

**ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОВ ПОЛЕТА  
И ДЖОНСТОНОВЫХ ОРГАНОВ  
СИМПАТРИЧЕСКИХ КОМАРОВ РОДА Aedes (CULICIDAE)**

Н. А. Тамирина, Р. Д. Жантиев, М. В. Федорова

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Получены частотные характеристики звуков, возникающих при полете четырех симпатрических видов комаров рода *Aedes*. С помощью электрофизиологических методов установлено, что Джонстоновы органы самцов реагируют на звуки самок всех четырех видов. Обсуждается возможность опознавания самцами конспецифических самок по основной частоте их звука.

Звуки, возникающие при полете комаров, представляют собой периодические колебания, основная частота которых определяется частотой биения крыльев. Многочисленные наблюдения свидетельствуют о том, что самцы комаров привлекаются звуками летающих самок и близкими по частотным параметрам искусственными сигналами (Mayer, 1874; Roth, 1948; Wishart a. Riordan, 1959). Восприятие звука осуществляется Джонстоновыми органами (Mayer, 1874; Roth, 1948; Wishart a. o., 1962, и др.). В результате электрофизиологических экспериментов было установлено, что при раздражении рецепторов низкочастотными звуками во втором членике антенны возникает суммарный потенциал, амплитуда которого достигает максимума в диапазоне частот, близких к основной частоте звука полета самки (Tischner, 1953; 1955; Keppler, 1958a, 1958b; Belton, 1974).

Таким образом, как этологические, так и электрофизиологические данные позволяют считать, что самцы комаров могут распознавать и локализовать конспецифических самок по звуку полета. Однако эти выводы основаны на материалах, полученных при изучении немногих видов, не контактирующих в природе. Поэтому до сих пор остается неясным, насколько велики различия в частотных параметрах звуков у симпатрических видов комаров и обладают ли Джонстоновы органы избирательностью, достаточной для их различения.

Для решения этих вопросов мы провели акустический анализ звуков полета четырех симпатрических видов *Aedes* — *A. communis* G., *A. punctator* Mg., *A. diantaeus* H. D. K., *A. cinereus* Mg. — и получили частотно-пороговые характеристики Джонстоновых органов самцов *A. diantaeus* и *A. communis*.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

В опытах использовали комаров, отловленных в окрестностях Москвы. Звуки, возникавшие при свободном полете, записывали в лаборатории на магнитную ленту и анализировали с помощью частотомера С4-34. Неравномерность частотной характеристики электродинамического микрофона в диапазоне 0.06—2 кГц не превышала 4 дБ. Применявшаяся аппаратура позволяла анализировать звуки в динамическом диапазоне 45 дБ.

Для регистрации суммарной активности рецепторов Джонстонова органа в тело комара вводили 2 электрода (стальные иглы с диаметром кон-

чика 10 мкм). Один из них помещали в основание педицеллюма, другой — в брюшко. Биопотенциалы усиливали с помощью усилителя УБП1-02 и фотографировали с экрана осциллографа С1-16. Для раздражения рецепторов использовали тональные звуковые посылки длительностью до 300 мс (время нарастания амплитуды — 10 мс). Уровень звукового давления измеряли с помощью микрофона 4135 и микрофонного усилителя 2604 фирмы Brüel and Kjaer.

Опыты проводили в звукозаглушенной камере при влажности воздуха 60—70% и контролируемой температуре.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В первых работах, посвященных анализу звуков комаров, сообщалось о том, что эти насекомые, подобно птицам, издают разнообразные сигналы, в числе которых отмечались специальные призывные звуки («mating calls») (Kahn a. o., 1945; Offenhauser a. Kahn, 1949, и др.). Однако эти представления вызвали критические замечания других исследователей (Beach, 1945; Roth, 1948) и не были подтверждены в последующих работах (Wishart a. Riordan, 1959). В течение многодневных наблюдений и экспе-

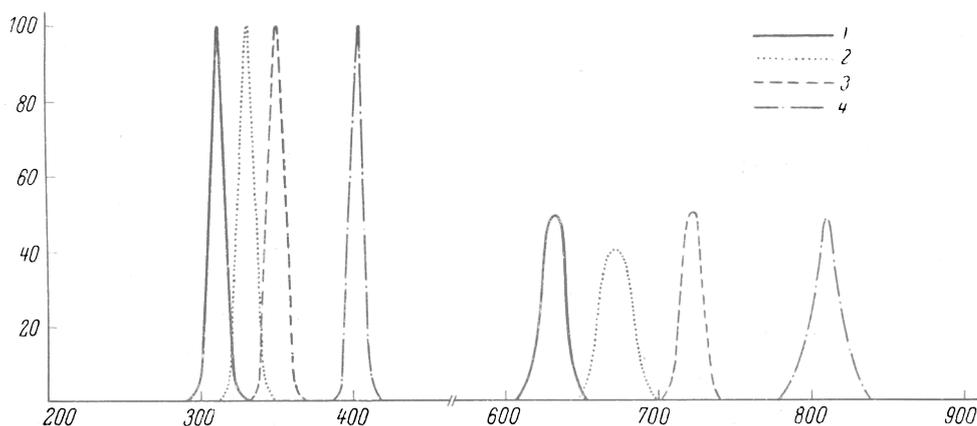


Рис. 1. Частотные спектры звуков полета самок четырех видов *Aedes* (представлена низкочастотная часть спектра).

1 — *A. punctator*, 2 — *A. diaantaeus*, 3 — *A. communis*, 4 — *A. cinereus*. По оси абсцисс — частота звука (в Гц), по оси ординат — амплитуда (в %).

риментов нам также не удалось зарегистрировать у комаров никаких сигналов, кроме звуков полета.

Звуки, возникающие при равномерном полете одиночных комаров, представляют собой периодические колебания, дающие гармонические линейчатые спектры с высокоамплитудным пиком в области основной частоты и 3—4, реже 5—6, быстро убывающих по амплитуде гармоник. Уровень звукового давления на расстоянии 1—1.5 см от насекомого составляет в среднем 65 дБ (относительно  $0.00002 \text{ Н/м}^2$ ).

Так как Джонстоновы органы самцов не реагируют на звуки, превышающие 500 Гц (см. далее), мы сосредоточили внимание на анализе низкочастотной части спектра, включавшей основную частоту и 2-ю гармонику (рис. 1, см. таблицу).

При  $24^\circ$  средние значения основных частот у самок лежат в диапазоне 308—404 Гц (ширина полосы 96 Гц), а у самцов — в пределах 503—566 Гц (ширина полосы 63 Гц). Таким образом, у особей разного пола эти спектральные компоненты не перекрываются. У конспецифических самцов и самок изученных видов различия между ними колеблются от 162 до 208 Гц.

Спектры звуков самок не перекрываются (по уровню 0.3), но интервалы между их основными частотами не превышают 100 Гц (20—96 Гц). У самцов частотные различия выражены в меньшей степени: их спектры пере-

Частотные характеристики звуков полета четырех видов *Aedes*

Вид	Температура (в °C)	Основная частота, (F <sub>1</sub> ), Гц M±m		2-я гармоника (2 F <sub>1</sub> ), Гц M±m	
		самцы	самки	самцы	самки
<i>A. communis</i>	24	555±14	350±8	1110±24	720±24
<i>A. punctor</i>	24	503±17	308±10	1024±29	633±25
<i>A. diaantaeus</i>	24	538±20	330±13	1080±27	673±24
	28		380±22		810±36
	32		412±22		823±35
<i>A. cinereus</i>	24	566	404±19	1150	810±44

крываются, а интервалы между основными частотами колеблются от 11 до 63 Гц.

Звуки самок *A. diaantaeus* были зарегистрированы при трех температурных значениях (рис. 2, см. таблицу). Изменение температуры от 24 до 32° вызывало повышение основной частоты на 80 Гц, т. е. в среднем по 10 Гц на 1°.

В результате регистрации суммарной активности Джонстоновых органов самцов *A. diaantaeus* и *A. communis* были получены частотно-порого-

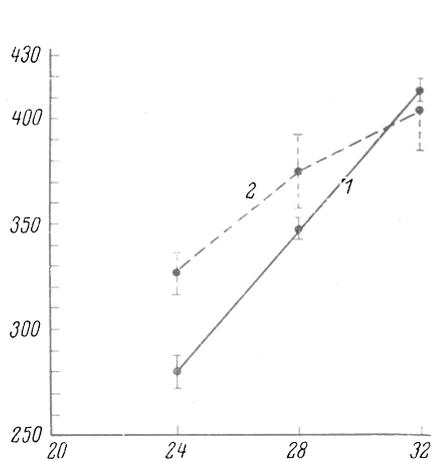


Рис. 2. Зависимость оптимальных частот Джонстоновых органов самцов и основной частоты звука полета самок *A. diaantaeus* от температуры.

1 — оптимальная частота рецепторов самца, 2 — основная частота звука полета самки. Вертикальные черточки — ошибки средних. По оси абсцисс — температура (в °C), по оси ординат — частота звука (в Гц).

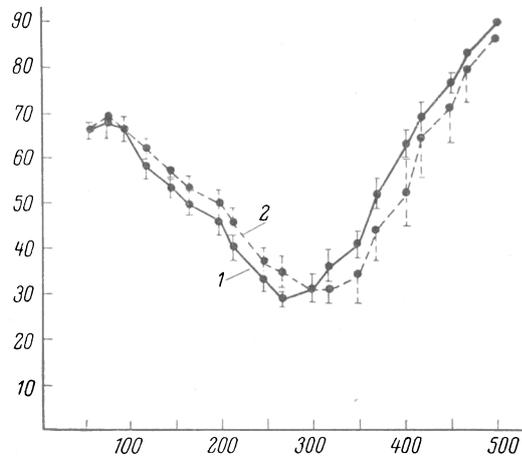


Рис. 3. Частотно-пороговые характеристики Джонстоновых органов самцов *A. diaantaeus* (1) и *A. communis* (2) при температуре 24° C. По оси абсцисс — частота звука (в Гц), по оси ординат — интенсивность звука (в дБ).

вые характеристики, представленные на рис. 3 (температура 24°). При уровне звукового давления 70 дБ рецепторы отвечают на звуки в диапазоне 80—450 Гц. Понижение интенсивности стимула приводит к постепенному сокращению области воспринимаемых частот; так, у *A. diaantaeus* на уровне 40 дБ она включает частоты от 210 до 350 Гц. Минимальные пороги реакции (27—30 дБ) лежат у *A. diaantaeus* в области 270—300 Гц, у *A. communis* — 300—320 Гц. В целом частотно-пороговая кривая последнего вида смещена в сторону высоких частот. На звуки, превышающие по частоте 500 Гц, Джонстоновы органы не реагируют.

Изменение температуры оказывает существенное влияние на частотные характеристики Джонстоновых органов. У самцов *A. diaantaeus* повышение температуры от 24 до 32° приводило к сдвигу частотно-пороговой кривой

в сторону высоких частот (рис. 2). При этом оптимальная частота повышалась с 280 до 420 Гц, т. е. на 140 Гц, но минимальные пороги реакции сохранялись на прежнем уровне.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наблюдения, проводившиеся нами в естественных условиях, показали, что, несмотря на присутствие в зоне роения *A. diantaeus* самок трех других видов *Aedes*, самцы копулируют только с конспецифическими самками. Если для их опознания используются звуки полета, то самцы должны обладать способностью различать звуковые колебания, возникающие при перемещении конспецифических и гетероспецифических самок. Согласно общепринятому мнению, для этих целей должны использоваться преимущественно частотные параметры таких звуков.

Результаты проведенного нами частотного анализа свидетельствуют о том, что основные частоты звуков самок лежат в сравнительно узкой полосе (308—404 Гц), а различия между их средними значениями (при 24°) у *A. diantaeus* и других видов колеблются от 22 до 74 Гц.

Между тем электрофизиологические эксперименты показали, что Джонстоновы органы самцов *A. diantaeus* и *A. communis* реагируют на звуки в относительно широкой полосе частот — от 80 до 500 Гц. В этот диапазон не попадают звуки самих самцов и гармоники (начиная со 2-й) самок, но в него входят основные частоты самок всех четырех видов.

На основании этого можно сделать одно из двух предположений: либо допустить существование в слуховой системе комаров механизмов, обеспечивающих различение звуков по частоте с точностью до нескольких десятков Гц, либо признать, что самцы не могут различать звуки симпатрических самок по этому признаку. Проводившиеся нами этологические эксперименты, результаты которых будут опубликованы позднее, свидетельствуют в пользу второго из этих предположений.

Сравнение частотных характеристик Джонстоновых органов самцов со спектрами звуков конспецифических самок показало, что между основной частотой и оптимальной частотой рецепторов имеются различия, которые уменьшаются с ростом температуры. При температуре 24° у *A. diantaeus* они достигают 50 Гц, при 28° — 30 Гц, а при 32° практически исчезают.

Эти различия можно объяснить тем, что в электрофизиологических опытах самцы были неподвижны, а звуки регистрировали у свободно летающих самок. Как известно, во время полета температура тела у насекомых на несколько градусов превышает температуру окружающей среды, причем эти различия уменьшаются при повышении температуры (Sotavalta, 1947; Esch, 1976, и др.). Следовательно, есть основания предполагать, что в естественных условиях у летающих комаров Джонстоновы органы самцов всегда «настроены» на основную частоту звука конспецифических самок.

### Литература

- Beach F. A. 1945. Angry mosquitoes. — Science, 101 : 610—611.  
Belton P. 1974. An analysis of direction finding in male mosquitoes. — In: Experimental analysis of insect behaviour. Spr. Verl. Berlin—Heidelberg — N. Y. : 139—148.  
Esch H. 1976. Body temperature and flight performance of honey bees in a servomechanically controlled wind tunnel. — J. comp. physiol., A109 : 265—277.  
Kahn M. C., Celestin W., Offenhauser W. 1945. Recording of sounds, produced by certain disease-carrying mosquitoes. — Science, 101 : 335—336.  
Keppler E. 1958a. Über das Richtungshören von Stechmücken. — Z. Naturf., 13b : 280—284.  
Keppler E. 1958b. Zum Hören von Stechmücken. — Z. Naturf., 13b : 285—286.  
Mayer A. M. 1874. Experiments on the supposed auditory apparatus of the mosquito. Amer. Nat., 8 : 577—592.  
Offenhauser W., Kahn M. C. 1949. The sounds of disease-carrying mosquitoes. — J. Acoust. Soc. Amer., 21 : 259—263.

- R o t h L. M. 1948. A study of mosquito behaviour. An experimental laboratory study of sexual behaviour of *Aedes aegypti*. — Amer. Midl. Nat., 40 : 265—352.
- S o t a v a l t a O. 1947. The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects. — Acta ent. Fenn., 4—5 : 5—117.
- T i s c h n e r H. 1953. Über den Gehörsinn von Stechmücken. — Acustica, 3 : 335—343.
- T i s c h n e r H. 1955. Gehörorgan und Fluggeräusch bei Stechmücken. — Umschau in Wissenschaft und Technik, 55 : 368—370.
- W i s h a r t G., R i o r d a n D. F. 1959. Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aegypti*. — Can. Ent., 91 : 181—191.
- W i s h a r t G., v a n S i c k l e C. R., R i o r d a n D. F. 1962. Orientation of males *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) to sound. — Can. Ent., 94 : 613—626.

---

FREQUENCY CHARACTERISTICS OF FLIGHT SOUNDS  
AND JOHNSTON'S ORGANS OF SYMPATRIC MOSQUITOES  
OF THE GENUS *Aedes* (CULICIDAE)

N. A. Tamarina, R. D. Zhantiev, M. V. Foedorova

S U M M A R Y

Investigation of sounds arising during the flight of four sympatric species of mosquitoes of the genus *Aedes* has shown that at 24°C the main frequencies of females are in the ranges of 308 to 404 Hz and those of males from 503 to 566 Hz (Fig. 1, Tab.). In the first instance interspecies differences vary from 20 to 96 Hz, in the second — from 11 to 63 Hz. It has been established by means of electrophysiological methods that Johnston's organs of males of *A. diaantaeus* and *A. communis* at 24°C respond to sounds of 80 to 500 Hz (minimum thresholds of reaction are from 27 to 30 dB) (Fig. 3.). Small differences between main frequencies of sounds of females and optimal frequencies of auditory organs of males depend on the temperature (Fig. 2) and can be accounted for by the body temperature of flying females increasing that of males. Johnston's organs of males respond to sounds of females of all four species.

---