

УДК 595.771; 591.498; 591.485

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA, CULICIDAE)

© 2024 г. Д. Н. Лапшин

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН 127051,
Москва, Большой Каретный переулок д. 19, стр. 1, Россия

E-mail: lapshin@iitp.ru

Поступила в редакцию 19.04.2024

После доработки 20.06.2024

Принята к публикации 23.06.2024

В обзоре приведено описание морфологии слуховых органов комаров — антенн и джонстоновых органов. Рассмотрены пространственные и частотные характеристики слуховых рецепторов в составе джонстоновых органов. Обсуждены принципы функционирования механизмов механотрансдукции в рецепторах. Приведены результаты исследования специфики восприятия комарами акустических сигналов при действии на их слуховую систему вибрации от машущих крыльев. Проанализирована роль акустической коммуникации в репродуктивном поведении комаров.

Ключевые слова: Culicidae, Aedes, Culex, комар, частотная настройка, акустическая стимуляция, диаграмма направленности, механизм слуха, брачное поведение, акустическое обнаружение прокормителей

DOI: 10.31857/S0235009224030016 EDN: BSGQLL

ВВЕДЕНИЕ

Кровососущие комары (Culicidae, Diptera) — эволюционно очень древние животные. Есть основания полагать, что эта группа насекомых сформировалась уже в юрском периоде (Borkent, Grimaldi, 2004). На современном этапе научный интерес ко всем аспектам биологии комаров определяется, в первую очередь, значением этих насекомых в качестве переносчиков опасных для человека заболеваний (Федорова и др., 2004; Васильева и др., 2019). Например, в последние годы, по-видимому, вследствие климатических изменений, в южных регионах России наблюдается распространение видов комаров, представляющих серьезную эпидемиологическую опасность (Федорова и др., 2017, 2018).

Для комаров характерно брачное поведение, основанное на одновременном излучении и восприятии акустических сигналов в процессе поиска и сближения с половым партнером. Слуховая система самцов при этом последовательно решает задачи акустического обнаружения пролетающей самки, ее локализации в пространстве и, возможно, определения видовой принадлежности. Такая модель поведения характерна для многих двукрылых, в том числе для представителей семейств Culicidae (Roth, 1948; Charlwood, Jones, 1979) и Chironomidae (Römer, 1970; Ogawa,

Sato, 1993). В связи с этим наибольший интерес исследователей был обращен к изучению возможностей самцов комаров селектировать сигналы конспецифических самок.

Есть также основания полагать, что в задачи слуховой системы комаров, помимо обеспечения внутривидовой коммуникации, входит акустическое обнаружение потенциальных объектов нападения по шуму движения или вокализации (Borkent, Belton, 2006; Bartlett-Healy et al., 2008; Menda et al., 2019; Лапшин, Воронцов, 2023; Lapshin, Vorontsov, 2023b).

Использование комарами слуховой информации в процессе поиска объектов нападения может дать им дополнительное преимущество, так как, в отличие от обоняния или зрения, восприятие низкочастотных акустических сигналов на небольших дистанциях практически не зависит от направления ветра и наличия экранирующей растительности.

АНТЕННЫ И ДЖОНСТОНОВЫ ОРГАНЫ

Восприятие звуковых колебаний у комаров осуществляется парными придатками на голове — антеннами (рис. 1) (Johnston, 1855; Roth, 1948; Tischner, Schief, 1955; Belton, 1974). Вызванные звуковыми волнами вибрации жгутика (флагеллума) антенн передаются многочисленным

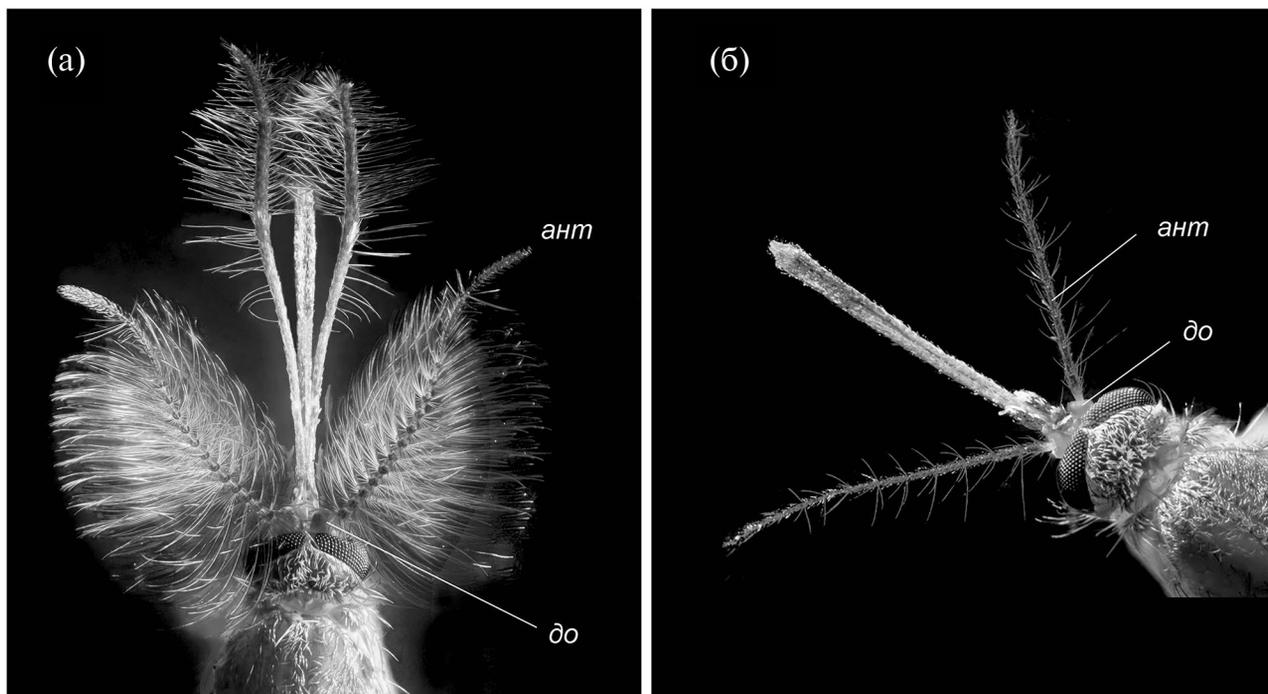


Рис. 1. Фотографии антенн и джонстоновых органов: *а* – самца, *б* – самки. Обозначения: *ант* – антенна, *до* – джонстонов орган.

сенсиллам джонстоновых органов (ДО) и затем преобразуются в переменные электрические потенциалы (Tischner, 1953; Belton, 1974). Дистальные сегменты антенн несут пучки волосков, придающие антеннам самцов характерный пушистый вид (рис. 1*а*). Такое опушение способствует увеличению эффективности антенн в качестве приемников колебаний воздуха. У самок опушение менее выражено (рис. 1*б*).

Джонстонов орган, содержащий большое количество механорецепторов (25 000 – у самцов и 7500 – у самок; Woo, Richards 1975*a, b*) расположен в основании антенны (педицеллуме). Рецепторы морфологически объединены по два или три в отдельные сенсиллы, натянутые между стенкой капсулы педицеллума и кутикулярными отростками третьего членика антенны – микроаподами (Risler, Schmidt, 1967; Clements, 1999).

Система микроаподем числом около 70 внутри капсулы ДО напоминает каркас перевернутого зонтика (рис. 2). При действии на антенну звуковых волн колебания воздуха вызывают вибрации антенны. Эти вибрации через основание жгутика и базальную пластинку передаются микроаподам и вызывают механическую деформацию прикрепленных к ним сенсилл. Механорецепторы в составе сенсилл при этом генерируют потенциалы (рис. 3), с некоторыми искажениями передающие форму акустической волны (Lapshin,

Vorontsov, 2017). Далее потенциалы по аксонам в составе антеннального нерва поступают в центры обработки акустической информации.

Джонстоновы органы совместно с антеннами обладают подвижностью относительно головы комара и тем самым определяют пространственное положение антенн. Особенно широк диапазон угловых регулировок у самок комаров: до 110° между антеннами и 20–60° в вертикальной плоскости (угловые данные ориентации антенн были определены у летавших комаров; Lapshin, Vorontsov, 2023*a*).

Так как физические характеристики антенн непосредственно влияют на чувствительность и частотные свойства слуховой системы в целом, в ряде работ были проведены подробные исследования механических реакций антенн на акустическую стимуляцию. Измерения с помощью лазерного виброметра показали, что антенны комаров можно представить как резонансные системы с определенной добротностью (Göpfert et al., 1999). У самок комаров *Culex pipiens pipiens* L. резонансная частота антенн $F_f = 307 \pm 8$ Гц и добротность по уровню 3 дБ $Q_3 = 1.38$, у самцов $F_m = 330$ Гц, $Q_3 = 1.92$ (Warren et al., 2009). Частотные характеристики антенн у комаров разных видов могут различаться. Например, у самцов *Culex quinquefasciatus* Say частота резонанса антенн $F_m = 382$ Гц, т.е. выше, чем у *Cx. p. pipiens* (330 Гц).

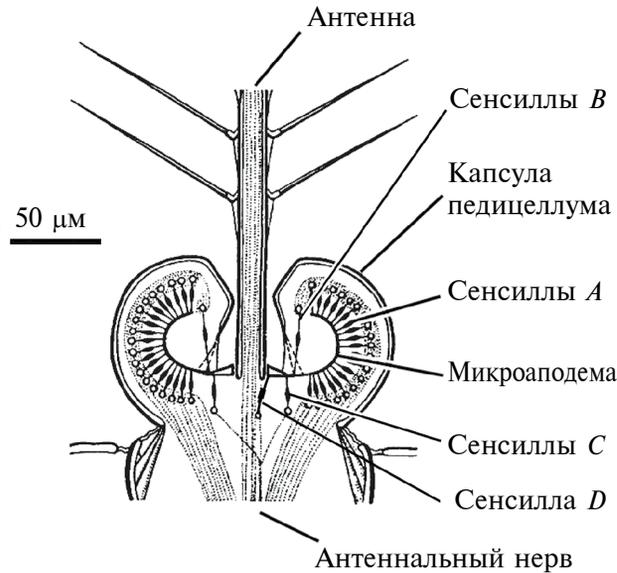


Рис. 2. Схема джонстонова органа (по Hart et al., 2011 с изменениями).

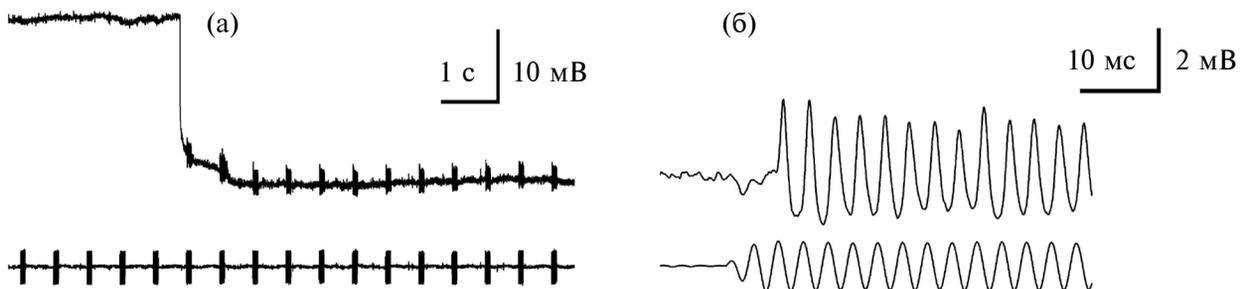


Рис. 3. Активность в аксоне антеннального нерва: момент перехода от внеклеточной регистрации к внутриклеточной (а, верхняя осциллограмма) на фоне действия тональных стимулирующих посылок (а, нижняя осциллограмма). Моменту перехода соответствует отрицательный скачок потенциала. Ответ на акустическую стимуляцию, зарегистрированный в аксоне слухового рецептора при внутриклеточном отведении (б, верхняя осциллограмма). Частота стимула 320 Гц, амплитуда 50 дБ SPVL (б, нижняя осциллограмма).

Резонансные частоты антеннальных волосков у самцов соответствуют диапазону 2600–3100 Гц, то есть существенно выше биологически значимого для комаров частотного диапазона (Görfert et al., 1999), поэтому влияние их резонансов на результирующие характеристики слуховой системы комаров несущественно.

Непосредственное измерение параметров движения микроаподем и электрофизиологической активности механорецепторов ДО затруднено из-за прочной кутикулярной оболочки педицеллума — ее частичное разрушение неизбежно должно приводить к нарушению функционирования ДО. По этой причине большая часть представлений

о работе механизмов преобразования звуковой информации в электрические потенциалы у комаров получена либо на основании результатов математического моделирования, либо по аналогии со сходными системами других животных.

Основной объем данных о частотной избирательности ДО ранее был получен на основе анализа “микрофонного” потенциала, который можно зарегистрировать с помощью металлического электрода, введенного в полость ДО (Tischner, 1953; Тамарина и др., 1980; Cator et al., 2009). На основании таких измерений был сделан вывод, что частотную характеристику слуховой системы определяют резонансные свойства

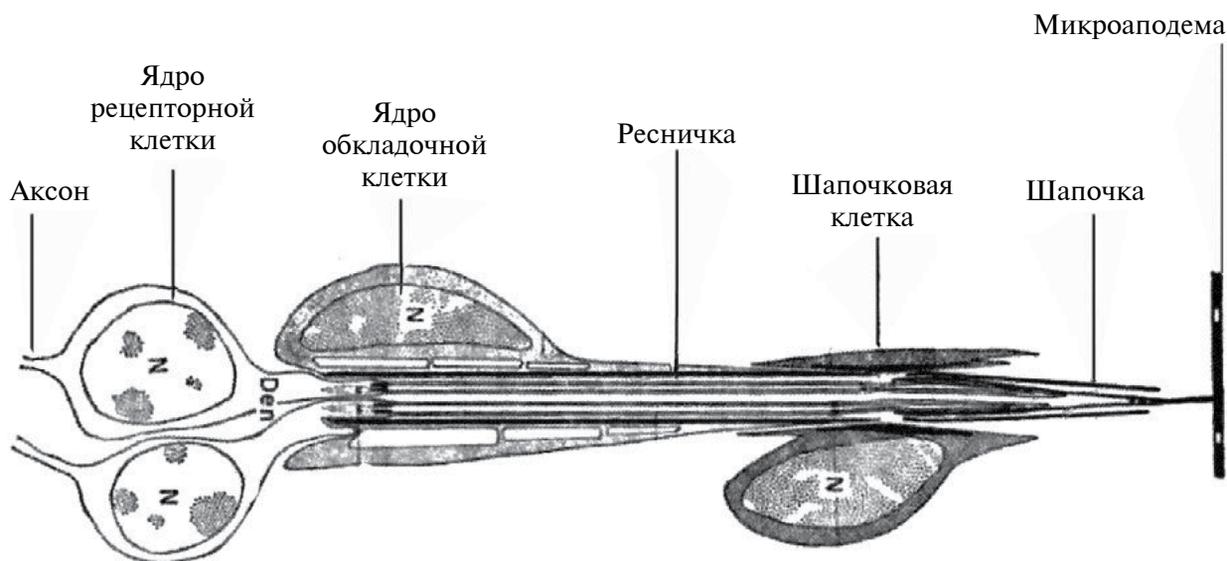


Рис 4. Схема строения сенсиллы типа А джонстонова органа самца комара (рисунок по Boo, Richards, 1975a, с изм.).

антенн и собственная настройка слуховых рецепторов джонстонова органа (Göpfert et al., 1999).

Однако последующие микроэлектродные измерения индивидуальных характеристик нейронов ДО показали, что рецепторы настроены на разные частоты, в том числе и за пределами диапазона изменчивости конспецифических сигналов (Lapshin, Vorontsov, 2013, 2017, 2021, 2023a).

Один из наиболее фундаментальных сдвигов в представлениях о работе слуховой системы комаров заключался в признании влияния нелинейности различной природы в процессах преобразования механических колебаний антенны в электрические потенциалы (Warren et al., 2009; Lapshin, 2012a, 2012b; Lapshin, 2012, 2013).

Тим Цимер и соавторы при исследовании геометрической модели деформации рецепторов в процессе синусоидального качания проксимальной части антенны и системы микроаподем показали, что уже на уровне механики возникают нелинейные искажения, причем при определенных условиях эти искажения настолько значимые, что вторая гармоника становится по амплитуде выше, чем первая (Ziemer et al., 2022). Однако эта модель была построена исходя из предположения о геометрически жесткой конструкции микроаподем, т.е. без учета влияния упругой деформации при отклонении жгутика антенны от положения равновесия. В частности, при учете изгибной деформации микроаподем можно ожидать, что основное смещение будет распространяться от основания антенны вдоль сечения микроаподем, а не поперек.

Джонстонов орган комара считается самым чувствительным приёмником механических колебаний у членистоногих животных: ДО самца реагирует на синусоидальные движения кончиков жгутиков антенн с амплитудой всего 7 нм относительно положения покоя. При длине жгутика около 3.3 мм эквивалентное угловое отклонение составляет порядка $2 \cdot 10^{-6}$ рад. Такие отклонения соответствуют смещению вершины Эйфелевой башни не более чем на 0.7 мм (Göpfert, Robert, 2000).

СТРОЕНИЕ СЛУХОВЫХ СЕНСИЛЛ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

Сенсиллы ДО разделяют на четыре типа: А, В, С, D (Boo, Richards, 1975a).

Сенсиллы типа А составляет более 97% от общего числа и занимают большую часть объема ДО. Тип В представлен 200–230 сенсиллами, расположенными дистально в верхней части капсулы ДО; тип С представлен двумя клетками, расположенными центрально под основанием антеннального жгутика; тип D представлен единственным рецептором, расположенным под флагеллярным фланцем.

Сенсилла типа А состоит из двух морфологически сходных биполярных рецепторных клеток, двух вспомогательных клеток (обкладочной и шапчочковой) и двух экстрацеллюлярных структур – длинной трубчатой шапочки и так называемой кутикулярной оболочки (рис. 4). Аксоны рецепторных клеток диаметром обычно около

1 мкм включены в антеннальный нерв. В дендрите рецептора концевая часть представлена девятидублетной реснитчатой структурой. Ресничные структуры проходят через удлиненное внеклеточное пространство и заканчиваются в шапочке. Перед шапочкой в реснитчатой структуре наблюдается расширение. Концевые нити шапочек прикреплены к кутикулярным зубцам на микроаподемах.

Тип *B* отличается от типа *A* тем, что содержит три рецепторных клетки, две из которых морфологически аналогичны клеткам в сенсилле типа *A*, а третья не имеет обычного реснитчатого строения, эта часть преобразована в пакет из множества микротрубочек.

Сенсиллы *C* и *D* включают по две рецепторные клетки и отличаются от типов *A* и *B* тем, что шапочковая клетка прикрепляет сенсорные нейроны к эпидермису под базальной пластинкой (Yack, 2004). Типы *C* и *D*, скорее всего, выполняют проприоцептивную функцию.

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ КОМАРОВ. ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИНАМИЧЕСКОГО ДИАПАЗОНА

Регистрируемые пороговые характеристики рецептора зависят от механической настройки антенны, диаграммы направленности и собственной частотной настройки рецептора, поэтому измерение индивидуальных порогов необходимо проводить после предварительного определения оптимальной частоты и наилучшего направления для исследуемой клетки.

По-видимому, вследствие особенностей действия адаптационных механизмов в слуховой системе комаров при измерении порогов наблюдается гистерезис: порог, измеренный при постепенном повышении уровня стимула, как правило, выше порога, измеренного при уменьшении уровня до подпороговых значений. С учетом этого обстоятельство измерения порогов надо проводить однотипно, например при постепенном увеличении уровня стимуляции от подпороговых значений (Lapshin, Vorontsov, 2013).

Частота основного резонанса антенны самца *Cx. p. pipiens* равна 328 Гц (Warren et al., 2009). Самые низкие пороги 22–27 дБ SPVL (Sound Particle Velocity Level) были зафиксированы у самцов этого вида в диапазоне от 185 до 205 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2019), тогда как рецепторы, настроенные на более высокие частоты, оказались в среднем менее чувствительными (Lapshin, Vorontsov, 2021). Из факта несоответствия частотных оптимумов антенны и рецепторов можно сделать вывод, что результирующая настройка

ДО в основном определяется свойствами сенсорных клеток, а не механикой антенны.

В процессе сближения самца с самкой уровень звука на входе его слуховой системы возрастает во много раз (Robert, Göpfert, 2002), поэтому на заключительных этапах сближения наиболее чувствительные рецепторы могут испытывать перегрузки. Путь решения этой проблемы известен для слуховых систем других насекомых, в частности ночных чешуекрылых (Roeder, Treat, 1957) или дрозофил (Clemens et al., 2018): слуховые системы этих насекомых содержат рецепторы с различной чувствительностью, в комплексе перекрывающие потребный динамический диапазон.

В ходе тестирования комаров в электрофизиологических экспериментах также были обнаружены клетки более высокими порогами по сравнению с наиболее чувствительными нейронами (Lapshin, Vorontsov, 2019, 2021). Следует отметить, что при внеклеточной регистрации рецепторных ответов от антеннального нерва в большинстве случаев основной вклад в суммарный потенциал вносят наиболее чувствительные широкополосные рецепторы. Их активность маскирует реакции менее чувствительных клеток, поэтому последние бывает трудно обнаружить обычными электрофизиологическими методами. Это обстоятельство в итоге искажает статистику распределения характеристик исследованных рецепторов ДО.

АКТИВНОЕ УСИЛЕНИЕ В ДЕНДРИТЕ РЕЦЕПТОРА

В начале текущего века у комаров были обнаружены спонтанные колебания антенн в отсутствие внешнего звука. Антенны самок вибрировали на частоте приблизительно 250 Гц, а у самцов – около 430 Гц, причем эти колебания можно было индуцировать фармакологически (Göpfert, Robert, 2001). Возникновение автономных вибраций в отсутствие внешней акустической стимуляции, широко известно у позвоночных как спонтанная отоакустическая эмиссия, которую можно соотнести с самопроизвольной вибрацией антенн у комаров.

Подвижность волосковых клеток, действующих по принципу положительной обратной связи, усиливает механические резонансы, тем самым обеспечивает высокую чувствительность и частотную избирательность.

Для доказательства существования активного механизма в слуховой системе комаров *Toxorkimckites brevipalpis* Theobald была проведена экспериментальная проверка из четырех пунктов: 1) исследование метаболической уязвимости,

выраженное в снижении чувствительности и сдвиге частотной настройки рецепторов; 2) проявление механической нелинейности, которая также должна быть метаболически уязвима; 3) действие гипоксии на механическую реакцию и 4) наблюдение автономных вибраций в отсутствие внешней акустической стимуляции. В этих опытах одновременно измеряли с помощью сканирующего лазерного доплеровского виброметра механическую вибрацию антенны и миниатюрным дифференциальным микрофоном измеряли скорость колебаний частиц воздуха, действовавших на антенну (Göpfert, Robert, 2001).

В ходе экспериментов был обнаружен эффект нелинейности механического отклика антенны. Нелинейность была выражена в увеличении эффективности антенны в качестве приемника в области действия наиболее слабых звуков. У мертвых комаров эффект нелинейности пропал. Спектральный пик, соответствующий спонтанной вибрации антенны, после смерти насекомого также падал по амплитуде, в то время как реакции на других частотах оставалась некоторое время неизменными.

По аналогии со слуховыми системами позвоночных ожидалось, что в реакциях антенн комаров гипоксия будет вызывать обратимое подавление нелинейности (Manley et al., 1988; Köppl, Manley, 1993). Однако у самцов комаров эффект оказался иным. Пик максимальной чувствительности при гипоксии обратимо сдвигался примерно на 100 Гц в сторону более низких частот, увеличивался по амплитуде и обострялся. У самок гипоксия подавляла вибрации антенн. Причины этих эффектов остались невыясненными. По мнению авторов, вызванные гипоксией вибрации антенн самцов возбуждались эндогенным генератором (Göpfert, Robert, 2001). Тем не менее по другим признакам (метаболически зависимые спонтанные вибрации, нелинейные реакции на слабые внешние воздействия) можно было принять гипотезу о влиянии активных механизмов на процессы механотрансдукции в рецепторах ДО комаров.

Vjörn Nadrowski с соавторами опубликовал теоретическую статью, посвященную влиянию теплового шума на работу динамических систем, функционирующих вблизи бифуркации Хопфа (критической точки, в которой при изменении тех или иных параметров меняется устойчивость системы и возникают периодические колебания). Работа, в первую очередь, была посвящена активным процессам в слуховых волосковых клетках позвоночных. Однако авторы указывают, что свойства системы, работающей в области колебательной неустойчивости типа бифуркации

Хопфа, характерны для любой динамической системы, находящейся на грани устойчивости. Такая универсальность не позволяет точно определить конкретный микроскопический механизм, лежащий в основе активного процесса усиления (Nadrowski et al., 2004).

В основе активного механизма усиления, основанного на действии внутренней положительной обратной связи (рис. 5а), предполагается наличие системы механочувствительных ионных каналов, открывающихся под воздействием деформации мембраны, неких двигателей, в своем активном состоянии дополнительно повышающих вероятность активации каналов, и положительной обратной связи между механочувствительной мембраной и двигателем, например, посредством выхода ионов Ca^{2+} при открывании каналов (рис. 5б). За счет действия положительной обратной связи в системе растет усиление и частотная избирательность (рис. 5в). Усилие от двигателя должно передаваться также ретроградно в сторону антенны и вызывать ее механическую вибрацию. Такой эффект, действительно, наблюдается при измерении механических колебаний антенн комаров.

В активных системах определяющим оказалось влияние шумовых флуктуаций, возникающих, в частности, из-за броуновского движения молекул жидкости и стохастического закрытия каналов трансдукции. Шум размывает различие между активными колебаниями и случайными флуктуациями и, таким образом, скрывает бифуркацию между колебательным и неосциллирующим состояниями.

Отсутствие случайных флуктуаций в окрестностях рабочей точки на линии бифуркаций Хопфа привело бы к нарастанию до бесконечности чувствительности системы и ее частотной избирательности. Очевидно, что активный механизм очень критичен к положению рабочей точки, в которой сохраняется наиболее высокая чувствительность. Пока не ясно, какими механизмами саморегуляции достигается стабилизация режима рецепторов, особенно если учесть, что комары воспринимают звук в полете.

Основными кандидатами на роль источника эндогенных колебаний рассматриваются реснички дендритов сенсорных нейронов ДО (Göpfert, Robert, 2001). Большая часть доказательств в поддержку этой гипотезы была получена в результате измерений антенного приемника дрозофилы, ДО которых имеет сходную с комарами организацию. В этих опытах было показано, что генерация спонтанных вибраций происходит вследствие активного нелинейного процесса, связанного с ресничками слуховых нейронов

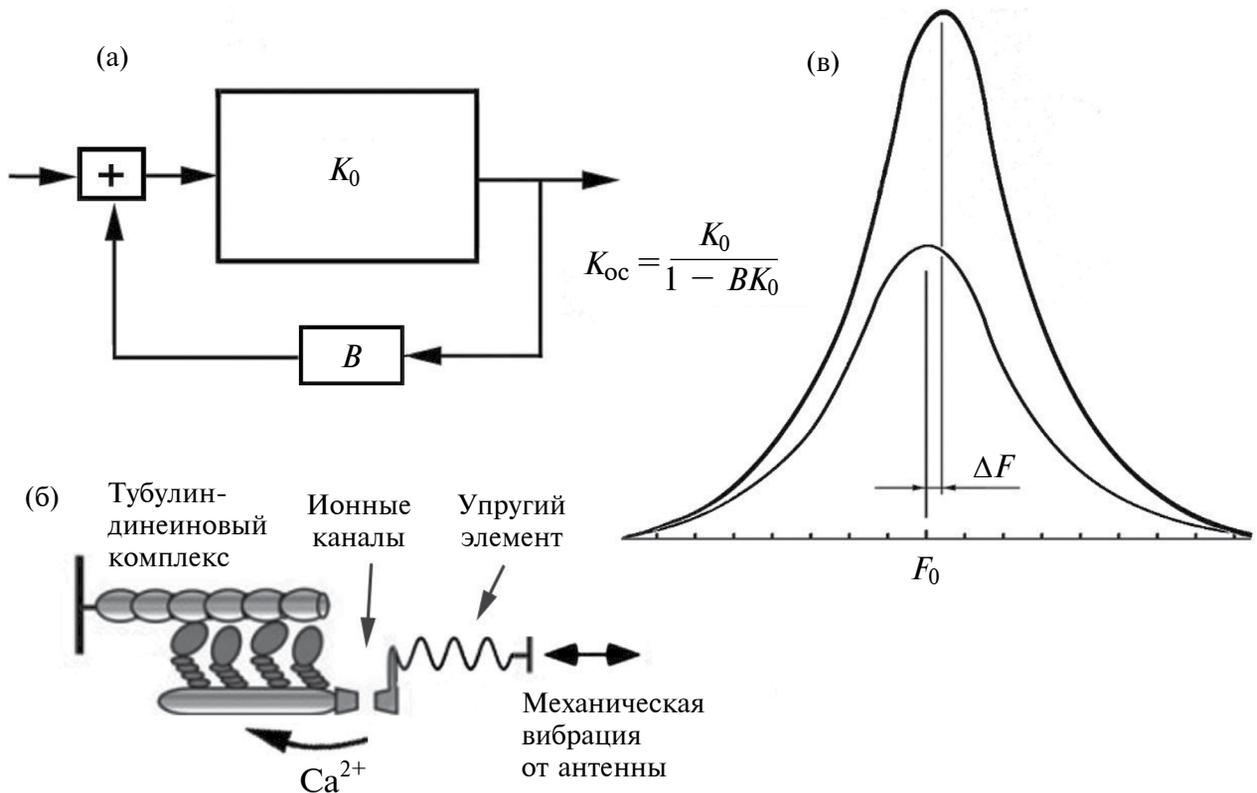


Рис. 5. Положительная обратная связь:

a – обобщенная блок-схема системы, охваченной петлей положительной обратной связи, формула коэффициента передачи такой системы приведена на рисунке справа от блок-схемы. Основной канал системы с исходным коэффициентом передачи $K_0 > 1$, сигнал с его выхода через блок положительной обратной связи с коэффициентом передачи $B < 1$ суммируется (+) с входным сигналом системы. При приближении произведения $K_0 \cdot B \rightarrow 1$ $K_{oc} \rightarrow \infty$. Этот режим соответствует переходу системы в состояние автовозбуждения;

б – упрощенная схема модуля механотрансдукции, состоящего из одного ионного канала, адаптационного молекулярного двигателя и упругого элемента (рисунок по Nadrowski et al., 2008 с изменениями); положительная обратная связь обеспечивается за счет высвобождения ионов кальция при растяжении рецепторной мембраны;

в – изменения формы кривой настройки частотно-избирательного элемента при действии положительной обратной связи: увеличение усиления на оптимальной частоте, обострение настройки (т.е. увеличение добротности) и сдвиг частоты оптимума.

(Göpfert, Robert, 2003; Göpfert et al., 2005; Nadrowski et al., 2008).

На молекулярном уровне основной двигатель в системе положительной обратной связи – это белковый комплекс динеин–тубулин (Wagren et al., 2010). В такой системе спонтанные вибрации генерируются из-за взаимодействия между кинетикой активации каналов преобразователя и адаптационным мотором на основе белкового комплекса динеин–тубулин.

Необходимо также отметить, что циклическое движение является естественным для этого комплекса. Как показали эксперименты *in vitro*, присутствия микротрубочек было достаточно для активации колебательного движения динеин-АТФазы (Kamimura, Kamiya, 1989; Shingyoji et al. 1998). По существу, динеин-тубулиновая система аналогична миозиновому адаптационному

мотору волосковых клеток позвоночных (Kernan, Zuker, 1995).

Основные принципы конструкции и специфические белки динеин-тубулинового мотора, который приводит в действие жгутики и реснички эукариот, сохранялись на протяжении всей эволюции жизни Земли от водорослей до человека. В связи с этим отдельные моменты управления и регуляции активных механизмов можно изучать на других организмах. В частности, на хламидомонадах (*Chlamydomonas*) была исследована подвижность ресничек и жгутиков в зависимости от изменений концентрации внутрифлагеллярного кальция. Авторы на основании результатов своих экспериментов показали, в частности, что кальциевая регуляция подвижности жгутиков включает управление скольжением микротрубочек (Gokhale et al., 2009).

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В АНТЕННАЛЬНОМ НЕРВЕ И АКСОНАХ РЕЦЕПТОРОВ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

При электрическом контакте микроэлектрода с поверхностью кутикулы в основании ДО на фоне акустической стимуляции регистрируется периодический ответ, сильно обогащенный высшими гармониками. Такой тип реакции по спектральным параметрам близок к микрофонному потенциалу, который можно зарегистрировать металлическим электродом в полости ДО (Тамарина и др., 1980). После прокола электродом кутикулы и в процессе его дальнейшего погружения в направлении антеннального нерва ответный сигнал возрастает по амплитуде и приобретает характерную форму с отрицательными выбросами (экстраклеточное отведение).

Основные особенности такой активности — большой уровень второй гармоники в спектре и фазовая синхронизация с синусоидальным заполнением стимула. Вторая гармоника в ответе иногда настолько превышает по амплитуде первую, что создается впечатление удвоения частоты. Быстрые колебания, как правило, наблюдаются в сумме с медленной отрицательной волной, по длительности превосходящей длительность стимулирующей посылки (Lapshin, Vorontsov, 2017; Воронцов, Лапшин 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024).

При очень медленном смещении микроэлектрода иногда наблюдался переход от внеклеточного типа отведения к внутриклеточному, который начинался с отрицательного скачка потенциала с амплитудой порядка 20 мВ (рис. 3а). Форма ответных потенциалов после такого перехода резко изменялась за счет увеличения уровня первой гармоники (рис. 3б), одновременно в несколько раз возрастала амплитуда ответа (Лапшин, 2012; Lapshin, 2012; Lapshin, Vorontsov, 2017). Таким образом, в аксонах слуховых рецепторов информация об акустических сигналах передается в аналоговом виде, а не в форме спайков.

Для объяснения эффекта удвоения частоты в условиях внеклеточной регистрации электрических ответов рецепторов ДО была выдвинута гипотеза, объясняющая эффект присутствием в составе рецепторного комплекса ДО клеток, реагирующих не только на растяжение, но и на сжатие, т.е. реагирующих на один и тот же стимул взаимно противофазно (Warren et al., 2010). Эта гипотеза получила подтверждение в процессе исследования рецепторов ДО с помощью методики включения слуховой системы комаров во внешний контур положительной обратной связи. При этом в качестве стимула, управляющего динамиками, использовался

сигнал, зарегистрированный микроэлектродом в антеннальном нерве. При наличии в контуре частотно-избирательного рецептора возникала генерация на частоте, близкой к его настройке (Lapshin, Vorontsov, 2013, 2017, 2019, 2023a).

Поскольку такой метод возбуждения активности рецептора чувствителен к суммарному фазовому сдвигу в цепи обратной связи, при ее инверсии следовало ожидать перехода к режиму локального подавления шумов (т.е. к режиму отрицательной обратной связи) в том же частотном диапазоне, где до инверсии наблюдалась генерация (рис. 6).

Описанная картина оказалась справедливой для тех случаев, когда в цепи обратной связи наблюдалась активность только одного рецептора. Однако наиболее часто возникала ситуация, при которой в одном и том же отведении одновременно присутствовала активность двух рецепторов. При инверсии обратной связи помимо зоны торможения одновременно возникала генерация на другой частоте.

Таким образом, можно было сделать вывод, что оба исследуемых рецептора противофазно реагировали на один и тот же стимул. В связи с этим логично вспомнить, что наиболее многочисленными сенсиллы *A* джонстоновых органов

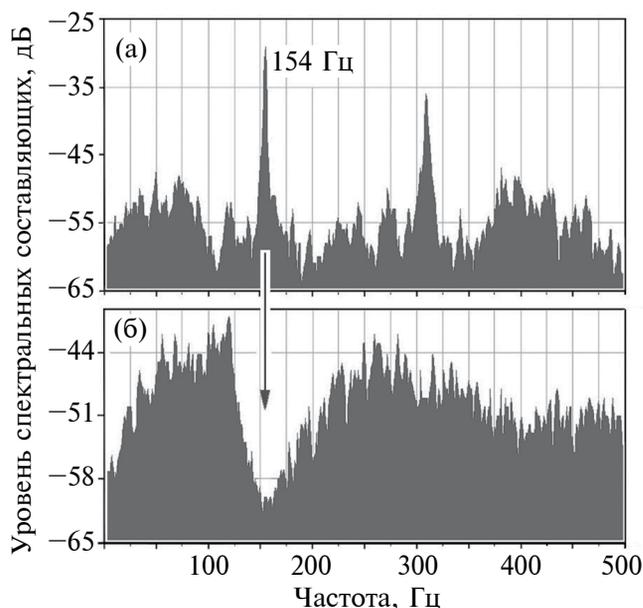


Рис. 6. Спектры электрической активности в антеннальном нерве на фоне действия обратной связи в канале акустической стимуляции: *a* — автовозбуждение на частоте 154 Гц в режиме положительной обратной связи; *б* — локальное подавление шумов при инверсии фазы сигнала обратной связи (т.е. при действии отрицательной обратной связи) на частоте, где ранее наблюдалось автовозбуждение. Самка *Aedes excrucians*, рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2013) с изменениями.

комаров как раз включают два морфологически сходных механорецептора (Boo, Richards, 1975a, 1975b).

СПОНТАННАЯ ГЕНЕРАЦИЯ

Работа рецепторного комплекса ДО в области малых сигналов базируется на принципе активного усиления. В свою очередь, механизм активного усиления включает локальную положительную обратную связь в механизме трансдукции. При использовании положительной обратной связи всегда существует вероятность того, что ее уровень достигнет критического значения, при котором система переходит в режим непрерывной высокоамплитудной генерации, которая сопровождается механической вибрацией молекулярных двигателей механорецепторов.

Подобная смена режима может возникнуть в результате действия нейромодуляторов, например октопамина (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024), либо в условиях гипоксии (Göpfert, Robert, 2001). Было высказано предположение, что спонтанная генерация контролируется и подавляется эфферентной иннервацией слуховой системы, причем при блокировании эфферентной передачи снимается подавление генерации (Su et al., 2018).

Эта гипотеза объясняет, в частности, специфическое действие гипоксии на динамику вибрации антенн комаров (Göpfert, Robert, 2001). Анализ математической модели системы активного восприятия, учитывающей влияние инерционного звена, каким является антенна насекомого совместно со структурами ДО, показал, что частотный оптимум всей системы в целом должен сдвигаться в область более низких частот при снижении интенсивности стимуляции (Nadrowski, Göpfert, 2009). Соответственно, при увеличении амплитуды сигнала частота собственной настройки рецепторов будет возрастать. Этот вывод согласуется с экспериментальными наблюдениями, в которых спонтанная генерация, возникавшая в ДО комаров, как правило, была локализована выше по частоте по сравнению с тем диапазоном, в котором следовало ожидать значение первой гармоники звука полета конспецифической самки.

Спонтанные колебания проявляются в виде механической вибрации антенны (отклонения антенны до 400 нм; Göpfert, Robert, 2001) и в виде синхронных с механической вибрацией колебаний потенциала, регистрируемых в аксонах антеннального нерва (Lapshin, Vorontsov, 2017). Вместе с тем оптимумы чувствительности большинства слуховых рецепторов ДО расположены на более низких частотах по сравнению

с частотой спонтанной вибрации антенны, поэтому их активация на частоте спонтанных колебаний маловероятна.

Фармакологически индуцированные и спонтанно возникающие колебания выглядят сходным образом при регистрации механической вибрации антенны и при регистрации электрической активности в слуховом нерве на фоне сохранения чувствительности к внешним акустическим сигналам. Это позволяет предположить, что спонтанная генерация, возникающая в ДО комаров, представляют собой функционально значимое явление, а не патологическое состояние слуховой системы (Su et al., 2018).

Частотный диапазон колебаний, регистрируемых электродом в антеннальном нерве у самцов *Cx. p. pipiens* (400–560 Гц, в среднем 470 Гц), аналогичен диапазону изменчивости основного тона полета самцов в той же популяции, из которой были отобраны комары для исследования: 460–530 Гц (в среднем 500 Гц; Лапшин, 2012а). С учетом того, что полетная вибрация способствует улучшению слуховой чувствительности (Лапшин, 2011, 2012а; Lapshin, 2012), было высказано предположение, что у покоящегося комара спонтанно активные нейроны ДО замещают влияние полетной вибрации и позволяют сохранить, хотя бы частично, преимущества двухчастотной обработки акустического сигнала (Lapshin, Vorontsov, 2017).

Сообщалось, что в одних случаях генерация может быть подавлена внешними акустическими сигналами (Robert, Göpfert, 2002) или фиксацией антенны, тогда как в других опытах наблюдалась устойчивость генерации на фоне акустической стимуляции (Lapshin, Vorontsov, 2019). Такое разделение по устойчивости к внешнему воздействию можно объяснить степенью влияния адаптации на разные группы генерирующих клеток.

Внешняя акустическая стимуляция через эфферентные связи вызывает активацию адаптационных механизмов. Прекращение генерации происходит из-за снижения эффективности положительной обратной связи или из-за общего снижения чувствительности механизма трансдукции. В то же время клетки, генерация которых не зависит от акустической стимуляции, скорее всего, не регулируются адаптационными механизмами. Кроме того, реснички и жгутики в рецепторах ДО комаров могут независимо поддерживать как двигательные, так и сенсорные функции, а иногда и параллельно друг другу (Warren et al., 2010). За счет подобного разделения также возможна реализация механизмов генерации спонтанных колебаний с разной степенью зависимости от внешних факторов.

ДИАГРАММЫ НАПРАВЛЕННОСТИ АНТЕННЫ И РЕЦЕПТОРОВ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

Для целенаправленного сближения с самкой самец должен обладать системой пространственной локализации источника акустических волн. В условиях острой конкуренции самцов комаров за самок на все звенья этой системы в процессе эволюции действовал отбор в сторону увеличения ее точности и быстродействия. Радиальное расположение механочувствительных сенсилл в капсуле джонстонова органа (Boo, Richards, 1975a, 1975b) предполагает возможность одномоментного определения направления прихода звука к соответствующей антенне.

Механическая деформация рецепторов в процессе восприятия звука наиболее выражена в плоскости качания антенны. По мере углового рассогласования пространственных оптимумов рецепторов и плоскости качания антенны выходные сигналы рецепторов будут уменьшаться пропорционально логарифму модуля косинуса угла рассогласования и стремиться к минимуму при приближении этого угла к 90° или 270° (т.е. в плоскости, перпендикулярной плоскости качания антенны).

Эти рассуждения справедливы для условия возбуждения первой гармоники в ответном сигнале слухового рецептора. Относительно второй гармоники действуют иные принципы. В частности, в плоскости, перпендикулярной плоскости качания антенны, сенсиллы ДО будут претерпевать растяжение дважды за один период синусоидального акустического стимула, т.е. отношение уровней второй и первой гармоник на этих ракурсах будет максимальным.

Диаграммы направленности слуховых рецепторов у самцов и самок *Cx. p. pipiens* были определены двумя экспериментальными методами: измерением порогов автовозбуждения в контуре положительной обратной связи (рис. 7) и порогов реакций на оптимальной частоте исследуемого рецептора на фоне варьирования пространственного положения акустического вектора (Lapshin, Vorontsov, 2019, 2023a). Так как режим стимуляции рецепторов ДО в контуре положительной обратной связи чувствителен к соотношению фаз акустического стимула и регистрируемого рецепторного ответа, в процессе измерения диаграмм направленности появилась возможность разделить активность рецепторов, противофазно реагирующих на однотипное отклонение антенны комара.

Диаграмма направленности одиночного рецептора при этом выглядит в полярных

координатах как асимметричный лепесток (рис. 7a). В противоположном направлении положительная обратная связь из-за инверсии полярности стимула преобразуется в отрицательную, и, следовательно, автогенерация в рецепторе не возникает. При тестировании двух противофазных рецепторов, активных в одном электрофизиологическом отведении, формируются два лепестка, ориентированные в противоположных направлениях (рис. 7б).

В процессе стимуляции синусоидальным сигналом диаграмма направленности получается всегда симметричной относительно центра диаграммы и по форме напоминает цифру 8. Ширина диаграмм направленности большинства рецепторов ДО составляла порядка 120° по уровню -6 дБ от максимума.

Согласно более ранним наблюдениям (Belton, 1967), самцы комаров не привлекаются акустическими сигналами, поступающими с больших расстояний, даже если эти сигналы содержат частоты, характерные для звуков полета конспецифических самок. Наиболее доступный для мелких насекомых способ оценки расстояния до источника звука – это измерение его углового положения в процессе собственных смещений в пространстве (параллактическая оценка расстояния).

В безветренную погоду самцы совершают в пределах роя зигзагообразные движения. Анализируя степень параллактического смещения звуковых источников, они, по-видимому, могут определять дальность до них. В таком случае внимание комаров в основном будет ограничено источниками звука на расстояниях, соизмеримыми с поперечным размером собственного роя.

Пространственная селективность реагирования на сигналы способствует стабилизации положения роя на местности и повышению помехоустойчивости канала связи между самками и самцами. Однако решение задачи текущей триангуляции накладывает жесткие требования на точность и быстродействие системы угловой локализации источников акустических сигналов. Этим, в частности, можно объяснить кажущуюся избыточной сложность строения ДО комаров (Lapshin, Vorontsov, 2019).

ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕЦЕПТОРОВ

Из анализа суммарных “микрофонных” потенциалов следовало, что комары чувствительны к низкочастотным тонам, по крайней мере, до 20 Гц (пороги порядка 60 дБ SPVL) и нечувствительны к тонам выше 500 Гц (Warren et al., 2009). В поведенческих опытах также было

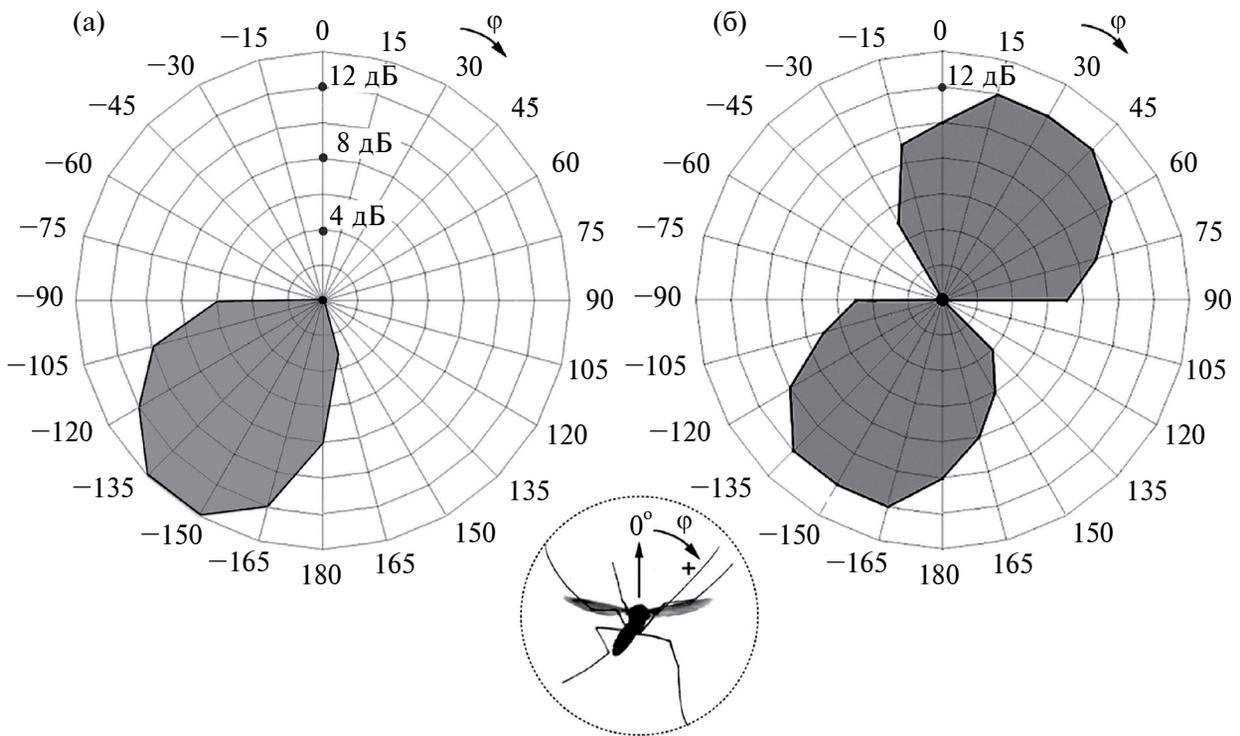


Рис. 7. Диаграммы направленности слуховых рецепторов левого ДО самок *Culex pipiens pipiens*, измеренные в процессе стимуляции в контуре обратной связи: *a* – диаграмма направленности одиночного рецептора, состоящая из одного униполярного лепестка (частота автовозбуждения 112 Гц); *б* – диаграммы двух рецепторов (частоты настройки 104 Гц и 77 Гц), активность которых одновременно была зарегистрирована в одной и той же области антеннального нерва. Рецепторы в этой паре реагировали в противофазе на акустическую стимуляцию, в режиме автовозбуждения их диаграммы направлены в противоположные стороны.

На врезке с изображением комара (вид сзади) показано нулевое положение и направление положительного отсчета угловой координаты φ . По радиусу диаграмм отложена относительная чувствительность (величина, обратная порогу автовозбуждения). Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2023) с изменениями.

показано, что самцы и самки комаров активно реагируют на звуки полета друг друга, изменяя частоту взмахов крыльев (Gibson, Russell, 2006; Cator et al., 2009; Warren et al., 2009; Penner et al., 2010; Aldersley et al., 2016).

Такая подстройка требует участия механизмов частотного анализа воспринимаемых сигналов как у самцов, так и у самок даже в тех случаях, когда они обнаруживают не сами исходные сигналы, а только продукты искажений, возникающие в результате смешивания на уровне ДО тонов полета самцов и самок (Warren et al., 2009; Arthur et al., 2010; Penner et al., 2010; Simões et al., 2016).

Способность комаров к частотному анализу стала очевидной после обнаружения у самцов *Aedes diantaeus* Н. Д. К. реакции избегания в ответ на тональную стимуляцию в диапазоне частот 140–200 Гц (отрицательный фонотаксис), в то время как выше по частоте (220–320 Гц) эти же комары демонстрировали выраженный

положительный фонотаксис (Лапшин, Воронцов, 2018; Lapshin, Vorontsov, 2018).

При тестировании слуховых интернейронов головных ганглиев самцов *Cx. p. pipiens* было обнаружено, что нейронный комплекс слуховой системы образует, как минимум, две функциональные подсистемы: широкополосную и узконастроенную (Лапшин, 2011). Последние характеризовались полосой реагирования порядка 30 Гц по уровню +10 дБ от минимума аудиограммы при средней частоте оптимумов 200 Гц (эквивалентная добротность $Q_{10} = 200 : 30 = 6.7$). Эти результаты позволили предположить, что рецепторы ДО по своим частотным параметрам представляют собой гетерогенную группу.

Впоследствии гипотеза была подтверждена с помощью методики стимуляции ДО в контуре положительной обратной связи. Было показано, что слуховые органы самцов комаров включают примерно восемь групп рецепторов,

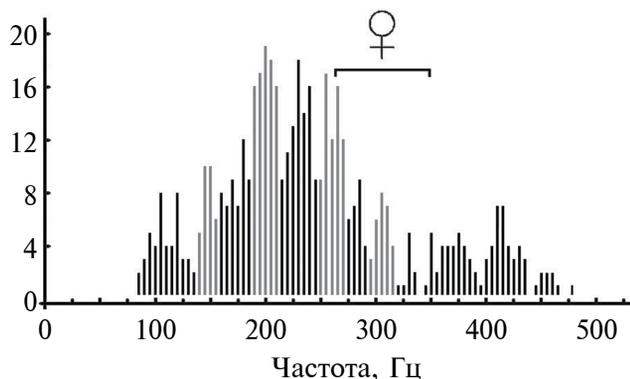


Рис. 8. Гистограмма распределения частот автовозбуждения (характеристических частот) слуховых рецепторов ДО самцов комаров *Culex pipiens pipiens*. По вертикальной оси – количество зарегистрированных рецепторов с характеристическими частотами в пределах одного бина шириной 5 Гц. Горизонтальной скобкой со знаком ♀ указан диапазон изменчивости основных тонов полета конспецифических самок. Серым цветом закрашены пики, объединяющие данные по рецепторам, которые реагировали противофазно по отношению к основной массе тестируемых клеток. Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2017) с изменениями.

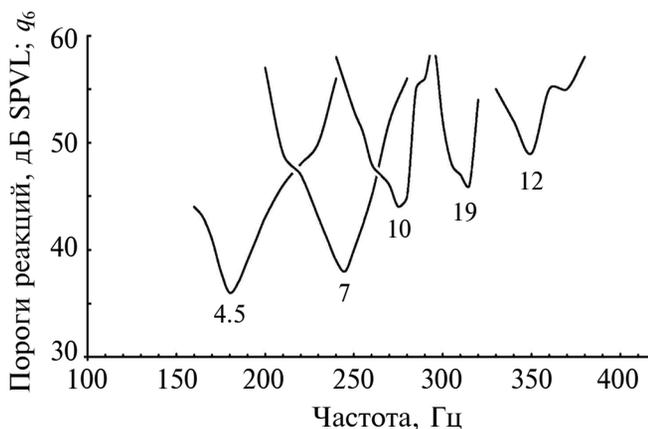


Рис. 9. Семейство аудиограмм узкополосных слуховых рецепторов. Данные электрофизиологических экспериментов с самцами *Aedes communis*. Цифрами при каждой кривой указано соответствующее значение добротности по уровню +6 дБ от порогового минимума (Q_6). Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2019) с изменениями.

различающихся по частотной настройке (рис. 8). Диапазон восприятия всего рецепторного комплекса самцов составляет 80–470 Гц, однако большая часть рецепторов настроена в диапазоне частот 190–270 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2017).

В последующих опытах на представителях *Aedes communis* De Geer удалось измерить частотно-пороговые характеристики отдельных рецепторов ДО (Lapshin, Vorontsov, 2021). Было подтверждено, что слуховые рецепторы образуют две функциональные группы, различающиеся

по форме частотных характеристик и минимальным порогам: узкополосные (добротность $Q_6 = 6–11$ или $Q_{10} = 4–7.6$) с оптимумами в диапазоне 180–350 Гц; рис. 9) и широкополосные. По-видимому, широкополосные рецепторы за счет высокой акустической чувствительности и широты частотного охвата обеспечивают обнаружение потенциально значимых сигналов, тогда как на узкополосных рецепторах осуществляется последующий частотный анализ, необходимый для идентификации воспринимаемых сигналов.

Экспериментальные данные о частотной настройке рецепторов ДО вошли в противоречие с результатами, полученными ранее (Cator et al., 2009). Эти исследователи зарегистрировали медленные гиперполяризационные потенциалы в ДО комаров *Aedes aegypti* L. при предъявлении тональных посылок с частотой заполнения 1.2 кГц. Однако неоднократные последующие попытки обнаружить ответы рецепторов ДО при действии столь высоких частот не дали положительных результатов (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012).

Реакции ДО на высокочастотные звуки лимитируются двумя факторами: прогрессирующим падением механической чувствительности антенн к внешним сигналам с ростом частоты выше резонанса антеннального комплекса (Göpfert et al., 1999) и неспособностью рецепторов ДО при стационарном состоянии насекомого реагировать на колебания с частотой выше 500 Гц (Warren et al., 2009).

Можно было бы допустить, что наблюдаемые различия определяются принадлежностью изученных комаров к двум разным родам, однако возможно и другое объяснение: медленные потенциалы формируются в головных ганглиях в ответ на информацию о внешних звуках, поступающую от альтернативных сенсорных каналов, например от волосковых сенсилл, локализованных на теле насекомого и не входящих в состав джонстоновых органов. Функционирование волосковых сенсилл не лимитируется частотными свойствами антенны, поэтому такие элементы могут сохранять высокую чувствительность в широком диапазоне частот (Shimozawa, Каюу, 1984).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ЧАСТОТУ ОПТИМУМОВ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ

В общем случае у насекомых возможна эндогенная терморегуляция, однако эффективность такой регуляции существенно зависит от размера насекомого и уровня его метаболизма. Например,

ночные бабочки-совки (Noctuidae) способны поддерживать внутреннюю температуру тела за счет большой мышечной нагрузкой во время полета (Bartholomew, Heinrich, 1973). У мелких насекомых, таких как кровососущие комары (Culicinae) или комары-звонцы (Chironomidae), возможность эндогенной терморегуляции практически отсутствует. Это выражается, в частности, в сильной зависимости частоты взмахов крыльями от температуры (Sotavalta, 1947; Römer, 1970).

Поскольку звуки полета у комаров используются в качестве коммуникационных сигналов, логично было бы предположить, что частоты взмахов крыльями и настройки слуховых нейронов самцов и самок согласованно изменяются в зависимости от температуры (Lapshin, Vorontsov, 2021).

Температурная зависимость биофизических характеристик крылового аппарата и слуховых рецепторов комаров была определена экспериментальным путем в процессе измерения частотно-пороговых характеристик роившихся в природе самцов комаров *Ae. communis* и параллельной регистрацией суммарного акустического сигнала от того же роя (Lapshin, Vorontsov, 2021). Для последующего сопоставления результатов, полученных при разных температурах воздуха, был определен коэффициент пропорциональности $k = 0.02 \text{ C}^{-1}$ в формуле

$$F_{t_2} = F_t(1 - k|\Delta t|),$$

где $|\Delta t|$ – абсолютное значение разности температур между температурой t_2 в градусах Цельсия, к которой приводят данные, и температурой t в момент пороговых измерений на частоте F_t при условии, что $t > t_2$. Для нормализации данных от более низких температур к более высоким использовалась обратная формула: $F_{t_2} = F_t/(1 - k|\Delta t|)$.

Эти формулы позволяют привести к единым условиям экспериментальные данные, полученные при разных температурах окружающего воздуха.

ЭФФЕРЕНТНАЯ И ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Несколько десятилетий назад у комаров была обнаружена система эфферентной регуляции ДО (Andrés et al., 2016). Показано, что ДО получает октопаминергическую, серотонинергическую (Xu et al., 2022) и другие виды эфферентной иннервации.

Октопамин (ОА) модулирует слуховые характеристики самцов комаров в суточном ритме, и этот процесс коррелирует с периодом их роения

(Georgiades et al., 2022). У комаров *Ae. aegypti* для рецепторов октопамина AaOAβ2-R характерна выраженная экспрессия в антеннах и роструме у взрослых самцов (Finetti et al., 2023).

Торакальная инъекция ОА вызывала увеличение жесткости жгутика антенны и, следовательно, увеличение частоты его механической настройки (Andrés et al., 2016, Georgiades et al., 2022). Последующее введение антагониста ОА-рецепторов фентоламина индуцировало почти полный возврат механики антенны к ее исходному состоянию, демонстрируя специфичность воздействия ОА на функцию слуха. Примечательно, что после введения ОА частота спонтанных осцилляций не изменялась.

В обзоре данных о слуховой эфферентной системы комаров (Loh et al., 2023) авторы обобщили эффекты различных нейротрансмиттеров, включая ОА, серотонин и гамма-аминомасляную кислоту. Все нейротрансмиттеры, которые влияли на слух, вызывали увеличение частоты механической настройки антенн.

Существует еще одна возможная цель октопаминергической модуляции: частотная настройка рецепторов, на которую ОА мог бы влиять независимо. Торакальная инъекция ОА самцам комаров приводила к сдвигу аудиограмм слуховых рецепторов в сторону более высоких частот примерно на половину октавы (рис. 10; Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024).

Математическое моделирование показало, что обнаруженный эффект нельзя объяснить только

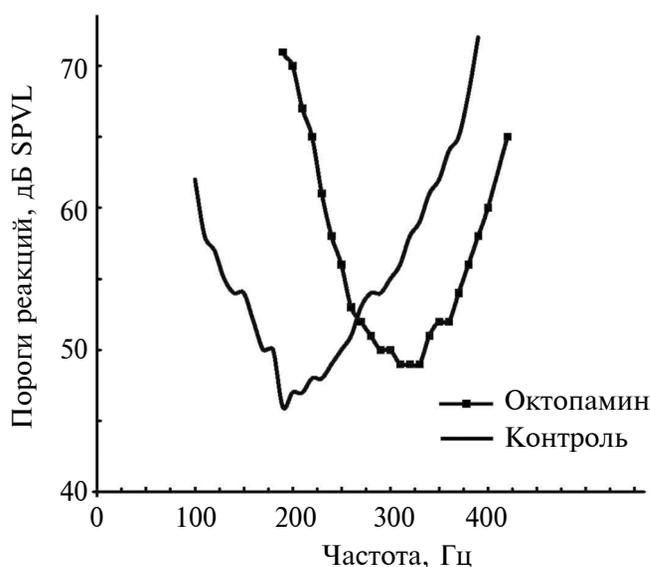


Рис. 10. Частотная перестройка слуховой системы самцов комаров *Culex pipiens pipiens* после инъекции в гемолимфу насекомого октопамина. Рисунок по (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024) с изменениями.

увеличением частоты механической настройки антенн. В то же время анализ показал, что сдвиг кривых настройки рецепторов в сторону более высоких частот включал синергические эффекты ОА на механические свойства антенны и на избирательные свойства слуховых рецепторов ДО.

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕТНОЙ ВИБРАЦИИ НА СЛУХОВОЕ ВОСПРИЯТИЕ КОМАРОВ

Рецепторные системы животных являются нелинейными элементами, и ДО комаров в этом смысле не составляет исключения (Jackson, Robert, 2006; Ziemer et al., 2022). Процессы, развивающиеся в нелинейных системах под воздействием сильной вибрации, подчиняются хорошо известным физическим закономерностям.

В общем случае в результате нелинейного преобразования суммы двух периодических сигналов с частотами F_1 и F_2 формируется ряд комбинационных гармоник с частотами $|mF_1 \pm nF_2|$, где m и n – целые числа (Харкевич, 1962). Под нелинейностью понимается отклонение от прямой пропорциональности между внешним воздействием на исследуемый элемент и его откликом на это воздействие. В частности, амплитуда ответов рецепторов ДО с увеличением интенсивности раздражения растет нелинейно и имеет характер, близкий к логарифмическому.

Влияние нелинейности становится особенно значимым при действии на антенны летящего комара акустической вибрации, вызванной работой собственного крылового аппарата. Как показали электрофизиологические исследования, в ответах рецепторов ДО самцов комаров на фоне имитации условий полета формируются комбинационные гармоника, действие которых вызывает специфическую активность как слуховых рецепторов (Jackson, Robert, 2006; Warren et al., 2009; Gibson et al., 2010; Лапшин, 2012а, 2012б; Lapshin, 2012, 2013), так и интернейронов (Лапшин, 2011).

Восприятие внешних сигналов на уровне рецепторов ДО в условиях имитации полета характеризуется четырьмя основными особенностями: 1) амплитудной модуляцией ответов рецепторов, параметры которой зависят от соотношения частот тестового (внешнего) стимула и имитатора полета; 2) снижением слуховых порогов в среднем на 7 дБ по сравнению с результатами измерений, выполненными в стационарных условиях; 3) возникновением дополнительной зоны акустической чувствительности в диапазоне выше частоты имитации полета (зеркальный канал); 4) наличием в ДО рецепторов, невосприимчивых к условиям имитации полета. Несмотря на то, что первые три эффекта из перечисленных

представляют разные стороны одного процесса, их можно рассматривать по отдельности в контексте основных задач слуховой системы самцов комаров – акустического обнаружения, пространственной локализации и, возможно, видовой идентификации летящей самки.

Амплитудная модуляция

Американские исследователи (Cator et al., 2009) на основании регистрации “медленных потенциалов” в ДО и наблюдений эффектов акустического взаимодействия самцов и самок комаров *Ae. aegypti* сделали вывод, что при сближении особей происходит взаимная настройка частоты взмахов крыльями. Авторы считают, что такая настройка возможна путем совмещения второй гармоники сигнала, излучаемого самцом, и третьей гармоники самки (отношение соответствующих частот взмахов 3:2).

В условиях полета при нестрогом соотношении частот взмахов ($\approx 3:2$) при взаимодействии комбинационных гармоник в ответах рецепторов ДО возникают амплитудные биения, причем весьма значительные по амплитуде (Warren et al., 2009; Лапшин, 2012а). Такие биения вполне могут выступать в качестве сигналов рассогласования в процессе подстройки частоты взмахов самца к тону полета самки. Способность к восприятию амплитудных биений фактически открывает путь к альтернативному частотному анализу входных сигналов, вернее, к оценке степени их рассогласования с ритмом собственного полета.

Следует отметить, что точное согласование частот собственных взмахов и внешнего сигнала с использованием эффекта амплитудных биений невозможно, так как в этом случае частота биений будет стремиться к нулю. Даже если рецепторный аппарат комара способен воспринимать колебания с частотой в несколько герц, последующий анализ потребовал бы недопустимо много времени (пропорционально периоду биений), поэтому в реальной обстановке согласование, скорее всего, осуществляется с некоторой расстройкой по частоте, при которой еще возможен эффективный анализ низкочастотных биений в высших отделах слуховой системы комаров.

Аналогичный эффект амплитудных биений возникает, когда частота крыловых взмахов самца в два раза выше частоты воспринимаемого сигнала (октавное соотношение сигналов или 2:1). Существуют также и другие соотношения, при небольшой расстройке которых в ответах рецепторов могут возникнуть заметные амплитудные биения.

Таким образом, критерий настройки с использованием эффекта амплитудных биений не дает однозначности в оценке частоты воспринимаемого сигнала. Снижение неопределенности, по-видимому, обеспечивается за счет характерной модуляции частоты взмахов крыльев у самцов (Simões et al., 2016) в сочетании с избирательностью рецепторов ДО и последующей обработкой слуховой информации на уровне интернейронов.

При взаимной подстройке ритмов по биениям автоматически обеспечивается температурная инвариантность канала акустической связи между самцами и самками. Это преимущество будет сохраняться при условии пропорционального изменения частоты взмахов самцов и самок на фоне изменений температуры окружающего воздуха.

Удивление вызывают обнаруженные факты невосприимчивости некоторых рецепторов ДО к действию имитации полета (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012). Именно эту особенность можно рассматривать как биологическое приспособление, причем механизмы обеспечения подобной невосприимчивости пока совершенно непонятны. В то же время на основании самого факта существования подобных нейронов можно сделать

вывод, что вклад механической части воспринимающего звук аппарата (в первую очередь антенн) в нелинейные преобразования мал по сравнению с рецепторами ДО.

Формирование комбинационных гармоник возможно также при восприятии сигналов других самцов в рое. Если частоты взмахов двух самцов различаются, то на выходе рецепторов ДО также возникнут характерные биения. Подобное акустическое взаимодействие теоретически позволяет поддерживать определенную плотность комаров в рое.

Снижение порогов реакций рецепторов ДО в условиях имитации полета

Общий принцип влияния имитации условий полета на восприятие внешних сигналов – это порождение дополнительных составляющих (комбинационных гармоник), которые попадают в область максимальной чувствительности рецепторов ДО (рис. 11). Энергия комбинационных гармоник определяется характером нелинейности, энергией тестового (внешнего) сигнала и, что особенно важно, энергией стимула-имитатора полета. В результате “перекачки” части энергии к комбинационным гармоникам

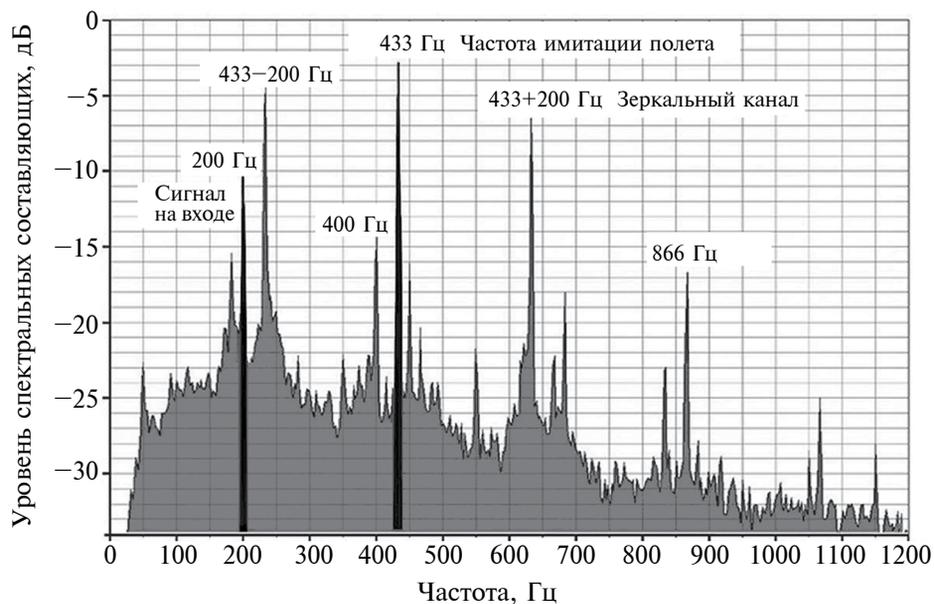


Рис. 11. Частотный спектр электрической активности, зарегистрированной в антеннальном нерве самца *Aedes communis* в ответ на синусоидальную стимуляцию (200 Гц) на фоне имитации полета (частота 433 Гц). На спектре присутствуют пики первой (200 Гц) и второй гармоник (400 Гц), составляющих ответ рецепторов непосредственно на синусоидальный стимул, 433 Гц и 866 Гц – первая и вторая гармоники, соответствующие частоте имитации полета. Помимо этих пиков в спектре присутствуют комбинационные гармоники $433 - 200 = 233$ (Гц) и $433 + 200 = 633$ (Гц), причем разностная гармоника 233 Гц на 7 дБ больше по амплитуде в сравнении с ответом на синусоидальный стимул (гармоника 200 Гц). Если бы препарат стимулировали синусоидальным сигналом с частотой 633 Гц (т.е. в области зеркального канала) на фоне имитации полета, то разностная комбинационная гармоника $633 - 433 = 200$ (Гц) сформировалась в области максимальной чувствительности слуховых рецепторов. Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2021) с изменениями.

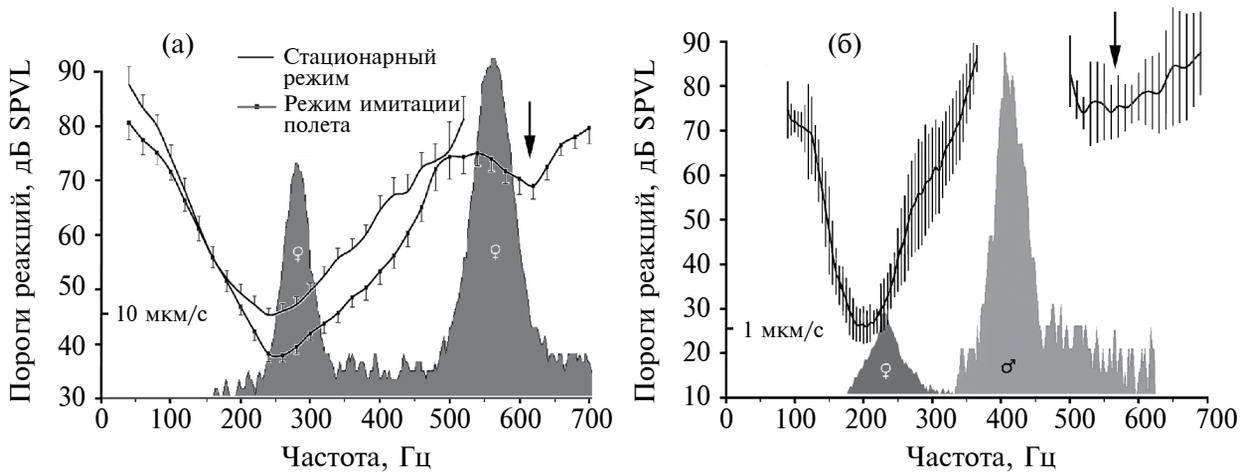


Рис. 12. Аудиограммы, построенные по данным электрофизиологических (а) и поведенческих экспериментов (б). Положение зеркального канала (в области 600 Гц) указано стрелками. На графики наложены спектры звука полета конспецифических самок (♀) и самцов (♂). а: результаты тестирования самцов *Culex pipiens pipiens* в стационарных условиях и на фоне имитации полета (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012); б: результаты стимуляции роя самцов *Aedes communis* в естественных условиях (Lapshin, Vorontsov, 2021). В диапазоне 350–500 Гц не было зарегистрировано поведенческих реакций на стимулы с уровнем 90 дБ SPL и менее.

от крылового аппарата во время реального полета или в процессе имитации полета амплитуда комбинационных гармоник может превышать отклик на исходный тестовый сигнал (Харкевич, 1962). При взаимодействии этих составляющих размах биений в несколько раз превышает амплитуду каждой из гармоник, что приводит к снижению результирующих порогов. У самцов *Cx. p. pipiens* такое снижение порогов составило в среднем 7 дБ, т.е. более чем в два раза (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012).

Зеркальный канал восприятия

Выше обсуждались случаи, когда частота крыловых взмахов или частота имитации полета была выше частоты внешнего (тестового) сигнала. Однако возможно состояние, когда частота внешнего сигнала больше частоты полета. При условии, что частоты результирующих комбинационных гармоник совпадают с областью максимальной чувствительности ДО, следует ожидать, что выше частоты полета будет наблюдаться дополнительная область акустического восприятия.

Такой эффект действительно был продемонстрирован сначала в электрофизиологических экспериментах (рис. 12а; Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012), а затем при регистрации двигательных реакций на звук роившихся комаров (рис. 12б; Lapshin, Vorontsov, 2021). В радиопизике аналогичное явление давно известно, и дополнительная область повышенной чувствительности у комаров по аналогии со сложившейся терминологией получила название “зеркальный канал”.

У комаров *Cx. p. pipiens* выявлено соответствие положения порогового минимума в зеркальном канале самцов значению второй гармоники звука полета самок. У самок в аналогичную область попадает первая гармоника звука полета конспецифических самцов (Лапшин, 2012б; Lapshin, 2013). Участие высших гармоник звука полета в акустической коммуникации комаров может оказаться значимым, так как излучение от комаров на удвоенной или утроенной частоте более эффективно по сравнению с излучением первой гармоникой (Лепендин, 1978). Кроме того, положение минимума зеркального канала зависит от частоты взмахов воспринимающего звук насекомого. Эта особенность открывает дополнительные возможности для подстройки характеристик слуховой системы к воспринимаемому сигналу.

Следует также учитывать то обстоятельство, что по мере сближения особей требования к качеству амплитудно-частотного согласования канала связи снижаются из-за резкого увеличения уровня сигнала от летящей самки. В то же время на выходе рецепторов ДО возрастает амплитуда комбинационных составляющих и тем самым облегчается взаимная частотная настройка в паре.

Можно также предположить, что в качестве признака конспецифичности самки учитывается динамика изменения частоты ее крыловых взмахов в процессе сближения с самцом по схеме, предложенной Cator et al. (2009). Самка может в определенной степени выбирать партнера, меняя тон полета для облегчения встречи с конкретным самцом или повышать частоту взмахов,

если она хочет уклониться от встречи (например, в ситуациях, когда она уже оплодотворена).

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ПРОЕКЦИИ НЕЙРОНОВ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

В дейтоцеребруме выявлен специфический и крупный центр в виде многодольчатой структуры, получающий входную информацию от ДО (центр ЈОС). Кроме того, внутри клубочкового массива дейтоцеребрума были обнаружены нейроны, обеспечивающие возможную цепь обратной связи с антеннальными рецепторами (Ignell, 2005).

Детальное определение угловых параметров воздушного потока или источника звука может быть выполнено сенсиллами ДО типа *A* (McIver, 1982; Clements, 1999).

Прослеживание афферентов сенсилл *A* показало, что паттерны их ветвления внутри ЈОС связаны с соматотопической организацией вдоль медиально-латеральной оси. Кроме того, внутри антеннального нерва описан специфический нейропилль, содержащий бутоноподобные ветвления рецепторных нейронов.

Все исследованные нейроны типа *B* проецировались в область дорсопроксимальной части ЈОС, состоящую из двух долей. Нейроны, происходящие из медиальной и латеральной половины ДО, проецировались в латеральную и медиальную область ЈОС соответственно; анатомические данные также позволили предположить, что ветви этих афферентов представляют собой непрерывную область, отражающую периферическую соматотопическую организацию внутри латеральной и медиальной частей ДО. Имеющиеся данные указывают на то, что специфические области афферентов типа *B* внутри парных ЈОС могут дифференциально активироваться в зависимости от происхождения стимула, так что они будут находиться либо в противофазе, либо в фазовой суперпозиции (Wishart et al., 1962; Clements, 1999).

Сенсилла типа *D* содержит единственный нейрон, который проецируется в определенную область внутри ЈОС перед отправкой парных аксонов в ипси- и контралатеральный вентролатеральный протоцеребрум, где он заканчивается; терминальные области перекрываются с областями других механосенсорных нейронов первичного и вторичного порядка. Эта область в протоцеребруме, по-видимому, представляет собой важный центр обработки механосенсорной информации, и тот факт, что первичные афференты непосредственно образуют синапсы внутри этой

области, подчеркивает важность информации, поступающей по этим каналам.

Двигательная и механосенсорная система антенн

Считается, что у насекомых, находящихся на фиксированном субстрате, динамический поток воздуха оценивается по отклонению механосенсоров антенн относительно субстрата. Такое измерение потока воздуха может быть нарушено локомоторной активностью самого насекомого, которая также будет стимулировать механорецепторы. Для того, чтобы процесс обнаружения и измерения потока работал эффективно, необходимо, чтобы организм был способен отличать поток воздуха, возникающий вследствие собственного движения, от потока, вызванного внешними причинами.

В этих случаях визуальная обратная связь может стать более надежным источником, поскольку движение можно соотнести с фиксированными точками в окружающей среде, например с рельефом местности.

Дендритные поля протоцеребральных механосенсорных афферентов и интернейронов второго порядка перекрываются с таковыми у антеннальных мотонейронов и интернейронов других сенсорных модальностей, например зрительных интернейронов. Такое перекрытие указывает на наличие мультимодальной конвергенции и допускает, что эти области являются важными центрами мультимодальной обработки информации.

Кроме того, иннервация LAL (Lateral Accessory Lobe) интернейронами АММС (Antennal Motor and Mechanosensory Center) подчеркивает жизненно важную потребность в быстрой и точной настройке конечного выходного сигнала, передаваемого нисходящими нейронами, к премоторным центрам в грудных ганглиях, которые в конечном счете контролируют полетное поведение насекомого. Таким образом, структурные данные подчеркивают сложную механосенсорную систему комаров и важность сенсорных сигналов в регуляции поведения этих насекомых (Ignell, 2005).

ИЗМЕРЕНИЕ АКУСТИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ САМЦОВ КОМАРОВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Роившиеся в природе комары *Ae. communis* демонстрировали удивительно высокую слуховую чувствительность: самый низкий зарегистрированный порог в этих опытах был равен 19 дБ УЗД (уровень звукового давления), а в среднем порог реакции составлял 26 дБ УЗД (Lapshin, Vorontsov, 2021). Это на 5 дБ ниже порогового значения

31 дБ УЗД, ранее показанного для комаров *Ae. aegypti* в звукоизолированной камере (Menda et al., 2019), но близко к результатам, полученным в электрофизиологических экспериментах на самцах *Cx. p. pipiens*: 22–27 дБ УЗД (Лапшин, Воронцов, 2019).

На интервалах между сеансами стимуляции средняя скорость комаров в рое составляла порядка 0.5 м/с. В качестве критерия реакции на акустический стимул было принят эффект увеличения на 20% средней скорости полета комаров в рое в течение 1 с от начала действия акустического стимула (Lapshin, Vorontsov, 2021). Такое ускорение полета может иметь адаптивное значение, поскольку при более высокой скорости увеличивается расстояние вдоль траектории, необходимое для оценки направления и дальности до источника звука методом триангуляции (Belton, 1974).

Реальная слуховая чувствительность роящихся в природе комаров ограничена конвективными шумами приземного слоя воздуха. Согласно данным измерений в природе уровень таких шумов (Кажан и др., 2015) соизмерим со значениями поведенческих порогов у комаров (Lapshin, Vorontsov, 2021). Частично это подтверждается результатами тестирования комаров *Anopheles coluzzii* С. W., роившихся в условиях лабораторного эксперимента, т.е. в обстановке, менее шумной по сравнению с природными условиями. Диапазон измеренных в этой работе порогов 13–20 дБ УЗД (Feugere et al., 2022) оказался примерно на 6 дБ ниже по сравнению с данными тестирования комаров в природе.

Частотный оптимум самцов *Ae. comminis* (около 200 Гц) не соответствовал среднему тону взмахов крыльев конспецифических самок (229 Гц), активных рядом с исследуемым роем самцов. Причины такого рассогласования пока не выяснены. Возможно, что неоплодотворенная самка, влетая в рой самцов, на некоторое время снижает частоту взмахов и, тем самым, повышает свою акустическую “заметность” для самцов в рое. В то же время у самцов, отловленных в тех же роях, в ходе электрофизиологических экспериментов была обнаружена популяция широкополосных нейронов, настроенных на тон полета конспецифических самок.

ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК КОМАРОВ

Морфологически антенны и джонстоновы органы у самцов и самок устроены сходным образом, 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 участия в репродуктивном поведении. 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; Penner et al., 2010; Aldersley et al., 2016; Simões et al., 2016). Естественно, что реализация подобной функции подразумевает способность самок комаров к частотному анализу акустических сигналов.

Однако в последнее время появились сведения, указывающие на возможность использования самками слуха в процессе акустического обнаружения объектов для нападения (Borkent, Belton, 2006; Bartlett-Healy et al., 2008; Menda et al., 2019). В отличие от обоняния, восприятие акустических сигналов практически не зависит от направления ветра. Кроме того, в условиях густых зарослей и/или сумеречное время пеленгация животного по шуму его движения или вокализации дает очевидные преимущества в дальности обнаружения по сравнению со зрением. В связи с этим одной из функций слуховой системы самок комаров может быть акустическое обнаружение потенциальных прокормителей.

Частотная настройка слуховых рецепторов самок

Распределение характеристических частот (частотных оптимумов) рецепторов ДО самок комаров смещено в низкочастотную область и представлено двумя широкими, частично перекрывающимися пиками (рис. 13). Их положение несколько отличается у представителей разных видов комаров: у самок *Cx. p. pipiens* пики расположены в областях 80 и 120 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2023a), *Ae. exrucians* – 65 и 110 Гц (Лапшин, Воронцов 2023; Lapshin, Vorontsov, 2023b).

Как и в слуховой системе самцов ДО самок комаров содержит набор узкополосных рецепторов, распределенных по всему частотному диапазону слухового восприятия (рис. 14). Аналогично системе самцов минимальные пороги узкополосных рецепторов самок оказались в целом выше, чем у большинства зарегистрированных широкополосных рецепторов. Из-за такой разницы

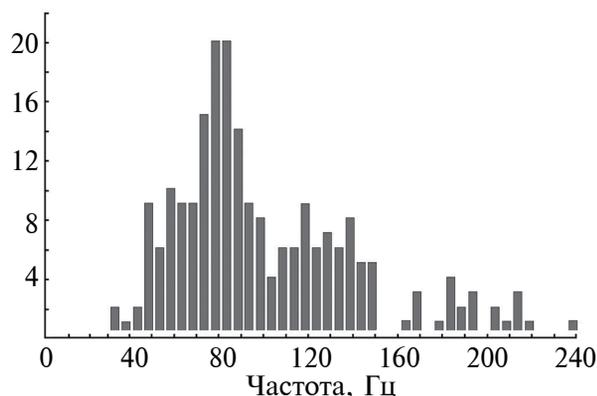


Рис. 13. Гистограмма распределения частот автовозбуждения (характеристических частот) слуховых рецепторов ДО самок комаров *Culex pipiens pipiens*. По вертикальной оси – количество зарегистрированных рецепторов с характеристическими частотами в пределах одного бина шириной 5 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2013).

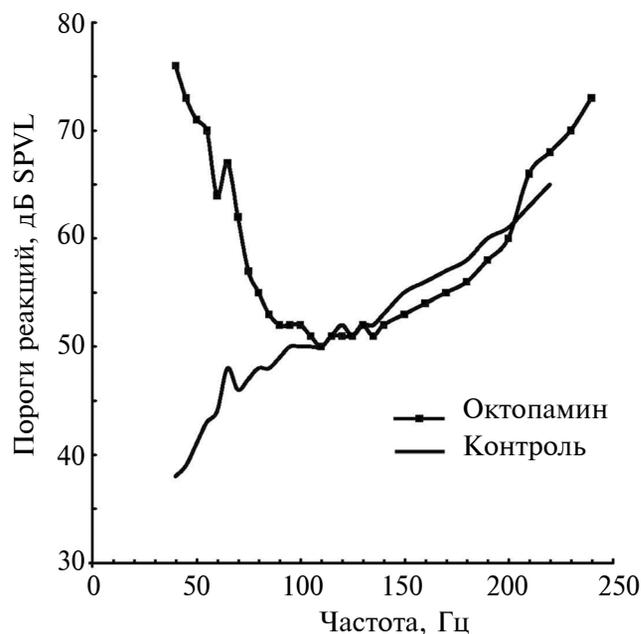


Рис. 15. Возрастание акустических порогов в диапазоне частот ниже 90 Гц после инъекции октопамина самкам комаров *Culex pipiens pipiens* (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024).

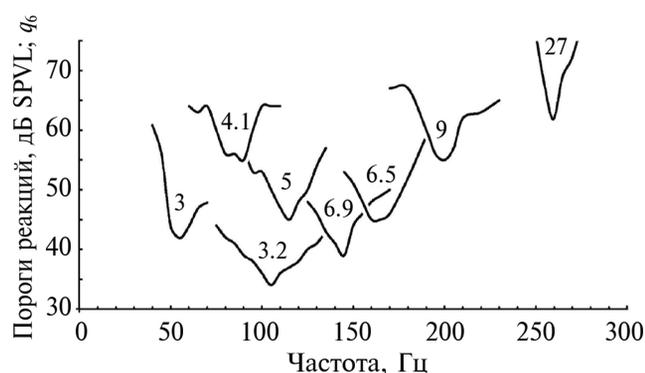


Рис. 14. Примеры аудиограмм узкополосных слуховых рецепторов самок *Culex pipiens pipiens*. Цифрами при каждой кривой указано значение добротности Q_6 . Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2023) с изменениями.

в чувствительности узкополосные рецепторы регистрировались редко, т.к. их ответы маскировались активностью более чувствительных клеток. Однако в нескольких опытах удалось непосредственно измерить индивидуальные частотно-пороговые характеристики узкополосных рецепторов и, тем самым, оценить их добротность, которая варьировала у разных нейронов от 4 до 27 по уровню +6 дБ от основного минимума (Lapshin, Vorontsov, 2021).

У самок комаров были также зарегистрированы рецепторы, наиболее чувствительные к частотам 50 Гц и ниже. На фоне действия полетной вибрации у части этих клеток пороги существенно снижались, в среднем, на 26 дБ при 40 Гц (Лапшин, 2012б; Lapshin, 2013).

После введения октопамина в гемолимфу самок пороги слуховых рецепторов в области частот ниже 80 Гц возрастали в среднем на 11 дБ (рис. 15), причем выше 100 Гц чувствительность сохранялась на прежнем уровне (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024). Причиной такого снижения чувствительности к низким частотам может быть избирательное торможение октопамином низкочастотных слуховых рецепторов.

Если предположить, что октопамин инициирует настройку слуховой системы комара на брачное поведение в рое, то потеря чувствительности к низкочастотным звукам может быть оправдана тем, что система фокусируется на акустическом взаимодействии с самцами, при одновременной фильтрации сигналов, несущественных в данном контексте. В другой поведенческой ситуации самки комаров могут использовать низкочастотный диапазон для поиска прокормителей, поскольку подобные звуки меньше затухают в атмосфере и лучше распространяются по земле и в растительности.

Диаграммы направленности слуховой системы самок комаров

Большинство рецепторов ДО, реагирующих на звук, было ориентировано в двух из четырех квадрантов (I и III для левого ДО; рис. 16). Максимумы диаграмм направленности рецепторов

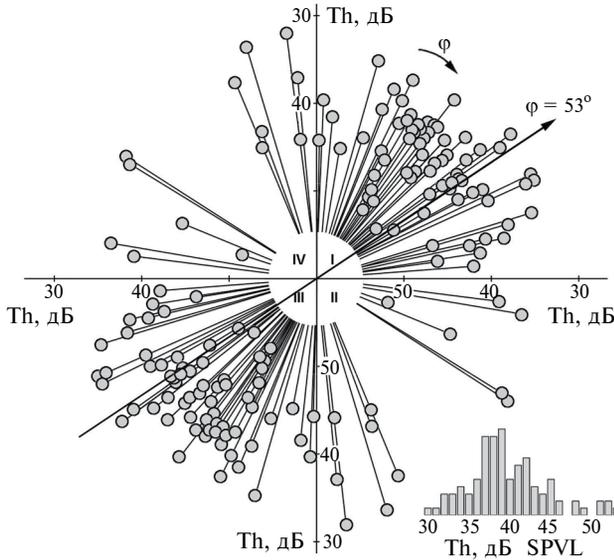


Рис. 16. Распределение параметров пространственной ориентации (угол φ) и минимальных порогов (Th, дБ) рецепторов левого ДО самок *Culex pipiens pipiens*, представленное в полярных координатах (Lapshin, Vorontsov, 2023). По радиусу диаграммы отложены значения порогов в соотношении “ниже порог – больше радиус” (мера слуховой чувствительности). Каждая пара диаметрально расположенных закрашенных кружков соответствует результатам тестирования одного рецептора (такое представление данных следует из симметрично-биполярной диаграммы направленности рецепторов при восприятии синусоидальных сигналов). Следует отметить, что сенсорные нейроны левого ДО в большинстве оказались ориентированными в I и III квадрантах ($0-90$ и $180-270^\circ$), среднее значение угловой ориентации наиболее чувствительных рецепторов в этих квадрантах $\varphi = 53^\circ$ (обозначено на рисунке вектором). Внизу на врезке приведена гистограмма распределения слуховых порогов рецепторов ДО самок.

контралатерального (правого) ДО оказались пространственно распределены зеркально относительно левого ДО. Вместе с тем в каждом ДО были обнаружены также рецепторы, ориентированные в двух других квадрантах (II и IV для левого ДО). Учитывая трехмерную геометрию антенн комаров, можно предположить для таких клеток функцию дублирования рецепторов контралатерального ДО (Lapshin, Vorontsov, 2023a). Повышенную концентрацию слуховых рецепторов и их более высокую чувствительность в определенных секторах ДО логично связать с информационной значимостью для комаров определенных направлений.

Пространственная диаграмма направленности рецептора ДО определяется плоской диаграммой самого рецептора с центром, совпадающим с осью антенны, и диаграммы направленности антенны, имеющей форму тора. Результирующая диаграмма рецептора состоит из двух симметрично расположенных сфероидов (рис. 17).

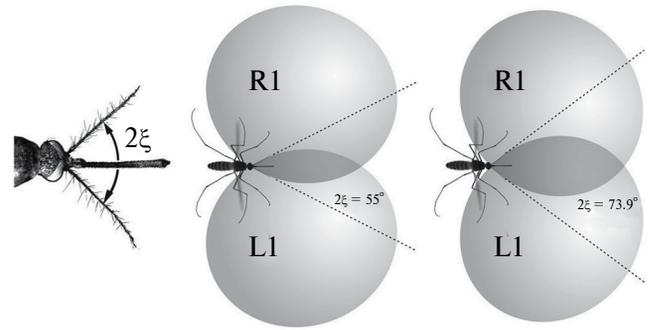


Рис. 17. Пространственная модель системы диаграмм направленности двух симметричных групп рецепторов левого (L1) и правого (R1) ДО (вид сверху), ориентированных под углом $\varphi = 53^\circ$. Аналогичные по форме симметричные области диаграмм L2 и R2 не показаны для упрощения рисунка (Lapshin, Vorontsov, 2023).

Активная зона сравнения сигналов от рецепторов правого и левого ДО изображена серым цветом в области пересечения диаграмм. Ширина этой зоны определяется углом 2ξ между антеннами комара (вставка на рисунке слева): при увеличении угла 2ξ возрастает также взаимное перекрытие зон перед насекомым. На рисунке приведены результаты моделирования зон пересечения для двух типичных значений угла между антеннами (55 и 73.9°).

Анализ математической модели показал, что наклон антенн самок относительно горизонтальной плоскости согласован со значением угла между антеннами и пространственной ориентацией наиболее чувствительных слуховых рецепторов. Результирующие 3D диаграммы направленности таких рецепторов с учетом влияния антенн ориентированы в пространстве таким образом, чтобы в дорсо-вентральном направлении формировалась зона перекрытия, в которой правая и левая системы одновременно могут воспринимать источник звука (см. рис. 17).

Такая геометрия зон чувствительности определяет возможность сравнительного анализа информации от правой и левой систем и, тем самым, разделять источники, находящиеся на разном ракурсе относительно комара. Изменяя угловое положение своих антенн, комар может регулировать направленность слуха в зависимости от поведенческого контекста, причем увеличение угла между антеннами приводит к расширению зоны взаимного перекрытия симметричных групп рецепторов (Lapshin, Vorontsov, 2023a).

Многочисленная группа рецепторов ДО самок комаров ориентирована также во фронтальной плоскости ($\varphi \approx 90^\circ$ и $\varphi \approx 270^\circ$). При разведении антенн диаграммы направленности этой группы смещаются вперед, образуя еще одну зону повышенной чувствительности в курсовом направлении непосредственно перед комаром.

Из-за симметрии диаграмм направленности рецепторов относительно антенны существует неопределенность в локализации источника звука в двух противоположных ракурсах. Ранее Питер Белтон отметил, что волны от точечного источника, расположенного под углом 40° и более к плоскости антенн, отклонит обе антенны синфазно, в то время как волны от источника звука, локализованного непосредственно перед антеннами, будут отклонять обе антенны противофазно (Belton, 1974). Вполне возможно, что для снижения неопределенности в оценке положения источника звука в мозге комара осуществляется комбинированный анализ амплитудных и фазовых соотношений сигналов, поступающих от правого и левого ДО.

Поскольку ДО морфологически выглядит осесимметричным, возник вопрос, на какие функции ориентированы большинство сенсорных нейронов, локализованных во II и IV квадрантах (для левого ДО), т.е. тех клеток, которые в экспериментах не отвечали на акустическую стимуляцию.

Исследования на дрозофилах показали, что не все нейроны ДО этих насекомых обеспечивают слуховую функцию: около половины рецепторов реагировали на вибрации антенн, тогда как другие клетки активировались при отклонениях антенн, вызванных гравитацией и ветром (Kamikouchi et al., 2009; Yorozu et al., 2009; Matsuo, Kamikouchi, 2013). Возможно, что функциональное распределение нейронов ДО комаров организовано аналогичным образом.

Роль слуха в процессе поиска прокормителей

Основываясь на результатах своих исследований, Г. Менда с соавт. (Menda et al., 2019) предположили, что самок комаров *Ae. aegypti* могут привлекать звуки, сходные по спектру с человеческой речью. Сопоставление частот оптимумов слуховых рецепторов самок комаров *Aedes excrucians* Walker, вида, обычного для лесных биотопов средней полосы России, с данными о спектральном составе типичных человеческих голосов (Fitch, Holbrook, 1970) показало, что низкочастотная часть спектра голоса мужчины в значительной части перекрывается диапазоном максимальной слуховой чувствительности самок комаров. Женский голос частично выходит за пределы этого диапазона. Однако на частотах порядка 200 Гц, соответствующих середине диапазона первых гармоник женских голосов, четверть исследованных рецепторов ДО реагировали на стимулы с уровнями, характерными для нормальной разговорной речи.

Таким образом, можно сделать вывод, что голоса людей доступны самкам комаров для восприятия и частотного анализа и потенциально могут служить дополнительными ориентирами в процессах поиска и нападения кровососов на человека (Лапшин, Воронцов, 2023; Lapshin, Vorontsov, 2023b).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Слуховое восприятие у кровососущих комаров обеспечивается сложной функциональной системой, достигшей высокой степени совершенства. Несколько тысяч рецепторов в каждом из двух слуховых органов комаров — это для насекомых очень высокая избыточность (Belton, 1974). Гипертрофированное развитие рецепторной системы самцов (15 000 нейронов в каждом ДО) можно объяснить отбором в процессе конкурентной борьбы самцов за самок, но для сложного строения слуховой системы самок такое объяснение уже не подходит, поскольку чувствительность у них сохраняются и после оплодотворения.

В естественных условиях акустическое поведение самок сложное и весьма изменчивое, что затрудняет однозначную интерпретацию результатов акустического тестирования. По-видимому, необходимость выполнения тех или иных поведенческих программ в рамках гонотрофического цикла определяет комплекс параметров слуховой системы самок комаров.

По теме реализации слуховой чувствительности у комаров осталось еще неразрешенным существенное противоречие. Как уже было отмечено, самцы при восприятии звука в полете демонстрируют очень низкие пороги реакций. В абсолютном выражении порог 20 дБ УЗД соответствует значению колебательной скорости воздуха около $0.5 \mu/s$. В то же время средняя скорость полета комаров в рое порядка $0.5 m/s$ (Lapshin, Vorontsov, 2021), причем летящие комары непрерывно маневрируют.

Таким образом, скорость набегающего потока воздуха, непосредственно действующего на антенны комаров, в миллион раз превышает их слуховые пороги. Пока остаются непонятными принципы обработки слуховой информации, обеспечивающие столь высокую помехозащищенность слухового канала у этих насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева О. Л., Корзиков В. А., Габараева Е. А., Рогоуленко А. В., Винникова О. Н., Овсянникова Л. В. Обзор фауны кровососущих комаров (Culicidae) Калужской области — потенциальных переносчиков

- возбудителей опасных болезней человека. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2019. № 3. С. 3–9. DOI: 10.33092/0025-8326mp2019.3.3-9
- Воронцов Д. Д., Лапшин Д. Н. Влияние октопамина на частотную настройку слуховой системы комаров *Culex pipiens pipiens* (Diptera, Culicidae). *Сенсорные системы*. 2023. Т. 37. № 3. С. 244–257. DOI: 10.31857/S0235009223030071
- Кажан В. Г., Мошков П. А., Самохин В. Ф. Природный фон при проведении акустических испытательных самолетов на аэродроме базирования малой авиации. *Наука и образование. МГТУ им. Н.Э. Баумана. Электрон. журн.* 2015. № 7. С. 146–170. DOI: 10.7463/0715.0782827
- Лапшин Д. Н. Частотные характеристики слуховых интернейронов самцов комаров *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae). *Доклады Академии наук*. 2011. Т. 439. № 2. С. 279–282.
- Лапшин Д. Н. Биоакустика комаров: функционирование слуховой системы самцов *Culex pipiens pipiens* L. в условиях имитации полёта. *Энтомологическое обозрение*. 2012а. Т. 91. № 1. С. 36–57.
- Лапшин Д. Н. Слуховая система самок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae): акустическое восприятие в условиях имитации полёта. *Энтомологическое обозрение*. 2012б. Т. 91. № 3. С. 465–484.
- Лапшин Д. Н., Воронцов Д. Д. Низкочастотные звуки отпугивают самцов комаров *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae). *Энтомологическое обозрение*. 2018. Т. 97. № 2. С. 194–202.
- Лапшин Д. Н., Воронцов Д. Д. Функции слуховой системы самок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae). *Энтомологическое обозрение*. 2023. Т. 102. № 3. С. 205–221.
- Лепендин Д. Ф. *Акустика*. М.: Высшая школа, 1978. 448 с.
- Тамарина Н. А., Жантеев Р. Д., Федорова М. В. Частотные характеристики звуков полета и джонстоновых органов симпатрических комаров рода *Aedes* (Culicidae). *Паразитология*. 1980. Т. 14. С. 398–402.
- Федорова М. В., Лопатина Ю. В., Хуторецкая Н. В., Лазоренко В. В., Платонов А. Е. Изучение фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) г. Волгограда в связи со вспышкой лихорадки Западного Нила в Волгоградской области в 1999 г. *Паразитология*. 2004. Т. 38. № 3. С. 209–218.
- Федорова М. В., Рябова Т. Е., Шапошникова Л. И., Лопатина Ю. В., Себенцова А. Н., Юничева Ю. В. Инвазивные виды комаров на территории г. Сочи: места развития преимагинальных стадий и методы учета численности. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2017. № 4. С. 9–15.
- Федорова М. В., Швец О. Г., Юничева Ю. В., Медяник И. М., Рябова Т. Е., Отставнова А. Д. Современные границы распространения инвазивных комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) и *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2018. Т. 2. С. 101–105. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-101-105
- Харкевич А. А. *Основы радиотехники*. М.: Связьиздат, 1962. 350 с.
- Andrés M., Seifert M., Spalthoff C., Warren B., Weiss L., Giraldo D., Winkler M., Pauls S., Go M., Göpfert M. C. Auditory efferent system modulates mosquito hearing. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.cub.2016.05.077
- Aldersley A., Champneys A. R., Homer M., Robert D. Quantitative analysis of harmonic convergence in mosquito auditory interactions. *J. Royal Society Interface*. 2016. V. 13. № 117. P. 20151007. DOI: 10.1098/rsif.2015.1007
- Arthur B. J., Wyttenbach R. A., Harrington L. C., Hoy R. R. Neural responses to one- and two-tone stimuli in the hearing organ of the dengue vector mosquito. *J. Experimental Biology*. 2010. V. 213. P. 1376–1385. DOI: 10.1242/jeb.033357
- Bartlett-Healy K., Crans W., Gaugler R. Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2008. V. 101. P. 95–103. DOI: 10.1603/0013-8746(2008)101[95:PTAVIC]2.0.CO;2
- Bartholomew G. A., Heinrich B. A field study of flight temperatures in moths in relation to body weight and wing loading. *J. Experimental Biology*. 1973. V. 58. P. 123–135. DOI: 10.1242/jeb.58.1.123
- Belton P. Trapping mosquitoes with sound. *Proceedings California Mosquito Control Association*. 1967. V. 35. P. 98.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes. *Experimental Analysis of Insect Behaviour*. Ed. Browne L. B. Berlin/Heidelberg, Germany, New York, NY, USA. Springer, 1974. P. 139–148.
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1975a. V. 4. P. 549–566. DOI: 10.1016/0020-7322(75)90031-8
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of scolopidia in Johnston's organ of female *Aedes aegypti* compared with that of the male. *J. Insect Physiol.* 1975b. V. 21. P. 1129–1139. DOI: 10.1016/0022-1910(75)90126-2
- Borkent A., Grimaldi D. A. The Earliest Fossil Mosquito (Diptera: Culicidae), in mid-cretaceous burmese amber. *Annals of the Entomological Society of America*. 2004. V. 97. № 5. P. 882–888. DOI: 10.1603/0013-8746(2004)097[0882:TEFMDC]2.0.CO;2
- Borkent A., Belton P. Attraction of female *Uranotaenia lowii* (Diptera: Culicidae) to frog calls in Costa Rica. *The Canadian Entomologist*. 2006. V. 138. P. 91–94. DOI: 10.4039/n04-113.
- Cator L. J., Arthur B. J., Harrington L. C., Hoy R. R. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito. *Science*. 2009. V. 323. P. 1077–1079. DOI: 10.1126/science.1166541
- Charlwood J. D., Jones M. D.R. Mating behaviour in the mosquito, *Anopheles gambiae* s.l. Close range and contact behaviour. *Physiological Entomology*. 2008. V. 4. № 2. P. 111–120. DOI: 10.1111/j.1365-3032.1979.tb00185.x

- Clements A. N. The biology of mosquitoes Vol. 2 *Sensory Reception and Behaviour*. New York. CABI Publishing, 1999. 758 p.
- Clemens J., Ozeri-Engelhard N., Murthy M. Fast intensity adaptation enhances the encoding of sound in *Drosophila*. *Nat. Commun.* 2018. V. 9. 134. DOI: 10.1038/s41467-017-02453-9.
- Feugère L., Roux O., Gibson G. Behavioural analysis of swarming mosquitoes reveals high hearing sensitivity in *Anopheles coluzzii*. *J. Experimental Biology*. 2022. V. 225. № 5. jeb243535. DOI: 10.1242/jeb.243535
- Finetti L., Paluzzi J. P., Orchard I., Lange A. B. Octopamine and tyramine signalling in *Aedes aegypti*: Molecular characterization and insight into potential physiological roles. *PLoS one*. 2023. V. 18. № 2. e0281917. DOI: 10.1371/journal.pone.0281917
- Fitch J. L., Holbrook A. Modal vocal fundamental frequency of young adults. *Archives of Otolaryngology*. 1970. V. 92. P. 379–382. DOI: 10.1001/archotol.1970.04310040067012
- Georgiades M., Alampounti C. A., Somers J., Su M., Ellis D., Bagi J., Ntabaliba W., Moore S., Albert J. T., Andrés M. *A novel beta-adrenergic like octopamine receptor modulates the audition of malaria mosquitoes and serves as in septicide*. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.08.02.502538v1> (accessed 08.02.2022) (preprint). DOI: 10.1101/2022.08.02.502538
- Gibson G., Russell I. Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes. *Current Biology*. 2006. V. 16. P. 1311–1316. DOI: 10.1016/j.cub.2006.05.053
- Gibson G., Warren B., Russell I. Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology*. 2010. V. 11. P. 527–540. DOI: 10.1007/s10162-010-0243-2
- Gokhale A., Wirschell M., Sale W. S. Regulation of dynein-driven microtubule sliding by the axonemal protein kinase CK1 in *Chlamydomonas* flagella. *J. Cell Biol.* 2009. V. 186. № 6. P. 817–824. DOI: 10.1083/jcb.200906168
- Göpfert M. C., Robert D. Nanometre-range acoustic sensitivity in male and female mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2000. V. 267. P. 453–457. DOI: 10.1098/rspb.2000.1021
- Göpfert M. C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2001. V. 268. P. 333–339. DOI: 10.1098/rspb.2000.1376
- Göpfert M. C., Robert D. Motion generation by *Drosophila* mechanosensory neurons. *PNAS*. 2003. V. 100. № 9. P. 5514–5519. DOI: 10.1073/pnas.0737564100
- Göpfert M. C., Briegel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti*. *J. Experimental Biology*. 1999. V. 202. P. 2727–2738. DOI: 10.1242/jeb.202.20.2727
- Göpfert M. C., Humphris A. D.L., Albert J. T., Robert D., Hendrich O. Power gain exhibited by motile mechanosensory neurons in *Drosophila* ears. *PNAS*. 2005. V. 102. № 2. P. 325–330. DOI: 10.1073/pnas.0405741102
- Hart M., Belton P., Kuhn R. The Risler Manuscript. *European Mosquito Bulletin*. 2011. V. 29. P. 103–111.
- Ignell R., Dekker T., Ghaninia M., Hansson B. S. Neuronal architecture of the mosquito deutocerebrum. *J. Comparative Neurology*. 2005. V. 493. P. 207–240. DOI: 10.1002/cne.20800
- Jackson J. C., Robert D. Nonlinear auditory mechanism enhances female sounds for male mosquitoes. *PNAS*. 2006. V. 103. № 45. P. 16734–16739. DOI: 10.1073/pnas.0606319103
- Johnston C. Auditory apparatus of the *Culex* mosquito. *quart. J. Microscop. Sci.* 1855. V. 3. P. 97–102. DOI: 10.1242/jcs.sl-3.10.97
- Kamikouchi A., Inagaki H. K., Effertz T., Hendrich O., Fiala A., Göpfert M. C., Ito K. The neural basis of *Drosophila* gravity sensing and hearing. *Nature*. 2009. V. 458. P. 165–171. DOI: 10.1038/nature07810
- Kamimura S., Kamiya R. High-frequency nanometre-scale vibration in ‘quiescent’ flagellar axonemes. *Nature*. 1989. V. 340. P. 476–478. DOI: 10.1038/340476a0
- Kernan M., Zuker C. Genetic approaches to mechanosensory transduction. *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. V. 5. № 4. P. 443–448. DOI: 10.1016/0959-4388(95)80003-4
- Köppl C., Manley G. A. Spontaneous otoacoustic emissions in the bobtail lizard. I. General characteristics. *Hear. Res.* 1993. V. 71. P. 157–169. DOI: 10.1016/0378-5955(93)90031-u
- Lapshin D. N. Mosquito bioacoustics: auditory processing in males of *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) during flight simulation. *Entomological Review*. 2012. V. 92. № 6. P. 605–621. DOI: 10.1134/S0013873812060024
- Lapshin D. N. Auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during the flight simulation. *Entomological Review*. 2013. V. 93. № 2. P. 135–149. DOI: 10.1134/S0013873813020012
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Insect Physiol.* 2013. V. 59. № 8. P. 828–839. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.05.010
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency organization of the Johnston organ in male mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Experimental Biology*. 2017. V. 220. P. 3927–3938. DOI: 10.1242/jeb.152017
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Low-frequency sounds repel male mosquitoes *Aedes diantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2018. V. 98. № 3. P. 266–271. DOI: 10.1134/S0013873818030028
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Directional and frequency characteristics of auditory neurons in *Culex* male mosquitoes. *J. Experimental Biology*. 2019. V. 222. jeb208785. DOI: 10.1242/jeb.208785
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of swarming male mosquitoes (*Aedes communis*, Culicidae) and its neural mechanisms. *J. Insect Physiology*. 2021. V. 132. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2021.104233
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Mapping the auditory space of *Culex pipiens* female mosquitoes in 3D. *Insects*. 2023a. V. 14. № 743. P. 1–23. DOI: 10.3390/insects14090743

- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Functions of the auditory system of female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2023b. V. 103. № 3, P. 251–262. DOI: 10.1134/S0013873823030016
- Loh Y. M., Su M. P., Ellis D. A. and Andrés M. The auditory efferent system in mosquitoes. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. 2023. V. 11-1123738.11. P. 1–15. DOI: 10.3389/fcell.2023.1123738
- McIver S. B. Sensilla mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Med. Entomol.* 1982. V. 19. № 5. P. 489–535. DOI: 10.1093/jmedent/19.5.489
- Manley G. A., Yates G. A., Köppl C. Auditory peripheral resonance: evidence for a simple resonance phenomenon in the lizard *Tiliqua*. *Hear. Res.* 1988. V. 33. P. 181–190. DOI: 10.1016/0378-5955(88)90031-7
- Matsuo E., Kamikouchi A. Neuronal encoding of sound, gravity, and wind in the fruit fly. *J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.* 2013. V. 199. P. 253–262. DOI: 10.1007/s00359-013-0806-x
- Menda G., Nitzany E. I., Shamble P. S., Wells A., Harrington L. C., Miles R. N., Hoy R. R. The long and short of hearing in the mosquito *Aedes aegypti*. *Current Biology*. 2019. V. 29. № 4. P. 709–714. DOI: 10.1016/j.cub.2019.01.026
- Nadrowski B., Martin P., Jülicher F. Active hair-bundle motility harnesses noise to operate near an optimum of mechanosensitivity. *PNAS*. 2004. V. 101. № 33. P. 12195–12200. DOI: 10.1073/pnas.0403020101
- Nadrowski B., Albert J. T., Göpfert M. C. Transducer-based force generation explains active process in *Drosophila* hearing. *Current Biology*. 2008. V. 18. P. 1365–1372. DOI: 10.1016/j.cub.2008.07.095
- Nadrowski B., Göpfert M. C. Level-dependent auditory tuning: transducer-based active processes in hearing and best-frequency shifts. *Communicative and Integrative Biology*. 2009. B. 2. Ausgabe 1. S. 7–10. DOI: 10.4161/CIB.2.1.7299
- Ogawa K., Sato H. Relationship between male acoustic response and female wingbeat frequency in a chironomid midge, *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae). *Medical Entomology and Zoology*. 1993. V. 44. № 4. P. 355–360. DOI: 10.7601/mez.44.355
- Pennetier C., Warren B., Dabiré K. R., Russell I. J., Gibson G. “Singing on the wing” as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae*. *Current Biology*. 2010. V. 20. P. 131–136. DOI: 10.1016/j.cub.2009.11.040
- Risler H., Schmidt K. Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aedes aegypti* L. *Z. Naturforschung*. 1967. B. 22b. S. 759–762.
- Robert D., Göpfert M. C. Novel schemes for hearing and orientation in insects. *Current Opinion in Neurobiology*. 2002. V. 12. P. 715–720. DOI: 10.1016/s0959-4388(02)00378-1
- Roeder K. D., Treat A. E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J. Experimental Zoology*. 1957. V.134. P.127–158. DOI: 10.1002/jez.1401340107
- Römer F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flughöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. *Rev. Suisse Zool.* 1970. Bd. 77. S. 603–616.
- Roth L. M. A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *The American Midland Naturalist*. 1948. V. 40. P. 265–352.
- Shimozawa T., Kanou M. The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cereal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Comp. Physiol.* 1984. V. 155, № 4. P. 495–505. DOI: 10.1007/BF00611914
- Shingyoji C., Higuchi H., Yoshimura M., Katayama E., Yanagida T. Dynein arms are oscillating force generators. *Nature*. 1998. V. 393. № 6686. P. 711–714. DOI: 10.1038/31520.
- Simões P. M.V., Robert A. Ingham R. A., Gibson G., Russell I. J. A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes. *J. Experimental Biol.* 2016. V. 219. P. 2039–2047. DOI: 10.1242/jeb.135293
- Sotavalta O. The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects. *Acta Entomol. Fenn.* 1947. V. 4. P. 1–117.
- Su M.P., Andrés M., Boyd-Gibbins N., Somers J., Albert J. T. Sex and species specific hearing mechanisms in mosquito flagellar ears. *Nature Communications*. 2018. V. 9. P. 3911. DOI: 10.1038/s41467-018-06388-7
- Tischner H. Über den Gehörsinn von Stechmücken. *Acustica Suisse*. 1953. Bd. 3. S. 335–343.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae). *Zool. Anz.* 1955. Bd. 18 (Suppl.). S. 453–460.
- Vorontsov D. D., Lapshin D. N. Effect of octopamine on the frequency tuning of the auditory system in *Culex pipiens pipiens* mosquito (Diptera, Culicidae). *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2024. V. 54. №. 2. 10 p. DOI: 10.1007/s11055-024-01600-2
- Warren B., Gibson G., Russell I. J. Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion. *Current Biology*. 2009. V. 9. P. 485–491. DOI: 10.1016/j.cub.2009.01.059
- Warren B., Lukashkin A. N., Russell I. J. The dynein–tubulin motor powers active oscillations and amplification in the hearing organ of the mosquito. *Proceedings of the Royal Society B*. 2010. V. 277. P. 1761–1769. DOI: 10.1098/rspb.2009.2355
- Wishart G., van Sickle G. R., Riordan D. F. Orientation of the males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) to sound. *Canadian Entomologist*. 1962. V. 94. P. 613–626. DOI: 10.4039/Ent94613-6
- Xu Y.Y.J., Loh Y. M.M., Tai-Ting L., Ohashi T. S., Su M.P., Kamikouchi A. Serotonin modulation in the male *Aedes aegypti* ear influences hearing. *Frontiers in Physiology*. 2022. V. 13-931567. DOI: 10.3389/fphys.2022.931567
- Yack J. E. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technology*. 2004. V. 63. № 6. P. 315–227. DOI: 10.1002/jemt.20051

- Yorozu S., Wong A., Fischer B. J., Dankert H., Kernan M. J., Kamikouchi A., Ito K., Anderson D. J. Distinct sensory representations of wind and near-field sound in the *Drosophila* brain. *Nature*. 2009. V. 458. P. 201–205. DOI: 10.1038/nature07843
- Ziemer T., Wetjen F., Herbst A. The antenna base plays a crucial role in mosquito courtship behavior. *Frontiers in Tropical Diseases*. 2022. V. 3. P. 803611. DOI: 10.3389/fitd.2022.803611

AUDITORY SYSTEM OF BLOOD-SUCKING MOSQUITOES (DIPTERA, CULICIDAE)

D. N. Lapshin

Institute for information transmission problems (Kharkevich Institute)

127051, Moscow, Bolshoy Karetny per., 19, build. 1, Russia

E-mail: lapshin@iitp.ru

This review comprehensively explores the morphology of the mosquito auditory organs – antennae and Johnston’s organs. Spatial and frequency characteristics of auditory sensory neurons within Johnston’s organs are discussed, as well as the mechanisms of mechanotransduction in these neurons. The review presents findings from studies investigating the aspects of mosquito perception of acoustic signals when their auditory system is subjected to vibrations generated by flapping wings. Additionally, the review discusses the significance of acoustic communication in the reproductive behavior of mosquitoes.

Keywords: Culicidae, Aedes, Culex, mosquito, frequency tuning, acoustic stimulation, directional diagram, hearing mechanisms, mating behavior, acoustic detection of hosts

REFERENCES

- Vasil’eva O.L., Korzikov V. A., Gabaraeva E. A., Rogulenko A. V., Vinnikova O. N., Ovsjannikova L. V. Obzor fauny krovososushchikh komarov (Culicidae) Kaluzhskoy oblasti – risk perenoschikov vzbuditeley zabolevaniy cheloveka [The review of mosquito fauna (Diptera, Culicidae) as possible vectors of dangerous diseases of humans]. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnyye bolezni*. 2019. V. 3. P. 3–9. DOI: 10.33092/0025-8326mp2019.3.3-9 (In Russian).
- Vorontsov D. D., Lapshin D. N. Vliyanie oktopamina na chastotnyuyu nastroyku slukhovoy sistemy komarov *Culex pipiens pipiens* (Diptera, Culicidae) [Effect of octopamine on the frequency tuning of the auditory system in *Culex pipiens pipiens* mosquito (Diptera, Culicidae)]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2023. V. 37(3). P. 244–257. DOI: 10.31857/S0235009223030071 (In Russian).
- Kazhan V. G., Moshkov, P. A., Samokhin, V. F. Prirodnyy fon pri provedenii akusticheskikh ispytaniy samoletov na aerodrome bazy maloy aviatsii. Nauka i obrazovaniye. [Ambient background noise under acoustic tests of aircrafts at the local aerodrome]. *Nauka i obrazovanie. MGTU im. N.E. Baumana. Elektron. zhurn.* [Science and Education of the Bauman MSTU]. 2015. V. 7. P. 146–170. DOI: 10.7463/0715.0782827 (In Russian).
- Lapshin D. N. Chastotnyye kharakteristiki slukhovyykh interneuronov samtsov komarov *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae). [Frequency threshold curves of auditory interneurons of male mosquitoes *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae)]. *Doklady Akademii Nauk.* [Doklady Biological Sciences]. 2011. V. 439(2). P. 279–281. (In Russian).
- Lapshin D. N. Bioakustika komarov: funktsionirovaniye slukhovoy sistemy samtsov *Culex pipiens pipiens* L. v usloviyakh imitatsii poleta [Mosquito bioacoustics: auditory processing in males of *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) during flight simulation]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2012a. V. 91(1). P. 36–57. (In Russian).
- Lapshin D. N. Slukhovaya sistema samok krovososushchikh komarov (Diptera, Culicidae): akusticheskoye vospriyatiye v usloviyakh imitatsii poleta [Auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during the flight simulation]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2012b. V. 91(3). P. 465–484. (In Russian).
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Nizkochastotnyye zvuki otpugivayut samtsov komarov *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae) [Low-frequency sounds repel male mosquitoes *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae)]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2018. V. 97(2). P. 194–202. (In Russian).
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Funktsii slukhovoy sistemy samok krovososushchikh komarov (Diptera, Culicidae) [Functions of the auditory system of female mosquitoes (Diptera, Culicidae)]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2023. V. 102(3). P. 205–221. (In Russian).
- Lependin D. F. *Akustika* [Acoustics]. Moscow. Vysshaya shkola Publ., 1978. 448 p. (In Russian).
- Tamarina N. A., Zhantiev R. D., Fyodorova M. V. Chastotnyye kharakteristiki zvukovykh poletov i dzhonstonovykh organov simpatricheskikh komarov roda *Aedes* (Culicidae). [Frequency characteristics of flight sounds and Johnston’s organs of sympatric mosquitoes of the

- genus *Aedes* (Culicidae)]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1980. V. 14. P. 398–402. (In Russian).
- Fyodorova M. V., Lopatina Yu.V., Khutoreckaya N. V., Lazorenko V. V., Platonov A. E. Izucheniye fauny krovososushchikh komarov (Diptera, Culicidae) Volgograda v svyazi so vspyshkoy likhoradki Zapadnogo Nila v Volgogradskoy oblasti v 1999 g. [The study of mosquito fauna (Diptera, Culicidae) in Volgograd city in light of the outbreak of West Nile fever in Volgograd region, 1999]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2004. V. 38 (3). P. 209–218. (In Russian).
- Fedorova M. V., Ryabova T. E., Shaposhnikova L. I., Lopatina Yu. V., Sebentsova A. N., Yunicheva Yu.V. Invazivnyye vidy komarov na territorii g. Sochi: mesto razvitiya preimaginal'nykh stadiy i metody ucheta [Invasive mosquito species on the territory of Sochi: larval development places and counting methods]. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnyye bolezni* [Medical parasitology and parasitic diseases]. 2017. V. 4. P. 9–15. (In Russian).
- Fedorova M. V., Shvets O. G., Yunicheva Yu.V., Medyanik I. M., Ryabova T. E., Otstavnova A. D. Sovremennaya granitsa rasprostraneniya invazivnykh komarov *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) i *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) na yuge Krasnodarskogo kraya Rossii [Dissemination of invasive mosquito species, *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) and *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) in the south of Krasnodar region, Russia]. *Problemy osobo opasnykh infektsiy* [Problems of Particularly Dangerous Infections]. 2018. T. 2. P. 101–105. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-101-105 (In Russian).
- Kharkevich A. A. *Osnovy radiotekhniki*. Moscow. Svyaz'izdat Publ., 1962. 350 p. (In Russian).
- Andrés M., Seifert M., Spalthoff C., Warren B., Weiss L., Giraldo D., Winkler M., Pauls S., Go M. Göpfert M. C. Auditory efferent system modulates mosquito hearing. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.cub.2016.05.077
- Aldersley A., Champneys A. R., Homer M., Robert D. Quantitative analysis of harmonic convergence in mosquito auditory interactions. *J. Royal Society Interface*. 2016. V. 13. № 117. P. 20151007. DOI: 10.1098/rsif.2015.1007
- Arthur B. J., Wyttenbach R. A., Harrington L. C., Hoy R. R. Neural responses to one- and two-tone stimuli in the hearing organ of the dengue vector mosquito. *J. Experimental Biology*. 2010. V. 213. P. 1376–1385. DOI: 10.1242/jeb.033357
- Bartlett-Healy K., Crans W., Gaugler R. Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2008. V. 101. P. 95–103. DOI: 10.1603/0013-8746(2008)101[95:PTAVIC]2.0.CO;2
- Bartholomew G. A., Heinrich B. A field study of flight temperatures in moths in relation to body weight and wing loading. *J. Experimental Biology*. 1973. V. 58. P. 123–135. DOI: 10.1242/jeb.58.1.123
- Belton P. Trapping mosquitoes with sound. *Proceedings California Mosquito Control Association*. 1967. V. 35. P. 98.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes. *Experimental Analysis of Insect Behaviour*. Ed. Browne L. B. Berlin/Heidelberg, Germany, New York, NY, USA. Springer, 1974. P. 139–148.
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1975a. V. 4. P. 549–566. DOI: 10.1016/0020-7322(75)90031-8
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of scolopidia in Johnston's organ of female *Aedes aegypti* compared with that of the male. *J. Insect Physiol.* 1975b. V. 21. P. 1129–1139. DOI:10.1016/0022-1910(75)90126-2
- Borkent A., Grimaldi D. A. The Earliest Fossil Mosquito (Diptera: Culicidae), in mid-cretaceous burmese amber. *Annals of the Entomological Society of America*. 2004. V. 97. № 5. P. 882–888. DOI:10.1603/0013-8746(2004)097[0882:TEFMDC]2.0.CO;2.
- Borkent A., Belton P. Attraction of female *Uranotaenia lowii* (Diptera: Culicidae) to frog calls in Costa Rica. *The Canadian Entomologist*. 2006. V. 138. P. 91–94. DOI: 10.4039/n04-113.
- Cator L. J., Arthur B. J., Harrington L. C., Hoy R. R. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito. *Science*. 2009. V. 323. P. 1077–1079. DOI: 10.1126/science.1166541
- Charlwood J. D., Jones M. D.R. Mating behaviour in the mosquito, *Anopheles gambiae* s.l. Close range and contact behaviour. *Physiological Entomology*. 2008. V. 4. № 2. P. 111–120. DOI: 10.1111/j.1365-3032.1979.tb00185.x
- Clements A. N. The biology of mosquitoes Vol. 2 *Sensory Reception and Behaviour*. New York. CABI Publishing, 1999. 758 p.
- Clemens J., Ozeri-Engelhard N., Murthy M. Fast intensity adaptation enhances the encoding of sound in *Drosophila*. *Nat. Commun.* 2018. V. 9. 134. DOI: 10.1038/s41467-017-02453-9.
- Feugère L., Roux O., Gibson G. Behavioural analysis of swarming mosquitoes reveals high hearing sensitivity in *Anopheles coluzzii*. *J. Experimental Biology*. 2022. V. 225. № 5. jeb243535. DOI: 10.1242/jeb.243535
- Finetti L., Paluzzi J. P., Orchard I., Lange A. B. Octopamine and tyramine signalling in *Aedes aegypti*: Molecular characterization and insight into potential physiological roles. *PLoS one*. 2023. V. 18. № 2. e0281917. DOI: 10.1371/journal.pone.0281917
- Fitch J. L., Holbrook A. Modal vocal fundamental frequency of young adults. *Archives of Otolaryngology*. 1970. V. 92. P. 379–382. DOI: 10.1001/archotol.1970.04310040067012
- Georgiades M., Alampounti C. A., Somers J., Su M., Ellis D., Bagi J., Ntabaliba W., Moore S., Albert J.T., Andrés M. A novel beta-adrenergic like octopamine receptor modulates the audition of malaria mosquitoes and serves as insecticide. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.08.02.502538v1> (accessed 08.02.2022) (preprint). DOI: 10.1101/2022.08.02.502538
- Gibson G., Russell I. Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes. *Current Biology*. 2006. V. 16. P. 1311–1316. DOI: 10.1016/j.cub.2006.05.053

- Gibson G., Warren B., Russell I. Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology*. 2010. V. 11. P. 527–540. DOI: 10.1007/s10162-010-0243-2
- Gokhale A., Wirschell M., Sale W. S. Regulation of dynein-driven microtubule sliding by the axonemal protein kinase CK1 in *Chlamydomonas* flagella. *J. Cell Biol.* 2009. V. 186. № 6. P. 817–824. DOI: 10.1083/jcb.200906168
- Göpfert M. C., Robert D. Nanometre-range acoustic sensitivity in male and female mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2000. V. 267. P. 453–457. DOI: 10.1098/rspb.2000.1021
- Göpfert M. C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2001. V. 268. P. 333–339. DOI: 10.1098/rspb.2000.1376
- Göpfert M. C., Robert D. Motion generation by *Drosophila* mechanosensory neurons. *PNAS*. 2003. V. 100. № 9. P. 5514–5519. DOI: 10.1073/pnas.0737564100
- Göpfert M. C., Briegel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti*. *J. Experimental Biology*. 1999. V. 202. P. 2727–2738. DOI: 10.1242/jeb.202.20.2727
- Göpfert M. C., Humphris A. D.L., Albert J. T., Robert D., Hendrich O. Power gain exhibited by motile mechanosensory neurons in *Drosophila* ears. *PNAS*. 2005. V. 102. № 2. P. 325–330. DOI: 10.1073/pnas.0405741102
- Hart M., Belton P., Kuhn R. The Risler Manuscript. *European Mosquito Bulletin*. 2011. V. 29. P. 103–111.
- Ignell R., Dekker T., Ghaninia M., Hansson B. S. Neuronal architecture of the mosquito deutocerebrum. *J. Comparative Neurology*. 2005. V. 493. P. 207–240. DOI: 10.1002/cne.20800
- Jackson J. C., Robert D. Nonlinear auditory mechanism enhances female sounds for male mosquitoes. *PNAS*. 2006. V. 103. № 45. P. 16734–16739. DOI: 10.1073/pnas.0606319103
- Johnston C. Auditory apparatus of the *Culex* mosquito. *quart. J. Microscop. Sci.* 1855. V. 3. P. 97–102. DOI: 10.1242/jcs.s1-3.10.97
- Kamikouchi A., Inagaki H. K., Effertz T., Hendrich O., Fiala A., Göpfert M. C., Ito K. The neural basis of *Drosophila* gravity sensing and hearing. *Nature*. 2009. V. 458, P. 165–171. DOI: 10.1038/nature07810
- Kamimura S., Kamiya R. High-frequency nanometre-scale vibration in 'quiescent' flagellar axonemes. *Nature*. 1989. V. 340. P. 476–478. DOI: 10.1038/340476a0
- Kernan M., Zuker C. Genetic approaches to mechanosensory transduction. *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. V. 5. № 4. P. 443–448. DOI: 10.1016/0959-4388(95)80003-4
- Köppl C., Manley G. A. Spontaneous otoacoustic emissions in the bobtail lizard. I. General characteristics. *Hear. Res.* 1993. V. 71. P. 157–169. DOI: 10.1016/0378-5955(93)90031-u
- Lapshin D. N. Mosquito bioacoustics: auditory processing in males of *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) during flight simulation. *Entomological Review*. 2012. V. 92. № 6. P. 605–621. DOI: 10.1134/S0013873812060024
- Lapshin D. N. Auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during the flight simulation. *Entomological Review*. 2013. V. 93. № 2. P. 135–149. DOI: 10.1134/S0013873813020012
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Insect Physiol.* 2013. V. 59. № 8. P. 828–839. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.05.010
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency organization of the Johnston organ in male mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Experimental Biology*. 2017. V. 220. P. 3927–3938. DOI: 10.1242/jeb.152017
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Low-frequency sounds repel male mosquitoes *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2018. V. 98. № 3. P. 266–271. DOI: 10.1134/S0013873818030028
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Directional and frequency characteristics of auditory neurons in *Culex* male mosquitoes. *J. Experimental Biology*. 2019. V. 222. jeb.208785. DOI: 10.1242/jeb.208785
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of swarming male mosquitoes (*Aedes communis*, Culicidae) and its neural mechanisms. *J. Insect Physiology*. 2021. V. 132. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2021.104233
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Mapping the auditory space of *Culex pipiens* female mosquitoes in 3D. *Insects*. 2023a. V. 14. № 743. P. 1–23. DOI: 10.3390/insects14090743
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Functions of the auditory system of female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2023b. V. 103. № 3, P. 251–262. DOI: 10.1134/S0013873823030016
- Loh Y. M., Su M. P., Ellis D. A. and Andrés M. The auditory efferent system in mosquitoes. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. 2023. V. 11-1123738.11. P. 1–15. DOI: 10.3389/fcell.2023.1123738
- McIver S. B. Sensilla mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Med. Entomol.* 1982. V. 19. № 5. P. 489–535. DOI: 10.1093/jmedent/19.5.489
- Manley G. A., Yates G. A., Köppl C. Auditory peripheral resonance: evidence for a simple resonance phenomenon in the lizard *Tiliqua*. *Hear. Res.* 1988. V. 33. P. 181–190. DOI: 10.1016/0378-5955(88)90031-7
- Matsuo E., Kamikouchi A. Neuronal encoding of sound, gravity, and wind in the fruit fly. *J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.* 2013. V. 199. P. 253–262. DOI: 10.1007/s00359-013-0806-x
- Menda G., Nitzany E. I., Shamble P. S., Wells A., Harrington L. C., Miles R. N., Hoy R. R. The long and short of hearing in the mosquito *Aedes aegypti*. *Current Biology*. 2019. V. 29 № 4 P. 709–714. DOI: 10.1016/j.cub.2019.01.026
- Nadrowski B., Martin P., Jülicher F. Active hair-bundle motility harnesses noise to operate near an optimum of mechanosensitivity. *PNAS*. 2004. V. 101. № 33. P. 12195–12200. DOI: 10.1073/pnas.0403020101
- Nadrowski B., Albert J. T., Göpfert M. C. Transducer-based force generation explains active process in *Drosophila* hearing. *Current Biology*. 2008. V. 18. P. 1365–1372. DOI: 10.1016/j.cub.2008.07.095

- Nadrowski B., Göpfert M. C. Level-dependent auditory tuning: transducer-based active processes in hearing and best-frequency shifts. *Communicative and Integrative Biology*. 2009. B. 2. Ausgabe 1. S. 7–10. DOI: 10.4161/CIB.2.1.7299
- Ogawa K., Sato H. Relationship between male acoustic response and female wingbeat frequency in a chironomid midge, *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae). *Medical Entomology and Zoology*. 1993. V. 44. № 4. P. 355–360. DOI: 10.7601/mez.44.355
- Pennetier C., Warren B., Dabiré K. R., Russell I. J., Gibson G. “Singing on the wing” as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae*. *Current Biology*. 2010. V. 20. P. 131–136. DOI: 10.1016/j.cub.2009.11.040
- Risler H., Schmidt K. Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aedes aegypti* L. *Z. Naturforschung*. 1967. B. 22b. S. 759–762.
- Robert D., Göpfert M. C. Novel schemes for hearing and orientation in insects. *Current Opinion in Neurobiology*. 2002. V. 12. P. 715–720. DOI: 10.1016/s0959-4388(02)00378-1
- Roeder K. D., Treat A. E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J. Experimental Zoology*. 1957. V.134. P.127–158. DOI: 10.1002/jez.1401340107
- Römer F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flughöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. *Rev. Suisse Zool*. 1970. Bd. 77. S. 603–616.
- Roth L. M. A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *The American Midland Naturalist*. 1948. V. 40. P. 265–352.
- Shimozawa T., Kanou M. The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cereal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Comp. Physiol.* 1984. V. 155, № 4. P. 495–505. DOI: 10.1007/BF00611914
- Shingyoji C., Higuchi H., Yoshimura M., Katayama E., Yanagida T. Dynein arms are oscillating force generators. *Nature*. 1998. V. 393. № 6686. P. 711–714. DOI: 10.1038/31520.
- Simões P. M.V., Robert A. Ingham R. A., Gibson G., Russell I. J. A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes. *J. Experimental Biol.* 2016. V. 219. P. 2039–2047. DOI:10.1242/jeb.135293
- Sotavalta O. The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects. *Acta Entomol. Fenn.* 1947. V. 4. P. 1–117.
- Su M.P., Andrés M., Boyd-Gibbins N., Somers J., Albert J. T. Sex and species specific hearing mechanisms in mosquito flagellar ears. *Nature Communications*. 2018. V. 9. P. 3911. DOI: 10.1038/s41467-018-06388-7
- Tischner H. Über den Gehörsinn von Stechmücken. *Acustica Suisse*. 1953. Bd. 3. S. 335–343.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae). *Zool. Anz.* 1955. Bd. 18 (Suppl.). S. 453–460.
- Vorontsov D. D., Lapshin D. N. Effect of octopamine on the frequency tuning of the auditory system in *Culex pipiens pipiens* mosquito (Diptera, Culicidae). *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2024. V. 54. №. 2. 10 p. DOI 10.1007/s11055-024-01600-2
- Warren B., Gibson G., Russell I. J. Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion. *Current Biology*. 2009. V. 9. P. 485–491. DOI: 10.1016/j.cub.2009.01.059
- Warren B., Lukashkin A. N., Russell I. J. The dynein–tubulin motor powers active oscillations and amplification in the hearing organ of the mosquito. *Proceedings of the Royal Society B*. 2010. V. 277. P. 1761–1769. DOI: 10.1098/rspb.2009.2355
- Wishart G., van Sickle G. R., Riordan D. F. Orientation of the males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) to sound. *Canadian Entomologist*. 1962. V. 94. P. 613–626. DOI: 10.4039/Ent94613-6
- Xu Y.Y.J., Loh Y. M.M., Tai-Ting L., Ohashi T. S., Su M.P., Kamikouchi A. Serotonin modulation in the male *Aedes aegypti* ear influences hearing. *Frontiers in Physiology*. 2022. V. 13. P. 931567. DOI: 10.3389/fphys.2022.931567
- Yack J. E. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technology*. 2004. V. 63. № 6. P. 315–227. DOI: 10.1002/jemt.20051
- Yorozu S., Wong A., Fischer B. J., Dankert H., Kernan M. J., Kamikouchi A., Ito K., Anderson D. J. Distinct sensory representations of wind and near-field sound in the *Drosophila* brain. *Nature*. 2009. V. 458. P. 201–205. DOI: 10.1038/nature07843
- Ziemer T., Wetjen F., Herbst A. The antenna base plays a crucial role in mosquito courtship behavior. *Frontiers in Tropical Diseases*. 2022. V. 3. P. 803611. DOI: 10.3389/ftd.2022.803611