

© Е. Л. Ильина¹, А. В. Попов²

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург;

² Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург

✿ Рассматриваются функции акустической коммуникации у различных групп насекомых. Особое внимание уделено особенностям акустической системы коммуникации *Drosophila melanogaster*, рассмотрены различные типы звуковых сигналов, возрастные изменения в них и нейрофизиологические аспекты процесса ухаживания.

✿ **Ключевые слова:** насекомые, *Drosophila melanogaster*, акустическая коммуникация, поведение ухаживания

АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ И ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ У НАСЕКОМЫХ

ВВЕДЕНИЕ

Насекомые одними из первых живых существ вышли на сушу и наполнили ее звуками. Действительно, в условиях густой растительности общение при помощи звуковых сигналов при поиске полового партнера или для отпугивания и защиты от хищников является очень эффективным и существенно дополняет информацию, поставляемую органами зрения. Об удобстве звуковой (или акустической) коммуникации может свидетельствовать ее широкое распространение: она есть в 20 из 32 отрядов насекомых (Попов, 1985). Соответственно, акустическая коммуникация отвечает за множество функций.

Функции акустической коммуникации.

Наиболее распространенными функциями звуковой коммуникации являются: обеспечение встречи полов, видовая идентификация, защита от хищников, демонстрация агрессии или испуга. Акустическая коммуникация осуществляется посредством звуковых сигналов, издаваемых особями при помощи разнообразных органов звукоизлучения. Строение этих органов существенно отличается у различных таксонов (Попов, 1985).

Ниже описаны основные виды сигналов:

1. Сигналы, связанные с агрессивным или территориальным поведением.

Среди данных сигналов выделяют сигналы агрессии и территориальные сигналы. Сигналы агрессии, как правило, связаны с защитой территории. Они издаются самцами при непосредственном контакте друг с другом в случае соперничества за обладание территорией или самкой.

Территориальные сигналы обеспечивают пространственное распределение особей на определенной территории и обычно издаются особями, не взаимодействующими напрямую друг с другом. Насекомые, относящиеся к определенной группе, воспринимают этот сигнал и, с одной стороны, не слишком удаляются, с другой — не приближаются друг к другу. Например, такие звуки издают самки жуков-короедов, населяющие одно дерево (Попов, 1985).

2. Сигналы, связанные с оборонительным поведением.

Различают сигналы протеста (или бедствия) и сигналы испуга.

Сигналы протеста (бедствия) издают насекомые, попавшиеся хищнику, запутавшиеся в густой траве или паутине. В таком случае они издают громкие отрывистые звуки. В отдельных случаях сигнал испуга (бедствия) является своеобразной звуковой мимикрией, при которой воспроизводятся звуки видов не съедобных для данного хищника насекомых. Чаще сигнал протеста (бедствия) представляет собой звуки стресса или предупреждения для остальных членов группы, что дает им возможность скрыться.

Сигналы испуга возникают на дистантный раздражитель, приближающийся к насекомому. Наиболее ярким примером могут быть сигналы испуга цикад при приближении к ним человека. Например, группа самцов, привлекающих самок своим пением, занимает отдельно стоящее дерево. При приближении к ним человека один из самцов, заметив опасность, прекращает призывное пение и издает пронзительный звук, по которому остальные самцы перестают петь.

Среди сигналов, связанных с оборонительным поведением, есть и собственно звуковая мимикрия. Так, жуки-могильщики в случае опасности издают звуки, имитирующие жужжание потревоженных агрессивных шмелей. При этом они принимают позу, характерную для шмеля, и даже изменяют окраску. Такое поведение защищает жуков-могильщиков от хищных птиц и млекопитающих.

Интересная мимикрия есть у бабочки мертвая голова. Она питается медом и защищает себя от пчел-рабочих сигналом, схожим со звуками пчелиной матки (Попов, 1985).

3. Сигналы, связанные с пищевым поведением

Известно, что самки комаров при обнаружении источника пищи издают сигнал, который рассчитан только на других самок. Рабочие пчелы-разведчицы издают звуки, характеризующие удаленность и локализацию источника пищи. Стоит отметить, что звуки они сопровождают своеобразным танцем.

4. Сигналы, связанные с половым поведением

Выделяют следующие типы сигналов, связанных с половым поведением:

Призывный сигнал самцов указывает их локализацию и видовую принадлежность. На него реагируют готовые к копуляции самки того же вида. Они направляются к самцам, ориентируясь по звуку и, таким образом, не дают хищнику обнаружить себя. Бывает, что самец и самка идут навстречу друг другу, обмениваясь сигналами. Но в большинстве случаев самки не демаскируют себя и не издают звуковых сигналов. Издают сигнал только относительно хорошо защищенные самки. Некоторое исключение составляют комары, самки которых не защищены, но при этом привлекают самцов.

У некоторых прямокрылых самка, услышав сигнал самца, издает ответный звуковой *сигнал согласия*, по которому самец находит самку и начинает ритуал ухаживания. Ритуал ухаживания сопровождается *сигналом ухаживания* самца. Сигнал ухаживания имеет целью увеличить восприимчивость самки, подготавливая ее к копуляции. В то же время этот сигнал служит дополнительным указанием на видовую принадлежность самца. В том случае, если самец принадлежит к другому виду, или самка является оплодотворенной или незрелой, раздается *сигнал отказа* самки (Попов, 1985).

Особенности акустической коммуникации *Drosophila melanogaster*.

Нужно сказать, что хотя звуковая коммуникация характерна для огромного числа таксонов, но изучена она еще у очень небольшого числа видов. Наиболее совершенной системой коммуникации обладают цикады и сверчки. Система звуковой коммуникации также изучена на модельном объекте *Drosophila melanogaster*.

Плодовые мушки имеют хорошо развитую систему акустической коммуникации, в функции которой, в частности, входит регуляция полового поведения. Стоит отметить, что

система коммуникации зависит от расстояния, на котором осуществляется взаимодействие между особями. Поскольку у дрозофилы взаимодействие особей происходит на очень малых расстояниях (от нуля до нескольких миллиметров), то в случае их коммуникации мы имеем дело с *системой ближней связи*, реализуемой в ближнем звуковом поле. Решающее значение в таком случае имеет не звуковое давление, а смещение частиц среды. Аппаратом звукоизлучения в данном случае являются крылья самца, а органом восприятия — аристы. Аристы представляют собой подвижные волоски, чувствительные к смещению частиц среды, в основании которых локализованы механорецепторы (Bennet-Clarc, Ewing, 1970). Нужно сказать, что особенностью системы ближней связи является способность приемника (в данном случае самки) влиять на излучатель (т. е. самца). Иными словами, в зависимости от типа самки самец может исполнять несколько отличные варианты песни ухаживания (Попов и др., 2000).

Ритуал ухаживания самца за самкой у дрозофилы является сложным многостадийным процессом, включающим разнообразные, последовательно сменяющие друг друга акты: приближение к замеченному объекту и преследование его; ощупывание самки передними ножками (происходит дополнительная идентификация пола и вида при помощи хеморецепции); пространственная ориентация самца перед самкой: происходит выбор позиции перед слуховыми органами самки; собственно стадия пения, на которой самец вибрирует отведенным в сторону крылом, ближайшим к голове самки (пение указывает видовую принадлежность самца и стимулирует самку к копуляции); лизание хоботком гениталий самки (при этом происходит дополнительная хеморецепция нелетучих феромонов); попытки копуляции и собственно копуляция (Попов и др., 2000).

Осуществление ритуала ухаживания требует быстроты и точности движений самца по отношению к самке и оперативного переключения с одной поведенческой программы на другую. Эти процессы зависят от функционального состояния нескольких сенсорных систем, поскольку разные этапы контролируются стимулами разной модальности: обонятельными, зрительными, звуковыми; возможно, тактильными.

Вообще процесс ухаживания является очень сложным поведенческим актом. Самки выделяют феромоны, стимулирующие ухаживание: углеводороды кутикулы самок. Интересно, что между кутикулярными углеводородами незрелых самок и самцов не существует качественных различий, поэтому зрелые самцы нередко принимают молодого самца за самку.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для регистрации звуковых коммуникационных сигналов пятидневного самца и самку помещают через воронку в разные отсеки экспериментальной камеры из оргстекла

(8 мм в диаметре, 4 мм высота), разделенной на две половины перегородкой. Пол камеры сделан из силиконовой сети с ячейками 0,6 мм. Камеру с мухами устанавливают над мембраной специально изготовленного микрофона, чувствительного к скорости смещения частиц среды. Благодаря очень эффективным фильтрам, регистрируются звуки только в полосе 100–800 Гц. Записи проводят в звукоизолированном боксе (Попов и др., 2000).

Типы сигналов, связанных с половым поведением, *Drosophila melanogaster*.

У плодовых мушек выделяют три основных типа сигналов: сигнал ухаживания, который издают самцы при взаимодействии с самками и молодыми самцами; сигнал отказа, который издают молодые самцы при ухаживании за ними зрелых самцов (иногда этот звук издают самки в случае невозможности для них спаривания); копулятивный сигнал самок.

Сигнал ухаживания издается самцом во время фазы вибрации. Он состоит из двух компонентов — импульсного и синусоидального, которые сменяют друг друга.

Импульсная песня (**ИП**) состоит из повторяющихся посылок. Каждая посылка состоит из импульсов, содержащих 1–3 колебания, длительностью 5–6 мс каждое (рис. 1а). Главной характеристикой ИП является межимпульсный интервал, который, по-видимому, и опознается самками. ИП несет основную семантическую нагрузку, выполняет функцию триггера, запуская копуляцию. Также он тормозит локомоторную активность самок и повышает активность поющих самцов по принципу обратной связи (Попов и др., 2000).

Синусоидальная песня (**СП**) на слух воспринимается как гудение или жужжание. Она построена из отрезков периодического звука разной длительности (рис. 1б). Частота может варьировать в пределах 120–182 Гц в песне одной и той же особи. Функция СП заключается в повышении чувствительности самки и подавлении ее локомоторной активности. Примечательно, что самцы форсируют излучение СП, если самка долго не проявляет никакого интереса к ним.

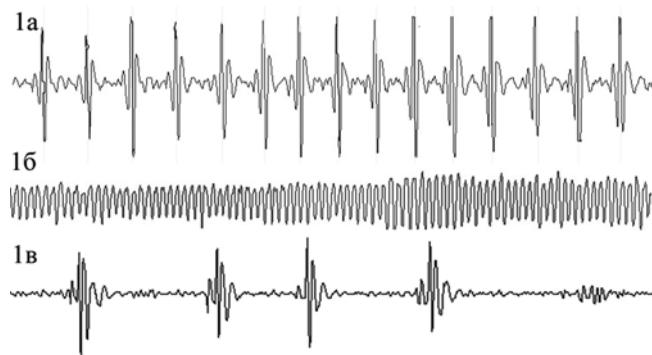


Рис. 1. Звуковой репертуар самцов:
1а — импульсная песня
1б — синусоидальная песня
1в — сигнал агрессии

Суммарные длительности ИП и СП, выраженные в процентах от времени ухаживания, являются показателем интенсивности ухаживания и привлекательности объекта. Также интересно, что средняя частота повторения импульсов линейно зависит от температуры.

Сигнал агрессии (рис. 1в) издают самцы при конкуренции за самку. В течение некоторого времени сигнал издают оба самца, а потом только один, который оказался доминирующим в данной ситуации.

Сигнал отказа раздается при попытке ухаживания зрелого самца за молодым самцом. Сигнал отказа представляет собой импульсный звук, прерывающий ухаживание. При этом молодой самец приподнимает два крыла вверх и ритмически бьет ими спереди назад, как бы отталкивая ухаживающего самца. При каждом биении крыльев возникает звуковой импульс, состоящий из группы колебаний сложной формы.

Также сигнал отказа могут издавать молодые и оплодотворенные самки (рис. 2а).

Копулятивный сигнал самки начинают издавать сразу же после начала копуляции. Копулятивный сигнал воспринимается как низкочастотный писк. Он состоит из пульсов периодического звука частотой примерно 370 Гц, следующих группами по 2–9 в каждой (рис. 2б). Генерация данного звука связана с резкими движениями крыльев. Одиночные сигналы такого типа самки издают во время настойчивого ухаживания за ними самца, при этом вибрационная активность самца снижается, и он прекращает ухаживание. Снижение вибрационной активности самца целесообразно и после начала копуляции (Попов и др., 2000).

Нейрофизиологические аспекты поведения ухаживания.

У *Drosophila melanogaster* нервные сети, ответственные за генерацию нормальных звуков ухаживания, находятся в грудных ганглиях. Однако для правильной оценки контекста ситуации и модуляции их работы необходим контроль со стороны высших центров головного мозга. Таким центром является центральный комплекс, состоящий из 4 отделов: протоцеребрального моста, ве-

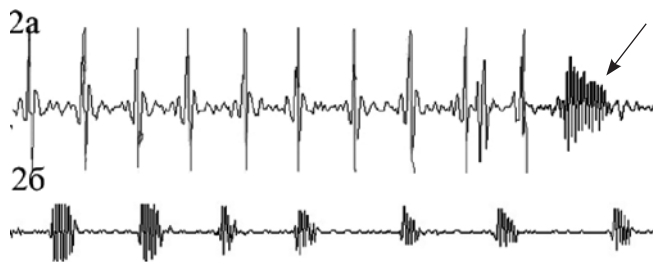


Рис. 2. Звуковой репертуар самок.
2а — сигнал отказа (помечен стрелкой)
2б — копулятивный сигнал

еровидного тела, эллипсоидного тела и парных нодулей (Попов и др., 2004) (рис. 3). Вклад структур центрального комплекса в ритуал ухаживания неравноценен.

Например, у мутантов *agnostic* с анатомическими нарушениями нодулей наблюдаются незначительные отклонения в интенсивности ухаживания, а в импульсной песне наблюдается большая вариабельность импульсов по форме и амплитуде (Попов и др., 2002). В то же время у мутантов с анатомическими нарушениями в протоцеребральном мосту (*sex^{KS181}*) или с полным отсутствием данной структуры (*oc¹*) резко нарушено поведение ухаживания (Попов и др., 2003). Такие самцы мало и медленно двигаются, почти не могут преследовать самку и поэтому им приходится петь в стороне от нее или при случайном столкновении с ней. К тому же, они часто неправильно оценивают контекст ситуации и вместо сигнала пения издают сигнал агрессии.

Изучение роли вееровидного и эллипсоидного тел проводилось на мутантах *evo^{KS263}* с дефектами только в эллипсоидном теле и на мутантах *evo¹⁰⁴¹*, *ceb⁸⁴⁹*, *ceb⁸⁹²*, *sba^{KS96}* с разной степенью повреждения в обоих отделах центрального комплекса. Полученные данные позволили предположить, что веерообразное и эллипсоидное тела принимают участие в контроле точности движений самца при преследовании самки, в поддержании высокого уровня активности и ухаживания, в контроле ритмической структуры сигналов, определяемой стабильностью работы пейсмейкеров, а также в установлении соответствия поведения контексту внешней ситуации (Попов и др., 2005).

Различные нарушения в ритуале ухаживания у самцов с различными анатомическими нарушениями комплекса являются, по видимому, следствием сигналов, которые мешают работе грудного «центра пения».

Возрастные изменения.

С возрастом наблюдается как снижение половой активности самцов, так и нарушение стабильности формы и амплитуды звуковых импульсов. К тому же в посылках

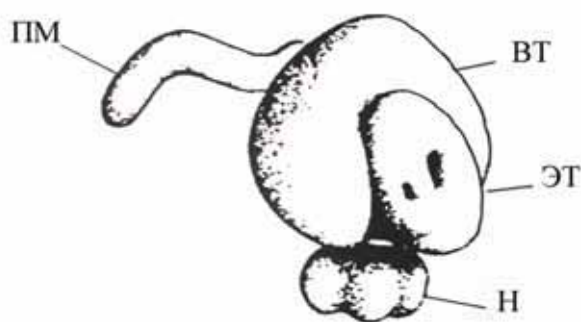


Рис. 3. Строение центрального комплекса головного мозга:
ПМ — протоцеребральный мост
ВТ — вееровидное тело
ЭТ — эллипсоидное тело
Н — нодули

импульсной песни могут возникать полициклические импульсы (рис. 4а). Также к возрастным изменениям относят замедление ритма следования пульсов в посылках. Подобные исследования были проведены и на двух мутантах дрозофилы — *cinnabar* и *cardinal* с нарушениями в кинурениновом пути обмена триптофана. У мутанта *cinnabar* в мозгу накапливается кинуреновая кислота, которая действует как нейропротектор. У мутанта *cardinal*, наоборот, в мозгу накапливается 3-гидроксикинуренин, вызывающий нейродегенерацию. Показано, что у старых особей *cardinal* (рис. 4в) возрастные изменения выражены значительно сильнее, чем у мух дикого типа, что выражается в полной неспособности к генерации посылок с нормальной стабильной формой импульсов. Их импульсы вариабельны по структуре и форме, к тому же в посылках появляются полициклические импульсы. У старых самцов *cinnabar*, напротив, нарушения стабильности параметров импульсной песни практически не отмечены, хотя возрастает доля би- и полициклических импульсов (рис. 4б).

При этом 29-дневные самцы дикого типа все же могут издавать нормальную импульсную и синусоидальную песню, так что возрастные изменения, скорее, связаны с не столько с изменениями в самой системе звукоизлучения, сколько с системой ее контроля со стороны высших отделов нервной системы. Таким отделом является центральный комплекс головного мозга. Возможно, в результате нейродегенеративных процессов центральный комплекс теряет способность эффективно ограждать нервные сети, реализующие текущую активность, от шумов со стороны других сетей (Попов и др., 2001).

Сходные изменения песен отмечены и для мутантов с нарушенными функциями ионных каналов в клетках мозга. Возможно, с подобными физиологическими дефектами и связана и дисфункция центрального комплекса в старости.

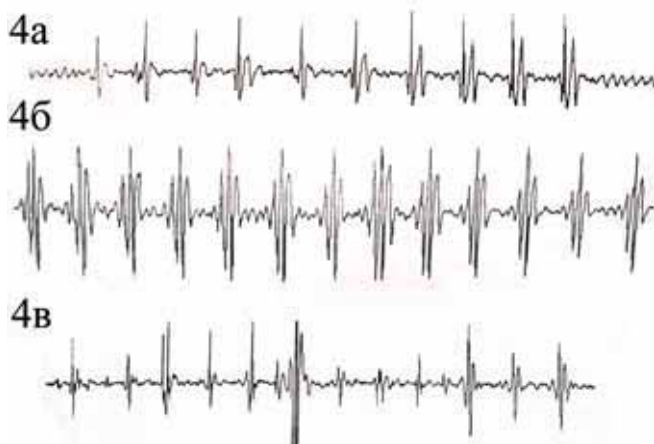


Рис. 4. Возрастные изменения в сигналах самцов.
4а — дикий тип
4б — мутанты *cinnabar*
4в — мутанты *cardinal*

Мутации по способности к нормальному звукоизлучению.

У дрозофилы известны мутации 3 типов, влияющие на исполнение сигнала ухаживания (Жимулев, 1997).

У мутанта *sacophony* увеличивается амплитуда колебаний во время импульса, у мутанта *dissonans* нарушено правильное чередование пульсов и межимпульсных интервалов, так что наблюдается только один мощный импульс. Ген кодирует альфа-субъединицу кальциевого канала (MacLeod et al., 2006). Показано, что ген *dissonans* кодирует белок с РНК-связывающими мотивами, при этом он локализуется в ядрах клеток нервной и других тканей на всех стадиях развития (Rendahl, Hall, 1996).

У мутантов по гену *clock* с общим изменением ритма сна и бодрствования изменяется продолжительность 1 цикла «песни любви». Если в норме она составляет 55 мс, то у таких мутантов она может составлять как 40, так и 80 мс. Это так же сказывается на эффективности ухаживания.

Мутанты *fruitless* вообще перестают ухаживать за самками, а ухаживают исключительно за самцами. Известно, что продукт гена *fruitless* работает в грибовидных телах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, приведенные данные указывают на значимость системы акустической коммуникации в различных аспектах жизни насекомых, в частности в их половом поведении, и на сложный контроль этой системы у модельного объекта генетики плодовой мушки *Drosophila melanogaster*.

Литература

1. Жимулев И. Ф., 1997. Генетическая детерминированность поведения дрозофилы и человека // Соросовский образовательный журнал. № 1. С. 22–25.
2. Попов А. В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. — Л.: изд.-во «Наука», 256 с.
3. Попов А. В., Савватеева-Попова Е. В., Камышев Н. Г., 2000. Особенности акустической коммуникации у плодовых мушек *Drosophila melanogaster* // Сенсорные системы. Т. 14. № 1. С. 60–74.
4. Попов А. В., Савватеева-Попова Е. В., Щекаканов Е. Е., Ридерер П., 2001. Возрастные изменения в системе звукоизвлечения у плодовых мушек *Drosophila melanogaster* // Сенсорные системы. Т. 15. № 2. С. 167–176.
5. Попов А. В., Переслени А. И., Озерский П. В. и др., 2002. Роль нодулей центрального комплекса головного мозга *Drosophila melanogaster* в контроле поведения ухаживания и звукоизлучения // Сенсорные системы. Т. 16. № 4. С. 297–308.
6. Попов А. В., Переслени А. И., Озерский П. В. и др., 2003. Роль протоцеребрального моста центрального комплекса головного мозга *Drosophila melanogaster* в контроле поведения ухаживания и звукоизлучения самцов // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 39. № 6. С. 530–539.
7. Попов А. В., Переслени А. И., Озерский П. В. и др., 2004. О роли центрального комплекса головного мозга *Drosophila melanogaster* в контроле поведения ухаживания и коммуникационного звукоизлучения самцов // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. Т. 90. № 4. С. 385–399.
8. Попов А. В., Переслени А. И., Озерский П. В. и др., 2005. Роль веерообразного и эллипсоидного тел центрального комплекса головного мозга *Drosophila melanogaster* в контроле поведения ухаживания и коммуникационного звукоизлучения самцов // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. Т. 35. № 7. С. 385–399.
9. Bennet-Clark H. C., Ewing A. W., 1970. The love song of the fruit fly // Scientific American. Vol. 223. N 1. P. 85–92.
10. Macleod G. T., Chen L., Karunanithi S. et al., 2006. The *Drosophila cacts2* mutation reduces presynaptic Ca²⁺ entry and defines an important element in Cav2.1 channel inactivation // Eur. J. Neurosci. Vol. 23. N 12. P. 3230–44.
11. Rendahl K. G., Hall J. C., 1996. Temporally manipulated rescue of visual and courtship abnormalities caused by a *nonA* mutation in *Drosophila* // J. Neurogenet. Vol. 10. N 4. P. 247–56.

Acoustic communication and sexual behaviour of insects

E. L. Ilyina, A. V. Popov

✿ **SUMMARY:** Acoustic communication functions in different taxons of insects are discussed. Peculiarities of *Drosophila melanogaster* acoustic system are under special interest. Different acoustic signal types are described. Senescence changes in love song and neurophysiologic aspects of courtship behavior are examined.

✿ **KEY WORDS:** insects, *Drosophila melanogaster*, acoustic communication, courtship behavior