

УДК 595.786:591.185.1

РЕТРАНСЛЯЦИЯ ЭХОПОДОБНЫХ СИГНАЛОВ: МЕТОД И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ НА НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (INSECTA)

© 2005 г. Д. Н. Лапшин*, Д. Д. Воронцов**

* Институт проблем передачи информации РАН

127994 Москва, Б. Каретный пер., 19

** Институт биологии развития РАН

117808 Москва, ул. Вавилова, 26

e-mail: lapshin@iitp.ru

Поступила в редакцию 11.03.2004 г.

В работе дано подробное описание ретрансляционного метода исследования эхолокационных возможностей ночных чешуекрылых. При ретрансляции объекту в качестве эха предъявляется не акустическое отражение от реального предмета, а аппаратно сформированный эхоподобный стимул, следующий с заданной задержкой относительно собственного акустического сигнала насекомого. Таким образом, формируется искусственное эхо от несуществующей преграды. Наиболее типичный ответ бабочек-совок (Noctuidae) на ретрансляцию - учащение эмиссии щелчков, нередко сопровождающееся ростом пиковой амплитуды излучаемых сигналов. Использование эффекта учащения акустической эмиссии в качестве признака реакции позволило доказать способность совок воспринимать эхо от близких предметов и измерять эхолокационные пороги представителей трех видов: *Amphipyra pyramidea* (36 дБ УЗД), *Enargia paleacea* (31 дБ УЗД) и *Blepharita satura* (26 дБ УЗД). С помощью метода ретрансляции показана способность к эхолокации представителей еще 20 видов совок, относящихся к подсемействам Catocalinae, Amphipyrinae, Cuculliinae, Hadeninae, Noctuinae, Heliothinae.

Необходимым условием для реализации эхолокационной функции является способность животного воспринимать акустические отражения (эхо) от предметов после излучения зондирующего импульса. В этом плане перспективность исследования эхолокации у ночных бабочек-совок (Noctuidae) впервые была продемонстрирована при анализе их двигательных реакций в ответ на ретрансляцию стимулов, сходных с эхом от собственных щелчков. Суть метода заключается в том, что подопытному насекомому в качестве эха предъявляется не акустическое отражение от реального предмета, а аппаратно сформированный эхоподобный стимул, следующий с заданной задержкой относительно зондирующего сигнала насекомого. Таким образом, формируется искусственное эхо от несуществующей "виртуальной" преграды. В то же время в ходе опыта никаких перемещений реальных предметов рядом с подопытным насекомым не происходит, поэтому активность других его сенсорных систем (например, зрительной или ветрочувствительной) не оказывает систематического влияния на получаемые результаты. Метод получил название "ретрансляционного", или просто "ретрансляция", по аналогии с техническими системами, работающими по сходному принципу. Способность совок ориентироваться в пространстве с помощью эхолокации впоследствии была

подтверждена в опытах с "карусельной" установкой (Лапшин и др., 1993). В этих опытах насекомые летали на тонкой проволочке в плоскости расположения модельных преград, имевших разные коэффициенты акустического отражения. Эксперименты показали, что совки могут избегать в темноте столкновений со встречными акустическими отражателями, но только на фоне эмиссии собственных щелчков. Позже в сходных экспериментальных условиях перед бабочкой была обнаружена особая зона (мертвая зона), внутри которой наблюдалось резкое снижение вероятности маневров подопытных насекомых после восприятия эха от преград (Лапшин, 1995). Другими словами, реакции подопытных совок зависели от относительных координат встречных предметов.

Предварительные расчеты показали, что эхолокационная система совок имеет небольшой радиус действия (Лапшин, 1999), поэтому следующим этапом в развитии эхолокационной гипотезы стало исследование способности бабочек воспринимать импульсные сигналы, следующие с малой (порядка 0.5 мс) задержкой после эмиссии собственных щелчков (Лапшин, Воронцов, 2000а). Такие задержки соответствуют расстояниям, соизмеримым с габаритами самого насекомого. В этих опытах было обнаружено, что совки *Amphipyra perflua* и *Crino (Blepharita) satura* в от-

вет на ретрансляцию эхоподобных стимулов начинают чаще издавать щелчки. Использование эффекта учащения эмиссии в качестве признака реакции дало возможность проводить статистическую оценку достоверности получаемых данных прямо в ходе эксперимента. Это в свою очередь позволило измерять индивидуальные пороги и, следовательно, количественно оценивать параметры эхолокационной системы бабочек. Ретрансляционный метод позволяет также исследовать способность к эхолокации представителей других таксономических групп насекомых.

Важнейшая характеристика эхолокатора - функция восстановления чувствительности воспринимающей системы после излучения зондирующего импульса. Ее исследование базируется на методиках, позволяющих определять индивидуальные эхолокационные пороги с точностью порядка 2 дБ. Подобная точность акустических измерений возможна только при взаимной фиксации в пространстве излучателя стимулов и объекта исследования. В этом смысле ретрансляционная методика, включающая идею так называемого "закрепленного полета", на сегодняшний день находится вне конкуренции по отношению к другим способам определения слуховых порогов летящих насекомых.

Изучение процесса восстановления чувствительности слуховой системы совок после эмиссии щелчка показало, что минимальные пороги реакций соответствуют времени задержки стимулов 0.5 мс. При уменьшении задержки до 0.2 мс пороги реакций возрастали на 29 дБ, т.е. почти в 30 раз (Лапшин, Воронцов, 2003). Эти опыты показали, что эхолокатор совок адаптирован к восприятию отражений от препятствий, находящихся в ближней зоне, в пределах 5-15 см от бабочки.

С помощью ретрансляционного метода можно решать задачи, выходящие за рамки эхолокационной проблематики. Например, использование модификации метода, когда в ответ на собственную эмиссию бабочке в условиях закрепленного полета предъявляли не импульсный сигнал, а тональную звуковую посылку, позволило открыть у совок эффект быстрых частотных перестроек слуховой системы (Воронцов, Лапшин, 2002). В этих опытах было показано, что представления о слухе ночных бабочек, основанные на данных только электрофизиологических экспериментов, имеют мало общего с реальностью.

Из сказанного выше не должно складываться впечатление, что ретрансляционный метод не имеет своих слабых сторон - это, естественно, не так. Главный его недостаток - присутствие рядом с насекомым двух предметов, создающих "пассивное" эхо, - микрофона и излучателя. Есть несколько способов частичного подавления таких

отражений, но совсем убрать "пассивное" эхо невозможно. Сведения о физических ограничениях методики следует учитывать при планировании работы и обработке полученных результатов. Не меньшее значение имеет также адекватный учет особенностей поведения объектов в экспериментальных условиях.

Предлагаемая работа содержит описание ретрансляционного метода, показавшего свою эффективность при исследовании эхолокации у ночных чешуекрылых.

ОБЩЕЕ ОПИСАНИЕ МЕТОДА РЕТРАНСЛЯЦИИ

Как уже было сказано выше, ретрансляционный метод основан на принципе переизлучения подопытному насекомому эхоподобных стимулов. Эта идея была реализована в экспериментальной установке, схема которой представлена на рис. 1. Перед опытом бабочку (7) приклеивали теплым воском к концу тонкого поводка (2) механооптического датчика горизонтального смещения (3), позволявшего параллельно с акустической активностью регистрировать маневры насекомого. Издаваемые подопытным насекомым щелчки регистрировали микрофоном (4) (4135 Brüel & Kjaer). Сигналы с выходов датчика движения и микрофона через усилители (5 и 6) поступали на аналогово-цифровой преобразователь - АЦП (7), связанный с компьютером - ПК (5). Компьютер управлял электронным ключом (9). Когда ключ был открыт, каждый щелчок бабочки, если его амплитуда на расстоянии 4 см от тела насекомого превышала в пике 70 дБ УЗД, через электронную схему запускал генератор эхоподобного стимула (10). Единичный стимулирующий акустический импульс по своим физическим параметрам был сходен со щелчком совки (длительность сигнала примерно 100 мкс, спектральные максимумы на 60 и 80 кГц). После нормирования амплитуды на аттенуаторе (77) и усиления (12) стимулирующие сигналы поступали на конденсаторный излучатель (13). Широкими стрелками на схеме рис. 1 обозначены цифровые каналы передачи данных и управления.

Задержка ретранслированных стимулов относительно собственных щелчков бабочки обычно составляла 0.5 мс. Таковой временной интервал соответствует дальности 8 см от насекомого до виртуальной преграды. При ретрансляции запаздывание стимула относительно собственного щелчка складывалось из времени распространения акустической волны от бабочки (1) к микрофону (4), программно установленной задержки при преобразовании сигнала в электронном генераторе (10) и времени движения волны от излучателя (13) обратно к бабочке.

После излучения стимулирующего щелчка повторный его запуск от микрофона блокировался специальной электронной схемой примерно на 6 мс. Тем самым подавлялись результаты прямого действия стимула на микрофон и, как следствие, возможность генерации звуков, непосредственно не связанных с активностью самого насекомого.

Для имитации естественных изменений эхолокационной обстановки рядом с летящей бабочкой интервал готовности к ответу (т.е. когда электронный ключ был открыт) был представлен четырьмя последовательными частями длительностью 0,2 с каждая. В трех промежуточных интервалах аппаратура не отвечала эхом насекомому. Цикл готовности к ретрансляции примерно соответствовал динамике изменения уровня эха при пролете бабочки мимо четырех плоских преград. Введение режима прерывистой стимуляции повысило вероятность появления ответных реакций подопытных насекомых, несмотря на уменьшение общего времени акустического взаимодействия бабочек с аппаратурой. Далее в тексте мы будем называть стимулом весь такой цикл готовности при наличии на его фоне хотя бы одного акустического контакта (т.е. связанной пары: собственный щелчок бабочки - эхостимул). За начало автоматического отсчета времени стимула длительностью 1,4 с принят момент первого контакта такого контакта ("стартовый" щелчок).

После каждой регистрации реакции бабочки на эхостимулы следовала аналогичная регистрация, но без звуковой стимуляции (контрольная). Введение контроля позволило более полно оценить характер поведения бабочек в промежутках между стимулами. Интервалы между рабочими и контрольными регистрациями составляли в среднем 6 с и менялись от раза к разу случайным образом в пределах 3-9 с. Во время контрольных регистраций синхроимпульс программно отключался от генератора стимулов. Во всем остальном управляющая программа должна была работать в обычном режиме, как бы имитируя готовность к ретрансляции.

В процессе измерения эхолокационных порогов в качестве контроля были использованы регистрации, в которых стимул не выключали, а уменьшали его амплитуду на 2-3 дБ относительно предполагаемого значения порога.

Ретранслированные сигналы в общем случае описываются большим количеством параметров, каждый из которых мог быть значимым для насекомых: амплитуда, время задержки ответа и, конечно, временная структура готовности к стимулирующему ответу, о чем уже было сказано выше. Не исключено также, что при восприятии на уровне периферической части слуховой системы имеют значение полярность начальной фазы

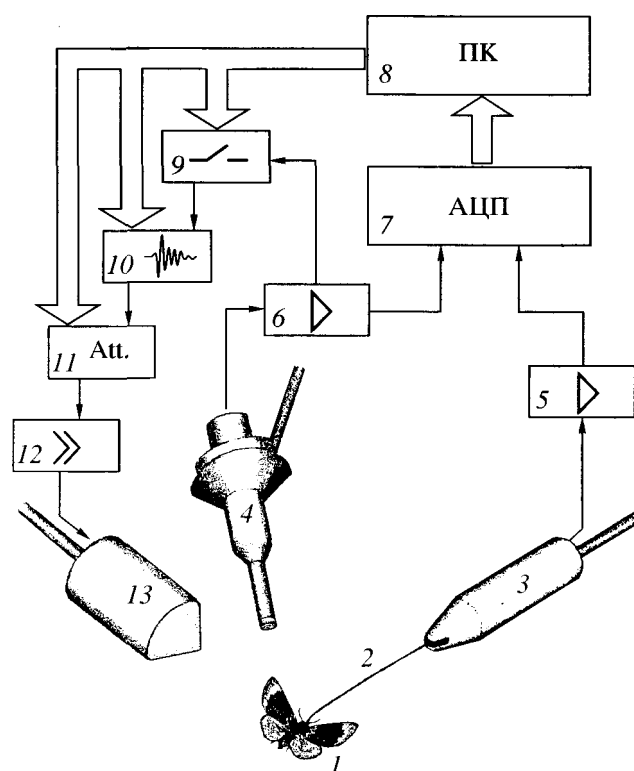


Рис. 1. Схема установки для исследования реакций совок на ретранслированные сигналы. Описание элементов схемы приведено в тексте.

щелчка, его длительность и форма частотного спектра. В целом оптимизация параметров ретранслированных сигналов представляет собой самостоятельную научную задачу и даже может в дальнейшем перейти в разработку алгоритмов акустического диалога с подопытным насекомым.

При использовании метода ретрансляции необходимо всячески уменьшать уровень акустических отражений от рабочей поверхности излучателя, регистрирующего микрофона и других элементов установки для того, чтобы "пассивное" эхо от этих предметов не маскировало стимул. Эта задача нами была частично решена путем установки наклонных плоскостей и конических насадок, снижавших уровень эха в направлении подопытного насекомого. Мембрану микрофона ориентировали под углом к направлению на бабочку, при этом отраженные от микрофона акустические волны распространялись вбок от насекомого. Перед акустическим излучателем был установлен рассеивающий конус, изготовленный из пористой бумаги. Идея такой конструкции заключалась в том, что падающая от насекомого на мембрану излучателя акустическая волна проходит поверхность конуса 2 раза - до и после отражения от мембраны. В этом случае происходит значительное подавление уровня отраженной

волны. Волны акустического стимула на пути от излучающей мембраны до бабочки преодолевают бумажный конус только один раз с затуханием 6 дБ. Это ослабление сигнала было скомпенсировано пропорциональным увеличением управляющего напряжения на выходе усилителя мощности.

Пиковую амплитуду щелчков бабочек фиксировали с помощью специально разработанного для данной задачи АЦП: в аналоговом устройстве максимальная амплитуда щелчка сначала преобразовывалась в постоянное напряжение, а уже затем в цифровой код.

Успешность поведенческого опыта с насекомым в закрепленном полете во многом определяется соответствием темпов его двигательной активности и смены ключевых моментов экспериментальной программы. В наших опытах оперативное управление ходом эксперимента осуществлялось компьютером и, если того требовали поставленные задачи, без непосредственного участия человека.

Обработка полученных результатов включала построение гистограмм распределения щелчков в пределах интервалов времени регистрации, как при предъявлении стимулов, так и контрольных. За "0" при отсчете времени приняты моменты эмиссии бабочкой первого щелчка на фоне готовности стимулирующей установки к ответу (при суммации данных по рабочим регистрациям) либо начала программной имитации готовности к ответу (контрольные гистограммы). Вывод о достоверности или недостоверности различий в числе зарегистрированных импульсов на равных интервалах длительностью 1.4 с до и на фоне стимуляции проверяли по парному критерию Вилкоксона при уровне значимости $H_0 < 0.05$ (Лакин, 1990). Собственные щелчки бабочек, от которых начинался отсчет времени стимула (либо его программной имитации), относили к предшествовавшей стимулу фоновой активности насекомого.

При измерении эхолокационных порогов различия в количестве щелчков должны были быть достоверными на уровне порога и существенно не различаться при амплитуде стимулов на 2-3 дБ ниже порогового уровня.

Программные модули оценки достоверности изменений в частоте акустической эмиссии подопытных насекомых были встроены непосредственно в программу, управляющую экспериментом. Это позволяло оперативно, сразу после окончания опыта, делать вывод о наличии или отсутствии реакции насекомого на стимул.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фоновая эмиссия щелчков

Наличие фоновой акустической активности у подопытного насекомого - необходимое условие

для проведения опыта с ретрансляцией, поскольку стимул, по определению, формируется только в ответ на собственный щелчок. От уровня фоновой активности насекомого существенно зависит успех всего опыта.

Совки в условиях закрепленного полета обычно щелкают редко и нерегулярно. В качестве критерия достаточности нами установлена средняя частота эмиссии 1 акустический импульс в секунду (рис. 2, а). При таком темпе излученный бабочкой щелчок с большой вероятностью совпадет по времени с интервалом ожидания стимулирующей аппаратуры (1.4 с) и, как следствие, бабочке будет ретранслирован эхоподобный стимул.

Поскольку в наших экспериментах применялась циклическая стимуляция, под фоновой активностью мы будем понимать акустическое поведение насекомого за пределами интервалов стимуляции и ближайшего последствия (вне интервала длительностью 2.8 с от первого эхолокационного контакта в каждом сеансе ретрансляции).

Совки *Enargia paleacea* Esp. в эксперименте обычно начинали щелкать через 5-15 мин после начала полета. Попытки их как-то стимулировать приводили к подавлению эмиссии дополнительно еще на несколько минут. Однако подобную форму акустического поведения можно рассматривать скорее как исключение. Совки *Blepharita satura* Schiff. и представители рода *Amphipyra* в большинстве случаев начинали издавать щелчки с самого начала опыта. Затем, в течение 3-5 мин полета, если не было каких-либо внешних воздействий, наблюдалось постепенное снижение активности вплоть до полного "выключения" акустической эмиссии.

Щелчки совок следуют во времени не совсем случайно. Некоторые формы группирования этих импульсов в пары или серии были описаны ранее (Лашин, Воронцов, 20006). За счет статистических закономерностей в изменении интервалов между щелчками оценка влияния стимуляции на акустическую эмиссию может оказаться существенно искаженной. Особенно опасной с точки зрения потенциальных артефактов является квазирегулярная пачечная эмиссия щелчков (рис. 2, б). Генерация очередной пачки импульсов может провоцироваться стимулами разных модальностей, например внешними звуками или резким движением экспериментатора в поле зрения насекомого. Если у бабочки наблюдалась также фоновая генерация отдельных щелчков, то ретрансляционный ответ может вызвать сильный пачечный разряд, обычно сопровождающийся стереотипным рывком насекомого в сторону. На суммарных гистограммах такая активность обычно выглядит как сильная реакция на стимулы, поэтому для снижения вероятности ошибочных выводов в программу экспериментов были включены кон-

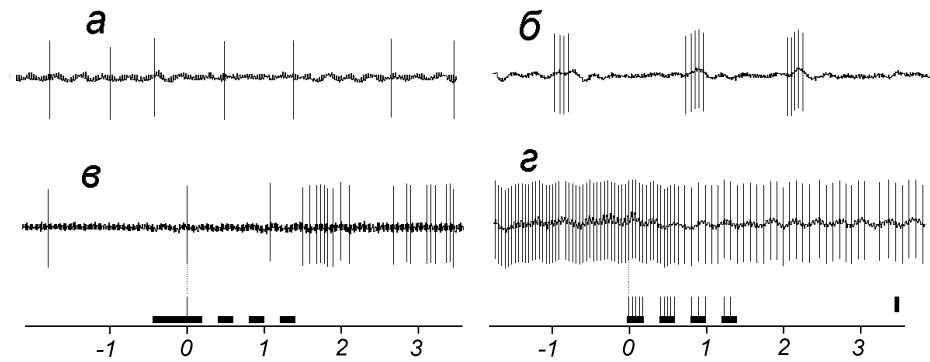


Рис. 2. Примеры фоновой акустической активности совок: *а* - редкие щелчки, следующие с интервалом порядка 1 с (*A. perflua*); *б* - "пачечная" активность (*E. paleacea*); *в* - усиление фоновой активности после ретрансляции бабочке стимулов с уровнем на 2 дБ ниже порога чувствительности (*B. satura*); *г* - уменьшение частоты акустической эмиссии в результате действия надпороговой стимуляции (*E. occulta*). По горизонтальным осям - время в секундах от первого акустического контакта. Масштаб отклонения бабочки от положения равновесия (широкая вертикальная линия в правой части рисунка) - 0.5 мм.

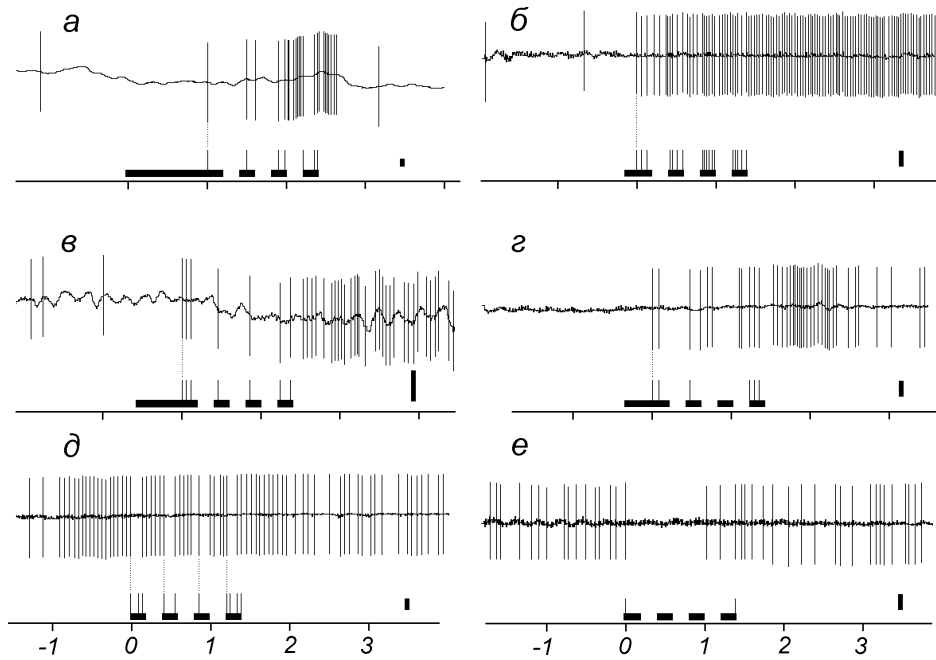


Рис. 3. Примеры реакций совок на ретрансляцию эхоподобных щелчков. Учащение эмиссии щелчков: *а* - *A. fucosa* (65 дБ), *б* - *E. paleacea* (40 дБ), *в* - *A. segetum* (35 дБ), *г* - *E. paleacea* (29 дБ). Подавление акустической активности: *д* - *B. satura* (29 дБ), *е* - *B. satura* (20 дБ). Непрерывные линии отражают смещение бабочек в горизонтальной плоскости, смещение линии вниз соответствует стремлению насекомого повернуть от источника стимула. Вертикальные линии — моменты эмиссии бабочками эхолокационных сигналов. По горизонтальным осям - время в секундах от первого акустического контакта. Черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды готовности установки к ретрансляции, общее время стимуляции 1.4 с (в сумме 4 фрагмента длительностью по 0.2 с и три пассивных участка); вертикальные линии на фоне готовности - моменты появления ретранслированных эхосигналов. Масштаб отклонения бабочки от положения равновесия (широкая вертикальная линия в правой части рисунка) - 0.5 мм.

трольные регистрации. Эффект фоновой пачечной активности наблюдался у всех исследованных видов совок, но наиболее сильно у *Mythimna turca* L. и *Anaplectoides prasina* F., в меньшей степени у представителей *Ephesia fulminea* Scop. и *Amphipyra pyramidea* L. Экземпляры с характерным ритмичес-

ким рисунком акустической активности в опытах старались не использовать, а при формировании результирующей гистограммы из накопленных данных исключали все сомнительные реализации. При их "опознании" помогал анализ осциллограмм двигательной активности насекомого.

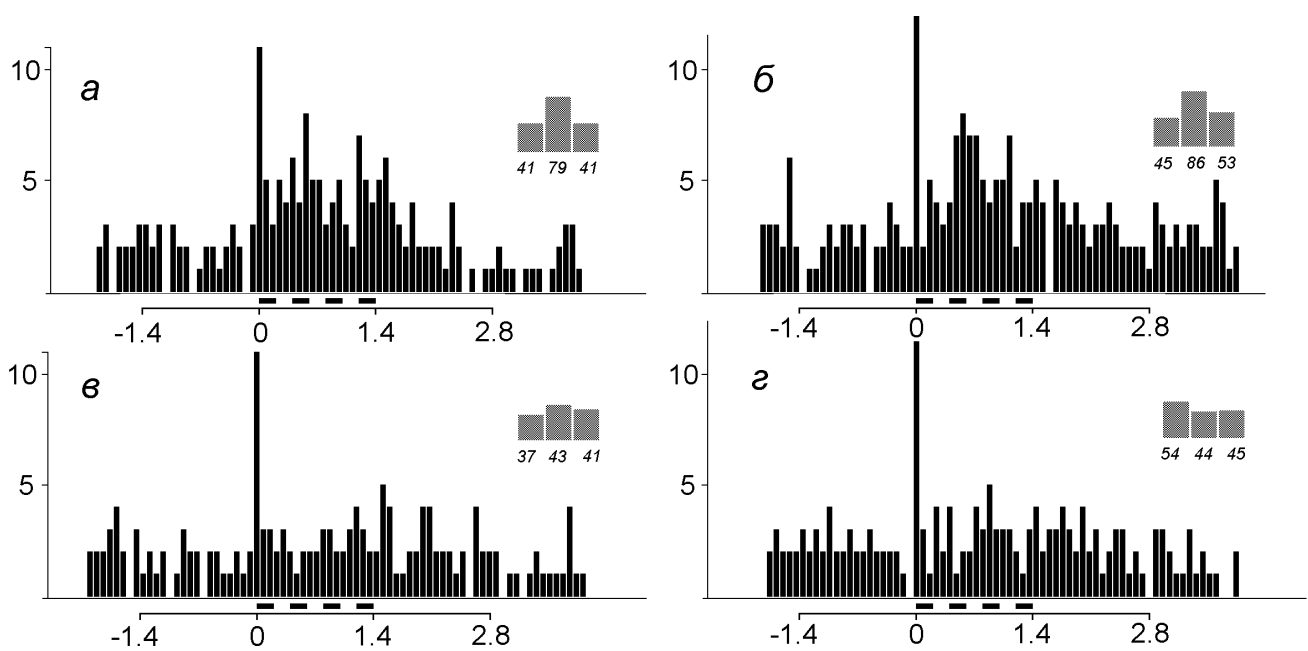


Рис. 4. Гистограммы распределения акустических щелчков совок. Точке "0" на оси времени соответствует момент первого акустического контакта насекомого со стимулятором; по вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Четырьмя черными прямоугольниками (от 0 до 1.4 с) обозначены периоды готовности аппаратуры к ретрансляции. Стимулы: *а* - синтезированные эхоподобные щелчки с амплитудой 60 дБ УЗД; *б* - ретранслированные собственные сигналы бабочки с ослаблением -25 дБ; *а, в* - опыт, контроль (*X. c-nigrum*); *б, г* - опыт, контроль (*T. atriplicis*). Каждая гистограмма построена по результатам 10 регистрации. Высота каждого из трех 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. При контроле (*в, г*) стимулирующая аппаратура не отвечала бабочке ретранслированными сигналами.

Нередко в середине опыта, обычно после повторного закрепления бабочки на датчике движения, эффект пачечной активности у нее исчезал полностью.

Фоновая активность совок в промежутках между сеансами ретрансляции существенно зависела от амплитуды эхостимулов. Наиболее заметный эффект длительного (несколько минут) учащения эмиссии щелчков обычно наблюдался непосредственно после первой стимуляции с уровнем на 1 – 2 дБ ниже порога (рис. 2, *в*). Сигналами, на 6 дБ и более превышавшими порог, можно было частично подавить эмиссию (рис. 2, *г*), однако стабильность и знак таких реакций неоднозначно зависели от уровня стимулов. По опыту экспериментальной работы с совками складывается впечатление, что степень подавления или усиления фоновой активности в надпороговой области определялась еще какими-то неучтенными факторами.

Стимуляция влияла также на структуру распределения интервалов между щелчками в сторону группирования импульсов в последовательность серий (такая тенденция видна на рис. 3, *в* и *е* в правых частях осциллограмм). При построении контрольных гистограмм подобная структурированность эмиссии приводила к

Повышенной неравномерности огибающей графика вслед за стартовым" щелчком (рис. 4, *в, г*).

Основные типы реакций

Все рабочие осциллограммы ответов совок на эхоподобные стимулы (рис. 3) оформлены по единому типу: центральная линия, на которую наложены быстрые колебания - это осциллограмма смещения бабочки в горизонтальной плоскости. Сдвиг линии вверх соответствует стремлению насекомого лететь к источнику эха, вниз - от источника. На осциллограммы наложены вертикальные линии, отмечавшие моменты эмиссии бабочкой щелчков. По горизонтальной оси внизу текущее время в секундах с момента первого эхолокационного контакта. Черными полосами на оси абсцисс обозначены периоды такого состояния стимулирующей аппаратуры, когда она была готова ответить эхом на каждый акустический щелчок насекомого. Отдельными черточками выше полосы готовности к стимуляции обозначены моменты ретрансляции эхоподобных стимулов.

Учащение акустической эмиссии. На фоне невысокой фоновой активности (средняя частота повторения щелчков $< 3 \text{ с}^{-1}$) наиболее типичная форма реакции совок на

ретрансляцию - учащение эмиссии щелчков (рис. 3, а, б). Именно реакция такого рода в сопоставлении с предшествовавшей стимулу фоновой активностью служила исходным материалом для последующего статистического анализа достоверности реакций тестируемого экземпляра (обычно при таком анализе использовались результаты 10 последовательных предъявлений однотипных стимулов (рис. 4, а, б)). Следует отметить, что в канале, соответствующем "0", число накопленных импульсов либо равно, либо больше общего числа регистрации, использованных при построении гистограммы, так как начало отсчета стимула (либо его имитации) всегда совпадало с моментом эмиссии собственного щелчка бабочки. Это приводило к появлению на гистограммах узких пиков, занимающих один канал в точке "0".

Реакция учащения зачастую начиналась только после второго или третьего подкрепления стимулом (рис. 3, а), но затем, в процессе многократного тестирования, бабочки начинали чаще щелкать сразу после первых эхолокационных контактов, т.е. реагировали на стимуляцию с меньшими латентными периодами (рис. 3, б). Задержки ответов совок могли возникнуть из-за отсутствия каких-либо адекватных изменений в поле зрения насекомых, что вызывало их недоверие к эхолокационной информации.

При потере акустического контакта со стимулирующей аппаратурой обычно наблюдался дополнительный прирост активности (рис. 3, б-г). Собственно, именно на основе этих наблюдений период готовности к стимуляции нами был разделен тремя пассивными промежутками. В таком режиме, несмотря на меньшее время готовности аппаратуры к ретрансляции, наблюдалась в среднем более высокая активность подопытных насекомых. Как правило, учащение становилось заметным, когда после окончания стимуляции один или два щелчка не "подтверждались" искусственным эхом. Резкое исчезновение эха для бабочки скорее всего означало ошибку в ориентации и, следовательно, необходимость многократной перепроверки данных. Сходный эффект был зарегистрирован нами ранее при предъявлении совок на экране изображения летящего им навстречу ствола дерева. В этих опытах учащение щелчков начиналось при "сближении со стволом" и затем продолжалось еще несколько секунд, уже после исчезновения изображения с экрана (Лапшин, 1996). По-видимому, совки начинают чаще щелкать при утере визуального или эхолокационного контакта с препятствием, которое только что находилось "непосредственно рядом".

При частной эмиссии щелчков ($>10\text{ с}^{-1}$) нередко наблюдалась инверсия ответа - реакция выражалась в

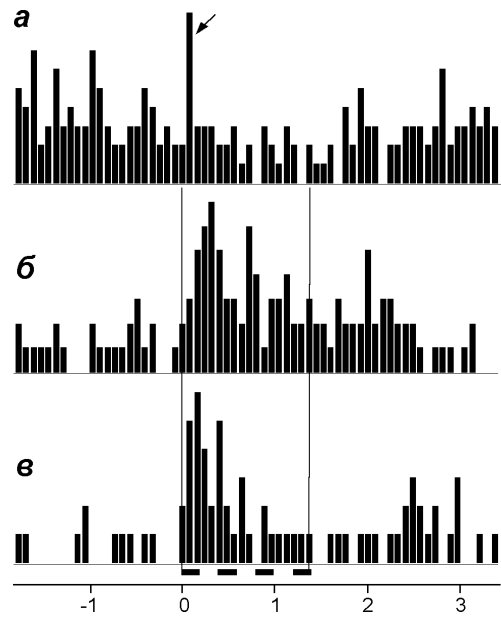


Рис. 5. Гистограммы распределения акустических щелчков совки *A. ipsilon* в процессе ее стимуляции ретранслированными сигналами (Лапшин, 2000). По горизонтальной оси - время в секундах от первого акустического контакта. По вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. При больших уровнях стимула (а - 70 дБ УЗД) наблюдалось подавление акустической активности бабочки, которое сменилось ростом активности при стимуляции более слабыми сигналами (б - 60 дБ и в - 50 дБ УЗД). Стрелкой указан пик, соответствующий тем щелчкам, которые бабочка излучала сразу после первого акустического контакта. Щелчки первого контакта при построении гистограмм не учтены. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений.

вытормаживании активности на время от 60 мс до 1-2 с - бабочки как бы "запинались" на первом - втором эхолокационном контакте (рис. 3, д, е). Признаки такого вытормаживания реально наблюдаемы только при высокой частоте эмиссии.

Амплитуда эхоподобных стимулов существенно, но не всегда предсказуемо влияла на характер ответов совок. Например, из трех исследованных экземпляров *Agrotis ipsilon* Hfn. два реагировали учащением в обычной форме на стимуляцию с базовой амплитудой эхостимулов 70 дБ УЗД. Однако одна бабочка отвечала снижением темпа эмиссии, но с очень характерной деталью: вскоре после первого эхолокационного контакта следовал повторный щелчок (рис. 5, а). При амплитуде стимулов 60 дБ УЗД у того же экземпляра наблюдалось существенное учащение импульсации (рис. 5, б). Эта тенденция сохранилась при еще более низкой амплитуде ответных щелчков - 50 дБ УЗД (рис. 5, в) (Лапшин, 2000). В последующих экспериментах индивидуальный подбор амплитуды стимулов позволил увеличить вероятность регистрации ответов

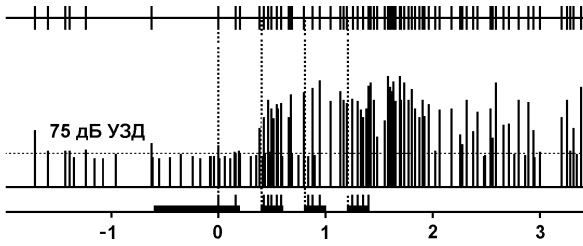


Рис. 6. Пример реакции совки *A. pyramidea* на ретрансляцию эхоподобных стимулов. Отдельные щелчки представлены вертикальными линиями, высота которых линейно соответствует пиковой амплитуде. По горизонтальной оси - время с момента первого акустического контакта со стимулирующей аппаратурой. Пунктирная линия - уровень срабатывания формирователя эхоподобных стимулов. На линейке вверху отмечены моменты появления импульсов на выходе формирователя. Реакция бабочки была выражена в учащении щелчков и увеличении их амплитуды.

подопытных насекомых и в дальнейшем перейти к измерению эхолокационных порогов.

Двигательные ответы бабочек на ретранслированные сигналы. Анализ осциллограмм горизонтального смещения бабочек во время контрольных регистрации показал высокую изменчивость спонтанной двигательной активности у большинства исследованных экземпляров. Без всякого видимого внешнего воздействия совки совершали резкие маневры либо двигательные низкочастотные колебания из стороны в сторону. На таком фоне отдельные рывки насекомых в качестве реакций на стимулы выглядели недостаточно убедительными.

Нами была проанализирована двигательная активность представителей видов *Amphipyra perflua* F., *A. pyramidea*, *B. satura*, показавших достоверные реакции на эхоподобные стимулы (Лапшин, Воронцов, 2000а). Реакцией считали синхронное со стимулом отклонение бабочки от положения равновесия (например, рис. 3, в). В сумме по 190 предъявлениям результаты анализа получились следующие: положительный эхотаксис - 10%; отрицательный эхотаксис - 9%; отсутствуют значимые двигательные изменения - 81%.

По наблюдениям Редера у совков наблюдается резкое падение вероятности поведенческих ответов при ограничении их маневров. Например, в свободном полете вероятность проявления двигательных реакций совков на звук составляла 90% (Roeder, 1964), тогда как в закрепленном полете - всего 20% (Roeder, 1967). Мы получили сходную с данными Редера вероятность двигательных реакций бабочек: только в 19% случаев наблюдались изменения в маневрировании насекомых, которые можно было бы интерпретировать как их реакции на стимулы. Возможные

причины низкой вероятности двигательных ответов в наших опытах - недостаточная адекватность ретранслированных сигналов реальному эху или отсутствие зрительного подкрепления.

Вызванные изменения амплитуды щелчков бабочек. При формировании синхроимпульсов, необходимых для запуска эхоподобных стимулов, из всего потока звуков, издаваемых летящим насекомым, аппаратно выделяются наиболее громкие из них, с пиковой амплитудой более 70 дБ УЗД. Эта мера защищает канал стимуляции от шумов, связанных с полетом (Waters, Jones, 1994). Таким образом, в критерии реакции насекомого (учащение эмиссии щелчков) неявным образом присутствует амплитуда щелчка в качестве нормирующего параметра. По этой причине регистрируемый в опыте эффект учащения мог наблюдаться как при реальном возрастании темпа акустической эмиссии, так и при увеличении уровня излучаемых бабочкой сигналов. В реальности имели место оба эффекта - у совков ответное учащение эмиссии нередко сопровождалось ростом амплитуды щелчков.

На рис. 6 показан сложный вариант модуляции параметров акустического ответа на ретрансляцию эхоподобных стимулов. Исходно подопытная бабочка щелкала довольно часто. При таком режиме эмиссии для повышения "контрастности" регистрируемых реакций уровень срабатывания амплитудного дискриминатора был поднят с исходных 70 до 75 дБ УЗД. На рисунке каждый щелчок изображен на оси времени вертикальной чертой, высота которой линейно соответствует пиковой амплитуде щелчка (независимо от его поляриности).

На рис. 6 видно, что в спонтанной активности подопытной бабочки изредка наблюдались акустические импульсы надпороговой амплитуды (т.е. более 75 дБ УЗД), один из которых и стал "стартовым" в цикле стимуляции (ноль на временной шкале - начало отсчета от первого эхолокационного контакта). Далее наблюдалось резкое увеличение как частоты повторения щелчков, так и их амплитуды (на 6-7 дБ). В течение первой секунды стимуляции произошло разделение сигналов по уровню на две обособленные группы. В одной группе (уровень менее 75 дБ УЗД) амплитуда в процессе стимуляции не изменялась, но произошло снижение частоты следования щелчков. Темп их повторения постепенно стал восстанавливаться со второй секунды, уже после окончания цикла ретрансляции.

Основные изменения наблюдались в пределах второй группы сигналов с амплитудой, исходно превышавшей 75 дБ УЗД. Процесс усиления активности начался перед вторым периодом стимуляции (0.3 с по шкале времени) и дополнительно усилился на фоне действовавшей ретрансляции.

Далее последовало снижение частоты эмиссии, но без уменьшения амплитуды щелчков. Второй этап резкого увеличения темпа эмиссии опять же начался до начала четвертого периода готовности к акустическому ответу (примерно 1.1 с), затем был поддержан ретрансляцией и продолжался в последствии с постепенным уменьшением амплитуды щелчков и частоты их генерации.

Таким образом, в опытах с ретрансляцией нами был обнаружен феномен разделения генерируемых бабочкой импульсов на две группы, различающиеся по пиковой амплитуде и динамике ее изменения. Такое разделение логично связать с тем, что акустические генераторы совок представляют собой две симметрично расположенные пары комплементарных зон на скутуме метаторакса и в основании передних крыльев (Лапшин, Воронцов, 2000 б), другими словами, генераторов - два. Какой из них, ипси - или контралатеральный по отношению к излучателю, дополнительно активируется бабочкой на фоне стимуляции, еще предстоит выяснить.

Изменения в амплитуде щелчков, происходящие по описанной выше схеме, наиболее характерны для первых сеансов ретрансляции. После первичной активации амплитуда щелчков сохраняется высокой в течение нескольких минут. Если до самопроизвольного спада уровня эмиссии бабочка получает эхоподобный стимул, генерация высокоамплитудных щелчков поддерживается более длительное время.

Возрастание амплитуды щелчков при лоцировании реальных преград должно приводить к пропорциональному росту уровня эха на входе слуховой системы. Возможно, что корреляция амплитуды прямого и отраженного сигналов является для совок важным фактором в логике обработки эхолокационной информации.

СТИМУЛЯЦИЯ СОВОК ПЕРЕИЗЛУЧЕННЫМИ СОБСТВЕННЫМИ ЩЕЛЧКАМИ

Из опытов, показавших, как происходит амплитудная модуляция акустической эмиссии совок на фоне предъявления им эхоподобных стимулов, следует вполне логичная идея стимулировать бабочек их собственными щелчками, используя для ретрансляции сигналы, зарегистрированные микрофоном. Однако в буквальном исполнении такая стимуляция невозможна, поскольку аппаратура вносит неизбежные искажения в процессе регистрации и переизлучения исходных сигналов. Поэтому следует предварительно оценить, какие искажения являются принципиальными с точки зрения чистоты эксперимента, а с какими можно мириться, по крайней мере на первых этапах проведения подобных опытов.

Первым существенным препятствием на пути реализации идеи ретрансляции бабочки ее собственных щелчков являются другие звуки, производимые самим летящим насекомым, и шумы микрофонного усилителя. Проблема в том, что отдельный щелчок даже при наиболее частой эмиссии примерно в 300 раз короче по времени интервала между щелчками. Ориентировочные расчеты показывают, что энергия щелчков становится равной энергии шумов при уровне последних 45 дБ УЗД. В то же время четвертьдюймовые широкополосные микрофоны, используемые для регистрации высокочастотных звуков, по ряду причин имеют низкую акустическую чувствительность. Для получения электрического сигнала достаточной амплитуды требуется многократное усиление сигнала с микрофона, что приводит к пропорциональному росту шумов на выходе микрофонного усилителя. В результате, если применить прямую трансляцию, насекомое будет стимулироваться в основном не задержанными во времени собственными сигналами, а техническими шумами.

Эта проблема может быть частично разрешена, если электронными средствами подавить помехи в паузе между щелчками. Однако такая система по определению является пороговой. При высоком пороге срабатывания существует опасность подавления эхолокационных щелчков небольшой амплитуды, а при низком пороге увеличивается вероятность пропуска на выход стимулятора шумовых выбросов, не связанных с активностью подопытного насекомого.

Вторая проблема - неизбежное искажение спектра исходного сигнала излучателем - связана с уже обсуждавшейся проблемой борьбы с "пассивным" эхом. Дело в том, что при выполнении требования уменьшить размер или форму излучателя неизбежно, вследствие физических закономерностей, будет изменяться передача отдельных составляющих спектра и, как следствие, искажаться форма излучаемого щелчка.

Третья проблема связана с нормированием стимула. В типовой схеме опыта подопытной бабочке в качестве ответа на ее щелчки излучали акустические импульсы фиксированной амплитуды (в пределах одной регистрации). В норме, перед началом и в конце эксперимента аппаратура калибруется по амплитуде, поэтому в любой момент опыта с высокой надежностью известны характеристики стимулов.

В случае ретрансляции бабочке ее собственных щелчков основным нормирующим параметром становится коэффициент ослабления сигнала при его прохождении от микрофона к излучателю и далее к бабочке. Измерение этого параметра с помощью стандартной калибровочной аппаратуры представляет собой сложную

задачу и требует учета геометрических характеристик экспериментальной зоны вокруг насекомого, знания особенностей диаграммы направленности акустического излучения и некоторых других параметров.

Список видов совок, представители которых показали достоверные реакции на ретранслированные эхоподобные щелчки

Вид	Подсемейство	Количество опытов	Амплитуда стимулов, дБ УЗД
<i>Ephesia fulminea</i> Scop.	Catocalinae	2	71
<i>Amphipyra pyramidea</i> L.	Amphipyrinae	11	33-71
<i>Amphipyra perflua</i> F.		6	36-71
<i>Amphipyra tragopoginis</i> L.		1	38
<i>Trachea atriplicis</i> L.		2	65*
<i>Enargia paleacea</i> Esp.		31	24-49
<i>Hydraecia micacea</i> Esp.		2	68
<i>Hydraecia petasitis</i> Dbl.		1	68
<i>Amphipoea fucosa</i> F.		3	65-70
<i>Archanara sparganii</i> Esp.		1	72
<i>Blepharita satura</i> Schiff.	Cuculliinae	32	22-71
<i>Lithophane furcifera</i> Hufn.		1	38
<i>Meganephria oxyacanthae</i> L.		5	49-68
<i>Hadula trifolii</i> Hufn.	Hadeninae	2	65,70
<i>Tholera cespitis</i> F.		1	65
<i>Agrotis ipsilon</i> Hufn.	Noctuidae	3	50-70
<i>Agrotis segetum</i> Schiff.		3	25-30
<i>Noctua fimbriata</i> Sch.		2	67,71
<i>Anaplectoides prasina</i> Den.		1	60
<i>Euxoa tritici</i> L.		1	55
<i>Xestia c-nigrum</i> L.		2	60,71
<i>Eurois occulta</i> L.		1	47
<i>Pyrrhia umbra</i> Hufn.	Heliotioninae	1	63

При подготовке к таким экспериментам первые две трудности нам удалось решить, а третья осталась нерешенной из-за отсутствия точных сведений о пространственных характеристиках акустического излучения совок. Тем не менее, пробный эксперимент был проведен и на представителе "трудного" для ретрансляционных опытов вида *Trachea atriplicis* L. В этом опыте был получен результат в виде достоверного учащения ответной эмиссии (рис. 4, б). Коэффициент ослабления стимулирующего сигнала приблизительно составлял 25 дБ, т.е. ретранслированный щелчок возвращался к бабочке ослабленным в 18 раз по сравнению с ее собственным сигналом.

Несмотря на первые положительные результаты, эти эксперименты были признаны пока бесперспективными с точки зрения ценности получаемых результатов. Однако в будущем, уже при использовании бинауральной стимуляции, такой метод формирования стимулов может стать основным.

СПОСОБНОСТЬ К ВОСПРИЯТИЮ ЭХА ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ РАЗЛИЧНЫХ ПОДСЕМЕЙСТВ СОВОК

Наблюдения за численностью совок в Подмоскowie показали, что многие виды ночных бабочек не дают массового лета на световые или аттрактантные приманки. За одно лето в среднем можно рассчитывать на поимку от одного до нескольких экземпляров определенного вида, что затрудняет получение однородного экспериментального материала даже на протяжении нескольких рабочих сезонов. С этой точки зрения метод ретрансляции больше подходит для пробных исследований, так как с его помощью можно работать и получать достоверные данные с отдельными представителями того или иного таксона. Напротив, для экспериментов на карусельной установке (Лапшин и др., 1993) требуется сравнительно большая (несколько десятков) выборка устойчиво щелкающих насекомых. С учетом перечисленных обстоятельств метод ретрансляции в нашей работе стал основным при исследовании эхолокационных способностей совок разных видов.

В таблице приведен список 23 видов, представители которых показали достоверные реакции на ретранслированные эхоподобные щелчки, следовавшие с задержкой порядка 0.5 мс относительно собственных сигналов бабочек. В колонках таблицы против названий видов бабочек приведено количество опытов, в которых было получено достоверное увеличение темпа эмиссии подопытных насекомых в ответ на стимуляцию. Указана пиковая амплитуда использовавшихся стимулов. Звездочкой (65*) обозначено примерное значение амплитуды эхоподобных сигналов при ретрансляции

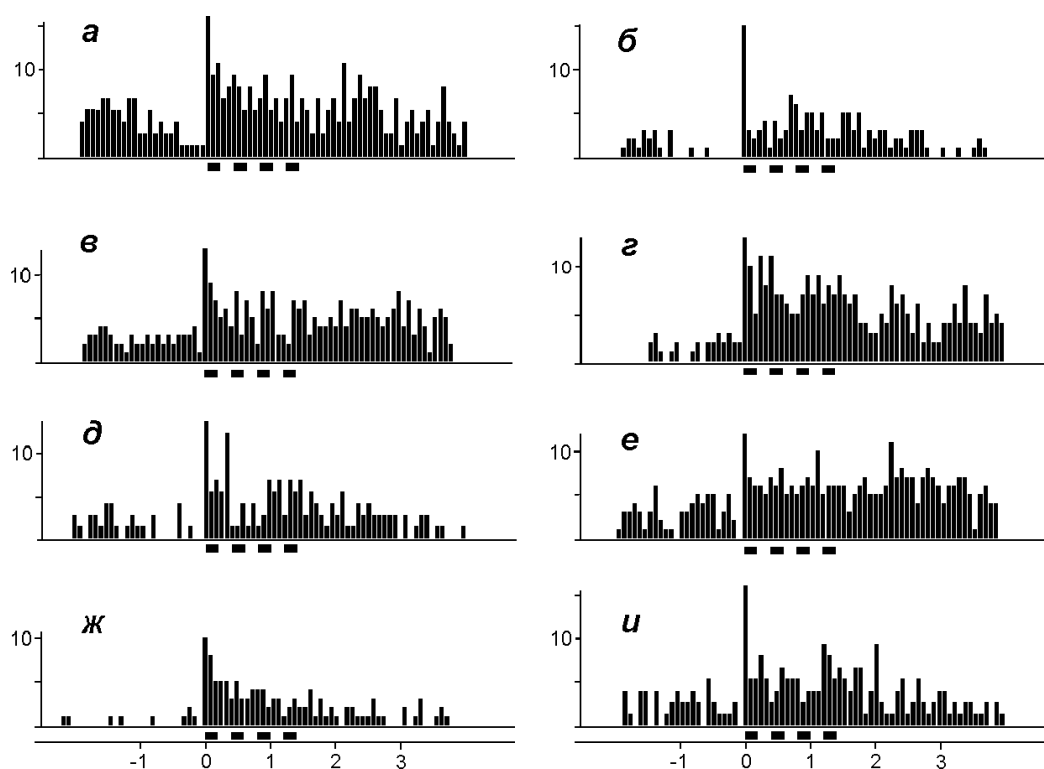


Рис. 7. Гистограммы распределения акустических щелчков совок (в скобках указана пиковая амплитуда стимулов УЗД): а – *E. fulminea* (71 дБ); б – *H. micacea* (68 дБ); в – *A. fucosa* (65 дБ); г – *M. oxyacanthae* (68 дБ); д – *H. trifolii* (70 дБ); е – *T. cespitis* (65 дБ); ж – *N. fimbriata* (71 дБ); з – *P. umbra* (63 дБ). По горизонтальным осям - время в секундах от первого акустического контакта. По вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений стимулов. Контрольные гистограммы из тех же опытов не приведены.

совке *T. atriplicis* ее собственных щелчков. Поскольку амплитуда щелчков совок варьировала во времени (например, как на рис. 6), таким же непостоянством характеризовались и ретранслированные сигналы.

КОММЕНТАРИИ К НЕКОТОРЫМ ИССЛЕДОВАННЫМ ВИДАМ СОВОК

Catocalinae

***E. fulminea*:** трудный объект с точки зрения исследования способности к эхолокации, так как после первого же предъявления эхоподобного стимула бабочки, как правило, переходили на режим пачечной активности (излучение серий щелчков). Пачки сопровождалась (или являлись следствием) изменений в характере полета. Эти спорадические вспышки активности, следовавшие с интервалом в 3-20 с, могли провоцироваться акустической, зрительной или тактильной стимуляцией. Из 15 исследованных экземпляров для 11 была характерна именно такая форма активности. При обработке результатов, полученных на совках данного вида, необходим анализ

контрольных гистограмм и осциллограмм двигательной активности. У двух бабочек с малой выраженностью пачечной активности удалось получить достоверные изменения средней частоты щелчков в ответ на ретрансляцию (пример на рис. 7, а).

Amphipyginae

***A. pyramidea*:** способность совок этого вида воспринимать эхо и реагировать на него долгое время оставалась под вопросом. Так, на первых этапах изучения реакций бабочек на ретрансляцию из 15 экземпляров *A. pyramidea* достоверное увеличение средней частоты эмиссии щелчков на фоне стимуляции было получено у 4 бабочек. В целом для вида различия оказалась недостоверными (Лапшин, Воронцов, 2000а). Тогда же было высказано предположение, что параметры стимулов в этих опытах не соответствовали естественным.

Последующие исследования показали, что совки *A. pyramidea* перестают реагировать на однотипные стимулы после 3 - 4 последовательных предъявлений.

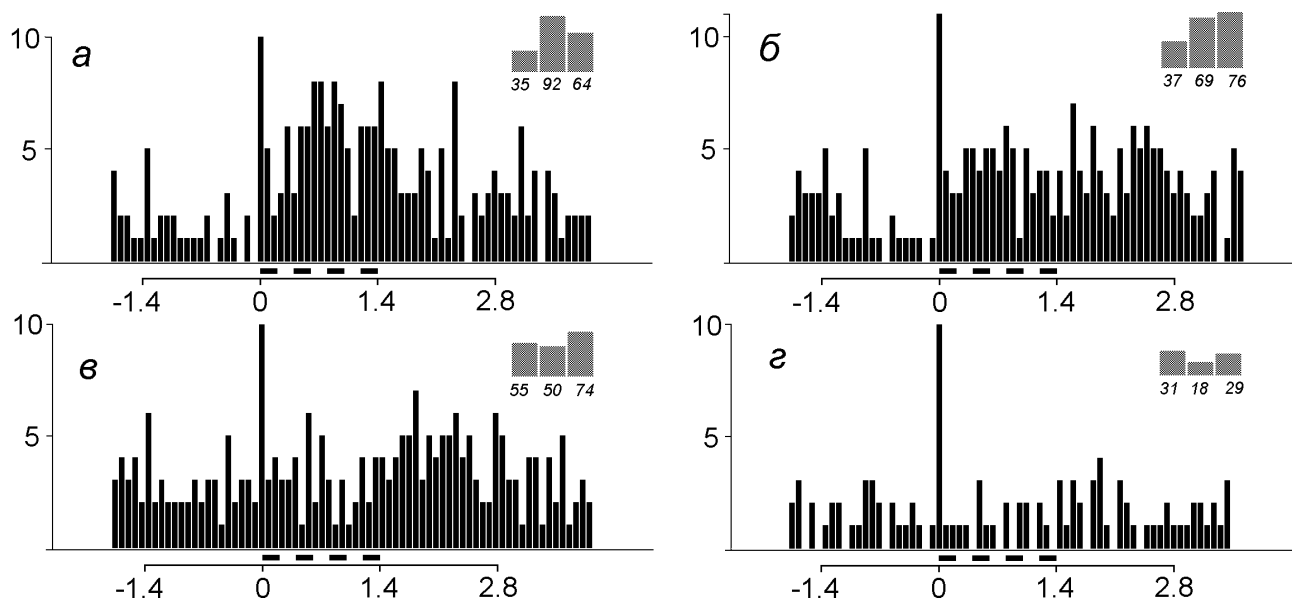


Рис. 8. Гистограммы распределения шелчков совок: *а, б* - при надпороговой; *в, г* - при подпороговой стимуляции; *а* - *A. pyramidea*, 37 дБ УЗД; *б* - *B. satura*, 29 дБ УЗД; *в* - *A. pyramidea*, 35 дБ УЗД; *г* - *B. satura*, 26 дБ УЗД. Обозначения на рисунке аналогичны рис. 4.

Для повышения эффективности стимуляции следовало периодически менять амплитуду ретранслированных шелчков в сторону либо уменьшения, либо увеличения и затем, уже при новом значении, несколько раз повторять стимуляцию. Такая особенность поведения совок требовала ручного управления экспериментальной установкой. В результате удалось измерить эхолокационные пороги последовательно у шести шелкавших экземпляров. При времени задержки эхостимулов 0.5 мс индивидуальные пороги варьировали в пределах 33-40 дБ УЗД. Среднее и наиболее вероятное значение эхолокационных порогов совок данного вида составляет 36 дБ УЗД. По этим результатам можно также сделать вывод для вида в целом, что совки *A. pyramidea* способны воспринимать эхо от собственных шелчков. Пример гистограммы распределения шелчков приведен на рис. 8, *а*.

***A. perflua*:** из 17 исследованных экземпляров увеличение средней частоты эмиссии акустических шелчков в ответ на стимуляцию наблюдалось у 10 бабочек, из них у 6 это превышение было достоверным. В целом для всей группы исследованных совок данного вида эффект оказался также достоверным по критерию Вилкоксона ($H_0 < 0.05$) (Лапшин, Воронцов, 2000а).

***T. atriplicis*:** работа с этими бабочками осложнена нестабильностью их индивидуальной акустической активности. В августе 2001 г. (до 20.08) из 20 исследованных экземпляров только два издавали шелчки (соотношение 10:1). Затем относительное количество шелкавших бабочек резко увеличилось (2:1).

В этот период нами были проведены пробные эксперименты с ретрансляцией совок собственным сигналам. Из двух отмеченных в таблице экземпляров один был протестирован обычным способом, т.е. с предъявлением синтезированных стимулов, а одному ретранслировали его собственные шелчки. Суммарная гистограмма распределения ответной импульсации приведена на рис. 4, б.

***E. paleacea*:** первый вид, у представителей которого удалось измерить эхолокационные пороги при разных задержках стимула относительно собственных шелчков бабочек (Лапшин, Воронцов, 2003). При задержке 0.5 мс порог реакций в виде учащения ответной эмиссии составлял в среднем 31 ± 1.5 дБ УЗД (указана ошибка средней для $N = 8$). На основании этих же опытов по критерию Вилкоксона (при $H_0 < 0.05$) можно обосновывать способность к эхолокации *E. paleacea* в целом для вида.

При измерении эхолокационных порогов следует учитывать влияние "пассивного" эха от акустического излучателя. Можно дать примерную оценку этого влияния, используя данные об особенностях восприятия совок парных шелчков (в нашем случае один шелчок - "пассивное" эхо, второй - стимул). Как показали измерения разных авторов, чувствительность совок к парным шелчкам на 3 - 4 дБ выше, чем к одиночным импульсам той же амплитуды (Tougaard, 1996; Лапшин, Федорова, 1996). С учетом этих данных измеренные нами пороги могут быть соответственно на 3 - 4 дБ ниже истинных значений для одиночного эха. Однако в

тексте при описании результатов приведены исходные данные измерений без коррекции, поскольку бабочка в естественной обстановке редко имеет дело с одиночными отражениями.

В Подмоскowie численность пойманных совок *E. paleacea* меняется от сезона к сезону от нескольких экземпляров до нескольких сотен. За период наших исследований (1987-2003 гг.) массовый вылет этих бабочек наблюдался в 1993 и 2000 гг. Такие колебания численности создают большие трудности при планировании экспериментов с участием совок данного вида.

***H. micacea*:** в рамках наших исследований вид считался совершенно бесперспективным, поскольку на протяжении нескольких лет работы на базе лаборатории в Чашникове (44 км к северо-западу от Москвы) нам ни разу не удалось зарегистрировать у этих совок самопроизвольную акустическую эмиссию в виде устойчивой последовательности импульсов (было исследовано не менее 12 экземпляров). Только при стимуляции брюшка или антенн *H. micacea* иногда издавали отдельные щелчки, которые по своим параметрам не отличались от обычных сигналов совок других видов.

При проведении исследований на базе биостанции ИБР РАН "Кропотово" (110 км к юго-востоку от Москвы) в ходе опыта, имевшего задачу, не связанную с ретрансляцией, совка *H. micacea* в закрепленном полете стала издавать щелчки, после чего экспериментальная установка была программно переключена в режим ретрансляции. Затем, последовательно в двух опытах, на этом и другом экземпляре того же вида, удалось получить достоверные ответы на эхоподобные стимулы (рис. 7, б). Этот факт требует в будущем более осторожного подхода к решению вопроса об акустической пассивности исследуемых видов совок.

***A. fucosa*:** после первых предъявлений ретранслированных сигналов бабочки начинали непрерывно щелкать. Для продолжения эксперимента приходилось увеличивать пороговый уровень запуска стимулов до 85 – 90 дБ УЗД, т.е. ответная стимуляция инициировалась только от наиболее громких щелчков. Все три исследованных экземпляра продемонстрировали достоверное увеличение средней частоты повторения регистрируемых сигналов (рис. 7, е). Наиболее выраженные ответы отмечены при амплитуде стимулов 67 дБ УЗД, при увеличении уровня стимуляции до 72 дБ УЗД у одной бабочки наблюдались признаки подавления акустической эмиссии.

Cuculliinae

***B. satura*:** обладают самой высокой слуховой чувствительностью из всех исследованных нами видов совок. Измеренный методом ретрансляции эхолокационный порог *B. satura* составлял 26 ± 1 дБ УЗД

(указана ошибка среднего для $N = 8$). Совки этого вида, как правило, начинали щелкать сразу после запуска полета и демонстрировали контрастные реакции на ретранслированные стимулы (рис. 8, б). Из всех исследованных нами видов представители *B. satura* наиболее убедительно показали способность воспринимать сигналы, сходные с эхом от собственных щелчков.

После стимуляции громкими звуками (например, 60 – 70 дБ УЗД) совки этого вида с высокой вероятностью начинали издавать пачечные серии щелчков, которые обычно сопровождалось стереотипными двигательными паттернами. Лет совок *B. satura* от года к году стабильный и массовый, начинается примерно с середины августа.

***M. oxyacanthae*:** совки этого вида примерно в 50% случаев прекращали полет еще до окончания программы опыта. Из-за характерной для *M. oxyacanthae* задержки учащения щелчков по отношению к началу стимуляции (рис. 7, з) принятый нами тест на достоверность, как правило, не выполнялся. При дальнейших исследованиях, по-видимому, потребуются подбор адекватной амплитуды стимулов и иная формулировка критерия реакции.

Hadeninae

***H. trifolii*:** на эхо реагировали две бабочки из трех исследованных, способность воспринимать эхоподобные стимулы была успешно проверена дважды на одном экземпляре при амплитуде стимула 67 и 70 дБ УЗД (рис. 7, д).

***T. cespitis*:** реагировавшая на стимул бабочка (у другой исследованной совки этого вида реакция не наблюдалась) щелкала непрерывно на каждый взмах. Уровень формирования стимула был увеличен до 77 дБ УЗД. Зарегистрировано достоверное возрастание числа громких щелчков в ответ на ретрансляцию стимулов с амплитудой 65 дБ (рис. 7, е).

Noctuiinae

***A. ipsilon*:** три из пяти исследованных бабочек реагировали на эхоподобную стимуляцию, причем одну удалось протестировать четыре раза и в трех случаях получить достоверное учащение акустической эмиссии (часть из полученных в этих опытах гистограмм приведена на рис. 5). Эксперименты с остальными двумя экземплярами пришлось прекратить из-за выраженной "пачечной" активности подопытных бабочек. В целом вид перспективен с точки зрения постановки на нем измерительных экспериментов, к тому же существует технология разведения совок этого вида в культуре (Монастырский, Горбатовский, 1991).

N. fimbriata: из трех исследованных экземпляров два показали достоверное учащение (рис. 7, ж).

X. c-nigrum: достоверное учащение щелчков наблюдалось у двух экземпляров из восьми исследованных. Амплитуда стимуляции в одном случае была равна 71 дБ УЗД, во втором - 60 дБ УЗД (рис. 4, а).

Heliothinae

P. umbra: из двух исследованных экземпляров у одного была сильная "пачечная" активность, не позволившая провести опыт, а вторая бабочка продемонстрировала типичный ответ на ретрансляцию (рис. 7, и).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Десятилетняя история экспериментального исследования эхолокации у ночных чешуекрылых неразрывно связана с ретрансляционной методикой, которая параллельно прошла несколько этапов своего идейного и конструктивного развития. Так, если в наших первых опытах удавалось зарегистрировать только отдельные реакции бабочек на эхоподобные стимулы (Лапшин и др., 1993), то теперь, после значительного усовершенствования метода, работа активно продвигается в двух направлениях: оценка эхолокационной чувствительности модельных видов и изучение распространенности эхолокации в пределах семейства совок. Возможность получать достоверные данные при тестировании единичных особей позволила определить способность к эхолокации 23 видов совок, в том числе представленных в сборах несколькими экземплярами. Нет также видимых ограничений на использование ретрансляционного метода при исследовании способности к эхолокации других семейств ночных чешуекрылых.

Однако для успешного измерения эхолокационных порогов необходимо знать особенности поведения объекта в экспериментальной обстановке. Дефицитом таких знаний, в частности, можно объяснить широкий диапазон значений амплитуды стимулов, при которых были получены ответные реакции бабочек (таблица). По-видимому, эти данные еще будут уточняться, но уже на сегодняшний день они указывают на перспективность работы с тем или иным таксоном, обозначая направления и границы поиска.

Авторы благодарят сотрудника кафедры энтомологии МГУ М.В. Фёдорову и заведующего биостанцией ИБР РАН В.В. Цыганова за помощь при проведении экспериментальных работ и профессора Н.А. Тамарину за ценные замечания, высказанные при обсуждении материалов данной работы.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ № 96-04-50881, 02-04-48256 и 02-04-63036К.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Д.Д., Лапшин Д.Н., 2002. Частотная перестройка слуховой системы акустически активных бабочек-совок (Noctuidae, Lepidoptera) // ДАН. Т. 386. С. 415-417.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.
- Лапшин Д.Н., 1995. Эхолокационная ориентация совок (Noctuidae: *Amphipyra perflua*) // Сенсорные системы. Т. 9. № 4. С. 77-84.
- Лапшин Д.Н., 1996. Влияние зрительных стимулов на динамику акустической эмиссии совок (*Amphipyra perflua*: Noctuidae) // Сенсорные системы. Т. 10. № 3. С. 79-87.
- Лапшин Д.Н., 1999. Эхолокационная система ночных бабочек // Энтомологическое обозрение. Т. 78. № 1. С. 22-39.
- Лапшин Д.Н., 2000. Ультразвуковая эхолокация ночных бабочек // Российская наука: грани творчества на грани веков: Сб. научн.-популяр. статей / Под ред. акад. Скулачева В.П. М.: Науч. мир. С. 252-260.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д., 2000а. Реакции ночных бабочек-совок (Lepidoptera, Noctuidae) на ретранслированные эхо-сигналы // Сенсорные системы. Т. 14. № 2. С. 156-166.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д., 2000б. Ультразвуковая эмиссия совок (Lepidoptera, Noctuidae): основные параметры и возможные механизмы их генерации // Зоол. журн. Т. 79. № 10. С. 1189-1202.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д., 2003. Чувствительность совок *Enargia paleacea* Esp. (Lepidoptera, Noctuidae) к эхоподобным стимулам // ДАН. Т. 390. № 4. С. 565-567.
- Лапшин Д.Н., Федорова Д.Н., 1996. Реакции тимпанных органов совок (*Amphipyra perflua*: Noctuidae) на импульсные ультразвуковые сигналы // Сенсорные системы. Т. 10. № 1. С. 5-17.
- Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д., 1993. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 93-105.
- Монастырский А.Л., Горбатовский В.В., 1991. Массовое разведение насекомых для биологической защиты растений. М.: Агропромиздат. 240 с.
- Roeder K.D., 1964. Aspects of the noctuid tympanic nerve response having significance in the avoidance of bats // J. Insect. Physiol. V. 10. P. 523-546.
- Roeder K.D., 1967. Turning tendency of moths exposed to ultrasound while in stationary flight // J. Insect. Physiol. V. 13. P. 878-888.
- Tougaard J., 1996. Energy detection and temporal integration in the noctuid A1 auditory receptor // J. Comp. Physiol. V. 178. №5. P. 669-677.
- Waters D.A., Jones G., 1994. Wingbeat-generated ultrasound in noctuid moths increases the discharge rate of the bat-detecting A1 cell // Proc. R. Soc. Lond. V. 258. P. 41 - 46.

Retransmission of Echo-like Signals: Methods and Results of Studies on Nocturnal Moths (Insecta)

D. N. Lapshin*, D. D. Vorontsov**

**Institute for Information Transmission Problems. RAS*

127994 Moscow, Bol'shoy Karetny per., 19

***Kol'tsov Institute of Developmental Biology, RAS*

117808 Moscow, Vavilova Str., 26

e-mail: lapshin@iitp.ru

Studies of capability to echolocate in nocturnal moths using the method of echo-signal retransmission are described in detail. During retransmission the insect was presented not with the echo from some real object but with electronically generated echo-like signal which appears following the certain delay after insect's own acoustic signal. In that way the artificial echo from non-existent obstacle is produced. In the current study the delay was set to 0.5 ms that corresponds to a distance of about 8 cm from obstacle. At the same time there was no any single movement of any object near the flying insect therefore the activities of sensory systems other than auditory did not cause systematical influence on results obtained. Noctuid moths (Noctuidae, Lepidoptera) are acoustically active insects. They are capable of producing ultrasonic clicks during flight. The most typical response of a moth to the retransmission of echo-like stimuli is an activation of own clicks emission that is often accompanied with rise in click amplitude. Using the activation of emission as a criterion of moth's response to the echo-like stimulation we measured echolocational thresholds in three species: *Amphipyra pyramidea* (36 dB SPL), *Enargia paleacea* (31 dB SPL) and *Blepharita satura* (26 dB SPL). The ability to echolocate was also demonstrated in 20 species of subfamilies Catocalinae, Amphipyrinae, Cuculliinae, Hadeninae, Noctuinae, Heliiothinae.