

6. СВЯЗЬ ЗРИТЕЛЬНОЙ И ЭХОЛОКАЦИОННОЙ СИСТЕМ

6.1. Влияние зрительной информации на динамику эмиссии ультразвуков

Совки наиболее активны в сумеречное и ночное время суток, их зрение приспособлено к восприятию слабых световых потоков (Мазохин-Поршняков, 1965; Антакова и др., 1970). После получения данных о способности этих бабочек к эхолокации стал актуальным вопрос о взаимодействии зрительной и эхолокационной систем. Обе эти системы основаны на совершенно разных физических принципах, но имеют сходные задачи, их согласованное использование могло бы обеспечить насекомым более широкие возможности при ориентации в пространстве.

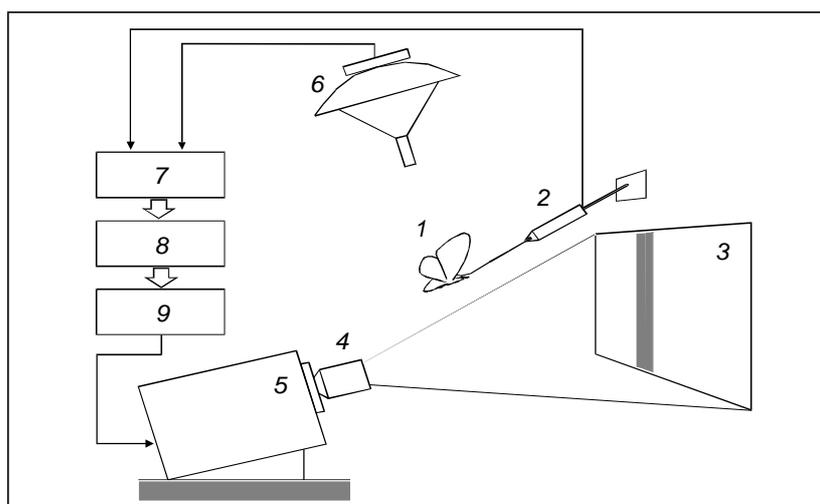


Рис.75. Схема экспериментальной установки. Бабочка (1) укреплена на датчике горизонтального смещения (2) перед экраном (3). На экран через объектив (4) проецируется изображение с осциллографа (5). Для регистрации щелчков, издаваемых насекомым, служит акустический приемник (6). Сигналы с датчика и акустического приемника поступают на аналогово-цифровой преобразователь (7), связанный с компьютером (8). Компьютер управляет видеоадаптером (9), формирующим управляющие сигналы для осциллографа.

Как уже было сказано ранее, в полной темноте эффективность эхолокатора совок сильно ограничена, прежде всего, из-за низкой средней частоты повторения зондирующих сигналов (см. раздел 5.5.). С другой стороны, у нас имелось много разрозненных наблюдений, указывающих на усиление акустической активности совок в ответ на какие-либо изменения в их поле зрения. Появилось естественное предположение, что зрение по какому-то ещё непонятому алгоритму инициирует излучение щелчков. В этой связи была поставлена задача определить характер влияния визуальной информации на динамику эмиссии ультразвуков у совок (Лапшин, 1996).

Для решения этой задачи подопытному насекомому на проекционном экране демонстрировали зрительные стимулы, сходные с изображением движущегося на бабочку со скоростью 1 м/с ствола дерева диаметром 4 см. Одновременно проводили регистрацию акустических щелчков, издаваемых бабочкой, укрепленной на датчике движения (см. рис.75). Фоновое растровое освещение проекционного экрана соответствовало естественному при полной луне (0,2÷0,5 лк).

В начале опыта бабочку (*A. perflua*) выдерживали 10 минут при выключенном освещении (темновая адаптация), затем последовательно предъявляли стимулы, соответствовавшие трем модификациям движения препятствия: с промахом в 4 см влево от тела насекомого (L), аналогичное движение, но вправо (R), движение прямо на бабочку (F). Графики изменения угловых положений правой и левой границ стимулов относительно центра экрана приведены на рис.76. Расчеты проведены в диапазоне изменения дальности от 62 до 2 см от преграды до насекомого.

Бабочка, закрепленная воском на поводке датчика горизонтального смещения, располагалась на расстоянии 50 см от проекционного экрана шириной 1 м и высотой 70 см. В качестве проектора был использован осциллограф с укрепленным перед его экраном объективом. Цвет свечения люминофора экрана осциллографа - зеленый. Управление смещением и яркостью луча осциллографа осуществлялось компьютером через специальный видеоадаптер. Эта система формировала на экране осциллографа светлый прямоугольный растр и темную полосу на его фоне. Положение границ этой полосы, а также скорости их смещения относительно центра растра определял компьютер по специальной программе. Стимул в виде узкой темной полосы возникал в центре экрана внезапно. На последнем этапе предъявления границы стимула смещались за пределы растра. В режиме F в этот момент экран темнел полностью на время 10 мс. Частота кадровой развертки растра – 700 Гц, при таком темпе смены кадров совки должны были воспринимать изображение слитно, без мельканий (Антакова и др., 1965; Agee, 1971b).

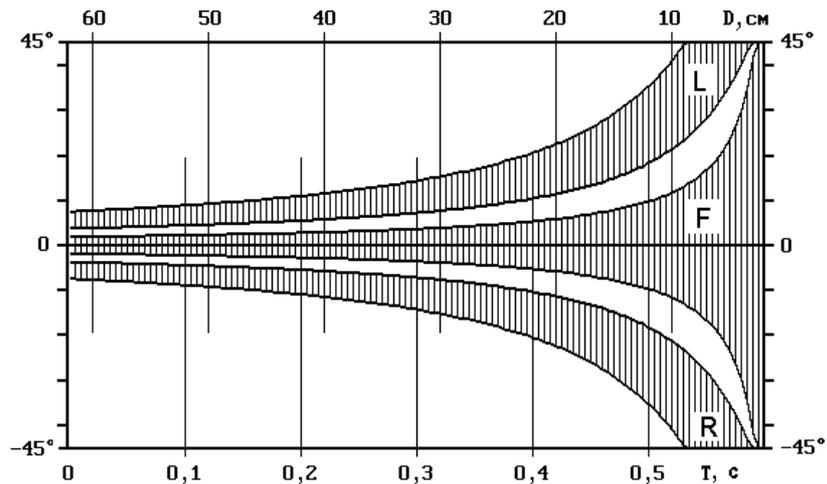


Рис.76. Графики углового положения границ стимула в поле зрения подопытной бабочки: L - имитация смещения препятствия влево от насекомого, R - вправо, F - прямо на бабочку. По верхней горизонтальной оси - расчетное расстояние бабочки до преграды, по нижней - время с момента начала действия стимула, по вертикальной оси - угол визирования.

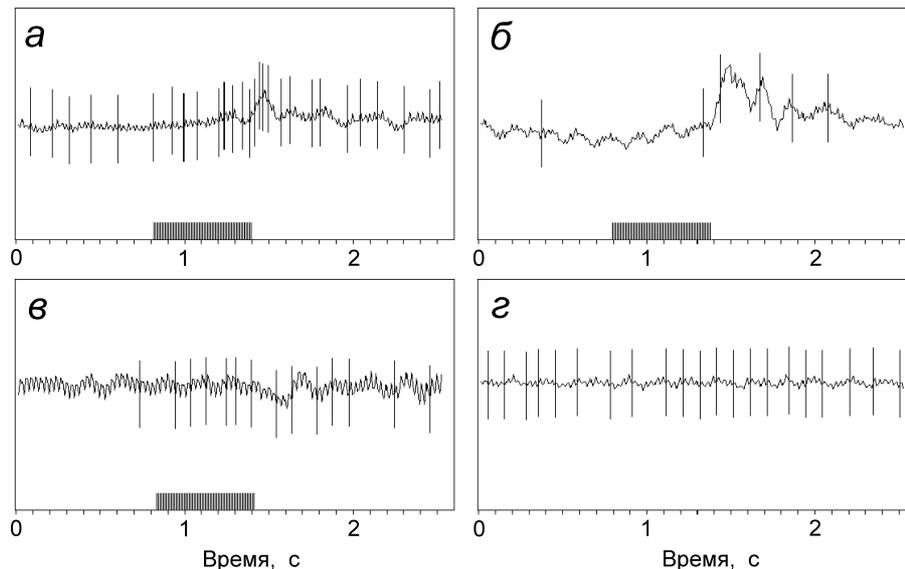


Рис.77. Примеры реакций совки на зрительные стимулы (а, б, в); г - фрагмент записи спонтанной активности подопытного насекомого. Отклонению линии вверх соответствует движение бабочки влево, ее быстрые колебания связаны с отдельными маховыми движениями. Вертикальными линиями отмечены моменты регистрации щелчков. По горизонтальной оси - время с начала регистрации. Тёмным прямоугольником обозначен период действия стимула.

Как правило, предъявление совкам на экране изображений движущейся темной полосы вызывало ответное учащение эмиссии щелчков (см. рис.77). Если же у бабочки перед опытом фоновой акустической активности не было, то стимул не инициировал эмиссию ультразвуков. В ходе первых экспериментов насекомым предъявляли также инвертированное по освещённости изображение, т.е. светлую вертикальную полосу на темном фоне, однако бабочки на такой стимул почти не реагировали, поэтому в последующих опытах этот режим стимуляции не использовался.

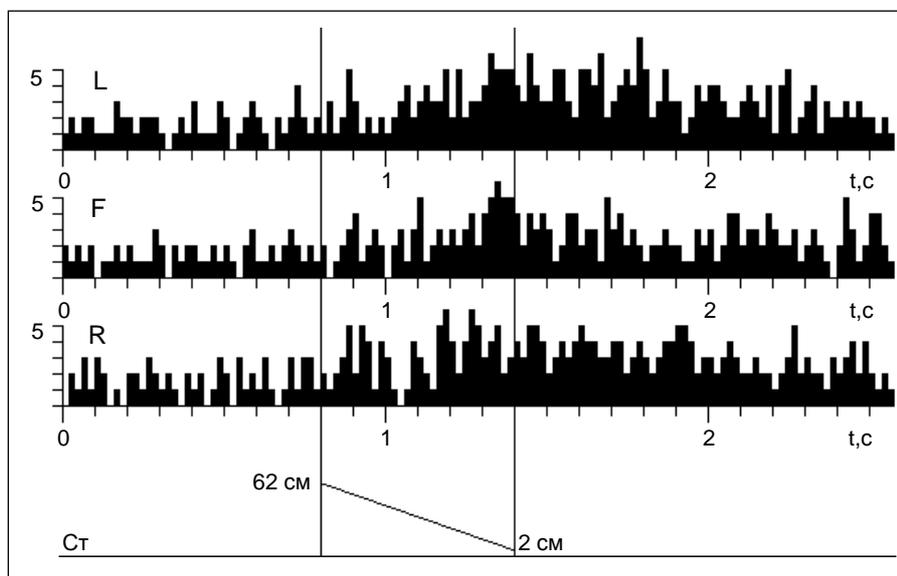


Рис.78. Гистограммы распределения акустических импульсов. По горизонтальной оси - текущее время с момента регистрации, по вертикальной - количество импульсов в одном канале накопления. Вертикальными линиями отмечены моменты начала (0.8 с) и окончания (1.4 с) зрительного стимула, имитировавшего перемещение препятствия слева (L), справа (R) относительно бабочки и прямо (F) на нее. Внизу представлен график изменения расчетного расстояния от преграды до насекомого.

Никакой связи между направлением движения стимула на экране (вправо или влево) и ответным смещением бабочек в горизонтальной плоскости выявить не удалось: как правило, совки не давали выраженных моторных реакций на стимулы. В тех же случаях, когда реакции были (см. рис.77, а и б), они отличались однотипной, специфичной для каждого экземпляра направленностью, независимой от направления движения полосы. Существенного увеличения вероятности двигательного ответа совок удалось добиться при более контрастных изменениях яркости источника зрительных стимулов, но об этом речь пойдет в следующем разделе.

На гистограммах распределения щелчков во времени (см. рис.78) видно, что акустическая активность совок постепенно нарастала по мере "приближения препятствия" и продолжалась на более или менее постоянном уровне в течение ещё 0.5÷2 с после исчезновения изображения с экрана.

На гистограммах "L" (движение изображения влево от бабочки) и "F" (движение прямо) положение первого максимума определялось быстрым ростом акустической активности подопытных бабочек на интервале $1.3 \div 1.4$ с, то есть в последние 100 мс действия стимула. Такое увеличение амплитуды распределения было следствием резкого повышения частоты эмиссии (см. рис.77, а). При исходно низкой частоте следования щелчков в указанном интервале увеличивалась вероятность излучения одиночных импульсов (см. рис.77, б).

Статистический анализ интервалов между щелчками совок показал, что на фоне стимула и после него увеличивается количество коротких интервалов (1-3 периодов взмаха). В последствии тенденция в распределении интервалов сохранялась почти в том же виде для

каждой модификации стимула. С наибольшей вероятностью щелчки следовали с интервалами 3 периода взмаха, причем такой режим эмиссии не был связан очевидным образом с конкретными условиями стимуляции. На рис. 77, з, где приведен фрагмент записи фоновой активности одной из бабочек, на интервале 1.1-1.8 с расположена серия из семи импульсов, следующих с периодом в 3 периода взмахов.

Таким образом, в ответ на зрительную стимуляцию у совок наблюдалось увеличение средней частоты генерации эхолокационных щелчков. Динамические характеристики эмиссии при этом становились близкими к наблюдаемым в естественных условиях (раздел 3.1.5.).

Как было показано выше (раздел 5.5.) эффективность эхолокационной ориентации (без участия зрения) зависит от расстояния, которое пролетает бабочка за время между двумя последовательными зондирующими импульсами. В тех случаях, когда это расстояние больше радиуса чувствительности эхолокационной системы, резко снижается вероятность своевременного обнаружения насекомым встречных преград. **При координированной работе зрительной и эхолокационной систем требование к стабильности акустической эмиссии теряет свою остроту, так как моменты излучения одиночных щелчков или их серий в этом случае могут определяться в ЦНС на основе визуальной информации, т.е., когда препятствие уже обнаружено.**

Повышенный уровень акустической активности, наблюдавшийся у совок после исчезновения изображения на экране, можно объяснить тем, что бабочки не получали подтверждения посредством эхолокационных контактов о наличии близкой преграды, т.е. они не могли определить, куда исчезло препятствие после окончания действия стимула. Если задача слежения за приближающимся объектом передается в ЦНС последовательно от зрения к эхолокационной системе, то отсутствие эха после исчезновения изображения из поля зрения насекомого означало ошибку в ориентации и, следовательно, необходимость многократной перепроверки данных, что и выразилось в учащении эмиссии. В этом плане прослеживается аналогия с реакциями совок в ответ на резкое прекращение ретрансляции эхоподобных стимулов - в таких ситуациях бабочки также начинали активно щёлкать (см. рис.53, в, з; раздел 5.2.). Подобный параллелизм в поведении летящих совок, скорее всего, отражает работу алгоритма инициализации эхолокационной системы.

Проекционная установка (см. рис.75) в последующих опытах была использована в качестве дополнительного приспособления для повышения уровня фоновой акустической активности подопытных совок. Бабочке в темноте на проекционном экране демонстрировали темную полосу, которая по-прежнему должна была обозначать ствол дерева на пути летящего насекомого. Аппаратная часть контура управления смещением полосы на экране была дополнена датчиком горизонтального смещения бабочки. При попытках насекомого отвернуть в сторону программа слежения начинала сдвигать полосу на экране в противоположном направлении, имитируя тем самым успех маневра насекомого. Иными словами, в упрощенном виде был реализован принцип реafferентации. Ширина полосы на экране в ходе опыта оставалась постоянной, т.е. "ствол дерева не приближался" к летящей бабочке.

Дополнительная зрительная стимуляция вызвала заметное оживление среди подопытных совок, как в смысле повышения их двигательной активности, так и увеличения темпа фоновой акустической эмиссии. Как следствие, повысился "выход" экспериментальных результатов. Метод оказался эффективным при дефиците экземпляров определенного вида, особенно в осенние месяцы, когда из-за погодных ограничений необходимо было успеть получить репрезентативную серию данных в течение двух-трех суток.

6.2. Временные характеристики двигательных ответов бабочек на зрительные стимулы

Как известно, у совков суперпозиционные глаза: в состоянии темновой адаптации происходит миграция изолирующего пигмента и просветление стенок омматидиев. Воспринимаемый насекомым световой поток при этом увеличивается за счёт фотонов, приходящих с разных направлений, одновременно происходит снижение остроты зрения в несколько раз (Мазохин-Поршняков, 1965). Чувствительность рецепторов ночных бабочек доведена, по-видимому, до предела возможного: вероятность регистрации отдельного фотона равна 0.7. Однако глаз у бабочек имеет небольшую площадь и не может стать больше из-за ограниченных размеров самого насекомого, поэтому ночью под пологом леса чувствительность зрения у небольших животных имеет чисто физические ограничения, связанное с квантовой природой света.

Тем не менее, по-видимому, специфика обработки изображений, построенных по ограниченному числу воспринятых фотонов, позволяет ночным насекомым ориентироваться в условиях чрезвычайно низкой освещённости. Тогда возникает естественный вопрос о преимуществах эхолокации по сравнению со зрением.

На рис.71, *а* приведен фрагмент траектории полёта щелкавшей совки. Стрелкой показан отрезок пути, который бабочка пролетела без существенных изменений параметров траектории. Время пролёта в данном случае составило примерно один период взмаха. Если бабочка по каким-то причинам быстро не отреагировала на эхолокационную информацию, то начало последующего маневра отодвигалось ещё на один период взмаха (см. рис.71, *б*). На основании таких наблюдений можно выдвинуть гипотезу, что эхолокационная система совков совместно с моторными крыловыми центрами обеспечивает более высокое быстродействие при реализации адекватных манёвров по сравнению со зрением. В этой связи надо было провести исследование времени задержки поведенческих реакций совков в ответ на простые зрительные стимулы.

Ночные бабочки в средней климатической зоне активны в условиях значительного отрицательного температурного градиента, связанного с ночным похолоданием. Поэтому желательно было также оценить влияние температуры на длительность латентного периода поведенческих реакций.

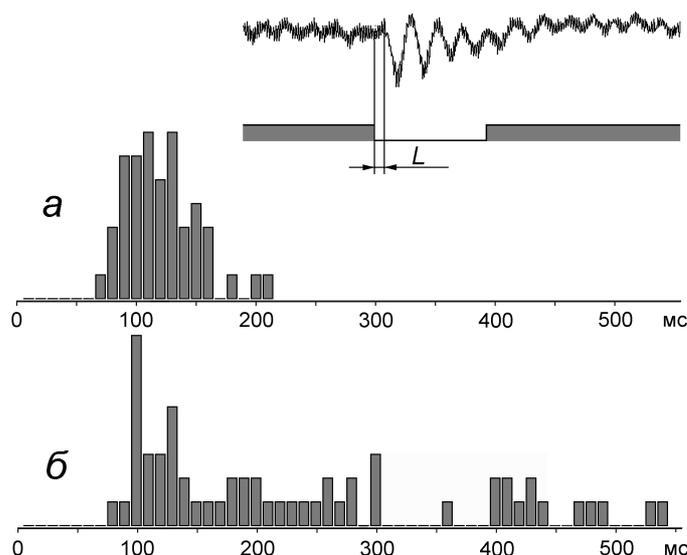


Рис.79. Гистограммы распределения значений латентного периода двигательных реакций совков *S. libatrix* в ответ на зрительные стимулы: *а* - при температуре окружающего воздуха 20-22°C и *б* - 14-16°C. В верхней части рисунка приведена схема измерения латентного периода (*L*) - от начала стимула (погасание светодиода) до начала двигательной реакции подопытной бабочки.

Более ранние исследования показали, что у летающих совок тело термостабилизировано: при измерении температуры воздуха от 7 до 15°C температура их тела меняется в пределах 5% (Bartholomew, Haindrich, 1973). Из этих данных следует, что латентные периоды реакций совок не должны существенно зависеть от температуры окружающего воздуха, но в этом следовало убедиться. Подопытная совка (*A. pyramidea*, *T. atriplicis*) находилась в условиях закреплённого полёта. В поле зрения бабочки был расположен постоянно включенный зеленый светодиод. Стимулом являлось погасание светодиода на время 1.5 сек, после чего светодиод загорался снова.

Выбор такого стимула определялся следующими соображениями: во-первых, при нормально горящем светодиоде мало влияние темновой адаптации бабочки, во-вторых, сохранялась возможность визуально контролировать поведение насекомого (опыты проводились при выключенном освещении), в третьих, у большинства мелких животных внезапное затемнение является признаком опасности, включающим реакцию затаивания или бегства.

Наиболее типичная форма ответа совок на резко наступившую темноту - рывок в сторону. На рис.79 показана схема измерения латентного периода реакции. Повторный ответ, уже на включение стимула, мог либо отсутствовать, либо был выраженным. Однако ответ на включение зачастую суммировался с колебаниями бабочки, следовавшими после первоначального выключения светодиода, поэтому точность временных оценок начала второй фазы была невысокой. Реакции, удобные для измерения латентных периодов, составляли примерно половину от общего количества регистраций.

В середине августа в Подмосковье стабильно приходит холодный циклон, при котором дневная температура воздуха может опускаться до 8-10°C. Естественно, бабочки в такую погоду практически не летят, однако в саду рядом с лабораторией (биостанция ИБР РАН "Кропотово") нам удалось найти сливу, на которой в большом количестве кормились совки *Scoliopteryx libatrix* L.. На этих бабочках удалось провести экспериментальную серию при температуре воздуха в лаборатории 14°C и затем сравнить с результатами, полученными на том же виде при температуре 20°C (см. рис.79, а, б).

Передний пик на гистограммах (90-140 мс), по-видимому, характеризует возможности зрительной системы, в то время как увеличение доли больших задержек при низкой температуре (см. рис.79, б) связано, скорее всего, с мотивационными особенностями бабочек. С учётом стабильности положения первого пика на гистограммах можно сделать вывод, что у летающих совок система внутренней терморегуляции действует весьма эффективно и на уровне головных ганглиев. На рис.80 приведены гистограммы, объединяющие результаты опытов со зрительной стимуляцией совок и данные измерений эхолокационных латентов.

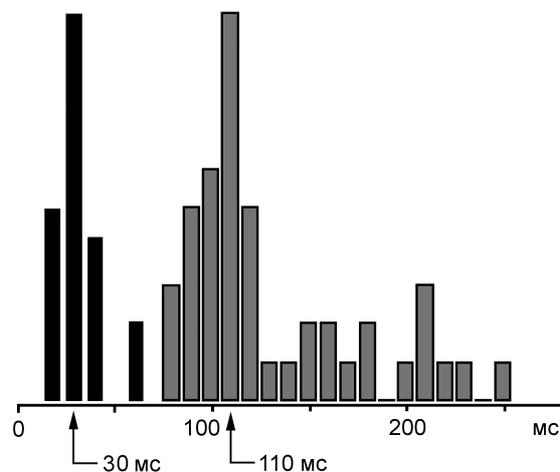


Рис.80. Гистограммы распределения значений латентных периодов двигательных реакций совок при эхолокации (закрашено чёрным цветом) и в ответ на зрительные стимулы (серый цвет).

Рисунок даёт ответ на вопрос, для чего совкам необходима эхолокация: латентный период реакций на зрительные стимулы в три раза больше чем у реакций на эхо. Фактор времени для летящего животного может стать определяющим, даже если его зрение по критерию необходимой чувствительности работает достаточно эффективно.

6.3. Механизмы оценки причинно-следственных связей между сигналами совок и внешними стимулами

В заключение темы взаимодействия зрительной и эхолокационной систем совок хотелось бы вернуться к уже рассмотренному ранее эффекту модификации режима эмиссии совок на фоне импульсного освещения (Лапшин, Воронцов, 2000б). Наши наблюдения показали, что при стимуляции совок световыми импульсами, синхронизированными с их щелчками, может произойти существенный сдвиг фазы взмаха, к которой приурочена генерация щелчков (бабочки начинали щелкать при верхнем положении крыльев, в то же время при отсутствии импульсного подсвета, эмиссия щелчков была приурочена к фазе горизонтального положения крыльев; см. раздел 3.1.3.).

У совок конвергенция зрительной и акустической информации возможна на уровне головных ганглиев (Roeder, 1969a; 1969b; 1973). Именно в протocereбруме совок Редер обнаружил нейроны, акустические ответы которых модулировались со стороны зрительной системы.

Наши наблюдения показали, что совкам глубоко безразличны события, происходящие непосредственно после генерации ими щелчка. Если вскоре после эмиссии бабочкой акустического импульса следует звуковой стимул (щелчок или тональная посылка), то чувствительность насекомого к таким звукам оказывается на порядок выше по сравнению с чувствительностью к аналогичным сигналам, но не связанным по времени с собственной активностью насекомого. Возникает вопрос, на каком уровне, в торакальных или головных ганглиях бабочки проводится оценка коррелированности собственных и внешних сигналов?

В рамках исследования возможных функциональных связей зрительной и слуховой систем в ходе изучения ответов слуховых интернейронов проторакального ганглия (раздел 4.3.4.) параллельно проводилось тестирование препарата короткими (длительностью 10 мс) вспышками света. Однако ни в одном из таких опытов не удалось обнаружить признаки влияния зрительного входа на активность интернейронов грудных ганглиев.

В поведенческих тестах нами была выбрана простейшая методика стимуляции - подопытным совкам (*B. satura*), находившимся в закреплённом полёте, в ответ на их щелчки предъявляли короткие (порядка 3 мс) вспышки света, излучаемые светодиодом. Порядок предъявления стимулов и последующая обработка данных ничем не отличалась от принятых ранее при тестировании бабочек ретранслированными сигналами (раздел 5.2.). В качестве контроля совкам предъявляли аналогичные световые вспышки, которые следовали независимо от поведения насекомого с интервалами 90 мс (такой период повторения примерно кратен трем периодам взмаха крыльев подопытных бабочек).

Синхронная световая стимуляция вызывала у совок учащение эмиссии щелчков. Однако при внешнем сходстве ответов и гистограмм распределения при акустической и световой стимуляции наблюдались некоторые отличия.

Варианты типов ответов совок на вспышки света не составляли обособленные группы, пожалуй, только тип "а", представленный на рис.81, наблюдался исключительно на фоне синхронной стимуляции. В этих опытах (40% от общего числа) была также показана достоверность возрастания эмиссии на фоне стимуляции в сочетании с отсутствием значимых изменений в акустической активности при предъявлении совок несинхронизированных стимулов. По сравнению с ретрансляцией эхоподобных сигналов, при её зрительном аналоге акустическая активность бабочек быстро затухала в последствии до уровня предшествовавшей фоновой активности (интервал времени 1.4-2.8 с). Латентный период реакций, т.е. интервал времени от начала стимуляции до первого существенного возрастания акустической активности, составлял в среднем 110 мс. Эта величина примерно соответствует оценке, полученной ранее при исследовании двигательных реакций совок на выключение света (см. раздел 6.2.).

Динамика изменения эмиссии щелчков по типу "б" на рис.81 могла наблюдаться при обоих вариантах стимуляции: синхронном с собственными щелчками бабочки, либо активируемой от независимого генератора. Для такого типа ответа характерно постепенное нарастание активности на фоне стимуляции и в течение нескольких секунд в последствии.

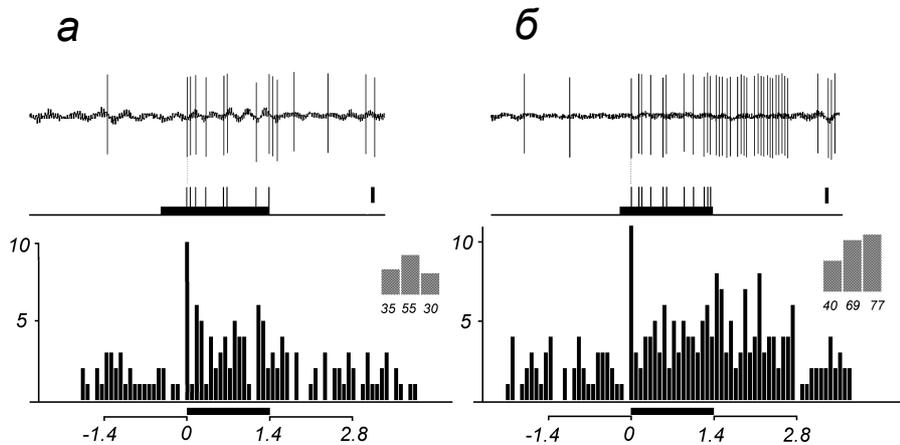


Рис.81. Основные типы реакций совок *B. saturnus* на стимуляцию короткими световыми вспышками, синхронными с собственными щелчками бабочек: *a* – увеличение темпа эмиссии щелчков на фоне действия стимулов, *б* – постепенное нарастание эмиссии, продолжавшееся и после окончания стимуляции. Вверху приведены примеры реакций, в нижней части рисунка – гистограммы распределения щелчков. Обозначения соответствуют рис.53 и рис.54 в разделе 5.2.

Отсутствие существенных вариаций средней частоты акустической эмиссии могло наблюдаться при действии обоих вариантов зрительной стимуляции, однако после первых же световых вспышек структура распределения щелчков подопытных совок становилась более упорядоченной, с характерным чередованием минимумов и максимумов на распределении. Это указывает на то, что короткие световые стимулы, в свою очередь, выступали в качестве синхронизирующего фактора по отношению к акустической эмиссии.

В итоге можно отметить большую "смазанность" эффекта учащения щелчков при "синхронной" зрительной стимуляции по сравнению с ретрансляцией эхоподобных стимулов, наличие промежуточных вариантов, при которых подопытные бабочки реагировали на вспышки света независимо от степени их синхронности с собственной эмиссией насекомого. **Эти наблюдения указывают, с одной стороны, на способность нейронных структур церебральных ганглиев совок оперативно формировать временные связи между зрительной системой и нейронными генераторами щелчков. С другой стороны, процесс установления таких связей носит необязательный характер, т.е. оценка степени коррелированности между столь разными потоками событий у совок не является эволюционно оптимизированной функцией.**

В этой связи уместно вспомнить особенности морфологии клетки *B* тимпанального органа. Терминали этого нейрона ветвятся во всех грудных ганглиях, но выше проторакального ганглия не распространяются (см. рис.18). В разделе 4.7.3. было показано, что клетка *B* у акустически активных бабочек с высокой вероятностью выполняет роль детектора собственных щелчков. В таком случае, головные ганглии не получают непосредственно информацию о факте эмиссии щелчка. В то же время, за счет тесных морфологических связей клетки *B* и слухового рецептора *A₁* в грудных ганглиях созданы структурные предпосылки для эффективного анализа причинных связей между генерацией щелчка в качестве отдельного события и характеристиками входных акустических сигналов. При правильном выборе амплитуды ретранслированных стимулов реакции на эхоподобные стимулы совок регистрируются вполне устойчиво, из чего можно сделать вывод, что амплитуда сигналов на входе тимпанальной системы также влияет на оценку их соответствия реальному эху.