

УДК 595.771; 591.498

## ФУНКЦИИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA, CULICIDAE)

© 2023 г. Д. Н. Лапшин, <sup>1\*</sup> Д. Д. Воронцов <sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН  
Б. Каретный переулок, 19, стр. 1, Москва, 127051 Россия  
\*e-mail: lapshin@iitp.ru

<sup>2</sup> Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН  
ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия  
\*\*e-mail: colupaika@gmail.com

Поступила в редакцию 31.01.2023 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 12.05.2023 г.

У самок комаров хорошо развита слуховая система, биологическая функция которой до конца еще не определена. Согласно современным представлениям, на этапе сближения самцов и самок комаров их акустическое взаимодействие проявляется во взаимной подстройке частоты крыловых взмахов. Есть также наблюдения, указывающие на возможность использования самками акустического канала при поиске объектов нападения. Если кровососущие комары используют слух для обнаружения животных-прокормителей, то можно ожидать сопряженности характеристик слуха комаров и акустических параметров шумов или звуков, издаваемых этими животными. В связи с этим возник вопрос, способны ли самки комаров обнаруживать человека, ориентируясь на его голос?

В качестве объектов исследований были выбраны самки комаров *Aedes (Ochlerotatus) excrucians* Walker. Комары этого вида весьма многочисленны в биотопах, где с высокой вероятностью можно встретить людей, например, по берегам рек, в перелесках и парках рядом с жильем.

Электрофизиологические исследования частотно-пороговых характеристик слуховых рецепторов самок комаров *A. excrucians* показали, что оптимумы большинства рецепторов расположены в диапазоне частот от 40 до 140 Гц, их минимальные пороги находятся в диапазоне 32–40 дБ.

Сравнение частотно-пороговых характеристик слуховых рецепторов самок комаров с усредненными спектрами человеческой речи показало, что комары в большинстве случаев могут воспринимать человеческие голоса и ориентироваться на них в процессе нападения.

*Ключевые слова:* Culicidae, *Aedes excrucians*, слух комаров, частотная настройка, акустическая стимуляция.

DOI: 10.31857/S0367144523020016, EDN: DRUVYE

Восприятие звуковых колебаний у комаров осуществляется перистыми антеннами. Вибрации антенны передаются джонстонову органу (ДО), расположенному в ее основании. ДО комаров содержит несколько тысяч рецепторов (Boo, Richards, 1975), преобразующих вибрации антенны в электрические потенциалы (Roth, 1948; Belton, 1974). Морфологически антенны и джонстоновы органы у самцов и самок устроены сходно, но количество слуховых рецепторов у самок примерно в два раза меньше, и их антенны не имеют такого обильного опушения, как у самцов. Согласно современным представлениям, основная функция слуха самцов комаров состоит в том, чтобы обнаружить в пространстве конспецифическую самку и идентифицировать ее по звуку полета. Естественно, слух самок комаров первоначально также исследовали в контексте репродуктивного поведения. Было обнаружено, что в процессе взаимного сближения самцы и самки комаров меняют частоту взмахов крыльями. Проявление такого взаимодействия внешне выглядело как подстройка фундаментальных частот биений крыльями к целочисленному соотношению (Cator et al., 2009; Warren et al., 2009; Gibson et al., 2010; Pennetier et al., 2010; Aldersley et al., 2016, Simões et al., 2016).

Вместе с тем, известно несколько примеров привлечения самок кровососущих комаров криками земноводных (Borkent, Belton, 2006; Bartlett-Healy et al., 2008). В отличие от обоняния, восприятие акустических сигналов практически не зависит от направления ветра. В условиях густых зарослей акустическая пеленгация животного по шуму его движения или вокализации дает очевидные преимущества в дальности обнаружения по сравнению со зрением.

Если акустический канал используется кровососущими комарами для обнаружения прокормителя, можно ожидать определенной сопряженности характеристик слуха комаров и акустических параметров звуков, издаваемых потенциальными объектами нападения.

Г. Менда с соавт. (Menda et al., 2019), основываясь на результатах своих исследований, предположили, что самок комаров *Aedes aegypti* L. могут привлекать звуки, сходные по спектру с человеческой речью. Однако *A. aegypti* – исходно тропический вид, активно исследуемый во многих лабораториях в качестве распространителя опасных для человека заболеваний. Биоакустические характеристики этих комаров (частота взмахов крыльями в полете, диапазоны оптимальной слуховой чувствительности) существенно отличаются от аналогичных параметров представителей того же рода, обитающих в средней полосе России.

В качестве объектов исследований мы выбрали самок *Aedes (Ochlerotatus) excrucians* Walker. Это массовый вид, характерный для территории Евразии (Халин, Горностаева, 2008). Комары часто залетают в жилые помещения, а в естественных условиях предпочитают нападать на верхнюю часть тела животного. У защищенного одеждой человека они нападают в основном на лицо и шею (Попов, 1953). По нашим многолетним наблюдениям, комары *A. excrucians* приобрели высокую численность там, где с наибольшей вероятностью можно встретить людей: по берегам рек, в перелесках и парках рядом с жильем. В то же время, при выраженной антропофильности самки *A. excrucians* нападают также и на птиц (Кухарчук, 1981; Лопатина и др., 2007).

Комары *A. excrucians* в центральном регионе России дают две волны численности. Выплод комаров первой стадии происходит в лесах и парках, заливаемых водой во

время весеннего половодья, тогда как комары второй стадии развиваются в основном по берегам рек (Попов, 1953).

Ранее в электрофизиологических экспериментах на самках комаров *A. excrucians* были измерены частотно-пороговые характеристики ДО в стационарном состоянии и при имитации действия на слуховую систему полетной вибрации (Лапшин, 2012). Показано, что при имитации условий полета слуховая чувствительность подопытных насекомых в зоне оптимума (90–120 Гц) возрастает в среднем на 6 дБ (т. е. в два раза в линейном масштабе). На частотах 50 Гц или ниже эта разница увеличивается до 16 дБ (более чем в 6 раз).

В другом исследовании мы измерили индивидуальные частотные настройки рецепторов ДО (характеристические частоты) самок комаров трех видов, в том числе *A. excrucians* (Lapshin, Vorontsov, 2013). Эти опыты показали, что рецепторы ДО существенно различаются по своим оптимальным частотам. В электрофизиологических экспериментах на самцах симпатрического вида *A. communis* Deg. было также показано, что пороговая чувствительность отдельных рецепторов ДО варьирует в пределах десяти децибел (Lapshin, Vorontsov, 2021). Возможно, что такое разнообразие способствует расширению динамического диапазона слуховой системы комаров.

Из-за разнообразия индивидуальных характеристик слуховых рецепторов комаров общепринятая практика усреднения экспериментальных данных может приводить к существенному искажению конечных результатов в сторону завышения порогов чувствительности и к расширению частотной зоны оптимума слухового восприятия. С учетом этого обстоятельства основной упор в нашей работе сделан на анализе распределения индивидуальных характеристик рецепторов ДО в контексте возможности слуховой системы самок комаров воспринимать звуки человеческой речи.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследований был выбран *Aedes excrucians* Walker по критериям повсеместной распространенности, антропофильности и длительного периода вылода имаго.

Самок комаров собирали в местах их естественного обитания в Московской обл. на берегах р. Ока (Каширский р-н, 54°51' N, 38°21' E) и в Москве (Раменка, 55°42' N, 37°29' E).

В летние сезоны 2019–2022 гг. в 48 экспериментах было измерено 78 частотно-пороговых характеристик (аудиограмм) рецепторов ДО и 16 аудиограмм слуховых интернейронов.

#### Акустическая стимуляция

Камера для акустической стимуляции состояла из двух симметричных частей, каждая из которых представляла собой трубу из пластика диаметром 120 мм с динамическим излучателем (динамиком) WS 13BF (1045), Visaton (Германия), закрепленным в торце. Два динамика в собранной камере располагались один напротив другого и электрически были соединены последовательно и противофазно. При колебаниях диффузоров динамиков периодически смещался небольшой объем воздушной массы вокруг подопытного комара, закрепленного в геометрическом центре камеры. На ан-

тенны комара при этом действовало переменное усилие, пропорциональное мгновенной скорости воздушного потока. Столик с закрепленным на нем комаром ориентировали в пространстве относительно динамиков таким образом, чтобы акустические волны действовали на антенну с исследуемым ДО под углом  $45^\circ$  относительно сагиттальной плоскости тела насекомого. Такое направление было выбрано на основании результатов измерений угловой ориентации рецепторов джонстоновых органов самок комаров *Culex pipiens pipiens* L. (Lapshin, Vorontsov, 2023). По этим данным, наибольшее количество слуховых рецепторов у самок ориентировано в первом и третьем квадрантах.

Экспериментальная установка была смонтирована на виброизолированной платформе. Устройство установки и метод фиксации подопытного насекомого в рабочей области подробно описаны в наших более ранних наших работах (Лапшин, 2012; Lapshin, Vorontsov, 2013).

В ходе экспериментов контроль уровня стимуляции осуществляли с помощью конденсаторного дифференциального микрофона NR-23158-000 (Knowles Electronics, U.S.A.). Все данные измерений колебательной скорости воздушной среды около подопытного комара приведены к логарифмической шкале в единицах децибел. За 0 дБ принято значение уровня колебательной скорости, или Sound Particle Velocity Level (УКС, или SPVL),  $4.85 \cdot 10^{-5}$  мм/с, которое в условиях свободного поля соответствует стандартному значению  $2 \cdot 10^{-5}$  Па уровня звукового давления, или Sound Pressure Level (0 дБ УЗД, или SPL).

### **Регистрация электрофизиологической активности рецепторов**

Перед опытом комара фиксировали токопроводящим клеем на основе крахмала на столике из металлизированного пластика, служившего индифферентным электродом.

Для внеклеточной регистрации электрической активности в аксонах антеннального нерва были использованы стеклянные микроэлектроды. Электрическое сопротивление электродов из боросиликатного стекла (1B100F-4, WPI Inc.), заполненных 0.9%-ным раствором NaCl после прокола кутикулы в основании ДО (в гибком сочленении между скапусом и педицелом), составляло 10–110 МОм.

Сигнал с микроэлектрода поступал на вход изготовленного в лаборатории усилителя постоянного тока (УПТ, Первис, 1983) с входным сопротивлением более 10 ГОм) и далее, после дополнительного усиления ( $K_u = 10$ ), – на аналогово-цифровой преобразователь Е14-440 («Л-Кард», Россия). Одновременно по двум другим каналам АЦП производилась регистрация дополнительно усиленных сигналов ( $K_u = 1000$ ) с выхода УПТ и от дифференциального микрофона, установленного рядом с подопытным насекомым (контроль акустического стимула). После преобразования в цифровой код эти данные фиксировали в памяти компьютера.

В начале опыта после прокола кутикулы в основании джонстонова органа и по мере углубления электрода к антеннальному нерву препарат непрерывно стимулировали последовательностью тональных пульсов с частотой заполнения 70–100 Гц и уровнем 60 дБ УКС. После резкого увеличения амплитуды ответных электрофизиологических реакций до уровня  $\geq 0.5$  мВ (полный размах отклонения сигнала) приступали к изме-

рению частотно-пороговых характеристик. При последовательном измерении порогов частоту заполнения тональных посылок изменяли с шагом 5 Гц.

Тестовый стимул, использованный при измерении характеристик рецепторов ДО, представлял собой непрерывный тон с варьируемыми амплитудой и частотой заполнения. В качестве критерия порогового ответа рецептора было принято устойчивое превышение на 2 дБ амплитудных выбросов, синхронных с синусоидальным заполнением стимулирующего сигнала относительно среднего значения стационарного шума. Измерение порога при неизменных условиях стимуляции проводили не менее двух раз. Стабильность регистрации ответной активности контролировали в ходе измерения аудиограмм, проводя повторные измерения порогов на определенных частотах, обычно на 100 Гц.

При тестировании слуховых интернейронов использовали непрерывную последовательность тональных пульсов длительностью 100 мс каждый с периодом следования 600 мс. Длительность фронтов нарастания/спада синусоидального заполнения в каждом пульсе составляла примерно 25 мс. За ответ принимали вызванную активность нейронов, содержащую два или больше число спайков на один тональный пульс.

### Акустическая регистрация звуков полета комаров

Звуки полета множества самцов в рое записывали с помощью цифрового регистратора Zoom H2 (Zoom Corp, Китай). Звуки полета самок комаров регистрировали тем же способом во время их попыток нападать на человека. Температуру окружающей среды, влажность и освещенность измеряли в местах проведения экспериментов с помощью многофункционального измерителя SEM DT-8820.

### Обработка данных

Анализ аудиограмм, измеренных в электрофизиологических экспериментах, заключался в выделении главных минимумов на частотно-пороговых кривых. Каждый такой минимум характеризовался тремя числами: центральная частота (Гц), минимальный порог (дБ УКС) и температура во время проведения опыта (°C). Далее частоты нормировали к 20 °C по ранее опубликованной методике (Lapshin, Vorontsov, 2021) в соответствии с формулой:

$$F_{20} = F_t(1 + k(20 - t))$$

где  $t$  – температура во время измерения порога на частоте  $F_t$ ,

$F_{20}$  – нормированное значение частоты,

$k = 0.02$  – коэффициент, характеризующий сдвиг частотно-пороговых графиков по оси частот в зависимости от температуры.

Температурное нормирование позволило более объективно сравнивать результаты измерений, полученные при разных температурах.

В качестве контроля был использован массив данных по частотным настройкам слуховых рецепторов, полученный в процессе акустического тестирования самок *A. excrucians* методом положительной обратной связи (Lapshin, Vorontsov, 2013). Эти данные также были подвергнуты температурному нормированию.

Записи акустических сигналов, зарегистрированных в роях самцов, и звуков полета самок использовали для определения средних частот взмахов крыльями комаров с помощью спектрального анализа (программа «Sound Forge 10 Pro» (Sony, Япония)). Полученные значения частот затем нормировали к температуре 20°C по методике, описанной выше.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Регистрация звуков полета комаров

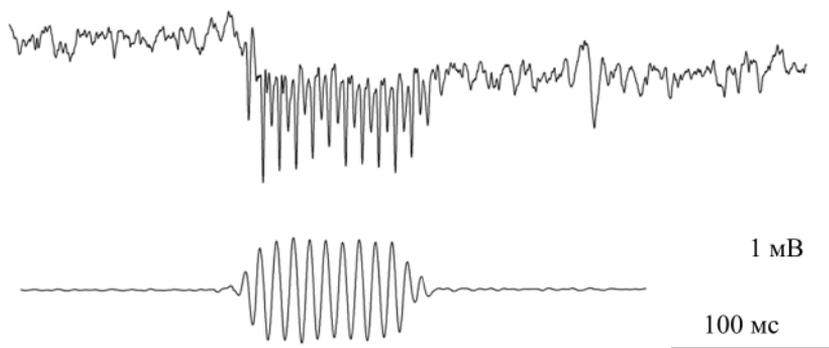
Усредненная частота биений крыльев самцов по данным спектрального анализа записей звуков летавших в роях комаров с учетом последующего температурного нормирования составила  $F_m = 463$  Гц ( $\sigma = 31$  Гц,  $N = 12$ ). С помощью аналогичного анализа записей звуков полета самок получена усредненная частота биений их крыльев  $F_f = 274$  Гц ( $\sigma = 18$  Гц,  $N = 12$ ).

### Реакции рецепторов на звук

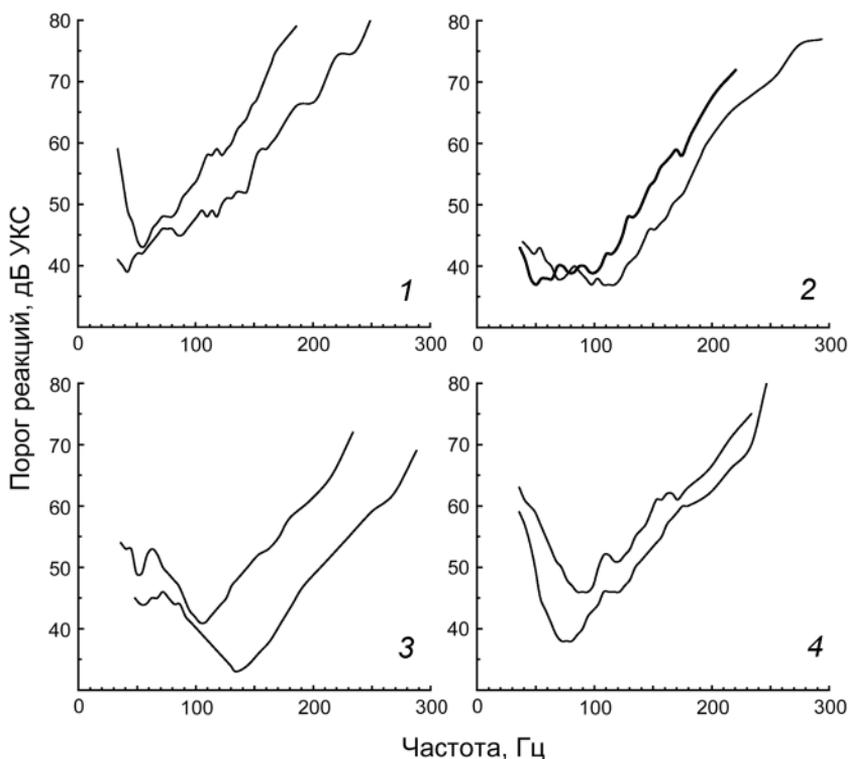
На рис. 1 приведен пример реакции слухового рецептора на предъявление тонального пульса. Ответ, зарегистрированный внеклеточно в антеннальном нерве, состоял из суммы медленного гиперполяризационного потенциала и быстрой переменной составляющей, синхронизированной с синусоидальными волнами стимула. В ответах, как правило, доминировал спектральный компонент, равный второй гармонике частоты заполнения тональной посылки.

### Аудиограммы слуховых рецепторов

По форме аудиограмм и положению основного порогового минимума исследованные рецепторы можно разделить на три основные группы. Наиболее низкочастотные рецепторы характеризовались положением оптимума на частотах 60 Гц и ниже (рис. 2, 1). В четырех опытах из этой группы не удалось определить частоту основного



**Рис. 1.** Осциллограмма реакции рецептора джонстонова органа самки комара *Aedes excrucians* Walker на тональный пульс. Внеклеточная регистрация. Частота заполнения стимула 100 Гц, амплитуда 60 дБ УКС. Стимул изображен под осциллограммой.



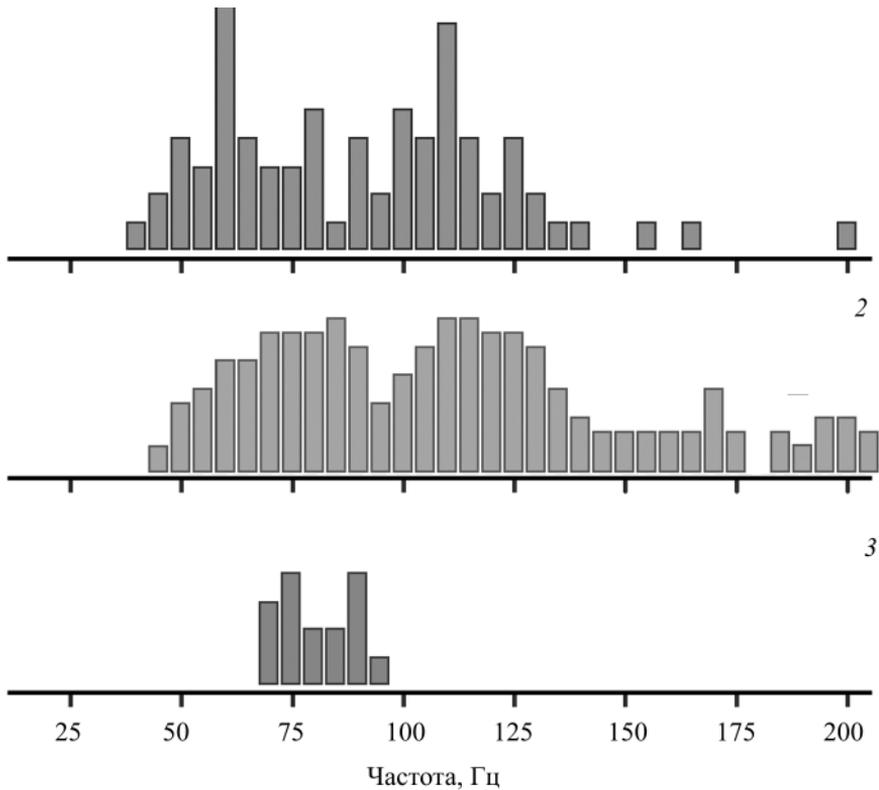
**Рис. 2.** Примеры аудиограмм (частотно-пороговых кривых) рецепторов джонстонова органа (1–3) и слуховых интернейронов (4) самок комаров *Aedes excrucians* Walker.

оптимума из-за ограниченных возможностей стимулирующей системы в диапазоне ниже 40 Гц.

Особую группу составляли аудиограммы, не имевшие четко выраженного минимума (рис. 2, 2), характерного для частотно-избирательных элементов (результаты десяти опытов). Возможно, такой эффект возникал за счет суммирования ответной активности двух или трех рецепторов, входивших в состав одной сенсиллы.

Аудиограммы большинства зарегистрированных рецепторов имели характерную колоколовидную форму с оптимумом в диапазоне 90–120 Гц (примеры на рис. 2, 3), рецепторы с настройкой на частоте 140 Гц и выше встречались значительно реже (всего 4 случая во всей серии). На ветвях аудиограмм, как правило, наблюдались один или несколько локальных оптимумов. Например, правые (высокочастотные) ветви двадцати рецепторных аудиограмм содержали локальный минимум в диапазоне 190–210 Гц.

Распределение оптимальных частот исследованных рецепторов ДО иллюстрирует гистограмма на рис. 3, 1. Гистограмма содержит два выраженных пика на 60 и 110 Гц. Эти пики сохранялись на прежних позициях при вариациях ширины каналов гистограммы от 4 до 10 Гц/бин. С учетом типичной ширины аудиограмм области чувствительности рецепторов, принадлежавших к двум основным пикам гистограммы,

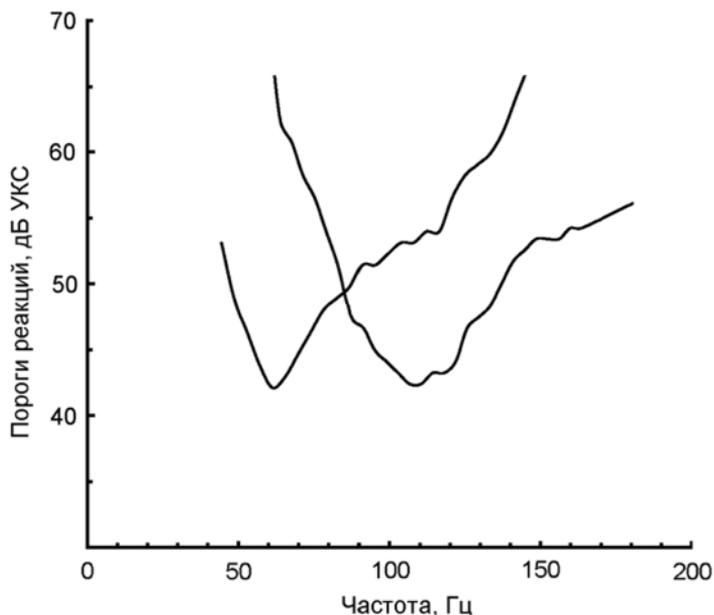


**Рис. 3.** Гистограммы распределения оптимальных частот слуховых рецепторов и интернейронов у самок комаров *Aedes excrucians* Walker.

1 – распределение частотных оптимумов аудиограмм рецепторов джонстонова органа (N = 78),  
 2 – распределение частот автовозбуждения рецепторов джонстонова органа (по: Lapshin, Vorontsov, 2013; N = 208, с последующей температурной коррекцией к 20 °С), 3 – распределение частотных оптимумов аудиограмм слуховых интернейронов (N = 16).

взаимно перекрывались примерно на уровне 7 дБ выше положения их основных минимумов (рис. 4).

На рис. 3, 2 показано распределение значений характеристических частот (частот автовозбуждения) рецепторов ДО, измеренных ранее на самках того же вида (Lapshin, Vorontsov, 2013) и затем нормированных к температуре 20 °С. На этой гистограмме также выделяются две группы рецепторов, но в сглаженной форме, т. е. без выраженных пиков. Более высокочастотные группы на гистограммах (см. рис. 3, 1, 2) расположены примерно в одном диапазоне (100-130 Гц), но низкочастотная группа на гистограмме рис. 3, 2 несколько сдвинута вправо относительно положения аналогичной группы на гистограмме на рис. 3, 1. В связи с этим надо иметь в виду, что гистограмма на рис. 3, 1 построена по ответам наиболее чувствительных рецепторов, обнаруженных в каждом конкретном отведении, тогда как методика автовозбуждения позволяла измерять характеристические частоты также и других рецепторов, чья ак-



**Рис. 4.** Примеры аудиограмм типичных слуховых рецепторов самки *Aedes excrucians* Walker с оптимумами на частотах 60 и 110 Гц.

тивность при синусоидальной стимуляции маскировалась ответами более чувствительных рецепторов.

### **Аудиограммы слуховых интернейронов**

Наряду с рецепторными ответами неоднократно была зарегистрирована импульсная (спайковая) активность слуховых интернейронов. Амплитуда ответных разрядов в этих случаях не зависела от уровня стимуляции. Область кутикулы, под которой были зарегистрированы реакции интернейронов, на фотографии головы комара ограничена пунктирной линией, на которую дополнительно указывает стрелка (рис. 5).

На большинстве аудиограмм интернейронов (14 из 16) были видны признаки влияния входов от нескольких рецепторов, выраженные на графиках в виде дополнительных локальных минимумов (см. рис. 2, 4).

Распределение значений частот основных оптимумов интернейронов на гистограмме представлено в виде локальной группы в пределах диапазона 70–95 Гц (см. рис. 3, 3).

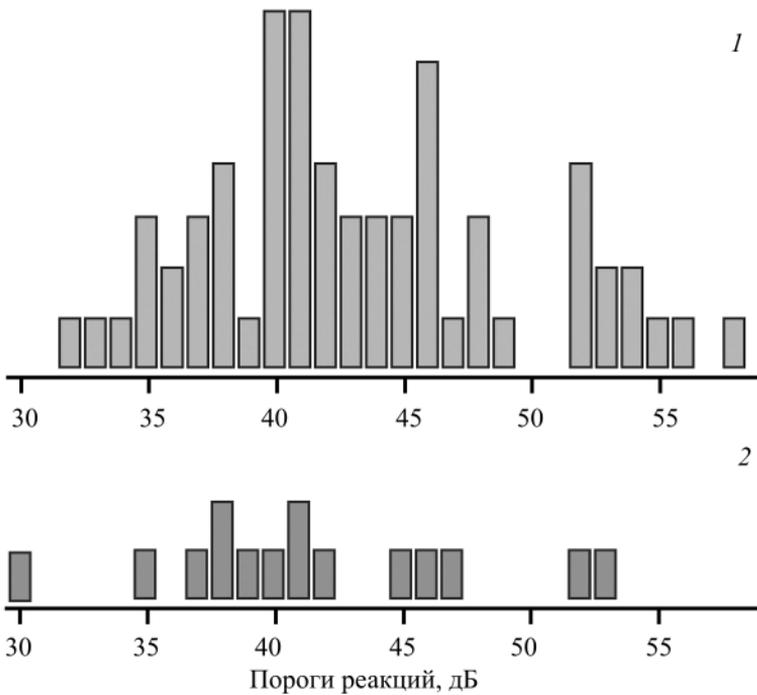
### **Минимальные пороги реакций на звук**

При оценке возможностей слуховой системы в первую очередь важны данные о минимальных зарегистрированных порогах рецепторов и интернейронов, получающих



**Рис. 5.** Голова самки *Aedes excrucians* Walker.

Граница зоны, где под кутикулой были зарегистрированы ответы слуховых интернейронов, отмечена белыми точками. На зону также указывает стрелка.



**Рис. 6.** Гистограмма распределения минимальных порогов рецепторов джонстонова органа (1, N = 78) и слуховых интернейронов (2, N = 16) самок *Aedes excrucians* Walker.

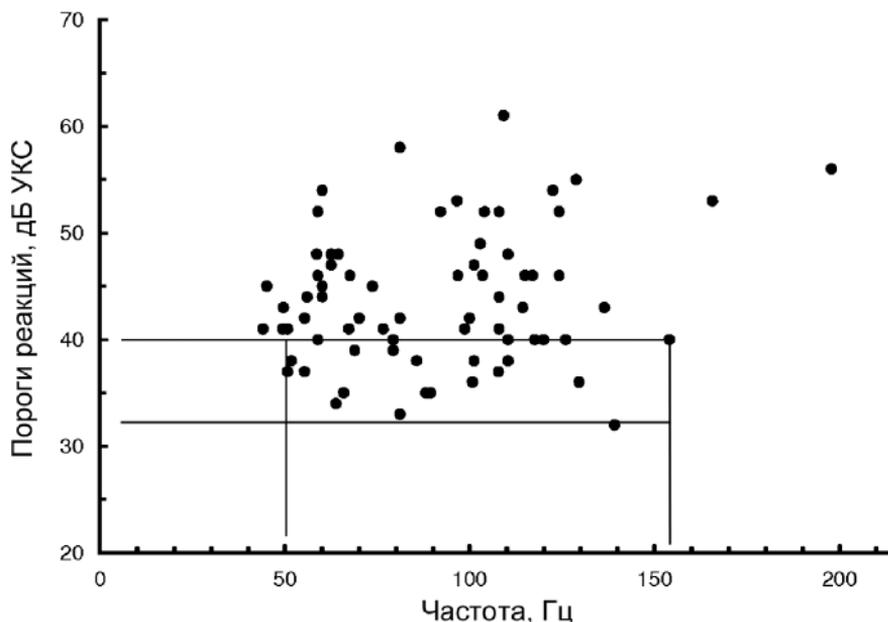
слуховой вход. На рис. 6, 1 представлена гистограмма распределения минимальных порогов реакций слуховых рецепторов. На гистограмме видно, что нарастание вероятности регистрации низкопороговых рецепторов начинается со значения 35 дБ УКС, а основной пик расположен на уровне 40–41 дБ УКС. На точечной диаграмме на рис. 7 также видно, что частотные настройки рецепторов с порогами 40 дБ УКС и ниже занимают диапазон 50–155 Гц, т. е. в этих пределах самки комаров обладают высокой акустической чувствительностью, мало зависящей от несущей частоты синусоидального стимула.

При частоте стимуляции 210 Гц, соответствующей середине частотного диапазона фундаментальных гармоник женских голосов (Fitch, Holbrook, 1970), 23 % (18 из 78) исследованных нами рецепторов реагировали на сигналы с амплитудой 56 дБ УКС или более.

Если по частотам оптимумов исследованные интернейроны составили вполне однородную группу (см. рис. 3, 3), то по данным измерения минимальных порогов аналогичный вывод сделать нельзя: разброс порогов в группе интернейронов превышал 20 дБ (от 30 до 53 дБ УКС; см. рис. 6, 2).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование акустико-физиологических характеристик слуха неотделимо от понимания биологических задач, решаемых этой системой. В этом аспекте в первую оче-



**Рис. 7.** Точечная диаграмма, иллюстрирующая распределение оптимумов аудиограмм рецепторов джонстонова органа самок *Aedes excrucians* Walker в координатах «Частота – Порог реакции».

На поле диаграммы тонкими горизонтальными и вертикальными линиями выделена группа рецепторов с пороговыми оптимумами 40 дБ УКС и менее в частотном диапазоне 50–155 Гц.

редь следует рассмотреть участие слуховой системы комаров в репродуктивном поведении. За время многолетних исследований были получены подробные сведения о физиологии слуховой системы самцов комаров, тогда как о восприятии самками акустических сигналов известно значительно меньше.

Ранее было показано, что на последнем этапе сближения самцов и самок комаров их акустическое взаимодействие внешне проявляется во взаимной подстройке частоты взмахов крыльями к целочисленным отношениям (Gibson, Russell, 2006; Cator et al., 2009; Pennetier et al., 2010; Aldersley et al., 2016; Aldersley, Cator, 2019). Такое взаимодействие в качестве элемента брачного поведения получило название «гармоническая конвергенция» (Cator et al., 2009). По мнению авторов этой статьи, оплодотворенные самки теряют способность перестраивать частоту взмахов крыльями при акустическом взаимодействии с самцами и, таким образом, исключаются из повторных взаимодействий в рое.

Иную точку зрения на причины возникновения целочисленного соотношения частот взмахов в паре самец–самка предложили П. Симозс с соавт. (Simões et al., 2016, 2018). По их мнению, такой режим может возникать как внешнее проявление процесса оптимизации режима восприятия комбинационных гармоник в слуховой системе комаров (более подробно о влиянии на комбинационные гармоники частоты крыловых взмахов самцов и самок будет сказано далее).

Напротив, Дж. Сомерс с соавт. (Somers et al., 2022) на основании статистического анализа процессов частотных перестроек самцов и самок комаров сделали вывод, что нет доказательств акустического взаимодействия между полами, и все события, имеющие признаки «гармонической конвергенции», могут быть объяснены случайностью. Этот вывод противоречит более раннему исследованию, также основанному на анализе статистики частот совместного полета самок и самцов комаров, где были выявлены взаимные перестройки (Aldersley et al., 2016).

При обсуждении темы акустического взаимодействия самцов и самок комаров в форме целочисленной подстройки частот крыловых взмахов следует иметь также в виду, что аналогичное состояние, называемое в физике резонансом на высших гармониках, соответствует локальному энергетическому минимуму системы в целом (Yang et al., 2012). Энергетический минимум является условием и признаком локальной стабильности системы. Аналогичный эффект у комаров мог возникать в силу общих физических закономерностей, определяющих взаимодействие нелинейных осцилляторов.

Перечисленные гипотезы в той или иной степени взаимно противоречивы, и на их основании пока нельзя отвергать идею «гармонической конвергенции» у комаров.

Вне зависимости от наличия или отсутствия биологической значимости процедуры подстройки частот взмахов крыльями в паре самец–самка для реализации акустического взаимодействия в паре необходимо, чтобы:

- 1) самки и самцы могли в полете слышать друг друга, и
- 2) и те, и другие обладали способностью к частотному анализу комбинационных гармоник.

Способность самок воспринимать звук полета самца, частота которого выше, чем у самки, была показана в электрофизиологических экспериментах в условиях имитации полетной вибрации (Лапшин, 2012). При действии на периферическую слуховую систему самки непрерывного тонального сигнала с частотой, равной частоте первой гармоники звука полета самок того же вида, в активности ее слуховых рецепторов наблюдались ответы на высокие частоты, недоступные для восприятия в стационарном режиме, т. е. без имитации полета. При этом формировалась дополнительная частотная область чувствительности, расположенная выше частоты имитации полета. Эта область была названа «зеркальным каналом», у самок она перекрывала диапазон изменчивости первой гармоники звука полета конспецифических самцов. Если самка комара способна воспринимать звук полета самца, остается вопрос о ее способности к частотному анализу этого сигнала.

При одновременном действии на летящего комара сильной механической вибрации от его собственных крыльев и внешнего, сравнительно слабого сигнала от другой особи в периферической части слуховой системы за счет эффектов нелинейности формируется ряд комбинационных гармоник (биений) с частотами, описываемыми общей формулой:

$$iF_m \pm jF_f$$

где  $i$  и  $j$  – целые числа, а  $F_m$  и  $F_f$  – гармоники звука полета соответственно самца и самки. Обычно наибольшую амплитуду имеют комбинационные гармоники с частотами, определяемыми малыми значениями  $i$  и  $j$  (например, 1 или 2). В электрофизиологических экспериментах было показано, что часть таких гармоник влияет на активность слуховых рецепторов и интернейронов (Warren et al., 2009; Gibson et al., 2010; Лапшин, 2012; Simões et al., 2016, 2018).

Рассмотрим конкретные значения комбинационных частот в паре самец–самка комаров *A. excrucians*. По данным акустических измерений  $F_m = 463$  Гц, и  $F_f = 274$  Гц. В процессе восприятия летящей самкой сигнала самца одна из основных комбинационных гармоник, формирующихся в ее слуховой системе, будет равна разности значений частот первых гармоник действующих сигналов, или  $F_m - F_f = 189$  Гц ( $i = j = 1$ ). На гистограмме на рис. 3, 2, действительно, присутствует группа рецепторов в сходном диапазоне частот (190–205 Гц). В этом же диапазоне на высокочастотных ветвях аудиограмм некоторых рецепторов ДО наблюдались локальные минимумы. Однако при интерпретации экспериментальных данных больший интерес представляет комбинационная гармоника, описываемая формулой:

$$2F_f - F_m = 2 \times 274 - 463 = 85 \text{ Гц } (j = 2, i = 1)$$

Полученное значение примерно совпадает с серединой диапазона распределения оптимумов слуховых интернейронов (см. рис. 3, 3), что может быть признаком повышенного интереса комаров к этой частотной области.

В то же время, эти же интернейроны характеризуются большой индивидуальной изменчивостью значений минимальных порогов (см. рис. 6, 2), причем распределение порогов интернейронов занимает примерно тот же диапазон, что и распределение порогов слуховых рецепторов (см. рис. 6, 1). Пороги реакций интернейронов оценивались по количеству спайков в ответ на единичный акустический пульс, тогда как

ответы рецепторов определялись по относительному увеличению уровня электрофизиологического сигнала. Сходный вид распределений порогов, полученных с помощью двух разных методик, позволяют сделать вывод о взаимном соответствии критериев, использованных при измерении порогов реакций нейронов слуховой системы комаров.

Можно предположить, что слуховые рецепторы и интернейроны за счет разных индивидуальных порогов совокупно перекрывают большой диапазон амплитуд входных сигналов и тем самым обеспечивают динамический диапазон слуховой системы в целом. В свою очередь, широкий динамический диапазон необходим для сохранения способности к частотному анализу в процессе сближения комара с источником звука, когда амплитуда воспринимаемых сигналов по мере уменьшения расстояния увеличивается на порядок и более. Учитывая высокую чувствительность части исследованных интернейронов, можно также сделать вывод, что процесс анализа сигналов начинается в слуховой системе самки еще до начала активного акустического взаимодействия в их паре.

Положение главных пиков (60 и 100–120 Гц) на гистограмме на рис. 3, 1 характеризует частоты настройки большинства наиболее чувствительных рецепторов ДО. Именно такие рецепторы мы с большой вероятностью находили при поиске качественного отведения в антеннальном нерве, поскольку для них характерна наибольшая амплитуда электрофизиологических ответов на тестовый сигнал. Однако форма пиков на гистограмме не отражает реальную ширину настройки слуховых рецепторов: области чувствительности рецепторов двух основных групп (60, 100–120 Гц) должны взаимно перекрываться (см. рис. 4). Сопоставление уровней ответов на звук в этих двух группах потенциально позволяет оценить частоту входного сигнала в диапазоне между двумя оптимумами. Таким образом, слуховая система самок комаров по всем признакам способна различать звуковые частоты и, следовательно, может обеспечить акустическое взаимодействие самцов и самок в брачном поведении.

Следующий вопрос: может ли слуховая система самок комаров способствовать целенаправленному поиску человека как объекта нападения?

Наши измерения показали, что оптимумы слуховых рецепторов самок с порогами 40 дБ УКС и ниже занимают диапазон 50–155 Гц (см. рис. 7), т. е. в этих пределах самки комаров обладают высокой акустической чувствительностью, мало зависящей от спектрального состава стимула. Граница этого диапазона со стороны низких частот, скорее всего, определяется конвективными шумами атмосферы (Goodfriend, 1977; Казан и др., 2015) в сочетании с шумом набегающего потока воздуха в условиях полета. Со стороны высоких частот слуховая чувствительность ограничена вибрацией и шумом от собственных крыльев.

В средней полосе России человек – самый многочисленный из потенциальных объектов нападения. В обычной жизни люди защищены от комаров одеждой, за исключением кистей рук и головы, поэтому манера комаров *A. excrucians* нападать на верхнюю часть тела должна повышать вероятность успеха. Возникает вопрос, способны ли комары обнаружить человека, ориентируясь на его голос?

Фундаментальная (нижняя) частота речи взрослого мужчины находится в диапазоне от 85 до 155 Гц, для взрослой женщины типичны частоты от 165 до 255 Гц (Fitch, Holbrook, 1970). Таким образом, низкочастотная часть спектра голоса среднестатисти-

ческого мужчины в значительной части перекрывается диапазоном максимальной слуховой чувствительности самок комаров *A. excrucians* (см. рис. 7). Женский голос частично выходит за пределы этого диапазона. Однако при частоте стимуляции 210 Гц, соответствующей середине частотного диапазона женских голосов, 23 % исследованных нами рецепторов реагировали на сигналы с амплитудой 56 дБ УКС или более – это уровень нормальной разговорной речи. Можно сделать вывод, что голоса людей доступны для восприятия и частотного анализа самкам комаров и потенциально могут служить дополнительным ориентиром в процессах поиска и нападения кровососов на человека.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственной программы фундаментальных исследований ИППИ РАН FFNU-2022-0025.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кажан В. Г., Мошков П. А., Самохин В. Ф. 2015. Природный фон при проведении акустических испытаний самолетов на аэродроме базирования малой авиации. Наука и образование. МГТУ им. Н. Э. Баумана. Электронный журнал 7: 146–170.  
<https://doi.org/10.7463/0715.0782827>
- Кухарчук Л. П. 1981. Кровососущие комары в местах массового пролета и гнездования птиц в Барабинской низменности. В кн.: К. Т. Юрлов (ред.). Экология и биоэкологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение; Биологический институт АН СССР, 288 с.
- Лапшин Д. Н. 2012. Слуховая система самок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae): акустическое восприятие в условиях имитации полета. Энтомологическое обозрение 91 (3): 465–484. [Lapshin D. N. 2013. The auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during flight simulation. Entomological Review 93 (2): 135–149.  
<https://doi.org/10.1134/S0013873813020012>]
- Лопатина Ю. В., Безжонова О. В., Федорова М. В., Булгакова Т. В., Платонов А. Е. 2007. Комплекс кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в очаге лихорадки Западного Нила в Волгоградской области. III. Виды, питающиеся на птице и человеке, и ритмы их ночной активности. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 37–43.
- Первис Р. 1983. Микроэлектродные методы внутриклеточной регистрации и ионофореза. М.: Мир, 208 с.
- Попов В. М. 1953. Материалы по экологии комаров *Aedes excrucians* Walk., *Aedes cinerius* Meig. в условиях лесной зоны Западной Сибири. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 22 (6): 521–528.
- Халин А. В., Горностаева Р. М. 2008. К таксономическому составу кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) мировой фауны и фауны России (критический обзор). Паразитология 42 (5): 350–381.
- Aldersley A., Champneys A. R., Homer M., Robert D. 2016. Quantitative analysis of harmonic convergence in mosquito auditory interactions. Journal of Royal Society Interface 13 (117): 20151007.  
<https://doi.org/10.1098/rsif.2015.1007>
- Aldersley A., Cator L. J. 2019. Female resistance and harmonic convergence influence male mating success in *Aedes aegypti*. Scientific Reports 9 (2145).  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-38599-3>
- Bartlett-Healy K., Crans W., Gaugler R. 2008. Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). Annals of the Entomological Society of America 101: 95–103.  
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[95:PTAVIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[95:PTAVIC]2.0.CO;2)
- Belton P. 1974. An analysis of direction finding in male mosquitoes. In: L. B. Browne (ed.). Experimental Analysis of Insect Behaviour. Heidelberg; New York: Springer, p. 139–148.
- Boo K. S., Richards A. G. 1975. Fine structure of scolopidia in Johnston's organ of female *Aedes aegypti* compared with that of the male. Journal of Insect Physiology 21: 1129–1139.  
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(75\)90126-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(75)90126-2)
- Borkent A., Belton P. 2006. Attraction of female *Uranotaenia lowii* (Diptera: Culicidae) to frog calls in Costa Rica. The Canadian Entomologist 138: 91–94.  
<https://doi.org/10.4039/n04-113>.

- Cator L. J., Arthur B. J., Harrington L. C., Hoy R. R. 2009. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito. *Science* **323**: 1077–1079.  
<https://doi.org/10.1126/science.1166541>.
- Fitch J. L., Holbrook A. 1970. Modal vocal fundamental frequency of young adults. *Archives of Otolaryngology* **92**: 379–382.  
<https://doi.org/10.1001/archotol.1970.04310040067012>
- Gibson G., Russell I. J. 2006. Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes. *Current Biology* **16** (13): 1311–1316.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.05.053>
- Gibson G., Warren B., Russell I. 2010. Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* **11**: 527–540.  
<https://doi.org/10.1007/s10162-010-0243-2>
- Goodfriend L. S. 1977. Range of sound levels in the outdoor environment. In: G. M. Heisler, L. P. Herrington (eds). *Proceedings of the Conference on Metropolitan Physical Environment*; Gen. Tech. Rep. NE-25. Upper Darby, PA: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, p. 172–182. [URL: <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/11543>]
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. 2013. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Journal of Insect Physiology* **59**: 828–839.  
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.05.010>
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. 2021. Frequency tuning of swarming male mosquitoes (*Aedes communis*, Culicidae) and its neural mechanisms. *Journal of Insect Physiology* **132**: 104233.  
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104233>
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. 2023. Mapping the auditory space of *Culex pipiens* female mosquito in 3D. [URL: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.01.09.523250v1>]  
<https://doi.org/10.1101/2023.01.09.523250>
- Menda G., Nitzany E. I., Shamble P. S., Wells A., Harrington L. C., Miles R. N., Hoy R. R. 2019. The long and short of hearing in the mosquito *Aedes aegypti*. *Current Biology* **29** (4): 709–714.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.01.026>
- Pennetier C., Warren B., Dabire K. R., Russell I. J., Gibson G. 2010. «Singing on the Wing» as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae*. *Current Biology* **20**: 131–136.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.040>
- Roth L. M. 1948. A study of mosquito behavior; an experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *The American Midland Naturalist* **40**: 265–352. <https://doi.org/10.2307/2421604>
- Simões P. M. V., Ingham R. A., Gibson G., Russell I. J. 2016. A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes. *Journal of Experimental Biology* **219**: 2039–2047.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.135293>
- Simões P. M. V., Ingham R. A., Gibson G., Russell I. J. 2018. Masking of an auditory behaviour reveals how male mosquitoes use distortion to detect females. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* **285**: 20171862.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1862>
- Somers J., Georgiades M., Su M. P., Bagi J., Andrés M., Alampounti A., Mills G., Ntabaliba W., Moore S. J., Spaccapelo R. et al. 2022. Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones. *Science Advances* **8** (2).  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.abl4844>
- Warren B., Gibson G., Russell I. J. 2009. Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion. *Current Biology* **9**: 485–491. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.059>
- Yang N., Long Z., Wang F. 2012. Harmonic synchronization model of the mating dengue vector mosquitoes. *Chinese Science Bulletin* **57**: 4043–4048.  
<https://doi.org/10.1007/s11434-012-5445-z>

## FUNCTIONS OF THE AUDITORY SYSTEM OF BITING FEMALE MOSQUITOES (DIPTERA, CULICIDAE)

D. N. Lapshin, D. D. Vorontsov

*Key words:* Culicidae, *Aedes excrucians*, mosquito hearing, frequency tuning, acoustic stimulation.

## SUMMARY

Female mosquitoes possess a complex auditory system, the biological function of which has not yet been fully understood. Male and female mosquitoes are known to mutually adjust the frequencies of their wingbeats when approaching each other. To make such interaction possible, they need to hear each other and to be able to discriminate frequencies.

Some recent data indicate that biting female mosquitoes can also use acoustic channel to detect their hosts. One can expect that the parameters of mosquito's hearing reflect the acoustic properties of noises or other sounds emitted by the host animals. In this regard, it is worth asking whether mosquitoes are able to detect humans by their voices.

We studied female mosquitoes of *Aedes (Ochlerotatus) excrucians* Walker. They are abundant in the biotopes where people are likely to be found, for example, along the river banks and in the village parks. In electrophysiological experiments, we measured the frequency-threshold characteristics of auditory receptors. The highest sensitivity of most receptors was found in the frequency range from 40 to 140 Hz, with minimum threshold values of 32–40 dB SPVL (Sound Particle Velocity Level). A comparison of the frequency-threshold characteristics of female mosquitoes with the averaged spectra of human speech indicates that, in most cases, mosquitoes can hear human voices and can use them as a cue for finding and attacking humans.