеном и Нокке (Michelsen, 1974; Michelsen, Nocke, 1974), ограничимся рассмотрением только тех органов, участие которых в восприятии биологически важных сигналов не вызывает сомнений.

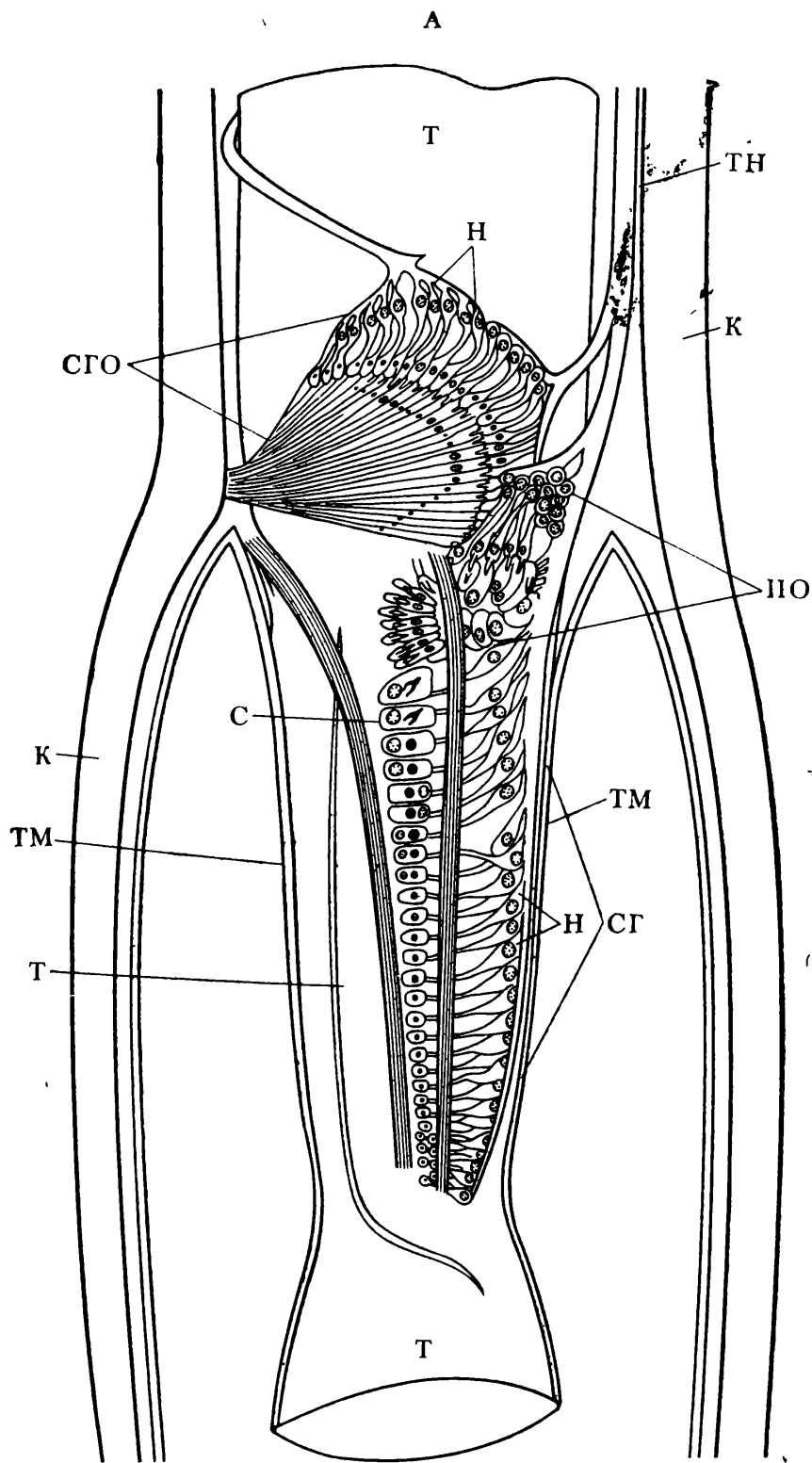
СТРОЕНИЕ СЛУХОВЫХ ОРГАНОВ

Сведения о структуре слуховых органов насекомых можно найти во многих сводках и руководствах (Шванвич, 1949; Haskell, 1961; Dethier, 1972, Schwartzkopff, 1964, 1974b; Michelsen, 1974 и др.), поэтому мы дадим краткие описания преимущественно тех тимпанальных и Джонстоновых органов, которые достаточно хорошо изучены в физиологическом отношении.

Тимпанальные органы имеются у многих прямокрылых, цикад, полужесткокрылых и чешуекрылых. Детали их строения довольно сильно варьируют не только в пределах отрядов, но и семейств, поэтому мы ограничимся рассмотрением наиболее типичных примеров.

У длинноусых прямокрылых (*Ensifera*) тимпанальные органы находятся в голенях передних ног. У некоторых видов они открываются наружу двумя овальными мембранами, у других эти мембраны прикрыты складками кутикулы так, что снаружи заметны только две или одна узкие щели. У кузнечиков полость между барабанными перепонками выполнена двумя отростками ножной трахеи (рис. 13). На дорсальной стороне одного из них расположено несколько групп хордотональных сенсилл. Проксимальная группа представляет собой субгенуальный орган. Она состоит из множества длинных сенсилл, расположенных веерообразно; их шапочковые клетки сходятся в одной точке и прикрепляются к стенке голени. Промежуточный орган образован немногими сенсиллами, натянутыми между кутикулой и трахеей. Слуховой гребень состоит из субинтегументных сенсилл (их шапочковые клетки не прикреплены к кутикуле), которые располагаются в один ряд и постепенно уменьшаются в размерах к дистальному концу голени.

В отличие от кузнечиков и сверчков, у саранчовых, чешуекрылых, цикад и полужесткокрылых тимпанальные органы находятся в груди или первом членике брюшка. Примером слуховых органов такого типа могут служить тимпанальные органы бабочек из семейства совок (*Noctuidae*). В сочленовой мембране между грудью и брюшком у них имеются два очень глубоких вдавления (рис. 14, Б). Их передние стенки образованы тимпанальными мембранами. К центру мембраны изнутри подходит тонкий нерв, который заканчивается двумя хордотональными сенсиллами. Приблизительно так же устроены тимпанальные органы са-



ранчовых и цикад, но там число хордотональных сенсилл достигает нескольких десятков и даже сотен. У саранчи эти рецепторы (60—80 сенсилл) прикрепляются к небольшим утолщениям или выпячиваниям мембраны (см. рис. 28, А), а у цикад около 1500 сенсилл заключено в общую капсулу, в которую входит утолщенный отросток тимпанальной мембраны (рис. 14, А).

У некоторых чешуекрылых (*Nymphalidae*, *Satyridae*) и сетчатокрылых сравнительно простые тимпанальные органы располо-

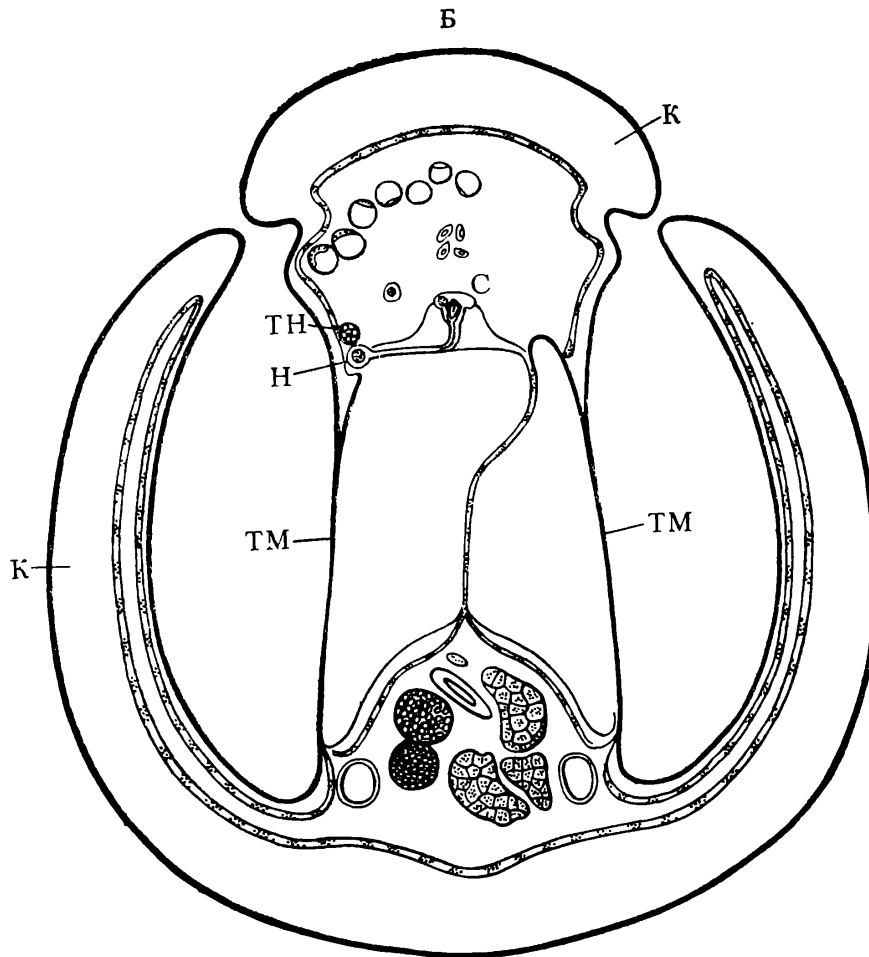


Рис. 13. Схема строения тимпанального органа кузне-
 чика *Decticus verrucivorus* (по Schwabe, 1906):
 А — вид с дорсальной стороны; Б — поперечный срез:
 К — кутикула; Н — нейроны; СГО — субгенуальный ор-
 ган; ПО — промежуточный орган; ТМ — тимпанальная
 мембрана; С — хордотональные сенсиллы; СГ — слухо-
 вой гребень; Т — трахея; ТН — тимпанальный нерв

жены в крыльях. У златоглазки (*Chrysopa*) они представляют собой вздутия радиальных жилок, заполненные гемолимфой (рис. 15, Б). С вентральной стороны эти органы затянуты тонкой гофрированной мембраной. К ее проксимальной части прикрепляется 25 хордотональных сенсилл (Miller, 1970).

Очень своеобразные слуховые органы были найдены недавно у некоторых бражников (*Sphingidae*, *Choerogampinae*) (рис. 15, А). Они состоят из двух компонентов: заполненного трахейными мешками 2-го членика нижнегубных щупиков и соприкасающегося с ним пилифера¹. Звуковые волны вызывают колебания щупика, которые передаются рецепторам, расположенным в пилифере (Roeder et al., 1970; Roeder, Treat, 1970).

Джонстоновы органы используются для рецепции звука двукрылыми (*Culicidae*, *Chironomidae*, *Drosophilidae* и др.) и, воз-

¹ Небольшие подвижно сочлененные придатки, по-видимому, представляющие собой части верхней губы.

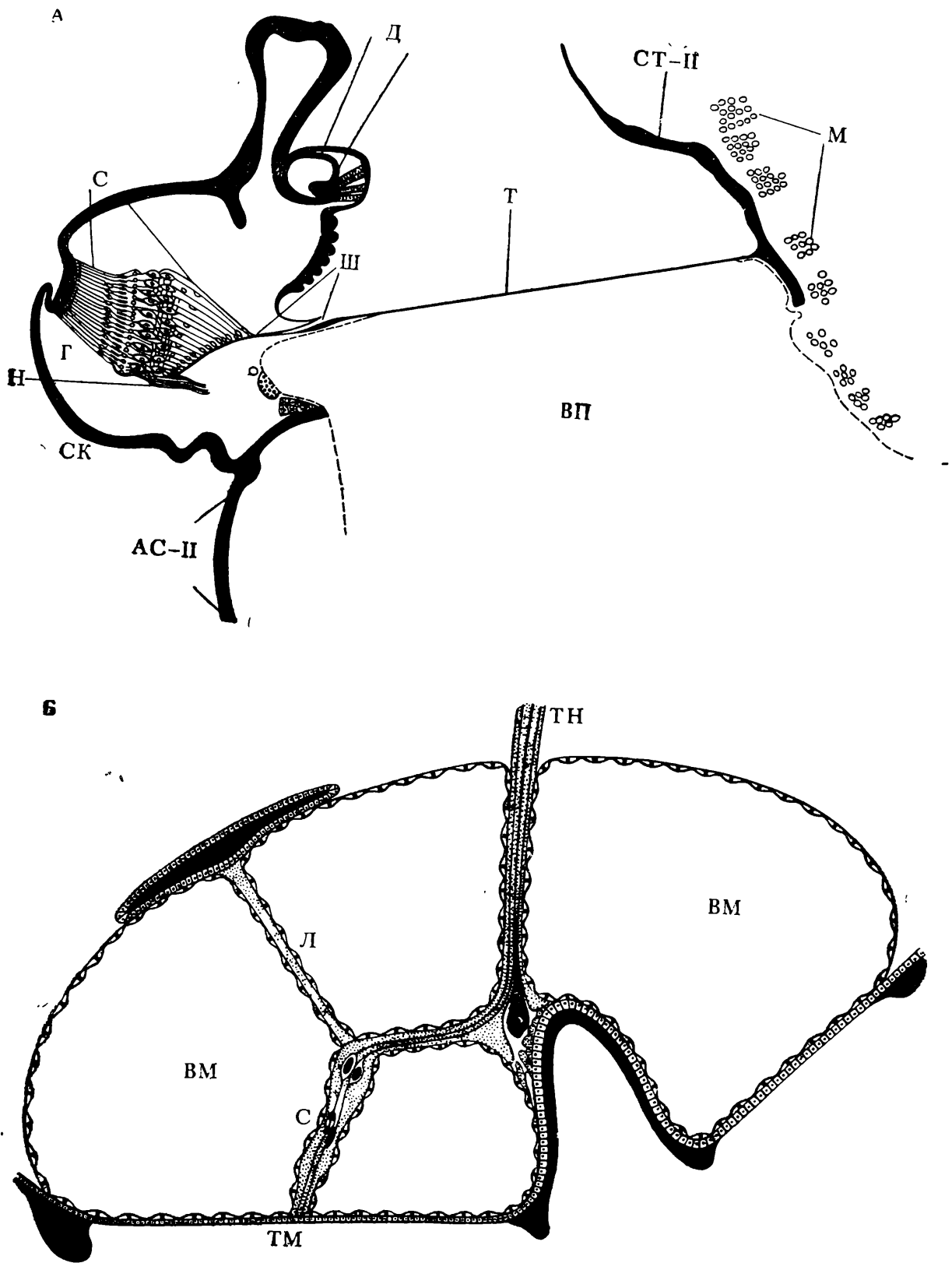


Рис. 14. Слуховые органы насекомых:

А — схема строения тимпанального органа цикады *Cicadetta coriaria* (фронтальный срез) (по Vogel, 1923):

АС-II — 2-й абдоминальный сегмент; ВП — внутренняя воздушная полость; Г — гемолимфа; Д — дыхальце; М — волокна тимбальной мышцы; Н — тимпанальный нерв; С — хордотональные сенсиллы; СК — слуховая капсула; СТ — II — 2-й абдоминальный стернит; Т — тимпанальная мембрана; Ш — шпатель (утолщенный отросток тимпанальной мембраны); Б — схема строения тимпанального органа совки (Noctuidae) (по Eggers, 1919, с изменениями по Roeder, Treat, 1961a): ВМ — воздушные мешки; Л — лигамент; ТМ — тимпанальная мембрана; ТН — тимпанальный нерв; С — хордотональные сенсиллы

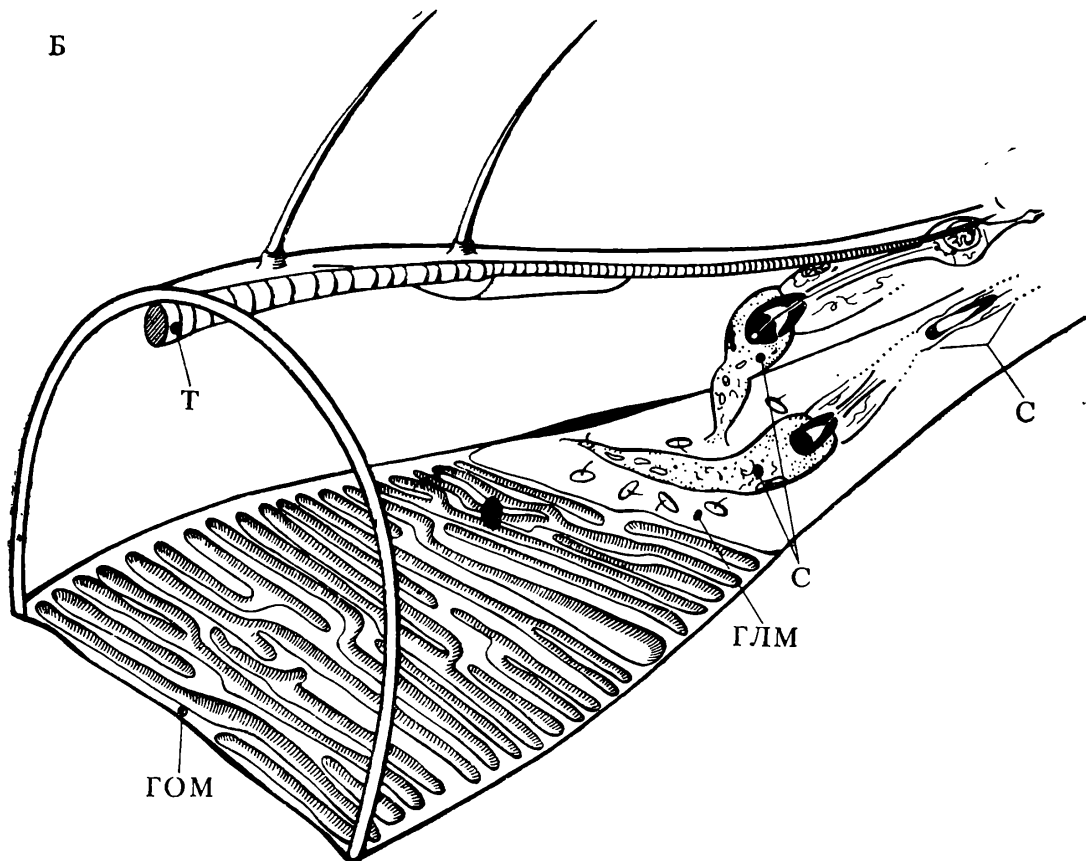
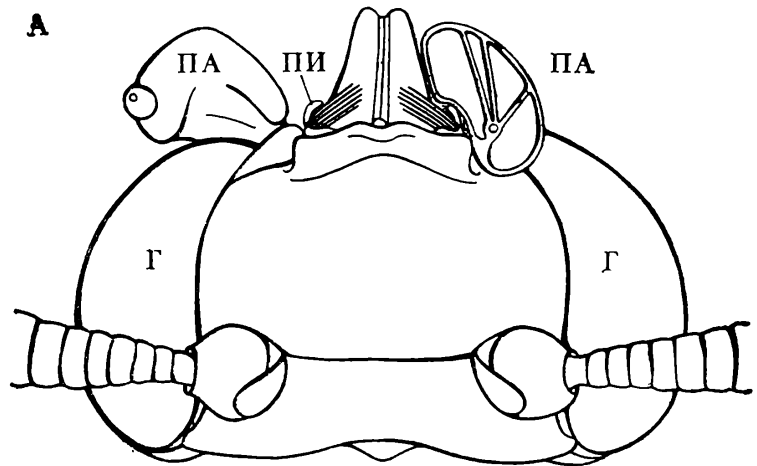
можно, мелкими цикадовыми. У большинства из них эти органы имеют такое же строение, как и у других насекомых, но у комаров наблюдается гипертрофия 2-го членика антенн и значительное увеличение числа сенсилл (до нескольких тысяч) (рис. 16).

Рис. 15. Слуховые органы насекомых:

А — схема строения слухового органа бражника *Celerio lineata* (по Roeder et al., 1970):

Г — глаз; ПА — пальпы; ПИ — пилифер; Б — схема строения крылового тимпанального органа *Chrysopa sp.* (по Miller, 1970):

ГЛМ — гладкая часть тимпанальной мембраны; ГОМ — гофрированная часть тимпанальной мембраны; Т — трахея; С — хордотональные сенсиллы



Их шапочковые клетки прикрепляются к специальным отросткам 3-го членика, вдающихся глубоко в полость 2-го. Жгутик антенны снабжен длинными радиально расположенными волосками.

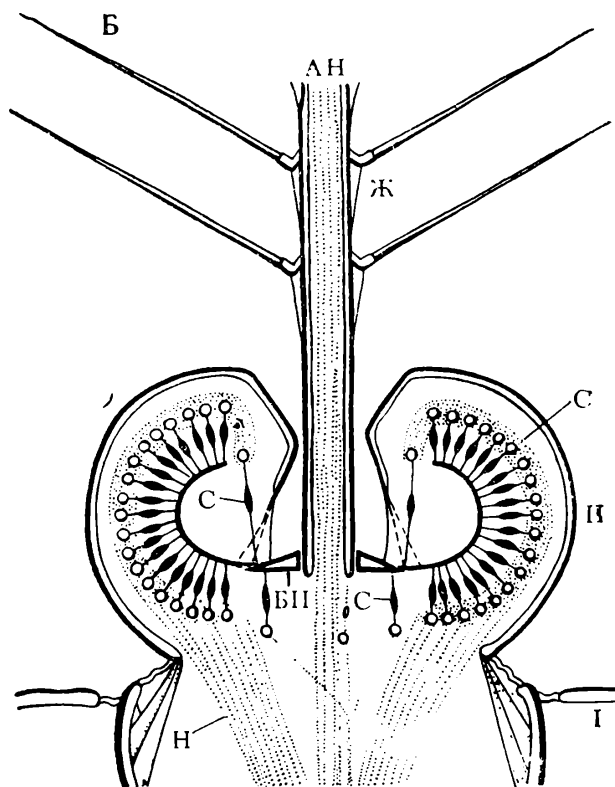


Рис. 16. Джонстонов орган комара сем. Culicidae:
 А — проксимальная часть антенны самца *Culex pipiens molestus*; Б — схема строения Джонстонова органа комара сем. Culicidae (по Rislér, 1955):
 I, II — I-й и 2-й членики антенны; АН — антеннальный нерв; БП — базальная пластинка (отросток III членика антенны); Ж — жгутик антенны с волосками; Н — нерв Джонстонова органа; С — хордотональные сенсиллы

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ (ХОРДОТОНАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ)

Рецепторный аппарат тимпанальных и Джонстоновых органов насекомых состоит из хордотональных сенсилл, или сколопидиев. Несмотря на большое морфофункциональное разнообразие слуховых органов, их сенсиллы обладают сходными чертами организации, поэтому мы попытаемся дать их общую характеристику.

Ультраструктурная организация хордотональных сенсилл

Начало изучению субмикроскопического строения хордотональных сенсилл было положено в 1958—1960 гг. Грэм (Gray, Rumphrey, 1958; Gray, 1960), исследовавшим структуру интегументных сенсилл из тимпанального органа саранчи. Затем были изучены сенсиллы из тимпанальных органов кузнечиков (Жантiev, 1969; Жантiev, Перов, 1969), совок (Ghiradella, 1971),

сверчков (Friedman, 1972; Young, Ball, 1974; Michel, 1974), цикад и клопов (Michel, 1975, 1977). Параллельно велись исследования этих рецепторов в Джонстоновых органах мух (Uga, Kuwabara, 1965), комаров (Risler, Schmidt, 1967; Belton, 1974), термитов (Howse, 1968), цикадок (Howse, Claridge, 1970) и жуков (Иванов, 1969).

Результаты этих работ показали, что в пределах однотипных органов сенсиллы имеют сходное строение. Примером рецепторов, характерных для тимпанального органа, могут служить сенсиллы из слухового гребня кузнечиков (рис. 17).

Каждая такая сенсилла представляет собой комплекс из 3—4 клеток. Основу его образует биполярный нейрон, от дендрита которого отходит довольно длинная ресничка, обладающая более или менее выраженным утолщением. В плазме реснички лежат 9 пар периферических фибрилл, связанных с корешковым аппаратом дендрита, а ее утолщенная часть обычно содержит три извитые нити. Снаружи дистальная часть дендрита и реснички окружена ребристым сколопсом — внутриклеточным продуктом обкладочной клетки. Дистальные концы ребрышек сколопса прилегают к конусовидной или колоколовидной шапочке — экстраклеточному образованию, пронизанному многочисленными полостями и каналцами. В центральной части шапочки расположен канал, в который входит дистальная часть реснички. Снаружи шапочку окружает шапочковая, или прикрепительная, клетка, обычно содержащая многочисленные тонофибриллы, а проксимальная часть дендрита заключена в складки фиброзной клетки и тяжи волокнистого материала, обеспечивающего прикрепление нейрона к близлежащим структурам.

Джонстоновы органы состоят из модифицированных сенсилл, отличающихся от описанных главным образом наличием двух (двукрылые) или трех (термиты, жуки, цикадки) нейронов и соответственно двух или трех ресничек в одном сколопсе. В последнем случае один из нейронов часто обладает в той или иной мере недоразвитой ресничкой, а у двух других ее дистальная часть бывает утолщена. Шапочка в этих сенсиллах превращена в длинный тонкостенный футляр, вершина которого обычно входит в сочленовную мембрану, соединяющую 2-й и 3-й членики антенны (рис. 18).

Функциональные характеристики хордотональных сенсилл

К настоящему времени получены функциональные характеристики отдельных рецепторов из тимпанальных органов кузнечиков (Rheinlaender, 1975; Жантiev, Корсуновская, 1978; Kalmring et al., 1978), сверчков (Zaretsky, Eibl, 1978; Markovich, in: Elsner, Popov, 1978; Eibl, Huber, 1979; Чуканов и др., в печати), саранчовых (Michelsen, 1966, 1968, 1971a; Römer, 1976), совок (Suga,

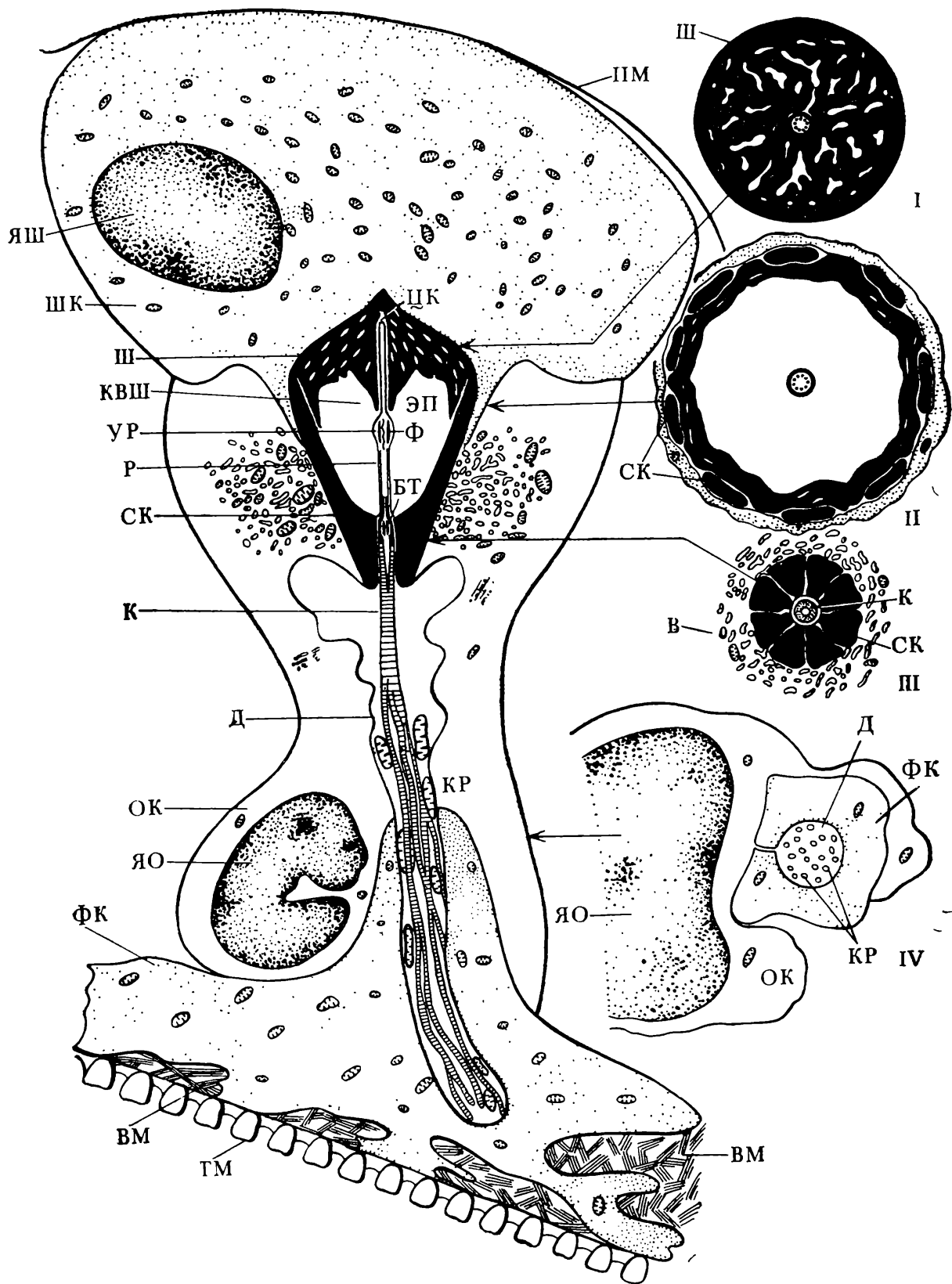


Рис. 17. Схема строения хордотональной сенсиллы слухового гребня кузнечика *Decticus verrucivorus* (по Жантиеву, 1969):

I—IV — поперечные срезы; БТ — базальное тельце; В — вакуоль; ВМ — волокнистый материал между складками фиброзной клетки; Д — дендрит; К — корень; КР — корешки; КВШ — конусовидный выступ шапочки; ОК — обкладочная клетка; ПМ — покровная мембрана; Р — ресничка; СК — сколопс; ТМ — трахеальная мембрана; УР — утолщение реснички; Ф — фибриллы; ФК — фиброзная клетка; ЦК — цилиарный канал; Ш — шапочка; ШК — шапочковая клетка; ЭП — экстрацеллюлярная полость; ЯО — ядро обкладочной клетки; ЯШ — ядро шапочковой клетки

1961; Roeder, 1966a; Adams, 1971), пядениц (Roeder, 1974), огневок (Agee, 1969c; Pérez, Zhantiev, 1976) и водных полужесткокрылых (Weise, 1972; Arntz, 1975; Prager, 1973, 1976).

Механизм работы этих своеобразных рецепторов до сих пор остается неясным. Ранее высказывались предположения, что при стимуляции сенсилл происходит периодическое поперечное

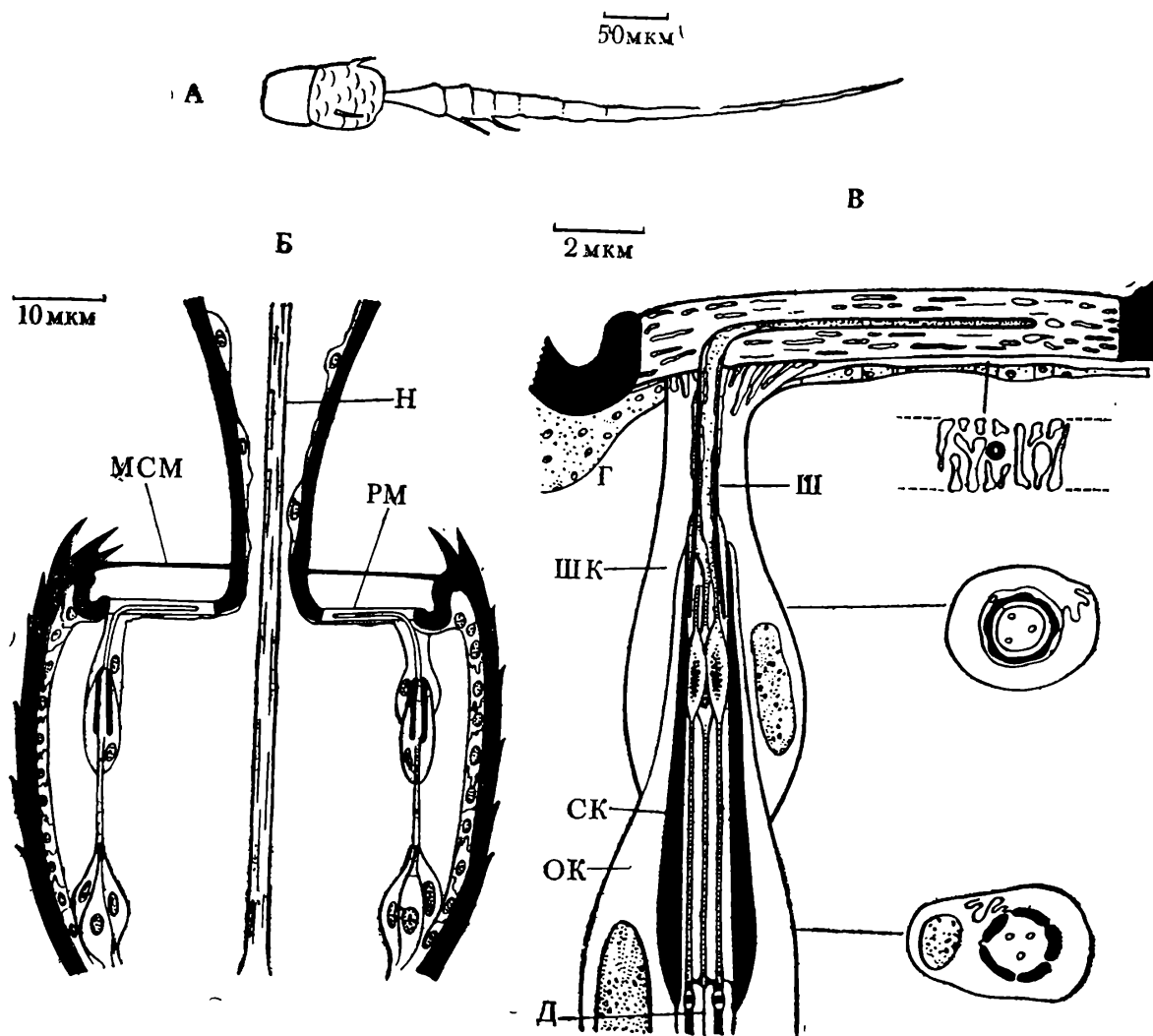


Рис. 18. Схема строения Джонстонова органа цикадки *Oncopsis flavicollis* (по Howse, Claridge, 1970):

А — антенна, Б — 2-й членик антенны, В — хордотональная сенсилла: РМ — радиальная мембрана; МСМ — межсегментная мембрана; Н — антеннальный нерв; Д — дендрит; СК — сколопс; Ш — шапочка; ОК — обкладочная клетка; ШК — шапочковая клетка; Г — гиподерма

(Thigm, 1965) или продольное (Жантiev, 1969) сжатие реснички. В последнее время получены данные, свидетельствующие о том, что в ножных хордотональных органах стимуляция сенсиллы вызывает активное изгибание базальной части реснички (Morgan et al., 1977).

При раздражении тимпанальных органов в нейронах хордотональных сенсилл возникает генераторный потенциал, амплитуда которого (1—3 мВ) при непрерывной стимуляции сохраняется на

постоянном уровне по крайней мере в течение 1—2 с (Suga, 1960).

Уровень спонтанной импульсной активности рецепторов невысок и обычно колеблется от 1 до 15—20, реже — 40 имп./с.

Величина латентного периода реакции при прочих равных условиях зависит от места регистрации ответа. Непосредственно в тимпанальном органе у начала аксонов она составляет при околопороговых интенсивностях 8—16 мс, а при повышении уровня звука до 90—100 дБ сокращается до 2 мс. При регистрации ответов от волокон тимпанального нерва у места вхождения его в ганглий минимальные значения латентного периода приближаются к 5—6 мс.

По характеру ответов на звуковые посылки, сравнимые по длительности с естественными пульсами, хордотональные сенсиллы можно отнести к тоническим или фазно-тоническим рецепторам, так как у некоторых из них наблюдается небольшой оп-эффект. При длительной стимуляции частота импульсов сначала падает по экспоненте, а затем по прошествии 1—2 с обычно стабилизируется и удерживается на приблизительно постоянном уровне. Скорость адаптации может быть различной не только у разных видов насекомых, но и в пределах одного тимпанального органа. Так, например, у совок клетки A_1 и A_2 хорошо различаются не только по чувствительности и амплитуде спайков, но и по скорости адаптации (Suga, 1961). В случае раздражения тимпанальных органов очень короткими звуковыми посылками или щелчками некоторые сенсиллы могут реагировать синхронно на стимулы, повторяющиеся с частотой 150—200 в секунду, но в большинстве случаев при частотах, превышающих 50 Гц, наступает альтернация, т. е. частота ответов снижается вдвое. В суммарных же ответах синхронизация прослеживается до 400 Гц (Autrum, 1960).

Чувствительность большинства слуховых рецепторов невелика: пороги реакции, регистрируемые обычными методами, лежат в области 20—40 дБ. Использование некоторых специальных методов позволяет обнаружить слабые ответы при уровне звука, не превышающем 7—10 дБ (Michelsen, 1971c). До сих пор считалось, что максимальной чувствительностью обладают сенсиллы Джонстонова органа (порог около 0 дБ) (Tischner, 1953), однако эти данные не были подтверждены в наших экспериментах (с. 62).

Динамический диапазон, т. е. интервал интенсивностей, в пределах которого наблюдается изменение импульсации, составляет у большинства сенсилл из тимпанальных органов 30—40 дБ. Если для раздражения используются звуковые посылки, превышающие по длительности 5 мс, то частота импульсации в определенных пределах возрастает пропорционально логарифму звукового давления, а затем наступает «насыщение» или стабилизация импульсации. Однако при изучении тимпанальных органов огневок мы наблюдаем последующее снижение уровня импульсной активности

(Pérez, Zhantiev, 1976). Аналогичное явление отмечалось у некоторых совок (Suga, 1961) и видов из семейства Stenuchidae (Cogo et al., 1977). Если же рецепторы стимулируют очень короткими посылками, то частота импульсов, являясь функцией длительности стимула и его интенсивности, возрастает непрерывно, и насыщения не наступает (Adam, 1971). Максимальный уровень импульсации обычно не превышает 300—400 имп/с, но в некоторых случаях (кузнечики, совки) достигает 600 или 700 имп/с.

При изучении функций слуховых органов насекомых большое внимание всегда уделялось их частотным характеристикам. На первых этапах этих исследований была выдвинута гипотеза, отрицавшая способность слуховых рецепторов дискриминировать звуки по частоте. Иначе говоря, считалось, что, в отличие от позвоночных, у насекомых все сенсиллы слухового органа «настроены» на один диапазон частот (Pumphrey, Rawdon-Smith, 1939). В ходе дальнейших работ, проводившихся на представителях разных отрядов насекомых, были получены многочисленные подтверждения этой гипотезы. Однако в последние годы удалось установить, что тимпанальные органы прямокрылых имеют более сложную функциональную организацию, чем предполагалось ранее, и, в частности, содержат группы сенсилл, по-разному реагирующих на звуки разных частот.

Подробнее этот вопрос будет рассмотрен в следующем разделе. Здесь же мы только отметим, что ширина диапазона частот, на которые может реагировать отдельная сенсилла, колеблется у разных видов от 10—12 до 50 кГц¹, а острота частотно-пороговой характеристики (Q), определяющаяся отношением оптимальной частоты (f_0) к ширине полосы (Δf) при уровне интенсивности, на 20 дБ превышающем порог, варьирует от 0,6 до 2,4.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СЛУХОВЫХ ОРГАНОВ

Тимпанальные органы

У насекомых, относящихся к разным отрядам, в строении и функциональной организации тимпанальных органов имеются существенные различия, поэтому мы рассмотрим их в систематическом порядке.

Orthoptera

Tettigoniidae. Исследование тимпанальных органов кузнечиков в значительной мере затрудняется тем, что к ним примыкают две большие группы хордотональных сенсилл подколенного органа, причем одна из них имеет с тимпанальным органом общую ин-

¹ При интенсивности, на 40 дБ превышающей порог на оптимальной частоте.

нервацию (см. рис. 13). Аутрумом (Autrum, 1941) было установлено, что подколенный орган реагирует преимущественно на низкочастотные вибрации субстрата, а слуховой гребень (см. рис. 13) воспринимает звуковые колебания сравнительно высоких частот. Однако применявшиеся в этих экспериментах методы разрушения хордотональных сенсилл и отсутствие морфологического контроля лишили автора возможности четко разграничить функции двух групп рецепторов и выяснить функциональное значение промежуточного органа (см. рис. 13). Исследования Кацуки и Суга (Katsuki, Suga, 1960) показали, что у кузнечика *Gampsocleis buergeri* в I грудной ганглий входят две группы слуховых афферентных волокон. Одна из них состоит из сравнительно крупных нейронов, обладающих оптимумом чувствительности на 10 кГц, а другая представлена тонкими волокнами с оптимумом чувствительности в диапазоне 6—7 кГц. Найденные клетки не были идентифицированы с известными группами сенсилл тимпанального органа, что дало основание для предположения о принадлежности этих нейронов подколенному и тимпанальному органам (Autrum, 1960).

Таким образом, после предварительных исследований оставалось неясным, участвует ли подколенный орган передних голеней в рецепции звука и существуют ли какие-нибудь функциональные различия между основными группами сенсилл в тимпанальном органе. Чтобы ответить на эти вопросы, мы провели серию электрофизиологических экспериментов, в процессе которых перерезали веточки тимпанального нерва (Жантiev, 1971).

В опытах были использованы кузнечики трех видов: *Tettigonia cantans*, *Decticus verrucivorus*, и *Pholidoptera pustulipes*. Подведя электрод под участок ножного нерва у места вхождения его в I грудной ганглий у *T. cantans*, мы прежде всего зарегистрировали суммарную реакцию всех рецепторных элементов, отвечающих на звук. Затем, чтобы выяснить, какие рецепторы отвечают на звуковые стимулы, мы последовательно исключали из суммарной реакции импульсацию перечисленных ранее групп хордотональных сенсилл. В первой серии экспериментов была проведена регистрация активности нейронов в тимпанальном нерве (рис. 19). Это позволило исключить из ответов возможную реакцию на звук проксимальной части подколенного органа. При сравнении полученных частотно-пороговых кривых с суммарными кривыми между ними не было найдено существенных различий.

Перерезка подколенной ветви тимпанального нерва (см. рис. 13) позволила полностью изолировать подколенный орган от тимпанального и наблюдать активность только двух групп сенсилл — промежуточного органа и слухового гребня (регистрация от тимпанального нерва). Полученные в этом случае ответы и частотно-пороговые кривые практически ничем не отличались от суммарных (т. е. полученных до операции), поэтому мы пришли

к заключению, что подколенный орган не воспринимает звуковых колебаний в диапазоне 1—80 кГц интенсивностью до 90 дБ.

В следующей серии экспериментов перерезали нерв слухового гребня (см. рис. 13). Отключение этой группы сенсилл привело к резкому изменению частотно-пороговых кривых (см. рис. 19). Оставшиеся сенсиллы промежуточного органа реагировали на звуки от 1 до 15 кГц, оптимум чувствительности наблю-

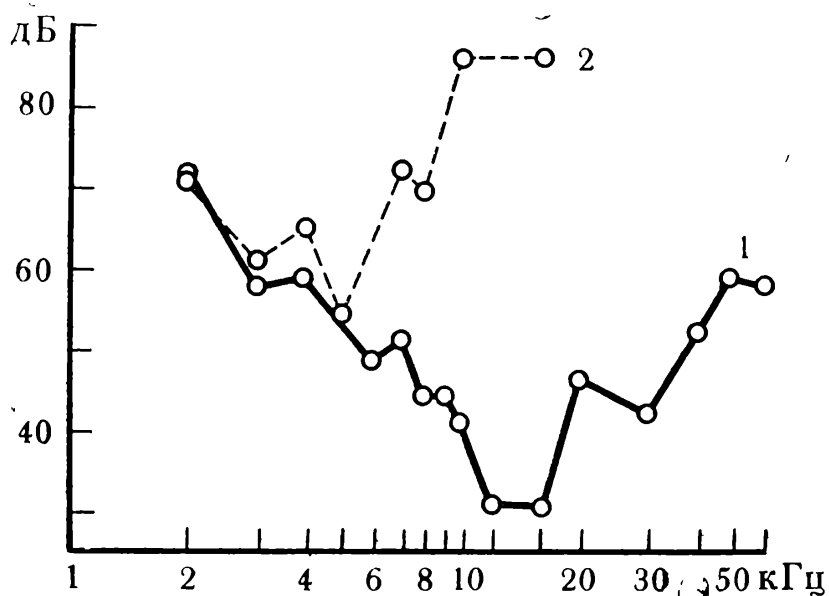


Рис. 19. Частотно-пороговые характеристики тимпанального органа кузнечика *Tettigonia cantans*: 1 — до, 2 — после отключения слухового гребня (тот же препарат). Длительность сигнала — 50 мс. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

дался на 5 кГц, причем пороги реакции на этой частоте после операции не изменялись или повышались только на 1—5 дБ. Изменение частотно-пороговых характеристик тимпанального органа после отключения слухового гребня свидетельствует о том, что он состоит из двух отделов: малочувствительного низкочастотного (пороговая интенсивность в зоне оптимума — около 55 дБ) и более чувствительного широкополосного (пороговая интенсивность в зоне оптимума — около 30 дБ).

Аналогичные результаты были получены при изучении двух других видов кузнечиков. У *D. verrucivorus* промежуточный орган реагировал на звуки частотой от 2 до 15 кГц (оптимум — 5—6 кГц), а у *Ph. pustulipes* — от 2 до 10 кГц (оптимум — 7 кГц). Максимальная чувствительность неоперированных тимпанальных органов у этих видов наблюдается соответственно на 15 и 20—30 кГц.

Позднее, в результате исследования импульсной активности афферентных волокон у места их вхождения в I грудной ганглий у *Decticus verrucivorus* были зарегистрированы слуховые нейро-

ны с разными частотными характеристиками (Rheinlaender, 1975). Их оптимальные частоты варьировали (у разных клеток) от 3 до 30 кГц. По некоторым функциональным характеристикам эти нейроны были разделены на две группы а и б. Ко второй из них отнесли рецепторы, обладающие меньшей чувствительностью к изменениям частоты, интенсивности и направления прихода звука. Пытаясь связать эти данные с известными представлениями о строении тимпанальных органов, Райнлендер высказал предположение, что а-клетки соответствуют рецепторам слухового гребня, а б-элементы образуют промежуточный орган. Так как эта гипотеза находилась в очевидном противоречии с результатами наших опытов (Жантиев, 1971), мы провели эксперименты, впервые позволившие зарегистрировать у кузнечиков активность слуховых рецепторов непосредственно в тимпанальном органе (Жантиев, Корсуновская, 1978). Результаты этих опытов сводятся к следующему.

Слуховой гребень. В трех сериях экспериментов регистрировали активность сенсилл дистальной, средней и проксимальной частей слухового гребня. Нейроны, которые удалось зарегистрировать в дистальной части, отвечали на звук в диапазоне 9—60 кГц (рис. 20). Максимальная чувствительность наблюдалась в области 40—50 кГц. Минимальные пороги реакции достигали 60 дБ.

Вводя электрод в среднюю часть слухового гребня, теоретически можно было попасть в волокна, идущие от любых сенсилл, расположенных дистальнее места отведения. То есть наряду с элементами среднего отдела мы могли повторно зарегистрировать ответы упомянутых выше терминальных сенсилл. На практике этого, однако, не происходило. При введении электрода в среднюю часть слухового гребня регистрировались либо суммарные ответы многих нейронов, либо реакции одиночных клеток с иными частотными характеристиками. Одна из таких кривых с оптимумом на 14—16 кГц представлена на рис. 20. Объясняются эти результаты, по-видимому, тем, что в первом случае кончик электрода находился в тимпанальном нерве, а во втором — вблизи одного из аксонов до вхождения его в нерв. Следовательно, мы могли регистрировать ответы только тех сенсилл, которые находились на минимальном удалении от точки отведения.

Аналогичные данные были получены при исследовании сенсилл проксимальной части слухового гребня. В этом случае регистрировались ответы нейронов, хорошо отличающихся по частотным характеристикам как от дистальных, так и от средних элементов. Диапазон воспринимаемых ими частот был ограничен 1—17 кГц, а наибольшая чувствительность наблюдалась в области 6 кГц (рис. 20).

Эти результаты свидетельствуют о том, что сенсиллы слухового гребня различаются по частотным характеристикам. В про-

ксимальной части расположены низкочастотные рецепторы, в дистальной — высокочастотные, а в средней части — сенсиллы, реагирующие на промежуточные частоты. Таким образом, мы получили прямое подтверждение высказывавшихся ранее предположений о существовании градиента в частотной избирательности рецепторов этого отдела тимпанального органа (Жантиев, 1971; Rheinlaender, 1975).

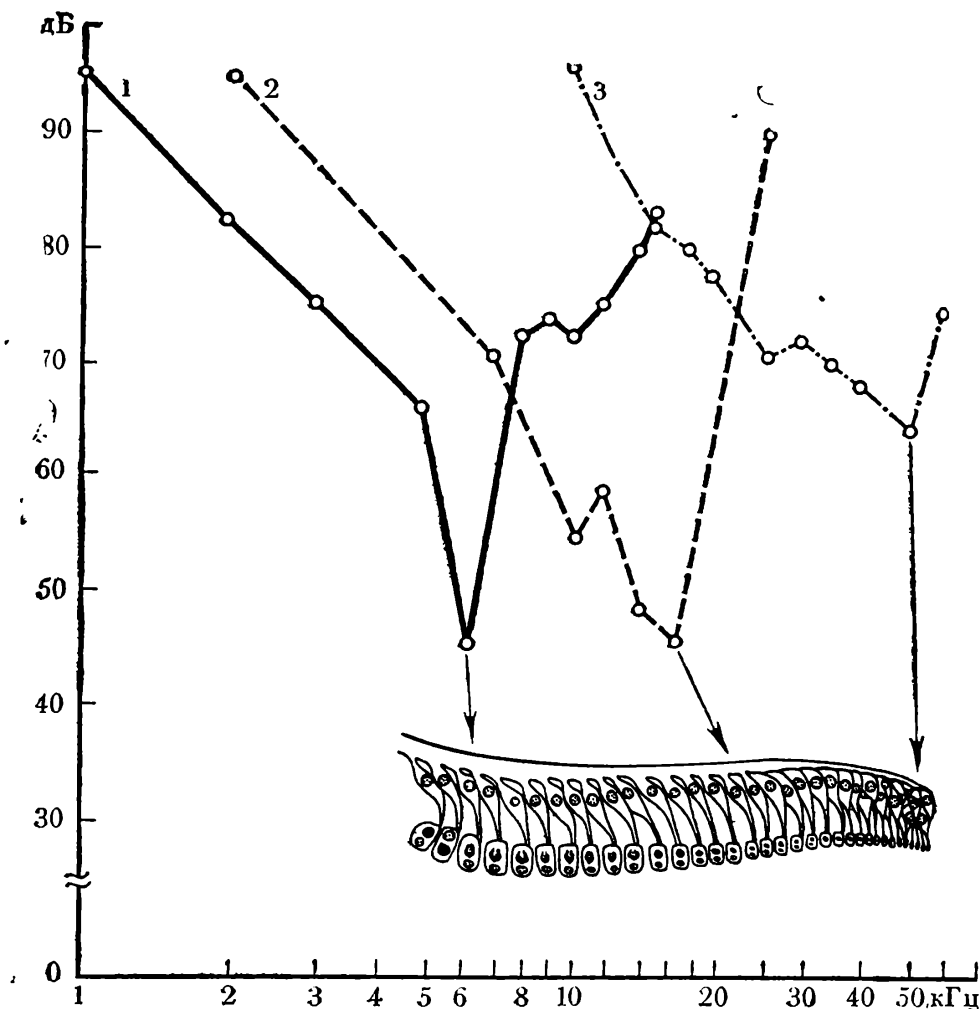


Рис. 20. Частотно-пороговые характеристики одиночных рецепторов проксимальной (1), средней (2) и дистальной (3) частей слухового гребня кузнечика *Tettigonia cantans* (по Жантиеву, Корсуновской, 1978). Длительность звуковой посылки — 30 мс; стрелками показано положение регистрирующего электрода. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

Ответы всех сенсилл слухового гребня были тоническими. Величина минимального латентного периода составляла 4 мс. При изучении зависимости числа импульсов в разряде от интенсивности стимула получены кривые, характерные для слуховых рецепторов других прямокрылых (рис. 21, А). Повышение интенсивности стимула над порогом приводило к возрастанию импульсации в диапазоне 20—25 дБ, затем наступало «насыщение».

Нейроны промежуточного органа отвечали на звук в диапазоне от 2 до 12—14 кГц. Наибольшая чувствительность наблюдалась в области 5—7 кГц (рис. 22) (пороги — 60—80 дБ). Минимальный латентный период реакции составлял 6,7 мс. При повышении интенсивности стимула число импульсов в ответах изменялось так же, как и у нейронов слухового гребня, но динамический диапазон был ограничен 10—15 дБ (рис. 21, Б).

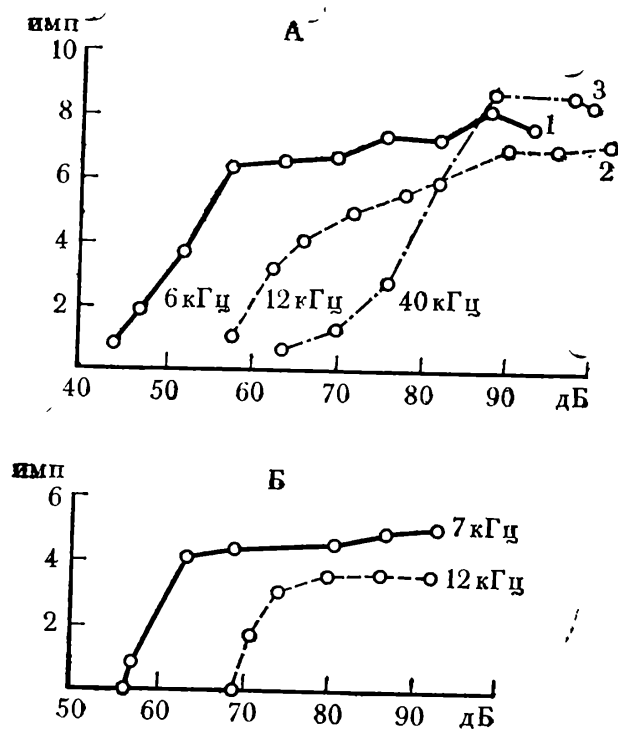


Рис. 21. Зависимость числа импульсов в разряде одиночных рецепторов кузнечика *Tettigonia cantans* от интенсивности сигнала длительностью 30 мс (по Жантиеву, Корсуновской, 1978):

А — слуховой гребень: 1 — рецептор из проксимальной, 2 — из средней, 3 — из дистальной части слухового гребня; Б — промежуточный орган. По оси абсцисс — интенсивность звука, дБ; по оси ординат — число импульсов в разряде

повышении интенсивности стимула число импульсов в ответах изменялось так же, как и у нейронов слухового гребня, но динамический диапазон был ограничен 10—15 дБ (рис. 21, Б).

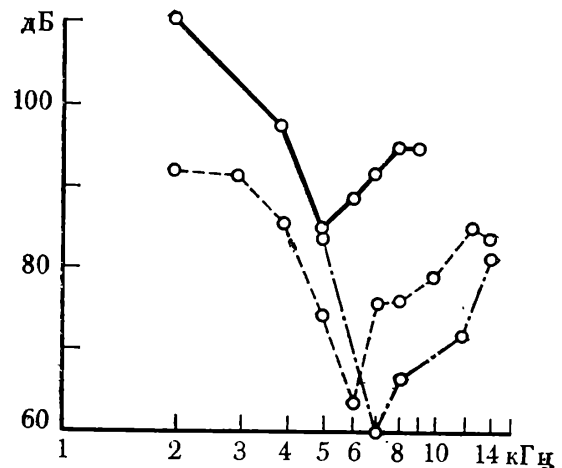


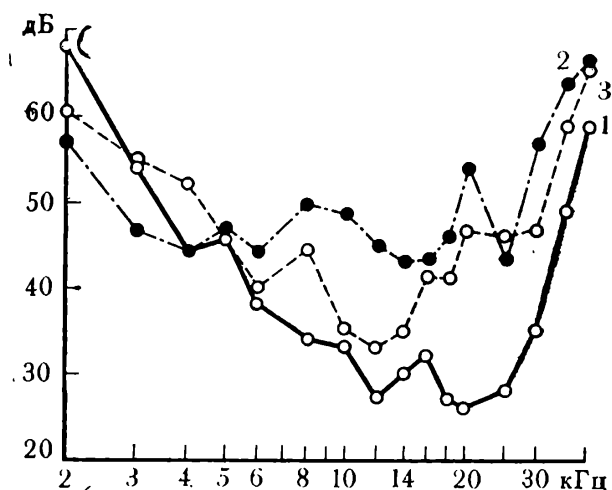
Рис. 22. Частотно-пороговые характеристики одиночных рецепторов промежуточного органа кузнечика *Tettigonia cantans* (по Жантиеву, Корсуновской, 1978). Длительность звуковой посылки — 30 мс. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

Эти данные свидетельствуют о том, что рецепторы промежуточного органа не обладают свойствами клеток типа b. В отличие от них сенсиллы промежуточного органа реагируют на звуки только в низкочастотной области спектра (оптимум — 5—7, а не 7—40 кГц), обладают V-образными частотно-пороговыми характеристиками и, кроме того, при повышении интенсивности стимула их импульсная активность быстро достигает предела (рис. 21). Нейронов типа b в тимпанальном органе *T. cantans* мы не обнаружили.

Дополнительное исследование слуховых волокон в тимпанальном нерве *Decticus verrucivorus* показало, что деление рецепторов на группы а и b лишено достаточных оснований (Kalmring et al., 1978).

При изучении функциональной организации тимпанальных органов кузнечиков много внимания уделяется не только рецепторному аппарату, но и вспомогательным структурам — в первую очередь тимпанальным мембранам и акустической трахее¹. На возможность участия последней в проведении звука указывалось еще в ранних морфологических работах (Graber, 1876; Zeuner, 1936). Сравнительно недавно Люисом (Lewis, 1974 a; b) было установлено, что у кузнечика *Homorocoryphus nitidulus* (= *Ruspolia differens*) закрытие передних грудных дыхалец

Рис. 23. Частотно-пороговые характеристики тимпанального органа кузнечика *Tettigonia cantans* (по Чуканову, Жантиеву, 1978): 1 — до 2 — после закрытия ипсилатерального переднего грудного дыхальца, 3 — в изолированной ноге (тот же препарат). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ



приводит к существенному повышению порогов реакции тимпанальных органов в широком диапазоне частот. Сопоставление этих данных с результатами анализа размеров акустической трахеи позволили предположить, что она представляет собой экспоненциальный рупор.

В процессе изучения слуховой системы *Tettigonia cantans*, издающей, в отличие от предыдущего вида, широкополосные сигналы, нами было установлено (Чуканов, Жантиев, 1978), что блокирование ипсилатерального дыхальца приводит к повышению порогов в диапазоне от 5 до 40 кГц (рис. 23, 1, 2). Опыты с укорочением акустической трахеи не приводили к смещению зоны оптимальной чувствительности в высокочастотную область (рис. 23, 3). Эти данные позволяют считать, что акустическая трахея *T. cantans* обладает свойствами рупора, повышающего чувствительность рецепторов к звукам высоких частот.

Сходные результаты получены группой исследователей (Seymour et al., 1978; Michelsen, Larsen, 1978), изучавших акустические свойства тимпанальных органов у трех видов кузнечиков (*T. cantans*, *T. viridissima* и *Ruspolia differens*). Анализируя чувствительность тимпанальных органов и колебания мембран (с по-

¹ Так называют трахею, идущую от тимпанального органа к первому грудному дыхальцу. У кузнечиков она заканчивается расширением, открывающимся наружу через крупное дыхальце, лишенное замыкательного аппарата.

мощью метода лазерной виброметрии), они пришли к выводу что акустические трахеи выполняют роль рупоров, эффективности которых возрастает на высоких частотах. Ими было, в частности показано, что отношение внутреннего звукового давления к наружному при повышении частоты от 1 до 40 кГц возрастает в 3 раза.

• Все эти данные находятся, однако, в противоречии с результатами исследований Нокке (Nocke, 1975), свидетельствующими о том, что у австралийского кузнечика *Acripeza reticulata* акустические трахеи обладают свойствами резонаторов, повышающих чувствительность тимпанальных органов только в области оптимальной частоты (8 кГц). Причина этих расхождений может быть обусловлена как спецификой объектов, так и различиями в методике проведения опытов, поэтому для окончательного решения вопроса о функциональной роли акустических трахей у кузнечиков необходимы дополнительные сравнительные исследования.

Gryllidae. В процессе предварительного изучения слуховых интернейронов (Horridge, 1960) и афферентной импульсации в передних ногах домового сверчка (Попов, 1969) были получены результаты, указывающие на то, что в передних голених сверчка имеются две группы чувствительных элементов, по-разному реагирующих на звуки высоких и низких частот. Локализация этих рецепторов оставалась неясной, поэтому мы провели серию экспериментов, в которых исследовали частотные характеристики четырех групп хордотональных сенсилл в передних голених двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* (Жантиев, Чуканов, 1972а).

В проксимальной части передних голених сверчков расположены два основных хордотональных органа — подколенный и трахеальный (рис. 24, А), в каждом из которых можно выделить проксимальную и дистальную части. Аксоны рецепторных нейронов трахеального органа и дистальной части подколенного органа входят в тимпанальный нерв. От проксимальной части подколенного органа отходит подколенный нерв, объединяющийся затем с бедренным нервом.

При регистрации активности афферентных нейронов в ножном нерве у места его вхождения в I грудной ганглий можно наблюдать суммарную реакцию всех рецепторных элементов, отвечающих на звук. На соответствующих частотно-пороговых кривых заметны две зоны повышенной чувствительности в области 5 и 14 кГц.

Отведение потенциалов от бедренного нерва показало, что в его состав входят волокна, реагирующие на звуки частотой 0,5—12 кГц, при этом пороговые интенсивности в диапазоне 2—12 кГц лежат сравнительно высоко — на уровне 80—90 дБ. Ответы тимпанального нерва на звуковые стимулы регистрируются в диапазоне от 1 до 50 кГц (рис. 24, Б). На приведенной кривой

можно выделить две зоны повышенной чувствительности рецепторов — на 5 и 14 кГц. Для того чтобы выяснить, функции каких чувствительных элементов отражает описанная кривая, мы сравнивали частотно-пороговые характеристики, полученные при последовательном исключении из суммарной реакции на звук импульсации двух групп хордотональных сенсилл трахеального органа.

В первой серии экспериментов перерезали тимпанальный нерв немного дистальнее места отхождения тимпанальной ветви под-

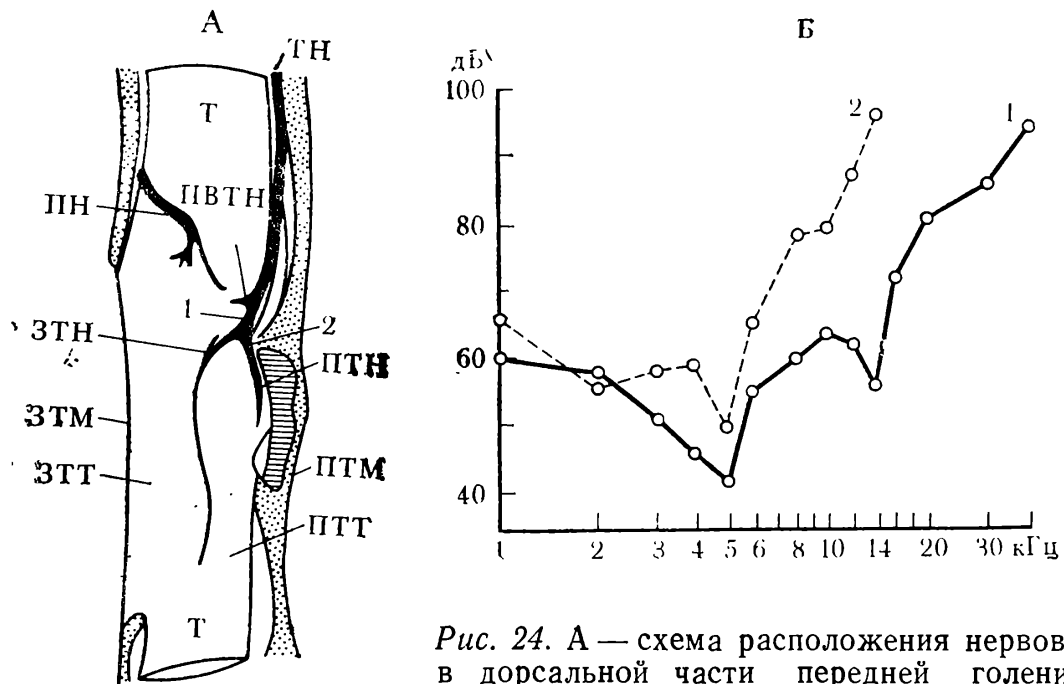


Рис. 24. А — схема расположения нервов в дорсальной части передней голени сверчка (по Schwabe, 1906):

1 — место перерезки тимпанального нерва, 2 — место перерезки переднего трахеального нерва; ЗТМ — задняя тимпанальная мембрана; ЗТН — задний трахеальный нерв; ЗТТ — задняя тимпанальная трахея; ПВТН — подколенная ветвь тимпанального нерва; ПН — подколенный нерв; ПТМ — передняя тимпанальная мембрана; ПТН — передний трахеальный нерв; ПТТ — передняя тимпанальная трахея; Т — трахея; ТН — тимпанальный нерв. Б — частотно-пороговая характеристика тимпанального органа сверчка *Gryllus bimaculatus*:

1 — до, 2 — после перерезки переднего трахеального нерва (тот же препарат). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

коленного нерва (рис. 24, А). В результате этого трахеальный орган оказывался изолированным от подколенного и в тимпанальном нерве регистрировалась импульсация только дистальной части подколенного органа. Во всех случаях, когда операция проходила удачно (нерв перерезался полностью), реакция на звуки частотой от 3 до 50 кГц исчезала.

Во второй серии перерезали передний трахеальный нерв (рис. 24, А). В результате этой операции исключалась реакция на звук дистальной части трахеального органа. Оставшиеся сенсиллы воспринимали колебания от 1 до 15 кГц. Оптимум чувстви-

тельности наблюдался только в области 5 кГц (рис. 24, Б), пороговая интенсивность на этих частотах после перерезки либо не изменялась, либо возрастала на 2—8 дБ.

Результаты этих экспериментов свидетельствуют прежде всего о том, что рецепторы, связанные с бедренным нервом (в том числе проксимальная часть подколенного органа), обладают сравнительно низкой чувствительностью к звукам высоких частот (выше 2 кГц). Регистрация ответов изолированной дистальной части подколенного органа показала, что эта группа сенсилл не участвует в восприятии высокочастотных сигналов. Следовательно, ответы на звук (1—50 кГц), регистрировавшиеся в ножном и тимпанальном нервах, возникали главным образом в результате активности сенсилл трахеального органа.

После перерезки переднего трахеального нерва из суммарной реакции тимпанального нерва исключались ответы дистальной части трахеального органа. Так как сенсиллы дистальной части подколенного органа не реагировали на звуки частотой 4—5 кГц, то полученная в этом случае частотно-пороговая кривая (рис. 24, Б) должна отражать функции проксимальной части трахеального органа. Резкое возрастание порогов реакции после этой операции в диапазоне 10—40 кГц дает основание предполагать, что высокочастотный минимум на частотно-пороговых кривых формируется дистальной частью трахеального органа.

В 1972 г., анализируя импульсную активность волокон тимпанального нерва у полевого сверчка (*G. campestris*), Нокке (Nocke, 1972) также пришел к выводу, что в тимпанальном органе имеются рецепторы с оптимумом чувствительности в области 4 и 14 кГц, но он не пытался выяснить их локализацию.

Впоследствии неоднократно регистрировалась активность одиночных слуховых волокон у места вхождения ножного нерва в I грудной ганглий, но в результате этих экспериментов обнаруживались только низкочастотные волокна с оптимумом чувствительности в области 4—5 кГц (Zaretsky, Eibl, 1978; Маркович, цит. по: Elsner, Porov, 1978; Eibl, Huber, 1979) или клетки, обладающие равномерной чувствительностью в широком диапазоне частот — от 3—5 до 35—40 кГц (Маркович, цит. по: Elsner, Porov, 1978).

Проведя аналогичные электрофизиологические исследования, мы выделили у *G. bimaculatus* ответы рецепторов трех основных типов (рис. 25) (Чуканов и др., в печати). Большинство нейронов относилось к низкочастотному типу (оптимум — 4—6 кГц). Обычно такие клетки не отвечали на звуки, превышавшие по частоте 16 кГц (рис. 25, 3), их пороги в зоне оптимума колебались (у разных клеток) от 30 до 90 дБ. Несколько реже регистрировались волокна с дополнительным оптимумом в области 12—16 кГц (рис. 25, 2). У некоторых из них чувствительность к высокочастотным звукам была невелика (пороги на 16 кГц — 70—80 дБ), но у других пороги на 5 и 16 кГц различались всего на

несколько децибел. Еще реже попадались высокочастотные нейроны с оптимумом на 16 кГц (рис. 25, 2). Таким образом, у сверчков существуют низкочастотные и высокочастотные сенсиллы, а также рецепторы с двумя частотными оптимумами. Учитывая вышеизложенное, можно предполагать, что сенсиллы последнего типа лежат на границе между проксимальной и дистальной частями трахеального органа.

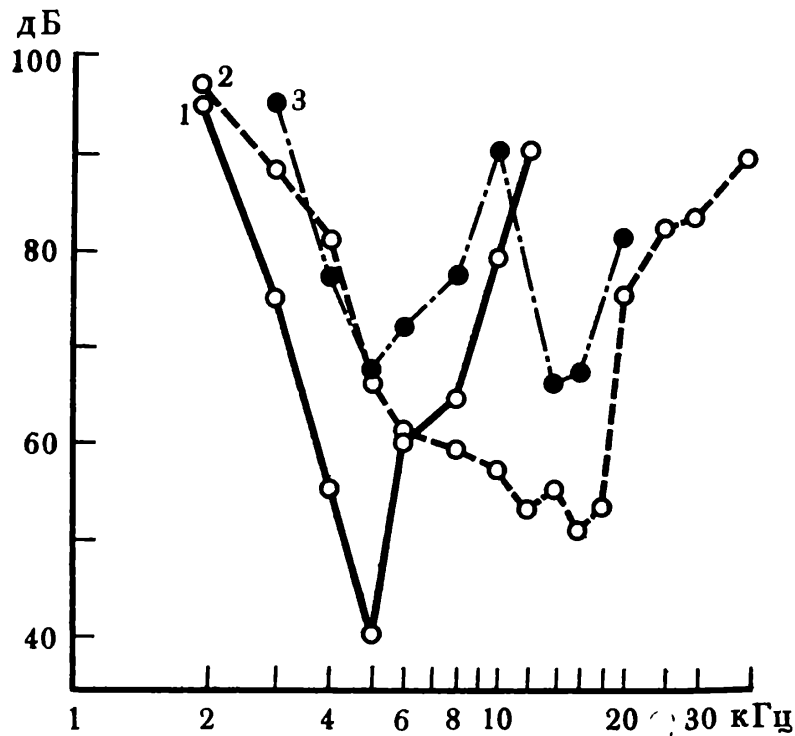


Рис. 25. Частотно-пороговые характеристики одиночных рецепторов тимпанального органа сверчка *Gryllus bimaculatus* (пояснения — в тексте). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

Влияние вспомогательных структур тимпанальных органов сверчков на функциональные характеристики рецепторов изучено еще недостаточно. Исследуя колебания обеих тимпанальных мембран с помощью метода, основанного на эффекте Мёссбауэра, Джонстон с соавторами (Johnstone et al., 1970) обнаружили у двух видов *Teleogryllus* резонансы на частотах 2 кГц; 5 кГц и 12 кГц, однако при проверке этих данных методом лазерной спектроскопии (виброметрии) удалось обнаружить лишь один резонанс в области 5 кГц и то только у большой (задней) мембраны. Малая мембрана по механическим свойствам почти ничем не отличалась от окружающей кутикулы (Paton et al., 1977; Larsen, Michelsen, 1978). Эти данные противоречат также мнению Нокке (Nocke, 1972), что малая мембрана (в отличие от большой) возбуждается преимущественно колебаниями высоких частот.

Вместе с тем в процессе изучения направленности тимпанальных органов сверчков мы пришли к выводу, что на чувствительность и частотную избирательность рецепторов сильное влияние оказывает акустическая трахея, причем не только с ипси-, но и с контралатеральной стороны (Жантiev и др., 1975, б). Открытие акустического взаимодействия между парными тимпанальными направленности рецепторов (с. 193, 194), но, кроме того, было направленные рецепторы (см. 193, 194), но, кроме того, было установлено, что эффект взаимодействия наблюдается только в области низких частот и достигает максимума в диапазоне 4—5 кГц. Отсюда можно сделать вывод, что волновод, образованный двумя контактирующими акустическими трахеями (см. рис. 74), обладает в этой области резонансом. Об этом свидетельствует и повышение оптимальных частот у некоторых слуховых интернейронов при заполнении акустических трахей гелием¹ (Ratton et al., 1977).

Полученные нами результаты были вскоре проверены и подтверждены при изучении слуховой системы *Teleogryllus commodus* (Hill, Boyan, 1976, 1977). В последней работе, кроме того, отмечалось, что звук, проходящий через дыхальце и достигающий тимпанального органа по ипсилатеральной акустической трахее, не влияет на основные функциональные характеристики рецепторов. Эти данные соответствуют результатам аналогичных экспериментов, проведенных нами на *Gryllus bimaculatus*. Таким образом, передние грудные дыхальца, по-видимому, не играют у сверчков такой большой роли в восприятии звука, как у некоторых кузнечиков.

Этим представлениям несколько противоречит то, что у *G. campestris* закрытие ипсилатерального дыхальца оказывает заметное влияние на колебания задней мембраны (Larsen, Michelsen, 1978), однако неизвестно, отражаются ли такие изменения на работе рецепторов.

В целом результаты перечисленных работ свидетельствуют о том, что тимпанальные органы сверчков представляют собой часть довольно сложной акустической системы, физические свойства которой еще не совсем ясны. В частности, пока остается неизвестным, чем объясняется повышенная чувствительность дистальной группы хордотональных сенсилл к звукам высоких частот. Согласно нашим представлениям (Жантiev, Чуканов, 1972а), частотные характеристики отдельных сенсилл зависят от механических свойств того участка трахеальной мембраны, к которому они прикреплены, но экспериментальная проверка этой гипотезы сопряжена с очень большими техническими трудностями.

¹ Скорость распространения звука в гелии приблизительно в 3 раза выше, чем в воздухе.

Помимо сверчков с хорошо развитыми звуковыми и тимпанальными органами в подсемействе Gryllinae имеются виды, полностью лишенные крыльев и тимпанальных мембран. Регистрация активности нейронов в тимпанальном нерве у одного из таких сверчков — *Gryllomorpha dalmatina* — показала, что они реагируют только на низкочастотные колебания (0,1—5 кГц) большой интенсивности (минимальные пороги — 68—70 дБ). Интересно отметить, что их акустические трахеи не соединяются в груди (см. рис. 74).

Oecanthidae. Малые размеры затрудняют исследование тимпанальных органов этих сверчков электрофизиологическими методами, поэтому мы располагаем только предварительными данными о суммарной активности слуховых волокон в ножном нерве *Oecanthus pellucens* (Корсуновская, 1978). На полученной частотно-пороговой кривой (рис. 26, 1) видны две зоны повышенной чувствительности — в области 3 кГц (пороговая интенсивность — 55—75 дБ) и 16 кГц (пороги — 66—75 дБ). Это дает основание предполагать, что у стеблевых сверчков, так же как и у рассмотренных выше представителей Gryllidae, в тимпанальном органе имеются две группы рецепторов, по-разному реагирующих на звуки высоких и низких частот.

Gryllotalpidae. Единственная пока работа, посвященная исследованию слуховых анализаторов медведок, опубликована в 1973 г. (Жантiev, Корсуновская, 1973). В опытах были использованы два вида — *Gryllotalpa gryllotalpa* и *G. unispina*. Существенных различий в характеристиках их слуховых анализаторов заметить не удалось, поэтому мы ограничимся изложением материалов, касающихся только первого вида.

Хордотональные органы передних голеней медведок обнаруживают известное сходство с аналогичными образованиями других Ensifera, однако наблюдаются и существенные отличия от последних (Friedrich, 1930). Так, у медведок имеется лишь одна тимпанальная мембрана (передняя), причем она отделена от матрикса трахеи, и в свободном пространстве между ними располагается большая часть хордотональных сенсилл. Последние распадаются на две группы. Первая из них, вероятно, соответствующая подколенному органу, образована интегументными сенсил-

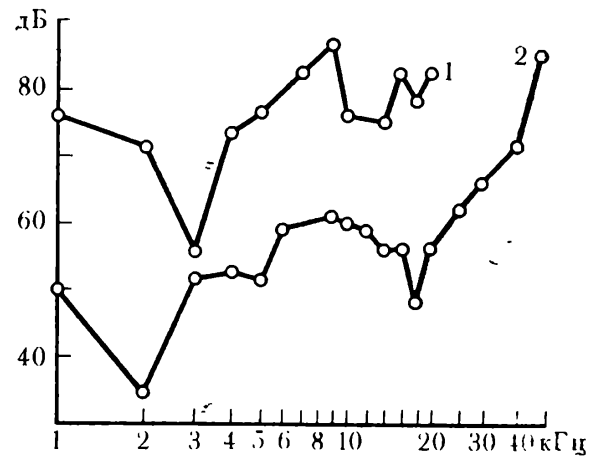


Рис. 26. Частотно-пороговые характеристики тимпанальных органов сверчков:

1 — стеблевого сверчка *Oecanthus pellucens* (по Корсуновской, 1978); 2 — медведки *Gryllotalpa gryllotalpa* (по Жантievу, Корсуновской, 1973). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

лами, посылающими свои волокна в тимпанальный и бедренный нервы; вторая (очевидно, трахеальный орган) располагается между двумя эластичными структурами — тимпанальной и трахеальной мембранами. Аксоны большинства хордотональных сенсилл поступают в тимпанальный нерв, и лишь небольшое количество проксимальных сенсилл подколенного органа посылает свои волокна в бедренный нерв.

При отведении биопотенциалов от бедренного нерва можно зарегистрировать ответы в диапазоне 1—15 кГц. Реакции на звук

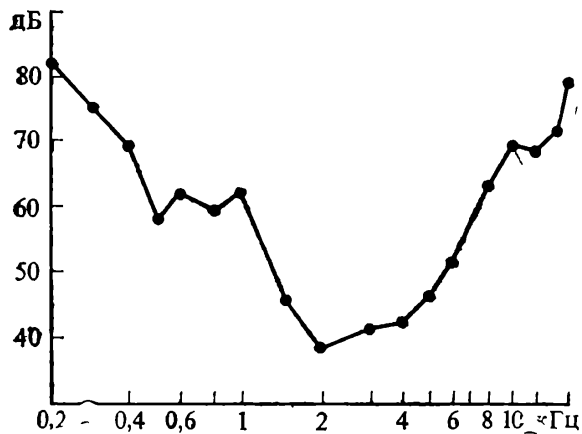


Рис. 27. Частотно-пороговая характеристика тимпанального органа *Magrettia mutica* (Stenopelmatidae). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

трахеального и дистальной части подколенного органа (отведение от тимпанального нерва) наблюдаются в полосе частот от 1 до 70 кГц. Максимальная чувствительность зарегистрирована в области 2 кГц (пороговая интенсивность не превышает 40 дБ) (рис. 26, 2). С повышением частоты стимула пороги постепенно возрастают, а затем, начиная с 9 кГц, чувствительность рецепторов вновь увеличивается. Во второй зоне оптимума (16 кГц) пороговая интенсивность составляет 46 дБ.

Результаты этих экспериментов свидетельствуют о том, что у медведок, как и у сверчков,

слуховые органы, по-видимому, состоят из двух отделов, обладающих разными частотными характеристиками.

Stenopelmatidae. Многие представители этого тропического семейства обладают ножными тимпанальными органами, но совершенно лишены крыльев. Потревоженные насекомые издаются звуки с помощью задних бедер, которыми они трут о первые сегменты брюшка. Регистрация суммарной активности волокон тимпанального нерва у *Magrettia mutica* показала (рис. 27), что слуховые рецепторы отвечают на звуки в диапазоне 0,2—16 кГц; минимальные пороги реакции (38 дБ) наблюдаются в области 2—3 кГц. Так как зона оптимума тимпанального органа совпадает с областью доминирующих частот в звуках самцов и самок (3 кГц), можно предполагать, что эти насекомые используют звук для внутривидовой сигнализации.

Acrididae. Сенсиллы Мюллера органа саранчи подразделяются на четыре группы (рис. 28, А) (Gray, 1960). Исследуя суммарную активность волокон в тимпанальном нерве и грудных коннективах, Хорридж (Horridge, 1960, 1961) получил первые факты, указывающие на способность слуховой системы этих насекомых к частотной дискриминации.

При регистрации ответов одиночных сенсилл в тимпанальном органе сначала были найдены только элементы со сходными частотными характеристиками (Suga, 1960), но анализ изменений в суммарной реакции тимпанального нерва после селективного разрушения разных частей Мюллера органа показал, что сенсиллы группы d реагируют на высокочастотные, а все остальные — на низкочастотные колебания (Попов, 1965). Вслед за этим в результате микроэлектродных исследований были получе-

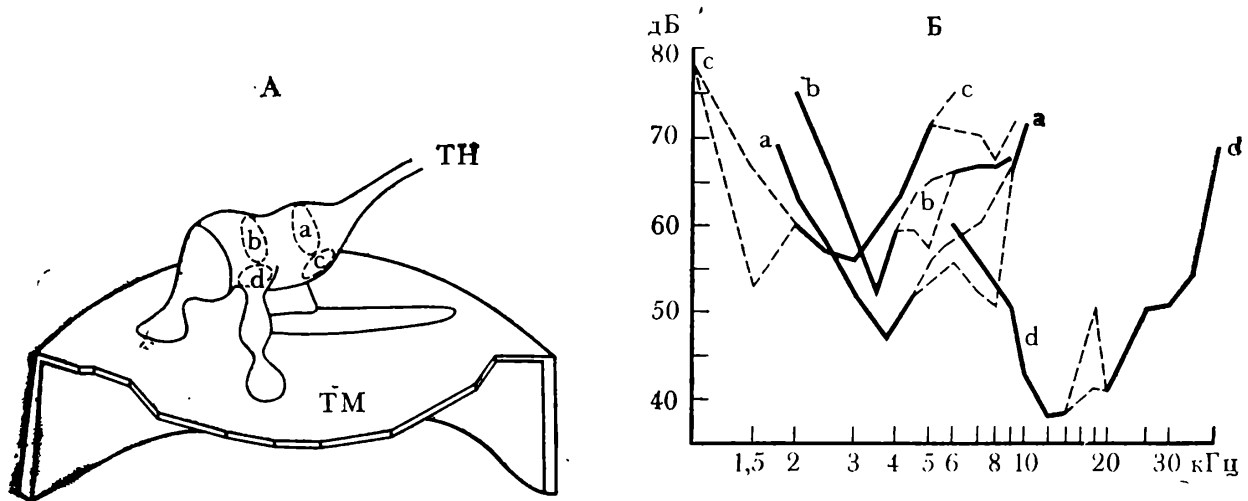


Рис. 28. Строение и функциональные характеристики тимпанального органа саранчи:

А — схема строения тимпанального органа (по Gray, 1960): а—d — четыре группы хордотональных сенсилл; ТН — тимпанальный нерв; ТМ — тимпанальная мембрана; Б — частотно-пороговые характеристики четырех групп хордотональных сенсилл в изолированном тимпанальном органе (по Michelsen, 1969). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

ны полные функциональные характеристики всех 4 групп рецепторов (Michelsen, 1966, 1968, 1971a; Römer, 1976). Согласно современным представлениям, они обладают следующими свойствами (рис. 28, Б): низкочастотные сенсиллы (а, b, c) реагируют на звуки в диапазоне от 1 до 10 кГц. Оптимум чувствительности у а-рецепторов наблюдается в области 4 кГц, b — 3,5 кГц и c — около 3 кГц. Наибольшей чувствительностью обладают рецепторы первой группы, наименьшей — последней. Высокочастотные элементы группы d отвечают на звуки в диапазоне от 6 до 40 кГц. Наиболее низкие пороги реакции регистрируются около 12 кГц.

Исследования механических свойств тимпанальной мембраны с помощью метода лазерной голографии показало, что частотные характеристики четырех групп сенсилл определяются резонансными свойствами тех специализированных участков мембраны, к которым они прикрепляются (Michelsen, 1971b).

Homoptera

Cicadidae. Тимпанальные органы цикад содержат сотни хордотональных сенсилл (до 1500), но анализ их суммарных ответов свидетельствует о том, что у каждого вида они обладают сходными частотными характеристиками, а зона оптимума обычно соответствует доминирующим частотам коммуникационных сигналов. У разных видов оптимальные частоты колеблются от 0,8 до 9 кГц, но в большинстве случаев составляют 3—5 кГц (Katsuki, Suga, 1959; Enger et al., 1969; Попов, 1969; Simmons et al., 1971; Young, Hill, 1977).

Heteroptera

Тимпанальные органы водных полужесткокрылых (*Corixidae*, *Notonectidae*, *Nepidae*) содержат по две хордотональные сенсиллы. У *Corixa punctata* они реагируют на звуки в диапазоне 0,3—20 кГц, причем одна из них (A_1) отличается большей чувствительностью (приблизительно на 30 дБ) и отчетливо выраженным оптимумом в области 1,7—2,3 кГц. Сравнение частотно-пороговых характеристик этих рецепторов из парных тимпанальных органов показало, что между ними имеются некоторые различия — клетка A_1 из правого органа обладает несколько меньшей чувствительностью, а ее оптимум смещен в сторону низких частот (Prager, 1976). У *Nepa cinerea* тимпанальный орган отвечает на звук частотой 0,1—10 кГц. Минимальные пороги (53—57 дБ) наблюдаются в области 0,9—3 кГц. Одна из клеток превышает другую по чувствительности на 12,5 дБ (Arntz, 1975). Зарегистрирована реакция на звук (0,8—10 кГц) и в тимпанальных органах гладышей (*Notonecta obliqua*) (Arntz, 1972).

Lepidoptera

Pyralidoidea. Тимпанальные органы огневок включают четыре хордотональные сенсиллы (Kennel, Eggers, 1933; Коро, Фернандес, 1973). Однако при регистрации суммарных разрядов в тимпанальном нерве у *Ostrinia nubilalis* первоначально были выделены импульсы только двух рецепторов и клетки типа В, не реагирующей на звуковые стимулы (Belton, 1962; Agee, 1969c). Используя другие объекты (*Ephestia kuehniella*, *Corcyra cephalonica* и *Galleria melonella*) и более совершенные методы регистрации биопотенциалов, мы смогли получить ответы четырех сенсилл и В-клетки (Pérez, Zhantiev, 1976) (рис. 29).

Тимпанальные органы изученных видов отвечают на звуки в диапазоне от 5 до 100 кГц. Все сенсиллы в пределах одного органа обладают идентичными частотными характеристиками. Повышенная чувствительность наблюдается в области 20 и 60—70 кГц (рис. 30). Разница в порогах на этих частотах составляет 10—

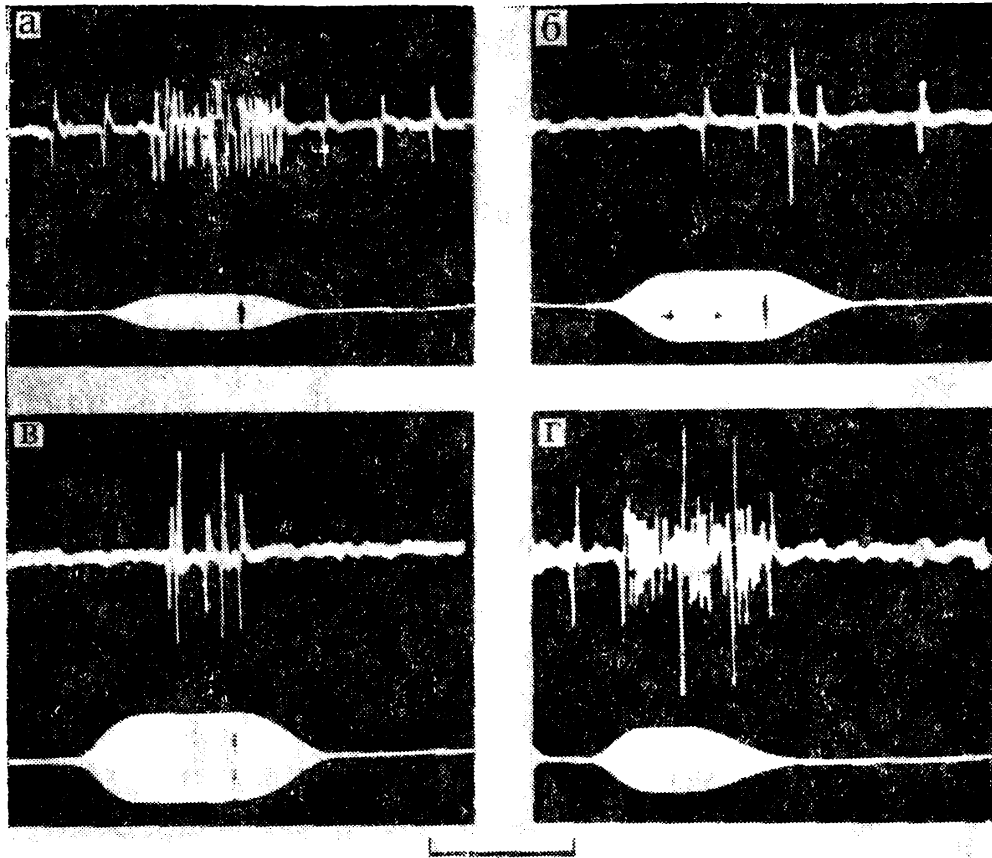


Рис. 29. Реакция на звук тимпанального органа огневки *Ephestia kuehniella* (по Pérez, Zhantiev, 1976): а — спонтанная активность клетки В и тонический ответ тимпанального органа (60 кГц, 65 дБ); б — ответ трех рецепторов: A_1 (2 импульса), A_2 и A_3 (по одному импульсу) на звуковой стимул (15 кГц, 78 дБ); в — ответ тимпанального органа на ультразвуковой сигнал (60 кГц, 57 дБ): два импульса клетки A_2 , два — клетки A_3 и один — клетки A_1 ; г — реакция тимпанального органа на звук (10 кГц) высокой интенсивности (110 дБ) — видны два высокоамплитудных импульса клетки A_4 . Отметка времени — 20 мс

20 дБ. Все четыре рецептора хорошо различаются по амплитуде спайков. Клетки A_1 и A_2 обладают максимальной чувствительностью и близкими порогами (при 15 кГц — около 65 дБ; при 60 кГц — 47—50 дБ). Если интенсивность стимула превышает на 10 дБ их пороги, в ответах появляются импульсы клетки A_3 , а при дальнейшем возрастании интенсивности на 5—10 дБ регистрируются одиночные импульсы клетки A_4 . При частотах, близких к оптимальным, число импульсов в ответах рецепторов A_2 и A_3 возрастает пропорционально логарифму звукового давления, но у клетки A_1 после достижения определенной интенсивности (при 15 кГц — 78 дБ, при 60 кГц — 67 дБ) частота импульсации резко падает.

Наличие в тимпанальных органах огневок четырех рецепторов с разными амплитудными характеристиками и чувствительностью,

по-видимому, расширяет их динамический диапазон и существенно улучшает возможности анализа интенсивности звука.

Nymphalidae. У некоторых представителей этого семейства звуки воспринимаются крыловыми тимпанальными органами. Так, у *Heliconius erato adonis* зарегистрирована реакция на звук рецепторов, расположенных в основании задних крыльев. У *Ageronia feronia* аналогичные рецепторы помещаются в основании передних крыльев (Swihart, 1967). Функции этих органов изучены еще недостаточно.

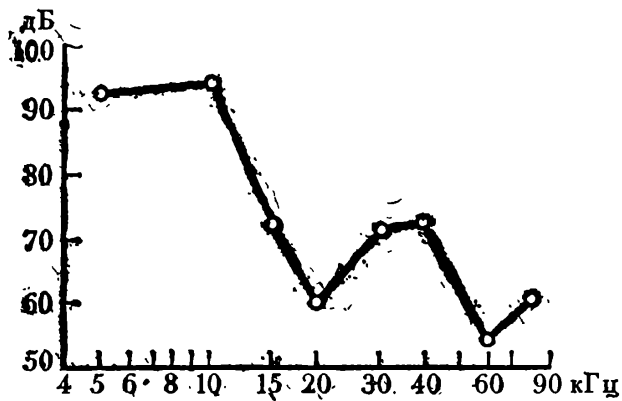


Рис. 30. Частотно-пороговая характеристика тимпанального органа огневки *Ephestia kuehniella* (по Pérez, Zhantiev, 1976). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

Sphingidae. Как ранее отмечалось, у бражников из подсемейства *Choerocampinae* слуховые органы состоят из двух компонентов: заполненного трахейными мешками 2-го членика нижнегубных щупиков и соприкасающегося с ним пилифера. Звуковые волны частотой от 5 до 100 кГц вызывают колебания щупика, которые передаются рецептору, расположенному в пилифере. Оптимальные частоты лежат в области 30—70 кГц. Предполагается, что с помощью

этого органа бражники определяют наличие ультразвуковых сигналов, но возможности их анализа очень ограничены (Roeder, Treat, 1970; Roeder, 1972).

Geometridae. Рецепторный аппарат тимпанальных органов пядениц состоит из четырех сенсилл (Kennel, Eggers, 1933). В суммарных ответах этих органов, по-видимому, очень трудно или невозможно различить дискретные импульсы отдельных сенсилл. Анализ волн, образующихся в результате их частичной суммации, позволяет думать, что на звук реагируют три или четыре клетки, обладающие сходными частотными характеристиками, но хорошо различающиеся по чувствительности (Roeder, 1974).

Noctuidae. Тимпанальные органы этих чешуекрылых относятся к категории наиболее изученных слуховых органов насекомых (Roeder, 1966, a, 1971). Их рецепторный аппарат состоит из двух хордотональных сенсилл — A_1 и A_2 — и нейрона В. Обе сенсиллы обладают сходными частотными характеристиками, но клетка A_1 приблизительно на 20 дБ более чувствительна, чем клетка A_2 . У изученных видов они отвечают на звуки в широком диапазоне частот — от 15 до 100 и более кГц, наивысшая чувствительность наблюдается в области 25—50 кГц.

Амплитудные характеристики одного из этих рецепторов (A_1) зависят от длительности стимула (Adams, 1971). Клетка A_1 адаптируется быстрее, чем A_2 (Suga, 1961). Для клетки В характер-

на ритмическая спонтанная активность. До недавнего времени считалось, что она не реагирует на звук, но более тщательный анализ ее импульсации показал, что при звуковой стимуляции частота ее разрядов несколько снижается (Lechtenberg, 1971). Тем не менее функциональное значение этой клетки остается неясным.

Neuroptera

Chrysopidae. Крыловые тимпанальные органы златоглазки (*Chrysopa*) реагируют на звук в диапазоне от 13 до 120 кГц. Наибольшая чувствительность (минимальные пороги — 60 дБ) наблюдается в области 40—50 кГц (Miller, McLeod, 1966; Miller, 1970, 1971).

* * *

Согласно общепринятому мнению, у насекомых, относящихся к разным таксономическим группам (отрядам, подотрядам и даже семействам), тимпанальные органы возникали независимо и, возможно, неоднократно, поэтому в большинстве случаев их нельзя считать гомологичными образованиями. Однако в функциональном отношении они имеют много общего. Это сходство определяется главным образом тем, что у разных насекомых тимпанальные органы выполняют аналогичные функции, и, кроме того, следует иметь в виду, что их рецепторный аппарат во всех случаях состоит из гомологичных элементов — хордотональных сенсилл.

Сами по себе эти сенсиллы, естественно, не могут адекватно отражать все изменения основных параметров звуковых сигналов, но в сочетании со вспомогательными структурами, часто представляющими собой сложные акустические системы, они образуют весьма совершенные слуховые органы, приспособленные для восприятия и разностороннего анализа биологически важных звуков.

Сравнение тимпанальных органов свидетельствует о том, что они различаются не только по положению на теле насекомых, но и по степени сложности и, прежде всего, по количеству рецепторных элементов. Так как их число колеблется в очень широких пределах — от 1—2 до 1500, то возникает вопрос о функциональном и адаптивном значении этих различий.

Судя по этологическим данным, насекомые могут воспринимать как гетероспецифические, так и интраспецифические сигналы. Слуховые органы, приспособленные исключительно для решения первой задачи, обычно включают 1—2 рецептора (*Noctui-*

dae, Sphingidae) и по существу представляют собой детекторы звука. С их помощью насекомое определяет наличие звука, его приблизительную интенсивность и направление прихода. Частотная селективность таких органов невелика, но достаточна для того, чтобы выделить из фона необходимый сигнал. Важно отметить, что, несмотря на жесткое давление отбора (единственное средство уклониться от нападения хищника!), такая слуховая система, по-видимому, не нуждалась в дальнейшем усложнении или во всяком случае ее совершенствование не было связано с увеличением числа рецепторов.

В тех же случаях, когда тимпанальные органы используются для восприятия интраспецифических сигналов, наблюдается совершенно иная картина. Наличие даже очень простой системы звуковой сигнализации приводит к заметному усложнению рецепторного аппарата. Так, например, у огневок (*Pugalisdoidea*), издающих, по мнению некоторых авторов (Сого, устное сообщ.), прекопуляционные сигналы, мы находим уже четыре сенсиллы, а у насекомых с хорошо развитыми системами связи их число возрастает до нескольких десятков или сотен.

Такое усложнение рецепторного аппарата тимпанальных органов, по-видимому, связано с совершенствованием анализа акустических сигналов, необходимым для решения трех основных задач: 1) различения внутривидовых сигналов; 2) отличия их от аналогичных звуков симпатрических видов; 3) выделения конспецифических сигналов из шума (особенно в процессе локализации источника звука).

В результате увеличения числа рецепторов и их специализации в пределах одного тимпанального органа существенно расширяются возможности анализа звуковых сигналов по амплитудным, временным и частотным параметрам.

Совершенствование амплитудного анализа достигается во всех случаях за счет введения разнопороговых элементов, что приводит к значительному расширению динамического диапазона слухового органа. Такое усовершенствование позволяет не только улучшить градуальное восприятие общей интенсивности звука, но и повысить точность измерения колебаний амплитуды в пределах сигнала, т. е. выделения его огибающей, а это, в свою очередь, повышает разрешающую способность слухового органа по времени. Кроме того, в органах, состоящих из многих сенсилл, возможно, функционирует упоминавшийся ранее механизм альтернации, позволяющий синхронизировать суммарные ответы при очень высокой частоте амплитудной модуляции, достигающей у некоторых видов 300—400 Гц.

Если сенсиллы в пределах одного органа прикрепляются к эластичным структурам, обладающим разными механическими свойствами, они могут существенно различаться по частотным характеристикам. Однако обнаружение набора таких рецепторов в тимпанальном органе не обязательно указывает на способность

слухового анализатора к частотной дискриминации сигналов. В ряде случаев эти сенсиллы, по-видимому, выполняют иные функции: расширяют диапазон воспринимаемых частот или обеспечивают оптимизацию характеристик направленности слуховых органов.

Сравнительно-физиологический анализ тимпанальных органов насекомых свидетельствует о том, что заключенные в них потенциальные функциональные возможности используются разными насекомыми по-разному, но в целом преобладают две основные тенденции. В отрядах Homoptera, Heteroptera, Lepidoptera и Neuroptera тимпанальные органы используются только для амплитудно-временного анализа сигналов, в то время как у всех изученных прямокрылых, кроме того, имеется возможность дискриминации звуков по частоте.

Адаптивное значение некоторых особенностей морфофункциональной организации слуховых органов насекомых будет обсуждаться в последующих главах. Здесь же мы только отметим, что все описанные усложнения в их организации в конечном счете направлены на достижение двух основных целей: повышения помехоустойчивости и улучшения селекционных характеристик, необходимых для распознавания и локализации биологически важных сигналов.

Джонстоновы органы

В настоящее время можно считать доказанным, что самцы комаров воспринимают с помощью Джонстоновых органов звуки летящих самок (Mayer, 1874; Roth, 1948; Wishart, Riordan, 1959; Wishart et al., 1962 и др.). Кроме того, известно, что эти органы реагируют на низкочастотные звуки у каллифор (Gewecke, Schlegel, 1970). Есть также основания предполагать, что они используются для рецепции коммуникационных сигналов у дрозофил (Manning, 1967; Bennet-Clark, 1970; Ewing, 1978) и мелких цикадовых (Claridge, Howse, 1968).

У самцов комаров гипертрофированный 2-й членик антенн содержит несколько тысяч хордотональных сенсилл. При введении в него микроэлектрода и стимуляции антенн низкочастотными звуками регистрируется суммарный синхронный ответ, во многом сходный с микрофонным потенциалом позвоночных животных (рис. 31, А). Амплитуда этого потенциала в определенных пределах зависит от интенсивности звука и его частоты. Максимальная реакция наблюдается при частотах, близких к резонансной частоте жгутика антенны. У изученных видов она составляет 270—389 Гц. Звуковые колебания, вызывающие реакцию Джонстоновых органов, лежат в диапазоне 20—600 Гц (Tischner, 1953, 1954, 1955; Tischner, Schief, 1955; Keppler, 1958b; Тамарина и др.,

1980). По данным Тишнера (Tischner, 1953), минимальные пороги реакции у *Aedes aegypti* достигают 0 дБ, однако в экспериментах с *Aedes diantaeus* и *A. communis* нам не удалось получить

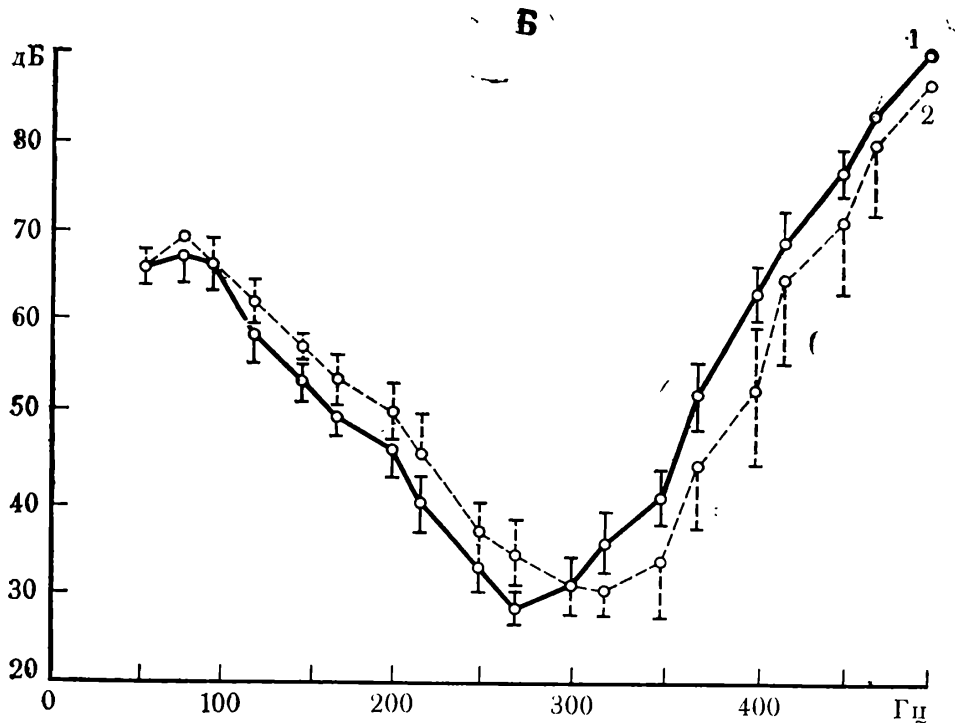
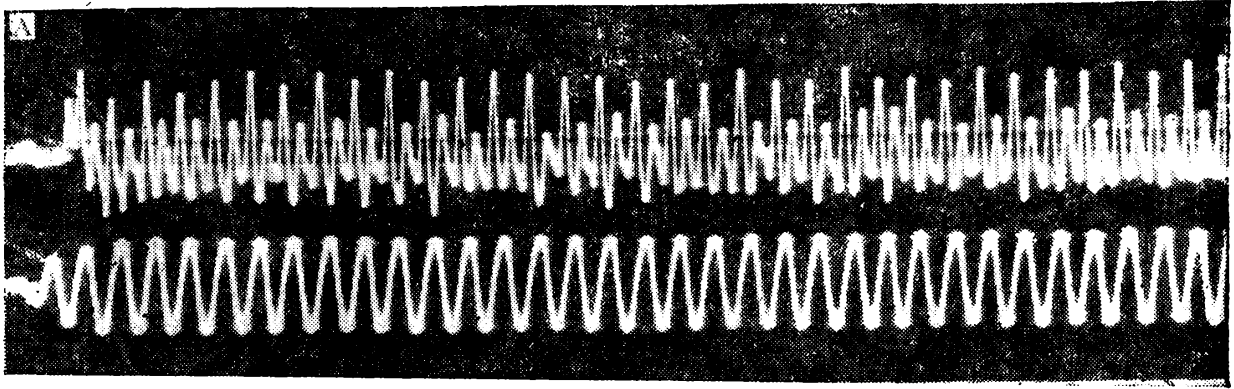


Рис. 31. А — реакция на звук Джонстонова органа самца комара *Aedes diantaeus* (частота — 300 Гц, интенсивность — 86 дБ). Б — частотно-пороговые характеристики Джонстоновых органов самцов комаров *Aedes diantaeus* (1) и *A. communis* (2) при температуре 24°C (по Тамариной и др., 1980). Вертикальные черточки — ошибки средних. По оси абсцисс — частота звука, Гц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

ответы Джонстоновых органов при интенсивностях ниже 27 дБ (Тамарина и др., 1980) (рис. 31, Б). Зависимость реакции этих органов от направления прихода звука будет рассмотрена в 12-й главе.

Глава 4

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ОТДЕЛЫ СЛУХОВЫХ АНАЛИЗАТОРОВ

СЛУХОВЫЕ ИНТЕРНЕЙРОНЫ

Исследования функциональной организации высших отделов слуховых анализаторов проводились на прямокрылых и чешуекрылых. У длинноусых прямокрылых (*Ensifera*) волокна слуховых рецепторов входят в проторакальный ганглий и образуют разветвления в чувствительном нейропиле (Rehbein, 1973; Zaret-sky, Eibl, 1978; Elsner, Popov, 1978; Eibl, Huber, 1979) (рис. 32). У саранчовых эти волокна входят в метаторакальный ганглий, но часть из них прослеживается вплоть до проторакального ганглия. В каждом ганглии они образуют разветвления, причем в метаторакальном ганглии выделяются две зоны акустического нейропиля — передняя и задняя (Попов, 1967; Rehbein, 1973, 1976; Rehbein et al., 1974) (см. рис. 38).

У чешуекрылых (*Noctuidae*) тимпанальный нерв также входит в метаторакальный ганглий, а его волокна обнаруживаются в двух других грудных ганглиях (Roeder, 1968b; Paul, 1973).

В области интенсивного ветвления рецепторные волокна образуют синаптические контакты с интернейронами, которые, по крайней мере у прямокрылых, могут быть разделены на четыре основные группы: восходящие, нисходящие, Т-образные и сегментарные (т. е. не выходящие за пределы одного ганглия). Общее число таких нейронов нельзя считать окончательно установленным ни у одного из изучавшихся видов. На первых этапах этих исследований принято было думать, что информация от сенсорных нейронов передается в высшие отделы ЦНС по 2—3 волокнам, однако впоследствии число зарегистрированных интернейронов постоянно возрастало, и сейчас оно достигает 1—2 десятков.

Не имея возможности описать все изученные слуховые интернейроны, мы в ряде случаев органичимся перечислением основных типов таких волокон. При этом прежде всего нас будут интересовать их функциональные характеристики, полученные в результате анализа ответов на стандартные звуковые послышки. Реакции этих нейронов на естественные сигналы, и все явления, связанные с пространственным слухом, мы рассмотрим в последующих разделах.

Orthoptera

Tettigoniidae

Tettigoniinae. Первые попытки исследования слуховых интернейронов у кузнечиков (*Gampsocleis buergeri*) привели к откры-

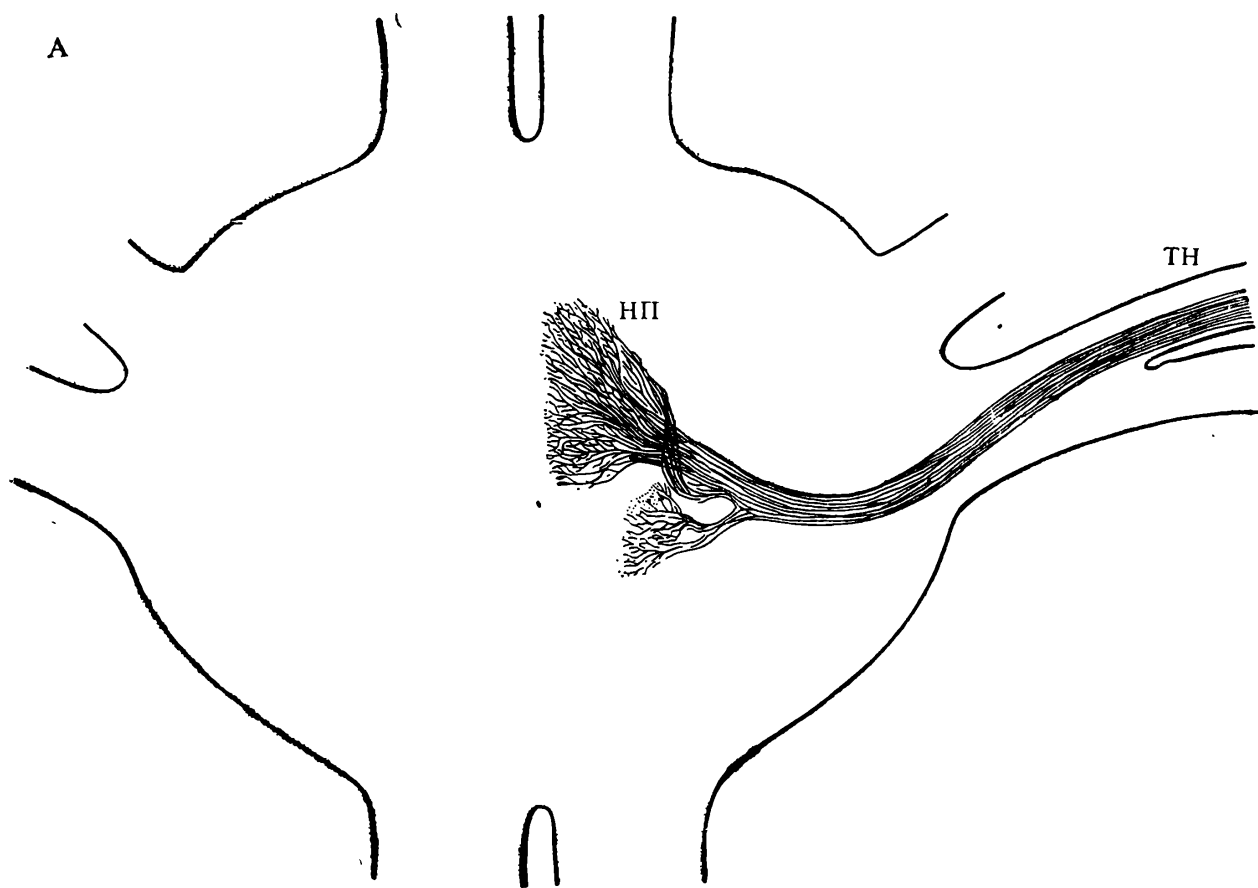


Рис. 32. А — чувствительные волокна тимпанального нерва в I грудном ганглии кузнечика *Tettigonia cantans*; Б — микрофотография чувствительного нейропиля (окраска сульфидом кобальта, препарат В. Буракова):
 НП — нейропиль; ТН — тимпанальный нерв

тию в проторакальном ганглии крупных Т-образных нейронов (ТН), посылающих свои аксоны как в надглоточный, так и в метоторакальный ганглии (Suga, Katsuki, 1961). Впоследствии подобные нейроны были найдены и у других видов кузнечиков.

Более тщательный анализ импульсации в коннективах, отходящих от проторакального ганглия, показал, что помимо ТН в них проходят и другие, более мелкие слуховые нейроны (Жантiev, Дубровин, 1968; McKay, 1969; Жантiev, 1971). В результате предварительного исследования этих волокон у *Tettigonia cantans* было установлено, что их суммарные частотно-пороговые кривые приближаются по форме к аналогичным кривым тимпанальных органов. Для выяснения связей интернейронов с рецепторами мы провели серию опытов с перерезками веточек тимпанального нерва. Регистрация ответов слуховых волокон в шейных коннективах показала, что после отключения слухового гребня полностью прекращается импульсация ТН, а на частотно-пороговых кривых мелких нейронов зона повышенной чувствительности перемещается в область 4 или 5 кГц. Анализ этих результатов позволил предположить, что ТН стимулируется сенсиллами слухового гребня, а небольшие нейроны подразделяются на две группы, одна из которых связана со слуховым гребнем, а другая — с промежуточным органом (Жантiev, 1971).

В дальнейшем исследование слуховых интернейронов проводилось параллельно в нашей лаборатории (преимущественно на *T. cantans*) и в Рурском университете (на *Decticus verrucivorus*) (Rheinlaender, Kalmring, 1973; Rheinlaender, 1975).

Полученные результаты во многом совпадают, но между ними есть и определенные различия, которые могут быть обусловлены как спецификой объектов, так и различиями в методах отведения биопотенциалов. Во всех этих исследованиях использовали стеклянные микроэлектроды, но мы, кроме того, регистрировали импульсную активность в тонких веточках расщепленных коннективов с помощью крючковидных электродов, что исключало возможность повторной регистрации одного и того же нейрона в одном опыте и позволяло точно определять направление распространения возбуждения.

Несмотря на то что к настоящему времени накоплен большой фактический материал по физиологии слуховых интернейронов кузнечиков, до сих пор не удалось разработать единую оправданную систему для их классификации. Мы будем придерживаться сравнительно простой системы, основанной преимущественно на частотных характеристиках обнаруженных нами клеток.

Согласно этой классификации все слуховые интернейроны *T. cantans* распадаются на три основные группы: А, В и С (табл. 4)¹. Нейроны первой группы (А) реагируют на звук в очень широком диапазоне частот — от 0,5 до 100 кГц. Их частотно-

¹ В табл. 4—5 штриховкой показана область торможения.

Функциональные характеристики слуховых

Тип нейрона	Частотно-пороговая характеристика *	Динамические характеристики **	Минимальный латентный период реакции, мс	Характер ответа
	ВОСХОДЯЩИЕ			
A			18	тонический
B ₁			14-16	тонический, фазно-тонический, фазный
B ₂			10-16	тонический
B ₃			30	тонический
C ₁			14, 18, 38	тонический, фазный
C ₂			14, 18, 26, 36	тонический, фазный
C ₃				тонический

* По горизонтали частота от 1 до 90 кГц, по вертикали — уровень звука от 30 до 90 дБ

Тип нейрона	Частотно-пороговая характеристика	Динамические характеристики	Минимальный латентный период реакции, мс	Характер ответа
НИСХОДЯЩИЕ				
A ₁			18	тонический
B ₁			15-18	тонический, фазный
B ₂			20	тонический
B ₃			20	тонический
C ₁			14-27	тонический, фазный
C ₂			20-22	тонический
C ₃			22-27	тонический

2 4 10 20 40 70

**По горизонтали уровень звука от 20 до 100дБ. по вертикали число импульсов в ответе от 0 до 4

пороговые кривые близки к суммарной частотно-пороговой кривой тимпанальных органов. Максимальная чувствительность наблюдается в области 10—20 кГц. В этой зоне лежат оптимальные частоты и нейронов группы В, но они реагируют на звуки в более узком диапазоне частот. Сопоставляя частотно-пороговые кривые В-нейронов, нетрудно заметить, что они распадаются на три группы: первая занимает правую, высокочастотную область, вторая — среднюю и третья — левую, низкочастотную. В соответствии с этими частотно-пороговыми характеристиками все нейроны типа В разделены нами на три подгруппы — В₁, В₂ и В₃. Большинство из них отличается высокой чувствительностью — пороги на оптимальных частотах обычно не превышают 20—40 дБ.

Нейроны третьей группы — С₁ — условно могут быть названы низкочастотными, так как они реагируют на звуки в полосе 1—15 кГц; их оптимальные частоты не превышают 5—6 кГц (обычно — 3—4 или 5—6 кГц). Кроме того, от элементов двух предыдущих групп (А и В) они отличаются низкой чувствительностью — пороговые интенсивности в зоне оптимума составляют 60—70 дБ.

Помимо волокон основных типов нам неоднократно приходилось регистрировать элементы, дающие частотно-пороговые кривые с двумя оптимальными зонами — в области 3—5 и 12—15 кГц. Чувствительность в одной из них обычно была выше, чем в другой, поэтому мы разделили такие нейроны на две группы — С₂ и С₃ (табл. 4).

Предлагаемая нами классификация слуховых интернейронов отражает не только одно из важнейших их свойств — частотную избирательность, но и связи этих клеток с рецепторами. Сопоставление частотно-пороговых кривых различных групп рецепторов и интернейронов дает основание предполагать, что клетки типа А возбуждаются всеми сенсиллами, реагирующими на звук. В-нейроны, очевидно, связаны с различными отделами слухового гребня (с. 43), а клетки С передают информацию, поступающую от промежуточного органа и частично от слухового гребня. Для проверки одного из этих предположений были проведены эксперименты с перерезками веточек тимпанального нерва, которые показали, что после отключения слухового гребня восходящие интернейроны перестают реагировать на звук, превышающий по частоте 10—12 кГц, а зона повышенной чувствительности сохраняется только в области 4—5 кГц (Жантиев, 1971).

Сравнение слуховых волокон в шейных и грудных коннективах свидетельствует о том, что они образуют сходные группы, обозначенные нами идентичными индексами (см. табл. 4). Это сходство в значительной мере определяется тем, что в исследованных коннективах проходят ветви Т-образных нейронов. Однако помимо таких клеток, несомненно, существуют восходящие и нисходящие волокна с близкими или почти тождественными характеристиками. В настоящее время мы не можем еще с уверен-

ностью отличать их от ветвей Т-образных нейронов¹, но это не имеет принципиального значения, так как не лишает нас возможности исследования импульсации, поступающей в головные и грудные ганглии. В целом полученные нами данные позволяют утверждать, что по нисходящим слуховым путям передается не меньший объем информации, чем по восходящим.

Анализируя далее динамические характеристики изученных нейронов, нетрудно заметить, что они сводятся к трем основным типам (2-я графа табл. 4). В одних случаях импульсация возрастает пропорционально логарифму звукового давления, в других — по достижении определенной интенсивности либо поддерживается далее на постоянном уровне, либо начинает снижаться. Реже наблюдается второй подъем в области максимальных интенсивностей.

Минимальные значения латентных периодов у подавляющего большинства клеток не превышают 20 мс, поэтому можно предполагать, что они связаны непосредственно с волокнами тимпанального нерва.

По характеру ответов на длительные звуковые посылки большинство нейронов может быть разделено на фазные и тонические, но у некоторых клеток длительность разряда зависит от интенсивности и частоты звука.

Как ранее отмечалось, наши данные во многом совпадают с результатами, полученными при изучении *Decticus verrucivorus* (Rheinlaender, Kalmring, 1973; Rheinlaender, 1975). Наиболее существенное различие состоит в том, что у *D. verrucivorus* не были обнаружены нейроны типа С, т. е. довольно многочисленная группа волокон, связанная, по нашим предположениям, с промежуточным органом. В поисках причин столь значительных расхождений мы провели несколько экспериментов с этим видом кузнечиков, используя метод расщепления коннективов, и сразу же обнаружили несколько волокон с оптимумом чувствительности на 5—7 кГц. Отсюда можно сделать вывод, что применение только микроэлектродной техники органичивает возможности обнаружения слуховых нейронов некоторых типов. По этой же причине, по-видимому, у *D. verrucivorus* не были найдены клетки типа В₂.

Phaneropterinae (*Isophya taurica*). Кузнечики этого вида были использованы нами для целенаправленного поиска слуховых интернейронов, участвующих в распознавании коммуникационных сигналов, поэтому полученные результаты частично будут изложены в 8-й главе.

Все обнаруженные нами восходящие интернейроны могут быть разделены на две группы. Меньшую образуют тонические низкочастотные клетки типа С, реагирующие на звук в диапазоне от 1 до 8 кГц (оптимальные частоты — 6—7 кГц) (рис. 33). Все

¹ Попытки различения таких клеток по их физиологическим характеристикам (Rheinlaender, Kalmring, 1973) нельзя признать удовлетворительными.

остальные нейроны дают частотно-пороговые характеристики, мало чем отличающиеся от таковых тимпанальных органов, и могут быть отнесены поэтому к типу А (см. рис. 33). Следовательно, у крымской изофии, в отличие от рассмотренных ранее видов, не найдены «узкополосные» нейроны типа В. Отсутствие таких элементов исключает возможность дифференцирования по частоте высокочастотных сигналов. Однако следует помнить, что диапазон

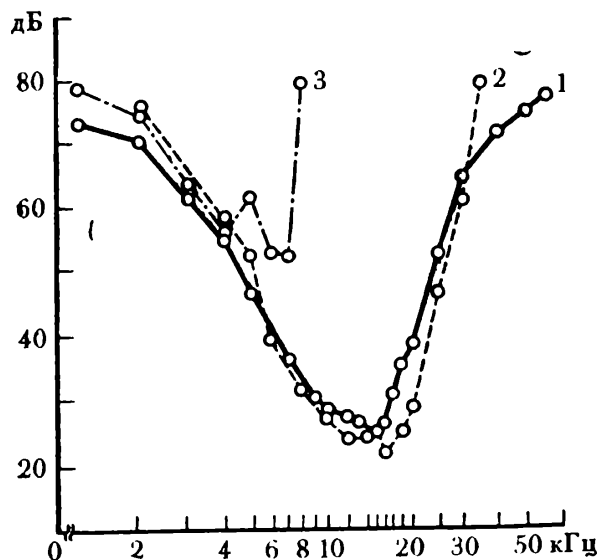


Рис. 33. Частотно-пороговые характеристики реакций тимпанального органа и восходящих слуховых интернейронов кузнечика *Isophya taurica*: 1 — тимпанальный орган, 2 — фазный нейрон (FN), 3 — низкочастотный нейрон (C). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

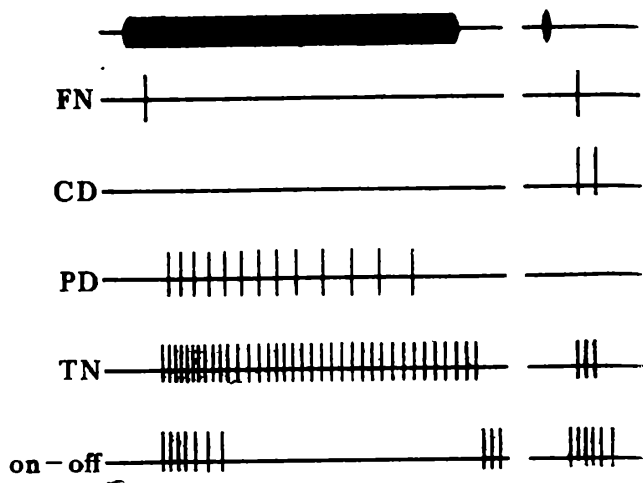


Рис. 34. Схема ответов пяти слуховых интернейронов кузнечика *Isophya taurica* на длительные (250 мс) и короткие (2 мс) звуковые посылки с частотой заполнения 15 кГц (60 дБ): FN — фазный нейрон; CD — детектор щелчков; PD — детектор пульсов; TN — тонический нейрон; on-off — on-off — нейрон

излучаемых и воспринимаемых частот у этого вида сравнительно узок и составляет приблизительно 1/3 «рабочей полосы частот» упоминавшихся выше представителей подсемейства Tettigoniinae. Оптимальные частоты интернейронов типа А и тимпанальных органов совпадают с доминирующими частотами конспецифических сигналов (12—16 кГц).

По временным характеристикам среди этих клеток удалось выделить пять интересных элементов (рис. 34). Один из них, дающий фазные реакции (FN), по-видимому, соответствует крупному Т-образному нейрону (ТН) других кузнечиков. Два тонических нейрона (ТН и РД) хорошо различаются по амплитуде импульсов, скорости адаптации и величине латентного периода реакций (ЛП). Длиннолатентная клетка (РД) характеризуется также довольно продолжительным временем суммации, поэтому при удлинении звуковых посылок (до 40 мс) наблюдается значительное снижение порогов реакции и сокращение ЛП. Четвертый нейрон

(CD) обладает противоположными свойствами, а именно отвечает только на очень короткие сигналы, не превышающие по длительности 40 мс, причем уменьшение длительности стимула (вплоть до 2 мс) приводит к снижению порога реакции и сокращению ЛП (рис. 35). Пятый нейрон на длительные звуковые посылки дает ответы on-off-типа, т. е. реагирует на включение и выключение звука. Если же длительность стимула не достигает 20 мс, ответы становятся тоническими. Продолжительность стимуляции не только определяет характер разрядов таких клеток, но и интенсивность off-реакции. При увеличении длительности стимула число импульсов в этой фазе ответа постепенно сокращается и при звуковых посылках, в 3—4 раза превышающих по продолжительности призывные сигналы (250 мс), off-реакция исчезает.

Gryllidae

Gryllinae. У сверчков ответы слуховых интернейронов впервые были обнаружены при регистрации суммарной импульсации в коннективах, отходящих от I грудного ганглия (Horridge, 1960; Suga, 1963). Позднее у домового сверчка (*Acheta domesticus*) в этом ганглии с помощью микроэлектродов удалось выделить две клетки с разными частотными характеристиками (оптимальные частоты 4—4,5 и 12—15 кГц) (Попов, 1969). Использование метода расщепления коннективов на тонкие пучки волокон позволило затем иссле-

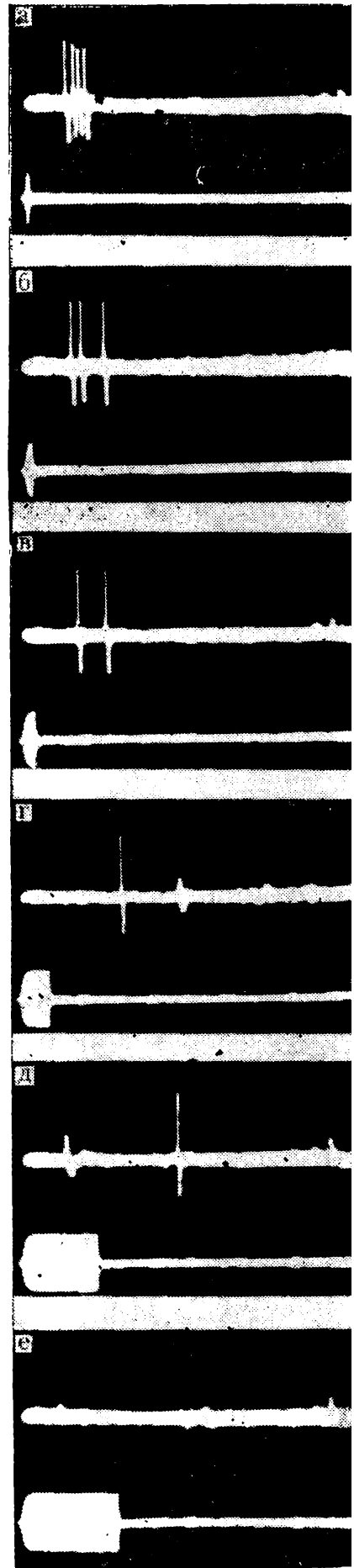


Рис. 35. Реакция детектора щелчков (CD) кузнечика *Isophya taurica* на звуковые стимулы разной длительности (частота заполнения — 15 кГц, интенсивность — 79 дБ):
 а — 2,5 мс; б — 5 мс; в — 7 мс; г — 16 мс; д — 40 мс; е — 50 мс

довать основные свойства трех восходящих (А, В, С) и двух нисходящих (D, E) волокон у двупятнистого сверчка (*Gryllus bimaculatus*) (Жантиев, Чуканов, 1972б). Два из них (В и С) были найдены также у *G. campestris* (Stout, Huber, 1972). Их характеристики впоследствии неоднократно описывались в специальных работах (Жантиев и др., 1975а, б; Rheinlaender et al., 1976; Huber, 1977; Wohlers, Huber, 1978; Elsner, Popov, 1978).

Микроэлектродные исследования слухового нейропиля показали, что в проторакальном ганглии встречаются нейроны, связанные не только с тимпанальными органами, но и с другими механорецепторами, реагирующими на звук. По частотным характеристикам они были разделены на 6 типов (Попов, 1973). Однако, регистрируя активность нейронов в пределах одного ганглия, очень трудно, а иногда невозможно определить их функциональную роль в нейронной сети, т. е. выяснить, являются ли они восходящими, нисходящими, сегментарными, проходящими и т. п. Использование современных методов импрегнации нейронов солями кобальта дает пока ограниченные результаты, так как позволяет окрашивать только наиболее крупные клетки. Решение этих вопросов необходимо для правильного понимания процессов, протекающих в ганглии при обработке акустической информации, поэтому мы провели исследование волокон, реагирующих на звук, во всех грудных коннективах у *G. bimaculatus*.

Восходящие нейроны

Используя предложенные нами буквенные обозначения (Жантиев, Чуканов, 1972 б), все обнаруженные в шейных коннективах восходящие волокна целесообразно разделить на три основные группы: А, В, С. Нейроны первой группы (А) реагируют на звуки в широком диапазоне частот (0,2—20 кГц). Обычно они дают частотно-пороговые кривые с тремя минимумами в диапазонах 0,4—0,8, 4—5 и 10—12 кГц (табл. 5). У клеток второй группы (В) оптимальная частота лежит в области 16 кГц. Наблюдающиеся на некоторых частотно-пороговых кривых дополнительные минимумы на 4—5 кГц обычно выражены слабее (см. табл. 5). У нейронов третьей группы (С), напротив, отсутствует высокочастотный минимум. Зона повышенной чувствительности лежит в области 3—5 кГц, но у некоторых клеток, кроме того, наблюдается снижение порогов реакции в диапазонах 0,5—0,8 и 1 кГц.

По числу и положению минимумов на частотно-пороговых кривых нейроны в пределах каждой группы могут быть разделены на подгруппы, обозначаемые цифровыми индексами: С₁, С₂ и т. д. Некоторые из них включают только по одному нейрону, другие — по два или несколько. Общее число восходящих слуховых волокон, по нашим данным, приближается к двум десяткам. В целом на частотно-пороговых кривых этих нейронов выделяются четыре минимума на частотах 0,5—0,8; 1; 3—5 и 14—16 кГц. Все эти

минимумы, за исключением второго (1 кГц), были отмечены также при изучении слуховых волокон в нейропиле I грудного ганглия (Попов, 1973). Принимая во внимание данные о частотных характеристиках рецепторов, реагирующих на звук (Жантиев, Чуканов, 1972а; Dambach, 1972), можно с высокой долей вероятности считать, что первый из этих минимумов определяется трихонидными сенсиллами, второй — подколенным органом, третий — проксимальной частью трахеального органа, а четвертый — его дистальной частью. В подтверждение этих предположений можно привести и некоторые экспериментальные данные. Так, отключение дистальных сенсилл трахеального органа приводит к исчезновению ответов нейронов V_1 в диапазоне 12—80 кГц, но мало влияет на его чувствительность в области 5 кГц (рис. 36) (Жантиев, Чуканов, 1972б). После удаления передних ног на частотно-пороговых кривых слуховых нейронов сохраняется только низкочастотный оптимум в области 0,6 кГц; следовательно, рецепторы, формирующие высокочастотные минимумы (в том числе на 1 кГц), находятся в ногах, а сенсиллы, реагирующие на низкочастотные колебания, локализуются где-то на поверхности тела.

Таким образом, как и в случае с кузнечиками, наша классификация отражает не только частотные характеристики интернейронов, но и их связи с различными группами рецепторов. Если же несколько клеток обладает сходными или тождественными частотно-пороговыми кривыми, то для их различения можно использовать другие функциональные свойства, такие как скорость адаптации, величина латентного периода, динамические характеристики и др.

Сопоставляя материалы, помещенные в первую вертикальную графу табл. 5, можно отметить следующее. Нейроны типа А реагируют на звук в широком диапазоне частот — от 0,2 до 20 кГц. Высокочастотный оптимум лежит в области 10—12 кГц, а не на 16 кГц, как у многих других нейронов. Правая ветвь частотно-пороговой кривой поднимается очень круто вверх и уже при 16—18 кГц достигает уровня 90—100 дБ, что указывает на наличие сильного тормозного влияния со стороны высокочастотных рецепторов.

Нейроны типа В распадаются на три группы по ширине диапазона воспринимаемых частот. Максимальными возможностями

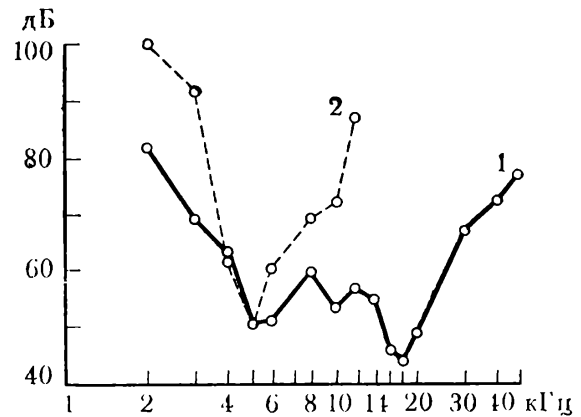


Рис. 36. Частотно-пороговая характеристика реакции нейрона V_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* до (1) и после (2) отключения дистального отдела трахеального органа. Длительность стимула 50 мс. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

Функциональные характеристики слуховых интернейронов сверчка

Тип нейрона	Частотно-пороговая характеристика*	Динамические характеристики**	Минимальный латентный период, мс	Характер ответа	Привыкание к естественному сигналу
ВОСХОДЯЩИЕ					
A			18 (0,8) 16 (5) 19 (12)	тонический (0,2-2; 8-12) фазный или тонический (3-5) фазный (15-20)	частичное
B ₁			15 (16)	тонический	частичное
B ₂			14	тонический	нет
B ₃			60	тонический	
C ₁			12 (5)	тонический	нет
C ₂				фазный, фазно-тонический, тонический	полное или частичное
C ₃			15 (0,6) 18,38 (5)	фазный, фазно-тонический, тонический	полное или частичное
C ₄			11 (0,6) 17 (1) 18 (5)	тонический (0,6; 1), фазно-тонический (4-5)	частичное

Таблица 5

Gryllus bimaculatus (цифры в скобках—частота, кГц)

Тип нейрона	Частотно-пороговая характеристика	Динамические характеристики	Минимальный латентный период, мс	Характер ответа	Привыкание к естественному сигналу
НИСХОДЯЩИЕ					
D ₁			16, 18 21, 23	тонический	нет или частичное
D ₂			20	тонический	нет или полное
E ₁			15(5), 17(16)	тонический (5), фазный (16)	нет или частичное
E ₂			20(8)	тонический	нет
F			20(5) 23 (12-18)	фазный или тонический	полное или частичное

* По горизонтали—частота от 0,4 до 30 кГц, по вертикали—уровень звука от 30 до 90 дБ.

** По горизонтали—уровень звука от 30 до 100 дБ, по вертикали—число импульсов в ответе от 0 до 12

В этом отношении обладает упоминавшийся ранее нейрон В₁. При описании его свойств мы подчеркивали, что помимо хорошо выраженного оптимума на 16 кГц он имеет дополнительную зону повышенной чувствительности вблизи 4—5 кГц (Жантиев, Чуканов, 1972 б; Жантиев и др., 1975 а, б). Нейрон В₂ реагирует на звук обычно в высокочастотной части спектра—от 5—6 до 80—100 кГц. Резкое возрастание порогов реакции в области 6—10 кГц свидетельствует о том, что эти клетки тормозятся низкочастотными рецепторами тимпанального органа. Область полного торможения охватывает только полосу 1,5—6 кГц, поэтому в некоторых случаях нам удавалось зарегистрировать ответы на колебания очень низких частот—0,2—1 кГц. Клетки типа В₃, в отличие от предыдущих, работают в чрезвычайно узком диапа-

зоне частот и интенсивностей. Их ответы наблюдаются только вблизи 16 кГц (12—20 кГц), а пороги не опускаются ниже 70 дБ.

Среди низкочастотных волокон (группа С) легче всего регистрируется высокочувствительный нейрон C_1 , детально описанный в опубликованных ранее работах (Жантиев, Чуканов, 1972б; Жантиев и др., 1975 а, б; Rheinlaender et al., 1976; Huber, 1977). Минимальные пороги реакции (около 30 дБ) наблюдаются у этой клетки в области 5 кГц, но, кроме того, на некоторых частотно-пороговых кривых бывает заметна область повышенной чувствительности в районе 1,5 кГц.

Волокна группы C_2 дают частотно-пороговые кривые с одним минимумом на 4—5 кГц. Они различаются по уровню чувствительности, ширине диапазона воспринимаемых частот и другим признакам, но почти все сравнительно быстро привыкают к естественным сигналам. Только одна из зарегистрированных нами клеток в течение длительного времени отвечала на призывные сигналы.

Для большинства нейронов с дополнительным оптимумом в области 0,5—0,6 или 0,8 кГц (C_3) также характерно быстрое привыкание к повторяющимся стимулам, но среди них встречаются и такие элементы, которые дают устойчивые ответы на призывные сигналы.

Нейроны, образующие группу C_4 , отличаются от предыдущих не только наличием двух низкочастотных оптимумов (0,5; 1 кГц), но и сравнительно низкой чувствительностью в области 4—5 кГц. Однако, несмотря на это, некоторые из них в течение длительного времени реагируют на призывные и агрессивные сигналы.

Анализ данных из второй вертикальной графы табл. 5 свидетельствует о том, что у сверчков, как и у кузнечиков, выделяются три основных типа зависимостей уровня импульсации нейронов от интенсивности звука. Для одной из них характерно равномерное возрастание частоты импульсации с ростом интенсивности, для другой — сохранение импульсации на постоянном уровне, для третьей — сложные изменения активности нейрона, отражающие влияния других (чаще всего тормозных) элементов. В первом случае мы получаем графики, в той или иной мере приближающиеся к прямой (B_1), во втором — кривые с характерной зоной плато (C_1), в третьем — кривые с минимумом в области средних и высоких интенсивностей (C_4). Как и у кузнечиков, динамическая характеристика нейронов может при прочих равных условиях зависеть от частоты сигнала. В некоторых случаях ее изменения сопряжены с общим изменением длительности разряда (из тонического он может превращаться в фазный), но довольно часто характер ответа почти не изменяется. Примером в этом отношении может служить нейрон B_1 .

По длительности минимальных латентных периодов (ЛП) все исследованные нами волокна распадаются на две группы — ко-

ротко- и длиннолатентные. Первая из них включает клетки, ЛП которых колеблется от 11 до 20 мс. Судя по всем имеющимся у нас данным, они непосредственно связаны с афферентными волокнами. К их числу относятся нейроны типа А и большинство клеток из групп В и С. Во вторую — длиннолатентную — группу попадают нейроны с минимальным ЛП, превышающими 20 мс. Число таких волокон невелико, но они встречаются и среди высокочастотных и низкочастотных нейронов — В₃, С₃. Причины удлинения ЛП таких клеток пока остаются неясными. Они могут определяться как особенностями синаптических связей с афферентами, так и влиянием других элементов нейронной сети (вставочных, тормозных и пр.). На последнюю возможность указывает довольно сложная зависимость ЛП некоторых клеток от интенсивности звука. Так, например, у нейронов типа А при 800 Гц с ростом интенсивности стимула величина ЛП падает по экспоненте, а при 5 кГц график приобретает V-образную форму. Аналогичная закономерность наблюдается и у некоторых клеток из группы С₃.

Среди исследованных нами восходящих нейронов явно преобладают клетки с тоническим или фазно-тоническим разрядом, но у многих из них скорость адаптации зависит от условий стимуляции. В ряде случаев на характер ответа заметно влияет частота звука. Так, у клеток типа А или С₃ повышение частоты приводит к превращению тонической реакции в фазную. В других случаях аналогичные преобразования вызываются изменением интенсивности звука.

При прочих равных условиях характер разряда зависит также от частоты повторения стимула. По скорости привыкания мы условно разделили все восходящие нейроны на три группы. К первой относятся полностью привыкающие элементы, т. е. нейроны, отвечающие только на 1—2 первых предъявления естественного сигнала (большинство клеток С₂ и С₃). Ко второй — привыкающие частично, т. е. нейроны, чьи ответы претерпевают некоторые изменения, но полностью не исчезают (А₁, В₁, С₄). Третью группу образуют не привыкающие нейроны (В₂, С₁). Клетки второй и третьей групп представляют для нас наибольший интерес, так как позволяют производить исследование процессов, протекающих при восприятии длящихся коммуникционных сигналов.

Результаты перерезок коннективов, отходящих от I грудного ганглия, свидетельствуют о том, что подавляющее большинство восходящих слуховых нейронов синаптически связано с афферентными волокнами в нейропиле этого ганглия. Однако А-клетки переставали отвечать на звук после перерезки коннективов между I и II грудными ганглиями. В результате тщательного исследования волокон в этих коннективах было установлено, что постсинаптические окончания клеток типа А находятся во II ганглии, и их возбуждение осуществляется, по-видимому, какими-то нисходящими волокнами. Так что А-нейроны, несмотря

на сравнительно короткие латентные периоды, являются нейронами III порядка.

В результате применения методов прижизненной окраски нервных клеток солями кобальта получены первые сведения о структуре двух слуховых интернейронов — V_1 и C_1 (Wohlers, Huber, 1978; Попов et al., цит. по: Elsner, Попов, 1978). Согласно этим данным большинство дендритов клетки V_1 расположено контралатерально по отношению к соме, а ее аксон входит в надглоточный ганглий, где он дает несколько разветвлений, концентрирующихся преимущественно в протоцеребруме. Предварительные результаты окраски C_1 -нейрона свидетельствуют о том, что его сома также расположена контралатерально по отношению к дендриту, который дает окончания в передней части слухового нейропиля. Аксон этой клетки прослеживается в надглоточном ганглии, где он дает ответвления во фронтальную часть протоцеребрума и в промежуточную область между прото- и дейтоцеребрумом (Rheinlaender et al., 1976).

В последнее время для исследования слуховых интернейронов сверчков помимо двух видов *Gryllus* стали использовать и других представителей сем. Gryllidae. Нейроны типов А, V_1 и C_1 были найдены нами у *Melanogryllus desertus*, *Gryllodinus kerkennensis* и *Turanogryllus lateralis*. Три восходящих нейрона (тонический, адаптирующийся и привыкающий) были недавно описаны у *Teleogryllus commodus* (Hill, 1974; Ball, Hill, 1978; Boyan, 1979a). Все они проявляют максимальную чувствительность в области доминирующих частот коммуникационных сигналов (4—5 кГц).

Нисходящие нейроны

Исследование волокон в коннективах между грудными ганглиями позволило выделить большой комплекс нисходящих слуховых нейронов. Сравнение их с восходящими волокнами показало, что по числу и объему передаваемой информации между ними нет существенных различий. По-видимому, некоторая часть этих нейронов имеет Т-образную структуру, но идентифицировать их ветви с помощью синхронной регистрации пока не удалось, поэтому мы рассматриваем восходящие и нисходящие слуховые пути как две самостоятельные группы волокон.

По частотным характеристикам нисходящие нейроны могут быть разделены на две группы — D и E (Жантиев, Чуканов, 1972б) (см. табл. 5). Первая из них эквивалентна нейронам типа С, вторая близка к элементам В-типа.

Нейроны группы D, проявляющие повышенную чувствительность в области 3—5 кГц, в свою очередь, распадаются на две подгруппы. Одна из них (D_1) дает частотно-пороговые кривые с оптимумом только на 3—5 кГц, у другой (D_2) наблюдается дополнительное снижение порогов реакции при частотах 0,5—0,6 кГц.

Нейроны типа E_1 реагируют на звуки в широком диапазоне частот от 0,5 до 60 кГц. На их частотно-пороговых кривых выделяются две зоны оптимума — на 5 и 16 кГц. У клеток типа E_2 низкочастотный оптимум смещен в область 8 кГц, а нейроны F -типа, отвечающие только на звуки высоких интенсивностей, дают заметное снижение порогов реакции в трех областях — на 4—5, 9 и 16 кГц.

Таким образом, во II грудной ганглий передается информация как от обоих отделов тимпанального органа, так и от низкочастотных механорецепторов. Ответы слуховых волокон регистрируются и в коннективах между II и III грудным ганглиями. В нейропиле мезоторакального ганглия недавно были обнаружены нейроны типов D_1 , E_2 , F , а также клетки с повышенной чувствительностью в области 3—5 и 8—9 или только 15 кГц (Elepfandt, Popov, 1979). В последнее время стали появляться сообщения о регистрации нисходящих слуховых нейронов и у других видов сверчков (*Melanogryllus desertus*, *Teleogryllus commodus*) (Elepfandt, Popov, 1979; Boyan, 1979b).

Сегментарные нейроны

У сверчков в I грудном ганглии найдена пара крупных симметрично расположенных нейронов (Casaday, Hoy, 1977; Popov et al., 1978; Wohlers, Huber, 1978). Результаты окраски их солями кобальта показали, что дендриты расположены ипсилатерально относительно тел, а толстые U-образно изогнутые аксоны переходят на контралатеральную сторону, где дают две сильно ветвящиеся коллатерали (рис. 37). По основным функциональным свойствам эти клетки близки к нейронам C_1 , но отличаются от них по амплитудным характеристикам, не имеющим зоны насыщения. Селективное раздражение контралатеральных рецепторов оказывает на них тормозное действие, поэтому предполагается, что они играют определенную роль в механизме, обеспечивающем локализацию источника звука.

Oecanthidae

У стеблевых сверчков (*Oecanthus pellucens*) удалось выделить в шейных коннективах группу восходящих нейронов, реагирующих на звук в диапазоне от 1 до 20 кГц. Минимальные пороги их реакции лежат в области 3,5 кГц, т. е. на основной частоте конспецифических сигналов, но по крайней мере у одной из этих клеток имеется дополнительная зона повышенной чувствительности в диапазоне 12—15 кГц (Корсуновская, 1978).

Gryllotalpidae

В процессе изучения слуховых анализаторов медведок нам удалось проанализировать ответы на звук двух восходящих (A, C), трех нисходящих (D, E, F) и одного T-образного волокна

(В) (Жантиев, Корсуновская, 1973). Наличие у последнего нейрона двух ветвей было доказано методом синхронной регистрации импульсов в коннективах, отходящих от I грудного ганглия. Основные характеристики восходящих нейронов представлены в табл. 6. Клетки А—С обладают рядом признаков, сближающих их с аналогичными нейронами сверчков. Об этом свидетельствуют

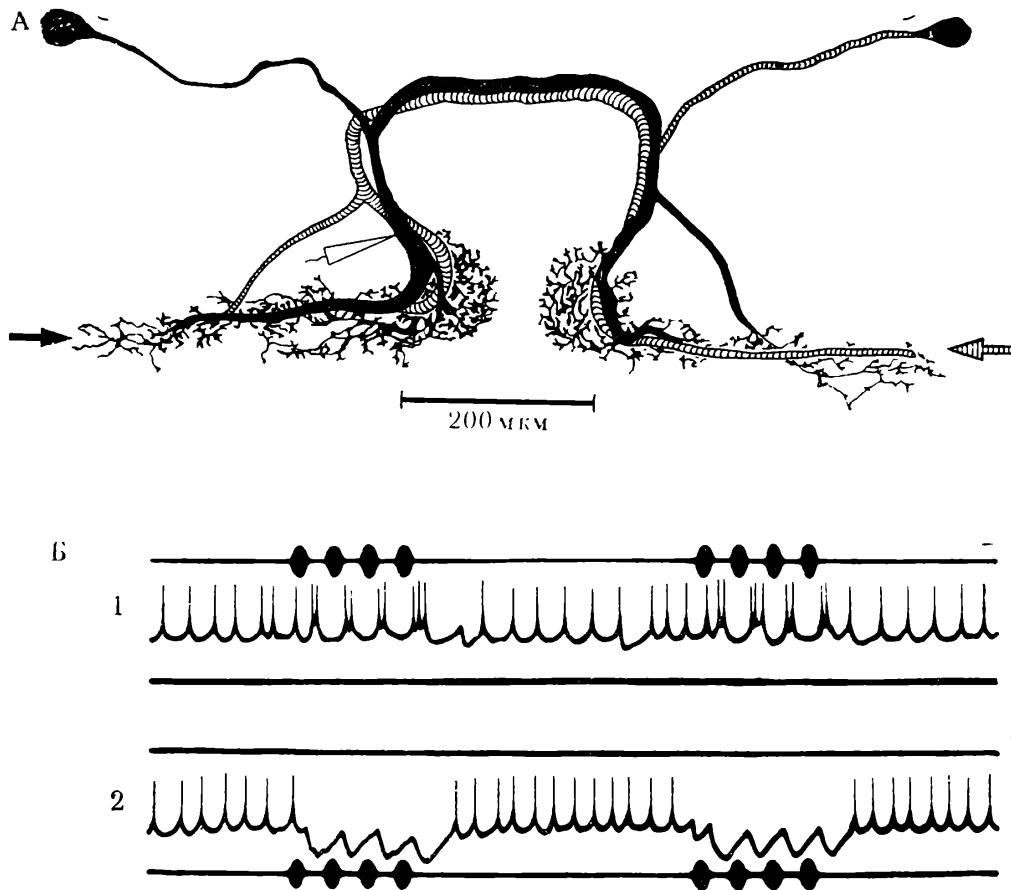
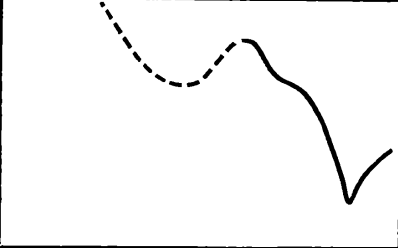
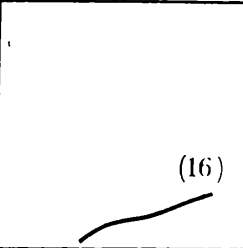
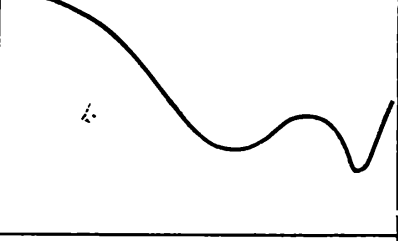
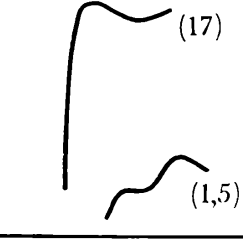
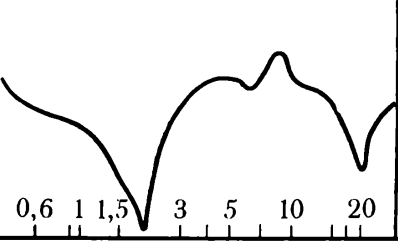
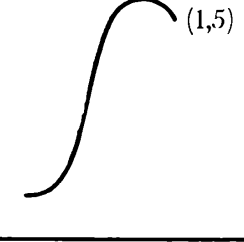


Рис. 37. А — реконструкция двух сегментарных слуховых интернейронов (omega-cell) в I грудном ганглии сверчка *Gryllus bimaculatus* (внутриклеточная окраска нитратом кобальта); Б — реакции левого нейрона на призывный сигнал (внутриклеточная регистрация) при стимуляции ипсилатерального (1) и контралатерального (2) тимпанального органа (по Huber, 1980)

соотношения амплитуд их импульсов в нерасщепленных коннективах и характер ответов на стимулы разных частот. Так, у медведок, как и у сверчков, нейрон А дает ответы фазного типа, а его импульсы имеют максимальную амплитуду. В ответах нейронов В и В₁ при уровне стимула, превышающем 90 дБ на низких частотах наблюдается тормозная пауза. Клетка С, подобно С₁, «остро настроена» на основную частоту призывного сигнала, а уровень ее импульсации в широких пределах не зависит от интенсивности звука и т. д. Однако наряду с определенным сходством нейроны А—С медведок и А, В₁ и С₁ сверчков обнаруживают и некоторые различия. Наиболее существенное из них со-

Таблица 6

Функциональные характеристики слуховых интернейронов медведки
Grylotalpa unispina (цифры в скобках—частота звука, кГц)

Тип нейрона	Частотно-пороговая характеристика*	Динамическая характеристика**	Минимальный латентный период, мс	Характер ответа	Привыкание к призывному сигналу
ВОСХОДЯЩИЕ И Т-ОБРАЗНЫЕ					
А			12(18)	фазный	нет реакции
В (ТН)			18(15)	фазный (1,5) тонический (17)	полное
С			10(1,5)	тонический	нет

* По горизонтали—частота звука от 0,4 до 30 кГц, по вертикали—уровень звука от 30 до 100 дБ

**По горизонтали—уровень звука от 40 до 110 дБ, по вертикали—число импульсов в ответе от 0 до 14.

тоит в том, что клетка А быстро привыкает к низкочастотным сигналам, а нейрон С, в отличие от С₁, возбуждается высокочастотными рецепторами.

Stenopelmatae

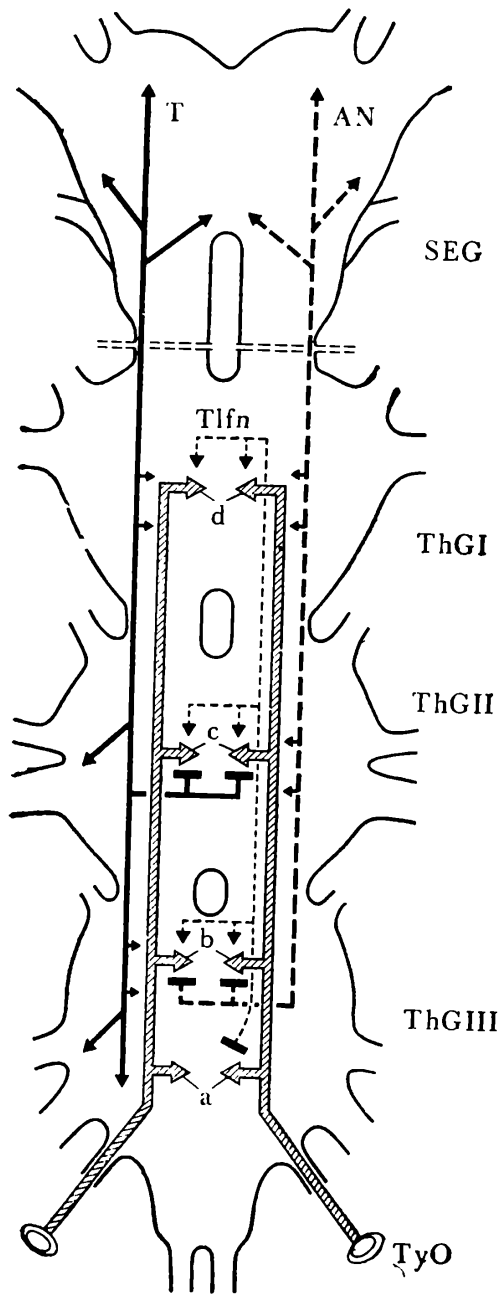
У *Magrettia mutica* в шейных коннективах зарегистрировано несколько восходящих нейронов со сходными частотно-пороговыми характеристиками. Все они реагируют на звук в диапазоне от 0,2 до 12—18 кГц. Максимальная чувствительность наблюдается в области 3 кГц (минимальные пороги — 35—37 дБ), т. е. зоне оптимума тимпанальных органов.

Acrididae

У саранчи (*Locusta migratoria*) к настоящему времени детально изучены функциональные свойства 15 слуховых интернейронов, обозначаемых индексами В, С, F, G, К и Tln. Некоторые из них

(B_1 , B_2 , Tlfn), кроме того, достаточно хорошо изучены в морфологическом отношении (Kalmring et al., 1972a, b; Rehbein et al., 1974; Kalmring, 1975a, b; Rehbein, 1976). Все эти клетки разделяются на три группы: восходящие, т. е. идущие из III грудного до надглоточного ганглия; Т-образные — дающие, кроме того, нисходящую ветвь (из II в III грудной ганглий) и грудные (Tlfn), т. е. ограниченные пределами трех грудных ганглиев (рис. 38).

Их основные функциональные характеристики даны в табл. 7, составленной по материалам, опубликованным в перечисленных



















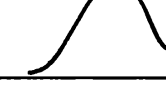




выше работах. Сравнительный анализ этих нейронов не оставляет сомнений в том, что они имеют очень много общего с интернейронами кузнечиков и сверчков. Так, анализируя частотные характеристики нейронов саранчи, нетрудно заметить, что среди них могут быть выделены широкополосные элементы (C_{5-8} , K), низкочастотные (Tlfn, F_1) и высокочастотные (F_2). Кроме того, среди изученных нейронов есть клетки, тормозящиеся при определенном сочетании частотных и амплитудных параметров сигнала (B, G). Аналогичная картина наблюдается и при сравнении динамических характеристик. Как и в рассмотренных ранее случаях, зависимость импульсации от интенсивности звука носит линейный характер либо выражается кривыми с более или менее отчетливой зоной насыщения (плато) или подавления уровня активности

Рис. 38. Схема организации слухового анализатора саранчи *Locusta migratoria* (по Rehbein, 1976):

ThG I, ThG II, ThG III — грудные ганглии; SEG — надглоточный ганглий; a—d — слуховой neuropil; AN — восходящий нейрон; Т — Т-образный нейрон; Tlfn — грудной низкочастотный нейрон; TuO — тимпанальный орган

при высоких интенсивностях (колоколовидные кривые). Все слуховые интернейроны саранчи реагируют на звуки тоническими разрядами, но у клеток типов B и G ответы становятся фазными при определенных условиях стимуляции.

Функциональные характеристики слуховых интернейронов саранчи
Locusta migratoria (по Kalmring, 1975)

Тип нейрона	Рецептивное поле	Динамическая характеристика	Характер ответа	Привыкание к естественному сигналу
B ₁			фазный или тонический	частичное
B ₂			фазный или тонический	
C _{1;2}			тонический	почти нет
C ₄			тонический	
C _{5;6}			тонический	
C ₇			тонический	
C ₈			тонический	
F ₁			тонический	
F ₂			тонический	
G			фазный или тонический	частичное
K			фазный	
Tln	2-20 кГц, оптимум- 3-5 кГц		тонический	нет

Во 2-ой вертикальной графе этой таблицы по горизонтали — частота, по вертикали — интенсивность звука; в 3-ей графе по горизонтали — интенсивность звука, по вертикали — число импульсов в ответе.

Реакция на естественные (стридуляционные) сигналы зарегистрирована у нейронов пяти типов — В, С, F, G и T1fn. У В и G наблюдается частичное привыкание, у T1fn и С — это явление отсутствует или проявляется в очень слабой степени. Большинство из этих нейронов (В, G и С) реагирует не только на звук, но и на вибрации субстрата, воспринимаемые субгенуальными органами (Šokl et al., 1977).

* * *

Сопоставляя результаты, полученные при изучении слуховых интернейронов разных групп прямокрылых, необходимо прежде всего отметить, что этими исследованиями затронута только часть слуховых нейронных сетей, и в будущем можно ожидать открытия и описания дополнительных элементов. Тем не менее накопленные данные позволяют составить представление об общих закономерностях обработки акустической информации на уровне первых синаптических переключений и отметить специфические особенности этих преобразований, характерные для отдельных групп насекомых.

Общее число обнаруженных к настоящему времени восходящих интернейронов в каждом из трех надсемейств приближается к полутора—двум десяткам. Это совпадение, по-видимому, нельзя считать случайным или временным, и, хотя мы не знаем их конечного числа, есть достаточно оснований предполагать, что слуховые анализаторы кузнечиков, сверчков и саранчовых обладают приблизительно равной степенью сложности.

Изложенные выше материалы свидетельствуют о том, что подавляющее большинство интернейронов хорошо различается по основным функциональным характеристикам, в результате чего они могут быть разделены на несколько групп. Сопоставляя далее такие группы у разных объектов, нетрудно заметить, что у всех прямокрылых существуют не только элементы или комплексы клеток со сходными характеристиками, но и общие тенденции в их специализации. Для того чтобы нагляднее представить эти закономерности, целесообразно сравнить основные типы частотных, амплитудных и временных характеристик изученных нейронов.

При анализе частотно-пороговых кривых во всех трех случаях прежде всего выделяются нейроны, реагирующие на звук во всем диапазоне частот, воспринимаемом тимпанальными органами. Остальные элементы обладают определенной селективностью, и их ответы наблюдаются в более узких полосах частот. Так как слуховые рецепторы образуют у прямокрылых две группы — высокочастотные и низкочастотные, нет ничего удивительного в том, что и среди центральных нейронов встречаются элементы этих двух типов, т. е. клетки, связанные только с одной группой рецепторов. Наряду с этим почти у всех изученных объектов были най-

Идены нейроны, дающие частотно-пороговые кривые с двумя оптимумами и, следовательно, возбуждающиеся обеими частями тимпанального органа. Таким образом, частотно-пороговые кривые многих слуховых интернейронов повторяют аналогичные графики определенных групп рецепторов. Однако помимо таких элементов в слуховых интернейронных сетях прямокрылых встречаются клетки, чьи частотные характеристики представляют собой результат более или менее сложного взаимодействия центральных элементов, связанных с разными группами афферентов. На их частотно-пороговых кривых почти всегда можно выделить следы более или менее сильных тормозных воздействий. Примером в этом отношении могут служить клетки типа В кузнечиков, А и В₂ — сверчков, В, G — саранчовых. Область торможения чаще всего занимает низкочастотный или высокочастотный диапазон, реже наблюдаются случаи, когда ответы нейрона подавляются в двух полосах частот (например, клетки В₂ кузнечиков).

Общим свойством слуховых анализаторов изученных прямокрылых является, по-видимому, и то, что они теснейшим образом связаны с разнообразными механорецепторами, в результате чего на частотно-пороговых кривых многих интернейронов имеются дополнительные области повышенной чувствительности к низкочастотным колебаниям.

При изучении зависимости уровня импульсации от интенсивности стимула для всех объектов были получены графики трех основных типов: прямые, кривые с более или менее выраженной областью «насыщения» (плато) и кривые, отражающие понижение импульсации в области средних и высоких интенсивностей (см. табл. 4—7). Для объяснения этих зависимостей достаточно сделать очень простые допущения. В первом случае интернейроны, по-видимому, возбуждаются группой рецепторов, перекрывающих достаточно широкий динамический диапазон, во втором — его возможности ограничивает сравнительно небольшая группа афферентов, а в третьем — сказывается влияние каких-то тормозных элементов, подавляющих импульсацию при определенных интенсивностях стимула. Нейроны, обладающие амплитудными характеристиками первого типа, представляют собой идеальные «измерители» интенсивности звука; клетки, работающие в ограниченном диапазоне интенсивностей, можно рассматривать как фильтры, выделяющие сигналы с определенной амплитудой. Что же касается некоторых тонических и всех фазных элементов, не реагирующих в широких пределах на изменения интенсивности, то их функции, по-видимому, сводятся в основном к адекватному отражению временной организации сигнала или различий в раздражении парных слуховых органов (гл. 12).

Большинство изученных интернейронов обладает характеристиками одного определенного типа, но у некоторых из них, особенно дающих частотно-пороговые кривые с 2—3 оптимумами и, судя по всему, связанных с разными группами рецепторов, амплитудными характеристиками первого типа, представляют собой идеальные «измерители» интенсивности звука; клетки, работающие в ограниченном диапазоне интенсивностей, можно рассматривать как фильтры, выделяющие сигналы с определенной амплитудой. Что же касается некоторых тонических и всех фазных элементов, не реагирующих в широких пределах на изменения интенсивности, то их функции, по-видимому, сводятся в основном к адекватному отражению временной организации сигнала или различий в раздражении парных слуховых органов (гл. 12).

литудные характеристики испытывают отчетливую зависимость от частоты звука. Поэтому кривые, полученные при разных оптимальных частотах, могут не совпадать (см. табл. 5).

Сравнение временных характеристик реакций интернейронов свидетельствует о том, что и в этом отношении слуховые нейронные сети изученных объектов обнаруживают далеко идущее сходство. По характеру разрядов центральные слуховые нейроны можно разделить на несколько групп. Три из них образуют элементы с более или менее стабильными параметрами: фазные, тонические и фазно-тонические; к четвертой следует отнести нейроны, у которых рисунок разряда в значительной степени зависит от условий стимуляции (в первую очередь от частоты и интенсивности).

В настоящее время можно считать общепризнанным мнение, согласно которому тонические нейроны адекватно передают информацию о длительности звукового сигнала, а фазные, реагируя на переходные процессы, лучше отражают его ритмическую организацию. Исходя из этих представлений, можно предположить, что фазно-тонические элементы в какой-то мере совмещают в себе обе эти способности, а нейроны четвертой группы выполняют разные функции при восприятии разных сигналов или изменении акустической среды.

Материалов о реакциях слуховых интернейронов на естественные сигналы получено еще недостаточно, но имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют выделить у всех прямокрылых нейроны трех основных типов. Одни из них реагируют только на единичные звуковые посылки или первые пульсы длительносигнала; другие, наоборот, не проявляют заметных признаков привыкания, а третьи привыкают частично, т. е. определенным образом изменяют свою реакцию, но продолжают отвечать на все пульсы естественного сигнала в течение длительного времени.

Lepidoptera

У совков (*Noctuidae*) тимпанальный нерв входит в III грудной ганглий, но его волокна прослеживаются и в других грудных ганглиях. По данным Редера (*Roeder, 1966b*), в мезоторакальном ганглии начинаются две группы восходящих нейронов II порядка. Ипсилатеральные волокна идут отсюда в надглоточный ганглий, а контралатеральные достигают только проторакального ганглия. Ответы этих клеток, получивших название «релейных», мало чем отличаются от реакций рецепторов. В мезоторакальном ганглии, кроме того, были обнаружены фазные элементы, реагирующие на звуки любой длительности только одним импульсом. В грудном отделе ЦНС регистрируются ответы и других слуховых интернейронов, но они изучены еще недостаточно. Несмотря на сравнительную простоту организации, эти восходящие слуховые пути, по-видимому, обеспечивают передачу значительного объема инфор-

мации об основных параметрах звуковых сигналов (их интенсивности, частоте повторения, направленности и др.).

Исследование слухового центра в надглоточном ганглии совок показало, что и высший отдел слухового анализатора, по-видимому, представлен у этих насекомых сравнительно небольшим числом элементов. С каждой стороны протоцеребрума удалось обнаружить по одному фазному и два тонических нейрона. Активность одного из них подавлялась звуками больших интенсивностей, что указывает на его возможную связь с низкочувствительным рецептором (A_2) и позволяет рассматривать этот нейрон как важный элемент механизма, обеспечивающего изменение поведения бабочек при приближении летучей мыши (Roeder, 1969a, b; 1973).

СВЯЗИ СЛУХОВЫХ АНАЛИЗАТОРОВ С ЭФФЕКТОРНЫМИ СИСТЕМАМИ

Анализ двигательной активности насекомых в процессе акустической ориентации свидетельствует о том, что центры, управляющие локомоцией, находятся под контролем слуховых анализаторов. Кроме того, для многих насекомых характерны различные проявления акустического взаимодействия (альтернация, синхронизация и др., с. 100), а это означает, что слуховая система оказывает значительное влияние на работу нервно-мышечного аппарата звуковых органов.

Результаты морфологических исследований, с одной стороны, дают основание предполагать, что слуховые интернейроны прямокрылых могут иметь непосредственные контакты с двигательными центрами, а с другой — указывают на их тесные связи с ассоциативными нейронами грудных и головных ганглиев (Rehbein et al., 1974; Rheinlaender et al., 1976; Rehbein, 1976; Kalmring et al., 1979; Eichendorf, Kalmring, 1980).

Функциональные связи слуховых анализаторов с эффекторными системами остаются почти совершенно неизученными. Имеются лишь краткие сообщения о том, что у саранчи некоторые слуховые нейроны связаны синаптически с одним из мотонейронов в III грудном ганглии (Burrows, in: Rehbein, 1976), а у сверчков звуковые стимулы оказывают определенное влияние на работу дыхательных интернейронов (Popov, Markovich, in: Elsner, Popov, 1978) и активируют крыловые и ножные мышцы даже после перерезки шейных коннективов (Weber, Popov, in: Elsner, Popov, 1978). Кроме того, известно, что ультразвуковые сигналы блокируют активность мышц, приводящих в движение крылья у златоглазок (*Chrysopa*) (Olesen, Miller, 1979).

Стремясь получить хотя бы самое общее представление о характере и объеме информации, поступающей в двигательные центры при стимуляции слуховых органов, мы провели регистрацию импульсной активности нисходящих волокон во всех коннективах

сверчков, а также в брюшных коннективах саранчовых и кузнечиков. Наибольшее внимание было уделено исследованию нейронов в шейных коннективах (Жантiev, Корсуновская, 1977), так как по ним, вероятно, передаются команды к двигательным центрам грудных ганглиев. Эти волокна прослеживаются и в грудных коннективах, но там их активность маскируется ответами нисходящих слуховых нейронов (см. предыдущий раздел), поэтому мы ограничились анализом их активности в шейных коннективах.

Нисходящие нейроны в шейных коннективах сверчков

Для выявления реагирующих на звук нисходящих нейронов был использован метод расщепления коннективов на тонкие пучки волокон, позволявший (в сочетании с другими операциями) изолировать нисходящие нейроны от восходящих и исключить возможность повторной регистрации одних и тех же клеток в одном опыте.

В первой серии экспериментов регистрировали импульсную активность нисходящих нейронов в дорсальных пучках ипсилатерального шейного коннектива (I, I')¹, сохраняя его вентральную часть (контралатеральный коннектив был перерезан). Во второй серии регистрировали активность нисходящих нейронов в контралатеральном коннективе (C, C') (рис. 39). В большинстве опытов поочередно перерезали окологлоточные коннективы, 2-ю и 3-ю комиссуры надглоточного ганглия.

Результаты наших экспериментов свидетельствуют прежде всего о том, что восходящие слуховые нейроны переключаются (скорее всего через вставочные элементы) на нисходящие волокна как в надглоточном (I, C), так и в подглоточном ганглии (I', C').

Общее число интересующих нас волокон оказалось значительным — не менее 32 нейронов в каждом коннективе. Если прибавить к ним нисходящие (и Т-образные) слуховые интернейроны², то окажется, что в грудные ганглии поступает значительный объем информации, позволяющий формировать сложные ответные реакции на звуковые сигналы. По крайней мере некоторые из найденных нами элементов представляют собой мультимодальные нейроны, получающие возбуждение от разных сенсорных систем. При анализе их функциональных характеристик обращает на себя внимание сравнительно быстрое привыкание, которое, по-видимому, является следствием тормозных процессов, развивающихся в головных ганглиях вслед за возбуждением слуховых центров.

¹ Ипсилатеральным коннективом мы называем тот, в котором сохраняются восходящие слуховые волокна.

² Имеются в виду нейроны проторакального ганглия, связанные с волокнами тимпанального нерва.

Интенсивность этого торможения в некоторых случаях может быть ослаблена световыми или механическими стимулами, что сближает данные клетки с «нисходящими детекторами движения» (DMD) (Rowell, 1971b). Не исключена возможность, что у сво-

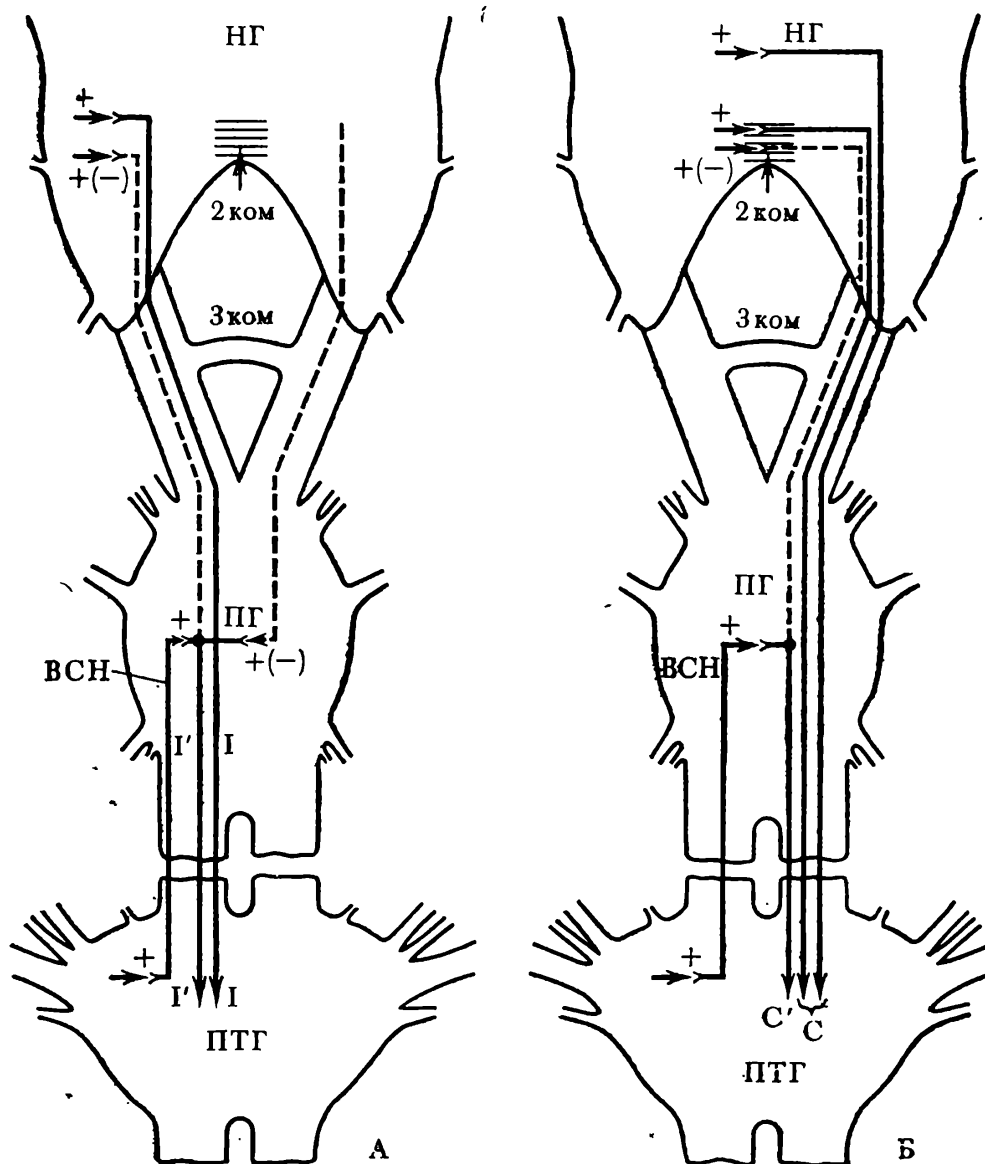


Рис. 39. Схема предполагаемых связей некоторых нисходящих нейронов в надглоточном и подглоточном ганглиях сверчка *Gryllus bimaculatus* (по Жантиеву, Корсуновский, 1977): А — ипсилатеральные нейроны; Б — контралатеральные нейроны:

НГ — надглоточный ганглий; ПГ — подглоточный ганглий; ПТГ — проторакальный ганглий, ВСН — восходящие слуховые нейроны; I', I, C', C — нисходящие нейроны разных типов; 3 ком — 3-я комиссура; 2 ком — 2-я комиссура; «+» — возбуждающее влияние; «-» — тормозное влияние

подобно движущимся насекомых описанные нами нейроны, подобно DMD, привыкают в меньшей степени или постоянно активируются другими (не звуковыми) стимулами.

Анализ реакций изученных нами нейронов показал, что основная масса волокон во всех выделенных группах представлена

фазными и тоническими элементами. Причем последние дают ответы трех основных типов: без последствия, с последствием и с тормозной паузой (рис. 40). Кроме того, найдены клетки, отвечающие на звук несколькими импульсами, разделенными значительными интервалами, и одно периодически отвечающее волокно. Сравнение этих материалов с известными данными о других нисходящих нейронах (Rowell, 1971 a, b; Свидерский, 1973) свидетельствует о том, что для изученных нами элементов характерно большее разнообразие реакций, чем для аналогичных нейронов, связанных со зрительными или ветрочувствительными рецепторами.

Сравнение латентных периодов показало, что у фазных элементов они превышают 50 мс. Тонические клетки дают более широкий спектр латентных периодов. Среди них встречаются как коротко-, так и длиннolatентные элементы. Разнообразие величин латентных периодов указывает на разнообразие их связей со слуховыми центрами и другими отделами мозга. Наличие в их составе волокон с короткими латентными периодами (18—20 мс) и преобладание этих элементов в группах I' и С' свидетельствуют о возможности прямых контактов части нисходящих волокон с восходящими слуховыми интернейронами.

Частотно-пороговые характеристики рассматриваемых нейронов можно свести к четырем основным типам (рис. 41) — с оптимумом на 5 кГц, 16 кГц, 5 и 16 кГц, а также 7—9 и 16 кГц. Все они, за исключением последних, характерны для рецепторных и восходящих слуховых интернейронов сверчков. Формирование характеристик с оптимумом в области 7—9 кГц, по-видимому, происходит в результате конвергенции высокочастотных и низкочастотных слуховых волокон на ассоциативных нейронах головных ганглиев.

Совпадение областей повышенной чувствительности нисходящих нейронов с зонами оптимума тимпанальных органов и достаточно низкие пороги их реакции свидетельствуют о том, что они возбуждаются в процессе восприятия коммуникационных звуков, при этом на каждый из этих сигналов должны реагировать определенные группы волокон. Результаты опытов с моделями естественных сигналов показали, что на призывные сигналы отвечают многие волокна групп I', I и С', причем их число зависит от интенсивности звука, а на прекопуляционный сигнал реагируют другие сочетания этих нейронов и все клетки группы С. Реакция на модели естественных сигналов зависит от частотно-пороговых характеристик и от скорости привыкания нейронов. Быстро привыкающие клетки либо совсем не отвечают на такие звуки, либо реагируют только на 1—3 начальных пульса. При предъявлении модели прекопуляционного сигнала на первые пульсы интенсивно отвечает большая часть волокон (см. рис. 40, д). В дальнейшем число спайков в разрядах сокращается (см. рис. 40, е), многие клетки перестают реагировать, а те, у кото-

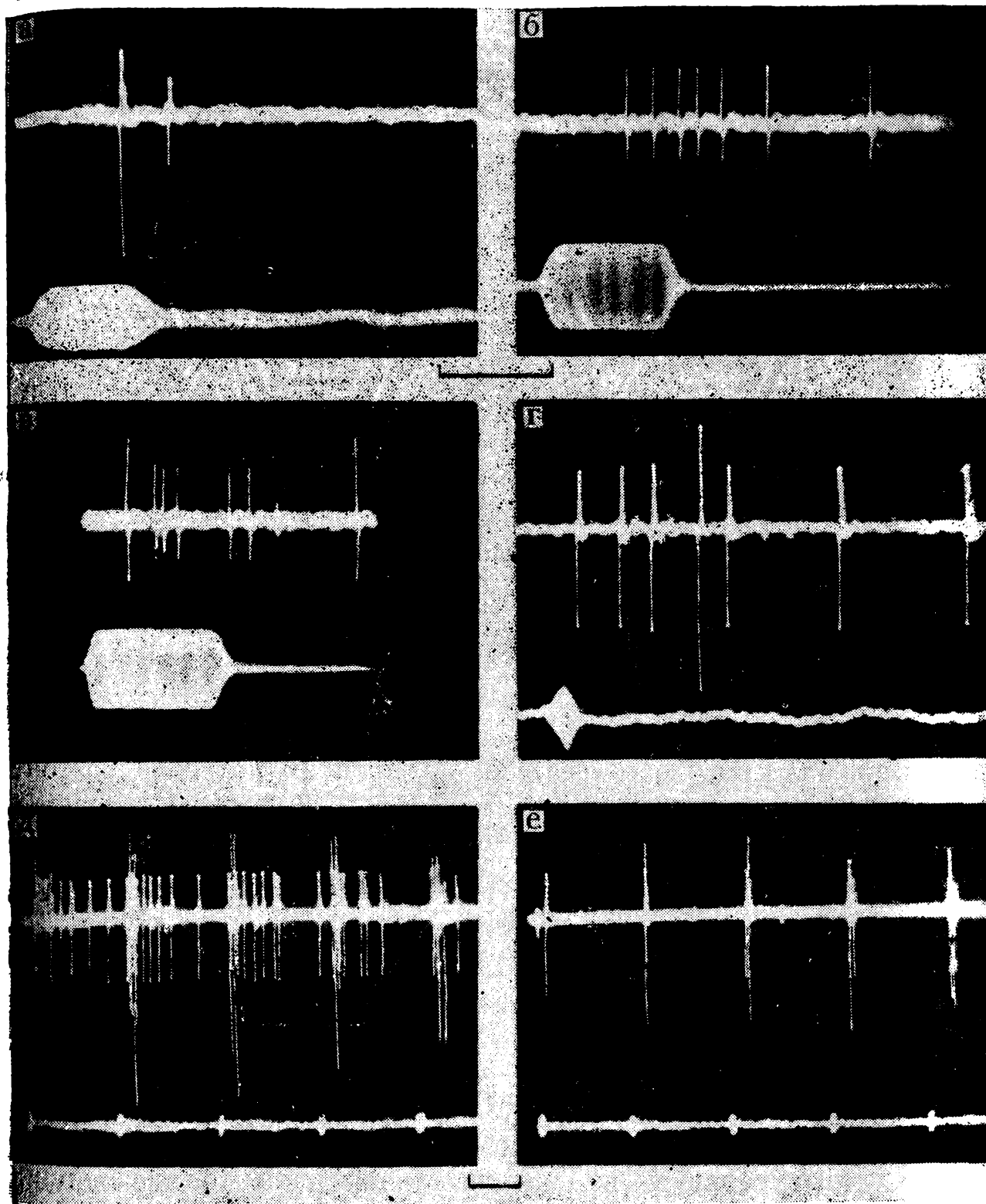


Рис. 40. Ответы некоторых нисходящих нейронов сверчка *Gryllus bimaculatus* на звуковые стимулы (по Жантиеву, Корсуновской, 1977):
 а — реакция нейронов I и I' (меньшей амплитуды) (5 кГц, 90 дБ); б — то же нейрона I' (4 кГц, 100 дБ); в — то же нейронов C' (4 кГц, 95 дБ); г — то же нейронов C (16 кГц, 95 дБ); д — то же нейронов C (модель прекопуляционного сигнала); е — то же нейронов C после четырех секунд стимуляции (модель прекопуляционного сигнала). Отметка времени 50 мс (а—г) и 100 мс (д, е)

рых еще сохранилась реакция, дают по одному импульсу лишь на некоторые пульсы серии. Через 3—10 с после начала стимуляции ответы всех элементов исчезают. Реакция на призывный сигнал в целом сходна с реакцией на прекопуляционные звуки,

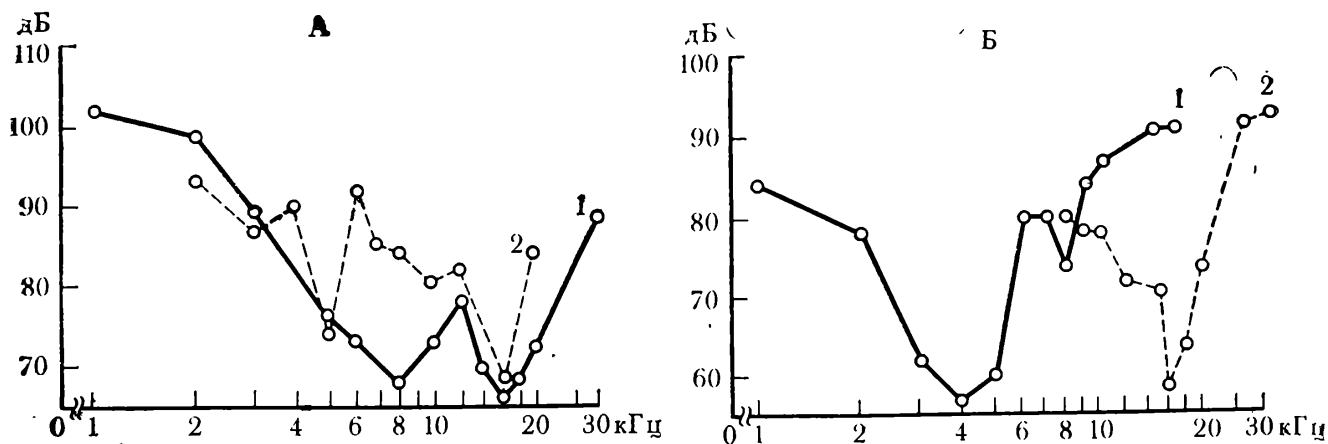


Рис. 41. Частотно-пороговые характеристики некоторых нисходящих нейронов сверчка *Gryllus bimaculatus* (по Жантиеву, Корсуновской, 1977): А — ипсилатеральных нейронов: 1 — нейрона I'; 2 — нейрона I; Б — контралатеральных нейронов: 1 — нейрона С'; 2 — нейрона С. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

однако привыкание в этом случае развивается значительно быстрее. Важная особенность реакций нисходящих нейронов состоит в том, что большинство из них отвечает на модели естественных сигналов дискретными залпами импульсов, отражающими их временную структуру (рис. 40).

Нисходящие нейроны в брюшном отделе ЦНС прямокрылых

В брюшном отделе ЦНС нейронов, связанных с тимпанальными органами, до недавнего времени обнаружить не удавалось, хотя в одной из ранних работ (Horridge, 1961) есть упоминание о том, что у саранчи наблюдали ответы каких-то нисходящих волокон на звук. Мы в своих опытах использовали сверчков *Gryllus bimaculatus*, кузнечиков *Tettigonia cantans* и саранчу *Locusta migratoria* (Жантиев, Калинкина, 1977). У насекомых удаляли ноги (кроме передних у сверчков и кузнечиков) и перерезали шейные коннективы, а также брюшные коннективы ниже места отведения. Импульсную активность нейронов в коннективах и нервах регистрировали с помощью стальных крючковидных электродов. В большинстве случаев коннективы расщепляли на несколько тонких пучков волокон.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что у прямокрылых информация, поступающая от тимпанальных органов, передается не только в головной и грудной, но и в брюшной отдел ЦНС. У каждого изученного объекта в брюшных коннективах было обнаружено несколько нейронов, реагирующих на звук. Для разделения их на группы мы использовали преимущественно частотные характеристики. Анализируя частотно-пороговые кривые (рис. 42), нетрудно заметить, что большинство клеток проявляет повышенную чувствительность в зонах оптимумов тимпанальных органов, совпадающих с доминирующими частотами призывных сигналов. К этой категории относятся все нейроны сверчков и саранчовых, а также клетки III типа кузнечиков. Как ранее отмечалось, у всех прямокрылых в тимпанальных органах имеются низкочастотные и высокочастотные отделы. Анализ результатов наших опытов дает основание предполагать, что некоторые волокна связаны только с низкочастотным отделом (все нейроны сверчков и нейроны II типа кузнечиков), в то время как другие возбуждаются обеими группами рецепторов (нейроны III типа кузнечиков, II типа саранчовых).

Сравнение частотно-пороговых кривых и результаты отключения тимпанальных органов указывают на то, что почти все низкочастотные нейроны возбуждаются не только тимпанальными органами, но и другими механорецепторами. Так, можно предполагать, что у сверчков и кузнечиков они связаны с трихоидными сенсиллами (оптимум — 0,4—0,5 кГц), а у кузнечиков, кроме того, — с субгенуальными органами (оптимум — на 2—4 кГц). Опыты, в которых производили перерезки грудных коннективов и тимпанальных нервов, показали, что нисходящие нейроны стиму-

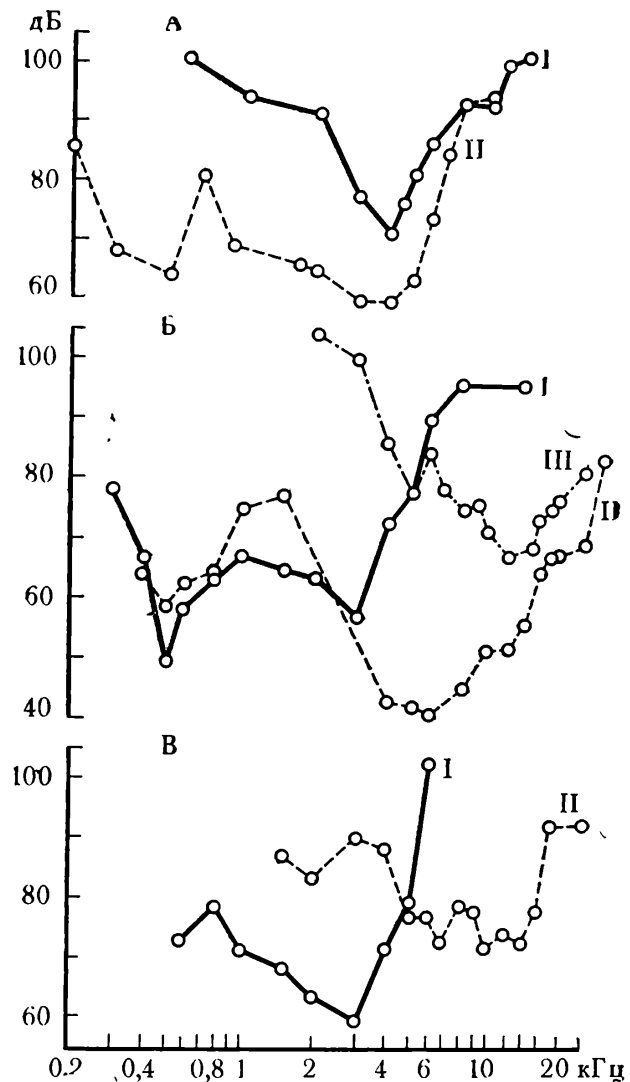


Рис. 42. Частотно-пороговые характеристики реакций нисходящих нейронов в брюшном отделе ЦНС прямокрылых (по Жантиеву, Калинкиной, 1977): А — *Gryllus bimaculatus*; Б — *Tettigonia cantans*; В — *Locusta migratoria*. I—III — типы нейронов. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

лируются либо только ипсилатеральными, либо обоими тимпанальными органами, причем некоторые из них с одной стороны связаны только с низкочастотными, а с другой — с высокочастотными отделами этих органов (нейроны III типа кузнечиков).

Сравнение латентных периодов реакции изученных нами элементов и известных слуховых интернейронов дает основание предполагать, что в брюшке проходят волокна II и III порядков. Некоторые из них во многих отношениях сходны с нисходящими грудными волокнами и, возможно, представляют собой их продолжение. У саранчовых ни один из известных восходящих и Т-образных слуховых нейронов III грудного ганглия не дает ветвей в задние коннективы (Rehbein et al., 1974), поэтому описанные нами элементы, по-видимому, относятся к самостоятельной группе нейронов, проходящих в метаторакальном и брюшных ганглиях.

Обнаружение в брюшном отделе ЦНС значительного числа реагирующих на звук нисходящих волокон, естественно, ставит вопрос об их функциональном значении. В грудных ганглиях нисходящие элементы связаны, по всей вероятности, с двигательными центрами. В брюшном отделе волокна могут влиять на активность сегментарных мотонейронов, но результаты регистрации эфферентной импульсации в нервах V брюшного ганглия сверчков свидетельствуют о том, что они возбуждают нейроны, идущие к половой системе.

Глава 5

АКУСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Как ранее отмечалось, акустическая сигнализация играет очень большую роль в жизнедеятельности многих насекомых. Обычно они издают и воспринимают звуковые сигналы в сложных поведенческих ситуациях — при поисках полового партнера, спаривании, встречах с конкурентами и т. п. Не имея возможности осветить в равной степени все аспекты этих явлений, мы попытаемся кратко изложить только те материалы, которые касаются собственно акустического поведения. Для этого целесообразно сначала рассмотреть акустические сигналы, вызывающие определенные поведенческие реакции, а затем сами реакции насекомых на звуковые стимулы.

ТИПЫ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Общее число сигналов, вызывающих или сопровождающих специфические поведенческие реакции у насекомых, достигает 13, но число сигналов, издаваемых особями одного вида, не превышает

дает 7. К сожалению, до настоящего времени не удалось выработать ни единой классификации, ни системы терминов для обозначения этих звуков. Однако большинство исследователей так или иначе признает существование сигналов следующих типов: 1) призывные, 2) ответные (издаются самками), 3) территориальные, 4) агрессии, 5) копуляционные (подразделяются на прекопуляционные, копуляционные и посткопуляционные), 6) протеста (тревоги).

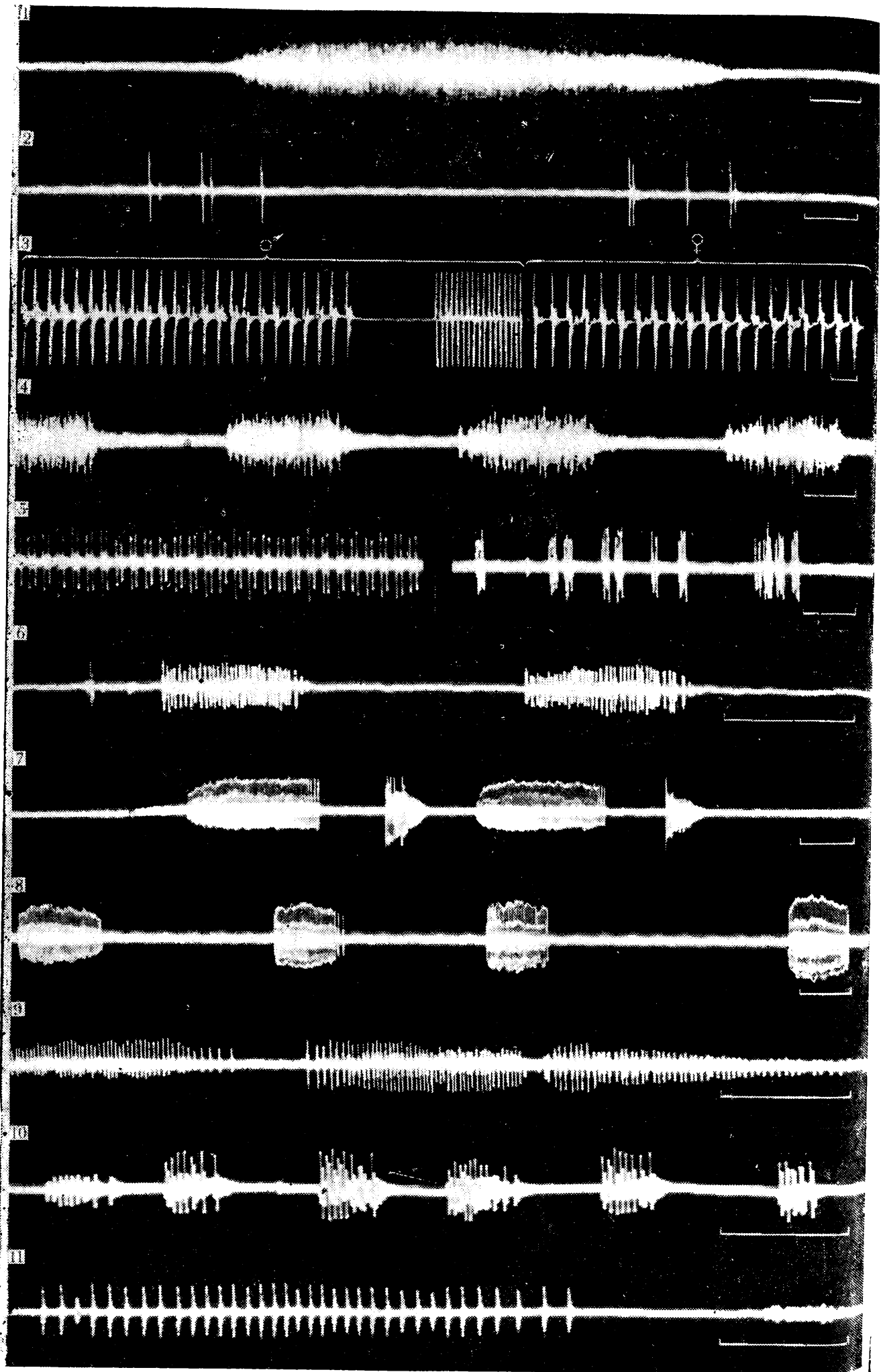
Призывные сигналы издаются «спонтанно» половозрелыми самцами очень многих видов насекомых. Как правило, они предназначены для привлечения самок, но неоднократно отмечалось, что эти звуки выполняют и некоторые дополнительные функции. Так, например, у сверчков в зависимости от обстоятельств они могут влиять на акустическую активность других самцов и их распределение в колонии.

Для большинства сигналов этого типа характерна относительная стабильность физических параметров и, прежде всего, временной организации, определяющей их видоспецифический «рисунок» (см. рис. 8, 9, 10). Помимо прямокрылых призывные звуки издают цикадовые (*Auchenorrhyncha*) (рис. 43), некоторые клопы (*Pentatomidae*, *Corixidae*), жуки-долгоносики (*Curculionidae*) (Mampe, Neunzig, 1966) и двукрылые (*Trypetidae*) (Myers, 1952).

Как ранее отмечалось, призывные сигналы издаются самцами «спонтанно», т. е. без видимой стимуляции извне. Однако на продолжительность и уровень их акустической активности оказывают значительное влияние как внутренние, так и внешние факторы. Из них наибольшее значение имеют возраст, функциональное состояние гонад, климатические и погодные условия, ритм освещенности, плотность популяции и др.

Помимо сигналов, издаваемых с помощью специальных органов, значительной привлекательностью для насекомых иногда обладают звуки полета. Особенно велико значение этих звуков в жизнедеятельности многих двукрылых (*Culicidae*, *Ceratoropogonidae*, *Tabanidae*) и, возможно, некоторых перепончатокрылых (*Megachile*, *Anthophora*, *Apanteles* и др.). Тщательное исследование поведения нескольких видов комаров показало, что самцы отыскивают самок преимущественно по звуку и могут быть привлечены искусственными сигналами, если их частота соответствует частоте биения крыльев самок данного вида (Roth, 1948; Kahn, Offenhauser, 1949; Wishart, Riordan, 1959).

Ответные сигналы издаются самками саранчовых, некоторых кузнечиков, клопов и цикадок в ответ на призывное пение самцов. У саранчовых самки издают звуки, постепенно приближаясь к поющему самцу. Их сигналы могут закономерно чередоваться. Самец при этом остается неподвижным либо двигается навстречу самке. У многих листовых кузнечиков (*Phaneropterinae*) самки отвечают на сигналы самцов с определенной задержкой, причем



ее величина специфична для каждого вида (Spooner, 1964, 1968a; Nickle, 1976; Жантиев, Дубровин, 1977).

Копуляционные сигналы подробно изучены у прямокрылых (саранчовых и сверчков), кроме того, имеются сведения об аналогичных звуках у цикад (Alexander, 1967; Попов, 1975; Simmons, Young, 1978), клопов (Hungerford, 1924; Leston, Pringle, 1963; Gogala, 1970; Šokl et al., 1978), жуков (Van Tassel, 1965; Wilkinson et al., 1967; Claridge, 1968), некоторых двукрылых (Waldron, 1964; Bennet-Clark, 1975a, b) и тараканов (Nelson, 1979).

У прямокрылых обычно выделяют три типа сигналов, так или иначе связанных непосредственно со спариванием: прекопуляционные, копуляционные и посткопуляционные. Первые из них выполняют три основные функции: поддерживают репродуктивную изоляцию у симпатрических видов; свидетельствуют о готовности самцов к спариванию и побуждают самок к копуляции (Alexander, 1967). Как правило, сигналы этого типа хорошо отличаются по интенсивности, частотным и временным параметрам от призывных звуков (см. рис. 11) и, кроме того, обладают более или менее явственными видоспецифическими свойствами (рис. 44) (Жантиев, Дубровин, 1974). Звуки второго типа издаются самцами некоторых саранчовых во время копуляции и, по-видимому, способствуют удержанию самки. Посткопуляционные сигналы характерны для тех видов сверчков, у которых самка может оставаться с самцом в период между копуляциями. Предполагается также, что эти звуки удерживают самку от преждевременного удаления сперматофора (Alexander, 1967).

Территориальные сигналы изучены еще недостаточно, но есть основания думать, что они выполняют очень важные функции, регулируя размещение насекомых в биотопах. Трудности их изучения определяются главным образом тем, что у многих видов аналогичные реакции вызывают обычные призывные сигналы самцов.

Сравнивая акустическое поведение некоторых насекомых, можно выделить две разновидности этих звуков: агрегационные и предупреждающие. Первые из них описаны у саранчовых, цикад, клопов и жуков (Passalidae). Обычно они оказывают привлекающее воздействие на особей обоего пола (в этом их

Рис. 43. Осциллограммы акустических сигналов насекомых:

1 — сигнал протеста таракана *Gromphadorhina portentosa*; 2 — сигнал тревоги термита *Reticulotermes lucifugus*; 3 — сигналы веснянок *Perla burmeisteriana* (по Burgehl, 1969); 4 — призывный сигнал цикады *Tibicen plebejus*; 5 — призывный сигнал (слева) и сигнал протеста (справа) цикады *Melampsalta musiva*; 6 — сигнал протеста клопа *Ectomocoris ululans*; 7 — то же жука-усача *Plagionotus floralis*; 8 — то же жука-листоеда *Lilioceris merdigera*; 9 — то же осы-немки *Murmylla kiritschenkoi*; 10 — сигналы, издающиеся муравьем *Myrmica schenki* при передаче пищи (трофаллаксите); 11 — звуки бражника *Acherontia atropos* (отметка времени — 100 мс)

отличие от призывных сигналов), в результате чего образуются более или менее крупные скопления насекомых, самцы которых иногда осуществляют «хоровое пение». Сигналы этого типа могут

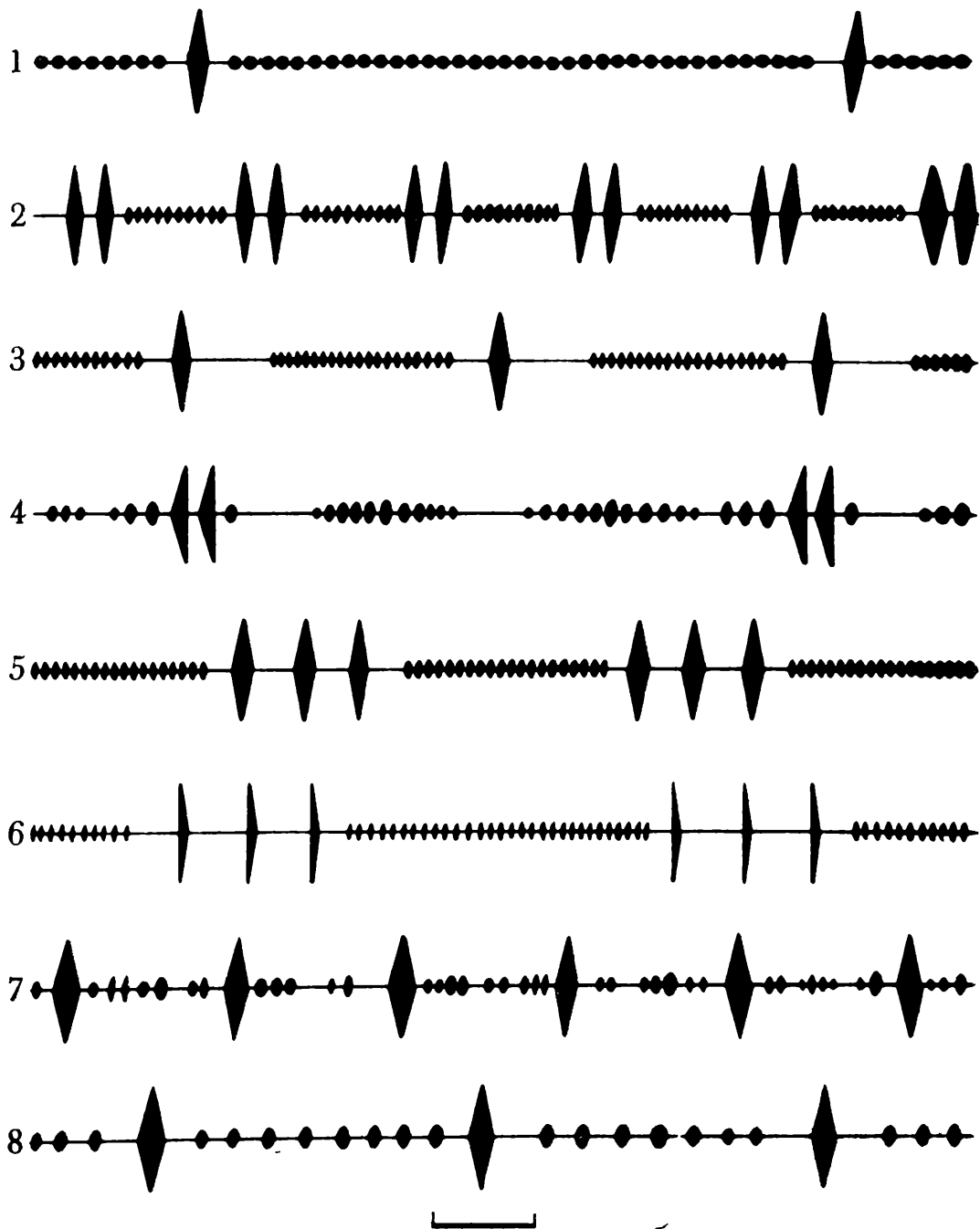


Рис. 44. Прекопуляционные сигналы сверчков подсем. Gryllinae (отметка времени — 100 мс) (по Жантиеву, Дубровину, 1974):
 1 — *Gryllodinus odicus*; 2 — *Tartarogryllus tartarus*; 3 — *T. burdigalensis*; 4 — *Melanogryllus desertus*; 5 — *Modicogryllus pallipalpis*; 6 — *M. frontalis*; 7 — *Gryllus bimaculatus*; 8 — *Acheta domesticus*

издавать не только самцы и самки, но и личинки. Предупреждающие сигналы вызывают противоположные реакции, а именно удерживают насекомых на определенном расстоянии друг от друга. Обычно они регистрируются у видов, ведущих оседлый образ жизни — у многих саранчовых и кузнечиков. Особенно подробно

Эти сигналы и связанное с ними поведение описаны у саранчовых. В частности, удалось установить, что у некоторых видов определенные параметры звуков закономерно изменяются при изменении расстояния между поющими самцами. Так, у *Omocestus ventralis* с уменьшением расстояния сокращается продолжительность звуковых посылок, а у *Chorthippus montanus*, кроме того, возрастает интенсивность сигналов (Weih, 1951).

Сигналы агрессии. Если в результате конкурентных отношений самцы сближаются на недопустимую дистанцию, они издают сигналы агрессии. Конфликты возникают при вторжении самца на чужую территорию или появлении двух самцов около самки. У сверчков эти звуки хорошо отличаются по интенсивности и временным параметрам от других внутривидовых сигналов (см. рис. 11) и обычно сопровождаются активной борьбой соперничающих самцов. Кроме сверчков аналогичные сигналы описаны у медведок, многих кузнечиков, саранчовых, некоторых жуков и тараканов.

Сигналы протеста (см. рис. 43) издают очень многие насекомые в момент опасности или нападения. Примерами таких сигналов могут служить резкие «вскрикивания» цикад, подвергшихся нападению птиц, или характерное «скрипение» взятого в руки жука-усаха. Несмотря на то что эти звуки описаны у представителей почти всех отрядов насекомых, обладающих звуковыми органами, их адаптивное значение остается неясным. Неоднократно высказывалось предположение, что они оказывают отпугивающее влияние на хищников, но только в последнее время получены достаточно убедительные подтверждения этой гипотезы. В частности, было показано, что осы-немки (*Dasimutilla*), водолюбы (*Tropisternus*) и жужелицы (*Omophron*) дольше атакуются и реже поедаются хищниками (пауками, мышами), если их не лишают способности издавать звуки (Masters, 1979). Аналогичная тенденция наблюдалась в опытах с жужелицами (*Elaphrus*) и птицами (*Actitis*) (Bauer, 1976), а также цикадами и мышами (Smith, Langley, 1978).

РЕАКЦИИ НАСЕКОМЫХ НА ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ

Реакции насекомых на звук, несомненно, представляют собой одну из форм запрограммированного поведения, в основе которого лежит жесткая, или «запаянная», программа (Мазохин-Поршняков, 1975).

Если оставить в стороне сложное и еще недостаточно изученное акустическое поведение общественных насекомых, можно условно выделить два типа реакций насекомых на звук: звуковые, или акустические, ответы и двигательные реакции (фонотаксис). При этом целесообразно различать интраспецифические и интерспецифические реакции.

Интраспецифические реакции

Внутривидовая сигнализация обычно сопровождается очень четкими и легко воспроизводимыми поведенческими реакциями, поэтому они, как правило, однозначно описываются разными исследователями. Что же касается интерпретации и объяснения адаптивного значения этих явлений, то здесь, напротив, наблюдаются существенные расхождения и неясности.

Сравнивая различные проявления акустической активности многих насекомых, можно выделить четыре основные звуковые реакции на внутривидовые сигналы: возбуждение, торможение, синхронизацию и альтернацию.

Возбуждающее влияние призывных звуков наблюдается у многих прямокрылых и цикад. Оно проявляется в том, что к самцу, первым начавшему пение, немедленно подключаются все находящиеся поблизости самцы этого вида. Специальное изучение поведения домовых сверчков (*Acheta domesticus*) показало, что воспроизведение записанных на магнитную ленту призывных сигналов вызывает возрастание частоты повторения серий у поющего самца (Heiligenberg, 1966, 1969).

Примеры торможения акустической активности дают некоторые кузнечики (*Orchelimum*, *Pholidoptera*); обычно они издают звуки, только после того как кончают петь их ближайшие соседи (Baier, 1930; Fulton, 1934).

Частичная или полная синхронизация ритмов пения наблюдается в популяциях стеблевых сверчков (*Oecanthidae*), некоторых видов саранчовых, кузнечиков и цикад. Тщательное исследование акустических реакций стеблевых сверчков (*Oecanthus fultoni*) на естественные и модифицированные звуковые сигналы показало, что эти насекомые обладают чрезвычайно чувствительным и эффективным механизмом синхронизации (Walker, 1969). Источником информации для измерения параметров генерируемого сигнала служат воспринимаемые звуковые посылки (повреждение тимпанальных органов нарушает синхронизацию (Regen, 1908, 1923; Fulton, 1928; Baier, 1930)). Если предъявляемая насекомому серия пульсов опережает его собственную, то последующая серия и интервал увеличиваются, если же наблюдается обратная зависимость (отставание стимула), то интервалы между сериями, а иногда и их длительность, возрастают. В результате таких перестроек происходит значительный сдвиг фазы генерируемого сигнала (на $180-200^\circ$), приводящий к быстрой синхронизации двух процессов. Изменение скорости воспроизведения записанных сигналов позволило установить, что этот механизм успешно функционирует до тех пор, пока различия в частотах повторения серий двух сигналов не достигают определенных пределов (от $+31$ до -50%).

Синхронизацию пульсов в этих опытах наблюдать не удалось у другого хорошо изученного вида — *Platycleis intermedia* —

жесткая синхронизация призывных сигналов приводит к совпадению во времени не только серий, но и пульсов (рис. 45) (Samways, 1976). Экспериментальное исследование этого явления показало, что в его основе лежат те же механизмы, что и у сверчков. Поэтому искусственно вызванное рассогласование ритмов

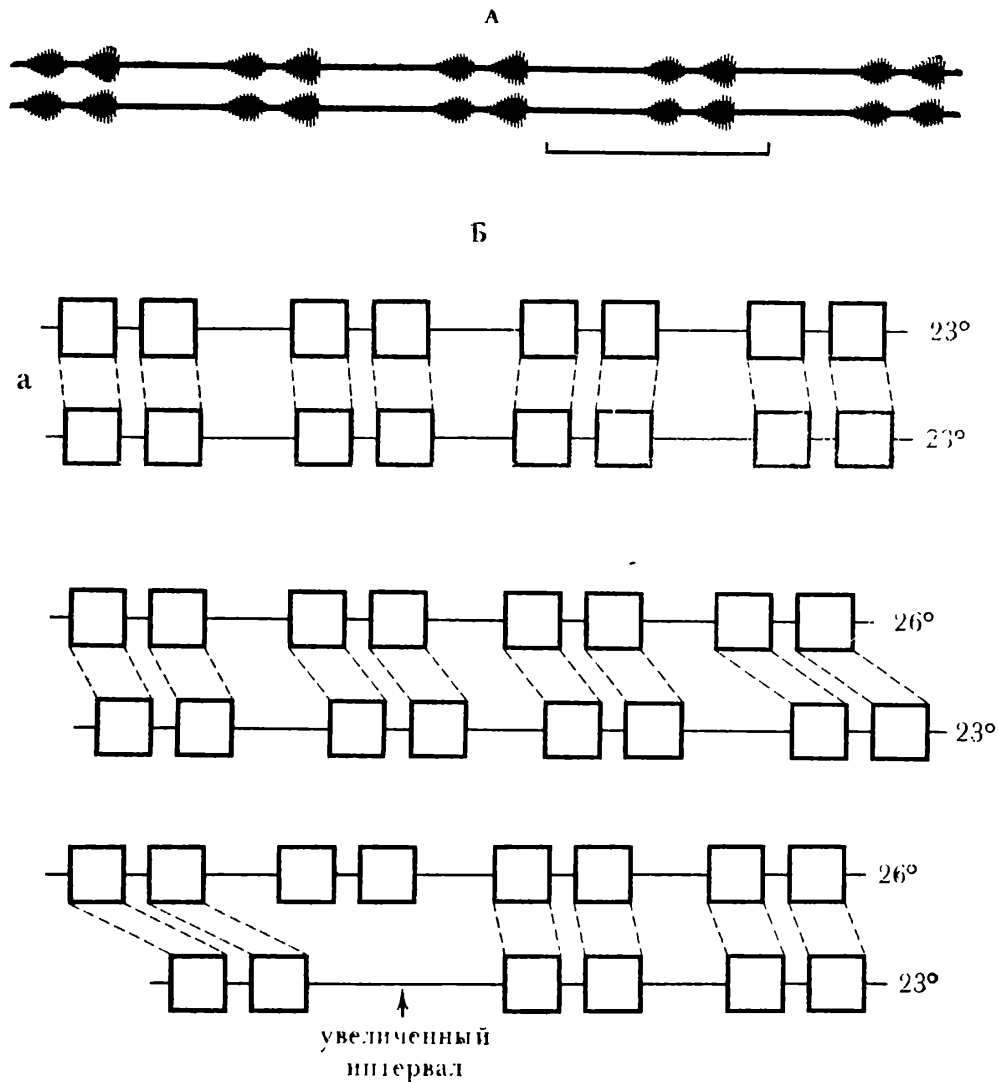


Рис. 45. Синхронизация акустических сигналов у кузнечика *Platycleis intermedia* (по Samways, 1976):

А — осциллограммы синхронизированных сигналов двух самцов; отметка времени — 300 мс; Б — схема подстройки сигналов двух самцов, поющих при температуре 23° (а) и разных температурах — 23 и 26° (б)

преодолевается у них тем же способом — изменением периода повторения серий или пропуском серий в запаздывающем сигнале.

Альтернация, известная у многих прямокрылых, а также некоторых цикадовых (Ossiannilsson, 1949) и жуков (Gahan, 1918; Faber, 1953), отличается от описанной выше формы акустического взаимодействия тем, что между сигналами одновременно поющих насекомых устанавливается определенный фазовый сдвиг. Исследование альтернации у самцов нескольких видов *Ephippiger*

(Busnel et al., 1956b) позволило выделить три способа перестройки ритма: а) два самца, не меняя частоты повторения пульсов, так координируют свое пение, что общий ритм удваивается; б) каждый самец вдвое снижает частоту повторения пульсов; в) если один из самцов перестает петь, партнер «замещает» его, поддерживая некоторое время удвоенную частоту повторения пульсов.

Чередование звуковых посылок (обычно серий) возникает в результате перестройки ритмов у обоих партнеров, но один из них, имеющий более высокую исходную частоту повторения серий, обычно играет более активную, «лидирующую» роль (Shaw, 1968). Тщательное изучение этого явления у кузнечика *Pterophylla camellifolia* позволило получить количественные данные (Shaw, 1968), послужившие затем основой для разработки математической модели (Souček, 1975). В результате экспериментов с искусственными звуковыми сигналами было, в частности, установлено, что удлинение периода повторения серий в стимуле сначала не вызывает ответной реакции, но с определенной (пороговой) величины дальнейшее его увеличение приводит к удлинению периода в ответных звуках, дающее в конечном счете стабилизацию интервала между стимулирующими и ответными сериями. Не вдаваясь далее в подробности этих исследований, мы лишь отметим, что с физиологической точки зрения процесс перестройки ритма сводится к афферентному торможению спонтанной активности осциллятора (генератора ритма) звукового центра, а наступающее после выключения стимула возрастание частоты повторения серий можно объяснить эффектом отдачи (postinhibitory rebound) (Shaw, 1968).

Аналогичные явления были описаны у другого вида кузнечика — *Pholidoptera griseoptera* (Jones, 1966 a, b; 1974) и полевого сверчка *Gryllus campestris* (Jones, Dambach, 1973). Результаты этих работ, по общему мнению их авторов, свидетельствуют о том, что акустическое взаимодействие у изученных видов обеспечивается единым физиологическим механизмом. Основу его образует связь между звуковыми и слуховыми центрами. В настоящее время мы еще не знаем, как именно осуществляется эта связь — непосредственно в грудном отделе ЦНС или через наклеточный ганглий. Но чрезвычайно большой объем акустической информации, поступающей во II грудной ганглий у длиннотелых прямокрылых, и сравнительно небольшая величина скрытого периода реакции (80 мс) (Jones, Dambach, 1973) свидетельствуют в пользу первого из этих предположений.

Альтернатива и синхронизация звуковых сигналов, несомненно, имеют адаптивное значение, но смысл его остается не совсем понятным. Чаще всего предполагают, что синхронизация усиливает звучание призывных сигналов и содействует привлечению самки с большей площади (Alexander, Moore, 1962; Walker, 1969 c и др.). В других случаях усиление звука может достигать такого уровня

(например, у цикад), что он начинает оказывать отпугивающее влияние на хищников (Simmons et al., 1971).

Закономерное чередование призывных и ответных сигналов, характерное для многих саранчовых и листовых кузнечиков, обеспечивает постоянный акустический контакт и необходимую коррекцию курса при сближении особей противоположного пола. Что же касается альтернации звуков самцов, то ее смысл также, возможно, состоит в том, чтобы облегчить самке различение сигналов конспецифических самцов и локализацию одного из них.

Начало исследований фонотаксиса у насекомых было положено работами Регена (Regen, 1913), которому впервые удалось доказать, что самок сверчков привлекают именно звуки поющего самца, а не какие-то иные факторы (звук транслировался по телефону). Впоследствии фонотаксис подробно изучался у кузнечиков, саранчовых, сверчков и некоторых двукрылых (Culicidae). Результаты этих исследований будут рассмотрены нами в 11-й главе.

Интерспецифические реакции

В литературе неоднократно описывались случаи акустического взаимодействия разных видов прямокрылых (Dumortier, 1963c), однако почти все эти наблюдения проводили в лабораторных условиях на аллопатрических видах или в качестве ответных сигналов регистрировали звуки протеста. В течение последних лет интерспецифические реакции были детально изучены у пяти симпатрических видов *Platycleis*, причем эксперименты проводили не только в лаборатории, но и в природе (Samways, Broughton, 1976; Samways, 1977). Результаты полевых наблюдений показали, что *P. affinis* и *P. falx* оказывают друг на друга возбуждающее влияние, но частично или полностью подавляют акустическую активность *P. intermedia*. Кроме того, отмечены случаи альтернации у *P. intermedia* и *Pholidoptera femorata*, а также модификации сигналов первого из них, вызванные звуками *Tylopsis lilifolia* (Samways, 1977).

Аналогичные явления мы наблюдали при изучении акустического поведения симпатрических видов *Metrioptera*. В частности, было замечено, что трели *M. roeseli* слабо влияют на активность самцов *M. brachyptera*, но полностью тормозят эмиссию звука у *M. bicolor*.

Интересный пример акустического взаимодействия насекомых и позвоночных дают некоторые чешуекрылые (сем. Arctiidae, Stenuchidae) и летучие мыши. Эти несъедобные бабочки в ответ на эхолокационные сигналы издают предупреждающие ультразвуковые импульсы, позволяющие отличать их от других чешуекрылых (Dunning, Roeder, 1965; Dunning, 1968; Dierl, 1975). Не исключена также возможность, что эмиссия ультразвуковых щелчков затрудняет эхолокацию (Fullard, et al., 1979).

Двигательные реакции на интерспецифические сигналы наблюдаются у насекомых сравнительно редко. Наиболее тщательно исследовано в этом отношении поведение ночных бабочек (сем. Noctuidae) и златоглазок (*Chrysopa*), преследуемых эхолоцирующими летучими мышами. В частности установлено, что бабочки обнаруживают летучую мышь с расстояния 30 м и резко меняют направление полета. Если же хищник оказывается слишком близко от насекомого (менее 6 м), то бабочка совершает хаотические движения или падает на землю (Roeder, 1962, 1963; Roeder, Treat, 1960, 1961 a, b). Златоглазка, оказавшаяся на расстоянии 0,5—2 м от летучей мыши, также прекращает полет и «ныряет» вниз со сложенными крыльями, но если хищник все же пытается ее схватить, она резко раскрывает крылья, что, по-видимому, дает ей последнюю возможность избежать нападения (Miller, Olesen, 1979).

В последнее время появились сообщения о том, что звуковые сигналы сверчков и цикад привлекают некоторых паразитических двукрылых. Так, тахина *Euphasiopteryx ochracea* отыскивает по звуку сверчков *Gryllus integer* (Cade, 1975), а *Colcondamyia auditrrix* (Sarcophagidae) — цикад *Okanagana rimosa* (Soper et. al., 1976).

Часть II

РАСПОЗНАВАНИЕ КОММУНИКАЦИОННЫХ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Так как в каждом биотопе одновременно издают звуки многие виды животных, то естественно возникает вопрос о способности насекомых отличать конспецифические сигналы от звуков других симпатрических видов и помехоустойчивости их акустических систем связи.

В результате многочисленных этологических экспериментов получены убедительные доказательства того, что насекомые уверенно опознают коммуникационные сигналы, причем эта способность сохраняется у них и в присутствии других звуков, т. е. при определенном уровне помех. Воспроизведение сигналов, записанных на магнитную ленту, обычно вызывает адекватные акустические реакции или фонотаксис, свидетельствующие о том, что процесс опознавания может осуществляться в отсутствие других видов коммуникации.

В подавляющем большинстве работ, так или иначе связанных с проблемой опознавания звуковых сигналов, рассматриваются однотипные, как правило, призывные звуки. При этом упускается из виду то обстоятельство, что в системах сигнализации многих видов используется несколько (до 7) сигналов. Вследствие этого в процессе акустической коммуникации таким насекомым приходится по существу решать две задачи: различать внутривидовые сигналы и отличать их от аналогичных звуков симпатрических видов (рис. 46). Механизмы, обеспечивающие их решение, должны иметь много общего, но между ними могут быть и некоторые различия, поэтому мы по возможности постараемся рассматривать их независимо друг от друга.

В изучении проблемы распознавания звуковых сигналов существуют три основных подхода: акустический, этологический и электрофизиологический. Сравнительно-акустические методы позволяют разработать классификацию звуковых сигналов и выделить те параметры, которые могут использоваться для их распознавания. Оценивая в процессе этологических экспериментов реакцию насекомых на конспецифические сигналы и их модели, а также звуки симпатрических видов, можно, с одной стороны, выделить информативные элементы сигналов, а с другой — опре-

делить уровень помехоустойчивости акустических систем связи. Наконец, электрофизиологические эксперименты позволяют исследовать явления, происходящие на всех уровнях анализаторов при восприятии разнообразных звуковых стимулов, и, таким образом, подойти к пониманию механизмов выделения и опознавания конспецифического сигнала.

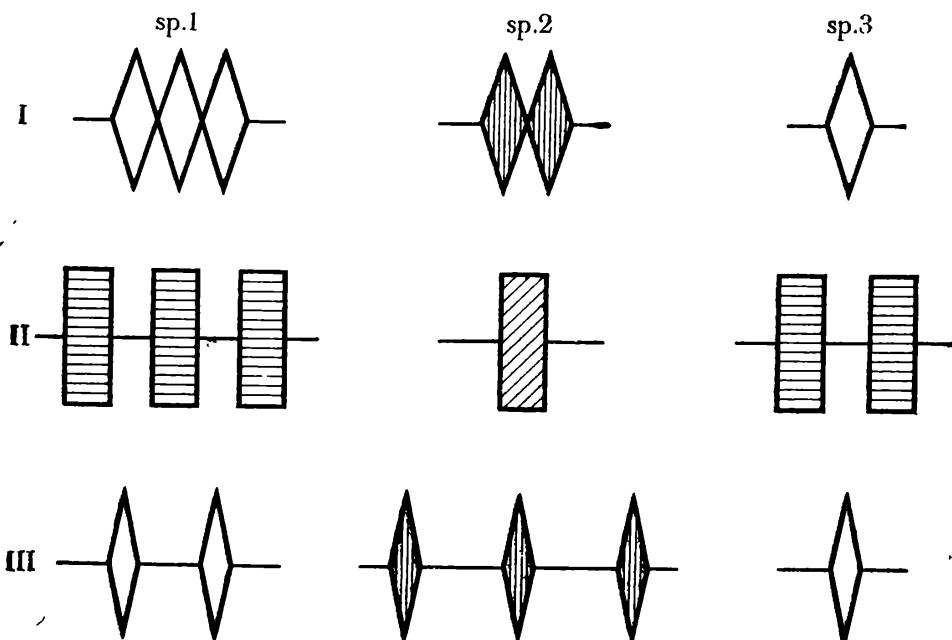


Рис. 46. Схема комплекса акустических сигналов симпатрических видов насекомых. По вертикали — внутривидовые сигналы; по горизонтали (I—III) — сигналы одного типа

Все эти аспекты в изучении распознавания звуковых сигналов будут нами рассмотрены в трех последующих главах. Четвертая глава этого раздела будет посвящена обсуждению соответствующих гипотетических представлений о механизмах опознавания коммуникационных звуковых сигналов.

Глава 6

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ

Сравнительный анализ звуковых сигналов позволяет без труда выделить те параметры, которые могут использоваться для их распознавания. При отборе видов для такого анализа мы исходили из предположения, что не все симпатрические насекомые, т. е. виды с перекрывающимися ареалами, обязательно вступают в акустический контакт. Некоторые из них могут обладать раз-

ыми ритмами суточной и сезонной активности или иметь в пределах ареала локальные, изолированные местообитания (Samuys, 1976). С другой стороны, необходимо иметь в виду, что виды, обнаруженные в конкретном биотопе, чаще всего представляют собой только часть того комплекса акустически активных насекомых, с которым встречается представитель того или иного вида на всей территории своего ареала. Важно также отметить, что для сравнения можно использовать только сигналы, зарегистрированные при сходных условиях и прежде всего при постоянной или очень близких температурах.

Учитывая все эти обстоятельства, мы отобрали в качестве достаточно представительных примеров призывные сигналы европейских кузнечиков, среднеазиатских сверчков, европейских и североамериканских саранчовых, дрозофил и некоторых комаров.

Сигналы представителей трех надсемейств прямокрылых существенно различаются по частотным параметрам. Призывные звуки саранчовых и сверчков занимают низкочастотный диапазон, но издаются в разное время суток, сигналы же кузнечиковых отличаются преобладанием высокочастотных компонентов. По этим причинам все три группы сигналов можно рассматривать независимо друг от друга.

Tettigonioidae (Tettigoniidae)

Tettigoniinae. В средней полосе (Московская область) встречаются шесть видов кузнечиков этого подсемейства: *Tettigonia cantans*, *Decticus verrucivorus*, *Metrioptera roeseli*, *M. bicolor*, *M. brachyptera* и *Pholidoptera cinerea*. Частотные и временные характеристики их сигналов представлены на рис. 8, 12, в табл. 8 и в приложении. Как мы видим, частотные спектры всех видов широко перекрываются, но доминирующие частоты у *Decticus verrucivorus* и *Tettigonia cantans* сосредоточены в звуковом, а у видов *Metrioptera* и *Pholidoptera* — в ультразвуковом диапазонах. Кроме того, в пределах каждого диапазона есть некоторые различия между огибающими спектров у представителей разных родов. Например, доминирующая частота у *T. cantans* составляет 8 кГц, а у *D. verrucivorus* — 15 кГц; у *Ph. cinerea*, в отличие от видов *Metrioptera*, помимо высокочастотных максимумов заметен пик в области 13 кГц и т. д.

По временным параметрам звуки этих кузнечиков распадаются на две группы. Одну из них образуют трели (*T. cantans* и *M. roeseli*), другую — сигналы, состоящие из серий (остальные виды). Звуки первых двух видов хорошо различаются как по длительности пульсов (16 и 8—9 мс), так и по частоте их повторения (42,2 и 71,1 пульс/с). Что касается сигналов второй группы, то их сравнение должно включать как минимум шесть параметров: длительность и частоту повторения пульсов и серий, а также же число пульсов в сериях и скважность.

Временные параметры призывных сигналов симпатрических видов кузнечиков подсем. Tettigoniinae (Московская обл) *

Вид	Средняя длительность, мс	Средний интервал, мс	Частота повторения, с ⁻¹
Пульсы			
<i>Decticus verrucivorus</i>	9	3	80
<i>Metrioptera bicolor</i>	10	4	68
<i>Metrioptera brachyptera</i>	20	7	35
<i>Pholidoptera cinerea</i>	26	10	25
Серии			
<i>Metrioptera bicolor</i>	49	13	17
<i>Decticus verrucivorus</i>	63	61	8
<i>Metrioptera brachyptera</i>	96	160	4
<i>Pholidoptera cinerea</i>	112	594	1,5

* Даны округленные средние величины (подробнее см. приложение).

Вписав соответствующие величины в таблицу (табл. 8), мы можем заключить, что формально эти сигналы различаются по всем параметрам, кроме числа пульсов в серии (исключение — *D. verrucivorus*) и длительности некоторых пульсов. Сравнение горизонтальных граф таблицы свидетельствует о том, что все сигналы по комплексу временных параметров обладают отчетливо выраженной видоспецифичностью.

Сопоставляя далее цифры в вертикальных графах, нетрудно обнаружить прямую зависимость между длительностью пульсов и интервалов между ними и соответственно обратную зависимость между длительностью пульсов и частотой их повторения. Эта закономерность, характерная для многих сигналов Ensifera, особенно отчетливо проявляется в комплексах симпатрических видов. Ее объяснение следует, по-видимому, искать не только в специфике работы звукового аппарата, но и в адаптивных особенностях временной организации сигналов. Можно, в частности, предполагать, что необходимость различать звуковые сигналы в сложных акустических условиях при наличии интенсивных помех вынуждает насекомых в процессе эволюции изменить свои сигналы так, чтобы они обладали наиболее контрастными временными различиями. В этом случае между тремя перечисленными параметрами должна возникнуть определенная зависимость. Так, например, повышение частоты повторения пульсов должно сопровождаться сокращением их длительности, ибо в противном случае будут сокращаться интервалы между ними и т. д.

В еще большей степени эта закономерность проявляется при анализе ритмической организации II порядка, т. е. при сравнении временных параметров серий. Из табл. 8 следует, что с удлинением

ением серий увеличиваются интервалы между ними и соответственно снижается частота их повторения.

В южных районах европейской части СССР перечисленные ранее кузнечики замещаются близкими видами тех же или близких родов, а кроме того, появляются отдельные представители Средиземноморской фауны. Так, на Южном берегу Крыма одновременно поют следующие виды Tettigoniinae: *Tettigonia viridissima*, *Decticus albifrons*, *Platycleis intermedia*, *P. eskalerae*, *Pholidoptera pustulipes*, *Sepiana sepium*, *Anadrymadusa retowskii*.

Для этого комплекса характерны все перечисленные ранее закономерности: здесь также два вида издают непрерывные звуки (*D. albifrons* и *P. eskalerae*) (см. рис. 8, 7, 9), а остальные — сигналы, состоящие из серий (см. рис. 8, 2, 5, 8, 10, 14). В последнем случае наблюдается та же взаимосвязь между временными параметрами (табл. 9).

Таблица 9

Временные параметры звуковых сигналов симпатрических видов кузнечиков подсем. Tettigoniinae (Крым)

Вид	Длительность, мс		Частота повторения, серия/с
	серии	интервала	
<i>Anadrymadusa retowskii</i>	299	394	1,5
<i>Platycleis intermedia</i>	245	330	1,7
<i>Pholidoptera pustulipes</i>	119	377	2,5
<i>Sepiana sepium</i>	118	90	5,0
<i>Tettigonia viridissima</i>	52	20	13

Phaneropterinae. Как ранее отмечалось, акустические системы связи листовых кузнечиков принципиально отличаются от рассмотренных выше тем, что включают не только призывные, но и ответные звуки. Сравнительно низкая и обычно нестабильная частота повторения звуковых посылок в призывных сигналах дает основание предполагать, что этот показатель не играет существенной роли в распознавании сигналов, а вся видоспецифическая информация заключена в структуре самих посылок.

Сравнение звуков трех симпатрических и синхронно поющих видов рода *Isophya*: *I. stepposa*, *I. rossica* и *I. brunneri* (рис. 47) свидетельствует о том, что они резко различаются по длительности пульса (710, 140 и 32 мс). Второй компонент сигнала — один или несколько щелчков — отличается низкой стабильностью, но обычно следует с определенным интервалом после пульса. Спектры этих звуков занимают довольно широкий диапазон частот (около 20 кГц), но основная энергия сигнала сосредоточена в сравнительно узкой полосе, поэтому спектры перекрываются только частично и хорошо различаются по доминирующим частотам.

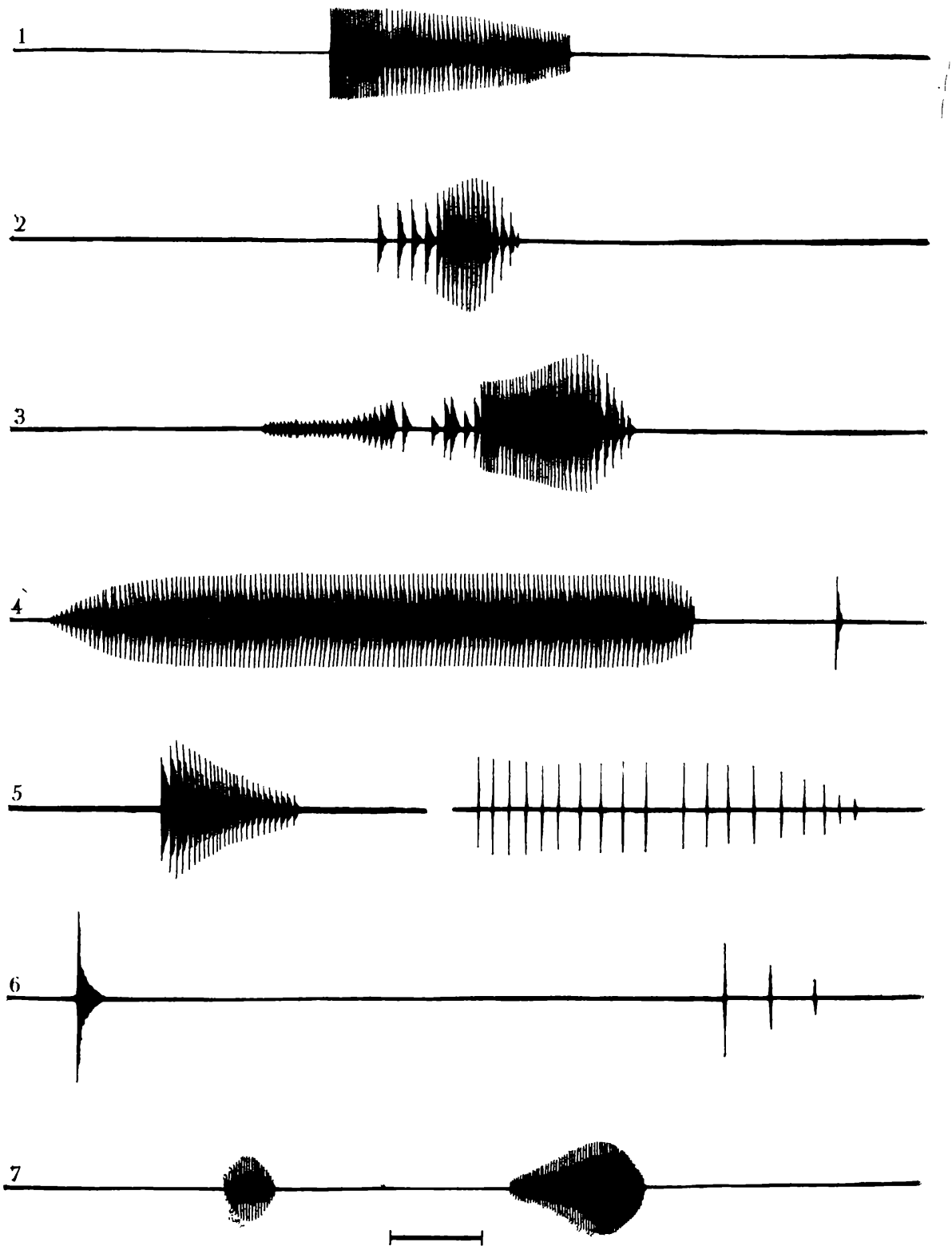


Рис. 47. Осциллограммы призывных сигналов кузнечиков рода *Isophya* (отметка времени — 100 мс) (по Жантиеву, Дубровину, 1977):
 1 — *I. taurica*; 2 — *I. štysi*; 3 — *Isophya* sp.; 4 — *I. stepposa*; 5 — *I. rossica*; 6 — *I. brunneri*; 7 — *I. gracilis*

там (рис. 48). Аналогичная тенденция наблюдается у симпатрических видов американских листовых кузнечиков (Nickle, 1976). Завершая сравнение звуковых сигналов кузнечиков, необходимо отметить, что они различаются не только по временным и частотным параметрам, но и по внутренней структуре пульсов, а точнее, по частоте повторения щелчков (ЧПЩ). Впервые мы обратили внимание на эти различия, когда пытались найти в коммуникационных сигналах кузнечиков низкочастотные компонен-

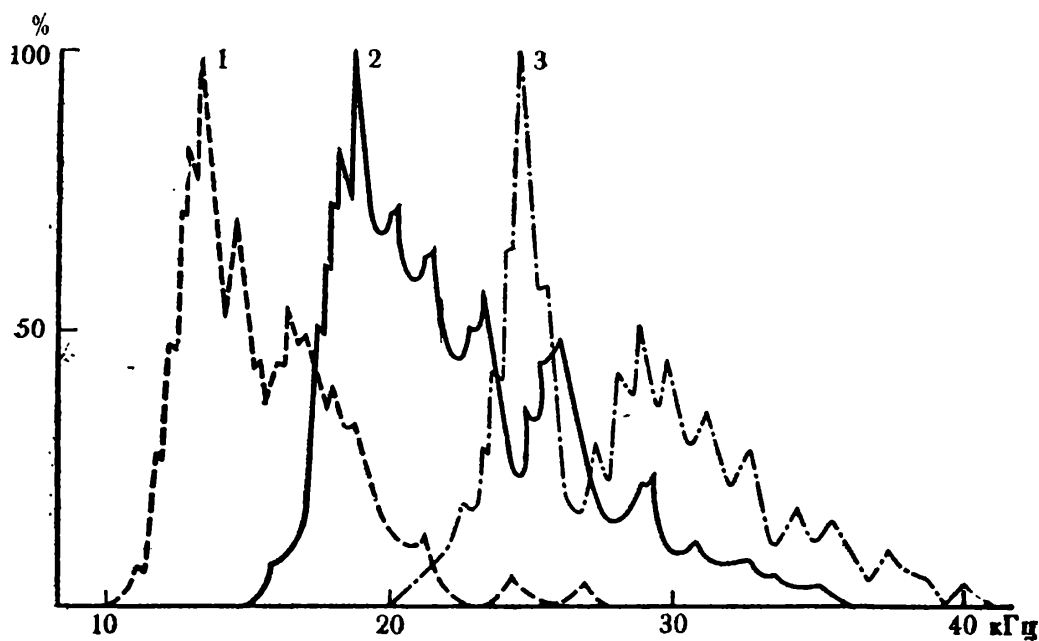


Рис. 48. Частотные спектры призывных сигналов симпатрических видов кузнечиков рода *Isophya* (по Жантиеву, Дубровину, 1977):

1 — *I. rossica*; 2 — *I. stepposa*; 3 — *I. brunneri*

ты, соответствующие оптимальным частотам промежуточного органа. Анализ осциллограмм звуков нескольких видов *Tettigoniidae* показал, однако, что ЧПЩ редко превышает 1 кГц (максимум — 3 кГц) и, следовательно, не достигает зоны оптимума промежуточного органа. Тем не менее, используя наши электрофизиологические данные (Жантиев, Дубровин, 1968, Жантиев, 1971) и результаты сравнительного анализа звуков шести видов кузнечиков, Броутон с соавт. (Broughton et al., 1975) пришли к выводу, что промежуточный орган все-таки может воспринимать низкочастотные компоненты, содержащиеся в этих сигналах. Для окончательного решения этого вопроса необходимо провести дополнительные комплексные исследования.

Что же касается использования ЧПЩ для распознавания звуковых сигналов, то наиболее вероятной группой насекомых, обладающих такой способностью, следует считать листовых кузнечиков (*Phaneropterinae*) (см. главу 7).

Grylloidea

Переходя к анализу звуков сверчковых пустынных районов Туркмении, необходимо прежде всего сравнить их внутривидовые сигналы. Как ранее отмечалось, у видов подсемейства *Gryllinae* сигналы трех основных типов очень хорошо различаются по временным, а прекопуляционные звуки отличаются, кроме того, от двух других сигналов по частотным характеристикам (см. рис. 9, 11, 44). Имеются между этими звуками и некоторые различия в интенсивности. Так как прекопуляционные и агрессивные сигналы издаются только при контакте между взаимодействующими особями, то их интенсивность остается почти постоянной. Максимальный уровень (до 100—110 дБ) характерен для агрессивных, минимальный (до 70 дБ) — для прекопуляционных сигналов. Интенсивность призывных сигналов, естественно, зависит от расстояния до источника звука, но ее максимальное значение не достигает уровня сигнала агрессии.

Так как сигналы этих трех типов различаются по многим признакам, без соответствующих этологических экспериментов невозможно выделить параметры, играющие первостепенную роль в их распознавании. Сравнительный анализ позволяет только наметить признаки, различия в которых достигают максимального контраста. К ним, в первую очередь, относятся частотные различия между призывными и прекопуляционными звуками (см. рис. 11). Переходя от одного сигнала к другому, сверчок фактически переключается со звукового на ультразвуковой канал связи. Что же касается происходящего при этом изменения временной структуры сигнала (см. рис. 9, 44), то она призвана, по-видимому, обеспечивать не столько различие данных сигналов, сколько их отличие от аналогичных звуков симпатрических видов, о чем мы будем говорить в дальнейшем. Для дифференцирования близких по частотным характеристикам призывных и агрессивных сигналов могут быть использованы различия в интенсивности и длительности серий или трелей (см. рис. 11).

У сверчков из подсемейства *Nemobiinae* различия между тремя внутривидовыми сигналами не столь велики и проявляются преимущественно в длительности трелей или серий (Alexander, 1957; Alexander, Thomas, 1959; Жантиев, Дубровин, 1974). По-видимому, эти признаки должны играть основную роль при их распознавании.

У представителей семейства *Oecanthidae* помимо призывных сигналов удастся выделить еще один звук, который издают самцы при встрече с конспецифическими особями независимо от пола (Корсуновская, 1978). Сравнение этих звуков указывает на то, что сверчки могут различать их по длительности серий и частоте повторения пульсов.

У медведок (*Gryllotalpidae*) число внутривидовых сигналов достигает пяти (Жантиев, Корсуновская, 1973). По характеру

итмической организации и частотным параметрам они разделяются на три группы (табл. 10). К первой относятся призывные (прекопуляционные сигналы, представляющие собой длительные измеряемые минутами) трели с моночастотным заполнением ульсов. Ко второй — территориальные и агрессивные звуки, со-

Т а б л и ц а 10

Характеристики внутривидовых сигналов *Gryllotalpa unispinu*

Группа	Сигналы	Тип сигнала	Временные характеристики*		Частотные характеристики	
			длительность пульса, мс	частота повторения, пульс/с	тип спектра	доминирующая частота, кГц
I	Призывные	длительная трель (высокая интенсивность)	9	67	линейчатый	1,5
	Прекопуляционные	длительная трель (низкая интенсивность)	8	82	тот же	1,8
II	Агрессии	короткая трель	9	33	линейчатый	2,2; 18,5
	Территориальные ♂ и ♀	короткая трель	12	41	тот же	2,2; 16
III	Угрозы ♂ и ♀	отдельные пульсы	35—50	—	сплошные	0,6—2; 16—18

Даны округленные средние величины (см. приложение)

стоящие из коротких трелей (до 10 пульсов); их спектры помимо изкочастотных составляющих в области 2 кГц часто содержат высокочастотные компоненты (16—18 кГц). Третью группу образуют сигналы угрозы — нерегулярно повторяющиеся пульсы шумоподобным заполнением. Таким образом, для различения сигналов трех типов могут быть использованы как частотные, так временные параметры. В пределах первой и второй групп сигналов распознавание может вестись только по временным параметрам — частоте повторения пульсов и их длительности, а призывные и прекопуляционные сигналы, кроме того, можно легко различить по интенсивности.

Переходя далее к решению второй задачи — сравнению одноипных сигналов у симпатрических видов сверчковых, необходимо отметить, что между призывными сигналами Gryllidae и двух

других семейств — Oecanthidae и Gryllotalpidae — существуют определенные частотные различия. Так, у изученных нами видов Gryllidae основные частоты лежат в диапазоне 4,8—6,7 кГц, а у остальных — 1,5—3,3 кГц. Различия эти невелики, но при определенных условиях, в частности при разной удаленности источников звука, они могут облегчать распознавание сигналов. Аналогичные частотные различия могут использоваться и в пределах семейства Gryllidae, например, у таких видов, как *Gryllus bimaculatus* (4,8 кГц) и *Pteronemobius heydeni* (6,7 кГц).

В исследованном нами районе Каракумов одновременно поют девять видов сверчковых (см. рис. 9). Два из них — *Gryllodinus kerkennensis* и *Gryllotalpa unispina* — издают трели, у пяти видов сигналы состоят из сравнительно коротких серий, кроме того, два вида — *Oecanthus turanicus* и *Pteronemobius heydeni* — издают звуки промежуточного типа, состоящие из более или менее регулярно повторяющихся очень длинных серий.

Как и в случае с кузнечиками, трели легко различаются по длительности пульсов (54 и 9 мс) и по частоте их повторения (18 и 68 пульс/с). При этом нужно отметить, что сигналы *Gryllodinus kerkennensis* отличаются от всех известных звуков прямокрылых минимальной скважностью (1,03).

У видов подсем. Gryllinae, сигналы которых состоят из серий, на обоих уровнях ритмической организации наблюдаются те же закономерности, что и у кузнечиков (табл. 11), т. е. связь между длительностью пульсов или серий и частотой их повторения, но у некоторых видов появляется дополнительная особенность — по-

Таблица 11

Временные параметры призывных звуковых сигналов симпатрических видов сверчковых подсем. Gryllinae *

Вид	Длительность, мс	Длительность интервала, мс	Частота повторения, с ⁻¹
п у л ь с			
<i>Gryllus bimaculatus</i>	23	15	25
<i>Melanogryllus desertus</i>	13	12	40
<i>Tartarogryllus tartarus</i>	13	6	50
<i>Modicogryllus pallipalpis</i>	8	2	98
<i>Tartarogryllus burdigalensis</i>	6	4	97
с е р и я			
<i>Melanogryllus desertus</i>	350	1100	0,7
<i>Modicogryllus pallipalpis</i>	101	610	1,4
<i>Tartarogryllus burdigalensis</i>	157	246	2,6
<i>Gryllus bimaculatus</i>	147	182	3,0
<i>Tartarogryllus tartarus</i>	64	126	5,2

* Даны округленные средние величины (подробнее см. приложение)

постепенное нарастание амплитуды пульсов в серии, причем скорость этого нарастания может быть различной у разных видов (например, у *Melanogryllus desertus* и *Modicogryllus pallipalpis*). Что же касается звуков «промежуточного типа» (*Oecanthus tartaricus* и *P. heydeni*), то они хорошо отличаются от всех сигналов подсемейства Gryllinae по длительности серий, а между собой — по длительности пульсов, частоте повторения пульсов и амплитудной модуляции (см. рис. 9, 1, 8). Менее отчетливо выражены отличия сигналов одного из этих видов (*P. heydeni*) от звуков медведок, но здесь помимо отмеченных различий в амплитудной модуляции значительное влияние на процесс опознавания могут оказывать различия в частоте заполнения пульсов.

Сравнение прекопуляционных сигналов симпатрических видов сверчков свидетельствует о том, что каждый сигнал обладает отчетливо выраженными видоспецифическими признаками (см. рис. 44, 2—5, 7). Группировки микропульсов и частота их повторения очень изменчивы даже у отдельных особей одного вида, поэтому видоспецифичность этих звуков определяется главным образом макропульсами. У двух видов они образуют трели (*Tartarogryllus burdigalensis* и *Gryllus bimaculatus*), у других — сгруппированы в 2- или 3-пульсовые серии (*T. tartarus*, *M. pallipalpis*, *M. desertus*). Все эти сигналы хорошо различаются по основным временным параметрам: ритмической организации (трели — серии), частоте повторения пульсов, числу пульсов в сериях (исключения — *T. tartarus* и *M. desertus*), длительности и частоте повторения серий. Аллопатрические виды, напротив, иногда обладают очень сходными прекопуляционными сигналами (например, *M. pallipalpis* и *M. frontalis*). По частотным характеристикам прекопуляционные звуки различаются в значительно меньшей степени: спектры макропульсов почти целиком перекрываются, но и здесь есть исключение — *M. pallipalpis*, у которого эти компоненты сигнала имеют низкочастотное заполнение (5,4 кГц).

При сравнении призывных и прекопуляционных сигналов иногда можно заметить сходство в некоторых элементах их временной организации (см. рис. 9 и 44). Например, у *M. desertus* в прекопуляционных звуках наблюдается постепенное возрастание амплитуды микропульсов, предшествующих макропульсам. Но в целом определенных корреляций между этими звуками проследить не удается, так что их видоспецифичность определяется разными сочетаниями временных и частотных параметров, а это дает основание предполагать, что слуховая система сверчков обеспечивает выделение и опознавание не одного, а, как минимум, двух конспецифических сигналов.

Что касается звуков агрессии, то они, четко отличаясь по амплитудно-временной организации от призывных сигналов, не обладают сколько-нибудь заметными видоспецифическими свойствами.

В заключение этого раздела необходимо вернуться к описанной ранее взаимосвязи некоторых временных параметров сигналов симпатрических видов кузнечиков и сверчков.

Если мы распределим сигналы симпатрических видов по градиенту одного из этих признаков, например, по длительности серий, то в силу отмеченной зависимости получим такое же распределение и по другому признаку —

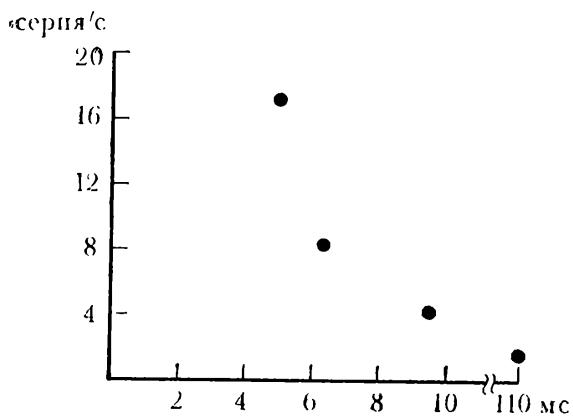


Рис. 49 Соотношение между частотой повторения и длительностью серий у симпатрических видов кузнечиков. По оси абсцисс — длительность серий, мс; по оси ординат — частота повторения серий, серия/с

величине периода их повторения или обратное — по частоте повторения (табл. 11, рис. 49). За редким исключением, такая же картина наблюдается и при анализе сигналов по первому уровню ритмической организации — все сигналы распределяются, не перекрываясь, по градиенту частоты повторения, а в большинстве случаев и по длительности пульсов (табл. 11).

В целом складывается впечатление, что по комплексу признаков каждый сигнал занимает свое определенное и отличное от других место. Такое распределение сигналов происходит, вероятно, в процессе совместной эволюции видов,

входящих в один биоценоз. В результате достигается оптимизация параметров сигналов, обеспечивающая их максимальную помехоустойчивость в данном биотопе.

Если эти предположения верны, то из них вытекают три следствия:

совпадение сигналов по нескольким параметрам указывает на то, что существуют экологические факторы, препятствующие вступлению соответствующих видов в акустический контакт, т. е. эти сигналы издаются либо в разное время (сезона, суток), либо в разных местах;

наличие в градиентах взаимосвязанных параметров сигналов значительных пропусков может указывать на то, что существуют виды, которые занимают эти «акустические ниши» в других районах, или, иначе говоря, что изучена только часть комплекса сигналов симпатрических видов;

включение в сложившийся комплекс симпатрических видов новых членов должно приводить к «уплотнению» сигналов в соответствующей временной шкале либо к ее расширению.

Acridoidea

У саранчовых сближение особей противоположного пола и копуляция осуществляются в результате сложных поведенческих актов, в процессе которых активно используются зрительные, аку-

стические и вибрационные стимулы. Из всех известных звуковых сигналов только призывные, ответные и прекопуляционные звуки обладают отчетливо выраженными видоспецифическими признаками. Первые из них, несомненно, используются для опознания самцов, так как они воспринимаются при отсутствии визуальных контактов между насекомыми, а их воспроизведение вызывает звуковые реакции и фонотаксис конспецифических самок. Аналогичную роль, по-видимому, играют и прекопуляционные сигналы, однако самцы издаются в непосредственной близости от самки, когда опознание может вестись не только

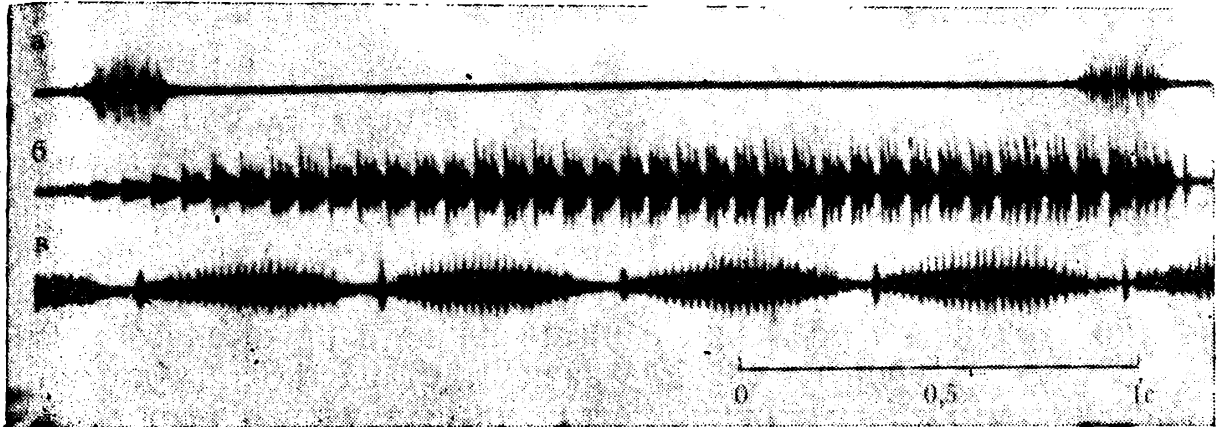


Рис. 50. Осциллограммы звуков саранчовых рода *Chorthippus* (по Helversen, 1972):
а — *Ch. brunneus*; б — *Ch. biguttulus*; в — *Ch. mollis*

с помощью слуха, но и зрения. Анализ этих сложных явлений не входит в нашу задачу, поэтому мы будем рассматривать преимущественно дистантные, т. е. призывные и ответные сигналы. В настоящее время описаны звуковые сигналы многих десятков видов саранчовых Европы и Северной Америки, но специальному изучению звуков симпатрических видов посвящено сравнительно небольшое число работ. Среди европейских саранчовых лучше всего в этом отношении изучены близкие виды рода *Chorthippus* (Weih, 1951; Faber, 1953; Jacobs, 1953; Loher, Broughton, 1955; Haskell, 1957, 1958; Perdeck, 1957; Helversen, 1972 и др.). Их призывные сигналы представлены на рис. 50. В каждом сигнале выделяются три уровня ритмической организации — группы серий, серии и пульсы. Лучше всего эти звуки различаются по первому признаку. Границы между сериями выражены также достаточно отчетливо, особенно у *Ch. mollis*, где они подчеркиваются одиночными высокоамплитудными щелчками. Что же касается пульсов в пределах каждой серии, то интервалы между ними значительной степени сглажены, хотя их периодичность сохраняется в амплитудной модуляции сигнала, и частота повторения может быть выделена по огибающей.

Таким образом, распознавание трех сигналов может вестись по ритмической структуре на всех трех уровнях, однако наиболее вероятным представляется использование для этих целей временных характеристик серий, так как их основные параметры при постоянной температуре отличаются наименьшей изменчивостью.

Вторым примером симпатрических саранчовых могут послужить северо-американские виды *Syrbula* (Otte, 1972). У одного из них (*S. admirabilis*) призывные звуки состоят из двухпульсовых серий, а у другого (*S. fuscovittata*) — из двух чередующихся элементов (фраз) с разной частотой повторения серий и пульсов. Столь большие различия в структуре сигналов дают возможность для дифференцирования их по нескольким временным параметрам, включающим как частоту повторения пульсов, так и характер их группировки во времени.

Ответные сигналы самок обычно мало чем отличаются от призывных, поэтому для их опознания могут использоваться одни и те же признаки. Однако полевые и лабораторные наблюдения свидетельствуют о том, что саранчовые не только опознают оба этих сигнала, но как-то отличают их друг от друга. Использование для этих целей различий в интенсивности кажется маловероятным, так как уровень сигнала зависит от расстояния до источника звука. Другие различия между ними изучены недостаточно. Обычно при сравнении этих звуков отмечается значительная изменчивость в структуре и продолжительности пения самок. В большинстве случаев можно предполагать, что самцы опознают ответные сигналы по их длительности, но не исключена возможность, что эти насекомые воспринимают и анализируют более тонкие различия. Так, например, у *S. admirabilis* ответные сигналы отличаются от призывных преобладанием низкочастотных компонентов, формой пульсов и некоторыми особенностями временной организации (Otte, 1972).

Прекопуляционные сигналы саранчовых представляют собой более или менее существенные модификации призывных звуков. По причинам, изложенным выше, их анализ не входит в наши задачи, однако при изучении этих сигналов у некоторых европейских видов были получены интересные результаты, заслуживающие специального упоминания. По данным Элснера (Elsner, 1973, 1974), во время стридуляции у некоторых саранчовых задние ноги движутся не синхронно, а с фазовым сдвигом, в результате чего не только маскируются пульсы в сериях, но и сглаживаются границы между сериями. Все это, по мнению автора, должно существенно затруднять распознавание сигналов по временным параметрам. В качестве альтернативы он предлагает гипотезу, согласно которой для распознавания таких звуков используется частотная модуляция, т. е. характер изменения несущей частоты (а точнее, частоты повторения щелчков) в звуковых посылах. На наш взгляд, однако, для таких предположений нет достаточных оснований, так как, во-первых, эти явления наблю-

даются не у всех видов саранчовых, а во-вторых, судя по представленным осциллограммам, отсутствие синхронизации в работе двух звуковых органов не устраняет отчетливую амплитудную модуляцию сигнала, обеспечивающую его видоспецифические свойства.

Diptera

До настоящего времени интересующие нас аспекты акустической сигнализации изучались только у двух групп двукрылых — комаров (Culicidae) и плодовых мушек (Drosophilidae). В обоих случаях звуки издаются с помощью крыльев, но у комаров они возникают во время полета, а у дрозофил — при спаривании (обычно на пищевом субстрате).

Culicidae. Звуки, возникающие при полете комаров, представляют собой непрерывные периодические колебания, основная частота которых определяется частотой биения крыльев (см. рис. 7).

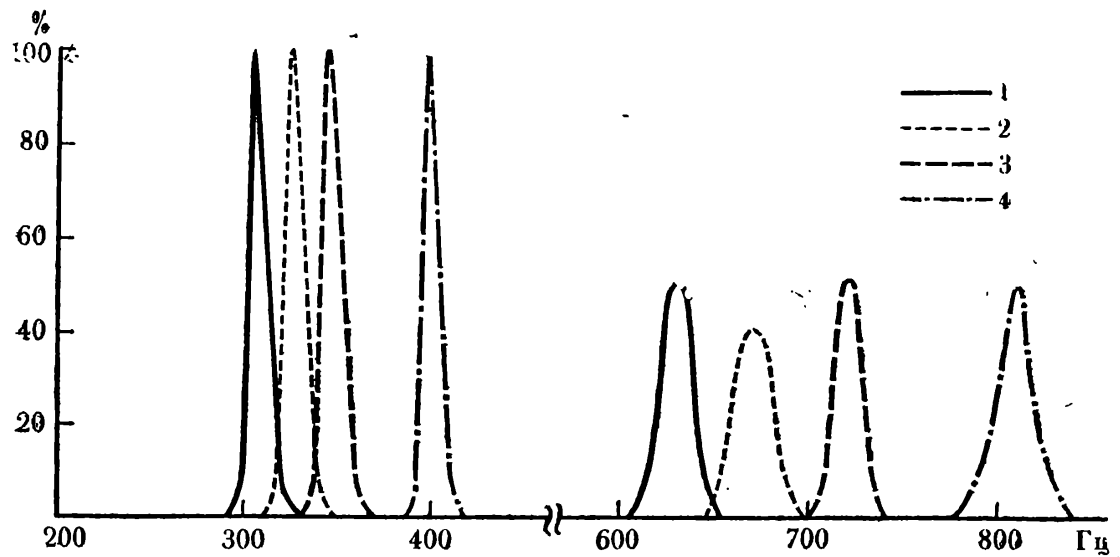


Рис. 51. Частотные спектры звуков полета самок комаров рода *Aedes* (по Тамириной и др., 1980):
1 — *A. punctor*; 2 — *A. diantaeus*; 3 — *A. communis*; 4 — *A. cinereus*

Так как самцы комаров привлекаются сигналами, совпадающими по основной частоте со звуками полета самок (Roth, 1948; Wishart, Riordan, 1959; Wishart et al., 1962 и др.), то, естественно, возникает предположение, что этот признак используется самцами в природе для распознавания конспецифических самок. Для определения уровня межвидовых различий в частотных характеристиках звуков симпатрических, синхронно активных комаров мы провели анализ звуков полета четырех видов рода *Aedes* из Подмосковья (Тамирина и др., 1980).

Самцы одного из этих видов — *A. diantaeus* — образуют рои, в которых помимо конспецифических самок встречаются самки трех других видов — *A. punctor*, *A. communis* и *A. cinereus*. Результаты частотного анализа их звуков представлены на рис. 51.

Сравнение полученных спектров свидетельствует о том, что различия между основными частотами этих звуков невелики и в среднем составляют 20—96 Гц. Наибольшие различия наблюдаются между сигналами *A. punctor* и *A. cinereus*, наименьшие — у *A. diantaeus* и *A. communis*. Анализ этих материалов дает основание предполагать, что самцы комаров могут распознавать звуки самок по основной частоте только в том случае, если их слуховая система обладает очень высокой разрешающей способностью или частотной избирательностью.

Drosophilidae. Анализ прекопуляционных звуков дрозофил показал, что они обладают отчетливыми видоспецифическими признаками (см. обзор: Bennet-Clark, 1975b). Различия между этими сигналами проявляются в длительности пульсов, интервалов между ними и несущей частоте. Как и у других насекомых, наибольшие различия характерны для звуков близких симпатрических видов (например, *D. obscura* и *D. persimilis*), у аллопатрических же видов они могут быть не столь значительными. Сравнительный анализ физических параметров сигналов дает основания предполагать, что их распознавание может вестись по 2—3 признакам, но наиболее вероятным является использование для этой цели интервалов между пульсами, величина которых у разных видов колеблется от 8,4 до 213 мс.

* * *

Подводя итоги сравнения звуковых сигналов насекомых, необходимо отметить следующее.

Внутривидовые сигналы сверчков различаются по частотным и временным параметрам, а также по интенсивности. Их распознавание может вестись по комплексу признаков с преобладающим использованием частотных различий. Внутривидовые сигналы других насекомых, как правило, различаются по временным характеристикам: числу ритмических уровней, длительности и частоте повторения пульсов и их группировок.

Насекомые, относящиеся к разным таксономическим группам высшего уровня (отрядам, надсемействам), могут осуществлять акустическую связь в разных (не перекрывающихся) частотных диапазонах. У видов, принадлежащих к одному роду, подсемейству, а иногда и семейству, частотные спектры сигналов обычно перекрываются, но в ряде случаев между огибающими спектров существуют устойчивые различия, которые могут быть использованы для их распознавания.

У симпатрических видов однотипные сигналы со сходными частотными характеристиками хорошо различаются по временным параметрам.

Для длинноусых прямокрылых (*Ensifera*) характерны устойчивые различия в уровне ритмической организации, длительности и частоте повторения пульсов, длительности и частоте повторения

серий, а в ряде случаев — и в относительной амплитуде пульсов. Между некоторыми из этих параметров существует определенная корреляция, позволяющая предполагать, что для распознавания могут использоваться комплексы взаимосвязанных признаков.

У саранчовых призывные и ответные сигналы хорошо различаются по временным характеристикам серий и их группировок. Сами серии обычно состоят из плохо различимых пульсов, поэтому распознавание этих звуков по первому уровню ритмической организации представляется маловероятным. В тех случаях, когда из-за фазовых сдвигов в работе двух звуковых органов происходит сглаживание интервалов между сериями, распознавание сигналов (особенно прекопуляционных), по-видимому, может вестись по огибающей.

У двукрылых видоспецифические звуки различаются как по временным, так и по частотным характеристикам. У дрозофил опознавание конспецифических сигналов самцов может вестись по временным параметрам.

Таким образом, в целом у насекомых невозможно выделить единый (универсальный) признак для различения коммуникационных звуковых сигналов. В разных таксономических группах и в разных условиях для этих целей могут использоваться разные признаки или их сочетания.

Однотипные сигналы симпатрических видов обладают комплексом видоспецифических признаков, которые должны облегчать их распознавание. Есть основания предполагать, что в результате совместной эволюции у насекомых, входящих в один биоценоз, происходит оптимизация частотных и временных параметров сигналов, обеспечивающая их максимальную помехоустойчивость.

Глава 7

РЕАКЦИИ НАСЕКОМЫХ НА КОММУНИКАЦИОННЫЕ ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ И ИХ МОДЕЛИ

Этологические (поведенческие) реакции служат пока единственным надежным критерием для оценки отношения насекомого к звуковым сигналам. Правда, отсутствие внешне заметных изменений в поведении еще не свидетельствует о том, что сигнал не воспринимается или не опознается, однако наличие таких изменений почти всегда указывает на восприимчивость насекомого к данному звуку, а характер реакции позволяет судить о его функциональном значении или степени соответствия биологически важному сигналу (если используются синтезированные звуки).

Для выделения и анализа информативных элементов в коммуникационных сигналах используются реакции двух типов — фонотаксис и звуковые ответы. Первая из них обладает высокой надежностью, так как в ее основе лежит жесткий механизм, обеспечивающий встречу особей противоположного пола, однако она, как правило, может использоваться только в экспериментах с самками. Реакция второго типа дает возможность использовать главным образом самцов, но в этом случае приходится учитывать сравнительно низкую избирательность реакций, вызванную тем, что самцы могут изменять свою акустическую активность под влиянием не только конспецифических, но и гетероспецифических сигналов. Звуковые ответы самок не обладают этим недостатком, поэтому при возможности выбора им отдают предпочтение.

Обычно при проведении подобных биоакустических экспериментов ставятся две основные задачи: доказать видоспецифический характер реакции и выделить те компоненты сигнала, по которым производится его опознавание. В первом случае активным насекомым последовательно или одновременно предъявляют конспецифический сигнал и аналогичные звуки симпатрических видов. Во втором — синтезированные (модельные) сигналы с произвольно изменяемыми параметрами. Кроме того, существует третья задача, которой до сих пор не уделялось достаточного внимания — это вопрос о помехоустойчивости акустических систем связи. Так как он тесно связан с проблемой опознавания, а для его решения первостепенное значение имеют этологические эксперименты, мы рассмотрим соответствующие материалы в одном из разделов данной главы.

Видоспецифичность реакций насекомых на призывные сигналы может считаться твердо установленным фактом и не нуждается в специальном обсуждении, поэтому результаты изучения реакций на эти звуки мы рассмотрим попутно при анализе экспериментов с модельными сигналами. В этом же разделе будут упомянуты немногочисленные известные данные о реакции насекомых на другие внутривидовые сигналы.

ВЫДЕЛЕНИЕ ИНФОРМАТИВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЗВУКОВЫХ СИГНАЛАХ

Tettigonioidae

Кузнечики являются наименее удобным объектом для изучения фонотаксиса, так как воспроизведение их сложных широкополосных сигналов сопряжено с большими техническими трудностями. Однако некоторые виды из сем. *Tettigoniidae* и *Gracillariidae* неоднократно использовались для исследования интересующей нас проблемы.

В первых экспериментах, поставленных Регеном (Regen, 1926) на *Pholidoptera aptera*, было установлено, что избирательность реакции самцов (звуковой ответ) существенно повышается в том случае, если они до экспериментов слышат конспецифические призывные сигналы. К сожалению, эти опыты позднее не повторялись, а аналогичные эксперименты, поставленные на саранчовых (Weih, 1951; Jacobs, 1953; Haskell, 1961), и наши исследования акустического поведения кузнечиков рода *Isophya* дали отрицательные результаты.

Попытку изучения фонотаксиса у представителей родов *Ephippiger* и *Ephippigerida* (Busnel et al., 1956a; Dumortier, 1963d) нельзя признать удачной, так как для опытов были выбраны аллопатрические виды, продемонстрировавшие чрезвычайно низкий уровень избирательности реакций. Аналогичные результаты дали и эксперименты с искусственными сигналами. Самки этих кузнечиков реагировали практически на любые звуки в диапазоне 0,5—90 кГц, если они обладали достаточной интенсивностью (более 50—60 дБ) и содержали резкие перепады в амплитуде (transient) (Busnel, Dumortier, 1955b; Busnel et al., 1956b).

Первое исследование информативных элементов в сигналах кузнечиков, выполненное на достаточно высоком методическом уровне, было проведено в 1971 г. (Bailey, Robinson, 1971). Для экспериментов выбрали четыре симпатрических вида рода *Heteroceropyphus* (подсемейство *Copiphoginae*), издающих сравнительно простые сигналы — трели с почти моночастотным заполнением пульсов (около 16 кГц). Моделирование таких звуков не представляло значительных трудностей.

Анализ уровня локомоторной активности самок *H. flavovirens* при предъявлении призывных сигналов четырех видов показал, что реакция самки обладает отчетливо выраженной видоспецифичностью. В результате экспериментов с модельными сигналами, представлявшими собой трели с изменяемой частотой повторения пульсов (ЧПП), установлено, что реакция самок *H. flavovirens* и *H. vicinus* достигает максимума в том случае, если ЧПП приближается к величине, характерной для естественного сигнала, либо превышает ее в 2 раза. Последний факт можно объяснить тем, что в призывном сигнале имеются слабые интерпульсы¹, которые могут восприниматься на близких расстояниях. В этом случае, естественно, происходит удвоение ЧПП.

В целом описанные эксперименты показали, что у изученных видов опознание сигналов осуществляется по ЧПП. Вместе с тем значение других параметров сигнала, таких, как длительность пульсов или частота их заполнения, в данной работе не изучалось.

Используя аналогичную методику, мы попытались выделить информативные элементы в сигналах одного из представителей

¹ По нашим данным, интерпульсы имеются в сигналах *H. nitidulus*.

подсем. Tettigoniinae — *Metrioptera roeseli*¹. Временные и частотные характеристики этих звуков представлены на рис. 8 и 12. Опыты проводили в альтернативной камере (0,3×0,3×1,5 м) с некопулировавшими самками. Уровень реакции на естественный и модельный сигналы оценивали по числу проходов самок к источнику звука. В качестве контроля использовали естественный сигнал. Динамик или садок с самцом помещали попеременно у обоих концов камеры.

В первой серии опытов самкам предъявляли модельный сигнал (трель), максимально приближающийся к естественному: длительность пульса 10 мс, интервала — 5 мс, время нарастания амплитуды — 1,5 мс, ЧПП — 66—67 пульс/с, звуковое давление — 82 дБ, заполнение пульсов шумовое, приблизительно соответствующее по спектру естественным сигналам (интерпульсы не моделировали).

Результаты опытов показали, что модель обладает достаточно выраженной привлекательностью ($0,1 < P < 0,25$), но при ее предъявлении в несколько раз удлиняется время активации и направленных перемещений. Для получения положительной реакции сигналы должны были звучать непрерывно в течение 3—4 мин. При заполнении пульсов широкополосным шумом (1—50 кГц) или замене его на синусоидальные колебания равной интенсивности частотой 20, 25 или 30 кГц существенных различий в реакциях самок не наблюдалось ($0,25 < P < 0,5$). Правда, повышение частоты звука от 20 до 30 кГц приводило к понижению порогов реакции, но эти изменения объясняются соответствующими неравномерностями в чувствительности тимпанальных органов. По этой же причине оказались неэффективными частоты ниже 20 кГц.

Во второй серии опытов изменяли временные параметры модельного сигнала при сохранении исходного заполнения пульсов. При увеличении ЧПП начиная с 40—50 пульс/с реакция самок постепенно возрастала, достигала максимума, когда значения ЧПП приближались к естественным — 70—80 пульс/с, а затем снижались (рис. 52, А). Если ЧПП оставалась постоянной (66 пульс/с), а менялась длительность пульсов, реакция усиливалась по мере увеличения их длительности от 3 до 10—12 мс (рис. 52, Б).

Таким образом, интенсивность реакции самок *M. roeseli* зависит от двух временных параметров сигнала: частоты повторения пульсов и их длительности. Частота заполнения пульсов не оказывает существенного влияния на уровень активности, но она должна соответствовать диапазону частот, воспринимаемых слуховыми органами.

В отличие от кузнечиков подсем. Tettigoniinae, самцы листовых кузнечиков (Phaneropterinae) издают звуки со сравнительно

¹ Работу проводили совместно с А. К. Михальской и Н. Н. Дубровиным.

низкой и нестабильной частотой повторения пульсов. Самки изученных нами видов рода *Isophya* (Жантиев, Дубровин, 1977) издают ответные сигналы на единичные естественные и искусственные пульсы независимо от частоты их повторения, поэтому мы пришли к заключению, что этот параметр не играет существенной роли в опознании призывных сигналов, и сосредоточили внимание на анализе самих звуковых посылок (см. также Spooner,

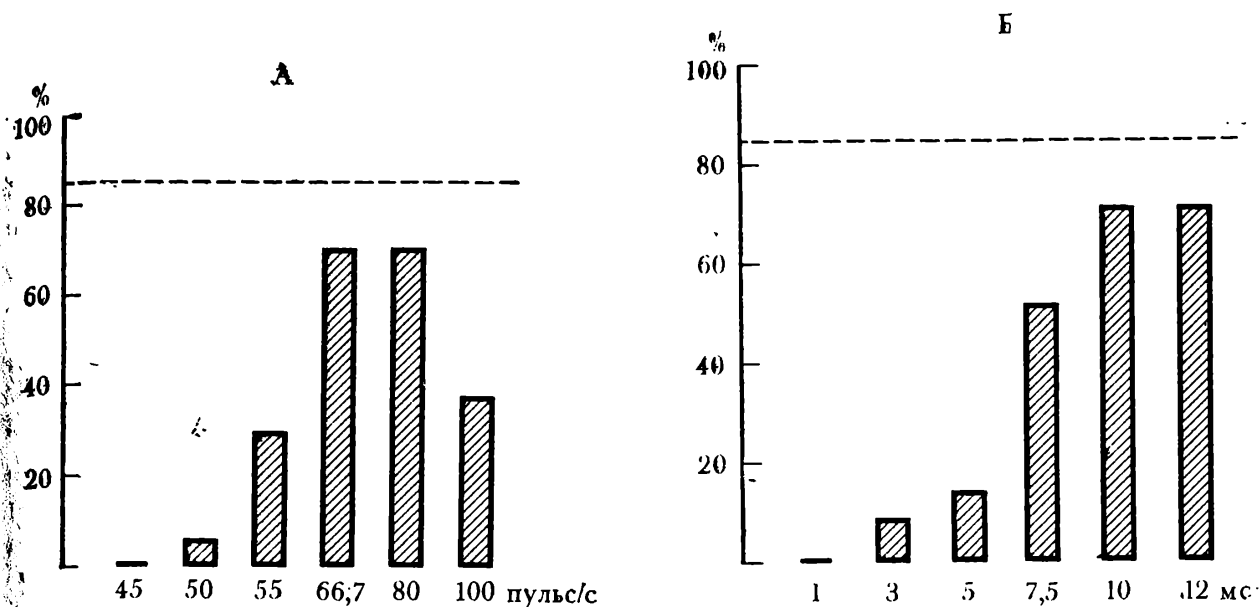


Рис. 52. Реакция самок кузнечика *Metrioptera roeseli* на модели призывного сигнала:

А — реакция на трели с различной частотой повторения пульсов (ЧПП). По горизонтали — ЧПП, пульс/с; по вертикали — процент положительных реакций; Б — реакция на трели с различной длительностью пульсов. По горизонтали — длительность пульсов, мс; по вертикали — процент положительных реакций; пунктир — процент положительных реакций на естественный сигнал

1964, 1968a). В качестве объектов были выбраны два вида из рода *Isophya*: *I. taurica* и *I. stepposa*. Характеристики их сигналов приведены на рис. 47 и 48.

Результаты полевых и лабораторных наблюдений свидетельствуют о том, что самки изофий отвечают на призывные сигналы самцов только своего вида. В серии предварительных экспериментов было установлено, что тональные звуковые посылки вызывают адекватную реакцию самки, если они равны по длительности пульсу, а их частота соответствует доминирующей частоте призывного звука. Эти же опыты показали, что на ответы самок влияет щелчок, следующий за пульсами, поэтому в модельных сигналах он был исключен, и его функция пока остается неясной.

Для выделения акустических параметров, по которым самки узнают призывные сигналы своих самцов, было проведено не-

сколько серий экспериментов с искусственными звуковыми сигналами. Для стимуляции некопулировавших самок *I. taurica* и *I. stepposa* использовали тональные посылки, длительность которых изменяли от 0,001 до 10 с, а частоту заполнения — от 1 до 50 кГц.

Результаты этих опытов показали, что слуховая система самки обладает довольно высокой частотной избирательностью

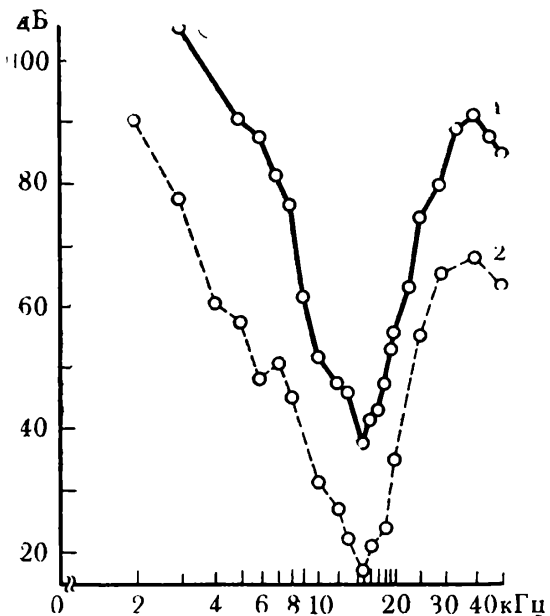


Рис. 53. Частотно-пороговые характеристики реакции самки кузнечика *Isophya taurica* (1) и слухового интернейрона (детектора пульсов — PD) (2) на сигнал длительностью 250 мс (по Жантиеву, Дубровину, 1977). По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — его интенсивность, дБ

(рис. 53). Сопоставление частотно-пороговых кривых с результатами спектрального анализа призывных звуков указывает на то, что при слабых интенсивностях сигнала, т. е. при достаточном расстоянии между насекомыми, самки могут уверенно выделять и различать сигналы симпатрических видов по их частотным параметрам.

Вторым важным признаком, несомненно, используемым в этом процессе, является длительность пульса. Если частота заполнения предъявляемых посылок соответствует доминирующей частоте призывного сигнала, а интенсивность превышает 30—40 дБ, то самки отвечают на звуки, значительно отличающиеся от естественных по длительности. При понижении интенсивности звука избирательность реакции быстро возрастает, и вблизи порога интервал эффективных длительностей сокращается до 0,2—1 с. Таким образом, самка перестает отвечать на звуки, не достигающие

длительности призывного сигнала, но не может отличить их от более длительных посылок. Последнее обстоятельство не должно вызывать удивления, так как в опытах использовали виды, которые в естественных условиях не сталкиваются с непрерывными сигналами, превышающими по длительности их собственные (264 и 710 мс), но вынуждены постоянно отличать их от менее продолжительных.

Эксперименты, в которых изменяли три основных параметра сигнала, — интенсивность, длительность и частоту (рис. 54) показали, что избирательность слуховой системы самок быстро снижается при росте интенсивности звука, т. е. самка эффективно различает видоспецифические призывные сигналы только при максимальном удалении от поющего самца и по мере приближения к нему постепенно утрачивает эту способность. Такая закономерность

номерность впервые обнаружена у кузнечиков, но у сверчков сходные явления наблюдались при изучении фонотаксиса самок (Zaretsky, 1972).

По-видимому, в процессе акустической ориентации самок изофий можно выделить три фазы: вначале, при достаточном удалении от самца, и, возможно, до начала движения, происходит активное распознавание призывного сигнала, затем, во время движения источник звука служит только ориентиром для коррекции курса и, наконец, вблизи от него, когда интенсивность звука достигает определенной величины, движение прекращается, но самка продолжает издавать ответные сигналы, привлекающие самца.

В заключение этого раздела необходимо коснуться еще одного параметра звуковых сигналов листовых кузнечиков, а именно частоты повторения щелчков (ЧПЩ). Так как период повторения этих элементов варьирует у разных видов в значительных пределах, мы выбрали для предварительных экспериментов сигналы с максимальной — 200—500 Гц (*I. taurica*) и минимальной — 40—100 Гц (*Phaneroptera nana*) ЧПЩ. В первом случае сокращение ЧПЩ, а во втором — ее увеличение приводило к уменьшению числа положительных звуковых ответов, вплоть до полного исчезновения реакции. Результаты предъявления разнообразных модельных сигналов дают основания считать, что для самок важна не сама по себе ЧПЩ, которая в естественных сигналах может меняться в довольно широких пределах, а степень расчлененности звуковой посылки, соответствующей по длительности естественному пульсу. Для *I. taurica* ЧПЩ должна быть достаточно высокой, чтобы сигнал воспринимался как сплитный, поэтому самки данного вида положительно реагируют на шумовые и тональные посылки. У *Ph. nana*, напротив, сигнал должен быть в значительной мере расчлененным, поэтому у самок не удается вызвать ответы на лю-

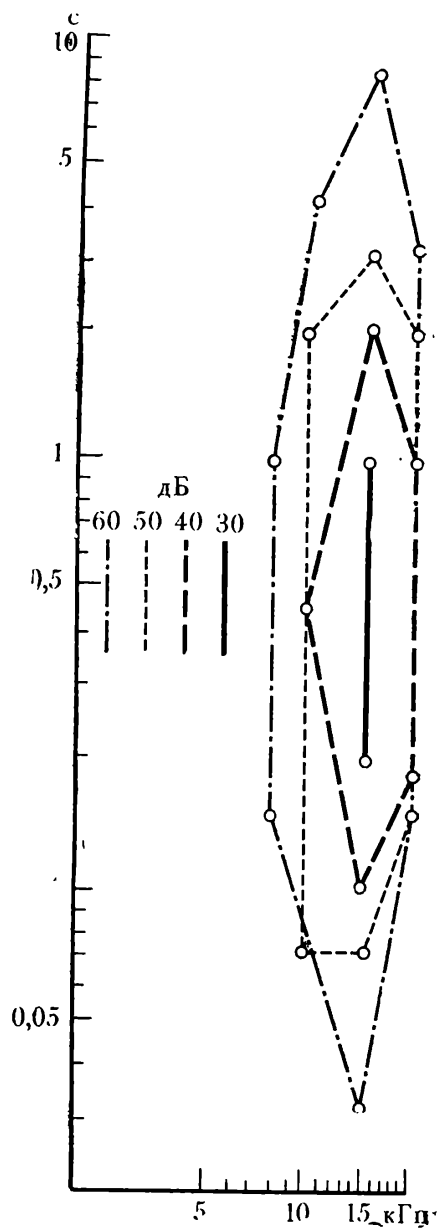


Рис. 54. Зависимость акустической реакции самки кузнечика *Isophya taurica* от длительности, частоты заполнения и интенсивности звуковых посылок (по Жантievу, Дубровину, 1977). Линиями ограничены сочетания частот и длительностей сигнала, вызывающие ответную реакцию самки. По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — время, с

бы непрерывные звуки и сигналы с малой скважностью. В целом же эти данные позволяют предполагать, что внутренняя структура пульсов может играть определенную роль при распознавании коммуникационных сигналов, по крайней мере у некоторых видов кузнечиков.

Grylloidea

Почти моночастотное заполнение пульсов делает сигналы сверчковых наиболее удобным объектом для изучения информативности временных параметров. В настоящее время мы располагаем данными о принципах кодирования видоспецифической информации в сигналах некоторых представителей семейств *Oecanthidae*, *Gryllidae* и *Gryllotalpidae*.

В результате исследований Уокера (Walker, 1957) установлено, что симпатрические виды рода *Oecanthus*, издающие длительные и прерывистые трели, опознают конспецифический сигнал по ЧПП. Так как этот параметр находится в прямой зависимости от температуры, то можно было предполагать, что реакция самок будет меняться при изменении температуры. Проверка показала, что самки оказывают явное предпочтение сигналам, записанным при той температуре, при которой проводился опыт. Аналогичные результаты дали эксперименты с модельными сигналами при изменении ЧПП.

Эти данные представляют значительный интерес, так как убедительно свидетельствуют о параллельных изменениях в звуковых центрах и механизмах распознавания, происходящих при изменениях температуры окружающей среды.

Сигналы одного из исследованных видов *Oecanthus* состояли не из трелей, а из регулярно повторяющихся серий. Самки этого вида не реагировали на непрерывные модельные трели, но привлекались посылками чистого тона, если их длительность и частота повторения соответствовали естественным сериям. Если же эти посылки расчленялись на пульсы, реакция несколько усиливалась. На основании этого был сделан вывод, что ритм второго порядка имеет большее значение для опознавания сигнала, чем ЧПП.

Как ранее отмечалось (с. 30), при изменении температуры в сигналах стеблевых сверчков изменяются не только временные параметры, но и несущая частота. Специальное изучение зависимости реакции самок одного из видов *Oecanthus* от частотных характеристик сигналов показало, что изменение частоты от 2,0 до 4 кГц не оказывает заметного влияния на фонотаксис.

Исследования информативных элементов в сигналах сверчков семейства *Gryllidae*, проводившиеся по сходной методике, дали очень важные и интересные результаты. Так, в работе, выполненной на *Scapsipedus marginatus* (Zaretsky, 1972), было показано, что самки опознают конспецифические сигналы только по меж-

ульсовым интервалам. Призывные звуки этого вида представляют собой серии, состоящие из 4—6 пульсов, разделенных регулярно чередующимися короткими ($33,2 \pm 3,1$ мс) и более продолжительными ($64,0 \pm 2,3$ мс) интервалами. Опыты с модельными сигналами показали, что самки реагируют положительно только на те звуки, в сериях которых имеются интервалы обоих типов. Если же им предъявлялись серии только с меньшими, большими или даже усредненными интервалами, реакция на сигнал отсутствовала. Другие параметры сигнала, такие как интервалы между сериями или число пульсов в сериях, не влияли на реакцию самок. В процессе этих экспериментов было также установлено, что самки положительно реагировали на естественный сигнал, ослабленный на 40 дБ низкочастотными компонентами (ниже 5 кГц) и модельный сигнал с частотой заполнения 18 кГц.

Исследования фонотаксиса у двух симпатрических австралийских видов рода *Teleogryllus* (Hill et al., 1972) показали, что при золированном предъявлении их сигналов некоторый процент самок *T. commodus* (до 52%) положительно реагирует на гетероспецифический сигнал, но в случае одновременного звучания селективность реакции возрастает до 95%. Так как звуки этих сверчков несколько различаются по основной частоте (3,5 и 4,5 кГц), возникло предположение, что самки могут различать их не только по временным, но и по частотным параметрам (Hill, 1974). Специальное исследование этого вопроса показало, что реакция самок на модельные сигналы, имитирующие естественные, зависит от частоты заполнения пульсов. Полученная в результате этологических опытов частотно-пороговая кривая почти совпала с аналогичной кривой некоторых слуховых интернейронов в области 3—16 кГц, но при понижении или повышении частоты звука реакция самок на модельный сигнал быстро ослабевала и на частоте 20 кГц не проявлялась даже при интенсивностях, на 20 дБ превосходящих порог слуховых интернейронов.

Сходные результаты были получены при изучении фонотаксиса у *Acheta domesticus*, *Gryllus bimaculatus* и *Teleogryllus oceanicus*. Положительный фонотаксис наблюдался только в том случае, если модельные сигналы заполняли частотами, близкими к основной частоте призывного сигнала. Звуки высоких частот вызывали у сверчков (особенно в условиях стационарного поля) отрицательную реакцию (Шувалов, Попов, 1971; Попов, Шувалов, 1977; Moiseff et al., 1978). Впоследствии были получены данные, указывающие на то, что самки *G. bimaculatus* могут различать сигналы 3 и 5 кГц по частоте (Шувалов, Попов, 1979).

Самки *G. bimaculatus* и близкого вида — *G. campestris* опознают призывные сигналы по двум параметрам — ЧПП и длительности серий (рис. 55), причем избирательность реакции по второму параметру у *G. campestris* выше, чем у *G. bimaculatus*. Специально поставленные опыты показали, что на реакцию самок оказывает влияние каждый из этих факторов и их суммарное

значение, т. е. было обнаружено влияние взаимодействия двух факторов на процесс опознавания. При этом оказалось, что высокой эффективностью обладают не только те сочетания, которые близки к естественным, но и весьма далекие от них. Однако, как и в случае с *Teleogryllus commodus*, избирательность реакций самок существенно возросла при одновременном предъявлении модельных и естественных сигналов. Другие параметры сигнала — частота повторения серий, длительность пульсов и гром-

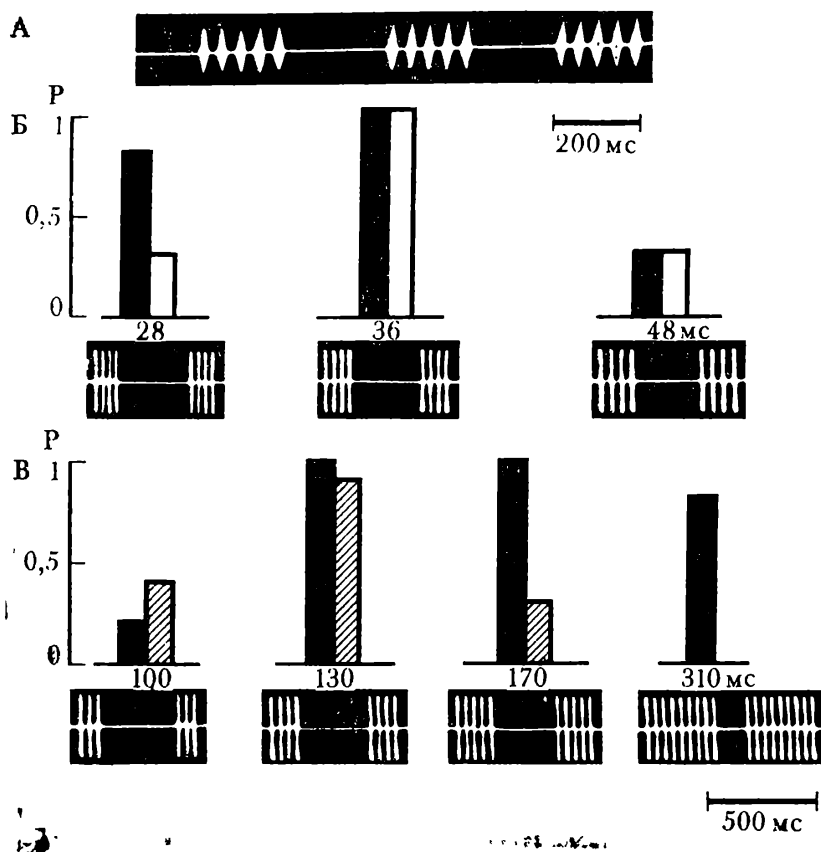


Рис. 55. Реакция самок двух видов сверчков на модельные звуковые сигналы (Попов, Shuvalov, 1977):

А — осциллограмма призывного сигнала *Gryllus bimaculatus*; Б — вероятность ответов (P) самок *G. bimaculatus* на сигналы с разным периодом повторения пульсов при изолированном предъявлении (черные колонки) и одновременном предъявлении с моделью призывного сигнала (светлые колонки); В — вероятность ответов самок *G. bimaculatus* (черные колонки) и *G. campestris* (заштрихованные колонки) на модели сигналов с разной длительностью серий (изолированное предъявление)

кость (определяемая интенсивностью сигнала и его спектром), не имеют значения для опознавания, но влияют на скорость движения или мотивацию самок (Шувалов, Попов, 1973а, б; 1976; Попов et al., 1973; Попов, Shuvalov, 1977).

Исследование более сложных сигналов, включающих модуляцию амплитуды и периода повторения пульсов (*Melanogryllus desertus*) (см. рис. 9, 5) показало, что при их опознавании существенную роль играет скорость нарастания амплитуды пульсов в серии. Что же касается ЧПП, то наибольшей привлекательностью обладают модели со средним значением этого параметра (Попов, Shuvalov, 1977).

В тех случаях, когда призывный сигнал представляет собой фразы, образованные закономерно чередующимися сериями, состоящими из пульсов с разными периодами повторения (*Teleogryllus oceanicus*), последовательность этих элементов, по-видимому, не имеет значения для процесса опознавания. Поэтому самки

реагируют положительно на модели, в которых пульсы повторяются с теми же интервалами, что и в естественном сигнале, но чередуются в случайной последовательности (Pollack, Hoy, 1979).

Наряду с видами, обладающими достаточно сложными сигналами, исследовались и те представители семейства, которые издают предельно «простые» звуки. Как и следовало ожидать, в этом случае опознание ведется по одному или двум признакам. Так, для *Gryllodinus kerkennensis* (см. рис. 9, 2) важна «непрерывность» сигнала, а для вида, издающего однопульсовые серии «species 2», — длительность пульсов и частота их повторения (Popov, Shuvalov, 1977).

Изучение фонотаксиса у медведок было проведено в природных условиях на двух симпатрических видах рода *Scapteriscus* (Ulagaraj, Walker, 1973, 1975). Их призывные сигналы представляют собой трели, различающиеся по ЧПП (60 и 130 пульс/с) и основной частоте (2,8 и 3,3 кГц). Трансляция этих сигналов через монтированные в ловушки динамики показала, что летающие амки и самцы привлекаются преимущественно конспецифическими сигналами. В результате опытов с модельными сигналами было установлено, что *S. acletus* опознает призывные звуки по двум параметрам — ЧПП и частоте их заполнения. Последний фактор, по мнению авторов, имеет большое значение, так как в естественных условиях этому виду приходится сталкиваться с симпатрическими видами сверчков, издающих сигналы с близкой ЧПП, но более высокой несущей частотой. Повышение интенсивности звука приводило к увеличению числа отлавливаемых медведок даже в том случае, когда его уровень значительно превышал естественный. Аналогичные данные получены нами при ловле на звук одношипной медведки (*Gryllotalpa unispina*) в Туркмении.

Acridoidea

Разные виды саранчовых неоднократно использовались для доазательства видоспецифичности реакций насекомых на звуковые сигналы и демонстрации эффективности акустических механизмов непродуктивной изоляции у симпатрических видов (Weih, 1951; Jacobs, 1953; Busnel, Loher, 1954 a, b; Busnel et al., 1954; Loher, 1957; Perdeck, 1957; Haskell, 1957, 1958; Otte, 1972 и др.), но в интересующем нас аспекте их сигналы были мало изучены.

Первые эксперименты, проводившиеся с помощью несовершенных методов моделирования или трансформации звуков, привели исследователей к общему выводу о том, что для распознавания видоспецифических сигналов используются не частотные, а временные параметры (Weih, 1951; Busnel, Loher, 1953; Busnel et al., 1954; Haskell, 1957, 1958 и др.). В некоторых работах отмечалось значение общей амплитудной модуляции или частоты повторения звуковых посылок (серий?) (Haskell, 1957, 1958, 1961), в других подчеркивалась роль быстрых переходных процессов (transient)

(Busnel, 1956; Busnel, Loher, 1953, 1954 b и др.), но сами информативные элементы и их относительное значение по существу оставались невыясненными.

Исследования, позволившие сделать более определенные выводы по этому вопросу, были проведены в течение последних лет (Helvesen, 1972; Helversen D., Helversen O., 1975 a, b, c). В результате анализа звуковых реакций самок *Chorthippus biguttulus* на модельные сигналы (прямоугольные звуковые посылки с шумовым заполнением) было установлено, что опознавание призывных сигналов производится по длительности серий и интервалов между ними. Если длительность серий оставалась постоянной, а изменялся только интервал, максимальная реакция наблюдалась при определенном его значении. Если же в опыте увеличивали длительность серий, то пропорционально увеличивалась длительность наиболее эффективного интервала. Третий уровень ритмической организации сигнала (временные характеристики групп серий) оказался менее важным для его опознавания, но было установлено, что группы серий, не превышающие по длительности 1,2 с, не вызывают положительной реакции самок. Если звуковые посылки, имитирующие серии, разделяли на пульсы, то интервалы между ними не должны были превышать 1—2 мс. В противном случае самки переставали отвечать на сигнал.

Исследование двух других видов *Chorthippus* — *Ch. brunneus* и *Ch. mollis* показало, что у первого из них опознавание сигнала ведется преимущественно по длительности серий, а у второго, кроме того, — по длительности интервалов, но соотношение между этими параметрами имеет меньшее значение, чем для *Ch. biguttulus* (Helvesen D., Helversen O., 1977, цит. по: Elsner, Попов, 1978). Таким образом, даже у очень близких симпатрических видов для опознавания конспецифического сигнала могут использоваться разные временные характеристики.

Недавно была предпринята первая экспериментальная проверка предположения (с. 118) о возможности распознавания сигналов саранчовых по частоте повторения щелчков (Skovmand, Pedersen, 1978). Результаты этих опытов показали, что снижение в 2 раза частоты повторения щелчков в моделях призывных сигналов самцов *Omocestus viridulus* существенно снижает их привлекательность для самок. Однако изменение данного параметра влечет за собой искажение временных и энергетических характеристик сигнала, поэтому полученные результаты пока не поддаются однозначной интерпретации.

Diptera

Culicidae. Многочисленные наблюдения над поведением самцов комаров свидетельствовали о том, что их привлекают звуки летящих самок и близкие по частотным параметрам искусственные сигналы (Mayer, 1874; Roth, 1948; Kahn, Offenhauser, 1949; Offen-

mauser, Kahn, 1949; Tischner, 1955 и др.), однако вопрос об информативных компонентах этих звуков оставался по существу не решенным до тех пор, пока не было проведено тщательное изучение ронотаксиса у *Aedes aegypti* (Wishart, Riordan, 1959). В результате исследования реакций самцов на разнообразные звуковые стимулы было установлено, что сигналы чистого тона оказывают на самцов такое же воздействие, как и естественный звук самки, если они совпадают с его основной частотой. Другие компоненты сигнала (гармоники, амплитудная и частотная модуляции) не повышали привлекательности сигнала и наоборот — исключение из естественного звука колебаний основной частоты снижало его эффективность почти до нуля. Эти опыты позволили выделить основную компонент звука, оказывающую привлекающее влияние на самца, но они не дали ответа на другой вопрос: отличают ли самцы звуки своих самок от аналогичных сигналов симпатрических видов и если да, то как?

Наблюдения, проводившиеся нами в природе¹, показали, что самцы *Aedes diantaeus* преследуют присутствующих в рое самок трех видов *Aedes* (с. 119), но копулируют только с конспецифическими особями. В результате экспериментов с летающими и обезвиженными самками этих видов (тех и других вносили в рой на тонких шелковых нитях) установлено, что привлекающим фактором во всех случаях является звук, однако опознавание самок осуществляется только при контакте, по-видимому, с помощью активных и (или) химических стимулов. Таким образом, самцы *A. diantaeus* не могут распознавать конспецифических самок только по звуку их полета.

Drosophilidae. Для анализа информативных элементов в репродуктивных сигналах дрозофил были проведены опыты с бесплодными самцами и нормальными самками. Воспроизведение конспецифических звуковых сигналов оказывало заметное влияние на эффективность ухаживания самцов *Drosophila melanogaster*, о чем судили по числу копуляций. В результате предъявления сигналов с изменяемыми параметрами было установлено, что самки узнают сигналы не по длительности пульсов, а по величине интервалов между ними (Bennet-Clark, Ewing, 1969; Bennet-Clark, 1975 b). Это, однако, не исключает возможности использования другими видами дрозофил для аналогичных целей иных параметров сигнала.

* * *

В заключение данного раздела мы коснемся тех немногочисленных этологических опытов, в которых исследовали реакции насекомых на разные внутривидовые сигналы. Трудность проведения подобных экспериментов состоит в том, что почти все сигналы,

¹Работа проводилась совместно с Н. А. Тамариной и С. Г. Апасовым.

кроме призывных, насекомые издают для близкой связи при таких поведенческих актах, которые допускают активное использование тактильных, визуальных или химических стимулов. Поэтому, предъявляя насекомому тот или иной сигнал, особенно с измененными параметрами, в отрыве от соответствующей ситуации, трудно получить адекватную реакцию. Тем не менее ориентировочные опыты, проводившиеся с учетом этих обстоятельств, дают интересные результаты, позволяющие надеяться, что в будущем удастся определить информативные элементы во всех внутривидовых сигналах.

Примером в этом отношении могут служить сверчки и листовые кузнечики. По литературным данным и нашим наблюдениям, воспроизведение записанных прекопуляционных сигналов вызывает у активных самок сверчков не положительный фонотаксис, а ориентировочную реакцию (повороты на месте, ощупывание антеннами окружающих предметов и т. п.) (Haskell, 1961; Alexander, 1960, 1967).

При близких контактах сверчков в естественных условиях большую роль в опознавании конспецифических особей играет, по-видимому, обоняние. Специальное изучение этого вопроса показало, что симпатрические сверчки рода *Gryllus* различают по запаху особей разного пола, а самцы, кроме того, опознают конспецифических самок, однако могут ли самки опознавать самцов своего вида, осталось неясным (Otte, Cade, 1976).

Листовые кузнечики представляют собой более удобный объект для изучения внутривидовой коммуникации, так как в большинстве случаев взаимодействующие особи издают сигналы, находясь на значительном расстоянии друг от друга. По данным Спунера (Spooner, 1964), самцы *Scudderia texensis* издают сигналы четырех типов, хорошо различимых по временным параметрам. Два из них вызывают реакцию только у самцов, два других — у особей обоего пола. Воспроизведение записей этих звуков показало, что сигналы I типа вызывают ответные звуки самок, сигналы II типа при низких интенсивностях заставляют их двигаться к источнику звука, а при высоких — только ориентироваться по отношению к нему. В ответ на оба эти звука самцы издают сигнал III типа, воспроизведение которого может вызвать отрицательный фонотаксис. Сигнал IV типа издается самцами только при контакте. Результаты этих экспериментов свидетельствуют о том, что все перечисленные внутривидовые сигналы имеют разное функциональное значение. Для их распознавания, по-видимому, используются временные параметры, однако, какие именно, осталось невыясненным. Неизвестно также, играют ли в этом процессе какую-нибудь роль частотные различия между сигналами.

Другой пример внутривидовой сигнализации у кузнечиков дают некоторые представители *Bradyporidae* (Ephippigerinae). У двух видов из этого семейства зарегистрированы ответные сигналы самок (Hartley et al., 1974). Так как самки реагируют только

ко на призывные звуки, есть основания предполагать, что они отличаются их от ответных сигналов. Сравнение этих звуков свидетельствует о том, что они различаются главным образом по длительности серий и числу образующих их пульсов.

Более сложный и пока уникальный случай внутривидовой сигнализации, описанный у *Metrioptera sphagnorum* (Morris et al., 1975 a), интересен тем, что, как и у сверчков, призывные и прекопуляционные сигналы этого вида различаются по частотным параметрам. Первые из них состоят из чередующихся высокочастотных и низкочастотных серий, а вторые — только из низкочастотных трелей. Этологические эксперименты показали, что положительный фонотаксис у самок вызывают только высокочастотные компоненты призывных звуков. Следовательно, самки отличают ультразвуковые сигналы от звуковых, поэтому можно предполагать, что распознавание двух внутривидовых сигналов основано на частотной дискриминации.

Судя по поведению многих саранчовых, они распознают призывные и ответные сигналы, так как самцы ведут себя по-разному при восприятии этих звуков, а самки реагируют только на первый из них, однако признаки, по которым ведется распознавание, до сих пор остаются не изученными.

ПОМЕХОУСТОЙЧИВОСТЬ АКУСТИЧЕСКИХ СИСТЕМ СВЯЗИ

В естественных условиях насекомым приходится распознавать звуковые сигналы в присутствии шумов, или помех, как абиотического (ветер, дождь и др.), так и биотического происхождения. вполне понятно, что эти звуки должны оказывать какое-то влияние на процесс акустической коммуникации.

Помехи, возникающие в растительности под воздействием ветра, обычно представляют собой широкополосные шумы сравнительно небольшой интенсивности. Так как слуховые органы насекомых обладают определенной частотной избирательностью, эти звуки, по-видимому, не представляют значительной помехи для распознавания коммуникационных звуковых сигналов, хотя они могут заметно сокращать дальность связи. Гораздо более существенной помехой являются звуки других животных, преимущественно насекомых, особенно если они обладают сходными частотными характеристиками. Несмотря на то что сигналы симпатрических видов представляют собой важнейший компонент звукового фона в природе, их влияние на процесс опознавания конспецифических сигналов специально не изучалось.

В литературе имеются лишь единичные указания на то, что активные насекомые продолжали реагировать на звуковые сигналы в присутствии шумовых или тональных помех. Так, известно, что комары *Aedes aegypti* сохраняют способность отыскивать источник звука при уровне шума, превышающем сигнал в 100 раз

(Wishart, Riordan, 1959). По данным Хельверсена (Helvesen, in: Elsner, 1974), самки *Chorthippus biguttulus* реагируют на модельные сигналы самцов при непрерывном шуме, превышающем сигнал на 8 дБ. Если в опытах использовался естественный звук, то помехоустойчивость повышалась до 8—14 дБ.

Отсутствие специальных работ по этому вопросу побудило нас провести исследование помехоустойчивости систем связи у трех симпатрических видов рода *Metrioptera*. Показателем помехоустойчивости ϕ — служило минимальное отношение уровня сигнала

к уровню шума — $\frac{P_s}{P_n}$, при котором регистрируется реакция на сигнал. Опыты проводили в альтернативной камере. У одного конца камеры с активными самками ставили садок с поющим самцом того же вида, а затем рядом помещали поющего самца другого вида, сигнал которого рассматривался как помеха. Если реакция самок сохранялась, расстояние между самцами и камерой в последующих опытах изменяли до тех пор, пока самки не переставали реагировать на конспецифические сигналы. Измеренную при этом интенсивность обоих сигналов (в центре камеры) использовали для оценки помехоустойчивости.

Анализ полученных результатов свидетельствует прежде всего о том, что при равном удалении источников сигнала и помехи от самок, т. е. приблизительном равенстве их интенсивностей, сигналы, использовавшиеся в качестве помехи, оказывали разный маскирующий эффект (рис. 56). Так, звуки *M. roeseli* снижали число положительных реакций самок *M. brachyptera* на 87,5%, а *M. bicolor* на 100%, в то время как сигналы *M. brachyptera* слабо влияли на фонотаксис самок *M. bicolor* и почти не оказывали воздействия на реакции *M. roeseli*. Эти же данные позволяют сделать вывод, что акустическая система связи *M. roeseli* обладает наибольшей, а *M. bicolor* — наименьшей помехоустойчивостью.

Для количественной оценки этого показателя определяли пороговые расстояния между источниками сигнала и помехи, а также соответствующие значения интенсивностей звука. Как мы и предполагали, в двух случаях ϕ оказалось меньше 1, а в двух — больше 1. Соответственно помехоустойчивость слуховой системы *M. roeseli* и *M. bicolor* к сигналам *M. brachyptera* составляет —10 и —14 дБ, а при использовании в качестве помехи сигнала *M. roeseli* ϕ для двух других видов имело положительное значение: +6 и +12 дБ.

Пытаясь понять причину столь больших различий, мы обратили внимание на то, что сигналы всех трех видов сходны по частотным характеристикам, но существенно различаются по временным параметрам. Их сравнение дает основание предполагать, что маскирующий эффект зависит от скважности, или отношения периода повторения к длительности пульсов (в случае серий мы брали отношение периода их повторения к сумме длительностей пульсов).

серии). По этому показателю сигналы *M. roeseli*, *M. bicolor* и *M. brachyptera* относятся как 1,7 : 2 : 4,2.

Если полученные нами результаты подтвердятся при изучении других видов насекомых, то скважность можно будет использовать для предварительной оценки маскирующего влияния любых сигналов, обладающих сходными частотными и амплитудными параметрами.

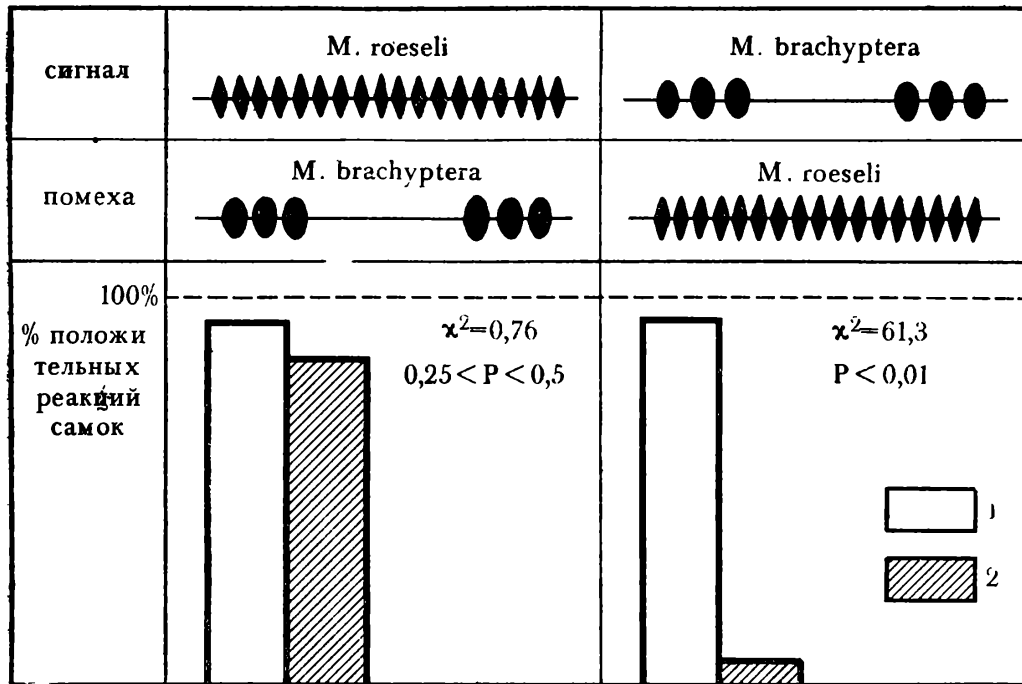


Рис. 56. Помехоустойчивость акустических систем связи кузнечиков рода *Metrioptera*:

1 — контроль (реакция без помехи); 2 — опыт (реакция в присутствии помехи). Пояснения в тексте

Анализ полученных данных об информативных элементах прививных сигналов насекомых позволяет сделать следующие выводы.

Из всех параметров, по которым различаются сигналы симпатических видов, для опознавания используются только некоторые, в большинстве случаев немногочисленные признаки. Важнейшим в них является ритмическая организация сигнала или число ритмических уровней. При прочих равных условиях у разных видов для опознавания могут использоваться разные временные параметры: частота повторения пульсов, характер чередования интервалов между пульсами, длительность серий, длительность пульсов, а также определенные сочетания этих элементов. Таким образом, у насекомых нет единого признака или комплекса признаков для распознавания сигналов.

Некоторые элементы сигналов, не будучи информативными, тем не менее могут оказывать существенное влияние на интенсивность

фонотаксиса. К ним относятся преимущественно те параметры, от которых зависят энергетические характеристики сигнала.

Насекомые реагируют только на те сигналы, частота которых лежит в диапазоне, воспринимаемом их слуховыми рецепторами, но по крайней мере некоторые виды в этологических экспериментах проявляют большую частотную избирательность, чем их слуховые органы. В настоящее время есть все основания считать, что симпатрические виды могут использовать для распознавания звуковых сигналов как временные, так и частотные параметры, причем в ряде случаев частотная дискриминация имеет место не только у представителей далеких, но и близких таксонов.

Акустические системы связи могут существенно различаться по помехоустойчивости к сигналам симпатрических видов. Маскирующий эффект этих звуков при прочих равных условиях, по-видимому, определяется их скважностью.

Глава 8

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СЛУХОВЫХ АНАЛИЗАТОРОВ ПРИ РАСПОЗНАВАНИИ КОММУНИКАЦИОННЫХ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Материалы, изложенные в предыдущих главах, свидетельствуют о том, что насекомые выделяют из шума и опознают разнообразные коммуникационные звуковые сигналы. Для многих из них определены параметры, которые используются для опознавания. Но эти данные, естественно, не позволяют ответить на вопрос, как осуществляется этот процесс. Надежда на раскрытие соответствующих функциональных механизмов возникла сразу же после проведения первых электрофизиологических исследований слуховой системы насекомых. Сначала складывалось впечатление, что проблема будет решена без особых затруднений, так как число интернейронов, реагирующих на звук, казалось незначительным. Однако в дальнейшем, по мере накопления фактов, от этих представлений пришлось постепенно отказаться, и в настоящее время данная проблема может считаться одной из наиболее сложных в нейрофизиологии насекомых.

Как ранее отмечалось, при распознавании звуковых сигналов большинство насекомых решает две основные задачи: различает внутривидовые сигналы и отличает их от аналогичных сигналов симпатрических видов. Учитывая это обстоятельство, мы рассмотрим сначала процессы, протекающие в слуховых анализаторах

при решении первой задачи, поскольку анализ закономерностей, вскрытых при изучении механизмов, обеспечивающих различие небольшого числа относительно стабильных и достаточно контрастных внутривидовых сигналов, может оказаться полезным для понимания более сложных явлений, происходящих при выделении конспецифических (преимущественно призывных) сигналов из совокупности звуков симпатрических видов.

РАСПОЗНАВАНИЕ ВНУТРИВИДОВЫХ СИГНАЛОВ

До настоящего времени объектами для изучения механизмов распознавания внутривидовых сигналов служили преимущественно сверчки и листовые кузнечики. Первая работа, посвященная этой проблеме, была выполнена на двупятнистом сверчке (*Gryllus bimaculatus*) (Жантиев, Чуканов, 1972 б). Впоследствии полученные нами данные нашли подтверждение в экспериментах Райнлендера с соавт. (Rheinlaender et al., 1976) и Хубера (Huber, 1977). Результаты единственного пока исследования слуховой системы листовых кузнечиков (*Isophya taurica*) были частично опубликованы нами в 1977 г. (Жантиев, Дубровин, 1977). В настоящем разделе мы последовательно изложим как опубликованные ранее, так и новейшие материалы, а также коснемся вопроса о распознавании мандибулярных и стридуляционных звуков саранчи.

Функции слуховых органов

Gryllus bimaculatus. Временные и частотные характеристики призывных, прекопуляционных и агрессивных сигналов этого вида были даны ранее (см. рис. 11).

При стимуляции слуховых рецепторов сверчка призывными сигналами в тимпанальном нерве в ответ на каждый пульс серии возникает отчетливый разряд импульсов (рис. 57). Так как длительность пульса составляет 16—25 мс, асинхронная фаза ответа бывает выражена очень слабо. Общая продолжительность ответа за счет последействия несколько превышает длительность пульса, но периоды повторения в обоих случаях совпадают.

Приблизительно такая же картина наблюдается при раздражении тимпанальных органов агрессивными сигналами (см. рис. 57). Правда, увеличение интенсивности звука приводит к сокращению интервалов между ответами, но период их повторения довольно точно отражает период повторения пульсов трели.

На каждый пульс прекопуляционного сигнала слуховой орган отвечает двухфазной волной длительностью 2 мс, после которой возникает небольшой асинхронный разряд (см. рис. 57).

Исследование суммарных реакций рецепторных элементов, естественно, не может дать полного представления о процессах,

протекающих в тимпанальных органах, но оно все же позволяет сделать два заключения. Во-первых, эти органы отвечают на пульсы всех трех сигналов дискретными залпами импульсов, благодаря чему в ЦНС передается информация о ритмической организации сигнала. Во-вторых, призывные и агрессивные сигналы, по-видимому, раздражают только (или преимущественно) низкочастот-

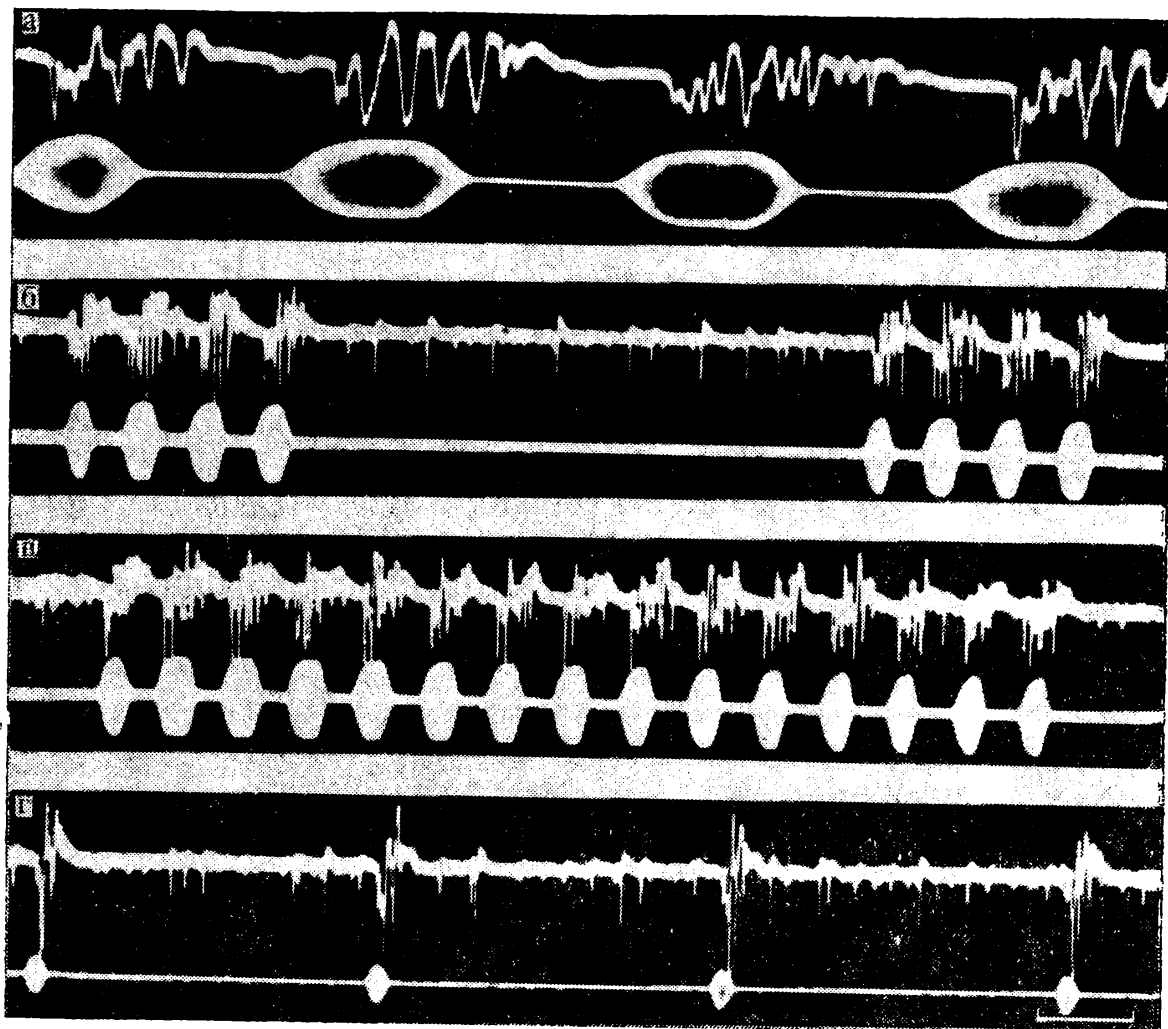


Рис. 57. Ответы тимпанального органа сверчка *Gryllus bimaculatus* на модели призывного (а, б), агрессивного (в) и прекопуляционного (г) сигналов. Отметка времени — 10 мс (а) и 50 мс (б—г)

ные рецепторы, а прекопуляционные воспринимаются высокочастотными сенсиллами (Жантиев, Чуканов, 1972 а; Noske, 1972). Если же в сигналах последнего типа появляются низкочастотные посылки, то они, возможно, раздражают и низкочастотный отдел слухового органа. Таким образом, по тимпанальному нерву в I грудной ганглий поступает информация как о временных, так и о частотных параметрах сигналов.

Результаты регистрации активности одиночных низкочастотных рецепторов показали, что они отвечают на каждый пульс призывных и агрессивных сигналов очень четкими синхронными

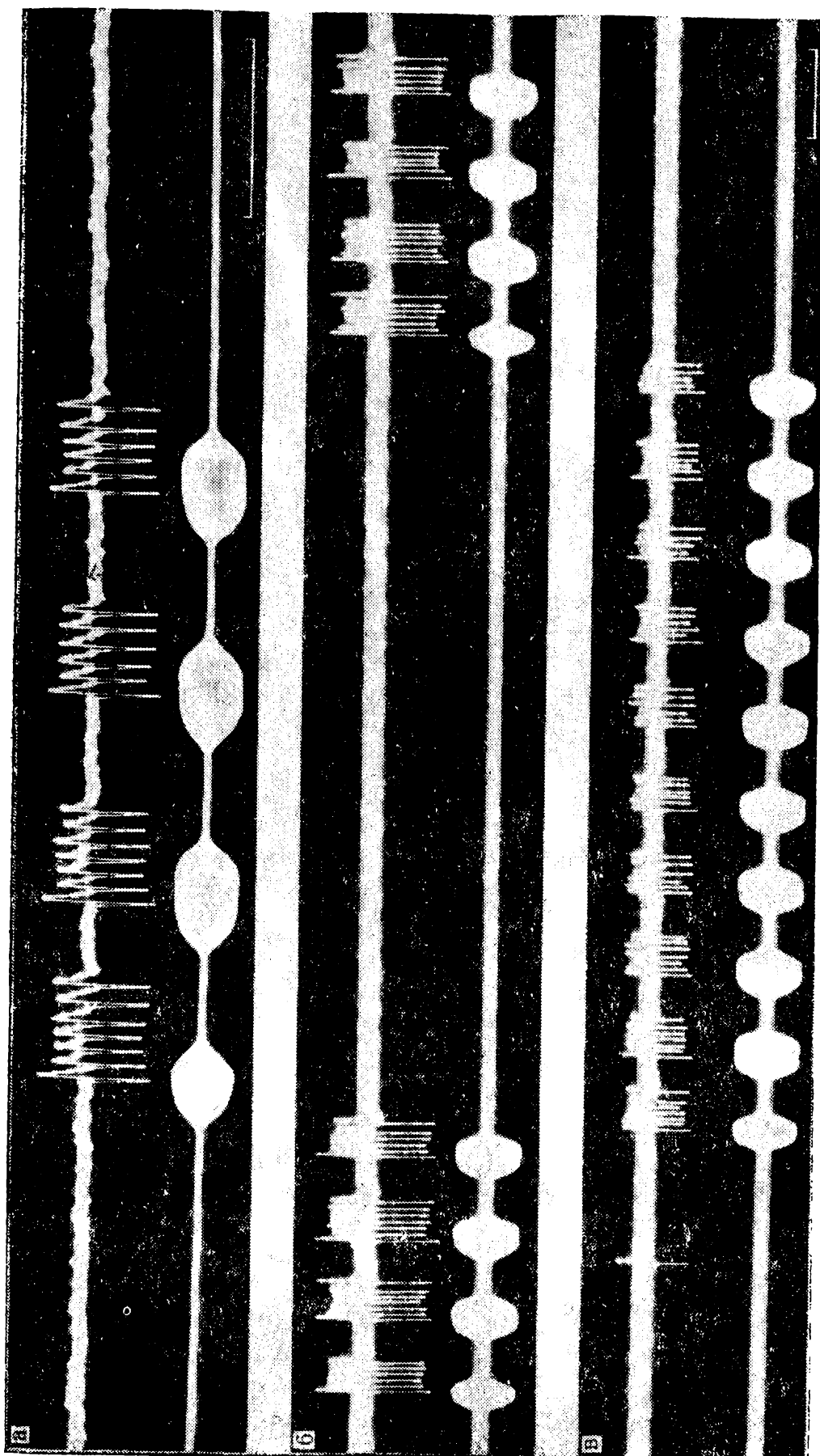


Рис. 58. Ответы слухового рецептора сверчка *Gryllus bimaculatus* на модели призывного (а, б) и агрессивного (в) сигналов. Отметка времени 50 мс

разрядами (рис. 58), причем раздражение рецепторов этими сигналами вызывает значительное снижение спонтанной импульсации.

Так как наряду с высокочувствительными элементами в тимпанальных органах были найдены клетки со сравнительно высокими порогами реакции, можно предполагать, что они реагируют преимущественно на сигналы агрессии.

Функции центральных слуховых нейронов

Реакции на внутривидовые сигналы некоторых восходящих интернейронов представлены на рис. 59. На призывные сигналы отвечает семь нейронов. При постепенном увеличении интенсивности звука в передних коннективах возникают импульсы клетки C_1 , затем появляются разряды нейронов A , B_1 , C_3 и, наконец, к ним присоединяются импульсы клеток C_2 и C_4 .

При длительности пульсов 16—18 мс длительность разрядов нейрона C_1 составляет 16—20 мс, т. е. он довольно точно отражает продолжительность пульсов. Изменение интенсивности звука от 35 до 60—70 дБ приводит к возрастанию числа спайков в каждом разряде с 4 до 5—6, но при дальнейшем увеличении интенсивности вплоть до 90 дБ их число остается постоянным.

При одиночных предъявлениях серий, когда интенсивность звука не достигает 80 дБ, нейрон B_1 отвечает синхронно на каждый пульс 1 или 2 импульсами. В случае дальнейшего повышения интенсивности импульсация этой клетки быстро возрастает, и ответы, вызванные отдельными пульсами, начинают сливаться. При длительной стимуляции препарата сериями, следующими с естественной частотой повторения, в импульсации клетки B_1 происходят заметные преобразования, связанные, по-видимому, с явлениями привыкания. На третьей—пятой серии число импульсов в разрядах сокращается до 2—3, и они довольно жестко синхронизируются с пульсами в сериях (см. рис. 59).

В задних коннективах в ответ на пульсы призывного сигнала регистрируются синхронные разряды нейронов D , E_1 и F . Каждый такой разряд длится 12—21 (в среднем 16) мс и состоит из 6—12 импульсов.

Исследование аналогичных реакций слуховых нейронов в мезоторакальном ганглии позволило разделить их на три группы: 1) передающие информацию о временных параметрах и интенсивности пульсов, 2) отвечающие только на начало каждого пульса и 3) реагирующие только на первый пульс серии (Elepfandt, Porov, 1979).

В отличие от призывных звуков, сигналы агрессии обладают большей интенсивностью и всегда воздействуют на слуховые органы с минимального расстояния (при непосредственном контакте двух самцов), поэтому в наших опытах интенсивность звуков

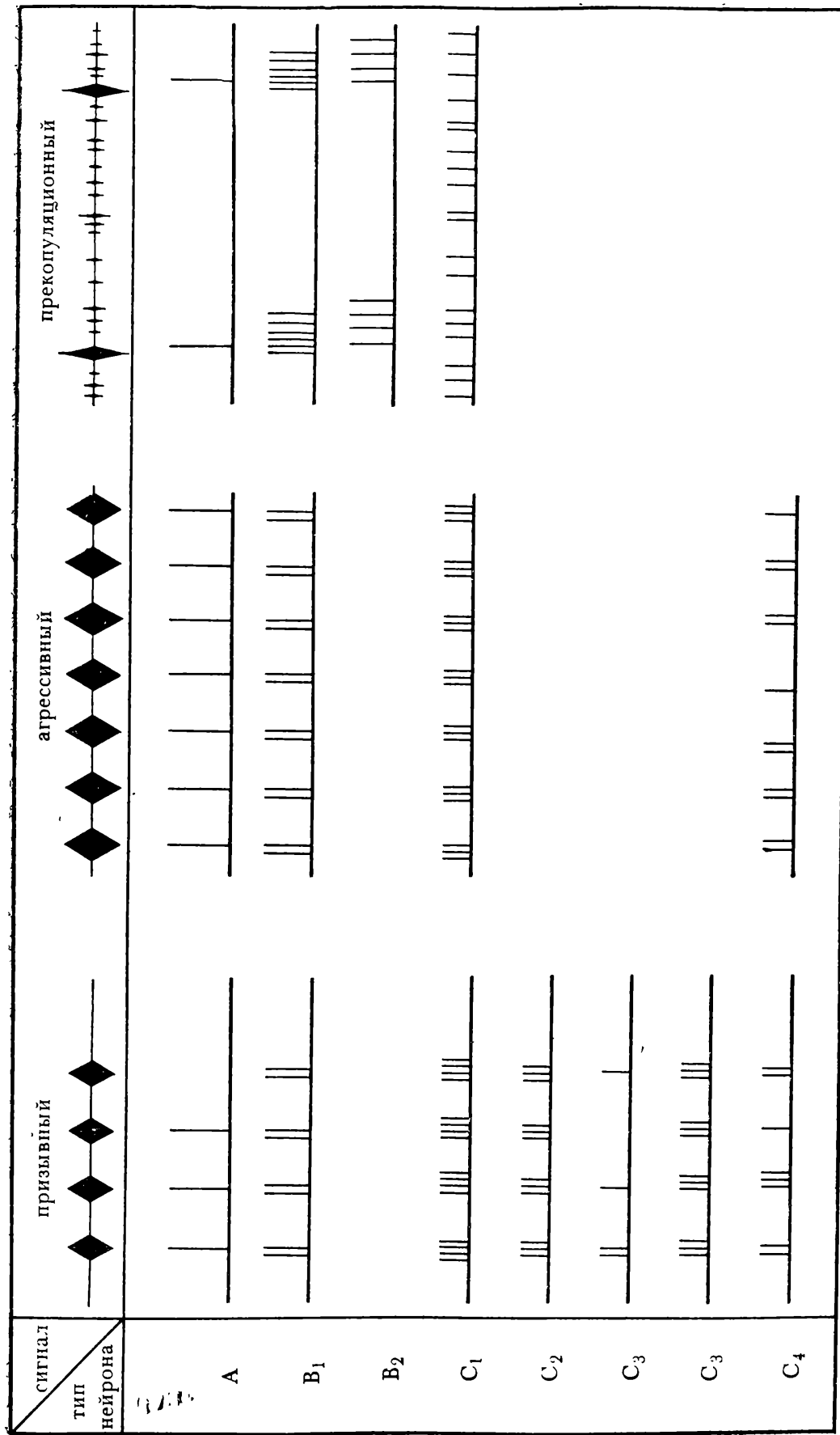


Рис. 59. Схема реакций слуховых интернейронов сверчка *Gryllus bimaculatus* на внутривидовые звуковые сигналы

составляла 110 дБ. На такие сигналы нейроны А и В₁ отвечают синхронными разрядами импульсов (по 1—2 на каждый пульс) (см. рис. 59). Нейрон С₁ реагирует на них с заметным привыканием. Клетки С₄ отвечают на сигналы агрессии приблизительно так же, как и призывные звуки.

Учитывая полученные ранее частотно-пороговые кривые, можно было ожидать, что на прекопуляционные сигналы будут отвечать нейроны А, В₁, В₂ и Е₁, Е₂, F. Результаты соответствующих экспериментов показали, что клетка В₁ реагирует на каждый макропульс этого сигнала 2—7 импульсами; продолжительность разряда колеблется от 30 до 80 мс. Нейрон В₂ отвечает на макропульсы разрядами из 4—5 импульсов. Нейрон С₁ дает нерегулярные импульсы на макропульсы максимальной интенсивности и отдельные микропульсы. Нейрон А отвечает на сигналы достаточно большой интенсивности (когда поющий самец находится в непосредственной близости от препарата); его импульсы (1—3) появляются обычно через 7—15 мс после начала реакции клетки В₁. Нейроны типа Е отвечают на каждый макропульс разрядом из 1—3 импульсов. Кроме того, на прекопуляционные сигналы должен избирательно реагировать высокочастотный нейрон, найденный в мезоторикальном ганглии (Elepfandt, Popov, 1979).

Несмотря на то что все три сигнала вызывают разные поведенческие реакции у самок и самцов, никаких различий в работе их слуховых анализаторов нам обнаружить не удалось.

Полученные данные свидетельствуют о том, что в процессе восприятия внутривидовых сигналов изученные нейроны выполняют разные функции. При восприятии и различении призывных звуков наибольшую роль играет, по-видимому, нейрон С₁. Эта клетка «остро настроена» на частоту данного сигнала и благодаря большой чувствительности реагирует на него при минимальных интенсивностях, т. е. при максимальном удалении от поющего самца. Другое важнейшее свойство нейрона С₁ состоит в том, что он с большой точностью передает информацию о всех временных параметрах сигнала: длительности пульсов, частоте их повторения, числе пульсов в серии, продолжительности серий и частоте их повторения. В то же время ответы этой клетки мало зависят от интенсивности звука. Так как нейрон С₁ по-разному отвечает на внутривидовые сигналы, то он в сочетании с другими нейронами, по-видимому, участвует в их дискриминации. Кроме того, передавая точную информацию о временной организации звуковых посылок, эта клетка играет, по-видимому, первостепенную роль при выделении видоспецифического призывного сигнала из комплекса аналогичных сигналов других видов сверчков.

При стимуляции рецепторов призывными сигналами импульсы нейронов В₁ и С₃ появляются приблизительно в тот момент, когда наступает «насыщение» клетки С₁, поэтому все эти нейроны, а также высокопороговые элементы С₂ и С₄, по-видимому, расширяют динамический диапазон слухового пути при восприятии

низкочастотных звуков. Некоторые из них (C_2 , C_3) довольно точно отражают основные временные параметры призывного сигнала и в этом отношении дублируют функции нейрона C_1 , в то время как другие (B_1 и C_4) передают информацию только о ритмической организации звука.

Основная функция нейронов группы В, по-видимому, состоит в передаче информации от высокочастотных рецепторов, реагирующих преимущественно (B_1) или исключительно (B_2) на прекопуляционные сигналы.

Роль клетки А в распознавании внутривидовых сигналов пока остается неясной. Формально ее можно отнести к фазным элементам, реагирующим на изменения ритмической структуры сигнала, но отмечавшиеся ранее исключительные свойства этой клетки дают основание думать, что она выполняет какие-то особые функции.

Нейроны D и E имеют много общего с клетками В и С, но передают возбуждение от слуховых рецепторов в каудальном направлении. Клетка D, реагируя синхронно на низкочастотные пульсы, отражает ритмическую организацию призывных и агрессивных сигналов. Нейроны типа E обладают такими же функциями, но, кроме того, отвечают синхронно на прекопуляционные звуки и, возможно, передают информацию о длительности пульсов всех трех сигналов.

Анализ этих результатов свидетельствует о том, что для различения трех внутривидовых сигналов могут быть использованы три параметра: число или комбинация отвечающих нейронов, уровень их активности и временные характеристики разрядов. Так, из рис. 59 следует, что призывный сигнал при интенсивностях, не превышающих 50 дБ, вызывает реакции нейронов C_1 , а при больших интенсивностях и ответы клеток А, B_1 и группы С; на звуки агрессии реагируют нейроны А, B_1 , C_1 и C_4 ; на прекопуляционный — элементы А, B_1 , B_2 и C_1 . Если бы мы имели дело с технической системой, этих параметров было бы вполне достаточно для решения поставленной задачи. Однако, как мы видим, информация о сигналах кодируется не только таким, но и двумя другими способами. При стимуляции рецепторов этими сигналами (равной интенсивности) в надглоточный ганглий за единицу времени поступает разное число импульсов. Сам по себе уровень импульсации, по-видимому, играет не столь большую роль и, возможно, вызывает влияние только на общую активность насекомого. Для распознавания сигналов гораздо большее значение имеют временные характеристики импульсных разрядов. Как было показано (см. рис. 59), ответы, по крайней мере нейронов B_1 и C_1 , во всех случаях обладают хорошо выраженной специфичностью. Эта особенность их реакций обеспечивается не только различиями в биологических свойствах, но и характером связей с рецепторами. Опыты с отключением дистальных сенсилл в тимпанальных органах показали, что нейрон C_1 связан только с низкочастотным,

а нейрон B_1 преимущественно с высокочастотным отделом трахеального органа (с. 73). Следовательно, возможности для отличения прекопуляционных сигналов от двух других существуют уже на уровне рецепторов.

В I грудном ганглии информация, поступающая от рецепторов, проходит существенный этап преобразований, в результате чего формируются специфические реакции интернейронов, необходимые и достаточные для запуска соответствующих поведенческих реакций. Таким образом, на основании приведенных данных можно предполагать, что у сверчков различение внутривидовых сигналов происходит в I грудном ганглии. Вместе с тем анализ активности слуховых интернейронов свидетельствует о том, что кодирование информации в их реакциях носит избыточный характер, т. е. они передают больше сведений о сигналах, чем необходимо для их различения. Это явление объясняется, по-видимому, тем, что помимо опознавания трех видоспецифических сигналов существует необходимость отличения по крайней мере двух из них от аналогичных звуков симпатрических видов.

Isophya taurica. Как ранее отмечалось, кузнечики рода *Isophya* используют для внутривидового общения только два сигнала — призывный и ответный. У рассматриваемого нами вида первый из них представляет собой довольно продолжительный пульс (264 ± 8 мс)¹, а второй — 1—4 простых щелчка. Так как их спектральные характеристики совпадают, то распознавание двух сигналов по существу сводится к элементарной задаче — различению их по длительности.

В реакциях рецепторов на эти звуки помимо естественных различий в длительности разряда никаких специфических особенностей обнаружить не удалось, поэтому мы сосредоточили внимание на ответах восходящих слуховых интернейронов (Жантиев, Дубровин, 1977).

Полученные нами результаты показали, что в шейных коннективах регистрируются ответы нескольких клеток (рис. 34). Одна из них (FN), дающая импульсы максимальной амплитуды, отвечает очень коротким залпом импульсов на начало призывного сигнала самца и 2—3 импульсами на его вторую половину. Этот же фазный нейрон дает 1—3 импульса на каждый ответный щелчок самки. Характер его ответов сохраняется и при стимуляции рецепторов высокочастотными звуковыми посылками (см. рис. 34). Как правило, он реагирует 1—2 импульсами только на включение звука.

Второй фазный нейрон, дающий импульсы небольшой амплитуды, обладает очень важными свойствами. При стимуляции рецепторов звуковыми посылками с оптимальной частотой заполнения (15 кГц) он реагирует только на короткие сигналы, не пре-

¹ Так как в этологических опытах не было обнаружено реакций самок на щелчок, иногда возникающий после пульса, мы исключили его из наших рассуждений.

вышающие по длительности 40 мс. Уменьшение длительности стимула (вплоть до 2 мс) приводит к снижению порога реакции (см. рис. 35). При предъявлении естественных сигналов этот нейрон никогда не отвечает на пульс призывного сигнала самца, а реагирует только 1—4 импульсами на щелчки, т. е. на ответные сигналы самок и возникающий иногда второй компонент призывного сигнала (см. рис. 60). В соответствии с этими особенностями данный нейрон был назван детектором щелчков (CD).

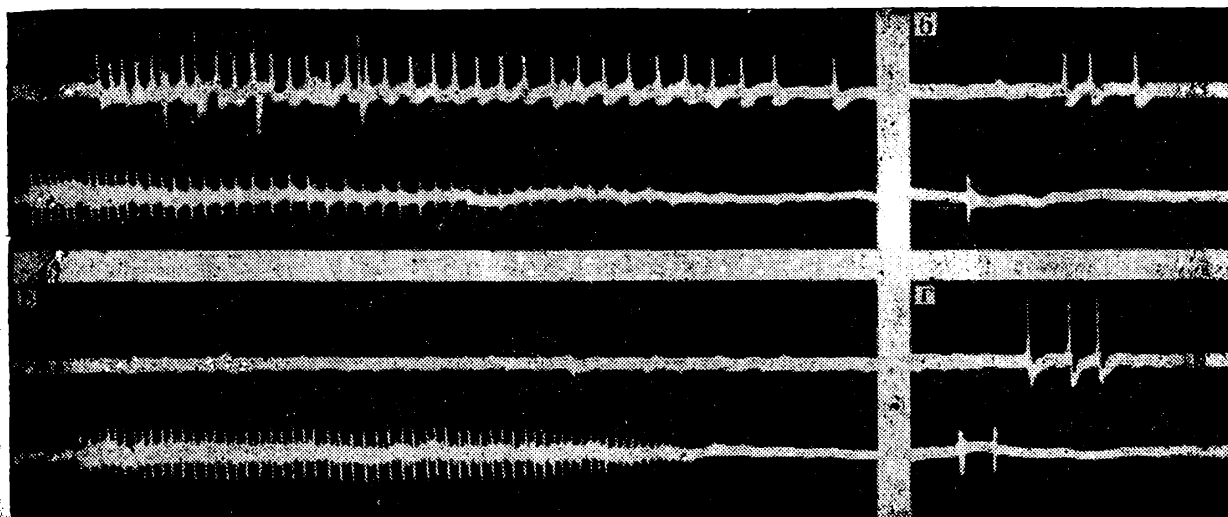


Рис. 60. Реакция слуховых интернейронов кузнечика *Isophya taurica* на призывные сигналы самцов (слева) и ответные сигналы самок (справа) (по Жантиеву, Дубровину, 1977):

а — реакция тонического нейрона (TN) и детектора пульсов (PD) — импульсы большей амплитуды; б — реакция TN; в, г — реакция детектора щелчков (CD)

Другие восходящие нейроны дают тонические ответы. Они обладают сходными частотно-пороговыми характеристиками с оптимумом в области 15 кГц. Одна из этих клеток (TN) отличается наибольшей чувствительностью (минимальные пороги около 0 дБ) и наименьшим латентным периодом реакции. Она реагирует в течение всего призывного сигнала и отвечает 2—6 импульсами на сигнал самки (см. рис. 60). Второй тонический нейрон обладает несколько меньшей чувствительностью (пороги реакций выше, чем у предыдущего, на 7—10 дБ), большими латентными периодами реакции и сравнительно высокой скоростью адаптации. Как правило, он отвечает только на первую половину сигнала самца и не реагирует на сигналы самок (см. рис. 60). Так как этот нейрон отвечает только на пульсы, он был назван детектором пульсов (PD).

Анализ ответов центральных слуховых нейронов на разнообразные звуковые стимулы указывает на то, что высокочастотные элементы участвуют в выделении и распознавании внутривидовых сигналов. Наиболее существенную роль в этом процессе играют нейроны CD и PD. Реагируя избирательно на пульсы и щелчки,

они позволяют не только различать два компонента призывного сигнала, но и отличать его в целом от ответного сигнала самки, так как в первом случае срабатывают оба нейрона или только PD, а во втором — только CD. Два других нейрона (FN и TN), по-видимому, также участвуют в различении этих звуков, но их функции не столь очевидны. Тоническая клетка, судя по всему, передает информацию о длительности звуковой посылки, а фазная, реагируя только на начало стимула, возможно, содействует разграничению ответов на разные сигналы (особенно при наличии нескольких источников звука).

Locusta migratoria. Как и многие другие саранчовые, самцы азиатской саранчи издают с помощью стридуляционных органов несколько внутривидовых сигналов. Механизмом их распознавания никто специально не занимался, но в одной из работ Адама (Adam, 1969) описаны реакции нейронов надглоточного ганглия на стридуляционные и мандибулярные звуки. Первые из них, по данным этого автора, представляют собой звуковые посылки длительностью около 20 мс, образующие небольшие группы, повторяющиеся с частотой 20 в 1 с, вторые — короткие щелчки (0,5—5 мс). В стридуляционных звуках преобладают низкочастотные компоненты (до 10 кГц), спектры мандибулярных звуков смещены в высокочастотную область — 10—30 кГц. Сигнальное значение мандибулярных звуков, строго говоря, не доказано, но поскольку они воспринимаются слуховыми органами, их можно условно рассматривать как один из внутривидовых сигналов.

Адамом (Adam, 1969) в надглоточном ганглии были найдены нейроны, избирательно реагировавшие на сигналы с определенными частотными и временными параметрами. Одни из них отвечали только на высокочастотные сигналы, другие — преимущественно на звуки сравнительно низких частот. Некоторые клетки давали максимальные ответы только в том случае, если длительность звуковой посылки составляла 0,5—5 мс или около 20 мс. Наконец, были обнаружены нейроны, выделявшие сигнал с определенной частотой повторения пульсов — 15 и 40 пульс/с.

Сопоставляя оптимальные параметры стимулов с соответствующими характеристиками двух звуковых сигналов, можно прийти к выводу, что перечисленные нейроны представляют собой фильтры, приспособленные для различения мандибулярных и стридуляционных звуковых сигналов. И действительно, при стимуляции препарата естественными звуками они реагируют преимущественно на один из них.

РАСПОЗНАВАНИЕ КОНСПЕЦИФИЧЕСКИХ ПРИЗЫВНЫХ СИГНАЛОВ

Переходя к рассмотрению реакций слуховой системы на сигналы симпатрических видов и их модели, необходимо прежде всего отметить, что речь пойдет только о призывных сигналах, так

как другие звуки в этом отношении остаются почти совершенно неизученными. Из предыдущих разделов мы знаем, по каким параметрам различаются эти звуки и какие признаки используются для опознавания конспецифического сигнала. В данном разделе будет предпринята попытка проанализировать принцип кодирования информации о призывных звуках и сравнить реакции различных отделов слуховой системы на конспецифические и гетероспецифические сигналы. Начать этот анализ целесообразно с рецепторов.

Функции слуховых органов

Сравнение основных функциональных характеристик тимпанальных органов прямокрылых свидетельствует о том, что рецепторы любого из упоминавшихся ранее пустынных сверчков (с. 114) будут отвечать на звуки почти всех остальных сверчковых, населяющих тот же биотоп. И действительно, воспроизведя записи сигналов этих видов, мы легко получим соответствующие ответы тимпанального органа у *Gryllus bimaculatus*.

Подобная картина наблюдается и при рассмотрении тимпанальных органов кузнечиков. Диапазон воспринимаемых ими частот и ЧПП включает сигналы всех симпатрических видов. Эксперименты, производившиеся нами на кузнечиках подмосковной фауны, показали, что их рецепторы не обладают заметной селективностью по отношению к соответствующим призывным сигналам. Так же, по-видимому, обстоит дело и с саранчовыми, хотя специальной проверкой этого вопроса никто не занимался.

Таким образом, создается впечатление, что на уровне рецепторов различения сигналов не происходит. Однако это суждение остается справедливым до тех пор, пока мы рассматриваем представителей одного таксона — от рода до семейства или даже надсемейства. Если же мы сравним характеристики сигналов и слуховых органов всех прямокрылых, населяющих тот или иной биотоп, то увидим, что в восприятии этих сигналов должны быть существенные различия. В результате несовпадения или только частичного перекрытия диапазонов излучаемых и воспринимаемых частот многие виды могут почти или совершенно не воспринимать некоторых гетероспецифических сигналов. Например, кузнечики почти не воспринимают звуков сверчков, а у поющих днем видов *Metrioptera* тимпанальные органы слабо реагируют на звуки саранчовых.

Более тщательное сравнение частотных характеристик звуков рецепторов указывает на то, что некоторая селективность может наблюдаться даже у представителей одного семейства или подсемейства. У сверчков примером в этом отношении может служить *Pteronemobius heydeni* (основная частота в сигнале 7 кГц) и *Gryllus bimaculatus* (оптимальная частота тимпанального органа 5 кГц), а у кузнечиков — *Tettigonia cantans* (домини-

рующая частота 8 кГц) и виды рода *Metrioptera* (оптимальные частоты тимпанального органа — 25—40 кГц).

Все эти различия, несомненно, облегчают звуковую коммуникацию прямокрылых, но все же в каждом биотопе остается достаточное число видов, обладающих сигналами с очень близкими частотными параметрами. Их распознавание осуществляется, по-видимому, только в высших отделах слуховых анализаторов.

Исследование суммарных потенциалов Джонстоновых органов самцов комаров показало, что у *Aedes aegypti* и *Anopheles*

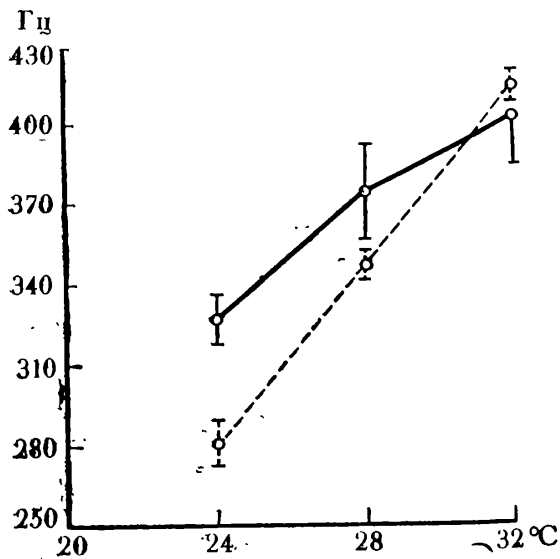


Рис. 61. Зависимость основной частоты звука полета самок и оптимальной частоты Джонстоновых органов самцов комаров *Aedes diantaeus* от температуры. (по Тамариной и др., 1980). Сплошная линия — основная частота звука полета самки; пунктир — оптимальная частота рецепторов самцов. Вертикальные черточки — ошибки средних. По оси абсцисс — температура, °C; по оси ординат — частота звука, Гц

тально 60 Гц, а при повышении температуры до 32° сокращается до 10 Гц (рис. 61). Эти различия объясняются, по-видимому, тем, что температура тела летящей самки превышает температуру тела самца, находящегося в электрофизиологическом опыте. В естественных условиях, т. е. при полете особей обоего пола, таких различий быть не должно.

Дальнейший анализ полученных данных позволил сделать вывод, что самцы *A. diantaeus* воспринимают колебания основных частот звуков самок всех четырех видов, но не слышат остальных гармоник (см. рис. 31 и 51). На основании этого можно сделать

реакция на звук наблюдается в сравнительно узком диапазоне частот — от 150 до 450—550 Гц, а область максимальной чувствительности близка к основной частоте звука полета самки (Tischner, 1953; Tischner, Schief, 1955; Keppler, 1958 b). На основании этого, естественно, возникло предположение, что самцы могут выделять и опознавать звуки конспецифической самки по основной частоте. Для проверки такой возможности мы получили частотно-пороговые характеристики Джонстоновых органов *A. diantaeus* и *A. communis* и сравнили их со спектрограммами звуков самок четырех симпатрических видов *Aedes* (с. 119) (Тамарина и др., 1980). Результаты этих сопоставлений прежде всего показали, что оптимальная частота Джонстоновых органов не совпадает с основной частотой звука конспецифической самки. Разница между ними при 24° составляет приблизительно

одно из двух предположений: либо допустить существование в слуховой системе комаров механизмов, обеспечивающих различие звуков по частоте с точностью до нескольких десятков Гц, либо признать, что самцы не могут различать звуки симпатрических самок по этому признаку. Как мы видели (с. 133), результаты этологических экспериментов свидетельствуют в пользу второго из этих предположений.

Функции центральных слуховых нейронов

Центральные слуховые нейроны существенно различаются по функциональным характеристикам, поэтому они, естественно, по-разному реагируют на конспецифический (КС) и гетероспецифический (ГС) сигналы. Приступая к анализу соответствующих электрофизиологических данных, необходимо прежде всего обсудить те критерии, с которыми следует подходить к оценке реакций интернейронов на эти сигналы. Трудности такой оценки определяются тем, что мы не знаем, какая информация извлекается из импульсных разрядов каждого нейрона на следующем уровне слухового анализатора.

Проще всего было бы допустить (как и делает большинство авторов), что КС должны вызывать более интенсивные ответы, чем ГС. В реакциях некоторых нейронов такая закономерность, действительно, имеет место. Но не редки случаи и обратной зависимости, т. е. повышения уровня импульсации при предъявлении ГС. Сходная картина наблюдается при сравнении реакций слуховых интернейронов и по другим функциональным характеристикам. Поэтому нам представляется наиболее перспективным не сравнение ответов по определенному показателю, а выделение в реакциях на КС специфических особенностей, независимо от того, в каких формах они проявляются.

Так как интересующие нас исследования проводились на разных группах прямокрылых, мы рассмотрим их в систематическом порядке.

Tettigoniidae. При изучении слуховых анализаторов *Decticus verrucivorus* (Rheinlaender, Kalmring, 1973) была проведена серия экспериментов, в которых для раздражения рецепторов использовались КС и ГС сигналы. В качестве последних были выбраны звуки семи симпатрических видов из сем. Tettigoniidae и Bradynobaenidae (*Ephippiger*). Почти во всех случаях слуховые интернейроны реагировали на естественные сигналы в соответствии с характеристиками, полученными при изучении их ответов на искусственные стимулы. Ни один из них не обнаружил признаков детектора КС, т. е. все изученные элементы реагировали на все предъявленные сигналы. Для сравнительной оценки их реакций на КС и ГС использовали показатель, равный числу импульсов за

интервал времени, соответствовавший длительности серий КС (приблизительно 50—60 мс). Результаты этих экспериментов показали, что почти все нейроны реагируют на КС несколько интенсивнее, чем на ГС, причем по суммарным данным заметных различий в ответах нейронов грудных и надглоточного ганглиев обнаружено не было.

В целом эти данные говорят о некоторой специфичности реакций слуховой системы на КС, однако при их оценке необходимо учитывать следующие обстоятельства. Во-первых, для сравнительной оценки реакций нейронов использовали только один, в значительной мере произвольно выбранный критерий. Применение других показателей могло бы дать другие результаты. Во-вторых, сигналы, применяющиеся в качестве раздражителей, существенно различаются по нескольким акустическим параметрам, поэтому неизвестно, в результате чего возникает избирательность в реакциях интернейронов. Не исключена возможность, что она является простым следствием частотной избирательности тимпанальных органов. В-третьих, уровень этой избирательности оказался невысоким, и даже незначительное повышение интенсивности ГС по сравнению с КС должно приводить к утрате специфичности ответа, по крайней мере по выбранному в данной работе показателю.

Проведение таких исследований, несомненно, представляет значительный интерес, но перечисленные выше ограничения свидетельствуют о целесообразности использования в подобных случаях не самих ГС, а их моделей с изменяемыми параметрами.

Gryllidae. Судя по этологическим данным (с. 129), в распознавании КС у сверчков рода *Gryllus* первостепенную роль играет ЧПП и длительность серий. Это давало основания предполагать, что в слуховой системе могут существовать нейроны, обладающие высокой избирательностью к определенным значениям этих параметров. Однако исследование слуховых интернейронов в I грудном ганглии у *G. bimaculatus* и *G. campestris* показало, что они не обладают такими свойствами (Rheinlaender et al., 1976; Huber, 1977; Жантеев, 1979). Так, например, у клеток В₁ и С₁ (рис. 62) число импульсов в разряде на каждый пульс при росте ЧПП плавно снижается и при значениях ЧПП, близких к естественным (20—25 пульс/с), не наблюдается никаких неравномерностей. Вместе с тем необходимо иметь в виду, что при очень высоких ЧПП, когда интервалы между пульсами сокращаются до 1—2 мс, эти нейроны реагируют на такой сигнал как на непрерывный звук. Поэтому они адекватно отражают временную структуру сигнала в определенных пределах, и с этой точки зрения все-таки могут рассматриваться как фильтры с широкой полосой пропускания.

Изменение числа пульсов в сериях не влияет на частоту импульсации в разрядах нейронов В₁ и С₁. Правда, при удлинении серий становится более значительным привыкание нейрона В₁ и

увеличивается продолжительность постстимульного торможения его спонтанной активности, но имеют ли эти явления отношения к процессу распознавания в настоящее время сказать трудно.

Для выяснения специфичности ответов слуховых интернейронов *G. bimaculatus* были использованы призывные сигналы пяти симпатрических видов (Rheinlaender et al., 1976). Полученные результаты показали, что нейрон типа С (LF_1) на сигналы, существенно отличающиеся от КС по частоте (*Oecanthus turanicus*) или ЧПП (*Turanogryllus bucharicus*), дает неспецифические ответы. Однако он адекватно отражает временную структуру звуков еще одного из этих пяти видов¹, а судя по нашим данным, должен аналогичным образом реагировать на сигналы и некоторых других симпатрических сверчков (например, *Gryllo-dinus odicus*).

Таким образом, как и в случае с кузнечиками, полученные к настоящему времени факты свидетельствуют о том, что у сверчков слуховые интернейроны II порядка обладают относительно слабой избирательностью к конспецифическому призывному сигналу и не могут рассматриваться в качестве его «детекторов». В целом эти элементы в совокупности со связанными с ними рецепторами, по-видимому, выполняют функции первичных фильтров, которые выделяют из звукового потока сигналы, близкие по частотным и временным параметрам к КС.

Acrididae. Исследование реакций грудных интернейронов на конспецифический звуковой сигнал и его модели было проведено сравнительно недавно на азиатской саранче (*Locusta migratoria*) (Kalmring, 1975b; Kalmring et al., 1978). В первой работе в качестве раздражителей ис-

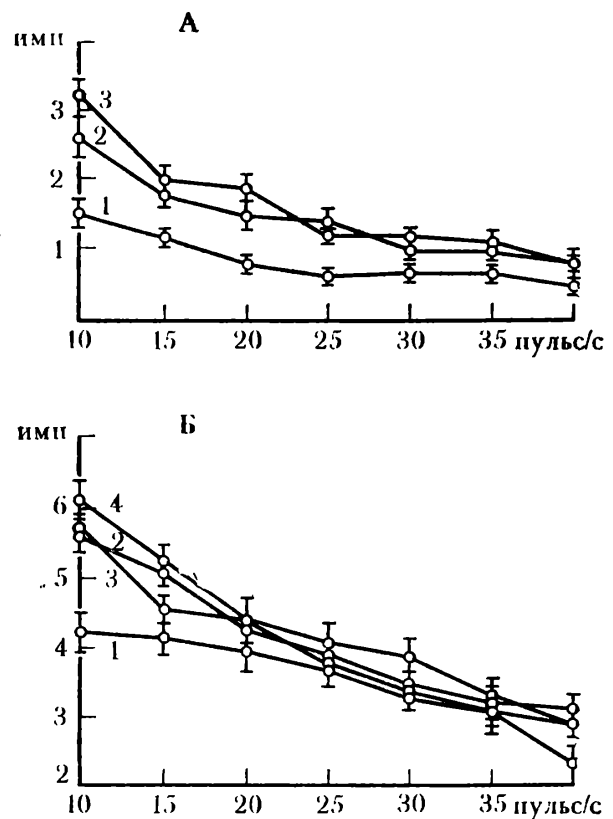


Рис. 62. Зависимость импульсации восходящих интернейронов сверчка *Gryllus bimaculatus* от частоты повторения пульсов при разной интенсивности стимула. По оси абсцисс — частота повторения пульсов, пульс/с; по оси ординат — число импульсов в разряде. Длительность звуковой посылки — 23 мс, частота заполнения — 5 кГц:

А — нейрона V_1 : 1 — 68 дБ; 2 — 78 дБ; 3 — 88 дБ; Б — нейрона C_1 : 1 — 52 дБ; 2 — 62 дБ; 3 — 72 дБ; 4 — 88 дБ. Вертикальные черточки — ошибки средних; 3 опыта — нейрон V_1 (по 10 измерений в каждой точке); 4 опыта — нейрон C_1 (по 10 измерений в каждой точке)

¹Его видовая принадлежность не была определена.

пользовали также звуки *Homorocoryphus nitidulus* и *Ephippiger ephippiger*, но мы не будем касаться этих экспериментов, так как, с одной стороны, не сообщается, являются ли указанные виды симпатрическими, а с другой — оба кузнечика активны в ночное время, и их сигналы не могут служить серьезной помехой для акустических систем связи саранчовых.

Анализ импульсной активности описанных ранее слуховых интернейронов (с. 81) показал, что они по-разному реагируют на «естественный» сигнал¹ (двухпульсовые серии).

Нейрон G_1 после быстрого привыкания отвечает 1—2 импульсами на каждый пульс. Если частота повторения серий в моделях сигнала понижается, эта закономерность нарушается. Следовательно, данный нейрон адекватно передает информацию о ЧПП только при определенной частоте повторения серий.

Нейроны типа В реагируют на естественный сигнал большой интенсивности приблизительно так же, как и G_1 , но ответы одного из них (B_2) становятся тоническими, если в моделях вместо шумового заполнения используют синусоидальные колебания высоких частот (14; 16 кГц). Клетка K_2 отвечает преимущественно на первый пульс в серии.

Тонические клетки группы С (C_1 , C_2) обычно дают залпы импульсов, равные по длительности сериям, т. е. они не отражают их внутреннюю структуру, а передают информацию только о частоте повторения, длительности и интенсивности. Однако в ответах некоторых из этих элементов (C_7) заметно урежение импульсации, соответствующее паузам между соседними пульсами. Наряду с этим существуют нейроны (F_2), дающие разряды с большим последствием, сглаживающим интервалы между ответами на отдельные серии.

Характер ответов на звук грудных низкочастотных нейронов (Tlfn) зависит от частоты и интенсивности стимула. При высоких интенсивностях естественного сигнала они отвечают тонически на каждую серию, при средних — на каждый пульс, при низких (65 дБ) — их ответы исчезают либо становятся неспецифическими.

Анализ этих данных свидетельствует о том, что у саранчи так же, как и у других прямокрылых, в грудных ганглиях имеются слуховые интернейроны двух основных типов. Одни из них выделяют ритмическую организацию сигнала — частоту повторения пульсов и серий, а другие передают информацию о длительности этих элементов и их интенсивности.

Исследованию избирательности реакций перечисленных нейронов было уделено сравнительно мало внимания, но если учесть их функциональные характеристики (Kalmring, 1975a; Kalmring et al., 1979), то станет очевидным, что они не обладают свойства-

¹ В работе не указано, к какому типу сигналов относится этот звук, поэтому мы будем, вслед за авторами, называть его «естественным».

ми детекторов или остро настроенных фильтров, хотя некоторые из этих клеток проявляют определенную избирательность по отношению к частоте повторения звуковых посылок (G_1) или несущей частоте (B_2).

Сравнение реакций большинства нейронов на искусственные и естественные сигналы показало, кроме того, что при восприятии конспецифического сигнала почти не реализуются некоторые потенциальные возможности данного отдела слуховой системы. Такие, например, как способность анализировать звуки по частоте. Это противоречие дает основание предполагать, что слуховая система саранчи приспособлена для восприятия не только коммуникационных конспецифических сигналов, но и других звуков, возникающих в естественных условиях (в частности, «звуков хищников») (Kalmring, 1975 b).

Как ранее отмечалось, при исследовании активности слуховых нейронов в надглоточном ганглии были обнаружены клетки, обладавшие сравнительно высокой избирательностью не только к частотным, но и к временным параметрам сигналов (Adam, 1969). Из них наибольший интерес представляют те нейроны, которые выделяют конспецифическую длительность и частоту повторения основных элементов стридуляционных звуков, так как они могут иметь непосредственное отношение не только к различению внутривидовых звуков, но и к опознаванию конспецифических сигналов. Однако эти данные пока не могут быть использованы для окончательных выводов, потому что остается неизвестным комплекс акустических сигналов, с которым сталкивается в природе *Locusta migratoria*.

* * *

Резюмируя вышеизложенное, можно отметить следующее.

У сверчков для распознавания внутривидовых сигналов используются преимущественно частотные и амплитудные, у листовых кузнечиков — только временные параметры. Каждый из трех сигналов сверчков вызывает реакцию определенных групп сенсилл в тимпанальных органах. Прекопуляционные звуки раздражают преимущественно высокочастотные элементы, два других — низкочастотные. На звуки агрессии, обладающие максимальной интенсивностью, по-видимому, избирательно отвечают наименее чувствительные элементы. В целом звуковые органы сверчков выполняют роль частотных и амплитудных фильтров, осуществляющих первый этап в различении внутривидовых сигналов.

Каждый внутривидовой сигнал сверчков и кузнечиков вызывает специфическую реакцию определенного числа или комбинации слуховых интернейронов I грудного ганглия. Некоторые из них обладают свойствами детекторов. Информация о внутривидовых сигналах передается по разным или частично перекрываю-

щимся каналам и, возможно, поступает в разные отделы ЦНС. Таким образом, распознавание этих сигналов или по крайней мере его основной этап осуществляется на уровне первых синаптических переключений в I грудном ганглии.

Тимпанальные органы прямокрылых, выполняя функции частотных фильтров, способствуют выделению КС из шума, но они реагируют как на КС, так и на все ГС, попадающие в диапазон воспринимаемых ими частот. Слуховые интернейроны грудных ганглиев не обладают свойствами детекторов КС, но проявляют избирательность к определенным параметрам этих звуков. В целом периферические и центральные отделы слуховых анализаторов прямокрылых могут рассматриваться как амплитудные, частотные и временные фильтры, выделяющие КС из шумов и способствующие контрастированию его информативных элементов.

Судя по электрофизиологическим и этологическим данным, самцы комаров не могут различать звуки самок симпатрических видов по основной частоте.

Глава 9

МЕХАНИЗМЫ РАСПОЗНАВАНИЯ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ У НАСЕКОМЫХ

Проблема распознавания звуковых сигналов у насекомых привлекает внимание многих исследователей, но, несмотря на это, в настоящее время не существует не только общепринятой теории, но даже сколько-нибудь разработанной гипотезы о нейрофизиологических механизмах, лежащих в основе этого интересного явления.

Анализ соответствующей литературы свидетельствует о том, что при обсуждении таких механизмов большинство авторов либо исходит из общих концепций, разрабатывающихся для позвоночных животных, либо не идет дальше рассмотрения частных вопросов, связанных с функционированием отдельных звеньев слуховой системы.

При предварительном знакомстве с данной проблемой может создаться впечатление, что распознавание звуковых сигналов насекомых осуществляется с помощью сравнительно простого механизма. Основанием для этого могут служить два обстоятельства. Во-первых, слуховая система насекомых состоит из небольшого (по сравнению с позвоночными) числа элементов и, во-вторых, по формальным признакам звуки насекомых являются очень простым объектом для опознавания, так как они представляют собой немногочисленные и обычно повторяющиеся сигналы с относительно стабильными параметрами.

Такая точка зрения будет, однако, вполне оправданной, если рассматривать слуховую систему в отрыве от тех чрезвычайно сложных условий, в которых ей приходится функционировать. Их анализу было уделено достаточно внимания в предыдущих разделах, поэтому мы лишь напомним, что в процессе опознавания конспецифического сигнала и локализации его источника меняются не только интенсивность, частота и направление прихода звука, но и все параметры акустического поля, образованного сигналами, исходящими из множества разнообразных источников звука. Учитывая эти обстоятельства, можно априори прийти к выводу, что «простая» система распознавания в таких условиях функционировать не может. Рассматривая сложившиеся подходы к решению интересующей нас проблемы, можно выделить две основные тенденции в интерпретации экспериментального материала. Для одной из них характерно повышенное внимание к избирательности реакций различных звеньев слухового анализатора, для другой — формирование представлений о матрице, или эталоне, с которым сравнивается воспринимаемая акустическая информация.

Согласно предположениям сторонников «фильтрационных» гипотез (см., например, Adam, 1969), слуховая система включает частотные, временные и амплитудные фильтры, или детекторы, которые выделяют отдельные параметры, или признаки, конспецифического сигнала и передают их в высшие ассоциативные или моторные центры. В соответствии с этим процесс распознавания по существу сводится к фильтрации и отделению полезного сигнала от посторонних шумов. Как мы могли видеть, все звенья слухового анализатора от рецепторного аппарата до интернейронов надглоточного ганглия, действительно, проявляют избирательность к определенным звуковым стимулам. Однако «добротность» этих фильтров оказалась далеко не такой высокой, как первоначально предполагалось, поэтому они не представляют серьезного барьера для звуков многих симпатрических видов, особенно если их интенсивность превышает уровень конспецифического сигнала.

Логическим развитием фильтрационной гипотезы является допущение существования не только детекторов отдельных признаков, но и детекторов биологически важных сигналов. Некоторые авторы называют их супернейронами, или «pontifical neurons» (Suga, 1972), другие считают, что эти функции выполняют не отдельные нейроны, а популяции взаимосвязанных элементов (Nottebohm, 1972). Смысл этих предположений сводится к тому, что в ЦНС существуют центры, которые запускают поведенческие реакции только в том случае, если в них поступает определенное, ключевое сочетание стимулов от нескольких детекторов признаков сигнала. В логическом отношении такие построения могут быть доведены до совершенства и не вызывать никаких возражений, однако поиски детекторов конспецифических сигналов, про-

водившиеся в течение многих лет у разных групп насекомых, не дали обнадеживающих результатов.

Правда, ранее мы отмечали высокую селективность реакций некоторых слуховых интернейронов кузнечиков (*Isophya*) и сверчков (с. 142, 146), но их детекторные свойства обнаруживались только при сравнении ответов на внутривидовые сигналы, т. е. с их помощью можно легко различить эти сигналы, но невозможно определить, являются ли они конспецифическими.

Сторонники второй из упоминавшихся выше гипотез исходят из общего предположения, что любой процесс опознания должен включать элемент сравнения информации, поступающей на вход системы, с какими-то эталонными явлениями или механизмами, находящимися в самой системе. В соответствии с таким подходом решение проблемы распознавания по существу сводится к выяснению природы этого эталона и изучению механизма сравнения. Простейшая модель подобной системы предполагает наличие прямых связей между сенсорными входами (или детекторами признаков) и моторными центрами (Schwartzkopff, 1974 a). К сожалению, эта гипотеза была высказана в общей форме, но, насколько можно понять, сущность механизма распознавания сводится в данном случае к сравнению информации, поступающей от детекторов признаков, с некоей моторной матрицей, или «сложной передаче информации с сенсорной стороны на моторную сторону». Сам процесс передачи может осуществляться в несколько этапов и подвергаться воздействию других анализаторов, гормональных и других внутренних факторов. При этом подчеркивается, что у насекомых, в отличие от высших позвоночных, должны преобладать жестко детерминированные врожденные механизмы (Schwartzkopff, 1974 a).

Сравнивая данную гипотезу с изложенными ранее, нетрудно заметить, что она заменяет неизвестный, но теоретически вполне реальный механизм детектирования сигнала на гораздо менее определенный процесс «сенсо-моторной передачи». В первом случае постулируется существование конкретного промежуточного звена между сенсорным входом и моторными центрами, а во втором — такое звено по существу выпадает. Отсутствие же самых приблизительных представлений о принципах организации «сенсо-моторных матриц», естественно, затрудняет разработку экспериментальных подходов, необходимых для проверки этой гипотезы.

Всесторонний анализ накопленных материалов дает гораздо больше оснований для другого предположения, а именно допущения возможности сопоставления акустической информации с циклическими или ритмическими процессами, протекающими в ЦНС. Целесообразность такого подхода определяется прежде всего тем, что он не требует поиска новых нейрофизиологических механизмов и в то же время позволяет на основании известных данных объяснить если не все, то по крайней мере боль-

шинство явлений, связанных с распознаванием звуковых сигналов.

Результаты многолетних нейрофизиологических исследований свидетельствуют о том, что ритмические процессы вообще очень характерны для ЦНС насекомых. В их основе лежат генераторы ритма, или осцилляторы, которые обеспечивают работу локомоторных органов, дыхательной системы и всех звуковых органов (см. обзоры: Тыщенко, 1969; Miller, 1974). Причем один осциллятор может служить источником ритмических сигналов для разных систем. В процессе исследования нервно-мышечного аппарата стридуляционных и тимбальных органов установлено, что импульсация мотонейронов, за редким исключением, очень точно соответствует временной организации генерируемого сигнала. Следовательно, в ЦНС существуют нейроны, ритм работы которых совпадает с ритмом конспецифического сигнала. В связи с этим, естественно, возникает предположение, что осцилляторы, управляющие работой звуковых органов самцов, или аналогичные нейроны в ЦНС самок могут выполнять функции эталонного генератора ритма, необходимого для опознания конспецифических сигналов.

Первая попытка представить функциональную схему такого механизма распознавания была предпринята Стоутом и Хубером (Stout, Huber, 1972). Регистрируя импульсацию восходящих слуховых нейронов в шейных коннективах *Gryllus campestris*, они обратили внимание на то, что некоторые клетки давали максимальные ответы на звук только в определенной фазе дыхательного цикла. К тому времени сформировалось мнение, что частота серий в призывном сигнале определяется «медленным осциллятором» (Kutsch, 1969; Bentley, 1969 a, b; Otto, 1971), ритм работы которого обычно совпадает по фазе с дыхательными движениями (Kutsch, 1969). На основании этого было высказано предположение, что ритмическая активность слуховых нейронов самки определяется аналогичным медленным осциллятором, в результате чего уровень их реакции должен быть максимальным только при восприятии конспецифического сигнала. К сожалению, эти исследования не были продолжены, а сведения о циклически активных слуховых нейронах не получили подтверждения в последующих работах. Поэтому многие вопросы, вытекающие из данной гипотезы, остались без ответа.

В последующие годы были получены новые этологические и физиологические данные, позволившие вновь поставить вопрос о связях между слуховой системой и звуковыми центрами (Нюу, 1978; Жантиев, 1979).

Против предположения об участии в процессе распознавания звуковых центров или связанных с ними нейронов могут быть выдвинуты три основных возражения: во-первых, начало восприятия звука и запуск генератора ритма не согласованы во времени, поэтому между импульсными разрядами, возникающими в слуховом анализаторе и звуковом центре, могут существовать фазовые

сдвиги; во-вторых, для того чтобы данная система могла работать, необходимо допустить, что активность звуковых центров не обязательно сопровождается функционированием звуковых органов, и, в-третьих, у самок многих насекомых отсутствуют звуковые органы.

Для устранения первого возражения необходимо прежде всего предположить, что между слуховыми и звуковыми центрами существует функциональная связь. Описанные ранее явления акустического взаимодействия (с. 100) указывают на то, что у самцов такая связь, несомненно, существует, и слуховые анализаторы активно воздействуют на центры, управляющие работой звуковых органов. Чаще всего наблюдаются возбуждение, торможение, синхронизация или альтернация. То есть под влиянием воспринимаемых сигналов звуковой центр активизируется, тормозится либо так меняет ритм своей работы, чтобы генерируемые им залпы импульсов совпадали или, напротив, не совпадали во времени с разрядами слуховых интернейронов. Для нас наибольший интерес представляют два явления — запуск звукового центра и процесс синхронизации ритмов.

Если мы допустим, что воспринимаемые сигналы представляют собой трели с разными ЧПП (как, например, в случае с симпатрическими видами *Homorocoryphus*), то, естественно, синхронизация окажется возможной лишь при восприятии конспецифического сигнала. То же самое можно сказать и о звуках, состоящих из ритмично повторяющихся серий, причем в этом случае для полной синхронизации достаточно совпадения начальных элементов серий (с. 101). Если синхронизация достигнута, то в результате временной суммации могут быть активированы ассоциативные нейроны, связанные со слуховыми анализаторами и звуковыми центрами. А их возбуждение может запустить ориентировочную реакцию. Таким образом, процесс распознавания звуковых сигналов сводится к подстройке внутреннего генератора ритма к ритмике воспринимаемого сигнала (Жантiev, 1979). Положительная реакция на звуки возникает при полной синхронизации ритмов, что оказывается возможным только при восприятии конспецифического сигнала. Если мы примем эту гипотезу за основу, то нам придется для устранения упоминавшихся выше возражений сделать два других допущения, а именно предположить, что активность генераторов ритма не обязательно сопровождается эмиссией звука и что они существуют не только у самцов, но и у самок.

Первое из этих предположений желательно было бы проверить в хроническом эксперименте, но за неимением таких сведений мы можем привести в его пользу только некоторые косвенные данные, полученные в острых опытах. Известно, например, что у сверчков генератор ритма иногда отключается от мотонейронов (Bentley, 1969 b). У цикады *Cystosoma saundersii* в мотонейронах, идущих к тимбальной мышце, постоянно, т. е. не только во время

пения, регистрируются ритмические волны мембранного потенциала, вызванные активностью интернейронов — генераторов ритма (Simmons, 1977). Кроме того, было показано, что аналогичные осцилляторы крыловой системы часто работают на подпороговом уровне, не вызывая импульсации соответствующих мотонейронов (Bentley, 1969 a; Pond, 1972; Burrows, 1973). Интересно также отметить, что у сверчков формирование звукового осциллятора заканчивается в онтогенезе до появления крыльев и звуковых органов (Bentley, Hoy, 1970).

Рассматривая второе предположение, необходимо прежде всего отметить, что самки многих прямокрылых обладают стридуляционными органами и издают звуки, причем по основным параметрам они часто мало чем отличаются от сигналов самцов. Ответные сигналы самок зарегистрированы у большинства саранчовых, очень многих листовых кузнечиков и некоторых видов Ephemeroptera и Dermaptera. Кроме того, звуковые органы были описаны у самок *Mecopema* (Mecopeminae) и *Pterophylla* (Pseudophyllinae), а их рудименты известны даже у сверчков (Nickle, Carlisle, 1975). Все эти данные указывают на то, что в ЦНС многих самок, несомненно, есть, а у других могут быть осцилляторы, генерирующие залпы импульсов с определенными временными параметрами. Правда, ответные звуки самок иногда отличаются (чаще всего по длительности) от призывных звуков, но эти несоответствия свидетельствуют, скорее всего, о наличии у самок, как и у самцов, нескольких осцилляторов, обеспечивающих генерацию и распознавание нескольких внутривидовых сигналов. В этой связи интересно отметить, что самки сверчков в конфликтных ситуациях иногда вибрируют надкрыльями с частотой, равной ЧПП агрессивного сигнала самца (Huber, 1962; Hoy, 1978), а в мотонейронах, идущих к крыловым мышцам, после выкигания определенных областей мозга регистрируются соответствующие ритмические разряды (Bentley, in: Hoy, 1978).

Пытаясь обнаружить в ЦНС самок ритмически разряжающие нейроны, координирующие свою работу с воспринимаемыми звуковыми стимулами, мы провели регистрацию импульсной активности одиночных волокон в грудных коннективах самок *Gryllus bimaculatus*. Спонтанно активные нейроны, дающие разряды с частотой, близкой к ЧПП в призывных сигналах, были найдены в коннективах между II и III грудными ганглиями¹. Один из них не только разряжался с частотой, равной ЧПП, но генерировал дискретные серии, состоящие из четырех пачек импульсов (рис. 63), т. е. полностью имитировал работу звукового центра самца при издавании призывного сигнала. В процессе последующих экспериментов было установлено, что такие нейроны могут генерировать более продолжительные серии разрядов, но они ни-

¹Во всех опытах грудной отдел нервной цепочки изолировали от брюшного, а в некоторых случаях и от головных ганглиев.

когда не работают непрерывно, а частота повторения пачек импульсов всегда остается близкой к ЧПП при соответствующей температуре.

При стимуляции препарата призывными сигналами наблюдалось уменьшение дисперсии периода повторения разрядов и зна-

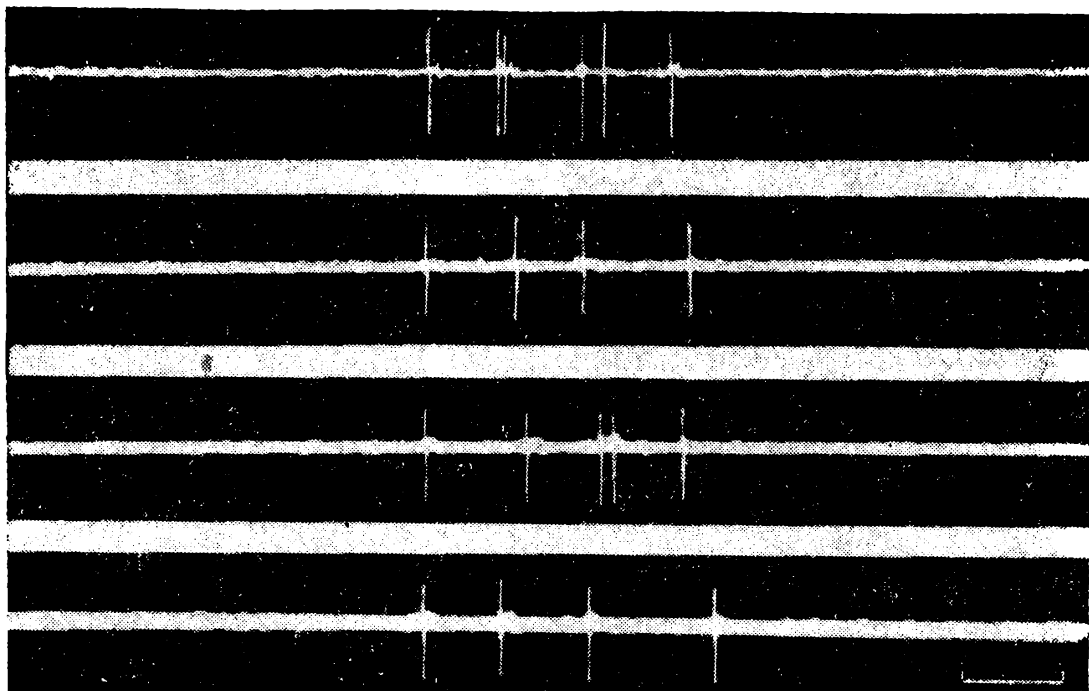


Рис. 63. Осциллограммы импульсации спонтанно активного восходящего нейрона в грудных коннективах самки сверчка *Gryllus bimaculatus*. Отметка времени 50 мс

чительное возрастание процента периодов (до 40%), равных периоду повторения пульсов (рис. 64, А). Таким образом, ритм разрядов становится более четким и близким к ритмической организации сигнала (рис. 64, В, Г). Однако эта закономерность прослеживается только в начале стимуляции (приблизительно в течение 1 мин), а затем импульсация нейрона возвращается к исходному состоянию (рис. 64, Б).

Помимо таких волокон в коннективах между II и III грудными ганглиями были найдены спонтанно активные восходящие нейроны, разряжающиеся со сравнительно продолжительными и нестабильными интервалами (рис. 65). Они не реагировали на призывные звуки, но при включении модели прекопуляционного сигнала импульсация становилась более регулярной, а частота спайков быстро приближалась к ЧПП стимула. После выключения звука импульсация вновь становилась аритмичной. В тех же коннективах нам удалось обнаружить нейрон, реагирующий не на ЧПП, а на частоту повторения серий призывного сигнала. Частота серий разрядов (пачки по 3 импульса) варьировала в значительных пределах (0,8—1,7 в с), а средняя величина периода повторения

почти в 2 раза превышала период повторения серий. Стимуляция препарата призывными сигналами вызвала стабилизацию ритма и сокращение интервалов между разрядами. В результате этого полного совпадения ритмов не наступало, но тенденция к подстройке частоты разрядов к ЧПС проявлялась очень отчетливо.

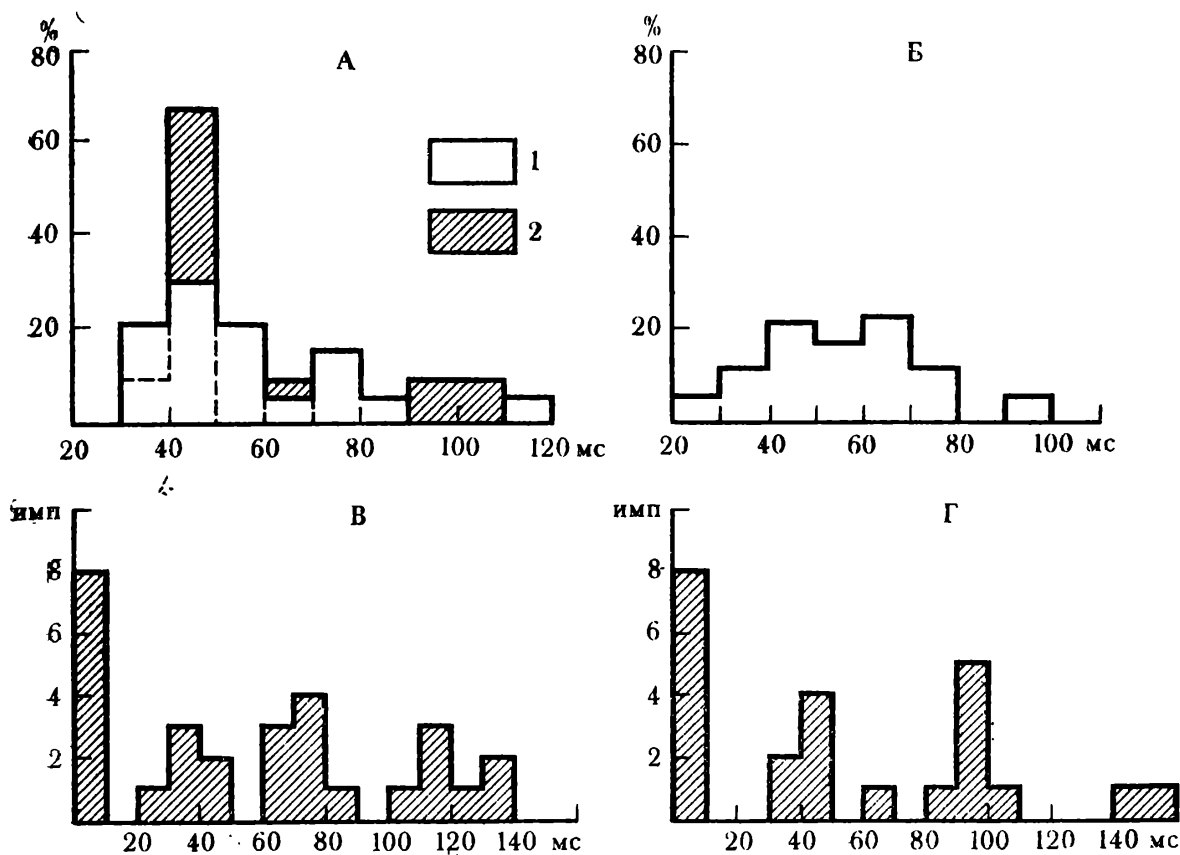


Рис. 64. Гистограммы периодов разрядов спонтанно активного восходящего нейрона 42/8 самки сверчка *Gryllus bimaculatus* (в коннективах между II и III грудными ганглиями):

А—1 — до включения звука; 2 — через 2,6 с после включения звука (за 16,3 с); Б — то же через 2,5 мин после включения звука (за 22,6 с). По горизонтали — время, мс; по вертикали — % периодов данной длительности. В — гистограммы распределения импульсов в 8 последовательных разрядах до включения звука; Г — то же через 2,6 с после включения звука (6 разрядов). По горизонтали — время, мс; по вертикали — число импульсов

Результаты этих предварительных экспериментов, естественно, не дают основания считать, что перечисленные нейроны имеют непосредственное отношение к механизму распознавания звуковых сигналов, но они свидетельствуют о наличии в ЦНС самок ритмично работающих клеток, очень близких по временным параметрам к осцилляторам звуковых центров самцов, и об определенном влиянии слуховой системы на ритмическую активность этих нейронов.

В целом в настоящее время мы не располагаем электрофизиологическими данными, которые в корне противоречили бы рас-

считываемой гипотезе. Приблизительно так же обстоит дело и с этологическими материалами. Известно, например, что временные характеристики излучаемого и опознаваемого сигналов при изменении температуры меняются по одному и тому же закону, в результате чего опознающая система всегда «настроена» на параметры конспецифического сигнала (Walker, 1957). Эту согласованность можно легко объяснить, если допустить, что в основе обоих процессов лежит один и тот же или аналогичным образом

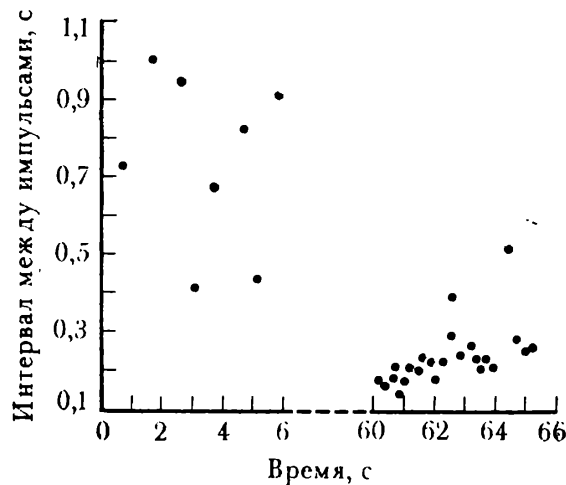
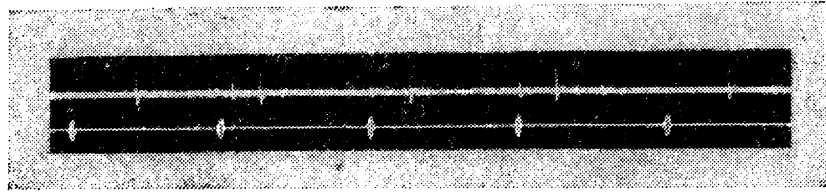


Рис. 65. Влияние прекопуляционных сигналов на частоту разрядов спонтанно активного нейрона 202/8 самки сверчка *Cryllus bimaculatus* (между II и III грудными ганглиями)

организованные генераторы ритма. Однако результаты некоторых новейших экспериментов плохо согласуются с описанной выше упрощенной схемой процесса распознавания.

Одно из таких затруднений возникает при интерпретации данных о реакциях на модельные сигналы сверчков, обладающих очень сложными сигналами (*Teleogryllus*) (Pollack, Ноу, 1979), а другие — при изучении механизма распознавания ритмичных сигналов (*Isophya*) (Жантiev, Дубровин, 1977). В первом случае можно предположить, что опознавание ведется не по всем межпульсовым интервалам и их последовательности, а по одному, например, наиболее часто встречающемуся интервалу. Во втором — приходится разрабатывать представления о «ждущем механизме», т. е. системе, запускаемой началом звуковой посылки (Жантiev, 1979).

Вопрос о связях между механизмами, обеспечивающими генерацию и распознавание коммуникационных сигналов, рассматривается также в некоторых работах по межвидовому скрещиванию прямокрылых, однако данные, полученные на разных объектах

носят противоречивый характер. Так, если у сверчков гибридные самки предпочитают сигналы гибридных самцов (а не родителей), что позволяет говорить о единой генетической основе обеих систем (Ной, Paul, 1973; Ной et al., 1977), то у саранчовых наблюдается более сложная и менее определенная картина, свидетельствующая о том, что у гибридов в той или иной мере могут проявляться признаки звукоизлучающих и распознающих систем обоих родительских видов (Helvesen D., Helvesen O., 1975 a, b, c; Helvesen, Elsner, 1977). Со временем такого рода работы, возможно, дадут интересный материал для решения интересующего нас вопроса, но в настоящее время они еще не позволяют сделать определенных выводов.

Часть III

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА

Глава 10

АДАПТИВНЫЕ СВОЙСТВА КОММУНИКАЦИОННЫХ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ И УСЛОВИЯ АКУСТИЧЕСКОЙ ОРИЕНТАЦИИ

Как ранее отмечалось, у большинства насекомых локализация источника звука осуществляется в сложных акустических условиях, поэтому ее конечный результат должен зависеть от помехоустойчивости используемых сигналов. Теоретически помехоустойчивость призывных звуков насекомых может зависеть от многих физических параметров (интенсивности, длительности посылок, крутизны фронтов и др.), но важнейшим из них, несомненно, является несущая частота.

Пытаясь выяснить адаптивное значение частотных характеристик звуков насекомых, мы попробовали рассмотреть их в связи с теми условиями, в которых осуществляется акустическая коммуникация. При этом мы исходили из предположения, что звуковые сигналы должны не только содержать видоспецифическую информацию, но и обеспечивать ее передачу на определенное расстояние, а также облегчать процесс локализации источника звука (Жантiev, 1970, 1972, 1975 а).

На распространение звуковых волн в воздушной среде существенное влияние оказывают ветер, влажность, температура и турбулентность атмосферы (неоднородность скорости ветра и температуры). Без учета этих факторов, по-видимому, трудно составить достаточно полное и правильное представление об акустической ориентации летающих насекомых (чешуекрылых, комаров и др.). Если же источник звука находится у поверхности земли, то на распространение звуковых волн очень большое дополнительное влияние должны оказывать рельеф местности и покрывающая ее растительность. Необходимо также помнить, что звуки различных частот по-разному распространяются в одном и том же биотопе, и спектр воспринимаемого сигнала будет меняться не

только при изменении расстояния между источником звука и приемником, но и при их перемещении относительно поверхности земли.

Очевидно, для выяснения адаптивных особенностей частотных параметров определенного сигнала необходимо изучить весь комплекс перечисленных факторов в конкретном биотопе, или, иначе говоря, провести чрезвычайно сложные и трудоемкие измерения, выходящие далеко за рамки обычных биоакустических исследований. В дальнейшем такие работы, возможно, будут проводиться в достаточно широких масштабах, но сейчас, не располагая подобными материалами, мы можем привести в подтверждение высказанного ранее предположения только сравнительные данные и результаты некоторых полевых экспериментов.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Анализ частотных характеристик звуковых сигналов многочисленных видов прямокрылых и цикад свидетельствует о том, что они различаются по двум основным параметрам — ширине спектра и положению в нем доминирующих частот. Используя первый из этих показателей, можно условно разделить большинство изученных сигналов на две группы: узкополосные (ширина спектра не более 10 кГц) и широкополосные (ширина спектра более 10 кГц). В первую из них попадают звуки сверчков, большинства цикад¹ и некоторых тропических кузнечиков, во вторую — сигналы саранчовых и большинства кузнечиков.

Причина этих различий, по-видимому, связана с особенностями акустической ориентации насекомых. Дело в том, что самки сверчков², медведок и цикад отыскивают поющих самцов во время полета, а у саранчовых и подавляющего большинства кузнечиков они передвигаются по поверхности почвы или растений.

В первом случае растительность и неровности рельефа не оказывают значительного влияния на распространение звуковых волн, поэтому для увеличения дальности связи целесообразна концентрация излучаемой энергии в узком диапазоне частот и использование соответствующим образом «настроенных» рецепторов.

При ориентации на поверхности земли эти факторы, напротив, представляют серьезное препятствие на пути звукового сигнала. В целом их можно рассматривать как комбинацию сложного фильтра с переменными параметрами (изменение которых происходит при перемещении насекомого, ветре и т. п.) и источника дополнительных шумов. Осуществлять акустическую связь в таких условиях можно только с помощью сигналов, обладающих высокой помехоустойчивостью. Один из способов ее повышения

¹ Некоторые, преимущественно мелкие, виды цикад, обитающих в траве и кустарниках, издают широкополосные сигналы, однако, судя по частотно-пороговым характеристикам их слуховых органов (Попов, 1969, 1975), для внутривидовой сигнализации они используют узкую полосу частот.

² Об ориентации сверчков в наземных условиях см. с. 182.

состоит в расширении спектра несущей частоты (Харкевич, 1963). Правда, в нашем случае при ограниченной мощности источника звука расширение спектра приведет к ослаблению интенсивности излучения на всех частотах, но при этом произойдет увеличение соотношения сигнал/шум и возрастет вероятность фильтрации отдельных компонентов сигнала через растительность.

Сравнивая далее спектры сигналов в пределах каждой из двух выделенных групп, можно легко заметить, что они существенно различаются по форме огибающих и положению доминирующих частот. Причем степень различий обычно возрастает при увеличении ранга сравниваемых таксонов. Например, у видов из одного рода кузнечиков спектры сигналов различаются в значительно меньшей степени, чем у представителей разных родов (Дубровин, Жантиев, 1970).

При рассмотрении данного вопроса необходимо учитывать противоречие, которое заключается в следующем: с повышением частоты звука быстро возрастает его поглощение в воздухе¹, а у поверхности земли, кроме того, резко усиливается отражение и поглощение звуковых волн растительностью и неровностями рельефа. В результате этого неизбежно должна сокращаться дальность акустической связи. С другой стороны, есть основание считать (см. следующие разделы), что повышение частоты может привести к увеличению точности локализации звука, так как при уменьшении длины волны происходит обострение направленности слуховых органов. Выходом из этого противоречия, по-видимому, может служить только оптимизация частотных параметров сигнала, т. е. выбор таких частот, которые позволили бы при необходимой точности локализации обеспечить достаточную дальность связи.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Распространение звуковых сигналов

Для правильного понимания закономерностей распространения сигналов насекомых в естественных условиях необходимо располагать данными о распространении звуковых волн в диапазоне 1—50 кГц при разном положении источника звука относительно земной поверхности. Имея такие данные, можно с известной долей вероятности предсказать изменения спектров любых звуковых сигналов насекомых при изменении расстояния до источника звука и его высоты над поверхностью почвы.

Анализ соответствующей акустической литературы показал, что этому вопросу посвящено сравнительно небольшое число работ, причем почти все они представляют для нас ограниченный интерес, так как содержат противоречивые сведения преимущественно о низкочастотных звуках (до 4—10 кГц), распространяющихся

¹ Коэффициент поглощения звука в газах пропорционален квадрату частоты.

на значительном удалении от земли (см. также Michelsen, 1978). Отсутствие необходимых акустических данных заставило нас провести специальное исследование распространения звуков разных частот над акустически жесткой поверхностью (асфальтом) и травяным покровом¹ (В. П. Волков, неопубликованные данные).

В первой серии экспериментов измеряли интенсивность моночастотных сигналов (1—50 кГц) над асфальтом при изменении частоты и расстояния между источником звука (И) и приемником (П). Особое внимание было уделено влиянию на распространение сигнала изменений высоты И и П над поверхностью земли. Во второй серии проводили аналогичные измерения на травяном газоне. В третьей — анализировали изменения частотного спектра призывных звуков двух видов кузнечиков (*Decticus verrucivorus* и *Metrioptera roeseli*) при разном положении насекомых и микрофона над поверхностью грунта, покрытого травой.

При выборе расстояний между И и П и их положения над поверхностью земли мы исходили из реальных ситуаций, возникающих при акустической ориентации различных насекомых. В соответствии с этим были проведены четыре варианта измерений (рис. 66, А): 1) И и П находятся на поверхности грунта; 2) И и П расположены над грунтом; 3) И находится на грунте, П — над грунтом; 4) И — над грунтом, П — на грунте.

Расстояние между И и П изменялось от 0,4 до 20 м, высота над поверхностью земли — от 5 до 100 см (5, 10, 20, 50, 100 см).

Распространение звука над грунтом, лишенным растительности

Изучив затухание звука над акустически жесткой поверхностью (асфальт), мы могли получить представление о распространении звуковых сигналов насекомых в пустынных районах, а кроме того, сравнив эти данные с результатами второй серии измерений (на газоне), выяснить влияние травяного покрова на затухание звука.

На распространение звука у границы двух сред существенно влияет интерференция прямой и отраженной волны. Расчеты суммарного звукового давления в образующемся при этом звуковом поле можно найти в специальной литературе.

Анализ полученных материалов свидетельствует прежде всего о том, что при равном удалении И и П над грунтом с ростом частоты усиливается затухание сигнала (см. рис. 66). Так, если $h_{\text{И}} = h_{\text{П}} = 5$ см, $l = 9,5$ м и $f = 5—10$ кГц, то затухание составляет $\gamma = 30$ дБ, а при $f = 25—30$ кГц оно повышается до 40 дБ². Если

¹ акустические измерения проводили при постоянной температуре и влажности в ночные часы при полном безветрии.

² $h_{\text{И}}$ — высота источника звука над уровнем грунта, $h_{\text{П}}$ — высота приемника звука над уровнем грунта, l — расстояние между источником и приемником, f — частота звука.

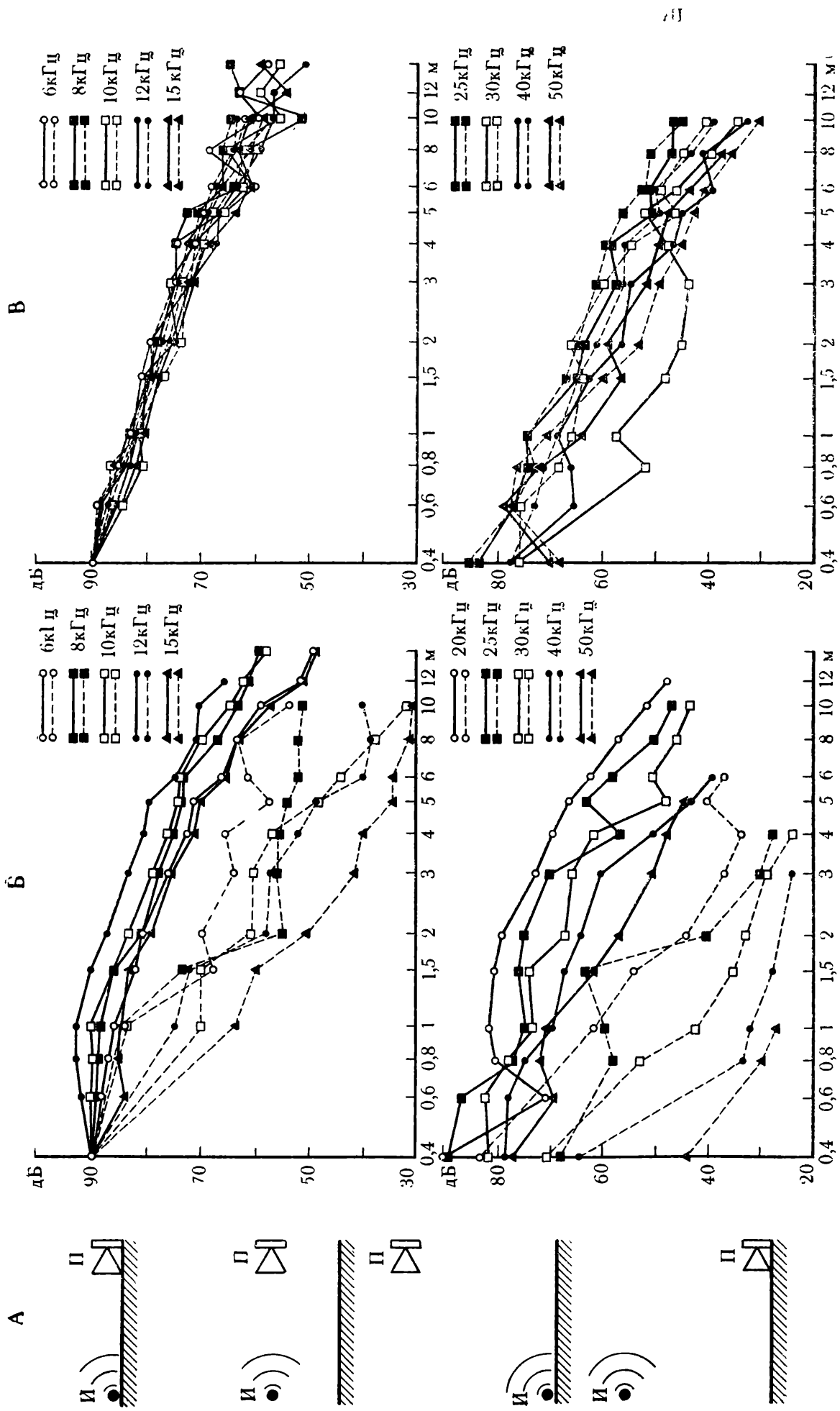


Рис. 66. А — относительные положения источника (И) и приемника (П) звука; Б — зависимость уровня звукового давления (дБ) от расстояния до источника звука при высоте И и П — 5 см; В — то же при высоте 1 м. (Сплошные линии — над асфальтом; пунктир — над травяным покровом)

И находится выше П, то затухание сигнала заметно ослабляется и, например, при $h_{\text{И}}=50$ см, $h_{\text{П}}=5$ см, $l=9,5$ м в диапазоне 5—10 кГц не превышает 18 дБ, а на частотах 25—30 кГц — 34 дБ.

Следовательно, для увеличения дальности акустической связи поющему насекомому целесообразно находиться на каком-нибудь возвышении. Наблюдения, проводившиеся в пустынных районах Туркмении, показали, что самцы некоторых сверчков и многих кузнечиков издают призывные сигналы, сидя на кустиках солянок или верблюжьей колючки. Аналогичным образом ведут себя некоторые американские сверчки (*Anurogryllus arboreus*). При этом самец, поднимаясь на высоту 1 м, в 14 раз увеличивает территорию, с которой его может услышать самка (Paul, Walker, 1979).

Важной особенностью распространения звука в естественных условиях является неравномерность затухания, возникающая в результате интерференции прямой и отраженной волн. Величина перепадов давления в образующихся при этом узлах и пучностях может достигать 20—25 дБ. Такие неравномерности должны затруднять локализацию источника звука, поэтому условия, при которых они возникают, заслуживают внимания.

Результаты измерений и расчеты показали, что при малых высотах И и П над поверхностью грунта неравномерность затухания увеличивается с ростом частоты. При больших высотах (100 см) наблюдается обратная зависимость, причем при низких и средних частотах неравномерности возникают при $l > 3-4$ м. Средние уровни наименее выгодны для акустической ориентации, так как в этом случае достаточно большие неравномерности возникают на всех частотах, превышающих 3 кГц.

Если И находится выше П ($h_{\text{И}}=50$ см; $h_{\text{П}}=5$ см), то значительные неравномерности наблюдаются на всех частотах в диапазоне 5—30 кГц при удалении И от П на расстояние, не превышающее 5 м, но в целом эта ситуация более благоприятна для локализации источника звука, поскольку на больших расстояниях от И неравномерности сглажены и общий уровень затухания невелик (с. 172).

Анализ теоретических и экспериментальных данных свидетельствует о том, что во всех рассмотренных случаях сглаживание неравномерностей затухания может быть достигнуто расширением частотного спектра сигнала.

Влияние травяного покрова на распространение звука

Травяной покров оказывает существенное влияние на распространение всех изученных звуковых сигналов. На малых высотах ($h_{\text{И}}=h_{\text{П}}=5$ см) с увеличением расстояния между И и П ослабление звука происходит гораздо быстрее, чем на открытой площадке, но колебания разных частот поглощаются травой далеко не

в равной степени. Так, например, в диапазоне 3—4 кГц звуки поглощаются несколько сильнее, чем в области 5—8 кГц.

С повышением И и П над поверхностью почвы общий уровень затухания понижается, а над травяным покровом ($h_{\text{и}}=h_{\text{п}}=100$ см) на расстоянии до 10 м от И затухание практически не зависит от частоты. В целом распространение звуковых волн над травяным покровом подчиняется тому же закону, что и над грунтом, лишенным растительности, но в ультразвуковом диапазоне уровень затухания в первом случае оказался ниже, чем во втором. Это парадоксальное явление объясняется, по-видимому, тем, что на данной высоте возможна интерференция не только прямой волны и отраженной от поверхности почвы, но и отраженной от травы. На высоких частотах травяной покров не только ослабляет затухание, но и сглаживает неравномерности, возникающие при распространении звука над асфальтом. Все это создает благоприятные условия для акустической ориентации, но использовать их могут только кузнечики, обитающие в верхнем ярусе травостоя.

Гораздо чаще наблюдается ситуация, при которой самцы кузнечиков поют, сидя у вершин травянистых растений или на кустарниках, а самки перемещаются в траве. Проведенные нами измерения показали, что в этом случае ($h_{\text{и}}=50$ см, $h_{\text{п}}=5$ или 20 см) затухание сигналов, особенно на высоких частотах, выражено слабее, чем при низком положении источника звука. Следовательно, поднимаясь над уровнем травы, самец озвучивает большую территорию и облегчает акустическую ориентацию самок.

Распространение звуковых сигналов прямокрылых

Располагая данными о распространении в естественных условиях моночастотных звуков, можно с известной точностью определить изменения в спектре любых сигналов в диапазоне 1—50 кГц. Однако при таких расчетах все же могут остаться без внимания какие-то неизвестные факторы, влияющие на распространение широкополосных призывных сигналов. Поэтому мы провели непосредственные измерения спектральных характеристик сигналов у кузнечиков *Decticus verrucivorus* и *Metrioptera roeseli*. Оба вида обитают в луговых и степных стациях, но самцы первого из них поют у поверхности почвы, а второго — на растениях. Спектрограммы их сигналов, полученные в лабораторных условиях, представлены на рис. 12. На расстоянии 0,1 м уровень звука у *D. verrucivorus* составляет 100—110 дБ, у *M. roeseli* — 100—105 дБ.

Опыты проводили по схеме, разработанной для моночастотных сигналов. Результаты экспериментов показали, что любые перемещения И и П приводят к значительным изменениям огибающей спектра. Как и предполагалось, звуки высоких частот поглощают

ся и рассеиваются в траве сильнее, чем низкочастотные, поэтому при увеличении расстояния между И и П или при приближении их к грунту происходит сглаживание высокочастотных пиков и наблюдается тенденция к смещению доминирующих компонентов в спектре в сторону низких частот. Вследствие этого на максимальном удалении от источника звука самка слышит преимущественно низкочастотные компоненты сигнала, а по мере приближения к нему она начинает воспринимать все более высокие частоты, которые, возможно, содействуют повышению точности локализации.

Использование широкополосных сигналов дает насекомым и другое преимущество, а именно: устраняет неравномерности звукового давления, возникающие при изменении расстояния между И и П. В отличие от моночастотных звуков, сигналы обоих видов кузнечиков затухают равномерно, что, возможно, также улучшает условия акустической ориентации.

Сравнение затухания сигналов *M. roeseli* и *D. verrucivorus* свидетельствует о том, что звуки первого из них поглощаются в траве сильнее, чем второго, поэтому они могут обеспечивать акустическую связь на сравнительно небольших расстояниях и только в верхнем ярусе травостоя.

Влияние кустарников и деревьев на распространение звуковых сигналов насекомых специально не изучалось. В литературе имеются только краткие сведения о влиянии кустарника *Rosmarinus officinalis* на затухание звуков *Platycleis intermedia* (Lewis et al., 1975). Измерения проводили в «искусственных условиях» на небольшом удалении от источника звука (до 1,25 м). Данные, полученные при изучении моночастотных сигналов в диапазоне 0,8—20 кГц, затем экстраполировали на частотные характеристики записанного на магнитную ленту призывного сигнала. Результаты этих измерений свидетельствуют о значительном поглощении низкочастотных звуков (0,8—10 кГц) и фильтрации частот в области 16 кГц, лежащих в диапазоне доминирующих частот сигнала. Следовательно, мы имеем еще один пример приспособления частотных параметров сигнала к преодолению преград, препятствующих его распространению в естественных условиях.

В процессе изучения закономерностей распространения призывных сигналов полевого сверчка *Gryllus campestris* (Попов, Шувалов, 1974) было установлено, что основная гармоника с увеличением расстояния до источника звука у поверхности почвы быстро падает до уровня 30—40 дБ и на расстоянии 15 м сливается с шумами (рис. 67). 2-я и 3-я гармоники достигают уровня шумов уже на расстоянии 3—4 м. Если же И и П находятся на высоте 15—20 см, то эти расстояния увеличиваются для основной гармоники до 25—30, для 2-й — до 9—12 и 3-й — до 4—10 м. Результаты этих измерений дают основание предполагать, что самки сверчков могут обнаруживать самца с расстояний, не превышающих 30 м.

Дальность восприятия звуковых сигналов у кузнечиков

Дальность акустической связи зависит от трех основных факторов: физических параметров сигнала, воздействий на него окружающей среды и чувствительности рецепторов.

Для измерения дальности восприятия призывных сигналов у кузнечиков мы использовали подвижную электрофизиологическую установку, позволяющую регистрировать суммарную реакцию рецепторов тимпанального органа на естественные призывные сигналы.

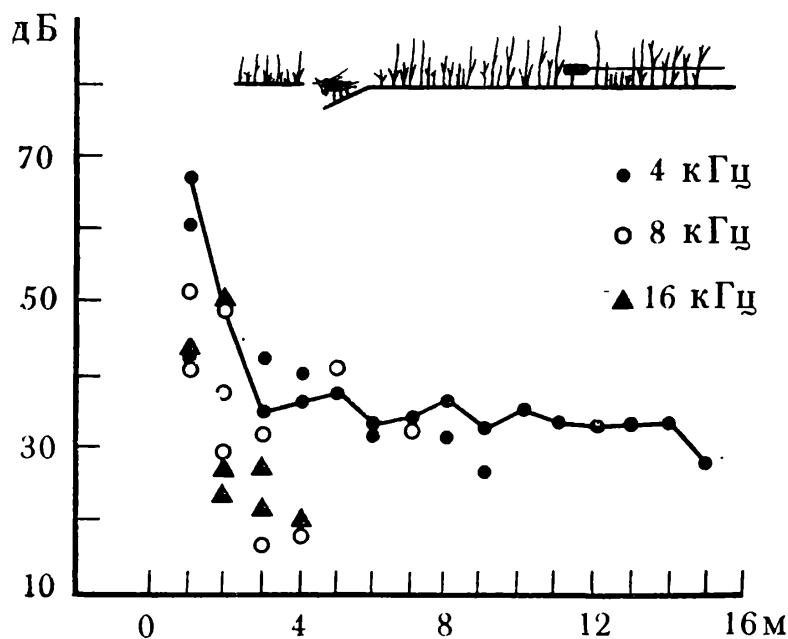


Рис. 67. Динамика изменения интенсивности призывного сигнала сверчков *Gryllus campestris* с изменением расстояния при расположении микрофона на высоте 2 см от почвы (по Попову, Шувалову, 1974). По горизонтали — расстояние от сверчка, м; по вертикали — интенсивность сигнала, дБ

Эксперименты проводили на пяти симпатрических видах: *Tetrigonia cantans*, *Decticus verrucivorus*, *Metrioptera roeseli*, *M. bicolor* и *M. brachyptera*. Чтобы стандартизировать условия эксперимента и снизить до минимума влияние растительности на распространение сигнала, препарат и поющих насекомых помещали на высоте 0,4 м от уровня скошенного газона. В результате измерений было установлено, что максимальная дальность восприятия призывного сигнала у *T. cantans* достигала 27 м, у *D. verrucivorus* — 17 м, а у видов *Metrioptera* — 6—10 м. Если учесть влияние растительности в естественных местообитаниях кузнечиков и провести соответствующие расчеты, используя описанные ранее

данные, то дальность связки у *T. cantans* останется без изменений, у видов *Metrioptera* сократится на 1—2 м, а у *D. verrucivorus* — на 3—4 м. Так как различия в чувствительности тимпанальных органов у этих видов невелики и не превышают 6 дБ, то дальность восприятия сигналов определяется главным образом интенсивностью и частотными характеристиками.

Проведенные нами измерения нельзя считать достаточно точными, но они определенно указывают на существование обратной зависимости между дальностью связи и доминирующими частотами в спектрах сигналов (табл. 12). Существует некоторая зависимость между дальностью восприятия и интенсивностью звука, но она прослеживается не так отчетливо вследствие значительных колебаний в интенсивности, которые возникают при изменении положения насекомого относительно приемника и объясняются неравномерностями в диаграмме излучателя.

Таблица 12

Вид	Доминирующая частота, кГц	Дальность восприятия звукового сигнала, м	Уровень звукового давления, дБ
<i>Tettigonia cantans</i>	8	27	105—115
<i>Decticus verrucivorus</i>	15	17	100—110
<i>Metrioptera roeseli</i>	20	10	100—105
<i>Metrioptera bicolor</i>	24	7	100—105
<i>Metrioptera brachyptera</i>	30	6	110

При сравнительном изучении звуковых сигналов 14 видов из подсемейства *Tettigoniinae* замечено, что у крупных кузнечиков, живущих на сравнительно больших расстояниях друг от друга (*Tettigonia*, *Decticus*), в спектрах сигналов доминируют низкочастотные составляющие (8—15 кГц), а у мелких видов, обладающих высокими показателями плотности популяции (*Metrioptera*, *Platycleis*, *Pholidoptera*), доминирующие частоты смещены в ультразвуковую часть спектра (20—40 кГц) (Дубровин, Жантиев, 1970).

Так как слуховые рецепторы кузнечиков приспособлены преимущественно к восприятию коммуникационных звуковых сигналов, то неудивительно, что аналогичные различия были обнаружены и в их частотных характеристиках: у *Tettigonia* и *Decticus* оптимум чувствительности лежит в области 8—15 кГц, а у *Metrioptera*, *Platycleis* и *Pholidoptera* — 20—40 кГц (Жантиев, Дубровин, 1968). Сопоставление результатов измерения расстояний между кузнечиками в биотопах, определения (электрофизиологическими методами) дальности восприятия призывных сигналов, анализа их спектров и частотных характеристик рецепторов свидетельствуют о том, что все эти параметры закономерно связаны между собой, а их конкретные значения находятся в зависимости от тех расстояний, на которые рассчитана данная система связи.

АКУСТИЧЕСКАЯ ОРИЕНТАЦИЯ

Почти все коммуникационные сигналы, а также звуки некоторых хищников могут вызывать у насекомых определенные двигательные реакции и, следовательно, изменение ориентации их тела по отношению к источнику звука. Для исследования механизмов этого процесса, как правило, используются только те сигналы, которые оказывают воздействие на насекомых с достаточно больших расстояний: призывные звуки самцов, звуки, возникающие в полете, эхолокационные сигналы летучих мышей и др. Целесообразность такого выбора объясняется тем, что при удалении насекомого от источника звука облегчается изучение отдельных этапов акустической ориентации и ослабляется или полностью исключается возможность использования других сенсорных систем.

Анализируя перемещения насекомых по отношению к источнику звука, можно выделить три основные ситуации¹: 1) источник звука и насекомое перемещаются в воздушной среде (самцы и самки комаров, летучие мыши и бабочки); 2) поющие самцы находятся на поверхности земли, а самки (и, частично, самцы) перемещаются в воздухе (цикады, сверчки, медведки); 3) самец и самка находятся на поверхности земли. При этом возможны два варианта: а) самец неподвижен, двигается только самка (кузнечики, сверчки); б) самец и самка движутся навстречу друг другу (саранчовые, листовые кузнечики).

АКУСТИЧЕСКАЯ ОРИЕНТАЦИЯ В ПОЛЕТЕ

Двукрылые. В результате поведенческих опытов еще в прошлом столетии было установлено, что самцы комаров привлекаются звуками, издаваемыми самками в полете, и искусственными звуками соответствующей частоты (Mayer, 1874). Так как ампутация жгутиков антенн или блокирование их подвижности полностью исключало реакцию, было сделано заключение, что восприятие звука у комаров осуществляется при помощи Джонстоновых органов.

Наблюдения за колебаниями антеннальных фибрилл в звуковом поле показали, что их амплитуда достигает максимума в том случае, когда фронт волны параллелен продольным осям фибрилл. Если же фронт волны перпендикулярен фибриллам, они остаются почти неподвижными. На основании этого Майер (Mayer, 1874) высказал предположение, что комар перемещается в зву-

¹ Так как поведение водных насекомых изучено еще недостаточно, мы ограничимся рассмотрением только этих вариантов акустической ориентации.

ковом поле таким образом, чтобы оба его слуховых органа стимулировались в равной степени. В этом случае продольная ось тела насекомого будет совпадать с прямой, соединяющей его с источником звука (если они находятся на одной высоте). Такой способ ориентации, как известно, называется тропотаксисом. Когда подобный механизм действительно имеет место, ампутация одного из двух симметричных органов чувств вызывает у насекомого круговые движения.

Проводя соответствующие опыты, Роф (Roth, 1948) обнаружил, что лишенные одного жгутика самцы не совершают маневренных движений и не теряют способности отыскивать источник звука (ситуация, характерная для телотаксиса). Впоследствии эти данные были подтверждены канадскими исследователями (Wishart, Riordan, 1959; Wishart et al., 1962), установившими, что удаление $2/3$ жгутика антенны снижает число успешно ориентирующихся в звуковом поле самцов только на 8,2%. Исследуя акустическую ориентацию *Aedes aegypti*, эти авторы провели серию экспериментов, позволивших установить ряд важных фактов. В частности, им удалось проследить траекторию движения комаров в процессе локализации. Оказалось, что самец летит к источнику звука по прямой линии с расстояния, не превышающего 25 см. При этом он, по-видимому, двигает антеннами, так как угол между ними варьирует от 46 до 93° (в среднем 60°), в то время как у свободно летящего самца он изменяется в меньших пределах: от 55 до 74° (в среднем 64°).

На ориентацию комара оказывали влияние не только частота и интенсивность звука, но и величина излучателя. При уменьшении его размеров процент успешно ориентирующихся самцов увеличивался, что свидетельствует о зависимости механизма ориентации от формы звуковых волн. Специально поставленные опыты показали, что модуляция звука по частоте (в пределах 500—503 Гц) и интенсивности (64—76 дБ) не влияет на процесс локализации. Следовательно, комары не используют для поиска источника звука эффект Доплера и не ориентируются по градиенту интенсивности.

Чешуекрылые. Предположения о том, что многие бабочки (Noctuidae, Notodontidae, Geometridae, Arctiidae, Stenuchidae) слышат эхолокационные сигналы летучих мышей, высказывались неоднократно, начиная с 1877 г. (White, 1877), но только в 50—60-х годах нашего века эта гипотеза получила четкое экспериментальное подтверждение (Schaller, Timm, 1950; Roeder, Treat, 1960, 1961 a, b; Roeder, 1963). В результате многочисленных экспериментов, проводившихся в природных и лабораторных условиях, было установлено, что бабочки воспринимают сигналы летучих мышей с расстояния, не превышающего 35—40 м. Если хищник находится от бабочки на расстоянии 6—40 м, то насекомое изменяет направление своего полета таким образом, чтобы выйти из зоны действия эхолокатора. Если же расстояние между хищни-

ком и жертвой сокращается до 5—6 м, то насекомое либо падает на землю, либо совершает быстрые хаотические маневры. Целесообразность этих реакций объясняется тем, что летучая мышь воспринимает добычу со сравнительно небольшого расстояния — 3—5 м, но значительно превосходит ее в скорости полета, поэтому в первом случае, обнаружив мышь на большом расстоянии, бабочка стремится улететь, оставаясь незамеченной, а во втором — ее может спасти только неожиданный маневр. Анализ 400 нападений мышей на летящих совок показал, что насекомое оказывается схваченным приблизительно в 60% случаев.

Акустическая ориентация ночных бабочек — наиболее яркий пример отрицательного фонотаксиса у насекомых. В результате его изучения было установлено три важных факта: а) способность летающих насекомых к локализации источника звука в трехмерном пространстве; б) зависимость их реакции от расстояния до источника звука; в) возможность акустической ориентации при высоких скоростях перемещения насекомых.

РЕАКЦИЯ ЛЕТАЮЩИХ НАСЕКОМЫХ НА НАЗЕМНЫЕ ИСТОЧНИКИ ЗВУКА

По этому вопросу в литературе почти нет данных. Те немногочисленные сообщения, которые нам удалось обнаружить, касаются главным образом цикад, но и они не содержат сведений о траектории полета, точности локализации и других количественных оценок. Что же касается прямокрылых (сверчков и медведок), то их способность локализовать звук в полете до недавнего времени вообще не принималась во внимание, и почти все опыты по акустической ориентации проводились только в наземных условиях. Между тем результаты лова на свет сверчков и медведок свидетельствуют о том, что в ночные часы в воздухе перемещаются огромные массы этих насекомых. Наблюдения, проводившиеся Н. Н. Дубровиным и О. С. Корсуновской в Туркмении, позволили зафиксировать прилеты самок *Gryllotalpa unispina* к поющему самцу. Оказалось, что медведки опускаются в 2,5—3 м от отверстия норки и преодолевают оставшееся расстояние, передвигаясь по поверхности почвы.

Аналогичным образом ведут себя представители рода *Scapteriscus*. Американским исследователям дважды удалось наблюдать подлет и проникновение в норку самок этих медведок (Ulagaraj, Walker, 1973). Очень интересные результаты дали опыты по привлечению летающих медведок на воспроизводимые призывные сигналы. На освещенных площадках самцы и самки медведок прилетали к источнику звука с расстояния 100 м. Многие из них попадали в воронки (диаметр — 1,2 м), в центре которых находился динамик, другие приземлялись поблизости (Ulagaraj, Walker, 1973).

Сходные данные были получены нами в Туркмении при испытании акустических ловушек для *G. unispina*. В безветренные вечера медведки подлетали к источнику звука по прямой линии, снижаясь с высоты 1—6 м. Около 16% насекомых попадало прямо в воронку (диаметр — 1 м), 26% приземлялось в радиусе 3 м и 58% — за пределами этой зоны.

Наблюдения за летающими насекомыми не оставляют сомнения в том, что они свободно ориентируются в звуковом поле, т. е. уверенно определяют направление на источник звука из любой точки окружающего пространства. Так, например, некоторые особи, пролетев по инерции над ловушкой 2—3 м, не совершают поисковых маневров, а, круто развернувшись, опускаются прямо в воронку. Другие предварительно «зависали» над ней, а затем снижались почти по вертикали. Эти наблюдения говорят также о том, что точность ориентации летающих медведок, по-видимому, слабо зависит от диаграммы излучателя. В наших опытах она существенно отличалась от естественной, но данное обстоятельство не препятствовало обнаружению источника звука. Коррекция курса у летящей медведки, по-видимому, осуществляется непрерывно действующей системой замкнутого типа. В то же время на земле эти насекомые ведут себя так же, как сверчки, т. е. приближаются к источнику звука по ломаной линии с остановками (см. далее). Следовательно, медведки обладают двумя системами наведения: одна из них (замкнутая) функционирует в полете, а другая (открытая) — в наземных условиях.

Об ориентации в полете сверчков известно очень мало. На Кубе нам приходилось наблюдать прилеты к поющему самцу самок *Anurogryllus* sp. Точность локализации была сравнительно высокой: расстояние между точкой приземления и самцом не превышало 1 м. Другие данные о лете сверчков на источник звука были получены как «побочный результат» в опытах с медведками (Ulagaraj, Walker, 1973). В описанных выше экспериментах в ловушки попадали три вида сверчков: *Gryllus rubens*, *Oecanthus coeruleus* и *Neonemobius cubensis*. Привлечение этих видов не было случайным, так как их сигналы по основным параметрам приближаются к призывным звукам *Scapteriscus acletus*.

Таким образом, можно считать доказанным, что медведки и представители семейств Gryllidae и Oecanthidae могут локализовать наземный источник звука во время полета.

Хотя изучение акустической ориентации летающих сверчковых только начинается, результаты описанных наблюдений дают возможность сделать три следующих вывода: сверчки и медведки могут локализовать источник звука не только в горизонтальной плоскости, но и в трехмерном пространстве; коррекция курса осуществляется при этом замкнутой системой контроля; механизмы, обеспечивающие коррекцию курса, должны быть связаны не только с центрами, управляющими движениями ног, но и с отделами ЦНС, контролирующими полет.

АКУСТИЧЕСКАЯ ОРИЕНТАЦИЯ В НАЗЕМНЫХ УСЛОВИЯХ

В процессе акустической ориентации в наземных условиях насекомые перемещаются преимущественно в горизонтальной плоскости — по поверхности земли, однако это не означает, что некоторые из них не могут локализовать источник звука в трехмерном пространстве. Как известно, самцы многих кузнечиков поют на кустарниках или деревьях, поэтому их самкам приходилось сначала приближаться к этим растениям по поверхности почвы, а затем подниматься на определенную высоту¹ или перемещаться в кронах деревьев. К сожалению, поведение самок на этом этапе изучено недостаточно, и нам придется ограничиться рассмотрением ориентации насекомых в горизонтальной плоскости.

Началом исследований в этой области можно считать работу Регена (Regen, 1913), в которой было впервые доказано, что самок сверчков привлекают именно звуки поющего самца, а не какие-то другие факторы (звук транслировался по телефону). Впоследствии фонотаксис изучали у саранчовых (Haskell, 1957, 1958), кузнечиков (Baier, 1930; Busnel, Dumortier, 1954; Busnel et al., 1956b; Spooner, 1964; Morris, 1972; Morris et al., 1975 a, b; Жантиев, Дубровин, 1977) и сверчков (Zaretsky, 1972; Murphey, Zaretsky, 1972; Шувалов, Попов, 1973 а, б; 1976; Popov et al., 1974; Huber, 1977; Bailey, Thomson, 1977). Найденные при этом закономерности в основном сводятся к следующему. У прямокрылых существуют два типа коммуникационных систем. В одном случае положительный фонотаксис проявляется только у самок, отыскивающих поющих самцов (сверчки, некоторые саранчовые, кузнечики подсемейств *Tettigoniinae*, *Copiphorinae*), в другом — самка издает ответные сигналы и самец двигается ей навстречу. В последнем случае наблюдается несколько вариантов ориентации.

У листовых кузнечиков (*Phaneropterinae*) можно выделить следующие схемы сближения самца и самки: 1) самец проходит весь путь, отделяющий его от самки (оба насекомых стридулируют); 2) самец издает призывные сигналы двух типов. Один из них привлекает самку с большого расстояния. После того как оно сокращается до определенного предела, самка останавливается и начинает отвечать самцу. Самец издает сигнал второго типа и движется к неподвижной самке; 3) самец также издает звуки двух типов, но сначала он, издавая первый сигнал, проходит значительную часть пути к отвечающей самке, а затем останавливается и привлекает ее с помощью сигнала второго типа; 4) самка, отвечая на призывный сигнал самца, проходит большую часть пути и останавливается. Остальное расстояние между ними преодолевает самец.

¹ При этом вспомогательную роль могут играть вибрации, распространяющиеся по ветвям (Busnel et al., 1956b).

Три первые схемы характерны для неоарктических представителей подсемейства (Spooner, 1968 a), а четвертая — для видов рода *Isophya* (Жантiev, Дубровин, 1977). В литературе имеется сообщение о том, что призывные сигналы двух видов *Orchelimum* привлекают не только самок, но и самцов (Morris, 1972). Не исключена возможность, что со временем это явление будет обнаружено и у других кузнечиков.

У саранчовых наблюдаются три основных варианта ориентации: 1) самец, издавая призывный сигнал, двигается к отвечающей самке; 2) самка, отвечая, подходит к поющему самцу на минимальное расстояние и только тогда он приближается к ней; 3) оба насекомых, издавая звуки, движутся навстречу друг другу. Кроме того, известно, что призывные сигналы саранчовых привлекают конспецифических самцов, но в этом случае положительный фонотаксис проявляется только при больших расстояниях между насекомыми (Haskell, 1957).

Процесс акустической ориентации в большинстве случаев включает три фазы: а) восприятие сигнала до начала движения; б) поиск направления на источник звука; в) движение к источнику звука. Первая, скрытая, фаза длится у активных насекомых несколько секунд или минут и обычно сопровождается повышением подвижности антенн и щупиков. Во второй фазе совершаются сканирующие движения: повороты вправо и влево, а также пробные перемещения, приводящие в конечном итоге к определению направления на источник звука.

Как ранее отмечалось, в течение первых двух фаз происходит распознавание видоспецифического сигнала. Если в этот период он заменяется другими звуками, то насекомое не переходит к направленному движению к источнику звука. Во время третьей фазы избирательность реакции снижается, и самка может продолжать движение даже после значительного искажения сигнала (Zaretsky, 1972; Шувалов, Попов, 1973 б).

Максимальное расстояние, с которого самки могут отыскивать поющих самцов, колеблется у разных видов от 0,5 до 30 м. Наибольшая дальность связи наблюдается у кузнечиков. Так, самки *Ephippiger* привлекаются сигналами самцов с расстояния 20 м (Busnel et al., 1956 b), а самки *Isophya* — с 20—30 м (Жантiev, Дубровин, 1977). Сверчки при наземной ориентации реагируют на звуковые сигналы с расстояний, не превышающих 10 м (Regen, 1913). У саранчовых дальность связи минимальна — 0,5—2 м (Haskell, 1958).

Скорость перемещения кузнечиков и сверчков лежит в пределах 2—10 см/с и возрастает при приближении насекомого к источнику звука пропорционально логарифму звукового давления (рис. 68) (Busnel, Dumortier, 1956; Murphey, Zaretsky, 1972; Попов et al., 1974).

Траектория движения довольно сильно варьирует у разных насекомых, но в большинстве случаев она может быть сведена к

одному из трех типов: прямой линии, дуге или ломаной линии. Важно отметить, что по мере приближения к источнику звука характер движения может меняться, поэтому при сравнении фонотаксиса у разных видов необходимо учитывать данные о расстояниях, с которых насекомые привлекались к источнику звука. По нашим наблюдениям, у сверчков (*Acheta domestica*) траектория движения самки представляет собой ломаную линию (рис. 69), т. е. насекомое поочередно отклоняется от курса то вправо, то

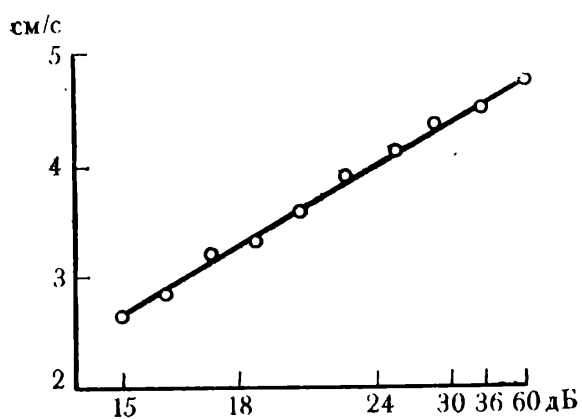


Рис. 68. Зависимость скорости движения (см/с) самки кузнечика *Ephippiger* к самцу от интенсивности призывного сигнала (дБ) (по Busnel et al., 1956b)

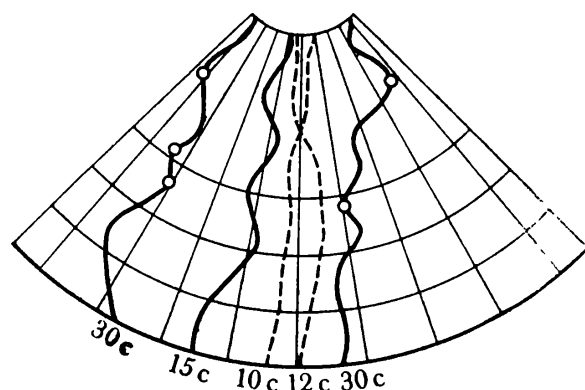


Рис. 69. Траектории движения самок сверчка *Acheta domestica* к поющему в 1 м от полигона самцу (сплошная линия) и в отсутствие призывного сигнала (пунктир). Кружками обозначены места остановок самок во время движения. Цифры внизу — время, затраченное на путь

влево. Угол отклонения колеблется от 10° до 30° ; вблизи источника звука (на расстоянии 20—30 см от поющего самца) движение становится почти прямолинейным. Иногда самка делает кратковременные остановки, но они не связаны с частотой повторения серий, которая у изученных видов составляет 1—3 в секунду.

Если серии разделены в сигнале значительными интервалами, в поведении сверчков прослеживается закономерное чередование трех элементов: движения, остановок и коррекции курса. Так, у *Scapsipedus marginatus*¹ после прихода звука самка в течение 350 ± 200 мс остается на месте, затем делает поворот и пробегает по прямой небольшой отрезок пути. Движение длится 395 ± 200 мс, после чего самка останавливается и ждет следующей серии, повторяющейся у данного вида с интервалом 1,6 с. Специальные измерения показали, что точность пеленгования звука на каждом этапе невелика: коэффициент корреляции между необходимым и реальным углом поворота не превышает 0,3 (Murphey, Zaretsky, 1972; Zaretsky, 1972). Аналогичные данные были получены при

¹ Наблюдения проводили на небольшой площадке (1,2×1,2 м).

изучении сверчков, издающих непрерывные сигналы (*Teleogryllus oceanicus*) (Bailey, Thomson, 1977). Как и в предыдущем случае, самки двигались к источнику звука по ломаной линии, корректируя курс только во время остановок. У обоих видов положение передних ног относительно оси тела во время остановок было случайным и не влияло на точность коррекции.

Самки кузнечиков сем. Tettigoniidae (*Decticus*, *Tettigonia*) и Bradynorhidae (*Ephippiger*) при отсутствии препятствий движутся к поющему самцу почти по прямой линии с относительно больших расстояний (20—30 м). По крайней мере некоторые из них (*Ephippiger*) могут «запоминать» направление на источник звука и двигаться к самцу в течение определенного времени (до 30 с) после прекращения пения (Busnel et al., 1956 b).

Сходным образом ориентируются и самки листовых кузнечиков (Phaneropterinae), но у них иногда наблюдаются и отклонения от прямолинейного движения. Так, в лабораторных условиях на небольшой арене (диаметром 1,05 м) самка *Scudderia texensis* после нескольких круговых движений (I фаза) перемещается почти по прямой линии, а затем отклоняется от курса на угол до 30°, что требует дополнительной коррекции вблизи динамика (Sprooper, 1964). По нашим наблюдениям, в естественных условиях самки *Isophya taurica* и *I. stepposa* двигаются к поющему самцу непрерывно (во всяком случае, не делая регулярных остановок) и почти прямолинейно, но часто с небольшим отклонением от курса в одну сторону. После того как расстояние между кузнечиками сокращается до 2—10 м, самец выходит навстречу самке. Если же самец находится в садке, то самка продолжает прямолинейное движение, а затем в ближней зоне (на расстоянии 1—2 м) делает поворот на 30—60° и выходит к садку.

Сопоставляя результаты исследования фонотаксиса у самок сверчков и кузнечиков, можно отметить следующие различия. У сверчков для коррекции курса необходимы регулярные остановки, траектория движения представляет собой ломаную линию, а относительное положение передних ног не влияет на процесс ориентации. У самок кузнечиков, напротив, коррекция курса осуществляется непрерывно во время движения, траектория близка к прямой линии или дуге, а изменение положения передних ног влияет на характеристики направленности тимпанальных органов (см. далее с. 190). Эти данные позволяют предполагать, что в первом случае ориентация осуществляется открытой, а во втором — замкнутой системой контроля.

Самцы некоторых кузнечиков подсем. Tettigoniinae, проявляющие положительный фонотаксис, по-видимому, ориентируются так же, как их самки, но у листовых кузнечиков (*Isophya*) этот процесс протекает по иной схеме, включающей четыре чередующихся элемента. Обычно кузнечик проходит по прямой небольшой отрезок пути (до 30 см), издает призывный сигнал, останавливается, затем, после ответного сигнала самки, поворачивается

на месте, проходит следующий отрезок и т. д. Наиболее интересным этапом ориентации является коррекция курса, которая начинается после сигнала самки и совершается по памяти. Угол поворота часто превышает азимут, поэтому траектория представляет собой ломаную линию.

Самки саранчовых двигаются к источнику звука по прямой, отклоняясь от курса только для обхода препятствий. Остановки нерегулярны и обычно сопровождаются издаванием ответных сигналов (Haskell, 1958).

Для понимания механизмов акустической ориентации насекомых чрезвычайно важно располагать данными об их поведении после отключения одного из слуховых органов. Опыты такого рода проводились на представителях всех рассмотренных выше групп прямокрылых, однако при интерпретации их результатов необходимо проявлять определенную осторожность, так как не во всех случаях можно быть уверенным в соблюдении экспериментатором двух важных условий: действительно полного отключения тимпанального органа и исключения возможности восприятия звука другими рецепторами. Специально поставленные опыты свидетельствуют о том, что несоблюдение этих правил может привести к существенным ошибкам. Так, например, при недостаточно тщательном блокировании даже части одной из тимпанальных мембран у самок *I. taurica* сохранялась достаточная чувствительность рецепторов, позволявшая уверенно локализовать источник звука. Во избежание таких последствий в конце опытов целесообразно проводить электрофизиологический контроль состояния оперированного тимпанального органа. Что же касается «нетимпанального» восприятия звука, то оно было доказано у сверчков и саранчовых в упомянутых ранее экспериментах (Haskell, 1958; Jones, Dambach, 1973). Учитывая эти обстоятельства, при решении вопроса о моноауральной локализации мы будем опираться преимущественно на работы, выполненные в последние годы.

В процессе изучения фонотаксиса у сверчков *Scapsipedus marginatus* и *Teleogryllus oceanicus* у некоторых самок разрушали один из тимпанальных органов. Оперированные насекомые продолжали реагировать на звук, но утрачивали способность к направленному движению (рис. 70). Все они совершали круговые движения, причем всегда поворачивались в сторону неповрежденного органа (Murphey, Zaretsky, 1972; Bailey, Thomson, 1977).

Аналогичные результаты получены нами в опытах с кузнечиками *Isophya taurica*. Во избежание побочных эффектов, вызванных операцией, мы не повреждали рецепторов, а только блокировали подвижность тимпанальных мембран пластилином. После его удаления самки вновь обретали способность двигаться к источнику звука (Жантiev, 1975). В нескольких экспериментах использовали самок, утративших одну из передних голеней в нимфальной стадии. Они возбуждались сигналами самцов, изда-

вали ответные звуки, но двигались только по кругу, не приближаясь к источнику звука.

У саранчовых (*Chorthippus parallelus*) отключение одного тимпанального органа, несомненно, нарушало нормальную ориентацию: самки двигались «неуверенно», часто останавливаясь и

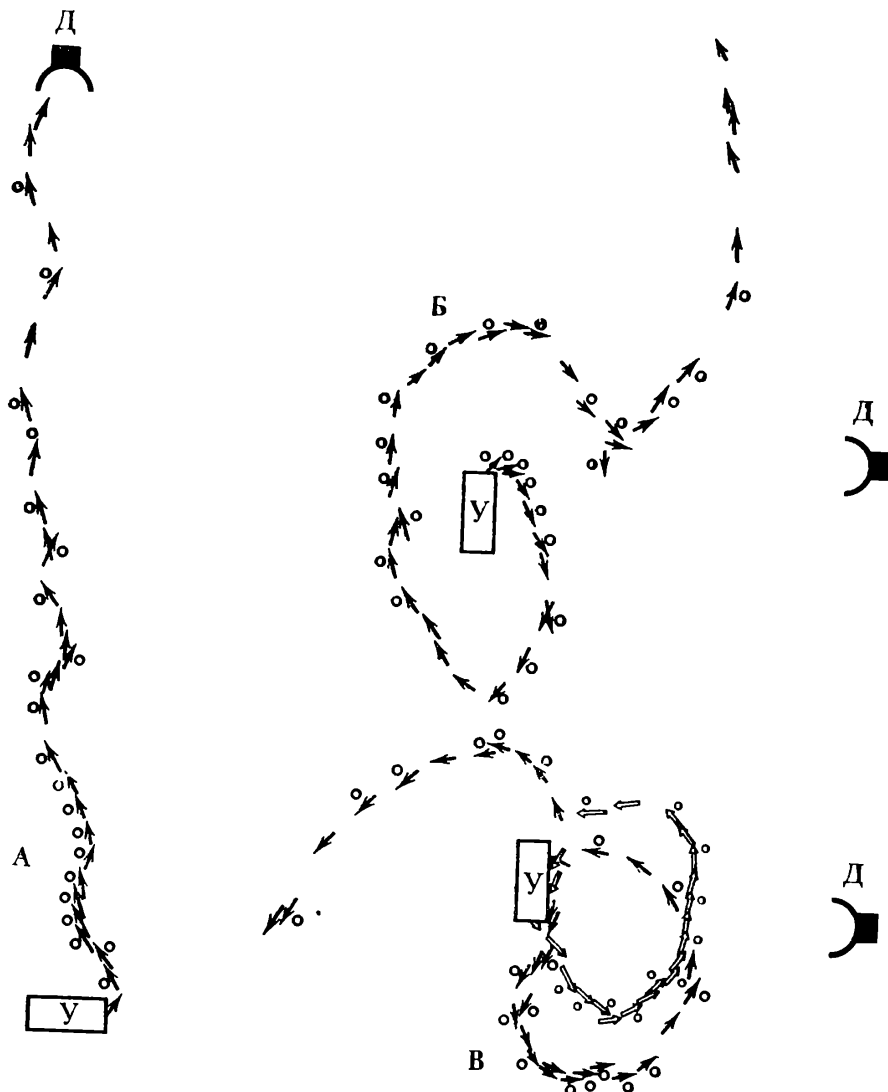


Рис. 70. Траектория движения самки сверчка *Scapsipidus marginatus* к источнику звука (по Murphey, Zaretsky, 1972):

А — в норме; Б — после разрушения левого тимпанального органа; В — после разрушения правого тимпанального органа (2 прохода): Д — динамик; У — укрытие

делая повороты в сторону неповрежденного органа (особенно вблизи источника звука), но не описывали кругов и в конечном итоге все же приходили к поющему самцу (Haskell, 1958). Аналогичные явления наблюдались в ранних опытах на сверчках *Gryllus campestris* (Regen, 1926).

Таким образом, отключение одного из слуховых органов всегда оказывает значительное влияние на поведение насекомых, но в одних случаях операция полностью нарушает процесс ориентации, а в других — только частично. По-видимому, в норме у всех

этих насекомых происходит сравнение информации, поступающей от парных органов, т. е. мы имеем дело с тропотаксисом, но в механизмах, обеспечивающих акустическую ориентацию разных насекомых, существуют некоторые различия.

Глава 12

ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ СЛУХ

ФУНКЦИИ СЛУХОВЫХ ОРГАНОВ

Слуховые органы представляют собой первое и чрезвычайно важное звено в механизме, обеспечивающем акустическую ориентацию насекомого. Их физические и физиологические свойства в значительной степени определяют дальность акустической связи, точность пеленгования источника звука и помехоустойчивость слуховой системы в целом. При изучении пространственного слуха у насекомых наибольшее внимание исследователей привлекает направленность чувствительности¹ слуховых органов. Эти характеристики находятся в определенной зависимости от физических особенностей слуховых органов, поэтому, изучив их направленность, можно сделать некоторые выводы об их акустических свойствах.

В 1940 г. Памфри (Pumphrey, 1940) предложил гипотезу, согласно которой все слуховые органы насекомых реагируют не на звуковое давление (как у позвоночных животных), а на смещение или скорость. Тогда же было высказано предположение, что тимпанальные органы являются приемниками градиента давления (Autrum, 1940). Основанием для такого предположения послужили анатомические данные, свидетельствовавшие о том, что во всех тимпанальных органах, благодаря наличию трахейных мешков, звук может воздействовать как на наружную, так и на внутреннюю часть тимпанальной мембраны. Сила, действующая на приемник градиента давления в звуковом поле, зависит от угла, под которым звук падает на мембрану. Если звук беспрепятственно достигает обеих поверхностей мембраны, то приемник имеет двустороннюю диаграмму направленности (в форме 8), причем ее форма не зависит от частоты звука (при длинах волны, не сравнимых с величиной приемника). Так как приемники такого типа обладают хорошо выраженной направленностью, существует теоретическая возможность монауральной локализации источника звука.

При проверке гипотезы Памфри вначале были получены положительные результаты. Так, электрофизиологические эксперимен-

¹ Для краткости мы будем в дальнейшем вместо выражения «направленная чувствительность» употреблять принятый в технике термин «направленность».

ты показали, что изолированный тимпанальный орган саранчи обладает двусторонней направленностью (см. рис. 75, А) и, следовательно, его можно рассматривать как приемник градиента давления. Такие же результаты были получены при изучении слуховых органов кузнечиков (Autrum, 1940). Правда, в этом случае изменение чувствительности рецепторов было незначительным, но ее уменьшение при фронтальной стимуляции препарата позволяло думать, что и эти слуховые органы реагируют на градиент давления. В дальнейшем, однако, стали накапливаться данные, противоречащие гипотезе Памфри или ставящие под сомнение ее универсальность. Основные исследования в этой области проводились в течение последних 15 лет. Их результаты показали, что механизмы, обеспечивающие направленность слуховых органов, существенно различаются у представителей разных групп насекомых.

Tettigoniidae

Первая попытка изучения направленности чувствительности тимпанальных органов кузнечиков была предпринята в 1940 г. (Autrum, 1940). Опыты проводили на изолированных передних ногах *Tettigonia viridissima* с применением Гальтонова свистка (частота 25 кГц). В целом полученные диаграммы приближались к круговым, но некоторое повышение чувствительности в секторах, включавших тимпанальные щели, и ее снижение в промежуточной зоне, по мнению автора, свидетельствовало в пользу изложенной выше гипотезы.

Для правильного понимания механизма работы тимпанальных органов необходимо было изучить зависимость характеристик их направленности от частоты звука. С этой целью мы провели серию экспериментов на близком виде кузнечиков — *Tettigonia cantans* (Жантиев, 1970; Жантиев, Дубровин, 1973). Суммарные ответы рецепторов регистрировали по методу Аутрума (Autrum, 1941), т. е. электроды вводили в лапку и бедро изолированной передней ноги, что устраняло влияние на характеристики направленности слуховых органов тела насекомого и участка трахеи, заключенного в переднегрудь. За направление 0—180° принимали линию, параллельную тимпанальным мембранам и совпадающую (в условиях опыта) с продольной осью бедра. Плоскость отверстия перерезанной трахеи была в этом случае перпендикулярна тимпанальным мембранам и совпадала с направлением 90—270°. Интенсивность суммарной реакции рецепторов измеряли по показаниям вольтметра.

При изменении частоты звука от 5 до 30 кГц были получены диаграммы направленности трех основных типов (рис. 71). В области 5 кГц диаграммы имеют форму, показанную на рис. 71, а. Повышение частоты стимула до 10—15 кГц приводит к общему усилению реакций, но сравнение ответов, полученных при враще-

нии препаратов, показало, что чувствительность тимпанального органа по оси $90-270^\circ$ увеличивается в большей степени, чем по оси $0-180^\circ$ (рис. 71, б). При повышении частоты звука до 20 кГц эта тенденция усиливается, и диаграмма направленности приобретает форму эллипса, длинная ось которого совпадает с осью $90-270^\circ$ (рис. 71, в). Таким образом, в диапазоне частот от 10

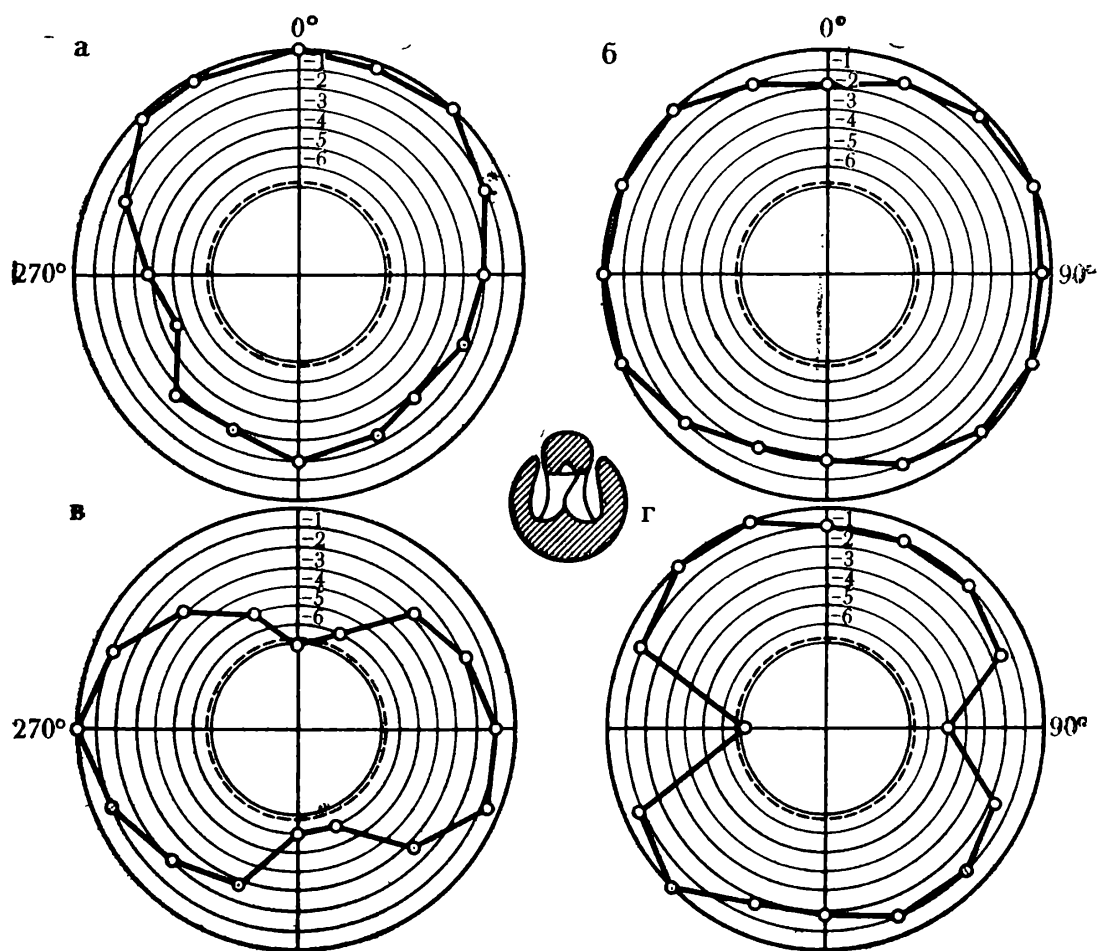


Рис. 71. Диаграммы направленности тимпанальных органов кузнечика *Tettigonia cantans* (по Жантиеву, Дубровину, 1973): а — на частоте 5 кГц; б — 10—15 кГц; в — 20 кГц; г — 25—30 кГц. По радиусам — амплитуда ответов относительно максимума, дБ. Пунктиром показан уровень спонтанной активности тимпанального органа

до 20 кГц максимальная реакция рецепторов наблюдается в том случае, когда направление падающего звука совпадает с перпендикуляром к плоскости тимпанальных мембран. Повышение частоты звука за пределы 20 кГц приводит к резкому изменению направленности тимпанальных органов. На месте максимумов образуются минимумы, и диаграммы в целом приобретают форму 8.

Сравнение полученных диаграмм направленности свидетельствует о том, что форма их закономерно изменяется при изменении частоты звука. На низких частотах (5—8 кГц) тимпанальные органы ведут себя как приемники давления, а на высоких, — по-

видимому, реагируют преимущественно на градиент звукового давления. К объяснению этих данных мы вернемся несколько позже (с. 191).

Изучая влияние тимпанальной трахеи на функции тимпанальных органов *Acripeza reticulata*, Нокке (Nocke, 1974; 1975) исследовал также направленность этих органов, используя для оценки их чувствительности пороговые характеристики. Полученная им диаграмма имела форму кардиоиды и не зависела от положения ног относительно тела. Это позволило сделать вывод о том, что направленность слуховых органов определяется только передними грудными дыхальцами. В данных опытах не удалось обнаружить определенной зависимости характеристики направленности от частоты звука, но было показано, что величина максимальных интерауральных различий существенно изменяется при изменении частоты звука (на 15 дБ) и достигает максимума на оптимальной частоте (8 кГц). В конфигурации двух представленных диаграмм, полученных при 8 и 20 кГц, также можно отметить некоторые различия, однако неизвестно, насколько они закономерны.

Закрывание ипсилатерального дыхальца помимо обычного снижения чувствительности приводило к значительному изменению диаграммы направленности. Судя по рисунку, она приобретала форму неправильной 8, причем пороги на ипсилатеральной стороне повышались в большей степени, чем на контралатеральной. После закрывания обоих дыхалец направленность диаграмм исчезала. По мнению Нокке, это указывает на акустическую связь между тимпанальными трахеями, хотя тут же отмечается, что она не проявляется в норме при закрывании только контралатерального дыхальца.

Как ранее отмечалось (с. 47), у *Tettigonia* тимпанальная трахея оказывает не такое или не столь значительное влияние на чувствительность и частотные характеристики слуховых органов, как у *Acripeza*. Аналогичное несоответствие было обнаружено и при сравнении направленности их тимпанальных органов.

Прежде всего необходимо отметить, что основные выводы Нокке не соответствуют описанным выше результатам исследования слуховых рецепторов в изолированных передних ногах. Если бы форма диаграммы направленности определялась только положением отверстия трахеи, то в нашем случае диаграмма имела бы форму кардиоиды с максимумом на 180° и минимумом в области 0° . Ни в одном из проведенных нами экспериментов таких диаграмм получить не удалось, а в области оптимальных частот (12—15 кГц) диаграммы всегда имели форму эллипса (рис. 71). Правда, в наших опытах о чувствительности рецепторов судили не по порогам реакции, а по интенсивности суммарного ответа, но эти различия вряд ли имеют значение, так как при изучении слуховых органов *in situ* мы измеряли пороги реакции и также получили иные результаты (Чуканов, Жантiev, 1978).

В своих экспериментах мы закрепляли кузнечиков в естественном положении на вращающемся диске, выводили через отверстие в бедре тимпанальный нерв, снимали характеристики направленности слухового органа (частота 12 кГц), а затем производили одну из трех операций: изменяли положение ноги, отделяли осторожно тело, не меняя положения передней ноги, либо замазывали пластилином одно из передних грудных дыхалец, после чего повторяли измерения. В итоге проведенных экспериментов установлено следующее:

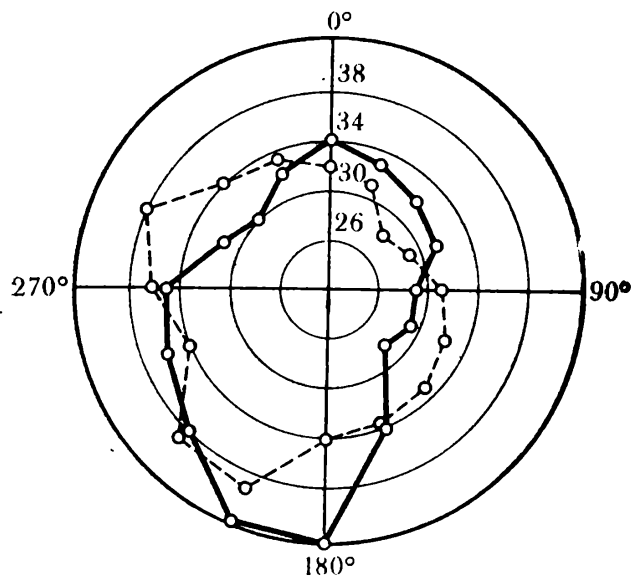


Рис. 72. Влияние положения передней ноги на диаграмму направленности тимпанального органа кузнечика *Tettigonia cantans* (по Чуканову, Жантиеву, 1978): сплошная линия — передние ноги под углом 45° к продольной оси тела; пунктир — передняя нога под углом 135° к продольной оси тела. По радиусам — пороги реакции, дБ

1. При нормальном положении передних ног (бедро составляет с продольной осью тела угол 45°) диаграмма направленности тимпанального органа имеет форму эллипса, длинная ось которого приближается к направлению $45-225^\circ$ (рис. 72). То есть минимальные пороги реакции наблюдаются при углах 135 и 315° , или, иначе говоря, в тех случаях, когда звук падает на тимпанальные мембраны под прямым углом; 2. После удаления тела (при неизменном положении ноги) происходит общее снижение чувствительности препарата, но форма диаграмм, как правило, существенно не меняется, хотя отверстие трахеи в этом случае разворачивается почти на 135° . Если же в конфигурации диаграмм появляются изменения, то они никогда не приводят к образованию кардиоиды с минимумом в области 45° ;

3. Изменение положения передней ноги относительно тела оказывает существенное влияние на характеристики направленности тимпанального органа. В наших опытах переднюю ногу разворачивали из положения 45° на 90° назад. Это приводило к изменению формы диаграммы, показанному на рис. 72. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что максимальная чувствительность рецепторов наблюдается в тех случаях, когда звук падает под углом 90° на переднюю тимпанальную мембрану. При этом задняя мембрана после отведения ноги, по-видимому, экранируется телом насекомого; 4. Замазывание вазелином контралатерального дыхальца практически не влияет на направленную чувствительность тимпанальных органов. После закрывания ипсилатерального дыхальца наблюдается общее снижение чувствительности препарата, но, если измерения проводятся достаточно

быстро, общая форма диаграммы направленности не претерпевает существенных изменений. Спустя некоторое время на работе рецепторов, по-видимому, начинает сказываться недостаток кислорода: происходит дополнительное повышение порогов реакции, и диаграмма направленности утрачивает первоначальную форму.

Результаты всех этих экспериментов позволяют сделать два основных вывода: у изученного нами объекта направленность чувствительности слухового органа определяется не тимпанальной трахеей и передним грудным дыхальцем, а тимпанальными мембранами; характеристики направленности слуховых органов зависят от положения передних ног относительно тела и изменяются при движении насекомого. Таким образом, мы вынуждены признать, что между слуховыми системами изученного нами вида и *Acripeza reticulata* (Nocke, 1975) существуют принципиальные различия не только в частотных характеристиках (с. 48), но и в механизмах, определяющих их направленную чувствительность.

Эти выводы подтверждаются и недавно опубликованными результатами измерений колебаний тимпанальных мембран у трех видов кузнечиков (*Tettigonia cantans*, *T. viridissima* и *Ruspolia differens*) с помощью методов лазерной виброметрии (Michelsen, Larsen, 1978; Seymour et al., 1978¹). Как ранее отмечалось, эти эксперименты показали, что тимпанальная трахея играет у кузнечиков роль рупора, а не резонатора, благодаря чему звуковое давление внутри тимпанального органа увеличивается с ростом частоты. На всех частотах тимпанальные органы вели себя как приемники градиента давления, но при закрывании ипсилатерального дыхальца они реагировали (по крайней мере на низких частотах) только на давление. Последнее обстоятельство позволяет объяснить наблюдавшееся нами «округление» диаграмм направленности тимпанальных органов на низких частотах в изолированных ногах (с. 187). Отделяя ногу от тела, мы тем самым укорачивали трахею и уменьшали величину ее отверстия, что приводило к ограничению доступа в нее звука на низких частотах. При таких условиях, эквивалентных частичной блокировке дыхальца, тимпанальный орган, по-видимому, в большей степени реагировал на звуковое давление, чем на его градиент.

Gryllidae

Для снятия диаграмм направленности слуховых органов этих насекомых мы использовали двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. (Жантеев и др., 1975 б). В первой серии экспериментов изолированную переднюю ногу укрепляли двумя тонкими иглами в центре круглой пластинки (диаметр 50 мм), затем извлекали через небольшой надрез в бедре тимпанальный нерв, под-

¹ В этой работе подробно рассматриваются противоречия между новейшими данными и результатами, полученными Нокке (Nocke, 1975).

водили под него тонкий крючковидный электрод и покрывали нерв вазелином. Индифферентный электрод вводили в лапку. Во второй серии опытов производили аналогичную операцию, не отделяя передней ноги от тела насекомого, но после снятия характеристики направленности слухового органа удаляли контралатеральную переднюю ногу и повторяли измерения. Рецепторы раздражали тональными звуковыми посылками частотой 5 и 16 кГц. Для регистрации суммарной активности тимпанальных органов

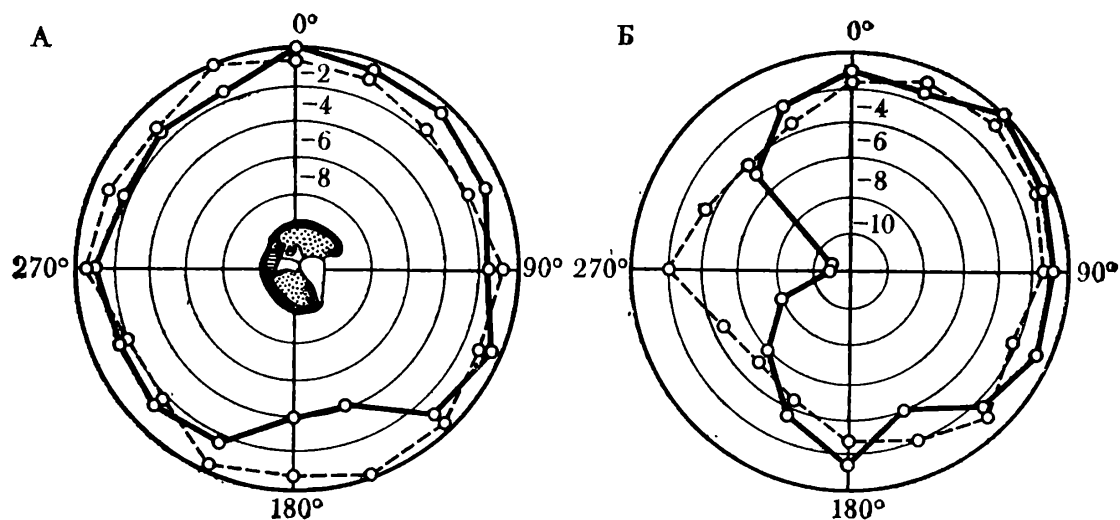


Рис. 73. Диаграммы направленности тимпанального органа сверчка *Gryllus bimaculatus* (по Жантиеву и др., 1975б):
 А — в изолированной ноге на частоте 5 кГц (сплошная линия) и 16 кГц (пунктир). Интенсивность звука — 74 и 88 дБ; Б — нативный препарат — до (сплошная линия) и после (пунктир) удаления контралатеральной передней ноги. Частота звука — 5 кГц, интенсивность — 84 дБ. По радиусам — амплитуда ответов относительно максимума, дБ

использовали амплитудно-детекторное устройство (Жантиев и др., 1975б).

Полученные результаты свидетельствуют прежде всего о том, что слуховые рецепторы сверчков в изолированных ногах обладают слабой направленностью на частотах 5 и 16 кГц (рис. 73). Анализ соответствующих диаграмм позволяет предполагать, что они не являются простыми приемниками градиента давления, а, подобно гомологичным органам кузнечиков, представляют собой сложные приемники (Жантиев, Дубровин, 1973).

Вторая серия экспериментов показала, что направленность тимпанальных органов существенно усиливается, если передние ноги не отделяют от тела насекомого. В этом случае диаграммы имеют форму кардиоиды (5 кГц) или эллипса (16 кГц), а различия в порогах реакции достигают 10—20 дБ.

Столь существенные изменения характеристик направленности слуховых органов можно было бы объяснить экранирующим влиянием тела. Однако если при 16 кГц (когда длина волны сравнима с размерами насекомого) такое предположение имеет

какую-то основу, то при понижении частоты до 5 кГц возникновение вблизи тела неравномерностей звукового поля, достигающих 10 дБ, представлялось маловероятным¹.

Пытаясь разобраться в причинах обнаруженного явления, мы провели серию опытов с ампутацией контралатеральной передней ноги. Их результаты показали, что перерезка контралатерального тимпанального нерва и удаление контралатеральной ноги не влияют на ответы тимпанального органа, но последующее закрывание отверстия ножной трахеи вызывает резкое повышение чувствительности ипсилатерального органа при стимуляции его с контралатеральной стороны, отчего диаграмма утрачивает свою направленность (см. рис. 73). Эти данные свидетельствуют о том, что на формирование диаграмм направленности тимпанального органа в диапазоне низких частот первостепенное влияние оказывает не само тело насекомого, а трахея, по которой звук, проходящий с контралатеральной стороны, достигает тимпанального органа. Так как блокирование этой трахеи приводит к возрастанию чувствительности рецепторов, можно предположить, что звуковые колебания, приходящие с контралатеральной стороны, снижают амплитуду колебаний тимпанальной мембраны. В целом данная акустическая система может быть представлена в виде суживающейся к концам трубки (волновода) (рис. 74), снабженной двумя отверстиями с тонкими мембранами. Наличие акустического взаимодействия между симметричными отделами этой системы приводит к значительному обострению диаграмм направленности тимпанальных органов. Наиболее вероятная причина такого обострения состоит в том, что звуковые волны, приходящие к тимпанальной мембране с контралатеральной стороны по трахее и идущие непосредственно от источника звука, проходят разное расстояние. В результате этого на мембране между ними возникают фазовые сдвиги, величина которых зависит от положения насекомого в звуковом поле.

Полученные нами данные были вскоре проверены и подтверждены при изучении двух других видов сверчков (Hill, Boyan, 1976). Однако попытку исследовать детали этого явления (Hill, Boyan, 1977) нельзя считать вполне удачной, так как для выяснения акустических свойств тимпанальных органов и связанных с ними трахей исследовали не столько реакции слуховых рецепторов, сколько каких-то восходящих интернейронов (суммарная регистрация от коннективов). Ответы же последних формируются под влиянием нескольких факторов и, в частности, нервных контралатеральных влияний (см. следующий раздел).

Более интересные в этом отношении результаты получены с помощью метода лазерной виброметрии (Larsen, Michelsen, 1978). Исследование колебаний задней тимпанальной мембраны

¹ Проведенные впоследствии измерения показали, что в первом случае неравномерности составляют ± 4 дБ, а во втором ± 1 дБ (Kleindienst, 1978).

показало, что звуковые волны (1—22 кГц), приходящие с контралатеральной стороны, проникают в трахею не только через тимпанальную мембрану, но и через дыхальце. В первом случае внутреннее звуковое давление составляет 10—20%, во втором — 35% от наружного. Возникающие в результате этого неравномерности

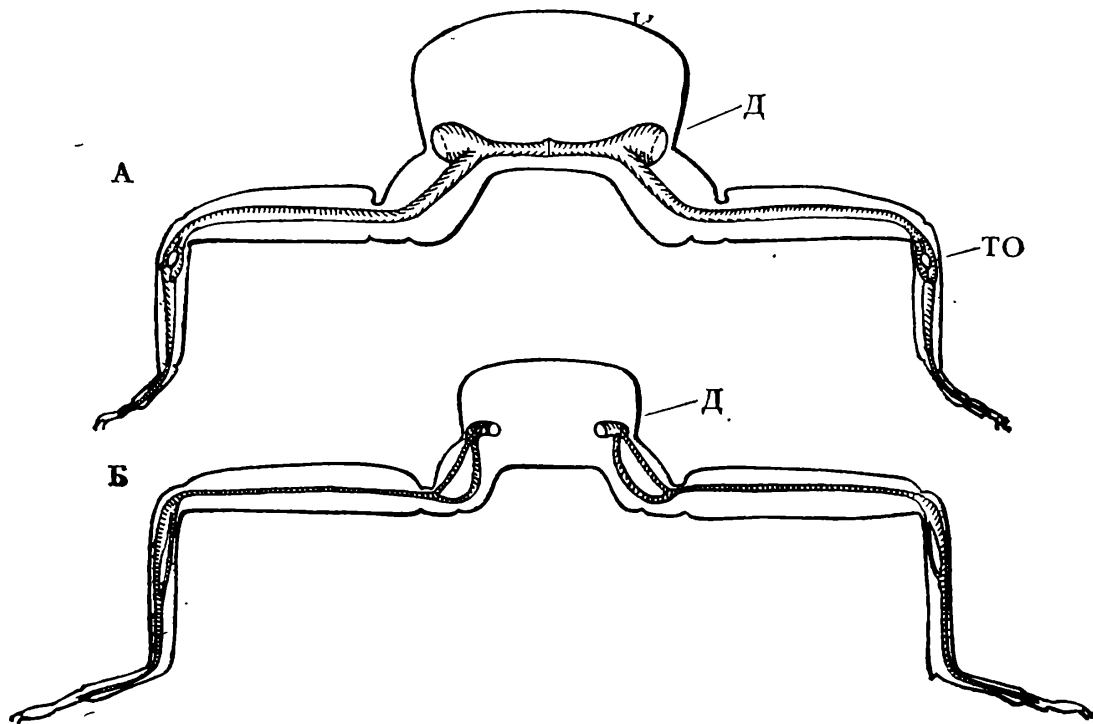


Рис. 74. Схема расположения трахей в передних ногах и грудном сегменте сверчков (поперечный срез, вид спереди): А — *Gryllus bimaculatus*; Б — *Gryllomorpha dalmatina*: Д — дыхальце; ТО — тимпанальный орган

в диаграммах направленности тимпанальных органов теоретически должны быть меньше, чем наблюдающиеся в электрофизиологических опытах. Однако, согласно нашим представлениям, данное противоречие объясняется тем, что степень раздражения рецепторов определяется не столько колебаниями тимпанальной, сколько трахеальной мембраны, к которой они прикрепляются.

Acrididae

Саранчовые послужили первым объектом для проверки изложенной выше гипотезы Памфри (Pumphrey, 1940). При регистрации суммарных реакций изолированного тимпанального органа саранчи во время вращения препарата в звуковом поле были получены диаграммы, принципиально сходные с характеристикой диполя (рис. 75, А). То есть ответы рецепторов достигали максимума в тех случаях, когда звук падал под прямым углом на наружную или внутреннюю поверхность мембраны, и снижались до 0, если фронт волны был перпендикулярен мембране. При аналогичных исследованиях тимпанальных органов саранчи *in situ*.

(Autrum et al., 1961) были получены иные характеристики (рис. 75, Б), указывающие на то, что тело насекомого существенно влияет на работу рецепторов. Но и в этом случае на диаграммах заметно повышение чувствительности слухового органа при его стимуляции под углами 90 и 270°.

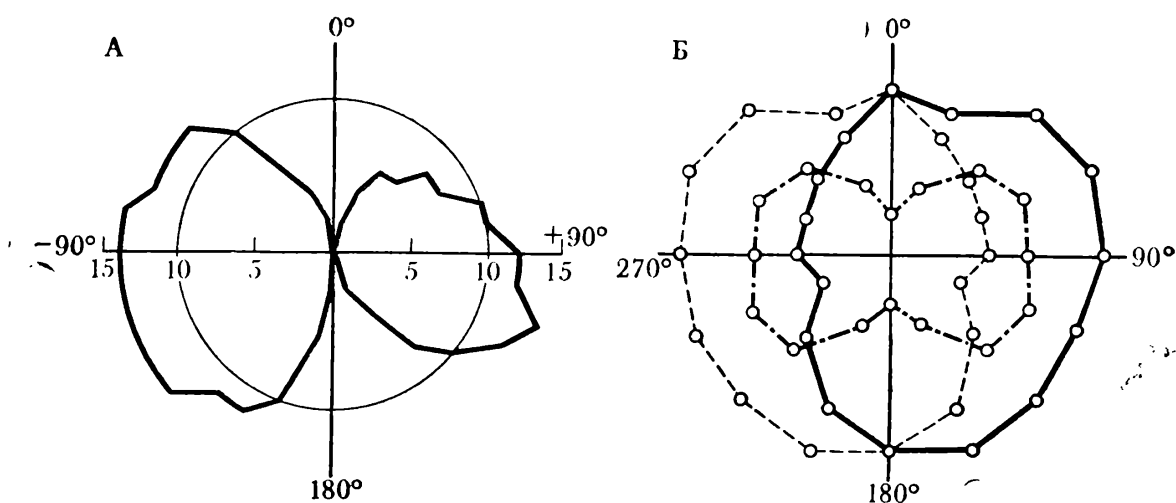


Рис. 75. А — диаграмма направленности изолированного тимпанального органа саранчи (по Rumphrey, 1940); Б — диаграммы направленности правого (сплошная линия) и левого (пунктир) тимпанальных органов саранчи и диаграмма разности реакций этих органов (штрих-пунктирная линия) (по Autrum, et al., 1961)

Одновременная регистрация ответов от двух тимпанальных органов при вращении насекомого в звуковом поле позволила построить диаграмму разности суммарных потенциалов правых и левых рецепторов (см. рис. 75, Б). Ее анализ показывает, что в тех случаях, когда источник звука находится перед насекомым, малейшие повороты его тела вызывают резкое изменение разности потенциалов. Если же звук падает на саранчу сбоку, при вращении насекомого разность потенциалов меняется в незначительных пределах. На основании этих данных было сделано предположение, что самка саранчи стремится ориентировать свое тело в звуковом поле таким образом, чтобы разность между раздражением ее слуховых органов была минимальной. В этом случае продольная ось тела насекомого совпадает с направлением на источник звука, и саранча сможет двигаться прямо к нему.

Исследования зависимости направленности тимпанальных органов от частоты звука дали противоречивые результаты. В некоторых экспериментах асимметрия диаграмм направленности увеличивалась при повышении частоты (Katsuki, Suga, 1960), в других — такая закономерность не наблюдалась (Autrum et al., 1961). Специальное изучение этого вопроса показало, что тело насекомого оказывает заметное влияние на прохождение звуковых волн. Замещая один из тимпанальных органов небольшим микрофоном, Михельсен (Michelsen, 1971c) установил, что тело ослабляет звук, приходящий с противоположной стороны, только на

6 дБ, если его частота не превышает 3 кГц. С ростом частоты экранирующее влияние тела возрастает и достигает 30 дБ в диапазоне 10—20 кГц¹. Эти данные позволили сделать заключение, что на высоких частотах (10—20 кГц) тимпанальный орган работает как приемник давления, а на низких — (ниже 8 кГц) реагирует и на градиент давления. В первом случае его направленность целиком определяется телом, а во втором — он обладает собственной направленностью (Miller, 1977). Ткани тела на низких частотах, по-видимому, играют роль акустического сопротивления, которое создает фазовый сдвиг между звуковыми колебаниями, воздействующими на внутреннюю и внешнюю стороны мембраны (Miller, 1977). Поэтому можно предположить, что направленность тимпанальных органов определяется таким же механизмом, как и у сверчков.

Результаты исследования суммарных реакций тимпанального органа в последнее время были дополнены характеристиками направленной чувствительности рецепторных элементов (Römer, 1976). Эти эксперименты показали, что все сенсиллы обладают направленностью только в узком диапазоне интенсивностей, превышающих пороги реакции на 10—20 дБ. В целом полученные диаграммы имеют много общего с суммарными характеристиками направленности тимпанальных органов. При сравнении диаграмм низко- и высокочастотных элементов было замечено, что у первых максимумы чувствительности лежат на оси 90—270°, а у вторых — смещены на ось 120—300°, т. е. на высоких частотах максимальная стимуляция рецепторов наблюдается при перпендикулярном падении звука на мембрану, а на низких — под углом 30°. Причину этих различий выявить не удалось, но было показано, что на формирование диаграммы в области высоких частот некоторое влияние оказывает кутикулярная складка, прикрывающая тимпанальную мембрану.

При вращении источника звука вокруг насекомого закономерно изменяется не только частота импульсации рецепторов, но и величина латентного периода реакции (при 67 дБ в среднем от 9,1 до 14,3 мс), поэтому есть основания предполагать, что для кодирования информации о положении источника звука в пространстве могут использоваться оба эти параметра (Mögchen et al., 1978).

Cicadidae

В процессе изучения слуховой системы австралийской цикады *Cystosoma saundersii* установлено, что тимпанальные органы самок в области оптимальной частоты (800 Гц) обладают хорошо выраженной направленностью — неравномерность их диаграмм

¹ По другим данным (Miller, 1977) при 15 кГц неравномерности в диаграммах направленности не превышают 12 дБ.

достигала 15 дБ. У самцов же этого вида чувствительность тимпанальных органов практически не зависит от направления прихода звука (Young, Hill, 1977). Так как между тимпанальными органами у цикад имеется акустический контакт, для объяснения асимметрии их диаграмм направленности в области низких частот может быть использован механизм обострения, описанный ранее для сверчков.

Noctuidae

Для снятия характеристик направленности тимпанальных органов чешуекрылых (Noctuidae) использовали короткие щелчки (Roeder, Treat, 1961 a). На рис. 76 представлены диаграммы, полученные при изучении трех видов совков. Как мы видим, пороги реакции снижаются при стимуляции рецепторов под углом 90° и значительно возрастают при переносе источника звука на противоположную сторону тела. Учитывая частотные характеристики тимпанальных органов, можно предполагать, что их направленность возникает в результате экранирующего влияния тела бабочки.

Ранее уже отмечалось, что ночные бабочки слышат эхолокационные сигналы летучих мышей и, благодаря этому, спасаются от их преследования. На рис. 77 представлены осциллограммы, отражающие реакцию двух тимпанальных органов совки на ультразвуки, излучаемые летучими мышами в природной обстановке (Roeder, Treat, 1961 b). На осциллограмме видны четыре разряда импульсов, вызванных четырьмя сигналами приближающейся летучей мыши. На первый сигнал отвечает только тот слуховой орган, который обращен в сторону источника звука. На следующий — реагируют оба органа, но во втором из них ответ запаздывает и разряд содержит меньшее число импульсов. При третьем сигнале различия между ответами сглаживаются, а при четвертом (когда мышь находится вблизи препарата) они делаются неразличимыми. Таким образом, информация о перемещении в пространстве летучей мыши кодируется в тимпанальных органах бабочки как числом импульсов (в каждом разряде), так и распределением их во времени.

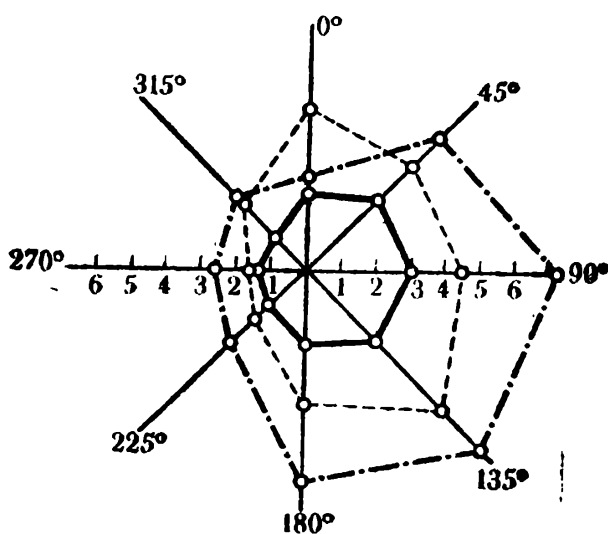


Рис. 76. Диаграммы направленности тимпанальных органов трех видов бабочек — *Acronycta*, *Graphiphora*, *Lucania* (по Roeder, Treat, 1961a). По радиусам — минимальные расстояния, с которых звуковой сигнал (щелчок) вызывает реакцию слухового органа, м

Исследование направленности слуховых органов бабочек в трех измерениях показало, что форма пространственных диаграмм зависит от положения крыльев (Raune et al., 1966). Если же крылья подняты или находятся в горизонтальной плоскости (слуховые органы открыты), наблюдается только латеральная асимметрия диаграмм. При опускании крыльев (слуховые органы прикрыты) она сменяется дорсовентральной асимметрией, т. е. звук,



Рис. 77. Ответы двух тимпанальных органов бабочки *Feltia subgothica* на звуки приближающейся летучей мыши. Отметка времени — 0,1 с (по Roeder, Treat, 1961b)

приходящий снизу, вызывает более сильную реакцию, чем равный по интенсивности сигнал, поступающий сверху.

В связи с этим локализация источника звука (летучей мыши) представляется следующим образом (Raune et al., 1966). Бабочка стремится ориентировать свое тело таким образом, чтобы оба рецептора возбуждались в равной степени при поднятых или распластанных крыльях. В данном случае ось ее тела будет приблизительно совпадать с направлением на источник звука. Далее бабочка должна выбрать такое направление движения, чтобы удалиться от летучей мыши. Для этого она совершает несколько поисковых вращательных движений. Если при повороте тела, например вправо, усиливается возбуждение правого слухового органа, то насекомое возвращается в исходное положение и мышь оказывается сзади. Если же поворот вызывает усиление реакции противоположного органа (в нашем примере — левого), то бабочка продолжает вращение до положения, при котором оба тимпанальных

органа опять будут возбуждаться в равной степени. В этом случае она совершает поворот на 180° и преследователь оказывается сзади.

Все эти маневры осуществляются в том случае, если животные летают в одной плоскости. Если же мышь пролетает выше или ниже бабочки, то на восприятие ее ультразвуковых сигналов начинает оказывать значительное влияние положение крыльев насекомого. Если мышь находится над бабочкой, то ее сигналы ослабляются при опускании крыльев, если же она пролетает под бабочкой, то опускание крыльев вызывает усиление сигнала. Иначе говоря, ультразвуковые сигналы мыши, следующие с частотой 10—100 имп/с, модулируются крыльями бабочки, колеблющимися с частотой 30—40 Гц. Предполагается, что бабочка стремится снизить модуляцию до минимума и с этой целью меняет угол тангажа таким образом, чтобы ось ее тела оказывалась в одной плоскости с источником звука. Затем начинает действовать механизм, описанный выше.

Culicidae

Исследуя реакции Джонстонова органа комара на звук, Тишнер (Tischner, 1954) установил, что суммарный ответ (микрофонный потенциал) повторяет частоту стимула только в том случае, если фронт звуковой волны перпендикулярен оси антенны. Если же звук падает на антенну под каким-нибудь углом, то в ответе помимо основной частоты появляется дополнительная (2-я) гармоника. Кепплер (Keppler, 1958 a), продолжая исследования Тишнера, применил для стимуляции антенн комара тонкую иглу, соединенную с прибором, сообщавшим ей синусоидальные колебания. В результате этих опытов было установлено, что амплитуда гармоника, а значит и величина клиррфактора (отношения амплитуды гармоника к амплитуде основной частоты), зависят от угла, под которым совершаются движения иглы.

Используя эти данные, Кепплер предложил следующую теорию работы Джонстоновых органов. При движении антенны вдоль ее продольной оси базальная пластинка (и отходящие от нее отростки) стимулирует сенсиллы радиальной серии, в результате чего возникает потенциал, частота которого соответствует частоте стимулирующего звука. Если фронт звуковой волны параллелен оси антенны, то она совершает качательные движения, а базальная пластинка попеременно стимулирует две группы хордотональных сенсилл, что приводит к удвоению частоты микрофонного потенциала. В промежуточных случаях, когда звук падает на антенну под углом меньше 90° , в микрофонном потенциале обычно наблюдаются колебания двух частот (основной частоты и гармоника), причем соотношение их амплитуд (т. е. клиррфактор) пропорционально углу, под которым действует стимул. Если насекомое обладает способностью воспринимать изменения

величины клиррфактора, то оно, очевидно, может локализовать источник звука не только двумя, но и одним Джонстоновым органом.

Гипотеза Кепплера не вызывала возражений до тех пор, пока не были получены противоречащие ей данные. В результате тщательного исследования микрофонного потенциала в Джонстоновом органе *Aedes aegypti* было установлено, что величина клиррфактора зависит не только от направления прихода звука, но и от частоты, а главное — от положения электрода в педицеллюме (Wishart et al., 1962). Кроме того, оказалось, что Джонстонов орган слабо или совсем не реагирует на звук, если его источник находится на линии, приближающейся к продольной оси жгутика. Эта область рецептивного поля представляет собой конус («конус тишины») с углом $12,5\text{—}20^\circ$ (в среднем 15°).

На основании новых данных была предложена «фазовая» гипотеза механизма локализации у комаров. Согласно представлениям ее авторов (Wishart et al., 1962; Belton, 1974), звук, приходящий сбоку (под углом, превышающим 40°), колеблет жгутики антенн синфазно, т. е. отклоняет их одновременно в одном и том же направлении. В результате этого базальная пластинка стимулирует синхронно идентичные группы хордотональных сенсилл. Если же источник звука находится перед насекомым, то жгутики колеблются в противофазе, т. е. они периодически сходятся и расходятся, а их базальные пластинки возбуждают противоположные группы сенсилл. Предполагается, что комар, воспринимая эти различия, стремится ориентировать свое тело таким образом, чтобы его антенны колебались в противофазе. В этом случае источник звука окажется между двумя «конусами тишины» в секторе с углом 30° . Оценивая далее амплитуду колебания антенн, комар может максимально приблизить свой курс к направлению на источник звука.

Данная гипотеза находится в хорошем соответствии с известными электрофизиологическими и некоторыми этологическими данными (с. 177), но ее авторы не могут удовлетворительно объяснить способность самца находить самку с помощью одного Джонстонова органа. По-видимому, для устранения этих противоречий необходимо все же допустить, что в основе механизма акустической ориентации комаров лежит телотаксис, т. е. предположить, что для локализации источника звука каким-то образом используются не только (или не столько) различия в стимуляции двух Джонстоновых органов, сколько неравномерности в чувствительности каждого из них. Поскольку в рецептивном поле этих органов есть область пониженной чувствительности («конус тишины»), теоретически существует возможность пеленгования источника звука по минимуму диаграммы одного органа. Кроме того, было показано (Wishart et al., 1962), что существуют различия между потенциалами, регистрируемыми в медиальной и латеральной областях Джонстонова органа, и обнаружена их зави-

симось от направления стимула. Все это свидетельствует о способности одного органа передавать достаточную информацию о положении источника звука в пространстве.

* * *

Результаты сравнительного анализа строения и функций слуховых органов насекомых свидетельствуют о том, что их следует разделить на две группы; к одной из них можно отнести Джонстоновы органы, представляющие собой приемники смещения, или скорости, ко второй — все тимпанальные органы — сложные приемники, реагирующие в зависимости от условий на звуковое давление или градиент давления.

Несмотря на значительные морфофункциональные различия, все тимпанальные органы обладают некоторыми общими свойствами. Важнейшим из них является зависимость реакций отдельных сенсилл и суммарного ответа от ориентации насекомого в звуковом поле, т. е. направленная чувствительность. Неравномерность в диаграммах направленности может достигать 40 дБ. Их форма зависит от двух основных факторов: интенсивности и частоты звука.

Механизмы, обеспечивающие направленную чувствительность тимпанальных органов, изучены еще недостаточно; но полученные данные указывают на то, что направленность этих органов определяется не только механическими свойствами тимпанальных мембран и близлежащих структур, но и другими частями тела (трахеями, жировым телом и т. п.). Поэтому отделение тимпанальных органов от тела приводит к существенным изменениям их характеристик направленности.

Изолированные туловищные тимпанальные органы реагируют только на градиент давления и дают симметричную диаграмму в форме 8. Тело выполняет роль фильтра, пропускающего звуки низких частот и препятствующего прохождению с контралатеральной стороны высокочастотных колебаний. Поэтому на низких частотах тимпанальный орган ведет себя как асимметричный приемник градиента давления, а на высоких — реагирует только на давление. В последнем случае направленность его реакций обеспечивается экранирующим влиянием тела. При повышении частоты звука происходит увеличение асимметрии диаграмм направленности таких органов относительно продольной оси тела, что приводит к возрастанию интерауральных различий в стимуляции парных органов.

Ножные тимпанальные органы кузнечиков (*Tettigoniinae*) на оптимальных частотах работают как приемники градиента давления. Связанные с ними акустические трахеи повышают чувствительность рецепторов к звукам высоких частот, но не оказывают существенного влияния на их направленность. Реакция этих органов зависит от их ориентации в звуковом поле и положения относительно тела насекомого.

Тимпанальные органы сверчков в изолированных ногах обладают слабой направленностью. *In situ* они являются частью акустической системы, включающей две контактирующие акустические трахеи. Характеристики направленности рецепторов формируются в результате взаимодействия звуковых волн, приходящих к наружной и внутренней сторонам тимпанальной мембраны. В области низкочастотного оптимума колебания на мембране, по-видимому, складываются в противофазе, что приводит к образованию диаграммы направленности, имеющей форму кардиоиды. На высоких частотах акустическое взаимодействие между симметричными органами проявляется в незначительной степени, но их направленность не исчезает, так как при уменьшении длины звуковой волны усиливается экранирующее влияние тела насекомого.

ФУНКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ СЛУХОВЫХ НЕЙРОНОВ

Тимпанальные органы у насекомых находятся на некотором расстоянии друг от друга (его величина колеблется от нескольких мм до 3—4 см), поэтому теоретически существует возможность восприятия и оценки временных, амплитудных и фазовых различий в их стимуляции.

Интерауральные различия по времени достигают у наиболее крупных насекомых 0,1—0,15 мс. В большинстве же случаев они, по-видимому, не превышают 10—30 мкс. Возможность использования столь малых временных различий в пространственном слухе представляется маловероятной. Правда, максимальные значения этих величин приближаются к пороговым временным интервалам, вызывающим латерализацию у человека (Альтман, 1972). Но, так как у большинства насекомых интерауральные различия по времени в процессе локализации не достигают 30 мкс, придется приписать их слуховой системе чрезвычайно высокую разрешающую способность. Главное же затруднение при решении этого вопроса состоит в необходимости проведения экспериментов, в которых временные различия были бы отделены от амплитудных. Не располагая такими данными, мы не можем отделить в ответах рецепторов различия, возникающие в результате реакции на интерауральные временные сдвиги, от изменений в латентных периодах, вызванных амплитудными различиями.

Различия в интенсивности стимуляции симметричных тимпанальных органов возникают по двум причинам: из-за их направленности и в результате экранирующего влияния тела насекомого. Влияние последнего фактора становится заметным при длинах волн, сравнимых с размерами насекомого, и возрастает с ростом частоты.

Исследование функциональной организации тимпанальных органов показало, что они не могут кодировать и передавать информацию о фазовых изменениях звука, поэтому для предполо-

жений об использовании этого параметра в локализации не было никаких оснований. Однако в результате открытия акустических связей между тимпанальными органами у сверчков было установлено, что фазовые механизмы играют первостепенную роль в усилении их направленности. Вместе с тем анализ импульсной активности тимпанального нерва свидетельствует о том, что рецепторы воспринимают не сами фазовые изменения стимула, а изменения в амплитуде колебаний тимпанальной мембраны, возникающие в результате взаимодействия волн, падающих на ее внутреннюю и внешнюю поверхности. Иначе говоря, у сверчков, как и у других насекомых, перемены в направлении прихода звука воспринимаются рецепторами как колебания его интенсивности, хотя в действительности она может быть постоянной. Это позволяет нам в дальнейшем, отвлекаясь от различных причин, вызывающих интерауральные различия в стимуляции, оценивать их только как изменения в уровне афферентной импульсации и соответственно в степени возбуждения слуховых интернейронов.

Благодаря наличию перекрестных связей, информация, поступающая в грудные ганглии от двух слуховых органов, проходит здесь очень важный этап обработки.

Для оценки различий в реакциях симметричных интернейронов обычно определяют пороги реакции, латентные периоды и число импульсов в разрядах при изменении угла прихода звука (в горизонтальной плоскости). Кроме того, иногда с этой же целью сравнивают динамические характеристики или кривые равных ответов, полученные при ипси- и контралатеральном положении источника звука. Важным моментом во всех этих исследованиях является сравнение реакций интернейронов, зарегистрированных до и после отключения одного из слуховых органов. Полученные при этом диаграммы мы для краткости будем условно называть «диаграммами направленности нейронов».

Tettigoniidae

Кузнечики были первыми насекомыми, у которых удалось обнаружить реципрокные связи между симметричными отделами слуховой системы. В результате экспериментов Кацуки и Суга (Katsuki, Suga, 1960; Suga, Katsuki, 1961) стало известно, что у *Gampsocleis buergeri* слуховые рецепторы оказывают на крупные контралатеральные Т-образные нейроны (ТН) сильное тормозное воздействие. Неоспоримым доказательством таких связей служили последствия отключения одного из тимпанальных органов, неизменно приводившие к повышению импульсации в ответах контралатерального ТН. В этих экспериментах были также обнаружены перекрестные возбуждающие связи и сделан правильный вывод о том, что в I грудном ганглии существуют механизмы повышения контраста в реакциях симметричных слуховых нейронов. Впоследствии аналогичные результаты были получены при

изучении других представителей подсем. *Tettigoniinae* (Жантiev, 1971; Жантiev, Дубровин, 1973; Rheinlaender, Kalmring, 1973), а также *Copiphorinae* (Suga, 1963; McKay, 1969) и *Ephippigerinae* (Rheinlaender et al., 1972). Но у некоторых видов кузнечиков (*Mecopoda elongata* и *Phaneroptera falcata*) тормозного влияния контралатеральных слуховых органов на ТН обнаружить не удалось (Suga, 1963).

Как ранее отмечалось, помимо крупных ТН в I грудном ганглии и отходящих от него коннективах найдены мелкие восходящие, нисходящие и Т-образные слуховые волокна (Жантiev, 1971; Rheinlaender et al., 1972; Rheinlaender, Kalmring, 1973; Rheinlaender, 1975). Зависимости их реакций от направления прихода звука уделялось достаточно много внимания, поэтому можно составить некоторое представление о роли всех этих нейронов в обработке бинауральной информации.

Сравнительный анализ литературных данных и результатов наших экспериментов свидетельствует о том, что все клетки, за исключением некоторых фазных элементов, дающих очень короткие разряды, реагируют на изменение положения насекомого в звуковом поле. Основные характеристики их ответов зависят не только от направления прихода звука, но также и от его интенсивности и частоты. Все эти параметры определенным образом изменяются в процессе акустической ориентации насекомого (с. 166), поэтому влияние их на функции слуховых интернейронов заслуживает большого внимания. Вместе с тем полного анализа реакций нескольких нейронов при изменении трех параметров звукового сигнала никому осуществить не удалось, и мы можем судить о реакции этих элементов только по некоторым показателям; полученным при ограниченных изменениях условий раздражения рецепторов.

На основании имеющихся данных все нейроны, чувствительные к изменению направления прихода звука, могут быть разделены на две группы. Одну из них образуют клетки, не связанные с контралатеральными рецепторами. Неравномерности в их диаграммах направленности могут достигать 20 дБ, но они целиком определяются направленностью ипсилатеральных тимпанальных органов. Клетки второй группы испытывают более или менее сильное тормозное воздействие со стороны контралатеральных рецепторов и, подобно ТН, имеют резко асимметричные диаграммы направленности. Изменения их чувствительности при вращении препарата в звуковом поле могут достигать 50—60 дБ.

О влиянии интенсивности звука на реакцию слуховых интернейронов можно судить до некоторой степени по их динамическим характеристикам, снятым при стимуляции насекомого под углом 90 и 270°. Полученные в этом случае кривые сводятся к двум типам (рис. 78). У клеток первой группы кривые ипси- и контралатеральных нейронов подобны, но сдвинуты друг относительно друга по оси абсцисс на 10—20 дБ (рис. 78, А), в результате этого

у них иногда наблюдается инверсия реакции при высоких интенсивностях стимула: ответы с контралатеральной стороны становятся сильнее, чем с ипсилатеральной. У нейронов из второй группы на графике имеется значительная зона плато, свидетельствующая о том, что в определенных пределах различия в реакциях симметричных клеток не зависят от интенсивности звука (рис. 78, Б).

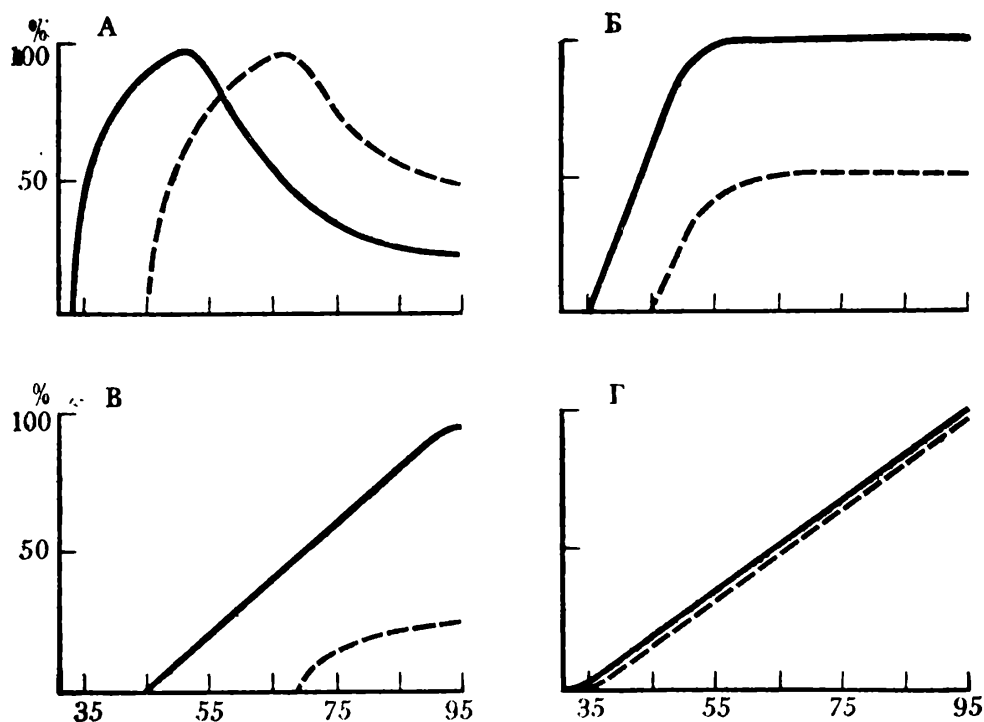


Рис. 78. Зависимость импульсации слуховых интернейронов от интенсивности звука при ипсилатеральном (сплошная линия) и контралатеральном (пунктир) предъявлении стимула (по Rheinlaender, 1975). Пояснения — в тексте

Так как характеристики направленности тимпанальных органов кузнечиков при прочих равных условиях зависят от частоты звука, нет ничего удивительного в том, что аналогичными свойствами обладают и слуховые интернейроны. Это явление изучено еще недостаточно, но некоторые закономерности представляют большой интерес.

Проведенное нами сравнение частотно-пороговых характеристик парных нейронов (источник звука — с ипсилатеральной стороны) у *Tettigonia cantans* показало, что различия в их реакциях обнаруживают отчетливую зависимость от частоты, причем клетки, относящиеся к разным группам, ведут себя в этом отношении по-разному. Так, на рис. 79 хорошо видно, что у нейронов типа А в низкочастотной области (до 6 кГц) различия в порогах минимальны, но с ростом частоты они быстро увеличиваются и в диапазоне 12—80 кГц достигают 10—30 дБ. Приблизительно такая же закономерность наблюдается и при исследовании нейронов

типов B_1 и B_2 , но у клеток группы B_2 , дающих эллипсоидные диаграммы направленности, различия в чувствительности по оси 90° — 270° выражены очень слабо, а их величина практически не зависит от частоты звука (см. рис. 79). У низкочастотных же нейронов типа С пороги реакции вообще не изменяются при вращении

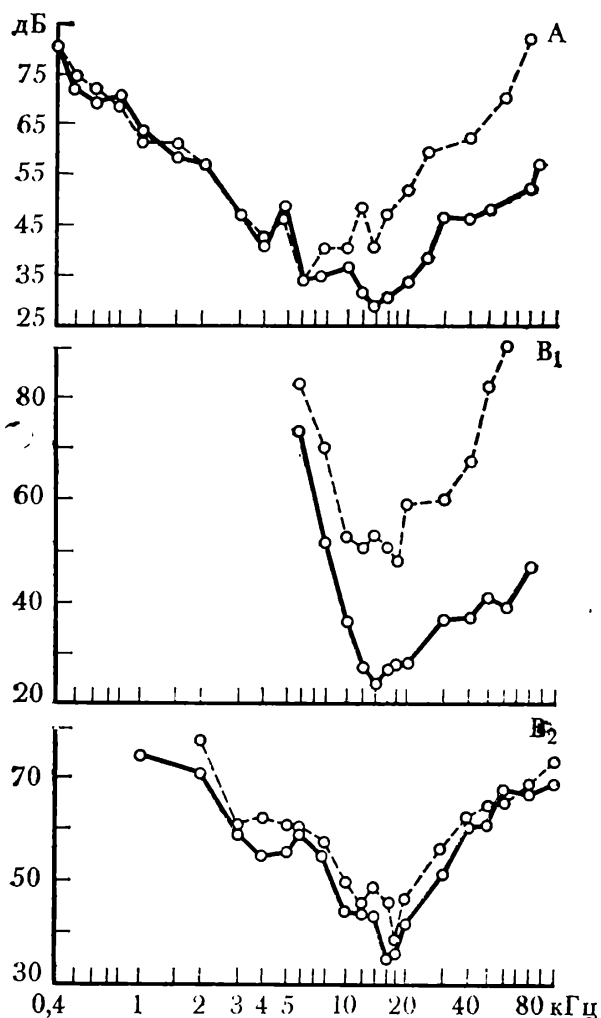


Рис. 79. Частотно-пороговые характеристики трех интернейронов (A , B_1 , B_2) кузнечика *Tettigonia cantans*. Сплошная линия — источник звука с ипсилатеральной стороны (90°), пунктир — с контралатеральной стороны (270°). Длительность стимула 50 мс. По горизонтали — частота звука, кГц; по вертикали — его интенсивность, дБ

препарата в звуковом поле. Все эти данные говорят о том, что изученные нами нейроны выполняют во время акустической ориентации разные функции. Наиболее важная роль в этом процессе принадлежит элементам типа A и B_1 , так как у них асимметрия диаграмм направленности на оптимальных частотах достигает максимальных величин. При этом фазные нейроны, по-видимому, участвуют в обнаружении и локализации коротких одиночных сигналов, а тонические — более или менее продолжительных звуков. Увеличение различий в реакциях симметричных нейронов, наблюдающееся при повышении частоты звука, дает основание предполагать, что эффективность локализации должна повышаться при обогащении спектра сигнала высокочастотными компонентами, или, иначе говоря, при приближении самки к поющему самцу.

Более тщательный анализ полученных нами частотно-пороговых кривых позволяет заключить, что разность пороговых интенсивностей симметричных нейронов не всегда возрастает пропорционально частоте. В некоторых случаях она достигает максимума при определенных частотах, а затем несколько снижается, в результате чего на кривой контралатерального нейрона образуются два минимума. Одна из таких кривых была получена при изучении *Decticus verrucivorus* (Rheinlaender, 1975). Эти данные свидетельствуют о сложности реципрокных связей, существующих между симметричными отделами слуховых анализаторов. Их расшифровка сопряжена с большими трудностями, так как на разные интернейроны оказывают воздействие разные группы рецеп-

торов, причем их влияние может сильно трансформироваться вставочными элементами.

В надглоточном ганглии у кузнечиков можно выделить два типа нейронов, не встречающихся в грудном отделе ЦНС (Rheinlaender, 1975). К первому относятся клетки, не реагирующие на изменение направления прихода звука. Их реакция зависит только от интенсивности стимула (см. рис. 78, Г). Предполагается, что на этих элементах конвергируют волокна, связанные с обоими тимпанальными органами. Нейроны второго типа, напротив, дают ответы, зависящие от положения насекомого в звуковом поле, но асимметрия в их реакциях остается постоянной при любой интенсивности звука. Наряду с этим в надглоточном ганглии существуют элементы, активность которых зависит как от азимута, так и от интенсивности. У некоторых из них с ростом интенсивности асимметрия реакций уменьшается, у других, наоборот, — возрастает (см. рис. 78, В).

В целом создается впечатление, что все эти нейроны являются важными элементами механизма обработки информации о локализации источника звука. В связи с этим нейроны первого типа, возможно, играют первостепенную роль в оценке интенсивности и, следовательно, удаленности источника звука, а клетки второго типа, по-видимому, участвуют в определении азимута.

Gryllidae

К началу наших исследований направленности слуховой системы сверчков в литературе имелось только краткое упоминание о том, что у *Gryllus mitratus* один из восходящих нейронов испытывает слабое возбуждающее влияние с контралатеральной стороны (Suga, 1963). Дальнейшие работы в этой области показали, что восходящие и нисходящие интернейроны I грудного ганглия получают с контралатеральной стороны не только возбуждающее, но и тормозное воздействие (Жантiev, Чуканов, 1972 б). Для исследования связей симметричных отделов слухового анализатора мы выбрали две клетки — V_1 и C_1 , обладающие интересными, но во многом различающимися функциональными свойствами (Жантiev и др., 1975 а, б).

Нейрон V_1 . На рис. 80 показаны изменения активности нейрона V_1 после отключения контралатерального тимпанального органа. При низких интенсивностях звука в области 5 кГц контралатеральные рецепторы оказывают на эту клетку слабое тормозное воздействие. Повышение уровня звукового давления приводит к смене тормозного влияния возбуждающим. На частоте 16 кГц при слабых интенсивностях наблюдается реципрокное возбуждение, сменяющееся торможением при повышении уровня стимула (рис. 81).

Тип и величина реципрокного воздействия определяются не только интенсивностью, но и направлением прихода звука. По

оси $90-270^\circ$ различия в пороговых интенсивностях достигают у нейрона V_1 15—18 дБ. При низких уровнях стимула (частота 5 кГц) величина импульсации выше, если звук приходит со стороны ипсилатерального слухового органа. По оси $90-270^\circ$ число импульсов в 4 раза превышает этот показатель с контралатераль-

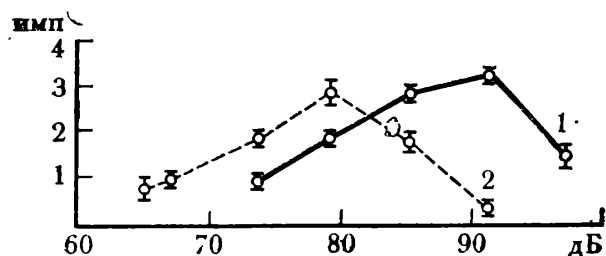


Рис. 80. Зависимость числа импульсов в ответе нейрона V_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* от интенсивности звука (5 кГц, 23 мс) 1 — до, 2 — после (тот же препарат) отключения контралатерального тимпанального органа. Вертикальные черточки — ошибки средних (по 10 измерений в каждой точке)

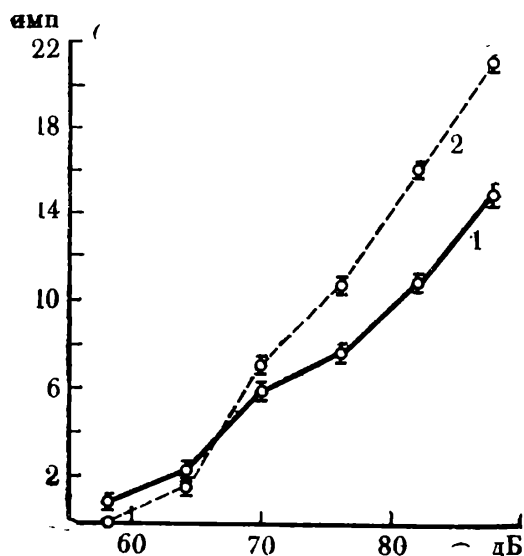


Рис. 81. Зависимость числа импульсов в ответе нейрона V_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* от интенсивности звука (16 кГц, 23 мс): 1 — до, 2 — после (тот же препарат) отключения контралатерального тимпанального органа. Вертикальные черточки — ошибки средних (по 10 измерений в каждой точке)

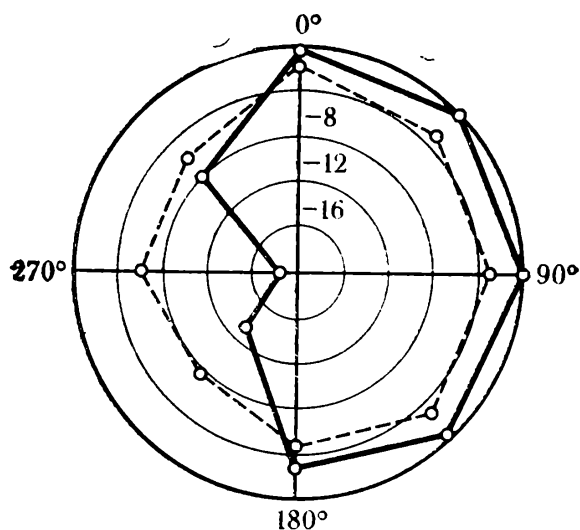


Рис. 82. Изменения ответов нейрона V_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* при вращении препарата в звуковом поле на частоте 5 кГц (85 дБ) (по Жантиеву и др., 1975б). Сплошная линия — до, пунктир — после (тот же препарат) перерезки контралатерального тимпанального нерва. По радиусам — интенсивность ответа в дБ относительно максимума

ной стороны¹. После отключения контралатерального тимпанального органа величина реакции возрастает, особенно слева от оси $0-180^\circ$, и диаграмма приобретает форму, близкую к круговой.

При повышении интенсивности звукового стимула до 85 дБ импульсная активность клетки V_1 усиливается. Анализ рис. 82 показывает, что диаграмма при этом сохраняет отчетливую на-

¹ Линия $0-180^\circ$ совпадает с продольной осью тела, ипсилатеральный тимпанальный орган находится на всех диаграммах справа от этой линии.

правленность. После операции форма диаграммы приближается к круговой. Кроме того, она как бы смещается влево, поскольку слева от оси $0-180^\circ$ величина ответов возрастает, а справа от нее падает.

На высоких интенсивностях (до 100 дБ) общая активность клетки V_1 еще более усиливается, но направленность ее диаграмм почти утрачивается. После отключения контралатерального тимпанального органа уровень реакции этого нейрона значительно снижается и не зависит от направления прихода звука.

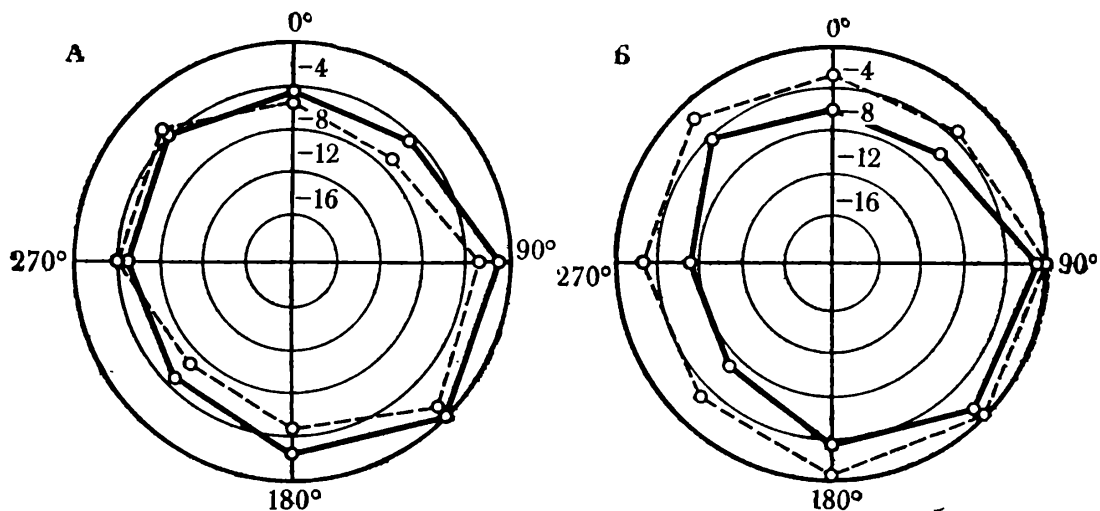


Рис. 83. Изменения ответов нейрона V_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* при вращении препарата в звуковом поле на частоте 16 кГц (по Жантиеву и др., 19756):

А — интенсивность звука — 72 дБ; Б — 82 дБ. Сплошная линия — до, пунктир — после (тот же препарат) перерезки контралатерального тимпанального нерва. По радиусам — интенсивность ответа в дБ относительно максимума

Анализ данных, полученных при стимуляции клетки V_1 высокочастотным звуком, позволяет утверждать, что реакция нейрона так же, как и на низкой частоте, зависит не только от интенсивности, но в значительной степени и от направления прихода звука. Соответствующие диаграммы (рис. 83) в широком диапазоне интенсивностей обнаруживают сходство с диаграммами направленности тимпанальных органов. Различия в уровне реакции нейрона не превышают 6 дБ. После отключения контралатерального тимпанального органа при малых интенсивностях звука импульсация снижается, а при высоких — возрастает. В целом диаграммы несколько изменяют свою форму, но максимальные и минимальные ответы наблюдаются при тех же угловых положениях препарата.

Во время вращения препарата в звуковом поле кроме импульсной активности закономерно изменяется длительность латентного периода реакции (ЛП) клетки V_1 . Наиболее значительные изменения наблюдаются при стимуляции нейрона низкочастотными звуковыми посылками (5 кГц). При низких и средних интенсив-

ностях со стороны ипсилатерального тимпанального органа ЛП почти не меняется и составляет приблизительно 26 мс (рис. 84), а на контралатеральной стороне — возрастает и достигает максимума в положении, когда звук падает перпендикулярно к продольной оси тела насекомого. На представленной диаграмме максимальная длительность ЛП составляет 53 мс, что в 2 раза превышает этот показатель с ипсилатеральной стороны. После от-

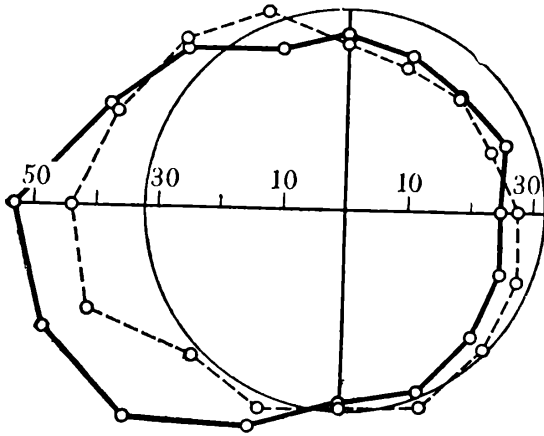


Рис. 84. Изменения латентного периода реакции нейрона V_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* на частоте 5 кГц (69 дБ) при вращении препарата в звуковом поле (по Жантиеву и др., 1975б). Сплошная линия — до, пунктир — после отключения контралатерального тимпанального органа (тот же препарат). По радиусам — величина латентного периода, мс

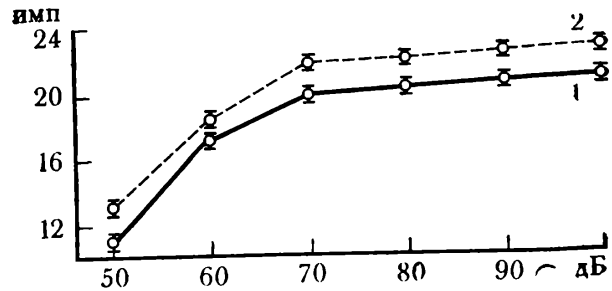


Рис. 85. Зависимость числа импульсов в ответе нейрона C_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* от интенсивности звука (5 кГц, 50 мс): 1 — до, 2 — после отключения контралатерального тимпанального органа (тот же препарат). Вертикальные черточки — ошибки средних (по 10 измерений в каждой точке)

ключения контралатеральных рецепторов ЛП нейрона V_1 уменьшается слева от оси $0-180^\circ$, а справа от нее остается прежним, либо несколько увеличивается.

При стимуляции препарата высокочастотными звуками (16 кГц) величина ЛП клетки V_1 так же закономерно изменяется, но в меньших пределах (5—7 мс). Максимальные значения ЛП лежат на оси $45-225^\circ$. После операции ЛП нейрона несколько увеличивается, особенно в секторах $0-90^\circ$ и $135-225^\circ$.

Нейрон C_1 испытывает значительное торможение со стороны контралатеральных рецепторов (Жантиев и др., 1975 а, б) (рис. 85), величина которого зависит от ориентации насекомого по отношению к источнику звука. Различие в пороговых интенсивностях по оси $90-270^\circ$ достигает 15—28 дБ. Анализ рис. 86, А показывает, что реакция этого нейрона обладает хорошо выраженной направленностью. Так, интенсивность его ответов при переносе источника звука с контралатеральной стороны (270°) на ипсилатеральную (90°) возрастает на 15 дБ. В целом диаграмма имеет форму кардиоиды. После отключения контралатерального

тимпанального органа чувствительность нейрона C_1 слева от оси $0-180^\circ$ резко возрастает, и диаграмма приобретает форму, близкую к круговой. Описанные закономерности сохраняются при всех интенсивностях от 50 до 100 дБ.

Сравнение характеристик направленности тимпанальных органов и восходящих слуховых интернейронов свидетельствует о том, что информация о локализации звука передается из I грудного ганглия в надглоточный ганглий в несколько измененном

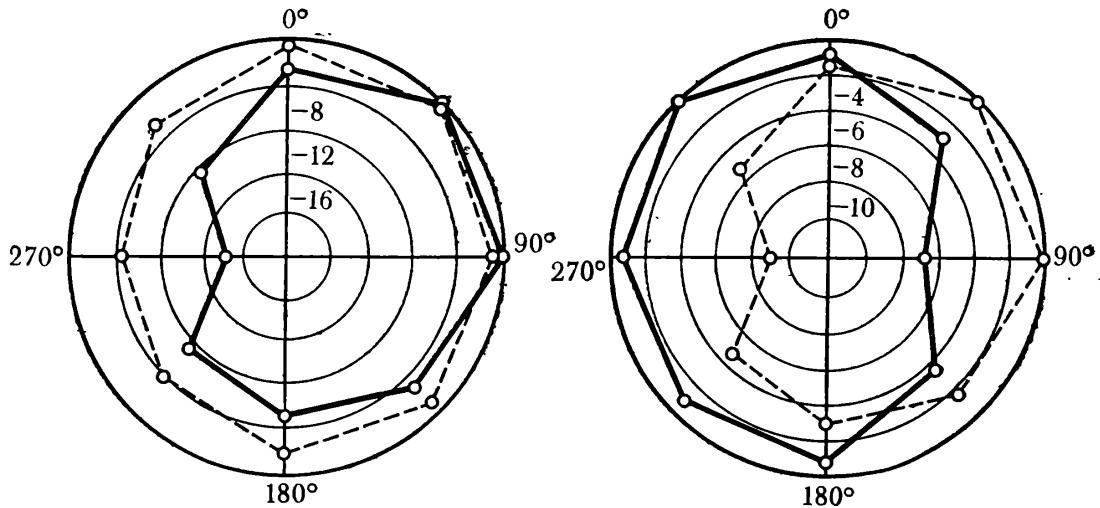


Рис. 86. А — изменения ответов нейрона C_1 сверчка *Gryllus bimaculatus* при вращении препарата в звуковом поле на частоте 5 кГц (57 дБ) до (сплошная линия) и после (пунктир) перерезки контралатерального тимпанального нерва. По радиусам — интенсивность ответа в дБ относительно максимума (по Жантievу и др., 1975б); Б — изменения ответов тимпанального органа (сплошная линия) и контралатерального интернейрона C_1 (пунктир) сверчка *Gryllus bimaculatus* при вращении препарата в звуковом поле на частоте 5 кГц (по Жантievу и др., 1975б). По радиусам — интенсивность ответов в дБ относительно максимума

виде. Не имея сведений о функциональных характеристиках отдельных хордотональных сенсилл тимпанального органа и не зная, какая часть афферентных волокон связана с тем или иным интернейроном, мы, естественно, не можем составить полного представления о механизмах преобразования афферентной импульсации на уровне первых синаптических переключений, но все же полученные нами данные позволяют сделать некоторые предварительные выводы.

Сопоставляя приведенные выше диаграммы, можно заметить, что на 5 кГц центральные нейроны в большинстве случаев имеют более острые характеристики направленности, чем тимпанальные органы, но после перерезок контралатерального тимпанального нерва асимметрия в диаграммах нейронов в значительной мере сглаживается или утрачивается. Эти результаты указывают на то, что контралатеральные рецепторы влияют на формирование диаграмм направленности слуховых интернейронов в значитель-

но большей степени, чем ипсилатеральные. Или, иначе говоря, в данном случае информация о локализации звука передается от рецепторов в надглоточный ганглий преимущественно по контралатеральным коннективам. Для иллюстрации этого положения можно сравнить характеристики направленности тимпанального органа (на 5 кГц) и контралатерального нейрона C_1 (рис. 86, Б). Как мы видим, их диаграммы подобны, но ориентированы в противоположные стороны, в результате чего интенсивность реакций нейронов находится в обратной зависимости от амплитуды ответа рецепторов.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что между симметричными отделами слуховых анализаторов сверчков на уровне I грудного ганглия существуют реципрокные тормозные и возбуждающие связи. Низкочастотные рецепторы оказывают на контралатеральный нейрон C_1 тормозное воздействие, поэтому после перерезки тимпанального нерва на диаграмме направленности (см. рис. 86) наблюдается возрастание ответов этой клетки только слева от оси $0-180^\circ$.

Для нейрона B_1 характерны более сложные связи с контралатеральным тимпанальным органом. При низких интенсивностях звука он тормозится, а при высоких — возбуждается его низкочастотным отделом (оптимальная частота — 5 кГц). В соответствии с этим во время вращения препарата в звуковом поле средней интенсивности нейрон B_1 испытывает оба влияния. Поэтому после перерезки контралатерального тимпанального нерва справа от оси $0-180^\circ$ величина его ответов падает, а слева от нее возрастает (см. рис. 82). Таким образом, повышая чувствительность этой клетки с одной стороны, и снижая — с другой, контралатеральные рецепторы существенно обостряют ее диаграмму направленности. При высоких интенсивностях звука этот эффект утрачивается.

Как ранее отмечалось, высокочастотный отдел тимпанального органа (оптимальная частота — 16 кГц) при низких интенсивностях звука оказывает на нейрон B_1 возбуждающее, а при высоких — тормозное воздействие. Поэтому перерезка контралатерального тимпанального нерва приводит в первом случае к усилению, а во втором — ослаблению импульсации клетки B_1 (см. рис. 81). Кроме того, после операции несколько изменяется форма диаграммы направленности, но эти изменения выражены в значительно меньшей степени, чем при использовании низкочастотных стимулов. Сравнение этих диаграмм с соответствующими характеристиками тимпанальных органов (см. рис. 73, 83) дает основание предполагать, что в высокочастотном диапазоне информация о локализации источника звука передается в надглоточный ганглий преимущественно по ипсилатеральным коннективам.

Исследование направленности реакций двух восходящих интернейронов у *Teleogryllus commodus* (Boyan, 1979 a) показало,

что один из них (S) имеет много общего с нейроном C_1 , а другой (L) ведет себя подобно клетке B_1 (при частоте 5 кГц). Аналогичные характеристики направленности (в форме кардиоиды) были получены также при изучении одного из нисходящих нейронов (Boyan, 1979 b).

Резюмируя вышеизложенное, необходимо отметить, что механизмы локализации звука у сверчков включают на уровне I грудного ганглия две системы перекрестных связей, одна из которых может быть названа акустической, а другая — нервной. Их функционирование повышает контраст в реакциях симметричных нейронов, в результате чего, по-видимому, увеличивается разрешающая способность слуховой системы и точность локализации.

Так как в реакциях слуховых нейронов на одиночные звуковые послы и длящиеся естественные сигналы наблюдаются некоторые различия (с. 77), мы провели серию экспериментов с призывными сигналами. Анализ диаграмм направленности, полученных в результате обработки постстимульных гистограмм, показал, что у обоих нейронов они почти не отличаются от рассмотренных выше диаграмм.

На основе полученных нами электрофизиологических данных разработаны гипотетические схемы связей слуховых нейронов в I грудном ганглии. Впоследствии они были проверены с помощью электронных моделей (Волков, Черный, 1975) и использованы при создании нового радиоизмерительного устройства (Черный, Жантеев, 1974).

Acrididae

Как и в случае с кузнечиками, уже при первых ориентировочных исследованиях восходящих интернейронов было замечено, что некоторые клетки возбуждаются не только ипсилатеральными, но и контралатеральными рецепторами (Suga, 1963). На ранних этапах этих работ, когда регистрировались ответы двух нейронов, удалось установить, что один из них испытывает с контралатеральной стороны возбуждающее, а другой — тормозное влияние (Попов, 1967; Rowell, McKay, 1969). В дальнейшем при детальном изучении слуховых нейронных сетей грудных ганглиев (Kalmring et al., 1972 b; Kalmring, 1975 a) был накоплен значительный материал о реакциях многих нейронов на интерауральные различия в стимуляции, поэтому мы можем составить некоторое представление о механизмах обработки информации, необходимой для локализации источника звука.

Сравнение изученных к настоящему времени нейронов свидетельствует о том, что они существенно отличаются по характеристикам направленности. Наиболее узкие односторонние диаграммы дает нейрон типа F (рис. 87, А). Для В-нейронов характерны более широкие диаграммы (рис. 87, Б). У клеток C_1 , C_{5-7} , направленность выражена в несколько меньшей степени, а C_{2-} , C_{8-} ,

К-нейроны почти не реагируют на изменение направления прихода звука.

Характеристики направленности большинства нейронов находятся в определенной зависимости от параметров звуковых сигналов. Наиболее отчетливо проявляются изменения диаграмм направленности при изменении интенсивности стимула. В некоторых случаях различия в ответах симметричных нейронов увели-

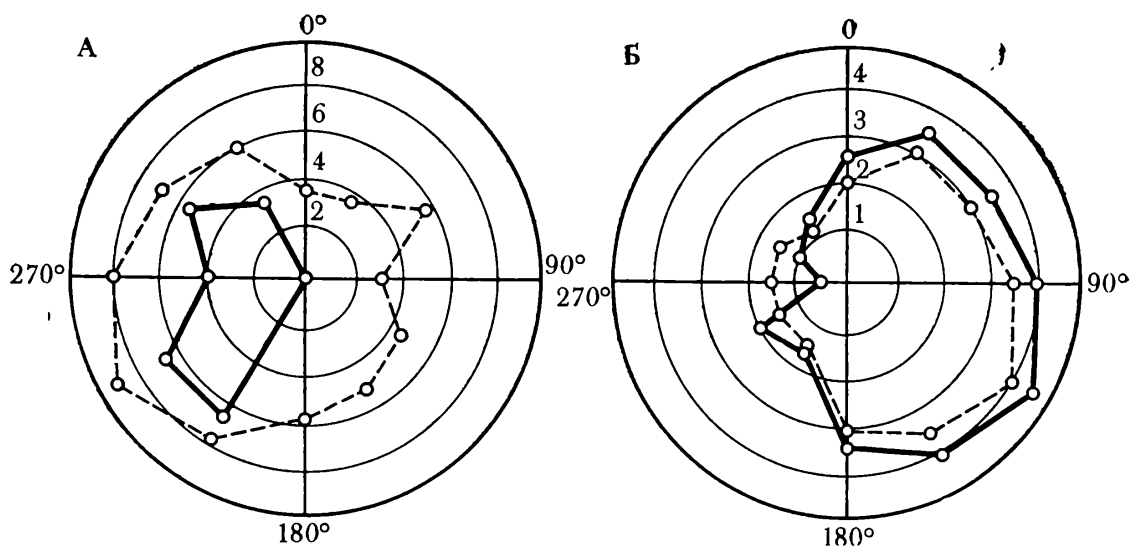


Рис. 87. Диаграммы направленности реакций слуховых интернейронов саранчи *Locusta migratoria* (по Kalmring et al., 1972b):

А — нейрона F до (сплошная линия) и после (пунктир) отключения контралатерального тимпанального органа (12 кГц, 63 дБ, длительность стимула — 20 мс); Б — нейрона В до (сплошная линия) и после (пунктир) отключения контралатерального тимпанального органа (12 кГц, 55 дБ, длительность стимула — 20 мс). По радиусам — число импульсов в ответе

чиваются с ростом интенсивности, но чаще максимальная асимметрия реакций наблюдается при определенном (оптимальном) уровне звукового давления.

Характеристики направленности многих нейронов зависят также от частоты звука, однако закономерности изменения формы диаграмм при изменении частоты в достаточно широких пределах прослежены не были.

Так как все известные к настоящему времени нейроны обладают разными функциональными характеристиками, они по-разному реагируют на перемещение источника звука в пространстве. Поэтому в процессе акустической ориентации происходят закономерные изменения комбинаций работающих нейронов, импульсации каждого из них и различий в активности парных клеток. В итоге по слуховым интернейронам передается значительный объем информации об изменении положения насекомого относительно источника звука.

Как и в рассмотренных ранее случаях, характеристики направленности интернейронов определяются их связями (возможно,

через вставочные нейроны) с ипсилатеральными и контралатеральными рецепторами. Для объяснения изменений в реакциях некоторых из этих нейронов, происходящих после отключения одного из слуховых органов (или перерезок коннективов), предложены гипотетические схемы их связей с четырьмя группами рецепторов (Kalmring, 1975 a). Большинство этих схем разрабатывалось с учетом не только физиологических, но и морфологических данных. На рис. 88 в качестве примера приведена схема связей нейрона F_2 . Ее анализ свидетельствует о том, что обострение характеристик направленности (см. рис. 87) достигается обычным способом — введением сильного тормозного влияния с контралатеральной стороны. В аналогичных схемах, предложенных для других нейронов ($B_{1,2}$, C_1 , G_1), используются различные комбинации возбуждающих и тормозных связей этих клеток с высокочастотными и низкочастотными рецепторами обоих слуховых органов.

Недавно проведенные эксперименты, в которых для раздражения рецепторов использовали механические стимулы, показали, что интенсивность реакции некоторых интернейронов (B_1) определяется не только соотношением уровней возбуждающих (ипсилатеральных) и тормозных (контралатеральных) воздействий, но и временным интервалом между их началами. Величина же этого временного сдвига зависит от интерауральных различий в латентных периодах рецепторов. Таким образом, наблюдающийся в тимпанальных органах двойной способ кодирования информации о положении источника звука (с. 196), по-видимому, необходим для усиления контраста в реакциях симметричных интернейронов (Rheinlaender, Mörchen, 1979).

В одной из своих последних работ Адам (Adam, 1977) сообщает о регистрации в надглоточном ганглии саранчи нейронов, дающих максимальные ответы при определенных значениях интенсивности стимула (Intensitätsfilter). Важная особенность этих клеток состоит в том, что максимумы их диаграмм направленности лежат в определенных секторах и не смещаются при изменениях интенсивности. Острота же направленности реакций обычно возрастает с ростом интенсивности. Так как импульсация этих нейронов достигает наивысшего уровня при строго определенном

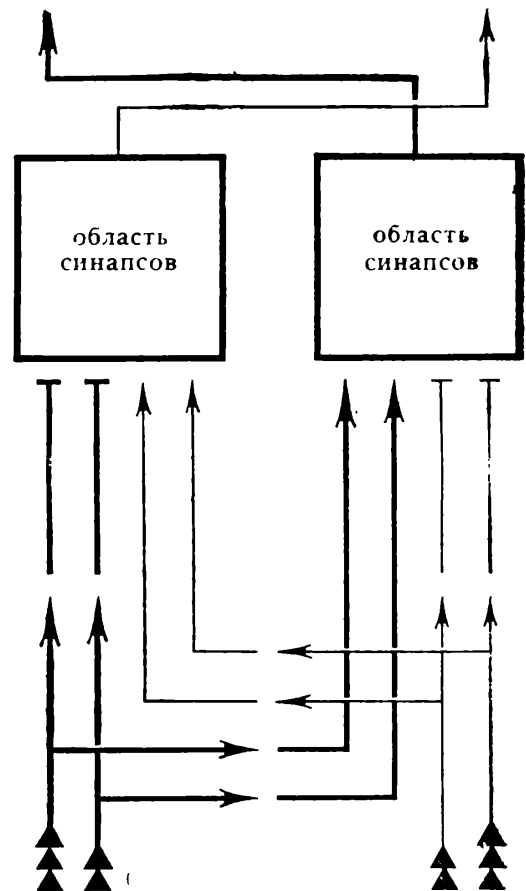


Рис. 88. Схема связей нейрона F_2 саранчи (по Kalmring, 1975a). Черные треугольники — рецепторы

сочетании угла прихода звука и его интенсивности, они, по мнению Адама, могут рассматриваться как амплитудно-дирекционные фильтры. Реакции таких клеток формируются под влиянием как ипси-, так и контралатеральных возбуждающих и тормозных воздействий.

* * *

Сопоставляя результаты исследования активности слуховых интернейронов при изменении положения насекомого в звуковом поле, необходимо прежде всего отметить, что у всех изученных прямокрылых бинауральная информация обрабатывается несколькими нейронами и распространяется в ЦНС по разным каналам.

Реакция некоторых клеток не зависит от угла прихода звука, что, по-видимому, является следствием идентичного возбуждающего влияния обоих слуховых органов. Активность большинства слуховых нейронов, напротив, проявляет отчетливую зависимость от азимута. Их диаграммы направленности различаются по форме и степени асимметрии и могут изменяться при изменении параметров звукового сигнала.

Результаты, полученные при отключении одного тимпанального органа, свидетельствуют о том, что характеристики направленности нейронов определяются только ипсилатеральными или обоими тимпанальными органами. В первом случае форма диаграммы направленности каждого интернейрона зависит от особенностей связанных с ним рецепторов, общих акустических свойств тимпанального органа (прежде всего его направленность), а также функциональных характеристик вставочных элементов и самого интернейрона. Во втором случае сильное влияние на форму диаграммы оказывают контралатеральные рецепторы и вставочные нейроны.

Анализ реципрокных связей между симметричными отделами слуховой системы дает основания считать, что контралатеральные рецепторы оказывают на активность нейронов как тормозное, так и возбуждающее воздействие. Обычно одно из них преобладает, а их соотношение зависит не только от интерауральных различий в стимуляции, но и от интенсивности, а иногда и частоты звука.

Реципрокное торможение, несомненно, повышает контраст в реакциях симметричных нейронов, в результате чего, по-видимому, усиливается разрешающая способность системы и точность локализации. Функциональное значение контралатерального возбуждения пока остается неясным, но есть основания думать, что оно влияет на динамические характеристики нейронов, расширяя возможности их работы при изменениях интенсивности сигналов.

Нейроны с перекрестными связями могут быть разделены на две основные группы: к одной из них относятся клетки, уровень

активности которых зависит как от интенсивности звука, так и от азимута источника звука; к другой — элементы, реагирующие в широком диапазоне интенсивностей только на изменение угла прихода звука.

Исследование центральных отделов слуховых анализаторов насекомых началось сравнительно недавно, поэтому некоторые особенности их функционирования при локализации источника звука остаются еще не изученными. Тем не менее проведенные эксперименты позволили выделить общий принцип обработки бинауральной информации, характерный по крайней мере для всех групп прямокрылых насекомых. В его основе лежат разнообразные перекрестные связи между симметричными отделами анализатора. Полученные в настоящее время данные свидетельствуют о том, что реципрокные воздействия (особенно тормозное) повышают контраст в реакциях симметричных нейронов, в результате чего увеличивается разрешающая способность системы и точность локализации, а использование нескольких каналов с разными перекрестными связями, по-видимому, повышает пластичность этого механизма и помехоустойчивость при изменяющихся условиях акустической ориентации.

ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОАКУСТИКИ НАСЕКОМЫХ

В настоящее время трудно установить, когда возникла идея использовать звуковые колебания для борьбы с вредными насекомыми. Первые попытки применения акустических методов для решения прикладных энтомологических задач дали обнадеживающие результаты. Так, в Германии еще в 1935 г. был сконструирован прибор для определения скрытой зараженности древесины домовым усачом (Schwarz et al., 1935), в Канаде была разработана и успешно испытана установка для отпугивания от посевов лугового мотылька (Belton, Kempster, 1962), на Кубе испытывались акустические ловушки для комаров (Kahn, Offenhauser, 1949), в Англии был разработан «apidictor» — прибор для контроля за роением пчел (Woods, 1959) и т. д. Однако в последующие годы акустические методы не получили дальнейшего развития и почти не находили практического применения.

Анализируя причины ослабления внимания к таким работам, необходимо отметить три обстоятельства: во-первых, для этого периода характерно чрезмерное увлечение химическими методами борьбы; во-вторых, в то время акустические методы казались нерентабельными, так как требовали использования громоздкой дорогостоящей электронной аппаратуры и, в-третьих, приклад-

ная биоакустика не имела еще соответствующей теоретической базы.

К концу 60-х годов положение в этой области исследований стало быстро меняться. Поиски новых методов борьбы с вредителями, не загрязняющих окружающую среду, и появление сравнительно дешевых и компактных приборов вновь поставили вопрос о разработке и внедрении акустических методов в сельскохозяйственную практику. Вместе с тем результаты непрекращающихся экспериментальных исследований свидетельствовали о том, что насекомые обладают более сложными и совершенными акустическими системами связи, чем ранее предполагалось. Поэтому для большинства исследователей стало очевидным, что прикладные задачи могут быть решены только на базе детального анализа принципов организации этих систем. Новый подход к решению этой проблемы дал в последние годы первые практические результаты, но предстоит, по-видимому, провести еще большой комплекс работ, прежде чем акустические методы займут достойное место в арсенале современных средств регулирования численности хозяйственно важных видов насекомых.

Каковы же наиболее перспективные направления в этой области исследований? Опыт изучения акустических систем связи свидетельствует прежде всего о том, что звуковые сигналы используются насекомыми для решения многих жизненно важных задач. Поэтому, научившись регистрировать и анализировать эти звуки, мы можем получить очень важную информацию об интересующих нас видах. Как минимум, уже сейчас могут быть разработаны устройства для обнаружения вредителей, определения их видового состава, численности, уровня активности и распределения в агроценозах или хранилищах. Всю эту информацию целесообразно собирать дистанционно, с помощью разнообразных датчиков, обрабатывать на ЭВМ и использовать для прогнозирования или борьбы с вредителями.

Знание принципов организации акустических систем связи насекомых дает нам в руки еще одно эффективное оружие — возможность вмешиваться в процесс передачи звуковых сигналов и тем самым оказывать на насекомых желаемое воздействие, или, иначе говоря, управлять их поведением. С этой целью могут быть созданы устройства, так или иначе нарушающие нормальную сигнализацию и ориентацию насекомых: привлекающие их к ловушкам, отпугивающие от защищаемых объектов, создающие помехи в канале связи и т. п. Не следует также упускать из виду, что звук и ультразвук большой мощности оказывают угнетающее влияние на насекомых или приводят их к гибели. Таким образом, акустические средства, которыми мы располагаем в настоящее время, позволяют решать задачи трех основных типов: 1) получать и анализировать информацию о вредителях; 2) управлять их поведением; 3) оказывать на них прямое физическое воздействие.

Рассмотрим эти вопросы несколько подробнее.

ПОЛУЧЕНИЕ АКУСТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Акустические приборы могут стать незаменимым инструментом для определения скрытой зараженности насекомыми всевозможных материалов, запасов и даже растений. Устройства, которые обычно рекомендуются для этих целей, включают микрофоны или вибродатчики, усилители и регистрирующие элементы, а также фильтры, позволяющие выделять полезный сигнал из шума. С помощью таких приборов можно улавливать как коммуникационные сигналы насекомых, так и шумы, сопровождающие различные проявления их жизнедеятельности.

Впервые устройство подобного типа было разработано в Германии для определения зараженности древесины домовым усачом *Xylotrupes bajulus* (Schwarz et al., 1935). Впоследствии аналогичные приборы создавались в Англии, США и СССР. В 1953 г. было предложено акустическое устройство для определения скрытой зараженности зерна (Adams et al., 1953). Этот метод оказался достаточно эффективным и нашел практическое применение в ряде стран (Закладной и др., 1970; Закладной, Снюрин, 1977).

Менее перспективным представляется использование акустических методов для обнаружения почвенных вредителей. Однако результаты ведущихся в этом направлении работ дают основание считать, что такие методы могут использоваться по крайней мере в экспериментальных исследованиях (преимущественно в лабораторных условиях).

Если звуки, издаваемые насекомыми, обладают достаточно высоким уровнем, то по их интенсивности можно судить не только о локализации вредителей, но и их численности. Правда, для получения адекватных результатов необходимо соблюдать некоторые условия, в частности, располагать датчики на определенном расстоянии от объекта, учитывать уровень шумов и т. д., но в принципе они не накладывают на применение метода существенных ограничений. Применение акустических методов целесообразно не только для учетов численности скрытно живущих насекомых, но и в тех случаях, когда другие методы учета оказываются почему-либо малоэффективными.

Так как звуки большинства насекомых хорошо различаются по временным и (или) частотным параметрам, существует теоретическая возможность разработки методов определения видовой принадлежности вредителей. Для этой цели можно использовать как коммуникационные сигналы, так и звуки, возникающие при передвижении или питании насекомых. В первом случае уже сейчас могут быть созданы таблицы или атласы и акустические приборы, позволяющие определять в полевых условиях прямокрылых и цикад. Значительно трудней разработать аппаратуру для регистрации звуков мелких и скрытно живущих видов. Прилагаемые для этого усилия не всегда дают положительные результаты. Так,

например, используя очень сложную аппаратуру, Войцик (Wojcik, 1968, 1969), не смог зарегистрировать коммуникационные сигналы у нескольких вредителей запасов, в числе которых были *Cryptolestes pusillus*, обладающий стридуляционными органами, и два вида огневков *Ephestia kuehniella* и *Cadra cautella*. Однако это не означает, что перечисленные насекомые не издают звуков, так как у другого вида огневков — *Corcyra cephalonica* были зарегистрированы прекопуляционные сигналы (F. Сого, устное сообщение). Опыт проведения таких исследований свидетельствует о том, что помимо тщательного подбора акустической аппаратуры необходимо детальное знание биологии изучаемых видов.

Все эти трудности значительно возрастают при изучении некоммуникационных звуков, обладающих менее выраженными видоспецифическими признаками, но прогресс в области анализа разнообразных технических шумов может существенно облегчить решение данной задачи.

Как ранее отмечалось, специальное акустическое оборудование позволяет не только обнаруживать и определять насекомых, но и получать информацию о различных сторонах их жизнедеятельности, в первую очередь о характере их активности. Простейшие устройства такого типа, включающие микрофон, усилитель и самописцы, успешно применяют для изучения суточной ритмики насекомых (см., например, Medioni, 1964). Аналогичные устройства можно использовать в полевых условиях для получения сведений об изменениях уровня активности вредителей в течение суток или сезона. В настоящее время есть возможности внедрения акустических методов для контроля за состоянием культур насекомых, в частности, для автоматического регулирования условий их содержания. Не ослабевает интерес к таким методам контроля и у пчеловодов. Многие виды активности пчел сопровождаются определенными звуками, поэтому анализ акустического фона в улье дает важную информацию о состоянии пчелиной семьи или происходящих в ней изменениях. Накопленные к настоящему времени материалы позволяют конструировать и усовершенствовать устройства, подобные упоминавшемуся ранее «апидиктору» (Woods, 1959; Schauff, 1975; Еськов, 1979).

УПРАВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНИЕМ НАСЕКОМЫХ

Исследования в этой области биоакустики насекомых ведутся в трех основных направлениях — по пути создания акустических аттрактантов, репеллентов и помех в системах сигнализации (Frings H., Frings M., 1965).

Аттрактанты. Для привлечения насекомых к источникам звука целесообразно использовать призывные, агрегационные сигналы или звуки полета, т. е. те сигналы, которые оказывают ат-

трактивное влияние на насекомых в естественных условиях. Воспроизводя такие звуки или их модели, можно почти всегда привлечь или обнаружить какое-то число находящихся поблизости особей соответствующего вида насекомых. Например, Спунер (Spooer, 1968 b) предлагал использовать имитации ответных сигналов самок для ловли самцов листовых кузнечиков, а в упоминавшихся выше опытах с комарами удавалось привлечь на звуки самок некоторое количество самцов (Kahn, Offenhauser, 1949). Однако, для того чтобы эти методы нашли практическое применение, они должны обладать несравненно большей эффективностью. Попытки же массового привлечения насекомых на звук обычно успеха не имеют. Причины таких неудач, по нашему мнению, объясняются следующим.

Во-первых, для привлечения насекомых не всегда удается использовать адекватные стимулы. Так, воспроизведение записанного на магнитную ленту звука полета самок комаров не привлекает самцов, если не соблюдены два условия: интенсивность звука превышает 60—70 дБ, а его источник (обычно динамик) обладает слишком большими размерами (препятствующими формированию сферических волн). Во-вторых, многие насекомые ведут оседлый образ жизни и не перемещаются за границы определенных участков. В-третьих, насекомые отвлекаются от акустических ловушек естественными источниками звука, т. е. поющими особями того же вида.

Для устранения первого из этих препятствий необходимо тщательное изучение сигналов и акустической среды. При этом, как мы видели, иногда недостаточно знать частотные и временные характеристики звуков, а приходится учитывать их интенсивность, диаграммы направленности излучателей и другие параметры. Вместе с тем, располагая сведениями об информативных элементах сигнала, мы не всегда должны стремиться к его точному воспроизведению. Как ранее отмечалось, временные, а иногда и частотные параметры сигналов испытывают сильную зависимость от температуры. Поэтому применение магнитофонных записей для привлечения насекомых представляется малоперспективным. По нашему мнению, для этих целей необходимо использовать специальные генераторы модельных сигналов, автоматически перестраивающие свои характеристики при изменении температуры. Сложность таких генераторов (и их стоимость), естественно, зависит от степени сложности моделируемого сигнала. Поэтому, разрабатывая схему прибора, мы должны обеспечить воспроизведение только тех элементов сигнала, которые определяют его привлекательность для насекомых.

Что касается второго из упомянутых выше затруднений, то для его устранения необходимо использовать акустические аттрактанты в те периоды (иногда довольно продолжительные), когда насекомые совершают миграции. Хорошим примером в этом отношении служат медведки и многие виды сверчков. Для ослаб-

ления отвлекающего влияния естественных источников звука можно увеличивать число ловушек на единицу площади и повышать мощность излучателей. Однако усиление звука целесообразно не во всех случаях, так на некоторых насекомых такие сигналы оказывают репеллентное действие. Все эти положения можно проиллюстрировать на примере разработанных нами акустических ловушек для медведок.

Как ранее отмечалось, первые опыты по привлечению на звук медведок рода *Scapteriscus* были проведены в США (Ulagaraj, Walker, 1973, 1975). В этих экспериментах использовались магнитофонные записи модельных сигналов. Используя наши данные, полученные при изучении акустических систем связи медведок (Жантiev, Корсуновская, 1973), мы разработали и изготовили совместно с В. С. Чукановым и Д. А. Юсиповым акустическую систему для привлечения и сбора двух видов медведок *Gryllotalpa unispina* и *G. gryllotalpa*. Основным элементом этой системы является электронный блок, генерирующий импульсы, соответствующие по временным и частотным параметрам призывным сигналам самца медведки. После усиления эти импульсы подаются на 10-ваттные динамические громкоговорители, смонтированные в конусовидных пластмассовых ловушках (диаметр 1 м). К суженному концу ловушки прикрепляют сосуд с фиксирующей жидкостью. Ловушка до верхнего края закапывается в грунт. Как ранее отмечалось, частота повторения пульсов в звуках насекомых обычно линейно зависит от температуры окружающей среды. Поэтому в схему генератора включен термистор, который автоматически регулирует частоту повторения пульсов в соответствии с данными проводившихся ранее акустических измерений.

Испытания акустических ловушек проводили в течение двух сезонов в Туркмении (станция Баба-Дурмаз). Лет медведок (*G. unispina*) начинался с наступлением темноты и заканчивался в 2 ч ночи. Насекомые подлетали к ловушке преимущественно с подветренной стороны и падали в воронку или опускались на некотором расстоянии от ловушки и преодолевали оставшееся расстояние по поверхности почвы. Даже при неблагоприятных погодных условиях (сравнительно низкая температура, ветер) в течение 1 ч в ловушку попадало до 50 медведок, 95% пойманных насекомых составляли самки.

Результаты этих испытаний показали, что повышение уровня звукового давления за пределы, характерные для естественного призывного сигнала, не оказывает репеллентного действия, а, наоборот, повышает привлекательность сигнала для медведок. Поэтому, увеличивая мощность излучателя, можно существенно расширить озвучиваемую площадь и повысить эффективность ловушки. Аналогичные данные были получены ранее в опытах с двумя видами *Scapteriscus* (Ulagaraj, Walker, 1973, 1975). Кроме того, в предварительных опытах нами было установлено, что форма огибающей пульса не влияет на реакцию насекомых. Это по-

зволило в дальнейшем использовать прямоугольные звуковые посылки и существенно упростить схему генератора.

Репелленты. Создание акустических репеллентов представляет собой одно из наиболее перспективных, но мало разработанных направлений исследований. Теоретически такие репелленты можно применять против всех насекомых, обладающих рецепторами, воспринимающими звуковые колебания или вибрации. Для того чтобы вызвать у насекомых отрицательный фонотаксис, по-видимому, можно использовать звуки двух типов: биологически важные сигналы (или их имитацию), оказывающие в естественных условиях отпугивающее влияние, и колебания тех частот, которые вызывают у них состояние дискомфорта.

Наиболее яркое проявление отрицательного фонотаксиса наблюдается у ночных чешуекрылых, подвергающихся нападению летучих мышей. Поэтому неудивительно, что в первых опытах, связанных с разработкой акустических репеллентов были использованы ультразвуки, имитирующие эхолокационные сигналы этих животных (Belton, Kempster, 1962). Результаты полевых испытаний показали, что облучение посадок кукурузы ультразвуковыми послылками (длительность — 50 мс, частота — 50 кГц) более чем на 50% снижает зараженность их луговым мотыльком. Аналогичные данные были получены затем на полях капусты и салата. Применение ультразвуков частотой 20 кГц обеспечивало в этом случае снижение зараженности растений совкой *Trichoplusia ni* на 66% (Payne, Shorey, 1968). Однако попытки применить этот метод в борьбе с совкой *Heliothis zea* на кукурузе и хлопчатнике не дали положительных результатов (Agee, Webb, 1969a; Shorey et al., 1972). Причину неудач авторы видят в том, что насекомые, возможно, привыкают к непрерывно пульсирующему ультразвуку, а крупные растения препятствуют его распространению. Эти объяснения кажутся не вполне убедительными, так как находятся в противоречии с результатами упомянутых выше работ.

В целом опыт применения ультразвука для отпугивания совок и огневков свидетельствует о том, что акустические репелленты могут стать эффективным средством борьбы со многими вредителями из отряда чешуекрылых. Но для разработки таких методов необходимо специальное изучение образа жизни и поведения каждого вида вредителей. Есть основания предполагать, что аналогичные методы целесообразно применять как для защиты посевов, так и хранящейся продукции.

Акустические репелленты со временем могут найти применение не только в области сельского хозяйства, но и в борьбе с кровососущими двукрылыми. Вопрос этот неоднократно обсуждался в научной литературе. Некоторые зарубежные фирмы выпускают устройства для индивидуальной защиты от комаров типа «mosquitorepeller», представляющие собой портативные звуковые генераторы. Однако испытания, проводившиеся в нашей стране (Расницын и др., 1974) и за рубежом (Kutz, 1974), показали их

полную неэффективность. Поиски звуковых колебаний, вызывающих у комаров отрицательный фонотаксис, ведутся во многих лабораториях. И хотя желаемых результатов пока получить не удалось, это не означает, что существуют какие-то принципиальные трудности, препятствующие созданию таких репеллентов.

УНИЧТОЖЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

Уничтожение насекомых с помощью звука является скорее технической, чем биологической проблемой, поэтому мы не будем рассматривать ее в данной работе. Отметим лишь, что, согласно полученным к настоящему времени данным, ультразвук и звук достаточно большой мощности оказывают на насекомых угнетающее влияние. Так, например, имеются данные, что звуки частотой 0,2—2 кГц тормозят развитие огневки *Plodia interpunctella* (Kirkpatrick, Nagein, 1965), а сильные ультразвуки (0,2—4 Вт/см²) оказывают губительное воздействие на куколок дрозофил (Ray et al., 1978).

Источники звуковых и ультразвуковых колебаний, по-видимому, будут применяться для уничтожения насекомых в запасах или хранящихся материалах, однако маловероятно, что они будут использоваться в полевых условиях (Frings H., Frings M., 1965).

Заключение

Оценивая уровень наших знаний о звуковой сигнализации и ориентации насекомых, необходимо отметить, что на формирование современных представлений о принципах организации их акустических систем связи определяющее влияние оказали результаты интенсивных экспериментальных исследований, проводившихся в течение двух последних десятилетий.

Наибольший прогресс был достигнут в изучении механизмов звукоизлучения, слуховой системы и некоторых форм акустического поведения. Благодаря этому в настоящее время мы имеем достаточно полное представление о нервно-мышечном аппарате звуковых органов, акустических свойствах звукоизлучающих и звуковоспринимающих структур, ультраструктуре слуховых рецепторов, морфофункциональной организации слуховых органов и физических характеристиках звуковых сигналов. Применение комплексных методов исследования позволило получить важные данные об особенностях функционирования слуховой системы в процессе распознавания и локализации коммуникационных звуковых сигналов. Однако, несмотря на усилия многих исследователей, мы располагаем еще весьма ограниченными сведениями о процессах обработки акустической информации в центральных отделах слуховых анализаторов и почти ничего не знаем о связях слуховых интернейронов с другими отделами центральной нервной системы. Что же касается нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих распознавание конспецифических сигналов, то имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют пока разрабатывать только предварительные гипотезы или концептуальные модели.

Учитывая эти обстоятельства, можно быть уверенным, что в ближайшее время внимание большинства исследователей будет по-прежнему сконцентрировано на проблеме распознавания и некоторых других принципиально важных вопросах. Но наряду с этим можно ожидать дальнейшего расширения круга изучаемых объектов и увеличения числа сравнительных биоакустических работ, способствующих выявлению адаптивных особенностей акустических систем связи и выяснению закономерностей их возникновения и эволюции.

В процессе дальнейших нейрофизиологических исследований должны быть решены следующие основные задачи: изучена морфофункциональная организация звуковых центров, т. е. нейронных сетей, обеспечивающих работу разнообразных звуковых ор-

ганов насекомых; завершено исследование периферических и центральных отделов слуховых анализаторов: прослежены функциональные связи слуховых интернейронов с ассоциативными центрами и эффекторными системами. Основные результаты этих работ, полученные в острых опытах, должны быть затем проверены в хронических экспериментах на подвижных насекомых. Возможно, только такие комплексные исследования позволят составить окончательное представление о механизмах распознавания коммуникационных сигналов и локализации источника звука.

В ближайшее время следует ожидать дальнейшего развития этологических работ, причем не только лабораторных экспериментов, обеспечивающих проверку функциональных гипотез и моделей, но и наблюдений в естественных условиях, позволяющих анализировать сложные формы акустического поведения насекомых.

Немало предстоит еще сделать для изучения звуковых сигналов насекомых, особенно их изменчивости, трансформации в процессе видообразования и адаптивных особенностей.

Много интересных и важных сведений должны дать генетические работы, направленные на выяснение закономерностей наследования видоспецифических особенностей различных компонентов акустических систем связи.

Результаты всех этих исследований не только позволят составить общее представление о принципах организации акустических систем связи насекомых, но и послужат основой для разработки новых, эффективных методов управления поведением хозяйственно важных видов.

Литература

- Альтман Я. А. Локализация звука (нейрофизиологические механизмы). — Л.: Наука, 1972. — 214 с.
- Волков В. П., Черный А. Г. Модели двух типов слуховых интернейронов сверчка (*Gryllus bimaculatus* Deg.) — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., 1975, № 4, с. 3—11.
- Дубровин Н. Н., Жангиев Р. Д. Звуковые сигналы кузнечиков семейства Tettigoniidae (Orthoptera). — Зоол. журн., 1970, т. 49, с. 1001—1014.
- Еськов Е. К. Акустическая сигнализация общественных насекомых. — М.: Наука, 1979. — 209 с.
- Жангиев Р. Д. Ультраструктурная организация механорецепторных сенсилл насекомых. — Журн. общ. биол., 1969, т. 30, с. 224—231.
- Жангиев Р. Д. Акустическая ориентация насекомых. — В кн.: Пространственная ориентация животных / Под ред. Н. П. Наумова. М., 1970, с. 38—40.
- Жангиев Р. Д. Частотные характеристики тимпанальных органов кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae). — Зоол. журн., 1971, т. 50, с. 507—514.
- Жангиев Р. Д. Адаптивные особенности звуковой сигнализации у прямокрылых насекомых. — В кн.: Поведение животных (экологические и эволюционные аспекты). М., 1972, с. 22—23.
- Жангиев Р. Д. Акустическая ориентация насекомых. — В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады на 27-м ежегодном чтении 4—5 апреля 1974 г., Л., 1975а, с. 35—56.
- Жангиев Р. Д. Акустическая ориентация беспозвоночных. — В кн.: Биоакустика / Под ред. В. Д. Ильичева. М., 1975б, гл. 3, с. 37—62.
- Жангиев Р. Д. Механорецепция. Слух. — В кн.: Руководство по физиологии органов чувств насекомых / Под ред. Г. А. Мазохина-Поршнякова. М., 1977, гл. 2, 3, с. 31—80.
- Жангиев Р. Д. Биоакустика насекомых (звуковая сигнализация и ориентация): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 1979 — 50 с.
- (Жангиев Р. Д., Дубровин Н. Н.) Zhantiev R. D., Dubrovina N. N. On the sensitivity of tympanal organs of katydids (Orthoptera, Tettigoniidae) to sounds of different frequencies. — In: XIII Int. Congr. Ent. (Moscow, 2—9 August, 1968): Proceedings. L., 1971, vol. 2, p. 45—46.
- Жангиев Р. Д., Дубровин Н. Н. Характеристики направленности слуховых рецепторов кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae). — В кн.: Адаптивные механизмы акустической ориентации. М., 1973, с. 160—167.
- Жангиев Р. Д., Дубровин Н. Н. Звуковые сигналы сверчков (Orthoptera, Oecanthidae, Gryllidae). — Зоол. журн., 1974, т. 53, с. 345—358.
- Жангиев Р. Д., Дубровин Н. Н. Звуковая сигнализация кузнечиков рода *Isophya* Wg. — W. (Orthoptera, Tettigoniidae). — Зоол. журн., 1977, т. 56, с. 38—51.
- Жангиев Р. Д., Калинин И. Н. Реакция на звук нисходящих нейронов в брюшном отделе центральной нервной системы прямокрылых насекомых (Orthoptera). — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1977, № 8, с. 66—71.
- Жангиев Р. Д., Калинин И. Н., Чуканов В. С. Функциональные характеристики двух центральных слуховых нейронов сверчка (*Gryllus bimaculatus*). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед. 1975а, № 2, с. 18—25.
- Жангиев Р. Д., Калинин И. Н., Чуканов В. С. Характеристики направленности тимпанальных органов сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae). — Энтотомол. обозр., 1975б, т. 54, с. 249—257.

- Жантiev Р. Д., Корсуновская О. С. Звуковая сигнализация и некоторые характеристики слуховой системы медведок (Orthoptera, Gryllotalpidae). — Зоол. журн., 1973, т. 52, с. 1789—1801.
- Жантiev Р. Д., Корсуновская О. С. Реакция на звук нисходящих нейронов в шейных коннективах сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae). — Энтотол. обозр., 1977, т. 56, с. 248—257.
- Жантiev Р. Д., Корсуновская О. С. Морфофункциональная организация тимпанальных органов кузнечика *Tettigonia cantans* Fuess. (Orthoptera, Tettigoniidae). — Зоол. журн., 1978, т. 57, с. 1012—1016.
- Жантiev Р. Д., Перов Н. А. Ультраструктура хордотональных сенсилл из тимпанального органа кузнечика *Decticus verrucivorus* L. (Orthoptera, Tettigoniidae). — В кн.: Электронная микроскопия твердых тел и биологических объектов. М., 1969, т. 2, с. 190—191, 338.
- Жантiev Р. Д., Сулханов А. В. Звуки муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). — Зоол. журн., 1977, т. 56, с. 1255—1258.
- Жантiev Р. Д., Чуканов В. С. Частотные характеристики тимпанальных органов сверчка. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., 1972а, № 2, с. 3—8.
- Жантiev Р. Д., Чуканов В. С. Реакция слуховой системы сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae) на внутривидовые звуковые сигналы. — Зоол. журн., 1972б, т. 51, с. 983—993.
- Закладной Г. А., Ратакова В. Ф., Гаврилов Л. Р., Сиротюк М. Г., Рябухин В. В. Спектральные характеристики акустических шумов вредителей хлебных злаков и прибор для определения зараженности зерна. — Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та зерна, 1970, вып. 71, с. 64—71.
- Закладной Г. А., Снюрин О. В. Прибор для определения скрытой зараженности зерна насекомыми. — Муком.-элеват. пром., 1977, № 7, с. 29—30.
- Иванов В. П. Электронно-микроскопическое исследование джонстонова органа жука *Acilius sulcatus*. — В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л., 1969, с. 140—151.
- Коро Антич Ф. Морфо-функциональная организация слуховых рецепторов *Empyreuma pugione* (L.) (Lepidoptera): Автореф. дис... канд. биол. наук. — М., 1979. — 19 с.
- Коро Ф., Фернандес А. Структура тимпанального органа тростниковой огневки *Diatraea saccharalis* (Fabr.) (Lepidoptera, Crambidae). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., 1973, № 3, с. 12—15.
- Корсуновская О. С. Звуковая сигнализация стеблевого сверчка *Oecanthus pellucens* Scop. (Orthoptera, Oecanthidae). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., 1978, № 4, с. 48—51.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Информационная организация и механизмы поведения у насекомых. — Журн. общ. биол., 1975, т. 36, с. 48—60.
- Попов А. В. Электрофизиологическое исследование свойств периферических нейронов слуховой системы саранчи. — Журн. эволюц. биохим. физиол., 1965, т. 1, с. 239—250.
- Попов А. В. Преобразование афферентной импульсации на уровне первых синаптических переключений слуховой системы саранчи. — В кн.: Эволюционная нейрофизиология и нейрохимия. Л., 1967, с. 54—67.
- Попов А. В. Сравнительное исследование коммуникационных звуковых сигналов и некоторых принципов организации слуховой системы цикад и прямокрылых. — В кн.: Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых. Л., 1969, с. 182—221. (Тр./Всесоюз. энтотол. о-во; т. 53).
- Попов А. В. Звуковые сигналы сверчков (Orthoptera, Gryllidae) южных районов европейской части СССР. — Энтотол. обозр., 1972, т. 60, с. 17—36.
- Попов А. В. Частотная избирательность реакции слуховых нейронов первого грудного ганглия сверчка *Gryllus bimaculatus*. — Журн. эволюц. биохим. физиол., 1973, т. 9, с. 265—277.
- Попов А. В. Строение тимбалов и характеристика звуковых сигналов пев-

- чих цикад (Homoptera, Cicadidae) южных районов СССР. — Энтомолог. обозр., 1975, т. 54, с. 258—290.
- Попов А. В., Шувалов В. Ф. Спектр, интенсивность и направленность призывного звукоизлучения сверчка *Gryllus campestris* в естественных условиях. — Журн. эволюц. биохим. физиол., 1974, т. 10, с. 72—80.
- Попов А. В., Шувалов В. Ф., Князев А. Н., Клар-Спасовская Н. А. Коммуникационные звуковые сигналы сверчковых (Orthoptera, Gryllidae) юго-западного Таджикистана. — Энтомолог. обозр., 1974, т. 53, с. 258—279.
- Правдин Ф. Н. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. — М.: Наука, 1978. — 271 с.
- Расницын С. П., Алексеев А. Н., Горностаева Р. М., Купринова Е. С., Потапов А. А., Разумова О. В. Отрицательные результаты испытания образцов звуковых генераторов, предназначенных для отпугивания комаров. — Мед. паразитол. паразитарн. болезни, 1974, т. 43, с. 706—708.
- Свидерский В. Л. Нервный контроль быстрых ритмических движений мышц насекомых (звукопроизводящий аппарат цикад, крыловой аппарат саранчи). — В кн.: Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых. Л., 1969, с. 94—131. (Тр. / Всесоюз. энтомолог. о-во; т. 53).
- Свидерский В. Л. Нейрофизиология полета насекомых. — Л.: Наука, 1973. — 215 с.
- Тамарина Н. А., Жантиев Р. Д., Федорова М. В. Частотные характеристики звуков полета и Джонстоновых органов симпатрических комаров рода *Aedes*. — Паразитология, 1980, т. 14, с. 398—401.
- Тыщенко В. П. Спонтанная электрическая активность нервной системы насекомых. — В кн.: Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых. Л., 1969, с. 148—181. (Тр. / Всесоюз. энтомолог. о-во; т. 53).
- Харкевич А. А. Борьба с помехами. — М.: Физматгиз, 1963. — 275 с.
- Черный А. Г., Жантиев Р. Д. Устройство для измерения временного сдвига между импульсными сигналами (а. с. 455 295 (СССР). — опубл. в Б. И., 1974, № 48.
- Чуканов В. С., Жантиев Р. Д. Влияние акустических трахей на функциональные характеристики слуховых органов кузнечика *Tettigonia cantans* Fuess. (Orthoptera, Tettigoniidae). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., 1978, № 4, с. 43—47.
- Шаров А. Г. Филогения ортоптероидных насекомых. — М.: Наука, 1968. — 217 с.
- Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. — М.; Л.: Советская наука, 1949. — 900 с.
- Шувалов В. Ф., Попов А. В. Реакция самок домового сверчка *Acheta domestica* на звуковые сигналы и ее изменение в онтогенезе. — Журн. эволюц. биохим. физиол., 1971, т. 7, с. 612—616.
- Шувалов В. Ф., Попов А. В. Исследование значения некоторых параметров призывных сигналов самцов сверчков *Gryllus bimaculatus* для фонотаксиса самок. — Журн. эволюц. биохим. физиол., 1973а, т. 9, с. 177—182.
- Шувалов В. Ф., Попов А. В. Значение ритмической организации призывной песни самцов сверчков рода *Gryllus* для фонотаксиса самок. — Зоол. журн., 1973 б, т. 52, с. 1179—1185.
- Шувалов В. Ф., Попов А. В. Механизм опознавания самками сверчков рода *Gryllus* призывных звуковых сигналов самцов своего вида. — В кн.: Сравнительная нейрофизиология и нейрохимия. Л., 1976, с. 37—43.
- Шувалов В. Ф., Попов А. В. Зависимость спектральной избирательности фонотаксиса сверчков (*Gryllus bimaculatus* Deg.) от условий предъявления звуковых стимулов. — Докл. АН СССР, 1979, т. 246, с. 247—256.
- Adam L. — J. Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (*Locusta migratoria*). — Z. vergl. Physiol., 1969, Bd. 63, S. 227—289.
- Adam L. — J. Vorzugsrichtungen nervöser Intensitätsfilter; Hörneuren in Gehirn

- der Heuschrecke *Locusta migratoria* (Acrididae). — Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere, 1977, Bd 81, S. 250—272.
- Adams R. E., Wolfe J. E., Milner M., Shellenberg J. A. Aural detection of grain infested internally with insects. — Science, N. Y., 1953, vol. 118, p. 163—164.
- Adams W. Intensity characteristics of the noctuid acoustic receptor. — J. gen. Physiol., 1971, vol. 58, p. 562—564.
- Agee H. R. Response of flying bollworm moths and other tympanate moths to pulsed ultrasound. — Ann. ent. Soc. Am., 1969a, vol. 62, p. 801—807.
- Agee H. R. Response of *Heliothis* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) to ultrasound when resting, feeding, courting, mating or ovipositing. — Ann. ent. Soc. Am., 1969b, vol. 62, p. 1122—1128.
- Agee H. R. Acoustic sensitivity of the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*. — Ann. ent. Soc. Am., 1969c, vol. 62, p. 1364—1367.
- Agee H. R., Webb J. C. Ultrasound for control of bollworms on cotton. — J. econ. Ent., 1969a, vol. 62, p. 1322—1326.
- Agee H. R., Webb J. C. Effects of ultrasound on capture of *Heliothis zea* and *Ostrinia nubilalis* moths in traps equipped with ultraviolet lamps. — Ann. ent. Soc. Am., 1969b, vol. 62, p. 1248—1252.
- Aidley I. J. Sound production in a Brazilian cicada. — J. exp. Biol., 1969, vol. 51, p. 325—337.
- Alexander R. D. Sound production and associated behavior in insects. — Ohio J. Sci., 1957, vol. 57, p. 101—113.
- Alexander R. D. Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. — In: Animal sounds and communication. Wash., 1960, p. 38—92.
- Alexander R. D. Acoustical communication in Arthropods. — A. Rev. Ent., 1967, vol. 12, p. 495—526.
- Alexander R. D., Moore T. E. Studies on the acoustical behaviour of 17-years Cicadas. — Ohio J. Sci., 1958, vol. 58, p. 107.
- Alexander R. D., Moore T. E. The evolutionary relationships of 17-years Cicadas and three new species (Homoptera, Cicadidae, *Magicicada*). — Univ. Mich. misc. Publ., 1962, N 121, p. 1—59.
- Alexander R. D., Thomas E. S. Systematic and behavioral studies on the crickets of the *Nemobius fasciatur* group (Orthoptera: Gryllidae: Nemobiinae). — Ann. ent. Soc. Am., 1959, vol. 52, p. 591—605.
- Arntz B. The hearing capacity of water bugs. — J. comp. Physiol., 1972, vol. 80, p. 309—311.
- Arntz B. Das Hörvermögen von *Nepa cinerea* L. Zur Funktionsweise der thorakalen Scolopalorgane. — J. comp. Physiol., sec. A, 1975, vol. 96, p. 53—72.
- Autrum H. Über Lautäusserungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden. — Z. vergl. Physiol., 1936, Bd 24, S. 321.
- Autrum H. Über Lautäusserungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von *Locusta* und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustidentyp. — Z. vergl. Physiol., 1940, Bd 28, S. 326—352.
- Autrum H. Über Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden. — Z. vergl. Physiol., 1941, Bd 28, S. 580—637.
- Autrum H. Phasische und tonische Antworten vom Tympanalorgan von *Tettigonia viridissima*. — Acustica, 1960, t. 10, p. 339—348.
- Autrum H., Schwartzkopff J., Swoboda H. Der Einfluss der Schallrichtung auf die Tympanalpotentiale von *Locusta migratoria* L. — Biol. Zbl., 1961, Bd 80, S. 385—402.
- Baier L. Contribution to the physiology of the stridulation and hearing in insects. — Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere, 1930, Bd 47, S. 151—248.
- Bailey W. J. Further investigations into the function of the «mirror» in *Tettigonioida* (Orthoptera). — Nature, Lond., 1967, vol. 215, p. 762—763.
- Bailey W. J. The mechanics of stridulation in bush crickets (*Tettigonioida*, Orthoptera). I. The tegminal generator. — J. exp. Biol., 1970, vol. 52, p. 495—505.

- Bailey W. J. Resonant wing systems in the Australian whistling moth *Hecatesia* (Agaristidae, Lepidoptera).—*Nature*, Lond., 1978, vol. 272, p. 444—446.
- Bailey W. J., Broughton W. B. The mechanics of stridulation in bush crickets (Tettigoniidae, Orthoptera). II. Conditions for resonance in the tegminal generator.—*J. exp. Biol.* 1970, vol. 52, p. 507—517.
- Bailey W. J., Robinson D. Song as a possible isolating mechanism in the genus *Homorocoryphus* (Tettigoniidae, Orthoptera).—*Anim. Behav.*, 1971, vol. 19, p. 390—397.
- Bailey W. J., Thomson P. Acoustic orientation in the cricket *Teleogryllus oceanicus* (Le Guillon).—*J. exp. Biol.*, 1977, vol. 67, p. 61—75.
- Ball E. E., Hill K. G. Functional development of the auditory system of the cricket, *Teleogryllus commodus*.—*J. comp. Physiol.*, sec. A, 1978, vol. 127, p. 131—138.
- Bauer Th. Zur Stridulation von Laufkäfern der Gattung *Elaphrus* Fabr. (Carabidae).—*Forma et Functio*, 1973, t. 6, p. 177—190.
- Bauer Th. Stridulation bei *Carabus irregularis* Fabr. (Col., Carabidae).—*Zool. Anz.*, 1975, Bd 194, S. 1—5.
- Bauer Th. Experimente zur Frage der biologischen Bedeutung des Stridulationsverhaltens von Käfern.—*Z. Tierpsychol.*, 1976, Bd 42, S. 57—65.
- Belton P. Nature response to sound in Pyralid moths.—*Nature*, Lond., 1962, vol. 196, p. 1188—1189.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes.—In: *Experimental analysis of insect behaviour*/Ed.: B. Browne. Berlin etc., 1974, p. 139—149.
- Belton P., Kempster R. H. A field test on the use of sound to repel the European corn borer.—*Entomologia exp. appl.*, 1962, t. 5, p. 281—288.
- Bennet-Clark H. C. The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets.—*J. exp. Biol.*, 1970, vol. 52, p. 619—652.
- Bennet-Clark H. C. Sound production in insects.—*Sci. Progr.*, 1975a, vol. 62, p. 263—283.
- Bennet-Clark H. C. Acoustics and the behaviour of *Drosophila*.—*Verh. dt. zool. Ges.*, Stuttgart, 1975b, S. 18—28.
- Bennet-Clark H. C., Ewing A. W. Pulse interval as a critical parameter in the courtship song of *Drosophila melanogaster*.—*Anim. Behav.*, 1969, vol. 17, p. 755—759.
- Bentley D. R. Intracellular activity in cricket neurons during the generation of behavior patterns.—*J. Insect Physiol.*, 1969a, vol. 15, p. 677—699.
- Bentley D. R. Intracellular activity in cricket neurons during generation of song patterns.—*Z. vergl. Physiol.*, 1969b, Bd 62, S. 267—283.
- Bentley D. R., Hoy R. R. Postembryonic development of adult motor patterns in crickets: a neural analysis.—*Science*, N. Y., 1970, vol. 170, p. 1409—1411.
- Blest A. D., Collett T. S., Pye J. D. The generation of ultrasonic signals by a New World arctiid moth.—*Proc. R. Soc.*, ser. B, 1963, vol. 158, p. 196—207.
- Boyan G. S. Directional responses to sound in the central nervous system of the cricket *Teleogryllus commodus* (Orthoptera: Gryllidae).—*J. comp. Physiol.*, sec. A, 1979a, vol. 130, p. 137—150.
- Boyan G. S. Directional responses to sound in the central nervous system of the cricket *Teleogryllus commodus* (Orthoptera: Gryllidae). II. A descending interneuron.—*J. comp. Physiol.*, sec. A, 1979b, vol. 130, p. 151—159.
- Broughton W. B., Samways M. J., Lewis D. B. Low-frequency sounds in non-resonant songs of some bush crickets (Orthoptera, Tettigoniidae).—*Entomologia exp. appl.*, 1975, t. 18, p. 44—54.
- Burrows M. The role of delayed excitation in the coordination of the some metathoracic flight motoneurons of a locust.—*J. comp. Physiol.*, 1973, vol. 83, p. 135—164.
- Burrows M., Rowell C. H. F. Connections between descending visual inter-

- neurons and metathoracic motoneurons in the locust. — J. comp. Physiol., 1973, vol. 85, p. 221—234.
- B u s n e l M.-C. Contribution à l'étude des émissions acoustiques des Orthoptères. Premier mémoire. Recherches sur les spectres de fréquence et sur les intensités. — Annls Épiphyt., 1953, t. 4, p. 333—421.
- B u s n e l R.-G. (Ed.). L'Acoustique des Orthoptères. — Annls Épiphyt. Fasc. Hors. Ser., Paris, 1955.
- B u s n e l R.-G. Étude de l'un des caractères physiques essentiels des signaux acoustiques réactogènes artificiels sur les Orthoptères et d'autres groupes d'Insectes. — Insectes Soc., 1956, t. 3, p. 11—16.
- B u s n e l R.-G. (Ed.). Acoustic behaviour of animals. — Amsterdam etc.: Elsevier, 1963.
- B u s n e l R.-G., B u s n e l M.-C., D u m o r t i e r B. Relations acoustiques interspécifiques chez les Ehippigeres. — Annls Épiphyt., 1956a, t. 3, p. 451—469.
- B u s n e l R.-G., C h a v a s s e P. Recherches sur les émissions sonores et ultrasonores d'Orthoptères à l'agriculture: Étude des fréquences. — Nuovo Cimento, ser. IX, suppl., 1951, vol. 7, p. 1.
- B u s n e l R.-G., D u m o r t i e r B. Observations sur le comportement acoustico-sexuel de la femelle d'*Ehippiger bitterensis*. — C. r. Soc. Biol., 1954, t. 148, p. 1589—1590.
- B u s n e l R.-G., D u m o r t i e r B. Étude du cycle genital du male d'*Ehippiger* (et son rapport avec le comportement acoustique). — Bull. Soc. zool. Fr., 1955, t. 80, p. 23—26.
- B u s n e l R.-G., D u m o r t i e r B. Rapport entre la vitesse de déplacement et l'intensité du stimulus dans le comportement acoustico-sexuel de la femelle d'*Ehippiger bitterensis*. — C. r. Acad. Sci., 1956, t. 242, p. 174—177.
- B u s n e l R.-G., D u m o r t i e r B. Vérification par des méthodes d'analyse acoustique des hypothèses sur l'origine du cri du Sphinx *Acherontia atropos* L. — Bull. Soc. ent. Fr., 1959, t. 64, p. 44—58.
- B u s n e l R.-G., D u m o r t i e r B., B u s n e l M.-C. Recherches sur le comportement acoustique des Ehippigeres. — Bull. biol. Fr. Belg., 1956b, t. 90, p. 219—286.
- B u s n e l R.-G., D u m o r t i e r B., P a s q u i n e l l i F. Phonotaxie de la femelle d'*Ehippiger* (Orthoptères) à des signaux acoustiques synthétiques. — C. r. Soc. Biol., 1955, t. 149, p. 11—13.
- B u s n e l R.-G., L o h e r W. Recherches sur le comportement de divers males d'Acridoidea soumis à des stimuli acoustiques artificiels — C. r. Acad. Sci., 1953, t. 237, p. 1557—1559.
- B u s n e l R.-G., L o h e r W. Mémoire acoustique directionnelle du male de *Chorthippus biguttulus* L. (Acrididae). — C. r. Soc. Biol., 1954a, t. 148, p. 993—995.
- B u s n e l R.-G., L o h e r W. Recherches sur le comportement de divers males d'acridiens à des signaux acoustiques artificiels. — Annls Sci. natur. Zool. Biol. Anim., 1954b, t. 16, p. 271—281.
- B u s n e l R.-G., L o h e r W., P a s q u i n e l l i F. Recherches sur les signaux acoustiques réactogènes pour divers males d'Acrididae. — C. r. Soc. Biol., 1954, t. 148, p. 1987—1991.
- C a d e W. Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. — Science, N. Y., 1975, vol. 190, p. 1312—1313.
- C a s a d a y B., H o y R. R. Auditory interneurons in the cricket *Teleogryllus oceanicus*: physiological and anatomical properties. — J. comp. Physiol., sec. A, 1977, vol. 121, p. 1—13.
- C l a r i d g e L. C. Sound production in species *Rhynchaenus* (= *Orchestes*) (Coleoptera: Curculionidae). — Trans. R. ent. Soc. Lond., 1968, vol. 120, p. 287—296.
- C l a r i d g e M. F., H o w s e P. E. Songs of some British *Oncopsis* species (Hemiptera: Cicadellidae). — Proc. R. ent. Soc. Lond., ser. A, 1968, vol. 43, p. 57—61.
- Č o k l A., G o g a l a M., B l a ž e v i č A. Principles of sound recognition in three pentatomid bug species (Heteroptera). — Biol. Vestn., 1978 (1979), vol. 2, p. 81—94.

- Čokl A., Kalmring K., Wittig H. The responses of auditory ventral-cord neurons of *Locusta migratoria* to vibration stimuli. — J. comp. Physiol., sec. A, 1977, vol. 120, p. 161—172.
- Coro F., Pérez M., Ramos F. Características de intensidad de los receptores acústicos de una polilla. — In: Evento Científico «250 Aniversario»: Resúmenes Facultad de Biología. La Habana. 1977, p. 128.
- Coro F., Talavera A., Zhantiev R. Respuesta del órgano tímpanico de un galerido, *Corcyra cephalonica* (Stainton) a la estimulación acústica. Observaciones preliminares. — In: Seminario de investigaciones de la facultad de ciencias/Univ. de la Habana. La Habana, 1973, p. 155.
- Dambach M. Der Vibrationssinn der Grillen. I. Schwellenmessungen an Beinen freibeweglicher Tiere. — J. comp. Physiol., 1972, vol. 79, p. 281—304.
- Dethier V. G. The physiology of insect senses. — London — N. Y.: Methuen, 1972. — 255 p.
- Dierl W. Akustische Warnung bei Lepidopteren. — NachrBl. bayer. Ent., 1975, Bd 24, S. 55—56.
- Dumortier B. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. — In: Acoustic behaviour of animals/Ed.: R.-G. Busnel. Amsterdam etc., 1963a, p. 277—345.
- Dumortier B. The physical characteristics of sound emissions in Arthropoda. — In: Acoustic behaviour of animals/Ed.: R.-G. Busnel. Amsterdam etc., 1963b, p. 346—373.
- Dumortier B. Ethological and physiological study of sound emission in Arthropoda. — In: Acoustic behaviour of animals/Ed.: R.-G. Busnel. Amsterdam etc., 1963c, p. 583—654.
- Dumortier B. Étude expérimentale de la valeur interspécifique du signal acoustique chez les éphippigères et rapport avec les problèmes d'isolement et de maintien de l'espèce (Orth. Ephippigeridae). — Anns Epiphyt., 1963d, t. 14, p. 5—23.
- Dumortier B. L'émission sonore dans le genre *Gromphadorhina* Brunner (Blattodea, Perisphaeriidae). — Bull. Soc. zool. Fr., 1965, vol. 90, p. 89—101.
- Dunning R. C. Warning sounds of moths. — Z. Tierpsychol., 1968, Bd 25, S. 129—138.
- Dunning D. C., Roeder K. D. Moth sounds and the insect-catching behavior of bats. — Science, N. Y., 1965, vol. 147, p. 173—174.
- Eggers F. Das thorakale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera Heterocera. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere, 1919, Bd 41, S. 273—376.
- Eibl E., Huber F. Central projections of tibial sensory fibers within the three thoracic ganglia of crickets (*Gryllus campestris* L., *Gryllus bimaculatus* De Geer). — Zoomorphologie, 1979, Bd 92, S. 1—17.
- Eichendorf A., Kalmring K. Projections of auditory ventral-cord neurons in the supraesophageal ganglion of *Locusta migratoria*. — Zoomorphologie, 1980, Bd 94, S. 133—149.
- Elepfandt A. von, Popov A. Auditory interneurons in the mesothoracic ganglion of crickets. — J. Insect Physiol., 1979, vol. 25, p. 429—441.
- Elsner N. Die neuromuskulären Grundlagen des Werbeverhaltens der Roten Keuleneuschrecke *Gomphocerippus rufus* L. — Z. vergl. Physiol., 1968, Bd 60, S. 308—350.
- Elsner N. The central nervous control of courtship behaviour in the grasshopper *Gomphocerippus rufus* L. (Orthoptera: Acrididae). — In: Symposium invertebrate neurobiology (Tihany, Hungary). Budapest, 1973, p. 261—285. Discuss., p. 285—287.
- Elsner N. Neuroethology of sound production in Gomphocerinae grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). I. Song patterns and stridulatory movements. — J. comp. Physiol., 1974, vol. 88, p. 67—102.
- Elsner N. Neuroethology of sound production of Gomphocerinae grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). II. Neuromuscular activity underlying stridulation. — J. comp. Physiol., sec. A, 1975, vol. 97, p. 291—322.
- Elsner N., Huber F. Die Organisation des Werbebesangs der Heuschrecke *Gomphocerippus rufus* L. — Z. vergl. Physiol., 1969, Bd 65, S. 389—423.

- Elsner N., Huber F. Neurale Grundlagen artspezifischer Kommunikation bei Orthopteren. — Fortschr. Zool., 1973, Bd 22, S. 1—48.
- Elsner N., Popov A. V. Neuroethology of acoustic communication. — Adv. Insect Physiol., 1978, vol. 13, p. 229—355.
- Enger P. S., Aidley D. J., Szabo T. Sound reception in the Brazilian cicada *Fidicina rana* Walk. — J. exp. Biol., 1969, vol. 51, p. 339—345.
- Ewing A. W. The antenna of *Drosophila* as a love song receptor. — Physiol. Ent., 1978, vol. 3, p. 33—36.
- Faber A. Laut und Gebardensprache bei Insekten. Teil I. — Stuttgart: Staatliches Museum, 1953. — 198 p.
- Fenton M. B., Roeder K. D. The microtymbals of some Arctiidae. — J. Lepid. Soc., 1974, vol. 28, p. 205—211.
- Finke C. Lautäusserungen und Verhalten von *Sigara striata* und *Callicorixa praeusta* (Corixidae Leach., Hydrocorisae Latr.). — Z. vergl. Physiol., 1968, Bd 58, S. 398—422.
- Friedman M. A light and electron microscopic study of sensory organs and associated structures in the foreleg tibia of the cricket, *Gryllus assimilis*. — J. Morph., 1972, vol. 138, p. 263—328.
- Friedrich H. Weitere vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane bei Orthopteren. — Z. wiss. Zool., 1930, Bd 137, S. 30—54.
- Frings H., Frings M. Sound against insects. — New scientist, 1965, vol. 26, p. 634—637.
- Frings H., Frings M. Sound production and reception by stored products insect pests — a review of present knowledge. — J. stored Prod. Res., 1971, vol. 7, p. 153—162.
- Fullard J. H., Fenton M. B. Acoustic and behavioural analyses of the sound produced by some species of Nearctic Arctiidae (Lepidoptera). — Can. J. Zool., 1977, vol. 55, p. 1213—1224.
- Fullard J. H., Fenton M. B., Simmons J. A. Jamming bat echolocation: the clicks of arctiid moths. — Can. J. Zool., 1979, vol. 57, p. 647—649.
- Fulton B. B. A demonstration of the location of auditory organs in certain Orthoptera. — Ann. ent. Soc. Am., 1928, vol. 21, p. 445—448.
- Fulton B. B. Rhythm, synchronism and alternation in the stridulation of Orthoptera. — J. Elisha Mitchell scient. Soc., 1934, vol. 50, p. 263—267.
- Gahan C. J. Stridulating organs in Coleoptera. — Trans. ent. Soc. Lond., 1900, p. 433.
- Gahan C. J. The death watch: notes and observations. — Entomologist, 1918, vol. 51, p. 153.
- Gewecke M., Schlegel P. Die Schwingungen der Antenne und ihre Bedeutung für die Flugsteuerung bei *Calliphora erythrocephala*. — Z. vergl. Physiol., 1970, Bd 67, S. 325—362.
- Chiradella H. Fine structure of the Noctuid moth ear. I. The transducer area and connections to the tympanic membrane in *Feltia subgothica* (Haworth). — J. Morph., 1971, vol. 134, p. 21—46.
- Gibson L. P. Stridulatory mechanisms and sound production in *Conotrachelus* (Coleoptera: Curculionidae). — Ann. ent. Soc. Am., 1967, vol. 60, p. 43—54.
- Gogala M. Die akustische Kommunikation bei der Wanze *Tritomegas bicolor* (L.) (Heteroptera, Cydnidae). — Z. vergl. Physiol., 1969, Bd 63, S. 379—391.
- Gogala M. Artspezifität der Lautäusserungen bei Erdwanzen (Heteroptera, Cydnidae). — Z. vergl. Physiol., 1970, Bd 70, S. 20—28.
- Graber V. Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. — Denkschr. Akad. Wiss., Wien, math.—nat. Kl., 1876, Bd 36.
- Gray E. G. The fine structure of the insect ear. — Phil. Trans. R. Soc., ser. B, 1960, vol. 243, p. 75—94.
- Gray E. G., Pumphrey R. J. Ultra-structure of the insect ear. — Nature, Lond., 1958, vol. 181, p. 618.
- Gwynne D. T. Mating behavior of *Neoconocephalus ensiger* (Orthoptera: Tettigoniidae) with notes on the calling song. — Can. Ent., 1977, vol. 109, p. 237—242.

- Hagiwara S. Neuro-muscular mechanism of sound production in the cicada. — *Physiologia comp. Oecol.*, 1956, t. 4, p. 142—153.
- Hagiwara S., Ushiyama H., Watanabe A. The mechanism of sound production in certain cicadas with special reference to the myogenic rhythm of insect muscles. — *Bull. Tokyo med. dent. Univ.*, 1954, vol. 1, p. 113—124.
- Hagiwara S., Watanabe A. Discharges in motoneurons of cicada. — *J. cell. comp. Physiol.*, 1956, vol. 47, p. 415—428.
- Harman D. M., Kranzler G. A. Sound production in the white—pine weevil, *Pissodes strobi*, and the northern pine weevil, *P. approximatus*. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1969, vol. 62, p. 134—136.
- Hartman H. B., Roth L. M. Stridulation by cockroach during courtship behaviour. — *Nature, Lond.*, 1967, vol. 216, p. 1243—1244.
- Hartley J. C., Robinson D. J., Warne A. C. Female response song in the ephippigerines *Steropleurus stali* and *Platystolus obvius* (Orthoptera, Tettigoniidae). — *Anim. Behav.*, 1974, vol. 22, p. 382—389.
- Haskell P. T. Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera: I. Analysis of the stridulation of and behaviour between males. — *Anim. Behav.*, 1957, vol. 5, p. 139—148.
- Haskell P. T. Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera: II. Stridulation of females and their behavior with males. — *Anim. Behav.*, 1958, vol. 6, p. 27—42.
- Haskell P. T. Insect sounds. — London: Witherby, 1961. — 189 p.
- Heiligenberg W. The stimulation of territorial singing in house crickets (*Acheta domesticus*). — *Z. vergl. Physiol.*, 1966, Bd 53, S. 114—129.
- Heiligenberg W. The effect of stimulus chirps on a cricket's chirping (*Acheta domesticus*). — *Z. vergl. Physiol.*, 1969, Bd 65, S. 70—97.
- Helversen D. von. Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae). — *J. comp. Physiol.*, 1972, vol. 81, p. 381—422.
- Helversen O. von, Elsner N. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device. — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1977, vol. 122, p. 53—64.
- Helversen D. von, Helversen O. von. Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. I. Der Gesang von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*. — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1975a, vol. 104, p. 273—299.
- Helversen D. von, Helversen O. von. Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. II. Das Lautschema von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*. — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1975b, vol. 104, p. 301—323.
- Helversen D. von, Helversen O. von. Das Lautschema von Bastarden zwischen zwei Feldheuschreckenarten. — *Verh. dt. zool. Ges., Karlsruhe*, 1975c, S. 114.
- Hill K. G. Carrier frequency as a factor in phonotactic behaviour of female crickets (*Teleogryllus commodus*). — *J. comp. Physiol.*, 1974, vol. 93, p. 7—18.
- Hill K. G., Boyan G. S. Directional hearing in crickets. — *Nature, Lond.*, 1976, vol. 262, p. 390—391.
- Hill K. G., Boyan G. S. Sensitivity to frequency and direction of sound in the auditory system of crickets (Gryllidae). — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1977, vol. 121, p. 79—97.
- Hill K. G., Loftus-Hills J. J., Gartside D. F. Premating isolation between the Australian field crickets *Teleogryllus commodus* and *T. oceanicus* (Orthoptera: Gryllidae). — *Aust. J. Zool.*, 1972, vol. 20, p. 153—163.
- Horridge G. A. Pitch discrimination in Orthoptera (Insecta) demonstrated by responses of central auditory neurons. — *Nature, Lond.*, 1960, vol. 185, p. 623—624.
- Horridge G. A. Pitch discrimination in locust. — *Proc. R. Soc., ser. B*, 1961, vol. 155, p. 218—231.
- Howse P. E. The fine structure and functional organization of chordotonal

- organs. — In: Invertebrate receptors /Eds.: J. D. Carthy, G. E. Newell. London etc., 1968, p. 169—198.
- Howse P. E., Claridge M. F. The fine structure of Johnston's organ of the leaf-hopper, *Oncopsis flavicollis*.—J. Insect Physiol., 1970, vol. 16, p. 1665—1675.
- Hoy R. R. Acoustic communication in crickets: a model system for the study of feature detection. — Fedn Proc., 1978, vol. 37, p. 2316—2323.
- Hoy R. R., Hahn J., Paul R. C. Hybrid cricket auditory behavior: evidence for genetic coupling in animal communication. — Science, N. Y., 1977, vol. 195, p. 82—84.
- Hoy R. R., Paul R. C. Genetic control of song specificity in crickets. — Science, N. Y., 1973, vol. 180, p. 82—83.
- Huber F. Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystem und insbesondere des Gehirns bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen.—Z. vergl. Physiol., 1960, Bd 44, S. 60—132.
- Huber F. The central nervous control of sound production in crickets and some speculations on its evolution. — Evolution, 1962, vol. 16, p. 429—442.
- Huber F. The role of the central nervous system in Orthoptera during coordination and control of stridulation. — In: Acoustic behaviour of animals /Ed.: R.-G. Busnel. Amsterdam etc., 1963, p. 440—488.
- Huber F. Neuronal background of species-specific acoustical communication in Orthopteran insects (Gryllidae). — In: Biol. Brains Proc. Symp. (London, 1972). — London, 1974a, p. 61—88.
- Huber F. Neural integration (central nervous system). — In: The physiology of Insecta /Ed.: M. Rockstein. 2nd Ed. London etc., 1974b, vol. 4, p. 3—100.
- Huber F. Principles of motor co-ordination in cyclically recurring behaviour in insects. — In: Simple nervous systems /Eds: P. N. R. Usherwood, D. R. Newth. London, 1975, Kap. 10, p. 381—413.
- Huber F. Lautäusserungen und Lauterkennen bei Insekten (Grillen). — 26 Jahresfeier Rhein.-Westf. Akad. Wiss., 1977, Vortr. 265, S. 15—66.
- Huber F. Nervensystem und Verhalten. Beispiele aus der Welt der Insekten. — In: Die Physiologie des 20 Jh. Zürich, 1978, S. 332—354.
- Huber F. — Verh. dt. zool. Ges., Stuttgart, 1980, (in press).
- Hungerford H. B. Stridulation of *Buena limnocastoris* Hungerford and systematic notes on the *Buena* of Douglas Lake region of Michigan, with the description of a new form.—Ann. ent. Soc. Am., 1924, vol. 17, p. 223—226.
- Jacobs W. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. — Z. Tierpsychol., Beih. 1, 1953, Bd 10.
- Johnstone B. M., Saunders J. C., Johnstone R. J. Tympanic membrane response in the cricket.—Nature, Lond., 1970, vol. 227, p. 625—626.
- Jones M. D. R. The acoustic behaviour of the bush cricket *Pholidoptera griseoptera*. 1. Alternation, synchronism and rivalry between males. — J. exp. Biol., 1966a, vol. 45, p. 15—30.
- Jones M. D. R. The acoustic behaviour of the bush cricket *Pholidoptera griseoptera*. 2. Interaction with artificial sound signals. — J. exp. Biol., 1966b, vol. 45, p. 31—44.
- Jones M. D. R. The effect of acoustic signals of the chirp rhythm in the bush cricket *Pholidoptera griseoptera*. — J. exp. Biol., 1974, vol. 61, p. 345—355.
- Jones M. D. R., Dambach M. Response to sound in crickets without tympanal organs (*Gryllus campestris* L.). — J. comp. Physiol., 1973, vol. 87, p. 89—98.
- Kahn M. C., Offenhauser W. First field tests of recorded mosquito sounds used for mosquito destruction.—Am. J. trop. Med., 1949, vol. 29, p. 811—825.
- Kalming K. The afferent auditory pathway in the ventral cord of *Locusta migratoria* (Acrididae). I. Synaptic connectivity and information processing among the auditory neurons of the ventral cord.—J. comp. Physiol., sec. A, 1975a, vol. 104, p. 103—141.

- Kalrmring K. The afferent auditory pathway in the ventral cord of *Locusta migratoria* (Acrididae). II. Responses of the auditory ventral cord neurons to natural sounds. — J. comp. Physiol., sec. A, 1975b, vol. 104, p. 143–159.
- Kalrmring K., Kühne R., Moysich F. The coding of sound signals in the ventral-cord auditory system of the migratory locust, *Locusta migratoria*. — J. comp. Physiol., sec. A, 1978, vol. 128, p. 213–226.
- Kalrmring K., Lewis B., Eichendorf A. The physiological characteristics of the primary sensory neurons of the complex tibial organ of *Decticus verrucivorus* L. (Orthoptera, Tettigoniidae). — J. comp. Physiol., sec. A, 1978, vol. 127, p. 109–121.
- Kalrmring K., Rehbein H., Kühne R. An auditory giant neuron in the ventral cord of *Decticus verrucivorus* (Tettigoniidae). — J. comp. Physiol., sec. A, 1979, vol. 132, p. 225–234.
- Kalrmring K., Rheinlaender J., Rehbein H. Akustische Neuronen im Bauchmark der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. — Z. vergl. Physiol., 1972a, Bd 76, S. 314–332.
- Kalrmring K., Rheinlaender J., Römer H. Akustische Neuronen im Bauchmark von *Locusta migratoria*. Der Einfluss der Schallrichtung auf die Antwortmuster. — J. comp. Physiol., 1972b, vol. 80, p. 235–352.
- Katsuki Y., Suga N. Electrophysiological studies on hearing in common insects in Japan. — Proc. Japan Acad., 1959, vol. 34, p. 633–638.
- Katsuki Y., Suga N. Neural mechanism of hearing in insects. — J. exp. Biol., 1960, vol. 37, p. 279–290.
- Kennel J., Egers F. Die abdominalen Tympanalorgane der Lepidopteren. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere, 1933, Bd 57, S. 1–104.
- Keppler E. Über das Richtungshören von Stechmücken. — Z. Naturf., 1958a, Bd 13b, S. 280–284.
- Keppler E. Zum Hören von Stechmücken. — Z. Naturf., 1958b, Bd 13b, S. 285–286.
- Kermarrec A., Mauléon H., Antun A. A. La stridulation de *Acromyrmex octospinosus* Reich (Formicidae, Attini). — Insectes Soc., 1976, t. 23, p. 29–48.
- Kirkpatrick R. L., Harein P. K. Inhibition of reproduction of Indian-meal moths, *Plodia interpunctella* by exposure to amplified sound. — J. econ. Ent., 1965, vol. 58, p. 920–921.
- Kleindienst H.-U. Schallbeugung und -reflexion am Grillenkörper im Frequenzbereich 5–20 kHz. — Verh. dt zool. Ges., Stuttgart, 1978, S. 160.
- Kutsch W. Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltensweisen von drei Grillenarten. — Z. vergl. Physiol., 1969, Bd 63, S. 335–378.
- Kutsch W., Huber F. Zentrale Versus periphere Kontrolle des Gesangs von Grillen (*Gryllus campestris*). — Z. vergl. Physiol., 1970, Bd 67, S. 140–159.
- Kutsch W., Otto D. Evidence for song production independent of head ganglia in *Gryllus campestris*. — J. comp. Physiol., 1972, vol. 81, p. 115–119.
- Kutz F. W. Evolution of an electronic mosquito repelling device. — Mosquito News, 1974, vol. 34, p. 369–375.
- Larsen O. N., Michelsen A. Biophysics of the ensiferan ear. III. The cricket ear as a four-input system. — J. comp. Physiol., sec. A, 1978, vol. 123, p. 217–227.
- Lechtenberg R. Acoustic response of the B-cell in noctuid moths. — J. Insect Physiol., 1971, vol. 17, p. 2395–2408.
- Leroy Y. Exemple d'espèces cryptiques par leurs émissions acoustiques (*Teleogryllus commodus* Walk., *Teleogryllus oceanicus* Le Guillou, Gryllinae, Orthopteres, Ensifères). — C. r. Acad. Sci. Paris, 1965, t. 260, p. 5343–5346.
- Leroy Y. Signaux acoustiques, comportement et systématique de quelques espèces de Gryllides (Orthoptères, Ensifères). — Bull. biol. Fr. Belg., 1966, t. 100, p. 63–134.
- Leston D., Pringle J. W. S. Acoustic behaviour in Hemiptera. — In: Acoustic behaviour of animals / Ed.: R.-G. Busnel. Amsterdam etc., 1963, p. 391–411.

- Lewis D. B. The physiology of the Tettigoniid ear. I. The implication of the anatomy of the ear to its function in sound reception.—*J. exp. Biol.*, 1974a, vol. 60, p. 821—837.
- Lewis D. B. The physiology of the Tettigoniid ear. IV. A new hypothesis for acoustic orientation behaviour.—*J. exp. Biol.*, 1974b, vol. 60, p. 861—869.
- Lewis D. B., Seymour C., Broughton W. B. The response characteristics of the tympanal organs of two species of bush cricket and some studies of the problem of sound transmission.—*J. comp. Physiol.*, sec. A, 1975, vol. 104, p. 325—351.
- Lindberg D., Elsner N. Sensory influence upon grasshopper stridulation.—*Naturwissenschaften*, 1977, Bd 64, S. 342.
- Loher W. Untersuchungen über den Aufbau und die Entstehung der Gesänge einiger Feldheuschreckenarten und den Einfluss von Lautzeichen auf das akustische Verhalten.—*Z. vergl. Physiol.*, 1957, Bd 39, S. 313.
- Loher W., Broughton B. Études sur le comportement acoustique de *Chorthippus bicolor* (Charp.), avec quelques notes comparatives sur des espèces voisines (Acrididae).—In: Colloque sur l'Acoustique des Orthoptères *Annls Epiphyt.*, Fasc. hors sér., 1955, p. 248.
- McKay J. M. The auditory system of *Homorocoryphus* (Tettigoniidae, Orthoptera).—*J. exp. Biol.*, 1969, vol. 51, p. 787—802.
- Mampe C. D., Neunzig H. H. Function of the stridulating organs of *Conotrachelus nenuphar* (Coleoptera: Curculionidae).—*Ann. ent. Soc. Am.* 1966, vol. 59, p. 614—615.
- Manning A. Antennae and sexual receptivity in *Drosophila melanogaster* females.—*Science*, N. Y., 1967, vol. 158, p. 136—137.
- Markl H. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. II. Erzeugung und Eigenschaften der Signale.—*Z. vergl. Physiol.*, 1968 Bd 60, S. 103—150.
- Markl H., Hölldobler B., Hölldobler T. Mating behavior and sound production in harvester ants (*Pogonomyrmex*, Formicidae).—*Insectes Soc.* 1977, t. 24, p. 191—212.
- Masters W. M. Insect disturbance stridulation: its defensive role.—*Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1979, vol. 5, p. 187—200.
- Mayer A. M. Experiments on the supposed auditory apparatus of the mosquito.—*Am. Nat.*, 1874, vol. 8, p. 577—592.
- Medioni J. Une nouvelle technique d'enregistrement actographique, applicable à la Drosophile et à des animaux plus petits.—*C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 1964, t. 158, p. 2185.
- Michel K. Das Tympanalorgan von *Gryllus bimaculatus* Degeer (Saltatoria, Gryllidae).—*Z. Morph. Tiere*, 1974, Bd 77, S. 285—315.
- Michel K. Das Tympanalorgan von *Cicada orni* L. (Cicadina, Homoptera) Eine licht- und elektronmikroskopische Untersuchung.—*Zoomorphologie*, 1975 Bd 82, S. 63—78.
- Michel K. Feinstrukturelle Besonderheiten im mesothorakalen Tympanalorgan der Ruderwanze *Callicorixa praeusta* (Heteroptera, Corixidae).—*Entomologischer Z.*, 1977, t. 3, p. 316—323.
- Michelsen A. Pitch discrimination in the locust ear. Observations on single sense cells.—*J. Insect Physiol.*, 1966, vol. 12, p. 1119—1131.
- Michelsen A. Frequency discrimination in the locust ear by means of four groups of receptor cells.—*Nature*, Lond., 1968, vol. 220, p. 585—586.
- Michelsen A. The physiology of the locust ear. I. Frequency sensitivity of single cells in the isolated ear.—*Z. vergl. Physiol.*, 1971a, Bd 71, S. 49—62
- Michelsen A. The physiology of the locust ear. II. Frequency discrimination based upon resonances in the tympanum.—*Z. vergl. Physiol.*, 1971b, Bd 71 S. 63—101.
- Michelsen A. The physiology of the locust ear. III. Acoustical properties of the intact ear.—*Z. vergl. Physiol.*, 1971c, Bd 71, S. 102—128.
- Michelsen A. Hearing in invertebrates.—In: *Handbook of sensory Physiology* /Eds.: H. Autrum et al. Berlin etc., 1974, vol. V/1, p. 389—422.

- Michelsen A. Sound reception in different environments. — In: Sensory ecology / Ed.: M. A. Ali. — New York etc., 1978, p. 345—373.
- Michelsen A., Larsen O. N. Biophysics of the ensiferan ear. I. Tympanal vibrations in bushcrickets (Tettigoniidae) studied with laser vibrometry. — J. comp. Physiol., sec. A, 1978, vol. 123, p. 193—203.
- Michelsen A., Nocke H. Biophysical aspects of sound communication in insects. — Adv. Insect Physiol., 1974, vol. 10, p. 247—296.
- Miller L. A. Structure of the green lacewing tympanal organ (*Chrysopa carnea*, Neuroptera). — J. Morph., 1970, vol. 131, p. 359—382.
- Miller L. A. Physiological responses of green lacewings (*Chrysopa*, Neuroptera) to ultrasound. — J. Insect Physiol., 1971, vol. 17, p. 359—382.
- Miller L. A. Directional hearing in the locust *Schistocerca gregaria* Forscal (Acrididae, Orthoptera). — J. comp. Physiol., sec. A, 1977, vol. 119, p. 85—98.
- Miller L. A., McLeod E. G. Ultrasonic sensitivity: a tympanal receptor in the green lacewing *Chrysopa carnea*. — Science, N. Y., 1966, vol. 154, p. 891—893.
- Miller L. A., Olesen J. Avoidance behavior in green lacewings. I. Behavior of free flying green lacewings to hunting bats and ultrasound. — J. comp. Physiol., sec. A, 1979, vol. 131, p. 113—120.
- Miller P. L. Rhythmic activities in the insect nervous system. — In: Experimental analysis of insect behaviour / Ed.: L. B. Browne. Berlin etc., 1974, p. 114—138.
- Moiseff A., Pollack G. S., Hoy R. R. Steering responses of flying crickets to sound and ultrasound: mate attraction and predator avoidance. — Proc. natn. Acad. Sci. U. S. A., 1978, vol. 75, p. 4052—4056.
- Moore T. E., Sawyer R. T. The mechanism of cicada tymbal action. — Am. Zool., 1966, vol. 6, p. 509.
- Moran D. T., Varela F. G., Rowley J. C. Evidence for active role of cilia in sensory transduction. — Proc. natn. Acad. Sci. U. S. A., 1977, vol. 74, p. 793—797.
- Mörchen A., Rheinlaender J., Schwartzkopff J. Latency shift in insect auditory nerve fibers. A neuronal time cue of sound direction. — Naturwissenschaften, 1978, Bd 65, S. 656.
- Morris G. K. Phonotaxis of male meadow grasshoppers (Orthoptera: Tettigoniidae). — J. N. Y. ent. Soc., 1972, vol. 80, p. 5—6.
- Morris G. K., Kerr G. E., Fullard J. H. Phonotactic preferences of female meadow katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: *Conocephalus nigropleurum*). — Can. J. Zool., 1978, vol. 56, p. 1479—1487.
- Morris G. K., Kerr G. E., Gwynne D. T. Calling song function in the bog katydid *Metrioptera sphagnorum* (Walker) (Orthoptera, Tettigoniidae): female phonotaxis to normal and altered song. — Z. Tierpsychol., 1975a, Bd 37, S. 502—514.
- Morris G. K., Kerr G. E., Gwynne D. T. Ontogeny of phonotaxis in *Orchelimum gladiator* (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalinae). — Can. J. Zool., 1975b, vol. 53, p. 1127—1130.
- Morris G. K., Pipher R. E. Tegminal amplifiers and spectrum consistencies in *Conocephalus nigropleurum* (Bruner). — J. Insect Physiol., 1967, vol. 13, p. 1075—1085.
- Möss D. Sinnesorgane im Bereich des Flügels der Feldgrille (*Cryllus campestris* L.) und ihre Bedeutung für die Kontrolle der Singbewegung und die Einstellung der Flügellage. — Z. vergl. Physiol., 1971, Bd 73, S. 53—83.
- Murphey R. K., Zaretsky M. D. Orientation to calling song by female crickets, *Scapsipedus marginatus* (Gryllidae). — J. exp. Biol., 1972, vol. 56, p. 336—352.
- Myers K. Oviposition and mating behaviour of the Queensland fruit fly (*Dacus (Strumeta) cacuminatus* (Hering)). — Aust. J. scient. Res., 1952, vol. 5, p. 264—281.
- Nelson M. Sound production in the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*: the sound-producing apparatus. — J. comp. Physiol., 1979, vol. 132, p. 27—38.

- Nickle D. Interspecific differences in frequency and other physical parameters of pair-forming sounds of bush katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae). — Ann. ent. Soc. Am., 1976, vol. 69, p. 1136—1144.
- Nickle D. A., Carlisle T. C. Morphology and function of female sound-producing structure in ensiferan Orthoptera with special emphasis on the Phaneropterinae. — Int. J. insect Morph. Embryol., 1975, vol. 4, p. 159—168.
- Nocke H. Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen. — Z. vergl. Physiol., 1971, Bd 74, S. 272—314.
- Nocke H. Physiological aspects of sound communication in crickets (*Gryllus campestris* L.). — J. comp. Physiol., 1972, vol. 80, p. 141—162.
- Nocke H. The tympanal trachea as an integral part of the ear in *Acripeza reticulata* Guérin (Orthoptera, Tettigonioidae). — Z. Naturf., 1974, Bd 29c, S. 652—654.
- Nocke H. Physical and physiological properties of the Tettigoniid («Grasshopper») ear. — J. comp. Physiol., sec. A, 1975, vol. 100, p. 25—57.
- Nottebohm F. — In: Worden F. G., Galambos R. Auditory processing of biologically significant sounds. Neurosci. Res. Progr. Bull., 1972, vol. 10, p. 1—119.
- Oester P. T., Ryker L. C., Rudinsky J. A. Complex male premating stridulation of the bark beetle *Hylurgops rugipennis* (Mann.). — Coleopta Bull., 1978, vol. 32, p. 93—98.
- Offenhauser W. H., Kahn M. C. The sounds of disease carrying mosquitoes. — J. acoust. Soc. Am., 1949, vol. 21, p. 259—263.
- Olesen J., Miller L. A. Avoidance behavior in green lecewings. II. Flight muscle activity. — J. comp. Physiol., sec. A, 1979, vol. 131, p. 121—128.
- Ossiannilsson F. Insect drummers. — Opusc. ent., suppl. 1949, t. 10.
- Otte D. Simple versus elaborate behaviour in grasshoppers. An analysis of communication in the genus *Syrbula*. — Behaviour, 1972, vol. 42, p. 291—322.
- Otte D., Cade W. On the role of olfaction in sexual and interspecies recognition in crickets (*Acheta* and *Gryllus*). — Anim. Behav., 1976, vol. 24, p. 1—6.
- Otto D. Untersuchungen zur nervösen Kontrolle des Grillengesangs. — Zool. Anz., Suppl., 1967, Bd 31, S. 585—592.
- Otto D. Hirnreizinduzierte komplexe Verhaltensfolgen bei Grillen. — Zool. Anz., Suppl., 1969, Bd 33, S. 472—477.
- Otto D. Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen. — Z. vergl. Physiol., 1971, Bd 74, S. 227—271.
- Paton J. A., Capranica R. R., Dragsten P. R., Webb W. W. Physical basis for auditory frequency analysis in field crickets (Gryllidae). — J. comp. Physiol., sec. A, 1977, vol. 119, p. 221—240.
- Paul D. H. Central projections of the tympanic fibres in noctuid moths. — J. Insect Physiol., 1973, vol. 19, p. 1785—1792.
- Paul R. C., Walker T. J. Arboreal singing in a burrowing cricket, *Anurogryllus arboreus*. — J. comp. Physiol., sec. A, 1979, vol. 132, p. 217—223.
- Pay T. L., Andersen F. A., Jessup G. L., Jr. Survival of *Drosophila melanogaster* pupa exposed to ultrasound. — Radiat. Res., 1978, vol. 75, p. 236—241.
- Payne R. S., Roeder K. G., Wallman J. Directional sensitivity of the ears of noctuid moths. — J. exp. Biol., 1966, vol. 44, p. 17—31.
- Payne T. L., Shorey H. H. Pulsed ultrasound for control of oviposition by cabbage looper moths. — J. econ. Ent., 1968, vol. 61, p. 3—7.
- Perdeck A. C. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of Grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *Ch. biguttulus* L.). — Behaviour, 1957, vol. 12, p. 1—75.
- Pérez M., Zhantiev R. D. Functional organization of the tympanal organ of the flour moth, *Ephestia kuehniella*. — J. Insect Physiol., 1976, vol. 22, p. 1267—1273.
- Pierce G. The songs of insects. — Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1948. — 329 p.
- Poisson R. Ordre des Hétéroptères. — In: Traité de zoologie. Paris, 1951, t. 10, p. 1657—1803.

- Pollack G. S., Hoy R. Temporal pattern as a cue for species-specific calling song recognition in crickets. — *Science*, N. Y., 1979, vol. 204, p. 429—432.
- Pond C. M. The initiation of flight in unrestrained locust, *Schistocerca gregaria*. — *J. comp. Physiol.*, 1972, vol. 80, p. 163—178.
- Popov A. V., Markovich A. M., Andjan A. S. Auditory interneurons in the prothoracic ganglion of the cricket, *Gryllus bimaculatus* de Geer. I. The large segmental auditory neuron (LSAN). — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1978, vol. 126, p. 183—192.
- Popov A. V., Shuvalov V. F. Phonotactic behavior of crickets. — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1977, vol. 119, p. 111—126.
- Popov A. V., Shuvalov V. F., Svetlogorskaja I. D., Markovich A. M. Acoustic behaviour and auditory system in insects. — In: *Mechanoreception* / Ed.: J. Schwartzkopff. Opladen, 1974, p. 281—306.
- Prager J. Die Hörschwelle des mesothorakalen Tympanalorgans von *Corixa punctata* Ill. (Hemiptera: Corixidae). — *J. comp. Physiol.*, 1973, vol. 86, p. 55—59.
- Prager J. The mesothoracic tympanic organ of *Corixa punctata* (Heteroptera, Corixidae). — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1976, vol. 110, p. 33—50.
- Prell H. Die Stimme des Totenkopfes (*A. atropos*). — *Zool. Jb., Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, 1920, Bd 42, S. 235.
- Pringle J. W. S. A physiological analysis of *Cicada* song. — *J. exp. Biol.*, 1954, vol. 31, p. 525—560.
- Pumphrey R. J. Hearing in insects. — *Biol. Rev.*, 1940, vol. 15, p. 107—132.
- Pumphrey R. J., Rawdon-Smith A. F. Frequency discrimination in insects: a new theory. — *Nature*, Lond., 1939, vol. 143, p. 806—807.
- Regen J. Das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* Fabr. als Gehörapparat experimentell nachgewiesen. — *Sber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. III*, 1908, Bd 117, S. 487—490.
- Regen J. Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Ein Beitrag zur Frage der Orientierung bei den Insekten. — *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, 1913, Bd 155, S. 193—200.
- Regen J. Über die Orientierung des Weibchens von *Lyogryllus campestris* L. nach dem Stridulationsschall des Männchens. Ein Beitrag zur Physiologie des tympanalen Sinnesorgans. — *Sber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. III*, 1923, Bd 132, S. 81—88.
- Regen J. Über die Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. durch künstlich erzeugte Töne und verschiedene Geräusche. — *Sber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I*, 1926, Bd 135, S. 329—368.
- Rehbein H.-G. Experimentell-anatomische Untersuchungen über den Verlauf der Tympanalnervenfasern im Bauchmark von Feldheuschrecken, Laubheuschrecken und Grillen. — *Verh. dt. zool. Ges.*, 1973, Bd 66, S. 184—189.
- Rehbein H.-G. Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der Hörbahn von *Locusta migratoria* (Acrididae, Orthoptera). — *Diss. Thesis, Ruhr — Univ., Bochum*, 1975.
- Rehbein H.-G. Auditory neurons in the ventral cord of the locust: morphological and functional properties. — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1976, vol. 110, p. 233—250.
- Rehbein H.-G., Kalmring K., Römer H. Structure and function of acoustic neurons in the thoracic ventral nerve cord of *Locusta migratoria* (Acrididae). — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1974, vol. 95, p. 263—280.
- Reid K. H. Periodical cicada: mechanism of sound production. — *Science*, N. Y., 1971, vol. 172, p. 949—951.
- Rheinlaender J. Transmission of acoustic information at three neuronal levels in the auditory system of *Decticus verrucivorus* (Tettigoniidae, Orthoptera). — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1975, vol. 97, p. 1—53.
- Rheinlaender J., Kalmring K. Die afferente Hörbahn im Bereich des Zentralnervensystems von *Decticus verrucivorus* (Tettigoniidae). — *J. comp. Physiol.*, 1973, vol. 85, p. 361—410.
- Rheinlaender J., Kalmring K., Popov A. V., Rehbein H.-G. Brain

- projections and information processing of biologically significant sounds by two large ventral cord neurons of *Gryllus bimaculatus* De Geer (Orthoptera, Gryllidae). — J. comp. Physiol., sec. A, 1976, vol. 110, p. 251—269.
- Rheinlaender J., Kalmring K., Römer H. Akustische Neuronen mit T-Struktur im Bauchmark von Tettigoniiden. — J. comp. Physiol., 1972, vol. 77, p. 208—224.
- Rheinlaender J., Mörchen A. «Time — intensity trading» in locust auditory interneurons. — Nature, Lond., 1979, vol. 281, p. 672—674.
- Risler H. Das Gehörorgan der Männchen von *Culex pipiens* L., *Aedes aegypti* L. und *Anopheles stephensi* Liston (Culicidae), eine vergleichend-morphologische Untersuchung. — Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere, 1955, Bd 74, S. 478—490.
- Risler H., Schmidt K. Die Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aedes aegypti* L. — Z. Naturf., 1967, Bd 22b, S. 759—762.
- Roeder K. D. The behaviour of free flying moths in the presence of artificial ultrasonic pulses. — Anim. Behav., 1962, vol. 10, p. 300—304.
- Roeder K. D. Nerve cells and insect behavior. — Cambridge: Harvard Univ. Press, 1963. — 188 p.
- Roeder K. D. Auditory system of noctuid moths. — Science, N. Y., 1966a, vol. 154, p. 1515—1521.
- Roeder K. D. Interneurons of the thoracic nerve cord activated by tympanic nerve fibers in noctuid moths. — J. Insect Physiol., 1966b, vol. 12, p. 1227—1244.
- Roeder K. D. Turning tendency of moths exposed to ultrasound while in stationary flight. — J. Insect Physiol., 1967, vol. 13, p. 873—888.
- Roeder K. D. Acoustic interneurons in the brain of noctuid moths. — J. Insect Physiol., 1969a, vol. 15, p. 825—838.
- Roeder K. D. Brain interneurons in noctuid moths: differential suppression by high sound intensities. — J. Insect Physiol., 1969b, vol. 15, p. 1713—1718.
- Roeder K. D. Acoustic alerting mechanisms in insects. — Ann. N. Y., Acad. Sci., 1971, vol. 188, p. 63—79.
- Roeder K. D. Acoustic and mechanical sensitivity of the distal lobe of the pilifer in choerocampine hawkmoths. — J. Insect Physiol., 1972, vol. 18, p. 1249—1264.
- Roeder K. D. Brain interneurons in noctuid moths: binaural excitation and slow potentials. — J. Insect Physiol., 1973, vol. 19, p. 1591—1601.
- Roeder K. D. Responses of the less sensitive acoustic sense cells in the tympanic organs of some geometrid and noctuid moths. — J. Insect Physiol., 1974, vol. 20, p. 55—66.
- Roeder K. D., Treat A. E. The acoustic detection of bats by moths. — XI Int. Congr. Ent. (Vienna, 1960).
- Roeder K. D., Treat A. E. The reception of bat cries by the tympanic organ of noctuid moths. — In: Sensory communication / Ed.: W. A. Rosenblith. New York etc., 1961a, p. 545—560.
- Roeder K. D., Treat A. E. The detection and evasion of bats by moths. — Am. Sci., 1961b, vol. 49, p. 135—148.
- Roeder K. D., Treat A. E. An acoustic sense in some hawkmoths (Choerocampinae). — J. Insect Physiol., 1970, vol. 16, p. 1069—1086.
- Roeder K. D., Treat A. E., Vande Berg J. S. Distal lobe of the pilifer: an ultrasonic receptor in choerocampine hawkmoths. — Science, N. Y., 1970, vol. 170, p. 1098—1099.
- Römer H. Die Informationsverarbeitung tympanaler Rezeptorelemente von *Locusta migratoria* (Acrididae, Orthoptera). — J. comp. Physiol., sec. A, 1976, vol. 109, p. 101—122.
- Roth L. M. A study of mosquito behaviour. An experimental study of the sexual behaviour of *Aedes aegypti* (Linnaeus). — Am. Midl. Nat., 1948, vol. 40, p. 451—487.
- Roth L. M., Hartman H. B. Sound production and its evolutionary significance in the Blattaria. — Ann. ent. Soc. Am., 1967, vol. 60, p. 740—751.
- Rowell C. H. F. Variable responsiveness of a visual interneurone in the free

- moving locust, and its relation to behaviour and arousal. — J. exp. Biol., 1971a, vol. 55, p. 727—747.
- Rowell C. H. F. Antennal cleaning, arousal and visual interneurone responsiveness in a locust. — J. exp. Biol., 1971b, vol. 55, p. 749—761.
- Rowell C. H. F., McKay J. M. An acridid auditory interneurone. I. Functional connections and response to single sounds. — J. exp. Biol., 1969, vol. 51, p. 231—245.
- Rupprecht R. Zur Artspezifität der Trommelsignale der Plekopteren (Insecta). — Oikos, 1969, vol. 20, p. 26—33.
- Ryker L. C. Calling chirps in *Tropisternus natator* (d'Orchymont) and *T. lateralis nimbatus* (Say) (Coleoptera, Hydrophilidae). — Ent. News, 1975, vol. 86, p. 179—186.
- Samways M. J. Song modification in the Orthoptera. I. Proclamation songs of *Platypleis* spp. (Tettigoniidae). — Physiol. Ent., 1976, vol. 1, p. 131—149.
- Samways M. J. Bush cricket interspecific acoustic interactions in the field (Orthoptera, Tettigoniidae). — J. nat. Hist., 1977, vol. 11, p. 155—168.
- Samways M. J., Broughton W. B. Song modification in the Orthoptera. II. Types of acoustic interaction between *Platypleis intermedia* and other species of the genus (Tettigoniidae). — Physiol. Ent., 1976, vol. 1, p. 287—297.
- Schaller F., Timm C. Das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge. — Z. vergl. Physiol., 1950, Bd 32, S. 468—481.
- Schauff F. Die elektronische Schwarmkontrolle. — Allg., dt. ImkerZtg, 1975, Bd 4, S. 93—95.
- Schwabe J. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. — Zoologica, Stuttgart, 1906, Bd 50, S. 1—154.
- Schwartzkopff J. Mechanoreception. — In: The physiology of Insecta / Ed.: M. Rockstein. 1st ed. New York etc., 1964, vol. 1, p. 509—561.
- Schwartzkopff J. Principles of signal detection by auditory pathways of invertebrates and vertebrates. — Abh. Rhein.-Westf. Akad. Wiss., 1974a, Bd 53, S. 331—344, Diskuss. S. 344—346.
- Schwartzkopff J. Mechanoreception. — In: The physiology of Insecta / Ed.: M. Rockstein. 2nd ed. New York, 1974b, vol. 2, p. 273—352.
- Schwarz, Kranz, Siche. — Dt. BauZtg, 1935, S. 392—393 (цит. по Hasskell, 1961).
- Selander J., Jansson A. Sound production associated with mating behaviour of the large pine weevil, *Hylobius abietis* (Coleoptera, Curculionidae). — Annls ent. fenn., 1977, vol. 43, 66—75.
- Seymour C., Lewis B., Larsen O. N., Michelsen A. Biophysics of the ensiferan ear. II. The steady-state gain of the hearing trumpet in bush-crickets. — J. comp. Physiol., sec. A, 1978, vol. 123, p. 205—216.
- Shaw K. C. An analysis of the phonoresponse of males of the true katydid, *Pterophylla camellifolia* (Fabricius) (Orthoptera, Tettigoniidae). — Behaviour, 1968, vol. 31, p. 203—260.
- Shaw K. C., Vargo A., Carlson O. V. Sounds and associated behavior of some species of *Empoasca* (Homoptera: Cicadellidae). — J. Kans. ent. Soc., 1974, vol. 47, p. 284—307.
- Shorey H. H., Payne T., Sower L. Evaluation of high — frequency sound for control of oviposition by corn ear-worm moths in sweet corn. — J. econ. Ent., 1972, vol. 65, p. 911—912.
- Simmons J. A. The neuronal generation of a simple rhythmical behaviour: singing in a cicada. — Nature, Lond., 1977, vol. 270, p. 243.
- Simmons J. A., Wever E. G., Pylka J. M. Periodical cicada: sound production and hearing. — Science, N. Y., 1971, vol. 171, p. 212—213.
- Simmons P., Young D. The tymbal mechanism and song patterns of the bladder cicada, *Cystosoma saundersii*. — J. exp. Biol., 1978, vol. 76, p. 27—45.
- Sismondo E. Stridulation and tegminal resonance in the tree cricket *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). — J. comp. Physiol., sec. A, 1979, vol. 129, p. 269—279.
- Shovmand O., Pedersen S. B. Tooth impact rate in the song of shorthorn-

- ned grasshopper: a parameter carrying specific behavioral information. — J. comp. Physiol., sec. A, 1978, vol. 124, p. 27—36.
- Smith R. L., Langley W. M. Cicada stress sound: an assay of its effectiveness as a predator defense mechanism. — *SWest Nat.*, 1978, vol. 23, p. 87—96.
- Snodgrass R. E. The thoracic mechanism of a grasshopper and its antecedents. — *Smithson. misc. Coll.*, 1929, vol. 82, p. 1—111.
- Soper R. S., Shewell G. E., Tyrrell D. *Colcondamyia auditrix* nov. sp. (Diptera: Sarcophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera: Cicadidae). — *Can. Ent.*, 1976, vol. 108, p. 61—68.
- Sotavalta O. The flight sounds of insects. — In: *Acoustic behaviour of animals*/Ed.: R.-G. Busnel. Amsterdam etc., 1963, p. 374—390.
- Souček B. Model of alternating and aggressive communication with the example of katydid chirping. — *J. theor. Biol.*, 1975, vol. 52, p. 399—417.
- Spangler H. G., Manley D. G. Sounds associated with the mating behavior of mutillid wasp. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1978, vol. 71, p. 389—392.
- Spooner J. D. The Texas bush crickets—its sounds and their significance. — *Anim. Behav.*, 1964, vol. 12, p. 235—244.
- Spooner J. D. Pair-forming acoustic systems of Phaneropterinae katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). — *Anim. Behav.*, 1968a, vol. 16, p. 197—212.
- Spooner J. D. Collection of male Phaneropterinae katydids by imitating sounds of the female. — *J. Ga Ent.*, 1968b, vol. 3, p. 45—46.
- Stout J. F., Huber F. Responses of the central auditory neurons of female crickets (*Gryllus campestris* L.) to the calling song of the male. — *Z. vergl. Physiol.*, 1972, Bd 76, S. 302—313.
- Stürmer R. Bioakustische Untersuchungen an der Schabe *Leucophaea maderae* (F.). — *Dt. ent. Z.*, 1967, Bd 14, S. 111—118.
- Suga N. Peripheral mechanism of hearing in locust. — *Japan J. Physiol.*, 1960, vol. 10, p. 533—546.
- Suga N. Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths. — *Japan J. Physiol.*, 1961, vol. 11, p. 666—677.
- Suga N. Central mechanism of hearing and sound localization in insects. — *J. Insect Physiol.*, 1963, vol. 9, p. 867—873.
- Suga N. Ultrasonic production and its reception in some neotropical Tettigoniidae. — *J. Insect Physiol.*, 1966, vol. 12, p. 1039—1050.
- Suga N. — In: Worden F. G., Galambos R. Auditory processing of biologically significant sounds. *Neurosci. Res. Progr. Bull.*, 1972, vol. 10, p. 1—119.
- Suga N., Katsuki Y. Central mechanism of hearing in insects. — *J. exp. Biol.*, 1961, vol. 38, p. 545—558.
- Swihart S. L. Hearing in butterflies (Nymphalidae: *Heliconius*, *Ageronia*). — *J. Insect Physiol.*, 1967, vol. 13, p. 469—476.
- Thurm U. An insect mechanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. — *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 1965, vol. 30, p. 75—82.
- Tischner H. Über den Gehörsinn von Stechmücken. — *Acustica*, 1953, t. 3, p. 335—343.
- Tischner H. Das Hören der Stechmücken. — *Attempo* (Nachrichten für die Freunde der Tübingen Univ.), 1954, H. 4, S. 23—26.
- Tischner H. Gehörsinn und Fluggeräusch bei Stechmücken. — *Umschau*, 1955, Bd 55, S. 368—370.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae). — *Zool. Anz., Suppl.*, 1955, Bd 18, S. 453—460.
- Treat A. E., Roeder K. D. A nervous element of unknown function in the tympanic organs of moths. — *J. Insect Physiol.*, 1959, vol. 3, p. 262—270.
- Uga S., Kuwabara M. On the fine structure of the chordotonal sensillum in antenna of *Drosophila melanogaster*. — *J. Electron Microsc.*, 1965, vol. 14, p. 173—181.
- Ulagaraj S. M. Sound production in mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae: *Scapteriscus*). — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1976, vol. 69, p. 299—306.
- Ulagaraj S. M., Walker T. J. Phonotaxis of crickets in flight: attraction

- of male and female crickets to male calling songs. — *Science*, N. Y., 1973, vol. 182, p. 1278—1279.
- Ulagaraj S. M., Walker T. J. Response of flying mole crickets to three parameters of synthetic songs broadcast outdoors. — *Nature*, Lond., 1975, vol. 252, p. 530—532.
- Van Tassel E. R. An audiospectrographic study of stridulation as an isolating mechanism in the genus *Berosus* (Coleoptera: Hydrophilidae). — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1965, vol. 58, p. 407—413.
- Vogel R. Über ein tympanales Sinnesorgan, das mutmasslich Hörorgan der Singzikaden. — *Z. Anat.*, Abt. 1, 1923, Bd 67, S. 190—231.
- Waldrón I. Courtship sound production in two sympatric sibling *Drosophila* species. — *Science*, N. Y., 1964, vol. 144, p. 191—193.
- Walker T. J. Specificity in the response of female tree crickets to calling songs of the males. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1957, vol. 50, p. 626—636.
- Walker T. J. Systematics and acoustic behavior of United States crickets of the genus *Orocharis* (Orthoptera: Gryllidae). — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1969a, vol. 62, p. 752—762.
- Walker T. J. Systematics and acoustic behavior of the genus *Cyrtoxipha* (Orthoptera: Gryllidae). — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1969b, vol. 62, p. 945—952.
- Walker T. J. Acoustic synchrony. Two mechanisms in the snowy tree cricket. — *Science*, N. Y., 1969c, vol. 166, p. 891—894.
- Walker T. J. Stridulatory movements in eight species of *Neoconocephalus* (Tettigoniidae). — *J. Insect Physiol.*, 1975a, vol. 21, p. 595—603.
- Walker T. J. Effects of temperature, humidity, and age on stridulatory rates in *Atlanticus* spp. (Orthoptera: Tettigoniidae: Decticinae). — *Ann. ent. Soc. Am.*, 1975b, vol. 68, p. 607—611.
- Walker T. J., Carlysle T. C. Stridulatory file teeth in crickets: taxonomic and acoustic implications (Orthoptera: Gryllidae). — *Int. J. Morph. Embryol.*, 1975, vol. 4, p. 151—158.
- Walker T. J., Dew D. Wing movements of calling katydids: fiddling finesse. — *Science*, N. Y., 1972, vol. 178, p. 174—176.
- Weber H. *Biologie der Hemipteren*. — Berlin: Springer, 1930. — 543 S.
- Weih A. S. Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und über das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecke. — *Z. Tierpsychol.*, 1951, Bd 8, S. 1—41.
- Weise K. Das mechanorezeptorische Beuteortungssystem von Notonecta. I. Die Funktion des tarsalen Scolopodialorgans. — *J. comp. Physiol.*, 1972, vol. 78, p. 83—102.
- White F. B. [Untitled communication]. — *Nature*, Lond., 1877, vol. 15, p. 293.
- Wilkinson R. C., McClelland W. T., Murillo R. M., Ostmark E. O. Stridulation and behavior in the southeastern *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). — *Fla Ent.*, 1967, vol. 50, p. 185—195.
- Winking-Nikolay A. Untersuchungen zur Bio-Akustik des Waldmistkäfers, *Geotrupes stercorosus* Scriba. — *Z. Tierpsychol.*, 1975, Bd 37, S. 515—541.
- Wishart G., Riordan D. F. Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). — *Can. Ent.*, 1959, vol. 91, p. 181—191.
- Wishart G., Sickle G. R. von, Riordan D. F. Orientation of the males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) to sound. — *Can. Ent.*, 1962, vol. 94, p. 613—626.
- Wohlens D. W., Huber F. Intracellular recording and staining of cricket auditory interneurons (*Gryllus campestris* L., *Gryllus bimaculatus* De Geer). — *J. comp. Physiol.*, sec. A, 1978, vol. 127, p. 11—28.
- Wojcik D. P. Tests for audible and ultrasonic sound production by stored-product insects. — *J. econ. Ent.*, 1968, vol. 61, p. 1414—1417.
- Wojcik D. P. Monitoring for audible and ultrasonic sound production by stored-product insects during mating. — *J. econ. Ent.*, 1969, vol. 62, p. 937.
- Woods E. F. Electronic prediction of swarming in bees. — *Nature*, Lond., 1959, vol. 184, p. 842—844.

- Worden F. G., Galambos R. Auditory processing of biologically significant sounds.—*Neurosci. Res. Progr. Bull.*, 1972, vol. 10, p. 1—119.
- Young D. Neuromuscular mechanism of sound production in Australian cicadas.—*J. comp. Physiol.*, 1972a, vol. 79, p. 343—362.
- Young D. Analysis of songs of some Australian cicadas (Homoptera, Cicadidae).—*J. Aust. ent. Soc.*, 1972b, vol. 11, p. 237—243.
- Young D., Ball E. Structure and development of the auditory system in the prothoracic leg of the cricket, *Teleogryllus commodus* (Walker). I. Adult structure.—*Z. Zellforsch.*, 1974, Bd 147, S. 293—312.
- Young D., Hill K. G. Structure and function of the auditory system of the cicada, *Cystosoma saundersii*.—*J. comp. Physiol.*, sec. A, 1977, vol. 117, p. 23—45.
- Zaretsky M. D. Specificity of the calling song and short term changes in the phonotactic response by female crickets *Scapsipedus marginatus* (Gryllidae).—*J. comp. Physiol.*, 1972, vol. 79, p. 153—172.
- Zaretsky M. D., Eibl E. Carrier frequency-sensitive primary auditory neurons in the crickets and their anatomical projection to the central nervous system.—*J. Insect Physiol.*, 1978, vol. 24, p. 87—95.
- Zeuner F. The prothoracic tracheal apparatus of Saltatoria (Orthoptera).—*Proc. R. ent. Soc. Lond.*, ser. A, 1936, vol. 11, p. 11—21.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Временные и частотные параметры звуковых сигналов прямокрылых (Ensifera) фауны СССР

Таблицы составлены по опубликованным ранее материалам (Дубровин, Жантиев, 1970; Жантиев, Дубровин, 1974, 1977; Жантиев, Корсуновская, 1973) и новым данным, полученным Н. Н. Дубровиным и О. С. Корсуновской. Приводятся значения средних арифметических и ошибок средних.

Таблица 1

Временные параметры призывных сигналов кузнечиков семейств Bradyporidae и Tettigoniidae

Вид	Температура, °С	Серия				число пульсов	Пульс			Длительность интерпульса, мс
		длительность, мс		частота, серия / с	длительность, мс*		частота, пульс / с			
		серии	интервала		пульса			интервала		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Bradyporidae										
<i>Deracantha onos</i>	25	—	—	—	—	трель	35,5±0,4	9,5±0,2	22	6,5±0,1
<i>Deracanthina deracanthoides</i>	25	—	—	—	—	трель	13,4±0,1	8,2±0,1	46	4,6±0,1
<i>Ephippiger ephippiger</i>	24	148,4±1,5	1300±35	0,7	1	1	83,0±2,6	29,7±1,1	—	35,7±1,2
Tettigoniidae										
<i>Conocephalus discolor</i>	22	92,2±0,5	18,0±0,4	9	3	3	14,2±0,2 18,0±0,2 23,7±0,4	7,6±0,1 18,6±0,5	34	5,8±0,2 3,2±0,1 4,5±0,1

* Если сигнал состоит из серий, последовательно даны длительности всех пульсов, интервалов и интерпульсов одной серии.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Homorocoryphus nitidulus</i>	21	—	—	—	трель	6,6±0,1	4,0±0,1	91	2,9±0,1
<i>Onconotus laxmanni</i>	22	43,4±0,4	2,6±0,1	22	2	14,2±0,1	9,1±0,2	43	4,4±0,1
<i>Tettigonia cantans</i>	24	—	—	—	трель	9,0±0,1	9,6±0,6	42	5,0±0,1
<i>T. ussuriana</i>	23	—	—	—	трель	16,0±0,4	32,3±1,5	16	4,5±0,4
<i>T. viridissima</i>	22	52,0±0,7	20,4±0,4	14	2	30,8±0,8	8,5±0,2	40	11,4±0,4
<i>T. caudata</i>	25	—	—	—	трель	16,4±0,2	17,8±0,6	56	9,3±0,2
<i>Gampsocleis glabra</i>	25	—	—	—	трель	12,0±0,1	5,7±0,1	31	7,2±0,3
<i>G. sedakovi</i>	26	—	—	—	трель	7,2±0,1	24,6±0,3	47	3,6±0,1
<i>Anadrymadusa retowskii</i>	25	299,1±4,7	393,8±18,5	1,5	2×4	8,9±0,1	12,5±0,2	34	11,0±0,2
<i>Paradrymadusa galitzini</i>	22	247,3±1,7	—	—	11	18,9±0,3	9,0±0,5	41	8,1±0,1
						24,7±0,4	18,6±3,3		3,7±0,2
						5,3±1,3	12,7±0,7		6,6±0,2
						5,0±0,6	12,7±0,6		3±1
						6,7±1,7	11,0±0,6		2,7±0,7
						8,7±2,7	10,0±0,6		3,7±0,7
						11,3±2,3	10,0±0,6		4,3±0,3
						12,1±1,8	9,0±1,5		5,0±0,6
						14,7±0,7	9,0±1,5		5,0±0,6
						15,3±1,3	10,0±1,2		6,3±0,9
						14,7±0,7	10,3±0,9		5,3±0,3
						15,0±0,6	10,0±0,6		6,0±1,2
						15,5±2,5	2,5±0,1		6,7±0,6
<i>Decticus verrucivorus</i>	24	63,2±1,1	60,8±2,4	8	2×2	6,9±0,4	6,9±0,2	80	7,0±0,2
						9,0±0,3	2,3±0,2		1,4±0,1
						9,6±0,4	5,3±1,0		4,3±0,1
						9,8±0,2	7,0±0,2		1,3±0,2
<i>D. albifrons</i>	25	35,1±1,5	153,8±5,9	5	1	13,8±2,2	16,5±0,4	—	16,0±0,8
<i>Medecticus assimilis</i>	25	87,7±0,6	149,6±8,0	4	2	40,6±0,5	17,5±1,2	25	6,9±0,2
						24,1±0,3	18,3±0,6		5,6±0,1
<i>Psorodonotus specularis</i>	25	67,3±0,7	1500±65	0,7	1	35,0±0,7	20,3±0,5	—	15,5±0,6
<i>Platycoleis intermedia</i>	25	244,6±2,6	330,3±3,4	1,7	4	36,6±1,7	—	16	—
						43,2±1,6			
						44,5±0,5			
						40,2±1,0			

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. escalearai</i>	25	—	—	—	трель	61,3±0,3	7,2±0,7	14	3,2±0,1
<i>P. affinis</i>	25	—	—	—	трель	85,2±1,0	20,0±0,3	10	16,3±0,2
<i>P. eversmanni</i>	25	50,2±0,5	2,3±0,1	19	3	5,5±0,3 8,5±0,1 17,7±0,2	5,7±0,2 5,0±0,1	63	5,7±0,2 2,2±0,1 2,5±0,1
<i>P. tessellata</i>	25	65,5±0,7	2000±30	0,5	1	33,3±1,3	15,5±0,8	—	16,7±0,4
<i>Sepiana sepium</i>	25	117,7±1,6	90,4±1,2	5	2	47,0±1,4 36,9±1,0	20,8±0,5	19	14,4±0,5 12,9±0,5
<i>Metrioptera roeseli</i>	24	—	—	—	трель	8,9±0,4	6,2±0,2	71	4,5±0,1
<i>M. bicolor</i>	24	49,0±1,7	13,1±0,4	17	3	8,6±0,3 10,5±0,4 12,4±0,4	3,5±0,2 4,0±0,1	68	6,2±0,3 1,8±0,1
<i>M. brachyptera</i>	25	95,9±3,9	160,0±10,0	4	3	17,2±1,0 20,9±0,8 22,4±0,8	7,5±0,4 8,1±0,2	35	2,1±0,1 9,2±0,8 4,6±0,3
<i>M. japonica</i>	25	120,0±0,5	181,8±6,7	3	3	33,0±0,6 19,6±0,2 31,9±0,3	11,2±0,1 9,5±0,1	27	5,3±0,1 9,6±0,2 7,2±0,1
<i>Pholidoptera frivaldskiyi</i>	25	154,2±2,3	45,0±5,5	5	2	20,0±0,2 82,5±0,9	17,8±0,3	26	5,0±0,1 14,5±0,5 11,6±0,3
<i>Ph. pustulipes</i>	20	119,0±2,4	377,0±43,0	2,5	3	10,3±0,8 18,3±0,6 29,5±0,8	25,0±0,9 21,5±0,7	22	9,3±0,4 12,9±0,2 11,6±0,5
<i>Ph. cinerea</i>	20	111,8±1,2	593,9±9,9	1,5	3	19,0±0,4 25,4±0,7 35,3±1,0	9,8±0,4 9,8±0,2	25	11,1±0,3 5,8±0,4 5,3±0,2

Таблица 2

Временные параметры призывных сигналов кузнечиков семейства *Tettigoniidae* (подсемейство *Phaneropterinae*)

Вид	Температура, °C	I компонент сигнала, длительность, мс	II компонент сигнала, длительность, мс	Длительность интервала между I и II компонентами, мс
<i>Phanoptera nana</i>	24	57 ± 2	—	—
<i>Leptophyes albovittata</i>	24	18,4 ± 0,8	—	—
<i>Isophya taurica</i>	22	264 ± 8	2,0 ± 0,2	1000 ± 16
<i>I. štysi</i>	22	144 ± 3	—	—
<i>I. stepposa</i>	22	710 ± 26	10 ± 1	161 ± 2
<i>I. rossica</i>	22	140 ± 3	585 ± 40	4200 ± 125
<i>I. brunneri</i>	22	32 ± 2	60 ± 1	775 ± 18
<i>I. gracilis</i>	22	56 ± 1	138 ± 3	255 ± 5
<i>Isophya sp.</i>	22	400 ± 9	—	—
<i>Barbitistes constrictus</i>	22	843 ± 17	39 ± 2	391 ± 11
<i>Poecilimon bey-bienkoi</i>	24	375 ÷ 400	405 ÷ 410	1580 ÷ 1740
<i>Tylopsis lilifolia</i>	24	7,1 ± 0,3	—	—

Таблица 3

Временные параметры призывных сигналов сверчковых (*Grylloidea*)

Вид	Температура, °C	Серия						Пульс	
		длительность, мс	интервал, мс	частота, серия/с	число пульсов*	длительность, мс**	интервал, мс	частота, пульс/с	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Oecanthidae									
<i>Oecanthus pellucens</i>	25	470 ± 21	650 ± 73	0,9	24 ± 1	15,0 ± 0,3	4,0 ± 0,2	53	
<i>Oe. turanicus</i>	25	970 ± 58	205 ± 13	0,8	27 ± 2	21,0 ± 0,1	8,5 ± 0,3	34	

* Без статистической оценки приводятся значения, наблюдавшиеся более чем в 80% проанализированных серий.

** Если сигнал состоит из серий, последовательно дашы длительности всех пульсов в серии.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gryllidae								
Gryllinae								
<i>Turanogryllus lateralis</i>	25	77 ± 1	353 ± 5	2,3	2	37,3 ± 0,5 32,4 ± 0,7	12,6 ± 0,9	21
<i>Gryllodinus kerkennensis</i>	25	—	—	—	трель	54,0 ± 0,6	1,5 ± 0,3	60
<i>G. odicus</i>	25	—	—	—	трель	45,2 ± 0,1	20,0 ± 0,1	18
<i>Tartarogryllus tartarus</i>	25	64 ± 1	126 ± 4	5,2	4	5,3 ± 0,1	7,0 ± 0,2	15
						12,5 ± 0,2	5,5 ± 0,1	50
						13,3 ± 0,2	6,5 ± 0,1	
						14,3 ± 0,1		
<i>T. burdigalensis</i>	25	157 ± 4	246 ± 5	2,6	13 ± 0,1	6,1 ± 0,1	4,2 ± 0,1	97
<i>Melanogryllus desertus</i>	25	350 ± 10	1100 ± 106	0,7	13 ± 0,2	13,0 ± 0,2	12,0 ± 0,2	40
<i>Modicogryllus pallipalpis</i>	25	101 ± 2	610 ± 23	1,4	10	8,1 ± 0,2	2,1 ± 0,1	98
<i>M. frontalis</i>	25	180 ± 5	670 ± 17	1,2	17 ± 1	4,0 ± 0,1	6,8 ± 0,2	92
<i>Acheta domesticus</i>	25	128 ± 2	570 ± 21	1,3	3	25,1 ± 0,2	26,0 ± 0,2	20
						26,9 ± 0,2	25,9 ± 0,2	
						27,0 ± 0,1		
<i>Gryllus bimaculatus</i>	25	147 ± 1	182 ± 2	3,0	4	21,3 ± 0,5	16,9 ± 0,3	25
						22,9 ± 0,3	17,1 ± 0,3	
						24,0 ± 0,1	18,0 ± 0,1	
						24,2 ± 0,1		
Nemobiinae								
<i>Pteronemobius heydeni</i>	25	1400 ± 50	1800 ± 50	0,3	70 ± 5	13,9 ± 0,2	5,1 ± 0,1	50
<i>P. nitidus</i>	25	510 ± 36	250 ± 15	1,4	50 ± 3	8,0 ± 0,1	3,1 ± 0,1	90
Gryllotalpidae								
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	22	—	—	—	трель	18,0 ± 0,4	12,9 ± 0,4	32,1 ± 0,1
<i>G. unispina</i>	30	—	—	—	трель	9,3 ± 0,1	5,7 ± 0,1	67,6 ± 0,4

Частотные параметры призывных сигналов длинноусых прямокрылых (Ensifera)

Вид	Диапазон частот звука, кГц	Доминирующая частота (основная), кГц	Вид	Диапазон частот звука, кГц	Доминирующая частота (основная), кГц
Bradyporidae					
<i>Ephippiger ephippiger</i>	8—45	21	<i>I. stepposa</i>	15—36	19
<i>Deracantha onos</i>	10—50	15—20	<i>I. rassica</i>	10—28	14
<i>Deracanthina deracanthoides</i>	11—60	15—20	<i>I. brunneri</i>	20—41	25
Tettigoniidae					
<i>Conocephalus discolor</i>	15—100	30	<i>I. gracilis</i>	19—40	25
<i>Homorocoryphus nitidulus</i>	10—30	18	<i>Isophya sp.</i>	20—45	25
<i>Onconotus laxmanni</i>	10—50	20	<i>Barbitistes constrictus</i>	15—80	24
<i>Tettigonia cantans</i>	5—50	8	<i>Poecilimon boldyrevi</i>	19—50	23
<i>T. ussuriana</i>	6—60	9	Stenopelmatidae		
<i>T. viridissima</i>	7—60	10	<i>Magretia mutica</i> (звук протеста)	0,02—20	3,1
<i>T. caudata</i>	5—100	10	Oecanthidae		
<i>Gampsocleis glabra</i>	6—65	9	<i>Oecanthus pellucens</i>		3,4
<i>G. sedakovi</i>	7—70	10	<i>Oe. turanicus</i>		2,9
<i>Anadrymadusa retowskii</i>	2—45	15	Gryllidae		
<i>Decticus verrucivorus</i>	8—60	15	<i>Turanogryllus lateralis</i>	6,3—6,7	6,5
<i>D. albifrons</i>	7—60	8	<i>Gryllodinus kerkennensis</i>	5,6—6,5	5,9
<i>Medecticus assimilis</i>	6—60	16	<i>G. odicus</i>	3,3—4,2	3,8
<i>Psorodonotus specularis</i>	4—80	11	<i>Tartarogryllus tartarus</i>	5,8—7,0;	6,2
<i>Platycleis intermedia</i>	13—50	24		16,8—26,2*	18,5
<i>P. escalerae</i>	10—60	16	<i>T. burdigalensis</i>	4,0—6,0	5,2
<i>P. affinis</i>	10—50	25		16,0—30,1*	24,5
<i>P. eversmanni</i>	10—80	50	<i>Melanogryllus desertus</i>	4,1—6,0	5,0
<i>P. tessellata</i>	9—75	35	<i>Modicogryllus pallipalpis</i>	19,6—34,5*	25,8
<i>Sepiana sepium</i>	8—60	19		5,1—5,8	5,4
<i>Metrioptera roeseli</i>	10—50	20	<i>M. frontalis</i>	20,0—35,0*	28,0
<i>M. bicolor</i>	13—60	24		5,8—7,0	6,5
<i>M. brachyptera</i>	15—55	30	<i>Gryllus bimaculatus</i>	16,0—25,0*	23,0
<i>M. japonica</i>	12—60	18	<i>Pteronemobius heydeni</i>	4,4—5,1	4,8
<i>Pholidoptera frivaldskii</i>	6—60	10	<i>P. nitidus</i>	5,1—8,0	6,7
<i>Ph. cinerea</i>	10—90	25		30,0—38,0*	35,7
<i>Ph. pustulipes</i>	10—70	35	Gryllotalpidae		
<i>Isophya taurica</i>	9—29	15	<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	1,0—3,0	1,5
<i>I. štysi</i>	10—30	18	<i>G. unispina</i>	1,0—3,0	1,5

* Высокая астотичные компоненты сигнала.

Временные параметры прекопуляционных сигналов сверчковых (Grylloidea)

Вид	Температура, °С	Серия макропульсов				Макропульс		Микропульс	
		Длительность, мс		частота, та, серия/с	число макропульсов	длительность, мс	частота, макропульс/с	длительность, мс	частота, микропульс/с
		серии	интервала						
Oecanthidae	25	—	—	—	—	12,2	66,5	—	—
<i>Oecanthus pellucens</i>	25	—	—	—	—	15,3±0,6	—	—	55
Gryllidae	25	—	—	—	—	10,5±0,5	—	—	100
<i>Gryllodinus odicus</i>	25	40±1	125±15	1,5	1	11,1±0,5	—	—	90
<i>Tartarogryllus tartarus</i>	25	—	—	6,0	2	12,0±0,1	—	—	66
<i>T. burdigalensis</i>	25	35±1	630±10	1,5	2	11,0±0,4	—	—	125
<i>Melanogryllus desertus</i>	25	128±2	270±8	2,5	3	6,1±0,1	—	—	100
<i>Modicogryllus pallipalpis</i>	25	140±3	365±15	2,0	3	14,0±0,2	—	—	20
<i>M. frontalis</i>	25	—	—	6,0	1	10,0±0,3	—	—	24
<i>Gryllus bimaculatus</i>	25	—	—	3,0	1	—	—	—	120
<i>Acheta domesticus</i>	25	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pteronemobius nitidus</i>	25	—	—	—	—	—	—	—	—
Gryllotalpidae	22	—	—	—	—	—	—	—	45,1±0,6
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	30	—	—	—	—	—	—	—	110±2*
<i>G. unispina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	85±2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	53±1

* Прекопуляционный сигнал одношпильной медведки представляет собой грель с изменяющимися временными характеристиками и интенсивностью. Приводятся параметры трех чередующихся ее периодов.

Т а б л и ц а 6

Частотные параметры прекопуляционных сигналов сверчков (Gryllidae).

Вид	Высокочастотный компонент	
	границы спектральных составляющих, кГц	доминирующая частота, кГц
<i>Tartarogryllus tartarus</i>	16—30	20
<i>T. burdigalensis</i>	15—30	25
<i>Melanogryllus desertus</i>	15—32	25
<i>Modicogryllus pallipalpis</i>	19—35	28
<i>M. frontalis</i>	22—50	25
<i>Gryllus bimaculatus</i>	10—25	16
<i>Acheta domesticus</i>	13—25	20

Оглавление

Введение	5
Часть I	
АКУСТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ	
Глава 1. Механизмы звукоизлучения	9
Глава 2. Физические характеристики звуковых сигналов	19
Глава 3. Слуховые органы	30
Строение слуховых органов	31
Ультраструктурная организация и функциональные характеристики слуховых рецепторов (хордотональных сенсилл)	36
Ультраструктурная организация хордотональных сенсилл	36
Функциональные характеристики хордотональных сенсилл	37
Функциональная организация слуховых органов	41
Тимпанальные органы	41
Джонстоновы органы	61
Глава 4. Центральные отделы слуховых анализаторов	63
Слуховые интернейроны	63
Связи слуховых анализаторов с эффекторными системами	83
Нисходящие нейроны в шейных коннективах сверчков	88
Нисходящие нейроны в брюшном отделе ЦНС прямокрылых	92
Глава 5. Акустическое поведение	94
Типы звуковых сигналов	94
Реакции насекомых на звуковые сигналы	99
Часть II	
РАСПОЗНАВАНИЕ КОММУНИКАЦИОННЫХ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ	
Глава 6. Сравнительный анализ звуковых сигналов симпатрических видов	106
Глава 7. Реакции насекомых на коммуникационные звуковые сигналы и их модели	121
Выделение информативных элементов в звуковых сигналах	122
Помехоустойчивость акустических систем связи	135
Глава 8. Особенности функционирования слуховых анализаторов при распознавании коммуникационных звуковых сигналов	138
Распознавание внутривидовых сигналов	139
Функции слуховых органов	139
Функции центральных слуховых нейронов	142
Распознавание коспецифических призывных сигналов	148
Функции слуховых органов	149
Функции центральных слуховых нейронов	151
Глава 9. Механизмы распознавания звуковых сигналов у насекомых	156
Часть III	
ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА	
Глава 10. Адаптивные свойства коммуникационных звуковых сигналов и условия акустической ориентации	166
Сравнительный анализ звуковых сигналов	167
Экспериментальные данные	168
Глава 11. Акустическая ориентация	176
Акустическая ориентация в полете	176
Реакция летающих насекомых на наземные источники звука	178
Акустическая ориентация в наземных условиях	180
Глава 12. Пространственный слух	186
Функции слуховых органов	186
Функции центральных слуховых нейронов	202
Прикладные проблемы биоакустики насекомых	217
Введение	225
Литература	227
Приложение	247

Contents

Introduction	5
Part I	
ACOUSTIC COMMUNICATION SYSTEMS IN INSECTS	
Chapter 1. Sound-producing mechanisms	9
Chapter 2. Physical characteristics of acoustic signals	19
Chapter 3. Auditory organs	30
Structure of the auditory organs	31
Fine structure and functional characteristics of the auditory receptors (chordotonal sensilla)	36
Functional organization of the auditory organs	41
Tympanal organs	41
Johnston's organs	61
Chapter 4. Central parts of the auditory system	63
Auditory interneurons	63
Connections between the auditory system and efferent systems	87
Descending neurons in the cervical connectives of crickets	88
Descending neurons in the abdominal nerve cord of orthopteran insects	92
Chapter 5. Acoustic behaviour	94
Types of acoustic signals	94
Reactions of insects to acoustic signals	99
Part II	
RECOGNITION OF ACOUSTIC SIGNALS	
Chapter 6. Comparative analysis of acoustic signals of sympatric species	106
Chapter 7. Reactions of insects to acoustic signals and their models	121
Informative parameters of acoustic signals	122
Noiseproof factor of acoustic communication systems	135
Chapter 8. Features of functions of the auditory system during recognition of acoustic signals	138
Recognition of the intraspecific signals	139
Functions of the auditory organs	139
Functions of the central auditory neurons	142
Recognition of the conspecific calling songs	148
Functions of the auditory organs	149
Functions of the central auditory neurons	151
Chapter 9. Mechanisms of recognition of acoustic signals in insects	156
Part III	
SOUND SOURCE LOCALIZATION	
Chapter 10. Adaptive features of acoustic signals and conditions for acoustic orientation	166
Comparative analysis of acoustic signals	167
Experimental data	168
Chapter 11. Acoustic orientation	176
Acoustic orientation during flight	176
Reactions of flying insects to terrestrial sound source	178
Acoustic orientation in terrestrial environments	180
Chapter 12. Directional hearing	186
Functions of the auditory organs	186
Functions of the central auditory neurons	202
Applied aspects of insect bioacoustics	217
References	227