УДК 576.895.771:591.185.5

ИССЛЕДОВАНИЕ РЕАКЦИЙ РОЯЩИХСЯ ХИРОНОМИД *CLADOTANYTARSUS* SP. (CHIRONOMIDAE, DIPTERA) НА АКУСТИЧЕСКИЕ СТИМУЛЫ

М.Б. Адаев[1], *В.Д. Гринченко*[2], *Г.А. Груздев*[3], *Д.Н. Лапшин*[4]

Исследованы реакции мелких роящихся комаров *Cladotanytarsus* sp. (Chironomidae, Diptera) на тональные акустические стимулы в диапазоне частот 100–600 Гц. Стимуляция с частотой 260–320 Гц вызывала массовое движение насекомых в сторону источника звука (положительный фонотаксис), однако при частотах 140–200 Гц знак фонотаксиса менялся на противоположный. Минимальные пороги поведенческих реакций (в среднем 45 дБ УЗД) зарегистрированы в диапазоне 280–320 Гц. Частотную обусловленность реакций хирономид можно объяснить способностью этих насекомых к спектральному анализу акустических сигналов.

Ключевые слова: Chironomidae, Cladotanytarsus, комар, акустическая коммуникация, частотная настройка.

Поведение самцов многих видов насекомых характеризуется специфической формой активности – роением, которое представляет собой стереотипный полет скопления особей в ограниченном пространстве (Федорова, Сербенюк, 1999; Федорова, Азовский, 2005). Механизмы образования роев наиболее хорошо изучены в подотряде Nematocera у представителей семейств Chironomidae (звонцы) и Culicidae (кровососущие комары). Репродуктивно активные самки привлекаются в рой видоспецифическими маркерами. Самцы обнаруживают самок в пространстве по звуку их полета и после восприятия характерного сигнала устремляются к источнику акустических волн (Roth, 1948; Wishart, Riordan, 1959; Charlwood, Jones, 1980). Спаривание происходит в воздухе и продолжается несколько секунд, после чего самка покидает зону роения, а самец возвращается в рой. Таким образом, роение у насекомых имеет ключевую репродуктивную функцию.

Роль зрения в процессе сближения самца и самки в рое пока еще четко не определена, однако в процессе консолидации роя зрительный канал является, вероятно, основным. (Attanasi et al., 2014).

Изучение воздействия акустических стимулов на поведение комаров берет начало от наблюдений известного американского конструктора Х. Максима. Он заметил, что комары скапливаются около источников низкочастотных звуков (силовых трансформаторов) (по: Р. Бертону, 1972). Дальнейшие исследования поведения этих насекомых подтвердили открытие Х. Максима и существенно расширили представления о роли акустического канала связи в репродуктивном поведении насекомых (Тамарина и др., 1980; Лапшин, 2010; Roth, 1948; Tischner, Schief, 1955; Belton, 1974, 1989; Cator et al., 2009, 2011).

Приемниками акустических волн у комаров являются опушенные антенны. Вибрация антенн, возникающая при действии звуковых колебаний, передается к джонстоновым органам, расположенным в основаниях антенн. Джонстоновы органы содержат многочисленные механочувствительные рецепторы (Жантиев, Федорова, 1999; Boo, Richards, 1975), которые преобразуют колебания антенн в электрические потенциалы. Эти потенциалы распространяются по аксонам антеннального нерва до зон первичной обработки акустической информации.

Обобщенная частотная характеристика слуховой системы комаров представляет собой результат совместного влияния механического резонанса антенн, настройки слуховых рецепторов (Лапшин, 2013; Göpfert et al., 1999; Lapshin, Vorontsov, 2013) и, возможно, специфических активных механизмов, которые способствуют увеличению чувствительности слуховых рецеп-

[1] Адаев Максим Борисович – студент биологического факультета МГУ (maks100@yandex.ru); [2] Гринченко Варвара Дмитриевна – студентка биологического факультета МГУ (minolia@yandex.ru); [3] Груздев Глеб Андреевич – студент Биологического факультета МГУ (medicaster-gleb@mail.ru); [4] Лапшин Дмитрий Николаевич – вед. науч. сотр. Института проблем передачи информации РАН, докт. биол. наук (lapshin@iitp.ru).

торов к слабым сигналам (Göpfert, Robert, 2001; Avitabile et al., 2010).

Реакции самцов комаров на синтезированные акустические стимулы, по тем или иным параметрам близкие к звукам полета самок, неоднократно исследовали многие авторы (Апасов и др., 1986; Römer, 1970; Ogawa, Sato, 1993; Hirabayashi, Nakamoto, 2001). В качестве учетного параметра, как правило, принималось число особей, прилетевших к акустическом излучателю во время стимуляции.

В настоящей работе в качестве объектов исследования выбраны хирономиды *Cladotanytarsus* Kieffer sp. – очень мелкие насекомые с общей длиной тела около 1,5 мм. Эта величина на порядок меньше среднего размера представителей модельного вида *Chironomus plumosus* L., при изучении которых была получена бóльшая часть информации о механизмах и роли акустического канала связи в биологии хирономид. Из физических закономерностей следует (Лепендин, 1978), что при уменьшении линейных размеров насекомых пропорционально падает их эффективность в качестве источника акустических волн (самок) и, соответственно, как приемников аналогичных звуков (самцов). В этой связи возник вопрос, сохраняется ли типичное для комаров акустическое поведение у столь мелких насекомых? Предлагаемая работа посвящена решению этого вопроса.

Материал и методы

Работа выполнена при изучении роев самцов мелких Chironomidae (*Cladotanytarsus* sp., группа видов *mancus* и *pallidus*), которые регулярно формировались в вечернее время на территории Звенигородской биостанции МГУ (55° 41′ 59″ с.ш., 36° 44′ 05″ в.д.). Всего проведено шесть однотипных опытов.

Акустическую стимуляцию насекомых в рое осуществляли с помощью малогабаритного активного излучателя, разработанного в лаборатории на базе динамической головки «MJ420» («Mistery», Китай). Источником сигналов для излучателя служил плеер «iRiver S100» (Южная Корея). Глубина регулировки уровня выходного сигнала плеера составляла 45 дБ с шагом 1 дБ.

Насекомых стимулировали с расстояния порядка 1,5 м тональными посылками длительностью 1,5 с с плавными фронтами нарастания и спада (по 100 мс) и варьируемой частотой заполнения в диапазоне 100–600 Гц. Минимальный интервал разбиения всего частотного диапазона (20 Гц) был выбран как компромиссный, позволявший провести полный цикл измерений за время одного вечернего роения. В такой цикл также входили повторные промеры порогов для контроля стабильности реакций роящихся насекомых в процессе измерений.

Управляющие сигналы для стимуляции были синтезированы в ходе подготовки к экспериментам с помощью программы Sound Forge 10 Pro («Sony», Япония).

Изменения в поведении роящихся *Cladotanytarsus* sp. в ответ на действие стимулов визуально регистрировали с двух взаимно перпендикулярных направлений. В качестве основных признаков реакций насекомых в рое были приняты два: стереотипность изменений в поведении насекомых при последовательном предъявлении трех однотипных тональных посылок и массовость таких изменений. Минимальный уровень стимуляции, при котором оба наблюдателя одновременно фиксировали поведенческие ответы насекомых на звук, определяли как порог реакций на конкретной частоте заполнения стимулов. В качестве контроля использовали данные видеорегистрации активности насекомых в рое. Видеокамеру «Panasonic NV-G5500» (Япония) располагали относительно роя таким образом, чтобы насекомые, подсвеченные заходящим солнцем, контрастно выделялись на фоне более темного леса или жилых строений (рис. 1). Плотность насекомых в рое и число особей, единовременно участвовавших в реакции на стимул, оценивали путем подсчета их числа на контрольных площадках в полях последовательных видеокадров с последующим пересчетом общего числа особей по всей площади активной зоны.

Эксперименты проводили в вечернее время (19:20–20:20). Контроль освещенности, темпера-

Рис. 1. Фотография роя *Cladotanytarsus* sp. на фоне деревьев. Яркие точки – отдельные насекомые, составлявшие рой.

туры, влажности воздуха и уровня шума во время проведения экспериментов осуществляли многофункциональным измерителем «DT-8820» («CEM», Китай).

Температура воздуха во время экспериментов составляла 19–15 °С, освещенность в ходе опыта снижалась в среднем от 2000 до 800 лк, влажность варьировала в пределах 43–67%.

Одновременно с измерением поведенческих порогов фиксировали параметры шумов (в первую очередь, антропогенного происхождения) с помощью цифрового регистратора со встроенными микрофонами «ZOOM H2» («Zoom Corp.», Китай). Во время пролета самолетов, близкого движения автотранспорта и порывов ветра эксперименты временно прекращали до наступления субъективной тишины. Уровень шума на открытом пространстве в норме составлял 32–36 дБ УЗД (уровень звукового давления, измеренный относительно $2 \cdot 10^{-5}$ Па).

При построении частотно-пороговых характеристик исходные данные корректировали с учетом калибровочных поправок, характеризующих частотную неравномерность излучателя. Соответствующая калибровка была проведена на открытом пространстве с помощью измерителя акустического давления «B&K 2235» в комплекте с микрофоном «B&K 4176» («Brüel & Kjær», Дания). Измерительный микрофон при этом был установлен на расстоянии 1,5 м от излучателя.

Помимо регистрации поведенческих ответов роящихся хирономид на звуковую стимуляцию проводили также измерения частоты взмахов крыльев самцов, отловленных в роях. Насекомых помещали в банку и записывали звуки их полета (шесть опытов, «ZOOM H2»). Затем строили спектры полученных записей и определяли среднюю частоту взмахов крыльями по значению первой спектральной гармоники (программа Sound Forge 10 Pro).

Результаты

Наблюдения за поведением Cladotanytarsus* sp. *в естественных условиях. Рои *Cladotanytarsus* sp. формировались на открытом пространстве, преимущественно в местах, освещенных вечерним солнцем. За счет отражений солнечных лучей от поверхности крыльев скопления этих насекомых контрастно выделялись на фоне более темной растительности (рис. 1). Число особей в отдельном рое варьировало от нескольких десятков до нескольких тысяч. Под воздействием порывов ветра рои распадались, но через некоторое время собирались вновь. Восстановление роя после очередного распада могло происходить на расстоянии нескольких метров по горизонтали от места прежней локализации и без четкой привязки к каким-либо ориентирам. Из-за изменчивости положения роя на местности в экспериментах было использовано оборудование, которое можно было оперативно перемещать к очередному месту скопления насекомых.

По данным измерений спектра звука полета самцов *Cladotanytarsus* sp. частота биений крыльев этих насекомых варьировала в пределах 600–680 Гц (при 18 °С). Отловить в роях конспецифических самок для проведения аналогичных измерений не удалось.

По аналогии со спецификой акустического поведения комаров Culicidae и более крупных видов Chironomidae дальнейшие исследования реакций роев на звук были проведены с использованием акустических стимулов с частотой заполнения ниже частоты крыловых взмахов самцов, т.е. 100–600 Гц.

***Реакции Cladotanytarsus* sp. *на акустическую стимуляцию*.** Во всех шести опытах в диапазоне частот стимуляции 260–320 Гц насекомые демонстрировали выраженный положительный фонотаксис: на фоне действия тональной посылки наблюдалось массовое движение в сторону акустического излучателя. При уровнях стимуляции, превышавших пороговое значение на 7 дБ или более, в целенаправленном движении к источнику стимулов единовременно участвовали несколько сотен особей.

Ответы хирономид на стимулы с частотой заполнения около 160 Гц (140–200 Гц) во всех опытах носили негативный характер (отрицательный фонотаксис), однако в зависимости от степени превышения стимулом порогового значения реакции насекомых различались. Стимуляция с околопороговой амплитудой вызывала расширение роя и разлет насекомых к его периферии; при более высокой амплитуде (+12 дБ от порога и более) происходило смещение роя в пространстве за счет однонаправленного движения массы особей, или даже распад роя.

Направление вектора смещения роя при действии высокоамплитудных стимулов в частотном диапазоне 140–200 Гц зависело от ориентации диаграммы направленности акустического излучателя относительно положения вечернего солнца над горизонтом. При направлении диаграммы излучателя на рой перпендикулярно направлению солнечных лучей большинство насе-

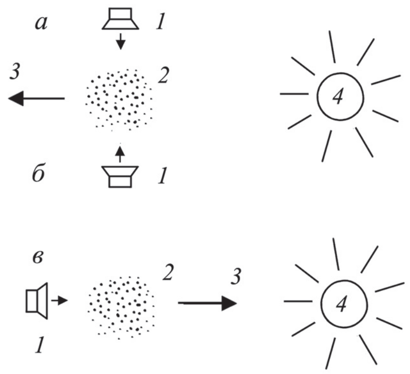

Рис. 2. Зависимость направления движения роя от ориентации акустического излучателя и положения солнца над горизонтом (диапазон частот стимуляции 140–200 Гц). Варианты стимуляции: *а* и *б* – распространение акустических волн в направлении, перпендикулярном лучам солнца; *в* – стимуляция, направленная на солнце. Условные обозначения: *1* – акустический излучатель, *2* – рой, *3* – направление движения роя на фоне стимуляции, *4* – солнце

комых в рое на фоне стимуляции начинали двигаться в направлении от солнца (рис. 2, *а*, *б*). В то же время ближайшие к излучателю экземпляры двигались в основном от излучателя. Если рой находился на линии излучатель – солнце, то насекомые из этого роя на фоне действия акустического стимула начинали двигаться в сторону от излучателя (рис. 2, *в*). В процессе тестирования роев в частотной области выраженных отрицательных реакций нам не удалось добиться изменения знака фонотаксиса путем варьирования амплитуды стимулов.

При акустической стимуляции с частотой заполнения 200–260 Гц наблюдался эффект «замирания», выраженный в существенном снижении скорости горизонтального полета большинства роящихся особей, т.е. насекомые как бы приостанавливались в воздухе на время действия тональной посылки.

В одном из опытов шум пролетавшего турбореактивного самолета явился непреднамеренным стимулом. На фоне действия акустической помехи (порядка нескольких минут) нижняя кромка роя, на котором до этого проводили наблюдения, опустилась непосредственно к уровню травяного покрова. Одновременно можно было наблюдать эффект замедления линейной скорости движения насекомых в рое. Такая картина роения не менялась на протяжении всего времени действия шума авиационных двигателей. При последующем анализе акустических записей, включавших этот эпизод, были определены интенсивность и спектр авиационного шума: максимальная амплитуда 70 дБ УЗД при частоте первой спектральной гармоники 220 Гц. Три высшие гармоники в спектре шума занимали частотную полосу шириной 900 Гц.

Как было выяснено в последующих экспериментах, стимулы с частотой заполнения 360 Гц также вызывали у хирономид *Cladotanytarsus* sp. реакции замедления линейной скорости полета. Вероятно, такое замедление является характерной поведенческой реакцией роящихся насекомых при неопределенном типе фонотаксиса.

Частотно-пороговые графики (аудиограммы) были построены по всем типам реакций независимо от знака фонотаксиса, включая реакции, выраженные в замедлении полета. В целом пороги реакций, зарегистрированные в разных опытах, имели близкие значения на соответствующих частотах. Минимальные пороги наблюдались в области проявления положительного фонотаксиса, выраженного в движении насекомых к источнику акустического сигнала. В таких ситуациях из-за сокращения расстояния от излучателя до реагировавших насекомых мог возрастать субъективный уровень громкости стимула. Однако основная часть работы с роем заключалась в измерении порогов реакций, т.е. фиксации таких параметров стимулов, при которых вызванные изменения в характере полета насекомых становились заметными, но еще не приводили к существенной пространственной деформации роя.

На рис. 3 приведен частотно-пороговый график, построенный по результатам усреднения данных шести опытов. Можно предположить, что полученная зависимость отражает в первую

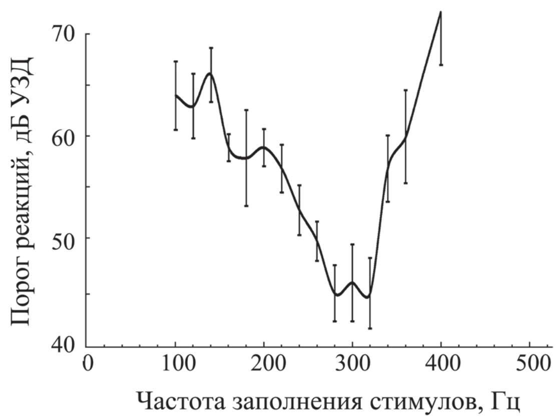

Рис. 3. Усредненная частотно-пороговая характеристика *Cladotanytarsus* sp. При частоте заполнения стимулов выше 400 Гц ответные реакции насекомых не наблюдались. Указаны величины стандартных отклонений (N = 6).

очередь свойства слуховой системы исследованного вида хирономид.

Обсуждение

Согласно современным представлениям, для акустического поведения комаров характерны две формы реакций: положительный фонотаксис, выраженность которого снижается при отклонении частоты стимула от основного порогового минимума в сторону бо́льших или меньших значений (Römer, 1970; Апасов и др., 1986), и взаимная подстройка индивидуальных частот взмахов крыльями в пропорции 3:2 на конечных этапах сближения самца и самки (Cator et al., 2009). Из-за трудностей акустической регистрации звуков от отдельных особей в рое исследования взаимных перестроек комаров реализованы пока только в лаборатории и в условиях закрепленного полета.

В наших опытах самцы *Cladotanytarsus* sp. в пределах исследованного диапазона демонстрировали альтернативные формы реакций: положительный фонотаксис при одних частотах стимуляции (260–320 Гц) и отрицательный фонотаксис – при других (140–200 Гц). У самцов комаров до настоящего времени был известен только один тип фонотаксиса – положительный. В процессе исследования привлекательности акустических стимулов большинство исследователей либо регистрировали число особей, подлетевших к акустическому излучателю в период стимуляции (Апасов и др., 1986), либо проводили подсчет комаров, попавших в ловушку, расположенную рядом с излучателем (Ogawa, Sato, 1993; Hirabayashi, Nakamoto, 2001). Эти методы позволяли оценить степень аттрактантности тех или иных стимулов, но с их помощью нельзя было определить их репеллентность.

В нашей работе наблюдатели визуально и с помощью видеозаписи фиксировали все вызванные стимуляцией вариации в характере полета роящихся насекомых при условии массовости особей, затронутых такими изменениями. Менее формализованный подход позволил выделить четыре формы поведенческих реакций самцов *Cladotanytarsus* sp. на звук: положительный и отрицательный фонотаксис, согласованное смещение роящихся насекомых в пространстве и замедление их полета. В этой связи при интерпретации данных следует учитывать, что условие наблюдаемой однотипности реакций большого числа особей в рое неизбежно приводит к завышению оценки поведенческих порогов.

В процессе акустического тестирования роев нам не удалось добиться перехода от отрицательного фонотаксиса к положительному путем варьирования только амплитуды стимулов. Это обстоятельство указывает на способность хирономид различать сигналы по спектральному составу. Физиологические предпосылки возможности такого анализа ранее обнаружены у представителей Chironomidae и Culicidae. В экспериментах со стимуляцией подопытных насекомых акустическими сигналами в контуре положительной обратной связи было показано, что многочисленные рецепторы джонстоновых органов этих насекомых настроены на разные частоты (Лапшин, 2013; Lapshin, Vorontsov, 2013). В этой связи естественно предположить, что сигналы с разным спектральным составом помимо положительного фонотаксиса могут вызывать у самцов комаров иные формы поведенческих ответов (например, по аналогии с изученным нами видом, реакции избегания).

Отрицательный фонотаксис *Cladotanytarsus* sp. предположительно является элементом их защитного поведения при нападении хищников. Выбор конкретного частотного диапазона реагирования определяется, скорее всего, не столько спектральным составом шума полета приближающегося крупного насекомого, сколько ограниченными возможностями антенного комплекса мелких насекомых воспринимать низкочастотные волны на фоне естественных шумов (рис. 4).

Наиболее простым маневром жертвы, снижающим вероятность ее гибели, является движение вбок от предполагаемой траектории полета хищника. Направление, с которого исходит опасность, можно определить, локализуя в пространстве источник низкочастотного шума, сопровождающего машущий полет крупного объекта. Массовый разлет хирономид от зоны

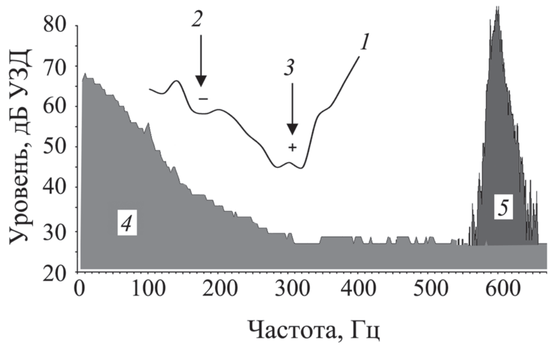

Рис. 4. Частотные соотношения между поведенческой аудиограммой (рис. 3), спектром атмосферных шумов и первой гармоникой звука полета самцов *Cladotanytarsus* sp.: *1* – усредненная частотно-пороговая кривая, *2* – область отрицательного фонотаксиса, *3* – область положительного фонотаксиса, *4* – спектр атмосферных шумов, *5* – спектр первой гармоники звука полета

наибольшей громкости внешне должен выглядеть как расширение части роя (раздувание роя звуком). Этот эффект действительно наблюдался в наших опытах.

В эффекте согласованного смещения хирономид в ответ на громкую акустическую стимуляцию (рис. 2) проявилась способность насекомых в рое двигаться с учетом одновременно двух ориентиров (солнце и источник акустического сигнала). Возможно, что стратегия выбора направления движения в условиях бокового подсвета солнечными лучами облегчает комарам стабилизацию роя как единого целого за счет визуальных связей между отдельными особями. В целом, в реакциях этих насекомых на акустические сигналы наблюдалось некоторое сходство со стайным поведением рыб при нападении хищников (Радаков, 1972). К этой же группе явлений можно отнести эффект снижения скорости роящихся *Cladotanytarsus* sp. на фоне акустической стимуляции: в условиях биологической неопределенности предъявляемых сигналов насекомые, тем не менее, находились в состоянии повышенной готовности к активному маневрированию.

Нельзя также исключить, что реакции избегания возникали у хирономид вследствие активации механизма репродуктивной изоляции с симпатрическими видами. Однако данные о спектральных параметрах звуков полета представителей других насекомых, роящихся одновременно с *Cladotanytarsus* sp., пока отсутствуют.

Таким образом, на основании результатов акустического тестирования *Cladotanytarsus* sp. можно сделать три основных вывода:

1) самцы *Cladotanytarsus* sp. способны воспринимать низкочастотные акустические сигналы; минимальные пороги реакций самцов на звук (в среднем 45 дБ УЗД) зарегистрированы в диапазоне частот 280–320 Гц;

2) при изменении частоты заполнения тональных стимулов от 140 до 320 Гц знак фонотаксиса у самцов меняется от отрицательного к положительному;

3) частотную обусловленность поведенческих реакций *Cladotanytarsus* sp. можно объяснить способностью этих насекомых к спектральному анализу акустических сигналов.

Авторы выражает благодарность канд. биол. наук Елене Лукашевич (Палеонтологический институт РАН) и доктору Виктору Баранову (Leibniz Institute for Freshwater Ecology and Inland Fisheries) за определение таксономической принадлежности объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Апасов С.Г., Жантиев Р.Д., Тамарина Н.А., Федорова М.В. Акустическая ориентация самцов *Aedes diantaeus* при спаривании // Паразитология. 1986. Т. 20. № 5. С. 351–355 [*Apasov S.G., Zhantiev R.D., Tamarina N.A., Fedorova M.V.* Akusticheskaya orientatsiya samtsov *Aedes diantaeus* pri sparivanii // Parasitologia. 1986. T. 20. N 5. S. 351–355.

Бертон Р. Чувства животных. М., 1972. 197 с. [*Berton R.* Chuvstva zhivotnykh. M., 1972. 197 s.].

Жантиев Р.Д., Федорова М.В. Ультраструктура джонстонова органа *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78. № 2. С. 287–295 [*Zhantiev R.D., Fedorova M.V.* Ultrastruktura Dzhonstonova organa *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Entomologicheskoe obozrenie. 1999. T. 78. N 2. S. 287–295].

Лапшин Д.Н. Восприятие акустических сигналов самцами комаров (Diptera, Chironomidae) в условиях имитации полета // Сенсорные системы. 2010. Т. 24. № 2. С. 141–150 [*Lapshin D.N.* Vospriyatie akusticheskikh signalov samtsami komarov (Diptera, Chironomidae) v usloviyakh imitatsii pol'eta // Sensornye sistemy. 2010. T. 24. N 2. S. 141–150].

Лапшин Д.Н. Частотные характеристики слуховых рецепторов комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) // Сенсорные системы. 2013. Т. 27. № 1. С. 35–46 [*Lapshin D.N.* Chastotnye kharakteristiki slukhovykh retseptorov komarov-zvontsov (Diptera, Chironomidae) // Sensornye sistemy. 2013. T. 27. № 1. S. 35–46].

Лепендин Д.Ф. Акустика. М., 1978. 448 с. [*Lependin D.F.* Akustika. M., 1978. 448 s.].

Радаков Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972. 174 с. [*Radakov D.V.* Stainost ryb kak ekologicheskoe yavlenie. M., 1972. 174 s.].

Тамарина Н.А., Жантиев Р.Д., Федорова М.В. Частотные характеристики звуков полета и Джонстоновых органов симпатрических комаров рода *Aedes* (Culicidae) // Паразитология. 1980. Т. 14. № 5. С. 398–402 [*Tamarina N.A., Zhantiev R.D., Fedorova M.V.* Chastotnye kharakteristiki zvukov poleta I Dzhonstonovykh organov simpatricheskikh komarov roda *Aedes* (Culicidae) // Parasitologia. 1980. T. 14. N 5. S. 398–402].

Федорова М.В., Азовский А.И. Репродуктивное поведение комаров (Diptera, Culicidae): динамика образования роев как пример самоорганизации // Вестн. Нижегородского университета. 2005. Сер. Биол. № 1. С. 206–212 [*Fedorova M.V., Azovskij A.I.* Reproduktivnoe povedenie komarov (Diptera, Culicidae): dinamika obrazovaniya roev kak primer samoorganizatsii // Vestn. Nizhegorodskogo universiteta. 2005. Ser. Biol. N 1. S. 206–212].

Федорова М.В., Сербенюк С.А. Анализ изменчивости поведения роения самцов *Aedes communis* (Diptera, Culicidae) // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 223–226 [*Fedorova M.V., Serbenyuk S.A.* Analis izmenchivosti povedeniya roeniya samtsov *Aedes communis* (Diptera, Culicidae) // Uspekhi sovremennoj biologii. 1999. T. 119. N 3. C. 223–226].

Attanasi A., Cavagna A., Del Castello L., Giardina I., Melillo S., Parisi L., Pohl O., Rossaro B., Shen E., Silvestri E., Viale M. Collective behaviour without collective order in wild swarms of midges // PLOS. 2014. arXiv:1307.5631. P. 1–15.

Avitabile D., Homer M., Champneys A.R., Jackson J.C., Robert D. Mathematical modelling of the active hearing process in mosquitoes // J. of The Royal Society Interface. 2010. Vol. 7. P. 105–122.

Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes / Analysis of insect behaviour (ed. L.B. Browne). Berlin, 1974. P. 139–148.

Belton P. The structure and probable function of the internal cuticular parts of Johnston's organ in mosquitoes (*Aedes aegypti*) // Canadian J. of Zoology. 1989. Vol. 67. P. 2625–2632.

Boo K.S., Richards A.G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) // Intern. J. of Insect Morphol. and Embryol. 1975. Vol. 4. P. 549–566.

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. Vol. 323. P. 1077–1079.

Cator L.J., Arthur B.J., Ponlawat A., Harrington L.C. Behavioral observations and sound recordings of free-flight mating swarms of *Ae. aegypti* in Thailand // J. of Med. Entomol. 2011. Vol. 48. N 4. P. 941–961.

Charlwood J.D., Jones M.D.R. Mating in the mosquito *Anopheles gambiae* s. l. II. Swarming behaviour // Physiological Entomology. 1980. Vol. 5. P. 315–320.

Göpfert M.C., Briegel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti* // Journal of Experimental Biology. 1999. Vol. 202. P. 2727–2738.

Göpfert M.C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes // Proceedings of the Royal Society. 2001. Vol. 268. P. 333–339.

Hirabayashi K., Nakamoto N. Field study on acoustic response of chironomid midges (Diptera: Chironomidae) around a hyper-Eutrophic lake in Japan // Annals of the Entomological Society of America. 2001. Vol. 94. N 1. P. 123–128.

Lapshin D.N., Vorontsov D.D. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae) // J. of Insect Physiol. 2013. Vol. 59. Is. 8. P. 828–839.

Ogawa K., Sato H. Relationship between male acoustic response and female wingbeat frequency in a chironomid midge, *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae) // Jap. J. of Sanitary Zool. 1993. Vol. 44. N 4. P. 355–360.

Römer F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. // Rev. Suisse de Zool. 1970. B. 77. S. 603–616.

Roth L.M. A study of mosquito behaviour. An experimental laboratory study of the sexual behaviour of *Aedes aegypti* Linnaeus // Amer. Midland Naturalist. 1948. Vol. 40. P. 265–352.

Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae) // Zoologischer Anzeiger. 1955. Bd 18 (Suppl.). P. 453–460.

Wishart G., Riordan D.F. Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aeg*ypti (L.) (Diptera: Culicidae) // Canadian Entomologist. 1959. Vol. 91. P. 181–191.

Поступила в редакцию / Received 14.10.2015
Принята к публикации / Accepted 11.09.2016

BEHAVIORAL RESPONSES OF SWARMING CHIRONOMIDS *CLADOTANYTARSUS* SP. (CHIRONOMIDAE, DIPTERA) TO ACOUSTIC STIMULATION

M.B. Adaev[1], V.D. Grinchenko[2], G.A. Gruzdev[3], D.N. Lapshin[4]

The responses of small swarming midges *Cladotanytarsus sp.* (Chironomidae, Diptera) to acoustic stimulation were investigated in natural conditions. Behavioural phonotactic thresholds were established as a function of carrier frequency in the range 100–600 Hz. Sounds of 260–320 Hz caused the shift of the swarm to the source of stimulation (positive phonotaxis) while at 140–200 Hz the sign of phonotaxis was negative. Minimal thresholds (45 dB SPL on average) were recorded at 280–320 Hz. Frequency selectivity of chironomid behavioral responses can be explained by the ability to analyse the spectrum of sounds.

Key words: Chironomidae, *Cladotanytarsus*, midges, intraspecific communication, frequency tuning.

[1] Adaev Maxim Borisovich, Faculty of Biology, Moscow State University (maks100@yandex.ru); [2] Grinchenko Varvara Dmitrievna, Faculty of Biology, Moscow State University (minolia@yandex.ru); [3] Gruzdev Gleb Andreevich, Faculty of Biology, Moscow State University (medicaster-gleb@mail.ru); [4] Lapshin Dmitry Nikolaevich, Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences (lapshin@iitp.ru).