14

Система микроманипулирования сенсиллами насекомых на основе сплава $Ti_{50}Ni_{25}Cu_{25}$ с эффектом памяти формы

© С.В. фон Гратовски,¹ М.И. Жуковская,² А.М. Луничкин,² А.В. Шеляков,³ Н.Н. Ситников,⁴ В.В. Коледов,^{1,5} К.А. Бородако,^{1,3} С.Ф. Петренко⁵

125009 Москва, Россия

194223 Санкт-Петербург, Россия

115409 Москва, Россия

125438 Москва, Россия

354340 Сочи, Россия

e-mail: svetlana.gratowski@yandex.ru

Поступило в Редакцию 4 марта 2023 г.

В окончательной редакции 16 мая 2023 г.

Принято к публикации 25 мая 2023 г.

Для противодействия насекомым-вредителям необходимы фундаментальные знания об их физиологии и поведенческих реакциях. Однако ввиду малого размера насекомых вообще, и их сенсорных образований (сенсилл) в частности, изучение физиологии сенсорных систем насекомых до последнего времени было ограничено недостаточной точностью и избирательностью экспериментального механического воздействия. Для ликвидации данного пробела в изучении насекомых предложена физическая технология, основанная на микромеханическом устройстве — микропинцете на основе слоистого структурного композита из сплава $Ti_{50}Ni_{25}Cu_{25}$ с эффектом памяти формы (ЭПФ), совмещенном с системой температурного контроля и трехкоординатным пьезоэлектрическим микропозиционером. Микропинцет с ЭПФ селективно захватывает мельчайшие сенсиллы изучаемых насекомых, давая возможность их прецизионной механической стимуляции с одновременной регистрацией физиологических ответов, генерируемых сенсиллами, методами отведения импульсов в нервных центрах насекомого.

Ключевые слова: сплавы с эффектом памяти формы, микропинцет с ЭПФ, сенсиллы насекомых, отведение импульсов в нервных центрах насекомого.

DOI: 10.21883/JTF.2023.08.55987.37-23

Введение

Насекомые благодаря своему обилию и разнообразию играют крайне важную роль в агроценозах (местах, на которых ведется сельское хозяйство). Вредные насекомые наносят огромный урон как посевам, так и запасам продовольствия на складах. С другой стороны, химические средства борьбы с ними имеют множество негативных эффектов — убивают насекомыхопылителей и энтомофагов. Следовательно, огромное значение имеет поиск принципиально новых подходов к проблеме контроля поведения насекомых. В этой связи решающее значение имеет экспериментальное изучение нервной деятельности насекомых и, в частности, их сенсорной системы. Сенсорный аппарат и набор воспринимаемых насекомыми аттрактивных, репеллентных и аверсивных механических и химических стимулов достаточно видоспецифичен. Поэтому экспериментальное изучение работы сенсорных органов различных насекомых совершенно необходимо, чтобы оценить, а затем и провести моделирование и протестировать в

лаборатории и полевых условиях наиболее эффективные стимулы и их комбинации в принципе, позволяющие влиять на поведение насекомых.

Насекомые — неистощимый источник микроминиатюрных технических решений, созданных за миллионы лет биологической эволюции. Сенсорная физиология насекомых — быстро развивающаяся область науки. Принципы работы их миниатюрных рецепторных структур используются при конструировании материалов с необычными свойствами, микромеханических устройств и сенсоров [1,2]. В ходе эволюции необходимость в ориентации в пространстве, избегании опасностей, поиске пищи и половых партнеров привела к возникновению разнообразных сенсорных структур, большая часть которых построена по сходному принципу и имеет общее происхождение.

Сенсиллы насекомых — производные полого кутикулярного волоска с сенсорными клетками внутри, настроены на восприятие в основном механических и химических стимулов. Видоизмененные механорецепторные

 $^{^{1}\,\}mathrm{Институт}$ радиотехники и электроники им. В.А. Котельникова, РАН

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

³ Национальный исследовательский ядерный университет "МИФИ",

⁴ Государственный научный центр РФ "Исследовательский центр им. М.В.Келдыша,,

⁵ Научно-технологический университет "Сириус",

сенсиллы могут воспринимать инфракрасное излучение, изменение влажности [3,4], а также служить проприоцепторами, сигнализируя о взаимном расположении частей тела [5,6]. Эволюционно базовый, и встречающийся у большинства современных насекомых тип сенсилл — трихоидные (волосковые) сенсиллы — это полые хитиновые трубки с диаметром от долей микрона до десятков микрон. Длина сенсилл варьируется от $8\,\mu\text{m}$ у таких разных по размерам насекомых как Megaphragma mymaripenne с длиной тела всего $235\,\mu\text{m}$ [7] и американского таракана Periplaneta americana, длиной до $5\,\text{cm}$ [8], до $2200\,\mu\text{m}$ у пещерного сверчка Phaeophilacris bredoides, длина тела которого около $2\,\text{cm}$ [9].

Сенсорные нейроны внутри сенсилл отвечают на адекватную стимуляцию увеличением частоты спайков (электрических импульсов), которые можно зарегистрировать внеклеточно с помощью микроэлектрода, при этом небольшое число сенсорных нейронов в сенсилле позволяет различить спайки от каждой клетки по их величине и форме [10]. Наибольшее число сенсилл у сверчков и родственных им насекомых находятся на двух парах сенсорных органов — антеннах, расположенных на голове, и церках — парных придатках брюшка, однако часть сенсилл находится на конечностях, крыльях и поверхности тела. Детальное изучение поведенческих ответов непоющих и лишенных тимпанальных (слуховых) органов сверчков Ph. bredoides свидетельствует о способности этих насекомых воспринимать звуки. Низкочастотные звуки вызывают колебания нитевидных сенсилл, которые максимальны при совпадении резонансной частоты собственных колебаний волоска и действующего на него звука и соответственно вызывают наибольший поведенческий ответ [11].

Морфологические особенности механосенсорных и хемомеханосенсорных (вкусовых) сенсилл свидетельствуют о неравнозначности разных направлений отклонения волоска, однако прямые экспериментальные исследования в этой области ограничиваются грубостью используемых инструментов, таких как поток воздуха [12]. Основание сенсиллы соединяется с основной кутикулой антенны мягкой и упругой сочленовной мембраной, в составе которой много белка-резилина, обеспечивающего ее особые свойства [2]. Сложное по морфологии устройство сочленения ветрочувствительных сенсилл играет существенную роль в движениях участка, с которым контактирует рецепторная клетка [13].

Механочувствительные волоски сенсилл разной длины имеют резонансные частоты колебаний от 0.01 до 1 kHz [14,15]. Моделирование колебаний волосков под действием потоков воздуха с использованием уравнения Эйлера—Бернулли выявило дополнительные резонансные частоты колебаний, причем следующая, после основной, частота примерно в 6 раз больше, а амплитуда колебаний на порядок меньше [16]. Поведенческие ответы сверчков на звук подтверждают появление дополнительного пика чувствительности церкального органа на

частотах, примерно в 6 раз больше основной с амплитудой на порядок меньшей. В нашем случае ответы на звуки $3-6\,\mathrm{kHz}$ дают те же сенсиллы, которые чувствительны к звуку $0.5-1\,\mathrm{kHz}$ меньшей интенсивности [9].

Ответы механорецепторного нейрона в контактной хемомеханосенсорной сенсилле показаны [17], но практически не исследуются, поскольку, с одной стороны, наибольший интерес вызывают ответы хемосенсорных клеток, а с другой — широко используемая методика отведений — tip recording — не позволяет выделить быстроадаптируемые ответы механосенсорного нейрона из-за артефактов при контакте отводящего электрода с сенсиллой, а также менять позицию волоска сенсиллы с точно регулируемыми параметрами — отклонением и его скоростью.

Стимуляция потоками воздуха и акустическими колебаниями затрудняет электрофизиологические отведения, создавая артефакты. Стимуляция механорецептора контактной хемомеханосенсорной сенсиллы в работе Марион—Полла [17] выполнялась посредством движения отводящего электрода, что не позволило оценить зависимость стимул-реакция и получить воспроизводимые данные импульсной активности механосенсорного нейрона. Несмотря на значительные успехи, сенсорная физиология насекомых нуждается в применении новых методов и инструментов для качественного прогресса в понимании механизмов механорецепции, особенно на уровне перирецепторных событий, а именно первичной трансформации энергии стимула в рецепторный потенциал сенсорной клетки.

Современная нанотехнология располагает уникальными методами, которые позволяют манипулировать, т.е. отбирать, захватывать, перемещать в трехмерном пространстве индивидуальные микро- и нанообъекты, такие, как нанотрубки, нанопроволоки и др. [18-21]. Ранее предпринимались попытки манипулирования сенсиллами насекомых при помощи нанопозиционеров и нанопинцетов с эффектом памяти формы (ЭПФ) в вакуумной камере сканирующего ионного микроскопа [22]. На рис. 1 представлены микрофотографии, полученные в сканирующем ионном микроскопе, отражающие процесс захвата и манипулирования сенсиллами комара Culex pipiens при помощи композитного нанопинцета с ЭПФ, закрепленном на микроманипуляторе Omniprobe. В этих экспериментах управление нанопинцетом, его сжатием — раскрытием, производится локальным нагревом нанопинцета при помощи излучения полупроводникового инжекционного лазера, встроенного в ионный микроскоп FEI Strata 201 FIB. Отрезание конца сенсиллы (рис. 1, b) производится ионным лучом ионного микроскопа в его вакуумной камере. Однако экспериментальная работа по исследованию сенсорного механизма насекомых in vivo требует комплексного решения проблемы наблюдения всего сенсорного органа насекомого, например, церки, в естественных условиях, выбора и контролируемого механического возбуждения одной из множества индивидуальных сенсилл, а также отведения

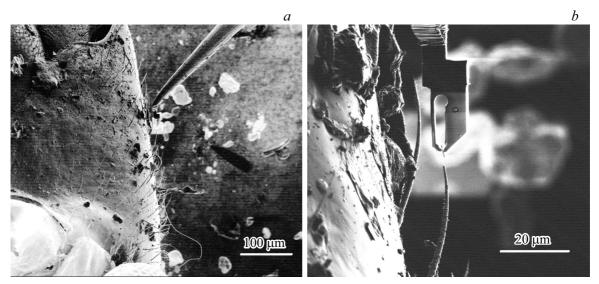


Рис. 1. a — отбор индивидуальной сенсиллы комара C. pipiens при помощи нанопинцета с ЭПФ, закрепленного на вольфрамовой микроигле, которая позиционируется наноманипулятором Omniprobe в вакуумной камере ионного микроскопа FEI Strata 201 FIB (мерная линейка $100\,\mu\text{m}$). b — захват и отрезание фрагмента сенсиллы C. pipiens ионным лучом микроскопа FEI Strata 201 FIB (мерная линейка $20\,\mu\text{m}$).

с помощью микроэлектродов и регистрации нервных импульсов, вызванных этим возбуждением.

Целью настоящей работы является разработка методики изучения нервного отклика индивидуальных механочувствительных сенсилл насекомого. Эта методика отличается точностью и селективностью за счет применения микромеханических устройств: микропинцета из композита на основе сплава квазибинарной системы TiNi-TiCu с $Э\Pi\Phi$, совмещенного с трехмерным нанопозиционером на основе пьезомоторов.

Методика эксперимента

В качестве объекта исследования были выбраны взрослые самцы пещерного сверчка Ph. bredoides, внешний вид которого показан на рис. 2. По данным сканирующей электронной микроскопии церки покрыты большим числом сенсорных структур, сенсилл, которые можно разделить на четыре типа: булавовидные, щетинковидные, нитевидные (рис. 3, a) и кампаниформные (рис. 3, b).

Булавовидные сенсиллы располагаются только у основания церки и участвуют в восприятии силы тяжести [23]. Кампаниформные сенсиллы, располагающиеся вблизи основания нитевидных сенсилл, предположительно расширяют динамический диапазон сигналов, вызывая качественно отличные поведенческие реакции на сильные стимулы [24].

Поскольку хемомеханорецепторные (вкусовые) сенсиллы характеризуются порой на верхушке, через которую химические вещества проникают к рецепторной клетке, изучение церкальных сенсилл проводили методом ионтофоретического окрашивания. Для этого конец



Рис. 2. Взрослый самец сверчка Phaeophilacris bredoides.

брюшка сверчка с церками помещали в кювету с 0.05% раствором хлорида кобальта, к раствору был подведен хлорсеребряный электрод. Второй такой же электрод контактировал с брюшком сверчка через микропипетку, заполненную физиологическим раствором. Через препарат пропускали постоянный ток 1 mA в течение 30 min. Затем церки отрезали, инкубировали в 2% растворе сульфида аммония в течение 12 h для преципитации кобальта, а затем просматривали под бинокулярным микроскопом Микромед МС1 и фотографировали изображения при помощи видеокамеры DCM-130E SCOPE.

Для изучения параметров механорецепторных ответов нитевидных и щетинковидных сенсилл была разработана и изготовлена специальная система микроманипули-

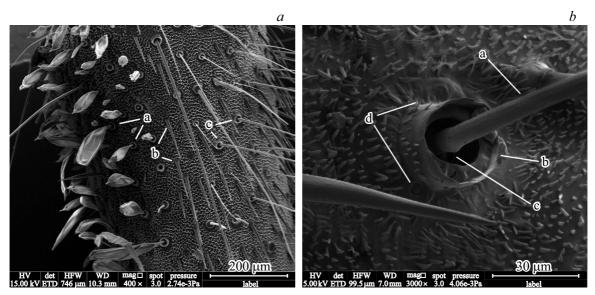


Рис. 3. СЭМ изборажение церки сверчка Ph. bredoides: a — общий вид поверхности церки, a — булавовидные сенсилы, b — щетинковидные сенсилы, c — нитевидные сенсилы; b — кампаниформные сенсиллы a основании нитевидной сенсиллы на церке a — волосок ветрочувствительной сенсиллы, a — кутикулярная чаша, a — сочлененная мембрана, a — кампаниформные сенсиллы.

рования, включающая микромеханический инструмент (микропинцет) с блоком (устройством) управления и трехкоординатный позиционер. Система позволяет захватывать индивидуальную сенсиллу и отклонять ее заданным образом.

2. Результаты и обсуждение

Предварительные морфологические исследования указывают на преобладание двух типов сенсилл (рис. 4): нитевидных, в основании которых находится кольцевид-



Рис. 4. Церка сверчка *Ph. bredoides* ионтофоретическое окрашивание хлоридом кобальта. I — окрашенные контактные хеморецепторные сенсиллы; 2 — неокрашенные механорецепторные нитевидные сенсиллы.

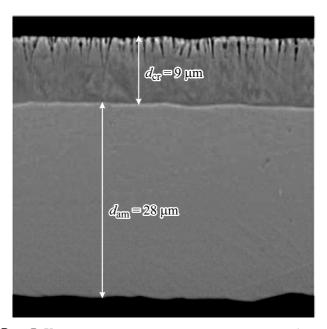


Рис. 5. Характерное электронно-микроскопическое изображение поперечного сечения аморфно-кристаллической ленты из сплава $Ti_{50}Ni_{25}Cu_{25}$.

ная кутикулярная чаша, и щетинковидных, с простым кутикулярным утолщением в базальной части. Щетинковидные сенсиллы оказались интенсивно окрашены, что свидетельствует о наличии поры, через которую поступает краситель. Функционально эти сенсиллы можно отнести к механо-хеморецепторным. Нитевидные сенсиллы остались неокрашенными, что подтверждает их чувствительность только к механическим стимулам.

В данном исследовании для разработки микропинцета был выбран сплав Ті50 Nі25 Си25, полученный методом быстрой закалки из расплава в виде тонкой ленты. Хорошо известно, что быстрозакаленные сплавы квазибинарной системы TiNi-TiCu с содержанием меди более 17 at.% обладают высокой склонностью к аморфизации и приобретают ярко выраженный ЭПФ после специальной термообработки [25]. Ранее было показано, что в этом сплаве при скоростях охлаждения расплава в диапазоне $10^5 - 10^6 \,\mathrm{K/s}$ образуется слоистый аморфнокристаллический структурный композит с резкой границей раздела [26]. В работе была изготовлена серия образцов быстрозакаленных композитных лент, в которых соотношение толщин аморфного и кристаллического слоев варьировалось за счет изменения скорости охлаждения расплава. Электронно-микроскопическое изображение характерного поперечного сечения аморфнокристаллической ленты представлено на рис. 5. Были получены образцы, которые имели толщины кристаллического $d_{\rm cr}$ и аморфного $d_{\rm am}$ слоев в диапазоне от 5.40 до $9.80\,\mu{\rm m}$ и от 35.01 до $24.09\,\mu{\rm m}$ соответственно.

Полученные образцы слоистых аморфно-кристаллических композитов после закалки проявляют обратимый ЭПФ (ОЭПФ) с изгибной деформацией. Реализация эффекта иллюстрируется рис. 6: в исходном состоянии при комнатной температуре (ниже температуры окончания мартенситного превращения M_f в кристаллическом слое) лента имеет форму, близкую к прямолинейной; после нагрева выше температуры окончания аустенитного превращения A_f образец принимает форму, близкую к кольцу, а при охлаждении до комнатной температуры возвращается в исходную прямолинейную форму. В работе [26] описана модель проявления ОЭПФ в слоистой аморфно-кристаллической структуре, согласно которой кристаллический слой оказывается растянутым после процесса закалки и при нагреве выше температуры

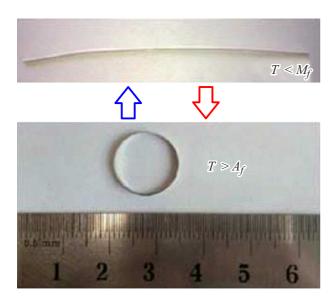


Рис. 6. Реализация ОЭПФ в аморфно-кристаллическом композите из быстрозакаленного сплава $Ti_{50}Ni_{25}Cu_{25}$.

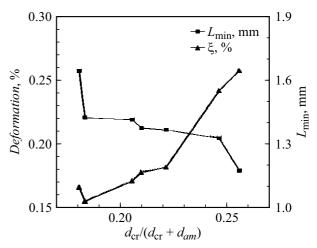


Рис. 7. Зависимости деформации ε и минимальной длины ленты L_{\min} , обеспечивающей перемещение свободного конца $\Delta=60\,\mu\mathrm{m}$, от соотношения толщин $d_{\mathrm{cr}}/(d_{\mathrm{cr}}+d_{am})$.

 A_f стремится к сжатию за счет реализации ЭПФ, что приводит к изгибу композита. При охлаждении за счет упругости аморфного слоя композит возвращается в исходное состояние. Экспериментально установлено, что при изменении температуры в интервале мартенситного превращения обратимое изменение формы композита может циклически повторяться более $20\,000$ раз.

Измерен минимальный радиус изгиба R_{\min} при проявлении ОЭПФ в образцах, приготовленных при различных скоростях охлаждения. Рассчитана обратимая изгибная деформация при проявлении ОЭПФ: $\varepsilon = (d_{\rm cr} + d_{am})/(2R_{\min})$. Зависимость ε от соотношения толщин аморфного и кристаллических слоев приведена на рис. 7.

Проведенные исследования аморфно-кристаллических лент позволили предварительно оценить геометрические параметры микропинцетов на их основе. В частности, для захвата микрообъектов с характерным размером до 100 μm приемлемая начальная величина зазора микрозахвата должна быть ориентировочно 120 μm. Если микрозахват состоит из двух лент, соединенных между собой с возможностью изгибаться за счет ОЭПФ навстречу друг другу, для обеспечения полного смыкания при нагреве перемещение свободного конца ленты должно составлять не менее $60 \, \mu \text{m}$. Для ленты длиной L, один конец которой жестко закреплен, а другой конец при нагреве смещается на величину Δ , из геометрических расчетов получено соотношение: $L = 2 \cdot R_{\min} \cdot \arccos(\Delta/R_{\min})$. Была рассчитана минимальная длина рабочей части микропинцета L_{\min} , обеспечивающая перемещение свободного конца $\Delta = 60\,\mu\text{m}$, в зависимости от соотношения $d_{\rm cr}/(d_{\rm cr}+d_{am})$ (рис. 7).

При выборе ленты учитывались ее однородность по толщине и шероховатость поверхности. На контактной стороне ленты формируются поверхностные дефекты, обусловленные качеством полировки закалочного дис-

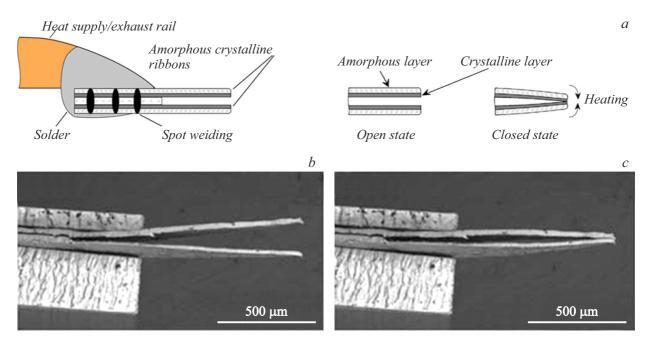


Рис. 8. Схематическое изображение микропинцета на основе композитной ленты с ОЭП Φ (a). СЭМ изображение микропинцета в открытом (b) и закрытом (c) состояниях.

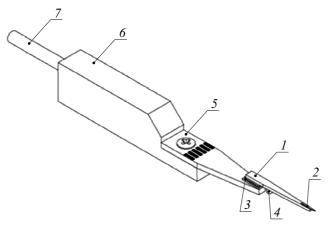


Рис. 9. Схема устройства контроля температуры для управления микропинцетом. Пояснения в тексте.

ка, а также возможным влиянием нестационарности струи расплава, например, возможным попаданием газа в область между расплавом и диском или инициированием вихрей в движущемся расплаве. Неконтактная (свободная) сторона ленты имеет относительно меньшую шероховатость, но ее толщина от центра ленты к краям заметно уменьшается. Экспериментальные измерения на профилометре показали, что для контактной поверхности лент среднее отклонение Ra находится в пределах от 0.63 до 0.85 μ m, среднеквадратичное отклонение $R_q=0.87-1.05\,\mu$ m, в то же время для неконтактной поверхности $R_a=1.25-1.75\,\mu$ m, $R_q=1.35-1.62\,\mu$ m.

В результате проведенных исследований для изготовления микропинцета был выбран образец с $d_{am}=24.69\,\mu\mathrm{m},\,d_{\mathrm{cr}}=7.03\,\mu\mathrm{m},\,R_{\mathrm{min}}=8\,\mu\mathrm{m}$ (ε =0.182%), $L_{\mathrm{min}}=1.32\,\mathrm{mm},\,$ обладающий оптимальным сочетанием механических (память формы) и поверхностных свойств. Были измерены температуры начала и конца восстановления формы данной ленты при нагреве: $A_s=(48.2\pm0.5)^{\circ}\mathrm{C}\,$ и $A_f=(57.1\pm0.5)^{\circ}\mathrm{C}\,$ соответственно.

Процедура изготовления микропинцета заключалась в следующем. Два отрезка ленты накладывались друг на друга с возможностью изгибаться навстречу друг другу при нагреве. При этом для задания начального зазора микропинцета между ними помещалась прокладка из полностью аморфной ленты сплава TiNiCu, не проявляющей ЭПФ при нагреве и охлаждении. Далее ленты соединялись микросваркой, образуя трехслойный сэндвич (рис. 8).

Микропинцет устанавливался в устройство контроля температуры на основе элемента Пельтье. Схематический вид устройства показан на рис. 9. Оно включает основание 1 из серебра, на котором закрепляется микропинцет 2. Основание расположено на элементе Пельтье 3, который нагревает или охлаждает его. Термистор 4 измеряет температуру основания 1. Элемент Пельтье, термистор и основание установлены на консоль 5, которая присоединена к разъему 6, соединенному с трехкординатным позиционером тонким штифтом 7. Устройство управляется контроллером DX5100, который представляет собой прецизионный программируемый блок управления термоэлектрическими охладителями (элементами Пельтье). Контроллер реализует

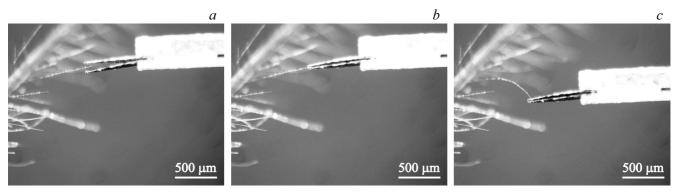


Рис. 10. Манипулирование сенсиллами сверчка *Pedophiliacs bredoides* с помощью микропинцета (a — микропинцет подведен к нитевидной сенсиллы; b — захват кончика сенсиллы; c — отклонение сенсиллы).

двунаправленное (нагрев и охлаждение) регулирование и позволяет с высокой точностью поддерживать заданную температуру устройства или выполнять заданную программу нагрева и охлаждения во времени.

Температурную зависимость времени отклика (закрытие и открытие) микропинцета измеряли в окружающей среде по методике, описанной в [20]. Сначала на приборе устанавливается начальная температура T_1 ниже начала мартенситного превращения в сплаве Ti₅₀Ni₂₅Cu₂₅, которая в общем случае может быть как выше, так и ниже комнатной температуры. Таким образом, при данной температуре сплав Ті50 Nі25 Си25 гарантированно находится в мартенситной фазе. Затем происходит предварительный нагрев до температуры T_2 , близкой к температуре начала аустенитного превращения. Повышение температуры до температуры T_3 выше температуры окончания аустенитного превращения приводит к смыканию микропинцета. Охлаждение до начальной температуры T_1 приводит к размыканию микропинцета. Затем рабочий цикл устройства при необходимости можно повторить. Был выбран оптимальный режим работы микропинцета: температура предварительного нагрева $T_2 = 45^{\circ}$ С и температура перегрева $T_3 = 71^{\circ}$ С, оптимальные времена закрытия и открытия пинцета при этом составляли 1.1 и 1.7 s соответственно. Важно отметить, что в условиях вакуума временные характеристики микропинцета оказались такими же, как и в окружающей среде.

Для перемещения микропинцета использовали трехкоординатный позиционер с шагом $1\,\mu$ m, а наблюдение за его работой проводили в оптическом микроскопе. С ппомощью разработанной системы реализуется полный технологический процесс манипулирования микрообъектом: захват—удержание—перемещение—освобождение. На рис. 10 продемонстрировано манипулирование сенсиллами африканского пещерного сверчка Ph. bredoides, которые селективно захватывались и отклонялись с заданной амплитудой.

Заключение

В работе предложен метод исследования механочувствительных сенсилл насекомых, заключающийся в подаче прецизионных механических стимулов на механорецепторные и хемомеханорецепторные (вкусовые) сенсиллы насекомых при помощи системы микроманипулирования. Основные результаты работы сводятся к следующему:

- 1. Методом сверхбыстрой закалки из расплава получена серия слоистых аморфно-кристаллических композитов сплава $Ti_{50}Ni_{25}Cu_{25}$, обладающих обратимым эффектом памяти формы, с различным соотношением толщин аморфного и кристаллического слоев.
- 2. Полученные функциональные композиты послужили основой для изготовления серии микропинцетов с регулируемым зазором в диапазоне от 5 до $120\,\mu\text{m}$, шириной захватных частей $400-500\,\mu\text{m}$ и их характерной длиной от 650 до $1300\,\mu\text{m}$ в зависимости от величины зазора.
- 3. Выявлено, что временные характеристики микропинцетов существенно зависят от температурного режима управления. Оптимальные параметры управления обеспечивают времена отклика (закрытие и открытие) микропинцета 1.1 и 1.7 s соответственно.
- 4. Показана возможность манипулирования захвата и отклонения кутикулярного отдела сенсиллы с помощью системы манипулирования на основе быстрозакаленной аморфно-кристаллической ленты из сплава Ti₅₀Ni₂₅Cu₂₅ с обратимым эффектом памяти формы. В перспективе с помощью предложенного метода и расчетов механических свойств кутикулы волоска и сочленовной структуры можно будет оценить как динамический диапазон отклонений, в котором функционируют сенсиллы, так и точные соотношения между степенью отклонения волоска, направлением этого отклонения, и параметрами электрического ответа рецепторной клетки. Полученные данные будут полезны не только для анализа сенсорной системы насекомых, но и для конструирования миниатюрных и надежных механических сенсоров.

Финансирование работы

Исследование физиологических особенностей нервной системы насекомых выполнено в рамках госзадания $N_{\rm P}$ 075-00967-23-00, работы по созданию системы микроманипулирования выполнены по гранту при финансовой поддержке гранта РНФ (проект $N_{\rm P}$ 22-19-00783), работы по изготовлению, исследованию и применению аморфно-кристаллических лент из сплава $Ti_{50}Ni_{25}Cu_{25}$ выполнены при финансовой поддержке гранта РНФ (проект $N_{\rm P}$ 23-29-00779).

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Настоящая работа не содержит результатов каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов исследований.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Список литературы

- M. Dijkstra, J.J. Van Baar, R.J. Wiegerink, T.S. Lammerink, J.H. De Boer, G.J. Krijnen. J. Micromech. Microeng., 15 (7), S132 (2005). DOI: 10.1088/0960-1317/15/7/019
- [2] S.N. Gorb. Insect-Inspired Technologies: Insects as a Source for Biomimetics. (In: A. Vilcinskas (eds) Insect Biotechnology. Biologically-Inspired Systems, Springer, Dordrecht, 2011). DOI: 10.1007/978-90-481-9641-8_13
- [3] H. Altner, H. Sass, I. Altner. Cell Tissue Res., 176 (3), 389 (1977). DOI: 10.1007/BF00221796
- [4] D. Klocke, A. Schmitz, H. Soltner, H. Bousack, H. Schmitz. Beilstein J. Nanotechnol., 2 (1), 186 (2011). DOI: 10.3762/bjnano.2.22
- [5] Т.В. Кузнецова, И.Ю. Северина. ЖЭБФ, 45 (4), 425 (2009).
- [6] J.C. Tuthill, R.I. Wilson. Curr. Biol., 26 (20), R1022 (2016). DOI: 10.1016/j.cub.2016.06.070
- [7] A.A. Polilov. PLoS ONE, 12 (5), e0175566 (2017).DOI: 10.1371/journal.pone.0175566
- [8] D. Shaller. Cell Tissue Res., 191 (1), 121 (1978).DOI: 10.1007/BF00223221
- [9] А.М. Луничкин, М.И. Жуковская. ЖЭБФ, **57** (1), 44 (2020). DOI: 10.31857/S004445292101006X
- [10] F. Marion-Poll, T.R. Tobin. J. Neurosci. Methods, 37 (1), 1 (1991). DOI: 10.1016/0165-0270(91)90015-R
- [11] M.A. Landolfa, J.P. Miller. J. Comp. Physiol. A, 177 (6), 749 (1995). DOI: 10.1007/BF00187633
- [12] А.М. Луничкин, А.Н. Князев. ЖЭБФ, 53 (6), 425 (2017).
- [13] K. Joshi, A. Mian, J. Miller. J. Biomech. Eng., 138 (8), 081006 (2016). DOI: 10.1115/1.4033915
- [14] C. Magal, O. Dangles, P. Caparroy, J. Casas. J. Theor. Biol., 241 (3), 459 (2006). DOI: 10.1016/j.jtbi.2005.12.009
- [15] M. Kanou, T Shimozawa. J. Comp. Physiol. A, 154 (3), 357 (1984). DOI: 10.1007/BF00605235

- [16] K.A. Slinker, C. Kondash, B.T. Dickinson, J.W. Baur. Adv. Mater. Technol., 1 (9), 1600176 (2016). DOI: 10.1002/admt.201600176
- [17] F. Marion-Poll. Entomol. Exp. Appl., **80** (1), 116 (1996). DOI: 10.1111/j.1570-7458.1996.tb00900.x
- [18] S. von Gratowski, V. Koledov, V. Shavrov, S. Petrenko, A. Irzhak, A. Shelyakov, R. Jede. Advanced System for Nanofabrication and Nanomanipulation Based on Shape Memory Alloy (In: Frontiers in Materials Processing, Applications, Research and Technology, Springer, Singapore, 2018)
- [19] V. Koledov, V. Shavrov, S. Von Gratowski, S. Petrenko, A. Irzhak, A. Shelyakov. Conference Proceedings International Conference on Manipulation, Manufacturing and Measurement on the Nanoscale, 3M-NANO (Taipei, Taiwan, 2014), 70573474. DOI: 10.1109/3M-NANO.2014.7057347
- [20] A. Shelyakov, N. Sitnikov, K. Borodako, V. Koledov, I. Khabibullina, S. von Gratowski. J. Micro-Bio Robot., 16 (1), 43 (2020). DOI: 10.1007/s12213-020-00126-3
- [21] A.V. Shelyakov, N.N. Sitnikov, A.P. Menushenkov,
 R.N. Rizakhanov, A.A. Ashmarin. Bull. Russ. Acad. Sci. Phys.,
 79 (9) 1134 (2015). DOI: 10.3103/S106287381509018X
- [22] A. Kamantsev, A. Mashirov, P. Mazaev, V. Koledov, V. Shavrov, V. Dikan, A. Shelyakov. Microsc. Microanal., 21 (S3), 1999 (2015). DOI: 10.1017/S1431927615010776
- [23] Г. И. Рожкова. Нейрофизиология церкальной системы насекомых (Наука, М., 1993)
- [24] R. Heußlein, H. Gras, W. Gnatzy. Functional Coupling of Cercal Filiform Hairs and Campaniform Sensilla in Crickets (In: S.N. Gorb (eds) Functional Surfaces in Biology, Springer, Dordrecht, 2009), DOI: 10.1007/978-1-4020-6697-9_12
- [25] P. Schlossmacher, N. Boucharat, H. Rösner, G. Wilde, A.V. Shelyakov. J. De Physique, IV: JP, 112(II), 731 (2003). DOI: 10.1051/jp4:2003986
- [26] A. Shelyakov, N. Sitnikov, S. Saakyan, A. Menushenkov, R. Rizakhanov, A. Korneev. Mater. Sci. Forum, 738–739, 352 (2013). DOI: 10.4028/www.scientific.net/MSF.738-739.352