

У ДК 595.786:591.185.5

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ СОВОК *ENARGIA PALEACEA* ESP. (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE) К ЭХОПОДОБНЫМ СТИМУЛАМ

© 2003 г. Д. Н. Лапшин, Д. Д. Воронцов

Представлено академиком М.А. Островским 04.02.2003 г.

Поступило 20.02.2003 г.

Ночные бабочки - совки (Noctuidae) пока еще единственные представители насекомых, у которых показана способность к импульсной эхолокации [7]. Зондирующие сигналы совок представляют собой короткие ультразвуковые щелчки длительностью 25-190 мкс, основные спектральные максимумы сигналов расположены выше 30 кГц [4]. Совки обладают парными слуховыми (тимпанальными) органами, расположенными в грудном отделе. Тимпанальный орган (ТО) содержит две рецепторные клетки, реагирующие на колебания тимпанальной мембраны. По данным электрофизиологических и поведенческих исследований, бабочки способны воспринимать ультразвуки в диапазоне частот от 10 до 100 кГц и более [1, 9, 10].

Реализация импульсного эхолокатора возможна только при том условии, что слуховые рецепторы не будут реагировать на собственный зондирующий щелчок - в противном случае эхосигнал по времени будет приходиться либо на момент генерации потенциала действия, либо на период рефрактерности рецепторов [2]. Это требование является общим для всех импульсных локационных систем; в несколько иной формулировке оно звучит так: собственные акустические сигналы должны подавлять ответную активность рецепторов ТО.

Также необходимо, чтобы время последующего восстановления слуховой чувствительности было соизмеримо или больше длительности затухания свободных колебаний тимпанальной мембраны и характерного "звона" структур крыльев, возбужденных эхолокационным импульсом. Теоретические расчеты показали, что спустя 200-300 мкс после генерации щелчка снимаются физические ограничения на восприятие эха [6]. Звуковая волна пройдет за это время дистанцию, равную расстоянию от тела бабочки до кончиков ее крыльев и обратно.

Отображением процесса восстановления чувствительности слуховой системы может служить зависимость порогов реакций насекомого от времени задержки стимулов, следующих за собственным щелчком и сходных с эхом от реального препятствия. Задача нашей работы состояла в экспериментальном определении такой зависимости.

В основу метода исследования порогов был положен принцип ретрансляции интактной бабочке эхоподобных стимулов от несуществующей (виртуальной) преграды. Суть метода состоит в следующем: щелчки, издаваемые насекомым, регистрировали микрофоном; электрические импульсы с выхода микрофона после усиления использовали для запуска эхоподобного стимула, который излучали обратно в сторону бабочки с программно определяемой задержкой относительного исходного сигнала [3, 5]. По своим временным и спектральным характеристикам стимулирующие щелчки были подобны собственным сигналам совок. После ретрансляции стимула его повторный запуск автоматически блокировался на время примерно 6 мс. Тем самым подавлялись результаты прямого действия излучателя на микрофон и, как следствие, возможность генерации сигналов, непосредственно не связанных с активностью самого насекомого.

Работа выполнена на 36 экземплярах совок *Enargia paleacea* Esp. обоего пола. Перед опытом бабочку приклеивали теплым воском к концу тонкого поводка механо-оптического датчика горизонтального смещения (закрепленный полет), позволявшего регистрировать маневры насекомого в горизонтальной плоскости. Тестирование совок проводилось при четырех фиксированных значениях задержки стимулов относительно собственных щелчков насекомого: 0.2, 0.3, 0.5 и 1 мс. Величины задержек приведены с учетом суммарного времени распространения акустических волн от бабочки до микрофона и от излучателя до бабочки. При каждом значении задержки проведено по 9 идентичных опытов. В каждом опыте использовали одну бабочку.

*Институт проблем передачи информации
Российской Академии наук, Москва*

*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова
Российской Академии наук, Москва*

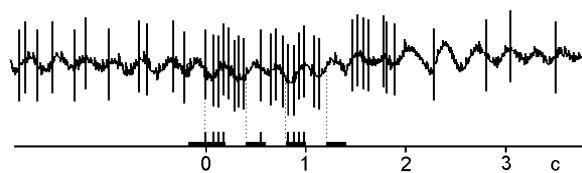


Рис. 1. Реакция подопытной совки на ретранслированные сигналы. Непрерывная волнистая линия - осциллограмма смещения бабочки в горизонтальной плоскости. Вертикальные линии на фоне осциллограммы - моменты эмиссии бабочкой эхолокационных щелчков. По горизонтальной оси - время с момента первого эхолокационного контакта; черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды готовности стимулирующей аппаратуры к ретрансляции; вертикальные линии на фоне готовности - моменты появления ретранслированных эхоподобных стимулов.

Для имитации естественных изменений эхолокационной обстановки рядом с летящим насекомым интервал готовности к ретрансляции был представлен четырьмя последовательными частями длительностью 0.2 с каждая. В трех промежуточных интервалах аппаратура не отвечала эхом насекомому. Такой цикл стимуляции примерно соответствовал динамике пролёта лоцирующей бабочки мимо четырех плоских преград.

Источником эхоподобных щелчков служил конденсаторный цилиндрический излучатель, установленный сбоку на расстоянии 35 мм от тела насекомого. Внешний диаметр излучателя 7 мм, длина образующей цилиндра 15 мм. Ослабление пассивного эха от поверхности излучателя в точке расположения бабочки составляло 17 дБ.

Измерение пиковой амплитуды стимулов производили микрофоном V&K 4135 совместно с усилителем V&K 2235 (Brüel & Kjær). За 0 дБ УЗД принято значение звукового давления 20 мкПа.

В качестве признака реакции на ретрансляцию использовали эффект учащения насекомым эмиссии собственных щелчков (рис. 1). Двигательные реакции совок типа рывков в стороны не отличались стабильностью, и по этой причине мы не использовали их при измерении порогов.

На рис. 2 приведены гистограммы распределения щелчков, полученные при разной амплитуде стимулов: при подпороговых (рис. 2а) и пороговых уровнях (рис. 2б). Порогом считали такой уровень (в дБ УЗД), при котором общее количество зарегистрированных собственных щелчков бабочек на интервалах стимуляции (0 - 1.4 с) было достоверно больше по сравнению с суммой щелчков на аналогичных по продолжительности временных интервалах, непосредственно предшествовавших стимуляции (-1.4 - 0 с).

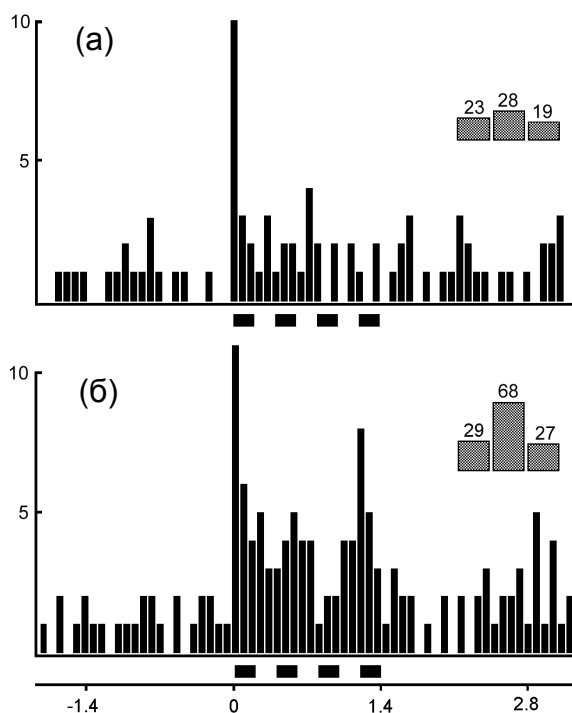


Рис. 2. Гистограммы распределения собственных щелчков совки, построенные по результатам одного опыта: а - при подпороговом (29 дБ УЗД) и б - пороговом уровнях стимуляции (32 дБ УЗД). Задержка стимулирующих сигналов относительно собственных щелчков бабочки составляла 1 мс. Точке 0 на горизонтальной оси времени соответствуют моменты первых акустических контактов насекомого со стимулятором в каждом предъявлении; четырьмя черными прямоугольниками (от 0 до 1.4 с) обозначен стимул. По вертикальной оси - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений. Высота заштрихованных прямоугольников при гистограммах соответствует суммарному количеству щелчков на отрезках времени: (-1.4 с - 0) - фоновая активность, (0 - 1.4 с) - активность на фоне действия стимула и (1.4 - 2.8 с) - в последствии.

Достоверность различий оценивали по результатам 10 последовательных предъявлений, используя парный критерий Вилкоксона при $p < 0.05$. Щелчки первых эхолокационных контактов при сравнении выборок относили к предшествовавшей стимулу фоновой активности.

Аналогично исследовали реакции насекомых при подпороговом уровне стимулов (обычно на 2 дБ ниже найденного ранее порога). При этом превышение акустической активности бабочки в ответ на стимуляцию не должно было быть достоверным согласно описанному выше критерию.

На рис. 3 приведен график зависимости средних значений поведенческих порогов совок от времени задержки стимулов. На графике видно, что минимальные пороги наблюдались при задержке 0.5 мс и были равны в среднем 31 дБ УЗД.

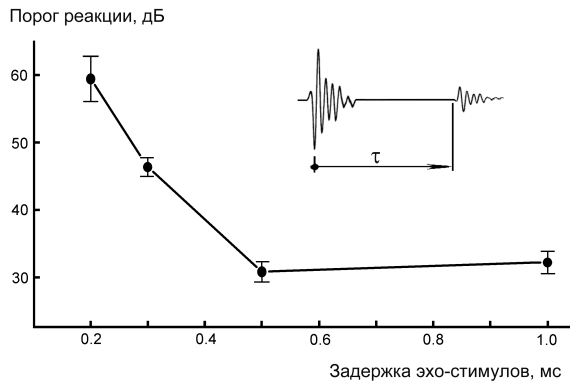


Рис. 3. Зависимость порогов поведенческих реакций совок от времени задержки эхоподобных стимулов. Указаны ошибки средних. В верхней части рисунка дана схема определения задержки τ .

При переходе к задержке 1 мс чувствительность бабочек к ретранслированным стимулам изменялась незначительно, тогда как в сторону меньших задержек пороги увеличивались с нарастающей крутизной: при переходе от 0.5 мс к 0.3 мс — на 15 дБ и при переходе к 0.2 мс — на 29 дБ, т. е. почти в 30 раз.

Представленные в работе экспериментальные данные являются еще одним подтверждением способности совок к эхолокации, поскольку зависимость физиологических характеристик от времени задержки эха считается важнейшим признаком лоцирующих систем [8].

По динамике восстановления слуховой чувствительности (рис. 3) можно оценить минимальную дальность лоцирования: интервалам 0.3-0.5 мс соответствует расстояние в 5-8 см до отражающей

поверхности (исходя из принятой скорости звука 333 м/с). Эта оценка примерно в 4 раза меньше максимального радиуса действия эхолокатора, рассчитанного на основе данных об амплитуде щелчков бабочек и чувствительности их слуховой системы [2]. Таким образом, локационная система совок предназначена для обнаружения встречающихся предметов в непосредственной близости от летящего насекомого. Бабочка может использовать эхолокацию для своевременного обнаружения встречающихся препятствий при полете среди густой растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронцов Д.Д., Лапшин Д.Н. // ДАН. 2002. Т. 386. №3. С. 415-417.
2. Лапшин Д.Н. // Энтومол. обозрение. 1999. Т. 78. № 1. С. 22-39.
3. Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. // ДАН. 1998. Т. 362. №4. С. 567-569.
4. Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. №10. С. 1189-1202.
5. Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. // Сенсор. истемы. 2000. Т.14 № 2. С. 156-166.
6. Лапшин Д.Н., Федорова М.В. // Сенсор. системы. 1996. Т.10. №1. С. 5-17.
7. Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 9. С. 93-105.
8. Neuweiler G. Neuroethology and Behavior Physiology. В.: Heidelberg: Springer, 1983. P.280-301.
9. Roeder K.D. // J. Insect. Physiol. 1966. V.12. P.843-859.
10. Surlykke A., Filskov M., Fullard J.H., Forrest E. // Naturwissenschaften. 1999. Bd.86. S.238-241.