

УДК 595.728:591.185

ФУНКЦИИ ХОРДОТОНАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ КУЗНЕЧИКОВ (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE)

© 2021 г. Р. Д. Жантиев,* О. С. Корсуновская**

Кафедра энтомологии биологического факультета
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1–12, Москва, 119234 Россия
*e-mail: zhantiev@mail.ru, **e-mail: korsuno@mail.ru

Поступила в редакцию 10.07.2021 г.

После доработки 28.08.2021 г.

Принята к публикации 28.08.2021 г.

С помощью электрофизиологических методов изучена слуховая и вибрационная чувствительность идентифицированных одиночных слуховых рецепторов кузнечиков. В промежуточном органе выявлены нейроны, реакция которых на виброускорение в значительном частотном диапазоне не зависит от частоты стимула; наряду с ними имеются клетки, демонстрирующие повышенную чувствительность к частотам 0.4–0.8 кГц (на смещение), и (или) 0.1–0.3, 1–1.2 кГц, и 1.4–3 кГц при всех параметрах вибраций. Кроме того, у большинства изученных рецепторов наблюдается зона повышенной чувствительности к высокочастотным вибрациям (1.5–2.5 кГц). У сенсилл слухового гребня выявлена повышенная чувствительность в области 0.1–0.3, 0.4–0.8, 1.0–1.2 и 1.4–2.5 кГц. У одной и той же сенсиллы при восприятии разных параметров вибраций оптимальные частоты могут находиться в разных частотных диапазонах. Такие различия в чувствительности к виброускорению, виброскорости и смещению, а также разные оптимальные частоты у рецепторов промежуточного органа и слухового гребня могут быть обусловлены различиями в размерах, положении и деталях строения сенсилл, их собственными резонансами и реакциями на резонансные колебания участка трахеи, на котором расположены виброрецепторы. Таким образом, хордотональная сенсилла – это бифункциональный механорецептор, который наряду со слуховой чувствительностью может сочетать функции как приемника смещения, так и акселерометра за счет различий в механических свойствах клеток сенсиллы и окружающих ее структур.

Ключевые слова: кузнечики, тимпанальный орган, бифункциональные слуховые рецепторы, вибрационная чувствительность.

DOI: 10.31857/S0367144521030035

Восприятие акустических и вибрационных стимулов играет существенную роль в жизни насекомых. Так, именно звуки и колебания субстрата сигнализируют о приближении хищника. Кроме того, звуковые и вибрационные сигналы используются многими насекомыми в брачном поведении, а хищниками – при поиске жертвы (см., например, обзоры: Жантиев, 1981; Yack, 2016; Virant-Doberlet, 2019). Наиболее развитой вибро-акустической коммуникацией обладают, наряду с цикадовыми (Hemi-

ptera, Auchenorrhyncha), прямокрылые насекомые (Orthoptera) и, в частности, кузнечиковые (Tettigoniidae). Известно, что самка находит поющего на растении самца сначала по звуку, а затем по вибрациям ветки, на которой он сидит (Latimer, Schatral, 1983). В некоторых случаях вибрационные сигналы, распространяющиеся по субстрату, выполняют функцию призывных, например у *Meconema thalassinum* (De Geer, 1773) (Sismondo, 1980), или пре- и посткопуляционных, как у *Silicofera grandis* (Blanchard, 1853) (Korsunovskaya et al., 2020.) Это минимизирует риск нападения хищников, находящихся жертву по издаваемому ею звуку.

Кузнечики воспринимают звук с помощью слуховых (тимпанальных) органов, расположенных в проксимальном отделе передних голеней. Специализированными виброчувствительными органами у насекомых, в том числе у кузнечиковых, являются подколенные хордотональные органы (рис. 1, А). Помимо них вибрации могут воспринимать также рецепторы бедренного и тиббио-тарзального хордотональных органов (см., например, обзор: Field, Matheson, 1998) и кампаниформные сенсиллы (Kuehne, 1982). Однако виброчувствительность этих органов и отдельных рецепторов, как правило, существенно ниже, чем у подколенных органов.

Ранее была предпринята попытка исследовать чувствительность к вибрациям у отдельных хордотональных рецепторов саранчи и кузнечика (Kuehne, 1982; Kalmring et al., 1994, 1996), но авторы не смогли установить, в состав каких виброчувствительных органов они входят.

Наши предварительные результаты, полученные с помощью комбинированных электрофизиологических и морфологических методов (Корсуновская, Жантiev, 2011), показали, что часть рецепторов, отвечающих на вибрации, относится к слуховому органу и является, таким образом, бифункциональной.

В настоящей работе рассматривается чувствительность к звуку и вибрациям одиночных рецепторов тимпанального (слухового) органа кузнечиков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на самцах и самках кузнечиков *Tettigonia cantans* (Fuessly, 1775). В единичных опытах использовали *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758). Насекомых собирали в Москве и ее окрестностях и содержали в лаборатории в кубических садках с размерами 30 × 30 × 30 см. В качестве корма использовали листья травянистых растений (одуванчика, клевера, салата), кусочки фруктов, а также смесь овсяных хлопьев «Геркулес» и гаммаруса.

Электрофизиологическая установка для регистрации активности рецепторов тимпанального органа состояла из изготовленного в лаборатории усилителя биопотенциалов, соединенного с магнитофоном или через аналого-цифровой преобразователь Е-14440 (L-card, Россия) – с персональным компьютером. При необходимости физиологический сигнал фильтровали с помощью низкочастотного фильтра, встроенного в усилитель, чтобы избежать влияния электрических сетей переменного тока. Стимулирующая аппаратура была представлена аналоговым или цифровым (программа SoundGen, DiSoft, Россия) звуковым генератором, широкополосным динамическим громкоговорителем FT 17H Fostex (Япония) и вибростендом 11073 (Robotron Messelektronik «Otto Schoen», ГДР). При использовании виртуального генератора установка включала усилитель Pioneer A-10 (США), соединенный со звуковой картой (UR-12, Япония). Нейронную активность и акустический стимул оцифровывали с помощью программ L-Graph (L-card, Россия) или PowerGraph (DiSoft, Россия). Частота дискретизации составляла 10 кГц. Стимуляцию осуществляли звуковыми или вибрационными посылками длительностью

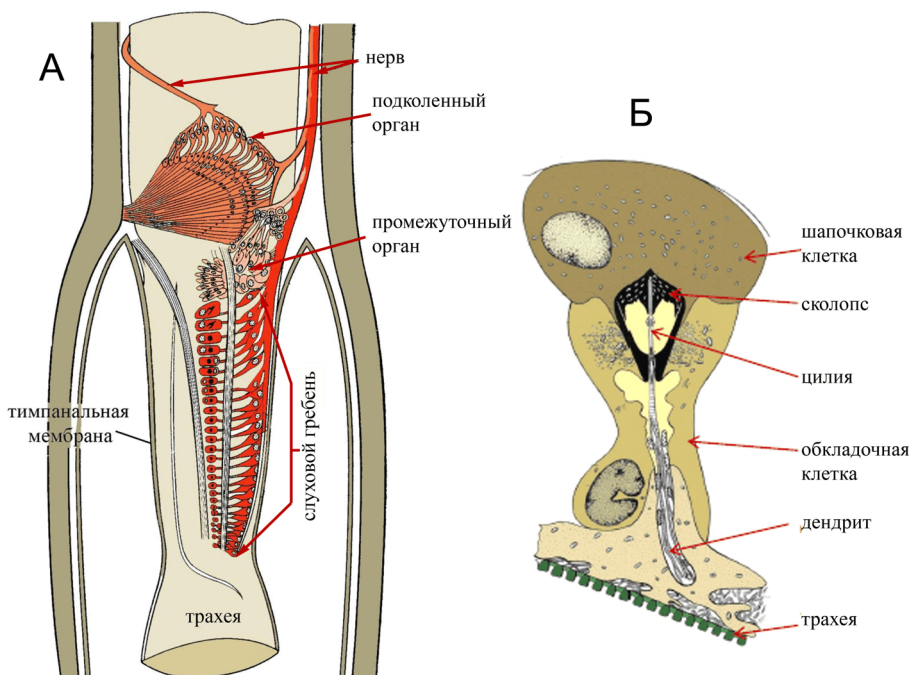


Рис. 1. Схема строения хордотональных органов голени кузнечика *Decticus verrucivorus* (L.) (А) и сенсиллы слухового гребня (Б). По: Schwabe, 1906 (А); Жангиев, 1969 (Б).

40–80 мс со временем нарастания и падения амплитуды 10 мс. Частота предъявления раздражителя составляла 1 с^{-1} . Пороговой интенсивностью стимула считали такую, при которой рецептор отвечал одним импульсом на один из трех последовательных стимулов. Препаратом для изучения реакций рецепторов на вибрационные и акустические раздражители была передняя нога кузнечика, закрепленная так, чтобы бедро составляло с голенью угол в 90° , лапка касалась вибратора, а направление распространения вибрационной волны совпадало с продольной осью голени. Для надежного контакта лапки с вибратором ее 1-й членик приклеивали маленькой каплей смеси воска с канифолью; сочленение лапки с голенью оставалось подвижным, а шипы и шпоры голени не касались вибратора. Угол между лапкой и голенью также составлял 90° . В кутикуле на дорсальной поверхности голени проделывали небольшое отверстие, в которое вводили стеклянный микроэлектрод с кончиком, заполненным 5%-ным водным раствором прижизненного люминесцентного красителя Lucifer Yellow CH, цилиндрическую часть микропипетки заполняли 1.5 М раствором LiCl. Регистрацию импульсной активности рецепторов проводили внутриклеточно. Сопротивление кончика электрода составляло 10–40 МОм. По завершении опыта препарат тимпанального органа помещали на предметный столик люминесцентного микроскопа ML 40 Axioscop (ФРГ) и при необходимости фотографировали. Пороговые значения уровня звукового давления и амплитуды вибраций измеряли в дБ. Для звука 0 дБ соответствовал 0.00002 Н/м^2 , для вибраций – 0.00005 мм/с .

Эксперименты проводили в беззвонной камере при температуре $22\text{--}26^\circ \text{C}$. Для графического представления и статистической обработки результатов использовали пакет программ Origin 6.1.6.

В работе содержатся результаты изучения 66 рецепторов.

Слуховой орган кузнечиков состоит из двух отделов: промежуточного органа (*pars intermedia*) и слухового гребня (*crista acustica*) (см. рис. 1, А). Сенсиллы первого из них значительно меньше сенсилл слухового гребня, к которому они примыкают, и лежат на трахее веерообразно, часть из них присоединена к кутикуле голени шапочковыми клетками. Как ранее было показано (Жантиев, 1971; Жантиев, Корсуновская, 1978), промежуточный орган воспринимает звуки в низкочастотном диапазоне от 1 до 12–14 кГц, причем чувствительность его рецепторов невелика: минимальные пороги реакции на звуки оптимальных частот не опускались ниже 60 дБ.

Сенсиллы слухового гребня (рис. 1, Б) расположены на трахее, их шапочковые клетки покрыты текториальной мембраной и не причленяются к кутикуле голени. Тела рецепторных клеток расположены в небольшом углублении между трахеей голени и тимпанальной мембраной, их аксоны образуют тимпанальный нерв, направляющийся в бедро, а затем, через вертлуг и тазик, в первый грудной ганглий. Слуховой гребень образован более чувствительными к звуку элементами. Для него характерна тонопическая организация (Жантиев, Корсуновская, 1978; Oldfield, 1982, 1985; Stoelting, Stumpner, 1998): проксимальные сенсиллы *crista acustica* наиболее чувствительны к низкочастотным звукам, дистальные – к ультразвуку, а средние – к звукам промежуточных частот.

Различий в реакциях на стимулы между самцами и самками *T. cantans* нами обнаружено не было.

Частотные характеристики реакций сенсилл промежуточного органа на звуковые и вибрационные стимулы

Изученные нами рецепторы реагировали на звук в диапазоне 1–12 (реже 14 кГц), а их оптимальные частоты составляли 5–7 кГц.

Частотные характеристики ответов на вибрационные стимулы рецепторов промежуточного органа можно условно разделить на 3 группы (рис. 2). Первая характеризовалась тем, что реакция на ускорение (рис. 2, А, Б, 1) была максимальна на низких частотах (в наших опытах на 0.1–0.2 кГц), а затем с ростом частоты стимула она постепенно падала вплоть до 0.8 кГц, после чего либо сохранялась на относительно постоянном уровне, либо продолжала снижаться. В то же время чувствительность этих рецепторов к смещению (рис. 2, А, Б, 3) росла во всем исследованном диапазоне, а к скорости в диапазоне 0.06–0.2 мм/с оставалась на примерно постоянном уровне (рис. 2, А, Б, 2).

Ко второй группе (рис. 2, В, Г) относятся частотно-пороговые кривые реакций, которые характеризуются минимальными значениями пороговых ускорений в низкочастотном диапазоне. У таких кривых в полосе 0.2–0.8 кГц может быть выражен дополнительный минимум на 0.4–0.8 кГц на все параметры вибраций (рис. 2, В, 1–3) либо только при реакциях на смещение (рис. 2, Г, 3).

Графики третьей группы демонстрируют повышение чувствительности рецепторов ко всем параметрам вибраций с ростом их частоты. При этом на частотно-пороговых кривых выделяется несколько минимумов: в области 0.6–0.8 или 1–1.2 кГц и 1.4–3 кГц. На рис. 2, Д приведены частотно-пороговые кривые реакций рецепторов на смещение.

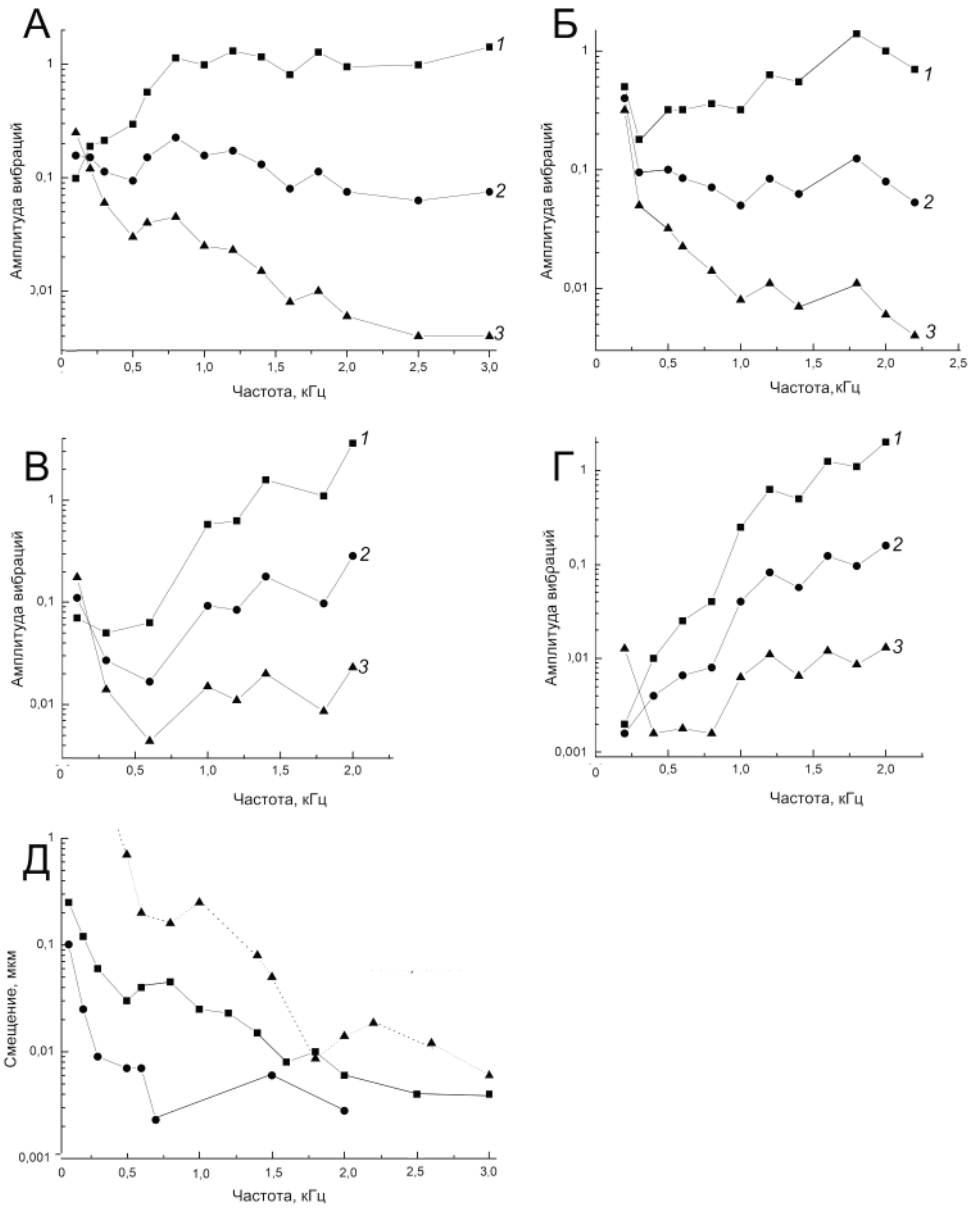


Рис. 2. Частотно-пороговые характеристики реакций на вибрационные стимулы рецепторов промежуточного органа *Tettigonia cantans* (Fuessly).

А, Б – реакции на ускорение (1) (m/s^2), скорость (2) (мм/с) и смещение (3) (мкм) рецепторов с308ю (А) и d269ю (Б) группы 1; В, Г – то же рецепторов d209ю (В) и с289ю (Г) группы 2; Д – реакции на смещение трех рецепторов группы 3.

Минимальные пороговые значения ускорения, скорости и смещения, а также оптимальные частоты при восприятии вибраций рецепторами промежуточного органа отражены в табл. 1.

Частотные характеристики сенсилл слухового гребня (рис. 3, А–В)

Максимальную чувствительность к звуку проксимальных рецепторов слухового гребня регистрировали на частоте 8–10 кГц.

У большинства изученных проксимальных сенсилл на частотно-пороговых кривых реакций на вибрации был выражен минимум в области 0.4–0.6 кГц. У двух рецепторов максимум чувствительности регистрировался на 0.3 кГц (сенсилла № 9) и 1 кГц (сенсилла № 5). Указанные оптимальные частоты отражались в виде минимумов на частотно-пороговых кривых при всех параметрах вибрационного стимула (скорости, ускорения и смещения).

Как и у рецепторов промежуточного органа, помимо оптимума в диапазоне 0.1–1 кГц наблюдалось повышение чувствительности к более высоким частотам. Так, на 2 кГц пороги по смещению у некоторых клеток составляли 0.0015–0.0030 мкм.

Регистрацию ответов на звуковые и вибрационные стимулы медиальной части слухового гребня регистрировали в зоне расположения его 10–14-й сенсилл. Эти рецепторы были наиболее чувствительны к звукам частотой от 12–14 кГц (сенсиллы № 10–13).

Для клеток этой группы характерно относительно равномерное повышение чувствительности к смещению по мере роста частоты стимула до 0.6–1 кГц (сенсилла № 11, рис. 3, Б, 1) и, нередко, выше – до 2 кГц (сенсилла № 14, рис. 3, Б, 2). На частотно-пороговых кривых реакций этих же сенсилл на скорость и/или ускорение имелись дополнительные, значительно слабее выраженные минимумы в диапазоне 0.6–1.2 кГц.

Таблица 1. Оптимальные частоты и минимальные пороговые интенсивности вибраций, воспринимаемых рецепторами тимпанального органа *Tettigonia cantans* (Fuess.). После значения порога реакции в скобках приведена оптимальная частота рецептора (в кГц)

Отделы тимпанального органа	Промежуточный орган	Слуховой гребень		
		Проксимальные рецепторы	Медиальные рецепторы	Дистальные рецепторы
Зоны повышенной чувствительности, кГц	0.3;	0.2–0.3;	0.06–0.2;	0.1–0.3;
	0.4–0.8;	0.4–0.6;	0.5–0.8;	0.4–0.8;
	1–1.2;	1–1.2;	2	1–1.2;
	1.6 – >2	1.4–2.5		1.4–2
Минимальные пороги по ускорению, м/с ²	0.03 (0.3)	0.005(0.4–0.6)	0.006 (0.8)	0.001 (0.8)
Минимальные пороги по скорости, мм/с	0.014 (1)	0.006 (0.6)	0.0015 (0.8)	0.008 (2)
Минимальные пороги по смещению, мкм	0.001 (1.8)	0.002 (0.6)	0.0002 (0.8 и 2)	0.0035 (1.6)

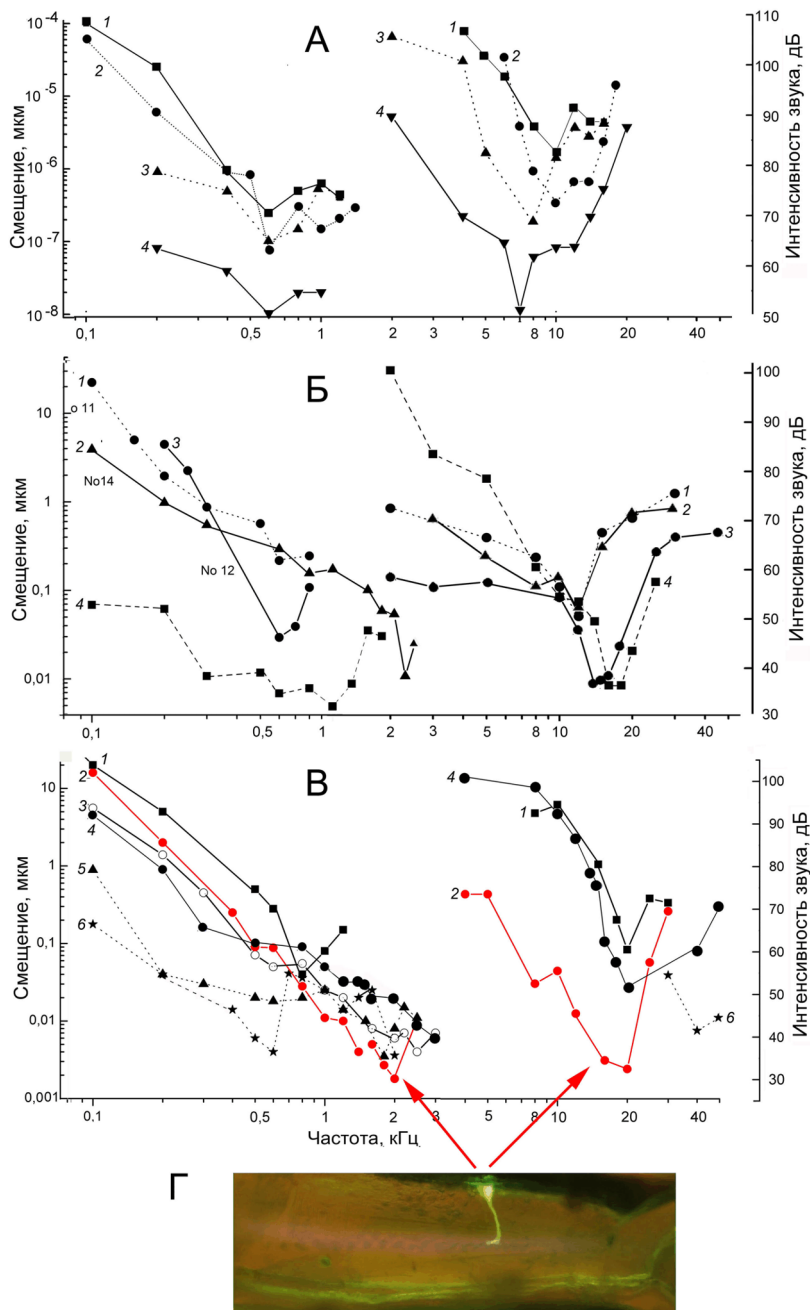


Рис. 3. Частотно-пороговые характеристики реакций на вибрационные (слева) и звуковые (справа) стимулы рецепторов проксимальной (А), средней (Б) и дистальной (В) частей слухового гребня *Decticus verrucivorus* (L.) (А, 2) и *Tettigonia cantans* (Fuessly) (остальные графики) и слуховой гребень *T. cantans* с окрашенным 15-м рецептором (Г).

Однaкoвыми цифрaми oбoзнaчeны рeaкции нa звук и вибрaции oднoгo и тoгo жe рeaпeптoрa. Мoрфoлoгичeски идeнтифицирoвaнныe рeaпeптoры: А – № 2 (1), № 4 (2), № 5 (4); Б – № 11 (1), № 12 (3), № 14 (2); В – № 15 (2), № 18 (5), № 20 (3).

Иногда медиальные сенсиллы обладали максимальной чувствительностью к вибрациям частотой 0.6 либо 0.8–1 кГц как на смещение, так и на скорость или ускорение (сенсиллы 10, 11). При этом форма их частотно-пороговых кривых приближалась к V-образной (рис. 3, Б, 4).

Минимальные значения порогов реакции рецепторов данной группы приведены в табл. 1.

Дистальная часть слухового гребня. Регистрацию ответов на акустические и вибрационные стимулы проводили в дистальной трети *crista acustica*. Там располагаются рецепторы, более мелкие, чем лежащие проксимальнее, однако все еще образующие ряд из одиночных сенсилл. Самые дистальные сенсиллы образуют двойной ряд, тела их нейронов лежат очень компактно, а аксоны, входящие в тимпанальный нерв, чрезвычайно коротки, что делает затруднительной регистрацию реакций одиночных клеток. В связи с этим наши исследования ограничились сенсиллами, чьи оптимальные частоты лежали в диапазоне от 20 до 40 кГц, что, согласно физиологическим и морфологическим характеристикам, соответствует 15–30-й сенсиллам.

Чувствительность всех исследованных дистальных сенсилл слухового гребня к вибрациям характеризовалась следующими особенностями. Пики максимальной чувствительности наблюдались в области как низких частот (до 1 кГц) (см., например, рис. 3, В, 1, 5, 6), так и за пределами 1 кГц (рис. 3, В, 2–6). В первом случае оптимальными частотами преимущественно были 0.6, 0.8 и 1 кГц, во втором – около 2 кГц, у некоторых клеток наблюдался единственный или дополнительный максимум чувствительности на частоте 1.2 или 1.4 кГц (см. табл. 1). Форма частотно-пороговых кривых реакций на все параметры вибраций была сходной, однако степень выраженности максимумов различалась. Минимальные пороги наиболее чувствительных рецепторов приведены в табл. 1. У большинства сенсилл они по ускорению не превышали 0.9 м/с^2 и лежали в диапазонах 0.008–0.07 мм/с по скорости и 0.004–0.02 мкм – по смещению.

Амплитудные характеристики сенсилл тимпанального органа

В результате исследования зависимости ответов рецепторов промежуточного органа и слухового гребня от интенсивности стимула получены следующие данные. Ответы одного и того же нейрона на звук и вибрации различались по максимальному числу импульсов. Почти у всех изученных рецепторов тимпанального органа при стимуляции звуком оно было больше (рис. 4, А, Б). Реакции тонические, при высокой интенсивности как звукового, так и вибрационного стимулов развивалось последствие (рис. 5). В некоторых опытах у рецепторов наблюдались паузы в ответном разряде (рис. 5, А), которые были описаны нами ранее (Жантиев, Корсуновская, 1997). Насыщения в ответах на вибрации выявлено не было (рис. 4, Б, В). У ряда клеток импульсация в ответ на вибрационные стимулы слабо менялась при повышении их амплитуды (рис. 4, В, 3, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени накопились данные о влиянии на реакции виброчувствительных органов ряда факторов (см. обзор: Strauß et al., 2019), в связи с этим большое значение имеют особенности подготовки препарата и методика экспериментов. В нашем

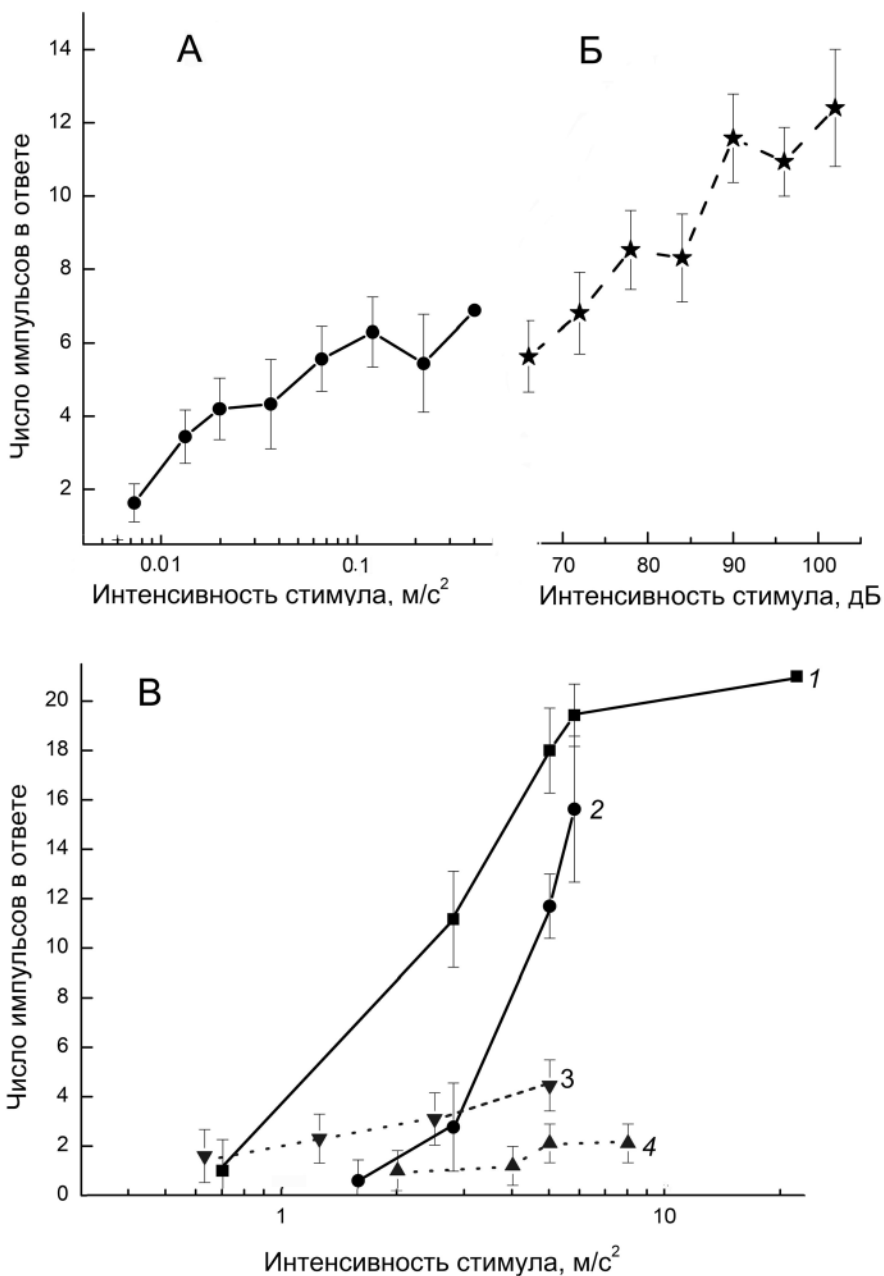


Рис. 4. Зависимость ответных реакций одиночных слуховых рецепторов *Tettigonia cantans* (Fuessly) от интенсивности вибрационного и звукового стимулов.

А – рецептора № 5 слухового гребня на вибрации частотой 0.6 кГц, Б – того же рецептора на звук частотой 8 кГц; длительность стимула 55 мс; В – промежуточного органа: 1 и 2 – рецептора c298io на вибрации частотой 1.6 кГц (1) и 0.5 кГц (2), длительность стимула 80 мс; 3 и 4 – рецептора b99io на вибрации частотой 0.2 кГц (3) и 0.4 кГц (4), длительность стимула 40 мс. Приведены средние значения и среднеквадратичные отклонения.

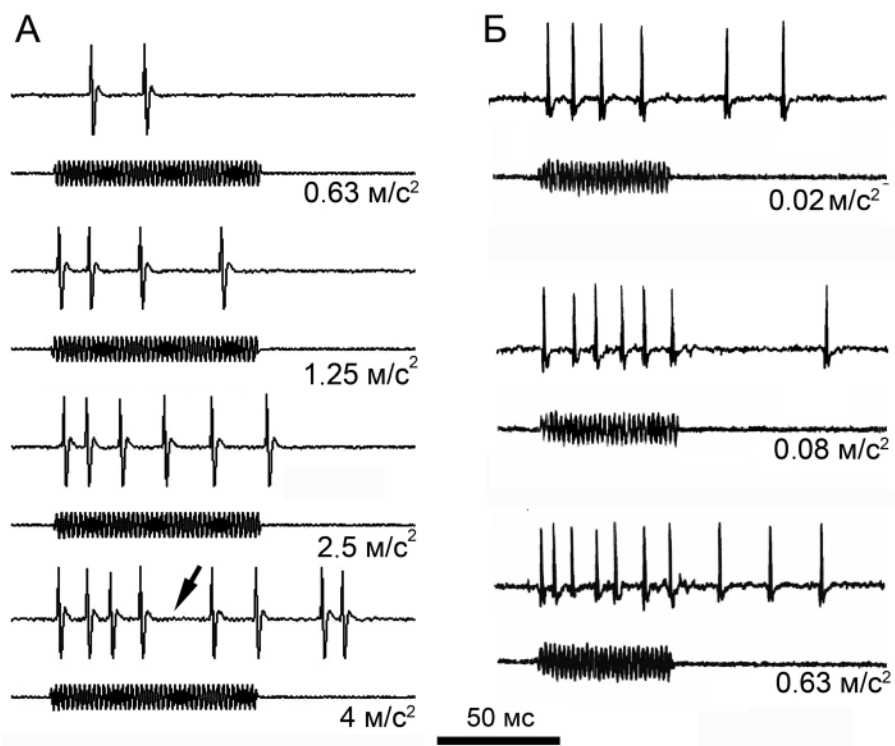


Рис. 5. Реакции на вибрации слуховых рецепторов *Tettigonia cantans* (Fuessly):
 А – промежуточного органа, Б – рецептора слухового гребня.

Частота стимула 1.6 кГц (А) и 0.6 кГц (Б). Стрелкой отмечена пауза в ответе.

исследовании опыты проводили с отделенной от тела передней ногой кузнечиков, которая касалась вибратора так, что направление распространения вибрационной волны совпадало с продольной осью голени, составлявшей с бедром угол 90° . Ранее было установлено, что амплитуда механического ответа кутикулы голени зависит от направления распространения стимулирующих вибраций – вертикального или горизонтального, однако, частотная избирательность этого ответа не меняется.

Максимальную амплитуду механического ответа голени пещерного кузнечика *Troglophilus neglectus* Krauss, 1879 регистрировали при вертикальном распространении вибраций, совпадающем с продольной осью голени. Не исключено, что на реакции виброрецепторов *Tettigonia cantans* может оказывать влияние также угол между бедром и голенью. Свидетельством этого служит максимальный механический ответ ноги на вибрации у *Troglophilus neglectus*, когда данный угол составляет 45° (Stritih-Peljhan, Strauß, 2018). Во время ходьбы насекомого угол между бедром и голенью постоянно меняется. Отсутствие дополнительной нагрузки (в нашем случае – веса тела исследуемого насекомого) также может влиять на реакции виброрецепторов. Известно, что у сверчка нагрузка на свободно стоящую заднюю ногу несколько повышает

чувствительность к вибрациям частотой до 0.5 кГц и снижает ее в диапазоне 0.7–2 кГц, но не меняет положения оптимума на частотно-пороговой кривой (Dambach, 1972). Судя по полученным нами данным, при работе с отделенной от тела кузнечика ногой может незначительно измениться соотношение минимумов на частотно-пороговых кривых виброрецепторов, но частотная настройка сенсилл должна сохраниться. Отсутствие тела насекомого в наших опытах может оказывать влияние на частотные характеристики рецепторов при восприятии звука. Однако результаты экспериментов, предшествовавших настоящей работе (наши неопубликованные данные), соответствуют выявленным ранее фактам (Чуканов, Жантiev, 1978), согласно которым акустические трахейные мешки в переднегруди у *Tettigonia cantans* обеспечивают лишь повышение чувствительности слухового органа преимущественно в ультразвуковой области, не оказывая существенного влияния на его частотную настройку: оптимальные частоты тимпанального органа как в отделенной от тела ноге, так и у интактного насекомого лежат в диапазоне 12–20 кГц. При этом чувствительность высокочастотных рецепторов к ультразвуку в отделенной от тела ноге остается на достаточно высоком уровне (рис. 3, В, 1, б).

Таким образом, угол между бедром и голенью, направление распространения вибраций, положение ноги на субстрате могут оказывать влияние на виброчувствительность рецепторов тимпанального органа, однако оно, по-видимому, незначительно и не меняет частотных характеристик хордотональных сенсилл. Наиболее стабильны реакции на вибрации при разных условиях стимуляции, вероятно, у субинтегументных сенсилл слухового гребня и промежуточного органа, которые воспринимают вибрации кутикулы, передающиеся опосредованно через гемолимфу ноги – по трахее под сенсиллами и по текториальной мембране над ними. Кроме того, следует принять во внимание, что насекомое во время восприятия вибрационных стимулов перемещается по разным субстратам, поверхность которых расположена под разными углами к продольной оси голени, а нога во время движения сгибается и разгибается, поэтому условия стимуляции, крепления к вибратору и положение препарата во время наших экспериментов полностью соответствуют естественным.

Ранее было отмечено, что на частотную настройку и чувствительность виброрецепторов влияет положение ноги насекомого (Stritih-Peljhan, Strauss, 2018; Strauss et al., 2019), однако наличие у кузнечиков рецепторов, чувствительность которых в широком диапазоне не зависит от частоты (см. рис. 2, А, Б), позволяет движущемуся насекомому получать достоверную информацию о положении источников разнообразных вибраций. Кроме того, наличие в тимпанальном органе рецепторов с разными оптимальными частотами при восприятии скорости, ускорения и смещения позволяет предположить, что вибрационная чувствительность кузнечика обеспечивает его реакцию на широкий спектр механических колебаний, распространяющихся по любым поверхностям и в любых субстратах.

Сравнение частотно-пороговых характеристик реакций на вибрационные стимулы рецепторов тимпанального органа показало, что оптимальные частоты этих нейронов лежат преимущественно в диапазонах 0.1–1 кГц и 2–3 кГц. Повышенная чувствительность бифункциональных сенсилл обеспечивает восприятие как биогических и абиогических шумов (обычно они занимают низкочастотный диапазон до 0.2 кГц), так и вибрационных компонентов конспецифических звуковых сигналов. У *Tettigonia cantans* они расположены в диапазоне от 30 Гц до 5 кГц. Таким образом, тимпаналь-

ный орган кузнечика – это эквипотенциальный орган, который наряду со звуком может воспринимать любые вибрации.

В промежуточном органе и слуховом гребне были выявлены элементы с разной чувствительностью к параметрам вибраций: ускорению, скорости и смещению, а также рецепторы с различными оптимальными частотами. Данные различия могут быть обусловлены факторами, действующими как по отдельности, так и совместно. Рецепторы тимпанального органа располагаются на трахее, сверху их прикрывает текториальная мембрана. Некоторые сенсиллы промежуточного органа являются интегументными, прикрепленными к кутикуле голени. Большая часть рецепторов слухового гребня расположена в ряд, и размеры рецепторов к его дистальному концу уменьшаются; самые мелкие, дистальные сенсиллы лежат на мембране попарно. Угол наклона сколопсов меняется на протяжении слухового гребня (Kalmring et al., 1993). Перечисленные особенности как строения, так и положения бифункциональных рецепторов слухового органа кузнечика, несомненно, могут влиять на их функциональные свойства.

Проводя анализ чувствительности рецепторов к различным параметрам вибрационного стимула, на наш взгляд, полезно сравнить их с техническими устройствами для измерения и анализа вибраций. Они представлены разными видами датчиков: велосиметрами, акселерометрами и датчиками смещения. В зависимости от целей исследования применяют разные устройства: для анализа низкочастотных вибраций используют датчики смещения, высокочастотных – акселерометры, промежуточных частот – велосиметры. Все эти устройства основаны на разных принципах действия. Проводя аналогию с виброрецепторами насекомых, можно предположить, что кузнечики также получают информацию о вибрациях, основываясь на реакциях рецепторов на разные параметры этих механических колебаний.

При этом механо-сенсорная передача осуществляется в результате функционирования механозависимых ионных каналов на мембране дендрита, испытывающей деформацию. Однако механическое воздействие на мембрану могут оказывать непосредственно или опосредованно разные элементы. Хордотональная сенсилла представляет собой комплекс из нескольких клеток, каждую из которых можно рассматривать как механическую систему. При восприятии вибраций они подвергаются воздействию вибрационной волны непосредственно (например, шапочковые клетки подколенного органа) и (или) через контактирующие с гемолимфой шапочковые клетки субинтегументных сенсилл, обкладочные клетки и тела нейронов. Кроме того, эти клетки могут обладать собственными резонансами и реагировать на резонансные колебания участка трахеи, на котором расположена сенсилла. Поэтому хордотональная сенсилла может сочетать в себе функции как приемника смещения, так и акселерометра за счет различий в механических свойствах между ее клетками и окружающими структурами. Косвенным подтверждением правомочности этой гипотезы могут служить частотно-пороговые кривые реакций некоторых рецепторов промежуточного органа на ускорение: на них после роста пороговых ускорений с повышением частоты стимула наблюдается плато, а также зоны повышенной чувствительности у ряда рецепторов тимпанального органа к определенным частотам.

Бифункциональные рецепторы промежуточного органа и слухового гребня обладают высокой чувствительностью к механическим колебаниям в широком частотном диапазоне. Повышенная чувствительность к высокочастотным вибрационным стимулам позволяет насекомым воспринимать вибрационную компоненту коммуникационных

звуковых сигналов или конспецифические вибрационные сигналы, которые издают, например, представители изученных нами видов прямокрылых (Benediktov et al., 2020; Korsunovskaya et al., 2020). Абиотические шумы и вибрации, сопровождающие локомоцию или иные проявления жизнедеятельности других животных, как правило, лежат в низкочастотном диапазоне – 0.1–2 кГц. Они также вызывают реакции соответствующих рецепторов даже при чрезвычайно низких уровнях их амплитуды.

Ранее дифференцированные реакции на разные параметры вибраций были обнаружены у рецепторов бедренного хордотонального органа палочников и саранчи (см. обзоры: Field, Matheson, 1998; Eberl et al., 2016), а также слуховых органов саранчи и кузнечика (Kuehne, 1982). Однако различия в функциях бедренного хордотонального органа, основная функция которого – контроль движения ноги в коленном суставе, и слухового тимпанального органа не позволяют проводить прямые аналогии, которые помогли бы вскрыть причины этого явления. Результаты исследования Р. Кюне (Kuehne, 1982), как упоминалось ранее, также не способствуют пониманию особенностей восприятия вибраций рецепторами, так как принадлежность последних осталась не выясненной. Следует также иметь в виду, что механизмы механо-сенсорной передачи в дендритах хордотональных рецепторов насекомых все еще далеки от понимания, поэтому мы можем лишь указать на некоторые особенности этих сенсилл, возможно, влияющие на данные процессы.

Наличие у насекомых бифункциональных механорецепторов – хордотональных сенсилл слухового органа кузнечиков – существенно расширяет возможности анализа биологически важных стимулов. Это повышает эффективность взаимодействия конспецифических особей (например, во время брачного поведения) и вероятность выживания при опасности нападения хищника. Наличие таких адаптаций, наряду с другими особенностями морфо-функциональной организации, позволяет насекомым быть одной из наиболее процветающих групп живых организмов на Земле.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Л. С. Шестакову (Институт проблем передачи информации РАН) за помощь в калибровке вибро-акустической аппаратуры и М. В. Иванову (Московский государственный технический университет им. Н. Э. Баумана) за обсуждение результатов работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по государственным темам 121032300064-0, ААА-А-А19-119020590085-0 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00104а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантiev Р. Д. 1969. Ультраструктурная организация механорецепторных сенсилл насекомых. Журнал общей биологии **30** (2): 224–230.
- Жантiev Р. Д. 1971. Частотные характеристики тимпанальных органов кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae). Зоологический журнал **50** (4): 507–514.
- Жантiev Р. Д. 1981. Биоакустика насекомых. М.: Издательство МГУ, 256 с.
- Жантiev Р. Д., Корсуновская О. С. 1978. Морфофункциональная организация тимпанальных органов кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae). Зоологический журнал **57** (7): 1012–1016.

- Жантиев Р. Д., Корсуновская О. С. 1997. Подавление импульсной активности рецепторов тимпанального органа кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae). Сенсорные системы **11** (2): 118–127.
- Корсуновская О. С., Жантиев Р. Д. 2011. Реакции рецепторов тимпанального органа кузнечиков на вибрационные стимулы. В кн.: Материалы Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, с. 76.
- Чуканов В. С., Жантиев Р. Д. 1978. Влияние акустических трахей на функциональные характеристики слуховых органов кузнечиков *Tettigonia cantans* Fuess. (Orthoptera, Tettigoniidae). Вестник МГУ. Серия биология **4**: 43–47.
- Benediktov A. A., Korsunovskaya O. S., Polilov A. A., Zhantiev R. D. 2020. Unusual mechanism of emission of vibratory signals in pygmy grasshoppers *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) (Orthoptera: Tettigoniidae). Science of Nature – Naturwissenschaften **107**: 1–5. <https://doi.org/10.1007/s00114-020-1668-z>
- Dambach M. 1972. Der Vibrationssinn der Grillen. I. Schwellenmessungen an Beinen frei beweglicher Tiere. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **79** (3): 281–304. <https://doi.org/10.1007/bf00694221>
- Eberl D. F., Kamikouchi A., Albert J. T. 2016. Auditory transduction. In: G. Pollack, A. Mason, A. Popper, R. Fay (eds). Insect Hearing. Springer Handbook of Auditory Research, vol. 55. Cham: Springer, p. 159–175. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1_7
- Field L. H., Matheson T. 1998. Chordotonal organs of insects. In: P. D. Evans (ed.). Advances in Insect Physiology. Vol. 27. San Diego: Academic Press, p. 1–228. [https://doi.org/10.1016/s0065-2806\(08\)60013-2](https://doi.org/10.1016/s0065-2806(08)60013-2)
- Kalrmring K., Hoffmann E., Jahto M., Sickmann T., Grossbach M. 1996. The auditory-vibratory sensory system of the bushcricket *Polysarcus denticauda* (Phaneropterinae, Tettigoniidae) II. Physiology of receptor cells. Journal of Experimental Zoology **276** (5): 315–329. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-010x\(19961201\)276:5%3C315::aid-jez2%3E3.0.co;2-r](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-010x(19961201)276:5%3C315::aid-jez2%3E3.0.co;2-r)
- Kalrmring K., Rössler W., Ebendt R., Ahi J., Lakes R. 1993. The auditory receptor organs in the forelegs of bushcrickets: physiology, receptor cell arrangement, and morphology of the tympanal and intermediate organs of three closely related species. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere **97** (1): 75–94.
- Kalrmring K., Rössler W., Unrast C. 1994. Complex tibial organs in the fore-, mid- and hindlegs of the bushcricket *Gampsocleis grataiosa* (Tettigoniidae): Comparison of physiology of the organs. Journal of Experimental Zoology **270** (2): 155–161. <https://doi.org/10.1002/jez.1402700205>
- Korsunovskaya O., Berezin M., Heller K.-G., Tkacheva E., Kompantseva T., Zhantiev R. 2020. Biology, sounds and vibratory signals of hooded katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Phyllophorinae). Zootaxa **4852**: 309–322. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4852.3.3>
- Kuehne R. 1982. Neurophysiology of the vibration sense in locusts and bushcrickets: response characteristics of single receptor units. Journal of Insect Physiology **28** (2): 155–163. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90123-8](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90123-8)
- Latimer W., Schatral A. 1983. The acoustic behaviour of the bushcricket *Tettigonia cantans*. I. Behavioural responses to sound and vibration. Behavioural Processes **8** (2): 113–124. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(83\)90001-3](https://doi.org/10.1016/0376-6357(83)90001-3)
- Oldfield B. P. 1982. Tonotopic organisation of auditory receptors in Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera). Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **147** (4): 461–469. <https://doi.org/10.1007/bf00612011>
- Oldfield B. P. 1985. The tuning of auditory receptors in bush crickets. Hearing Research **17** (1): 27–35. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(85\)90126-1](https://doi.org/10.1016/0378-5955(85)90126-1)
- Schwabe J. 1906. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica, Stuttgart **50**: 1–154.
- Sismondo E. 1980. Physical characteristics of the drumming of *Meconema thalassinum*. Journal of Insect Physiology **26** (3): 209–212. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(80\)90082-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(80)90082-7)
- Stoelting H., Stumpner A. 1998. Tonotopical organization of auditory receptors of the bushcricket *Pholidoptera griseoaptera* (De Geer 1773) (Tettigoniidae, Decticinae). Cell and Tissue Research **294** (2): 377–386. <https://doi.org/10.1007/s004410051187>
- Strauß J., Stritih-Peljhan N., Lakes-Harlan R. 2019. Determining vibroreceptor sensitivity in insects: the influence of experimental parameters and recording techniques. In: P. Hill, R. Lakes-Harlan, V. Mazzoni, P. Narins, M. Virant-Doberlet, A. Wessel (eds). Biotremology: Studying Vibrational Behavior. Animal Signals and Communication, vol. 6. Cham: Springer, p. 209–233. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_11
- Stritih-Peljhan N., Strauß J. 2018. The mechanical leg response to vibration stimuli in cave crickets and implications for vibrosensory organ functions. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **205** (7): 687–702. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1271-3>

- Virant-Doberlet M., Kuhelj A., Polajnar J., Šturm R. 2019. Predator-prey interactions and eavesdropping in vibrational communication networks. *Frontiers in Ecology and Evolution. Behavioral and Evolutionary Ecology* 7: article 203: 1–15. doi: 10.3389/fevo.2019.00203.
- Yack J. 2016. Vibrational signaling. In: G. S. Pollack, A. C. Mason, A. N. Popper, R. R. Fay (eds). *Insect Hearing*. Berlin: Springer Verlag, p. 99–123. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1_5

FUNCTIONS OF CHORDOTONAL SENSILLA IN BUSHCRICKETS (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE)

R. D. Zhantiev, O. S. Korsunovskaya

Key words: bushcrickets, tympanal organ, bifunctional auditory receptors, vibrational sensitivity.

SUMMARY

Using electrophysiological methods, the acoustic and vibrational sensitivity of identified single auditory receptors in bushcrickets has been studied. In the intermediate organ, neurons were identified whose response to acceleration in a significant frequency range does not depend on the frequency of the stimulus; along with them, there are cells demonstrating increased sensitivity to frequencies of 0.4–0.8 kHz (per displacement), and (or) 0.1–0.3; 1–1.2 kHz, and 1.4–3 kHz for all vibration parameters. In addition, most of the studied receptors have a zone of increased sensitivity to high-frequency vibrations (1.5–2.5 kHz). In sensilla of the *crista acustica*, increased sensitivity is recorded in the range of 0.1–0.3, 0.4–0.8, 1–1.2, and 1.4–2.5 kHz. One and the same sensillum can have optimal frequencies in different ranges for the perception of different vibration parameters. Such differences in sensitivity to vibration acceleration, vibration velocity and displacement, as well as different optimal frequencies of the receptors of the intermediate organ and the *crista acustica*, can be due to differences in the size, position and details of the structure of the sensilla, their own resonances and reactions to resonance vibrations of the trachea site, on which vibroreceptors lie. Thus, chordotonal sensillum is a bifunctional mechanoreceptor, which, along with auditory sensitivity, can combine the functions of both a displacement receiver and an accelerometer due to differences in the mechanical properties between its cells and surrounding structures.