

УДК 595.786:591.582.4

АКУСТИЧЕСКОЕ ИЗЛУЧЕНИЕ ОТ ЛЕТАЮЩИХ СОВОК (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE)

© 2007 г. Д. Н. Лапшин¹, Д. Д. Воронцов²

¹Институт проблем передачи информации РАН, Москва 127994, Россия

²Институт биологии развития РАН, Москва 117808, Россия

e-mail: lapshin@iitp.ru

Поступила в редакцию 20.06.2006 г.

Измерены характеристики акустического излучения, сопровождающего полет совок (Noctuidae). Низкочастотная часть спектра призывков полета составлена рядом обергармоник частоты маховых движений (30-50 Гц) с общей тенденцией к снижению спектральной плотности в сторону высоких частот. Количество отчетливо выраженных гармоник обычно не превышало 17. Среднеквадратичный уровень звукового давления волн от машущих крыльев бабочек составлял 70-78 дБ УЗД. Помимо низкочастотных компонентов, полет совок, как правило, сопровождался короткими ультразвуковыми всплесками, состоявшими из одного или нескольких (до 4) импульсов. Большая часть энергии таких призывков сосредоточена в диапазоне 7-150 кГц. Моменты генерации всплесков были приурочены к двум фазам взмаха: в период пронации крыльев в верхнем положении и в начале движения крыльев вверх от нижней точки. У большинства исследованных экземпляров пиковая амплитуда всплесков варьировала в пределах 55-65 дБ УЗД на расстоянии 6 см от тела насекомого. Однако у представителей 9 видов не удалось зарегистрировать какие-либо высокочастотные призывки. В таких случаях шум полета бабочек в диапазоне частот 2-20 кГц не превосходил приведенный к входу шум микрофонного усилителя (18 дБ УЗД). Обсуждаются возможные механизмы возникновения высокочастотных призывков полета, влияние этих шумов на функционирование слуховой системы и проблема акустического демаскирования бабочек перед летучими мышами. В ходе проведенных акустических измерений также были уточнены спектральные характеристики эхолокационных щелчков совок.

Как известно, ночные чешуекрылые и, в частности, бабочки-совки (Noctuidae) являются объектами охоты многих видов летучих мышей (Миляновский, 1970; Swift, Racey, 1983; Anderson, Racey, 1991; Funakoshi, Yamamoto, 1996; Rostovskaya et al., 2000). В ходе эволюции у совок развилось защитное поведение, основанное на раннем слуховом обнаружении эхолокационных сигналов хищников (Roeder, Treat, 1957, 1961; Roeder, 1964, 1966, 1969). В качестве ответной меры многие виды летучих мышей, приближаясь к жертве, снижают громкость собственных сигналов или вообще перестают их излучать, полагаясь преимущественно на пассивную локацию звуков, издаваемых летящим насекомым (Anderson, Racey, 1991; Faure et al., 1993; Faure, Barclay, 1994; Fullard, Dawson, 1997). В тактике охоты этих хищников большое значение имеет также улавливание шумов полета насекомого в ситуациях, когда потенциальная жертва находится вне зоны чувствительности их локатора (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Таким образом, для уменьшения риска быть обнаруженными бабочкам предпочтительно снижать уровень призывков, сопутствующих их полету.

Логика исследования взаимоотношений летучих мышей и чешуекрылых требует привлечения объективных сведений о физических характеристиках акустических потоков, сопровождающих полет как бабочек, так и летучих мышей. Первоначально были опубликованы данные о звуках, производимых бабочкой, зажатой в пальцах экспериментатора (Anderson, Racey, 1993). Однако опираться в последующих исследованиях на оценки, полученные подобным образом, было бы неразумно - условия полета бабочек в этих опытах были слишком далеки от реальных. Спустя год вышла другая статья с результатами измерения физических характеристик ультразвуковых шумоподобных всплесков, возникавших у совок синхронно с каждым взмахом (Waters, Jones, 1994). Пиковая амплитуда этих шумов составляла ~60 дБ УЗД (Уровень Звукового Давления) на расстоянии 1 см от бабочки, спектр широкий с максимумом 60 кГц.

Совки в полете машут крыльями с частотой 30 - 50 раз в секунду. В процессе взмаха их передние крылья в своем нижнем положении образуют между собой угол 90-120°, тогда как в верхней точке сходятся до видимого соприкосновения. Скоростная видеосъемка показала приурочен-

ность шумовых всплесков к моментам контакта вершин задних крыльев (Waters, Jones, 1994). На этом основании Уотерсом и Джонсом (1994) было высказана гипотеза, что зарегистрированные ими щелчки возникали у летевших бабочек при крыловых соударениях.

Тема шумов полета стала более актуальной после получения данных о реальной слуховой чувствительности интактных совок. Оказалось, что значения порогов реакций бабочек, выраженных в учащении эмиссии ими щелчков, весьма малы – 10 - 30 дБ УЗД (Воронцов, Лапшин, 2002; Лапшин, Воронцов, 2000, 2003, 2005а). Для достижения столь высокой чувствительности уровень сопутствующих полету шумов предположительно должен быть либо соизмерим, либо меньше значений слуховых порогов. В то же время, амплитуда высокочастотных импульсов, зарегистрированных Уотерсом и Джонсом, превышала поведенческие пороги в среднем на два порядка. Исходя из столь явного несоответствия, мы поставили задачу исследовать динамику генерации и спектральные параметры призывков, издаваемых совками в "закрепленном" полете, то есть в тех же экспериментальных условиях, в которых ранее были измерены слуховые пороги этих бабочек (Лапшин, Воронцов, 2000; Воронцов, Лапшин, 2002; Лапшин, 2005).

В рамках проблемы акустического демаскирования совок перед хищными летучими мышами значимыми могут быть как высокочастотные акустические компоненты призывков полета, так и низкочастотные, имеющие наибольшую амплитуду в "ближнем поле". В этой связи в работе приведены также данные измерений в диапазоне частот ниже 10 кГц, но без разделения зарегистрированных сигналов на составляющие "ближнего" и "дальнего" поля.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной объем акустических измерений выполнен на совках *Amphipyra pyramidea* L. (37 экз.), *Blepharita satura* Schiff. (18 экз.), *Agrotis segetum* Schiff. (8 экз.), *Macdunnoughia confusa* Steph. (8 экз.), *Meganephria oxycanthae* L. (6 экз.), *Scoliopteryx libatrix* L. (6 экз.), *Amphipyra perflua* F. (5 экз.), *Blepharita amica* (5 экз.), *Eupsilia satellitia* L. (4 экз.), *Autographa gamma* L. (4 экз.), *Xestia c-nigrum* L. (4 экз.). Дополнительно были также проанализированы звуки, издаваемые в полете совками *Enargia paleacea* Esp., *Xestia baja* F., *Eurois occulta* L., *Tholera popularis* F., *Agrochola circellaris* Hufn., *A. macilenta* Hbn., *Hydraecia micacea* Esp. (по 2 экз.); *Catocala nupta* L., *Trachea atriplicis* L., *Diachrysis chrysitis* L., *Plusia festucae* L. (по 1 экз.). Всего в опытах было использовано 122 экз. совок. Бабочки были привлечены либо на свет лампы КГ220-1000-4 (полная мощность 1 кВт), либо на аттрактант (забродившая смесь пива с медом).

Измерения проводили в лабораторных условиях на базе биостанции Института биологии развития РАН "Кропотово" в 2004-2006 гг. в периоды с середины августа до конца сентября.

Перед опытом бабочку приклеивали теплым воском к гибкому поводку, который удерживал летящее насекомое в ограниченной области пространства перед микрофонами, расположенными на расстоянии 5-6 см сверху, справа, спереди и сзади относительно подопытного насекомого. В ходе одного опыта регистрировали сигналы с одного, двух или трех направлений в зависимости от устойчивости полета бабочки и задач эксперимента.

Первые же опыты показали, что спектральный уровень призывков полета совок на частотах более 5 кГц зачастую ниже шумов измерительной техники (имеются в виду суммарный спектр всех видов шумов, приведенных к входу микрофона), поэтому основные измерения проводили в разных частотных диапазонах разными микрофонами, добиваясь наилучшего соотношения уровня измеряемых сигналов относительно шумов каналов регистрации.

В этой связи необходимо, по-видимому, дать некоторые разъяснения по поводу взаимосвязи шумовых и частотных характеристик измерительных микрофонов. Верхняя граница чувствительности широкополосного конденсаторного микрофона определяется резонансом его мембраны, частота которого является функцией массы мембраны и силы ее продольного растяжения. В частности, по этой причине более высокочастотные микрофоны имеют сравнительно меньший диаметр и, соответственно, меньшую массу мембраны (необходимость уменьшения размера мембраны с увеличением ширины частотного диапазона связана также с условием сохранения заданных дирекциональных характеристик микрофона). В то же время, микрофоны с меньшим диаметром имеют пониженную чувствительность, так как площадь восприятия акустической энергии пропорциональна квадрату диаметра мембраны. Таким образом, при нормированном напряжении на выходе микрофонного усилителя использование более широкополосного микрофона требует большего усиления. Соответственно, на выходе усилителя уровень технических шумов также будет больше.

С учетом шумовых ограничений возможность измерять низкоамплитудные сигналы в наших опытах могла быть реализована в наибольшей мере в диапазоне частот от 10 Гц до 20 кГц (микрофон МК 102 (RFT), диаметр 1 дюйм (1"), среднеквадратичный уровень приведенного шума 18 дБ УЗД в полосе 2-18 кГц). При использовании 1/2" микрофона МК 201 шумовые свойства измери-

тельного канала несколько ухудшались - среднеквадратичный уровень шума 23 дБ УЗД, но при этом частотная полоса расширялась до 35 кГц (с учетом коррекции, выравнивающей амплитудно-частотную характеристику измерительного тракта в области верхних частот). В диапазоне до 120 кГц применяли 1/4" микрофон "B&K 4135" (Brüel & Kjær). Среднеквадратичный уровень приведенного шума при использовании этого микрофона составлял 43 дБ УЗД с учетом влияния полосового фильтра 2-120 кГц на выходе микрофонного усилителя.

При измерениях в диапазоне 2 - 160 кГц был использован комплект оборудования фирмы G.R.A.S., включавший 1/4" (40BF) или 1/8" (40DP) сменные микрофоны, предусилитель 26AB и блок питания 40HF (при использовании 1/8" микрофона приведенный уровень шума составлял 58 дБ УЗД). Записи, полученные с помощью 1/4" и 1/8" микрофонов при последующей обработке подвергались дополнительной частотной коррекции в области 100 - 160 кГц в соответствии с заводскими калибровочными характеристиками. Акустические измерения в высокочастотной области проводили микрофонами со снятыми защитными колпачками.

Для предотвращения перегрузок усилителей сильными низкочастотными сигналами, возникавшими вследствие маховых движений бабочки, результирующая частотная характеристика канала регистрации после первых каскадов усиления была ограничена снизу фильтром первого порядка (частота среза 1 кГц). В опытах, направленных специально на регистрацию акустических волн от летящей бабочки, в качестве воспринимающей системы использовали 1" микрофонный капсюль МК 102 совместно с усилителем B&K 2203 в режиме линейной частотной характеристики.

Амплитудно-частотные характеристики регистрирующих систем контролировали измерителем B&K 2235, оснащенным микрофоном B&K 4135 (1/4"). При контроле соответствия амплитуды выходных электрических сигналов реальным акустическим уровням использовали также калибратор 05 000 MMF (VEB Metra Meß Frequenztechnik). За 0 дБ УЗД принято значение звукового давления 20 мкПа.

Сигналы с выходов микрофонных усилителей после подавления высокочастотных составляющих шумов (частоты среза фильтра 20, 50 или 200 кГц в зависимости от выбранной частоты квантования) и преобразования импеданса поступали на входы аналогово-цифрового преобразователя (АЦП) L-783 (L-CARD). При измерениях в диапазоне частот ниже 20 кГц частоту квантования устанавливали равной 44.1 кГц, ниже 35 кГц - выборку данных проводили с частотой 220.5 кГц, при использовании 1/4" или 1/8" микрофонов, чувствительных в диапазонах до 120 и 160 кГц, соответственно, частоту

квантования увеличивали до 882 кГц.

Для временной "привязки" регистрируемых звуков к движениям крыльев бабочки параллельно со звуковой информацией в память компьютера записывали импульсы, синхронизированные с крыловыми взмахами. Для формирования таких синхроимпульсов сбоку от бабочки был установлен маломощный лазер, луч которого освещал поверхность переднего крыла в фазе его приближения к верхней точке. Переменный световой сигнал, отраженный от крыловой поверхности, регистрировали фотодиодным датчиком. Электрический сигнал с выхода датчика после усиления и преобразования в прямоугольную форму поступал на устройство регулируемой задержки и далее на вход АЦП. Параллельно этот же сигнал в качестве синхронизирующего мог поступать на светодиодный стробоскоп (длительность отдельной вспышки 2 мс). С помощью такого устройства, регулируя задержку вспышки относительно синхроимпульса, можно было установить соответствие между моментами генерации синхроимпульсов и той фазой взмаха, к которой были приурочены регистрируемые акустические сигналы.

Длительность отдельных фрагментов записи обычно составляла 3 - 6 с (100 - 300 периодов крыловых взмахов подопытного насекомого). После каждой регистрации следовала запись контрольного фрагмента, перед началом которого подопытную бабочку убрали из зоны чувствительности микрофонов.

При проведении акустических измерений мы постоянно имели в виду то обстоятельство, что какие-либо манипуляции экспериментатора с подопытной бабочкой могли нарушить целостность крыльев насекомого или прилежащих крыльям структур (например, тегул). Вследствие таких повреждений вполне возможно было образование центров механической неустойчивости на кутикулярной поверхности, деформация которых под воздействием периодической нагрузки могла бы сопровождаться щелчками или другими призвуками, чуждыми нормальному полету насекомого. В этой связи в ходе измерений особое внимание обращали на случаи особенно "тихого" полета бабочек, либо на ситуации, когда щелчки или другие призвуки появлялись не в начале опыта, а спустя некоторое время после запуска подопытной бабочки в полет.

Эксперименты проводили под управлением авторских компьютерных программ. Получаемые данные сохраняли в памяти компьютера в общепринятом формате (Wave - цифровой аудиостандарт, совместно разработанный фирмами Microsoft и IBM), позволяющем при последующем анализе данных использовать программные звуковые редакторы и спектроанализаторы сторонних разработчиков.

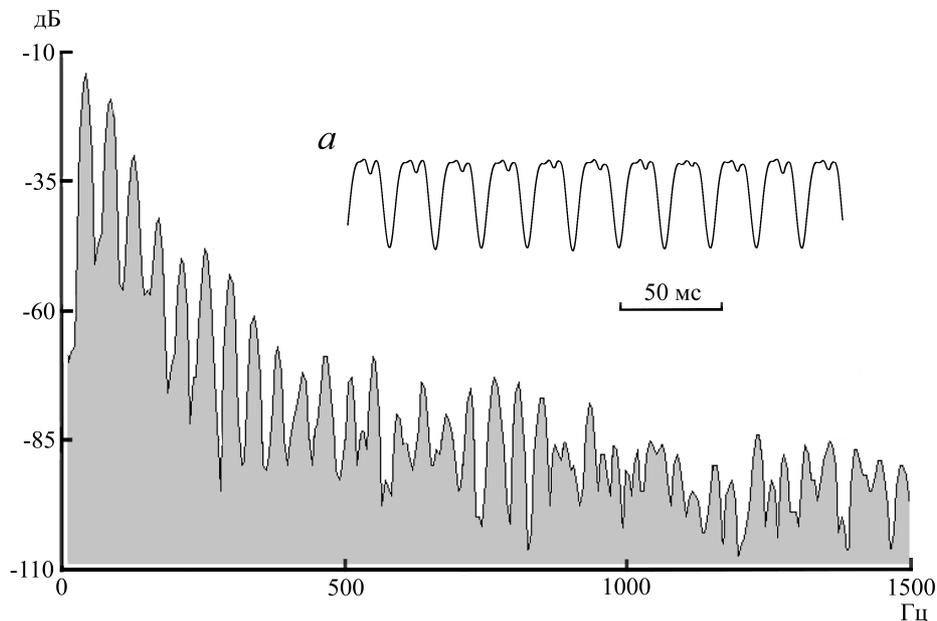


Рис. 1. Низкочастотная часть спектра призвуков полета совки *Agrochola circellaris*. По оси абсцисс - частота, по оси ординат - спектральная плотность звукового давления. Уровню 0 дБ соответствует значение спектральной плотности 0.05 Па/Гц; *a* - фрагмент осциллограммы сигнала с выхода микрофонного усилителя (микрофон расположен над летящим насекомым).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Низкочастотные призвуки полета. При полете бабочек возникают аэродинамические вихри и акустические волны с частотой маховых движений крыльев и ее обергармониками. Возмущенные потоки воздуха остаются за летящим насекомым, образуя вихревой след (Бродский, 1988), в то время как низкочастотные акустические волны (частота взмахов у представителей исследованных видов совок 30 - 50 Гц) распространяются радиально от источника, резко уменьшаясь по амплитуде с увеличением дальности.

Сигналы, зарегистрированные микрофоном, расположенным над летящими бабочками, имели явно несинусоидальную форму, связанную, в первую очередь, со сложной динамикой движения крыльев насекомых. Низкочастотная часть спектра призвуков полета составлена рядом обергармоник частоты маховых движений (30-50 Гц) с общей тенденцией к снижению спектральной плотности в сторону высоких частот. Количество выраженных пиков в спектре определялось, в первую очередь, стабильностью частоты взмахов и составляло обычно 12 -17. Наибольшее число обергармоник в спектре (не менее 22) было зарегистрировано у совки *A. circellaris* (рис.1). Среднеквадратичный уровень звукового давления низкочастотных волн от летевших бабочек составлял 70-78 дБ УЗД на расстоянии 6 см от тела насекомого.

Контроль изменчивости колебаний воздушного

давления в вихревом следе показал, что насекомые в ходе опыта непрерывно пытались совершать маневры. На осциллограммах рис.2 визуально угадываются вариации колебаний, тяготеющие к ритмам кратного деления частоты взмахов (на два - рис. 2а; на три или на пять - рис. 2б). По-видимому, формирование двигательных паттернов с характерным временем реализации, кратным двум или более периодам взмаха представляет собой базовое свойство моторной программы. В этой связи следует упомянуть неоднократно описанный нами эффект "кратного деления" при генерации совками непрерывной последовательности эхолокационных щелчков (Лапшин, 1996; Лапшин, Воронцов, 2000, 2005). Однако в отличие от эмиссии щелчков маневрированию подопытных бабочек не была свойственна высокая стабильность ритма кратного деления.

Ультразвуковые акустические всплески. Помимо низкочастотных волн от машущих крыльев полет большинства исследованных совок сопровождался короткими акустическими всплесками. Для таких сигналов, независимо от их приуроченности к той или иной фазе взмаха, как правило, была свойственна сложная временная структура. Щелчок, кажущийся единым целым в интервале, соответствующем периоду взмаха, при рассмотрении в меньших временных масштабах разделялся на два или несколько (до четырех) компонентов (рис. 3). Спектральные характеристики отдельных составляющих такой группы могли быть либо подобными в своих главных показателях, либо существенно различаться.

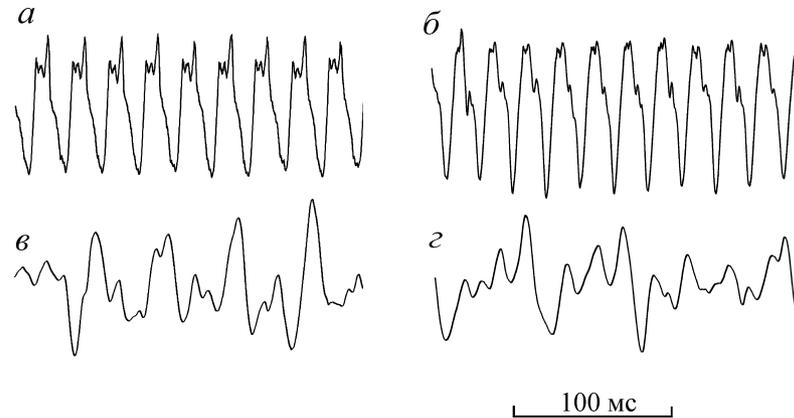


Рис. 2. Осциллограммы звукового давления рядом с летящими совками: *а, б* - низкочастотные волны от машущих крыльев (микрофон сверху относительно бабочки); *в, г* — колебания звукового давления в вихревом следе: *а, в* - *Agrochola macilenta*; *б, г* - *Plusia festucae*.

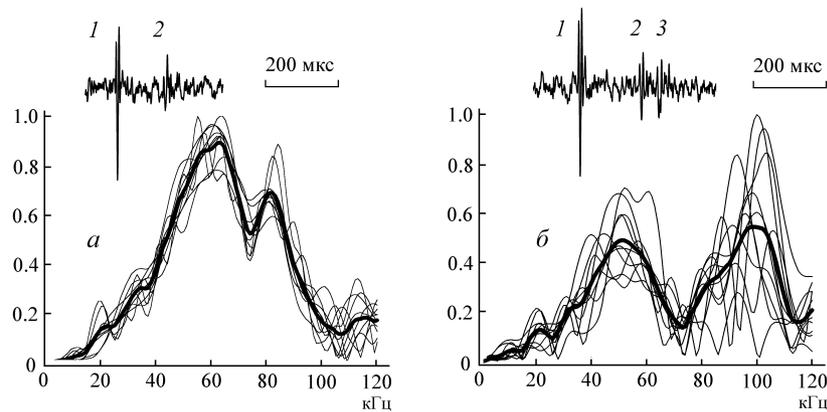


Рис. 3. Осциллограммы и спектры кратных ультразвуковых всплесков (*Amphipyra pyramidea*): *а* - спектры первых импульсов в группах (1), *б* - спектры вторых импульсов в группах (2). Выделенная осциллограмма построена по результатам усреднения десяти спектров однотипных щелчков, предварительно нормированных по амплитуде. По оси абсцисс - частота, по оси ординат - уровень спектральных составляющих относительно максимального значения.



Рис. 4. Фотографии совки (вид сзади), выполненные в моменты регистрации высокочастотных акустических всплесков в верхнем положении крыльев (*а*) и при развороте плоскостей передних крыльев (*б*). Методика синхронного фотографирования описана в статье Жантиева и др. (1993).

На протяжении одной регистрации наблюдалось также чередование одиночных и кратных всплесков, приуроченных примерно к одной и той же фазе взмаха.

Наиболее мощные спектральные составляющие импульсных всплесков концентрировались в диапазоне частот 7 - 150 кГц. Эта тенденция характерна как для призывков полета (независимо от приуроченности к той или иной фазе взмаха), так и для высокоамплитудных (более 71 дБ УЗД) эхолокационных щелчков. Можно предположить, что для более слабых сигналов, имевших недостаточную амплитуду для широкополосных спектральных измерений, сохранялась та же тенденция.

Рассмотрение акустических явлений, наблюдаемых в ходе одного из циклов взмаха, удобнее начать с той фазы, когда крылья бабочки в своем движении вверх принимают вертикальное положение (рис. 4 *а*). Вершины крыльев в эти моменты

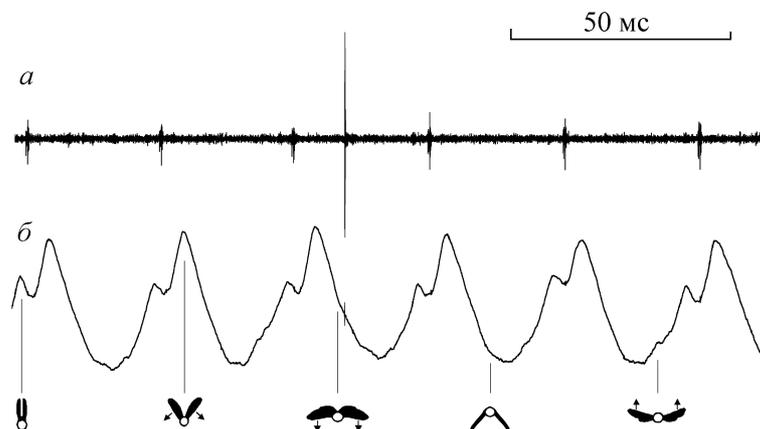


Рис. 5. Осциллограммы звуковых волн, возбуждаемых летящей совкой (*A. pyramidea*). *б* - микрофон расположен над насекомым; *а* - осциллограмма той же записи, подвергнутой частотной фильтрации в полосе пропускания 10 - 120 кГц. На рисунке схематично изображено положение крыльев бабочки в характерных фазовых точках осциллограмм, стрелками указано направление движения крыльев.

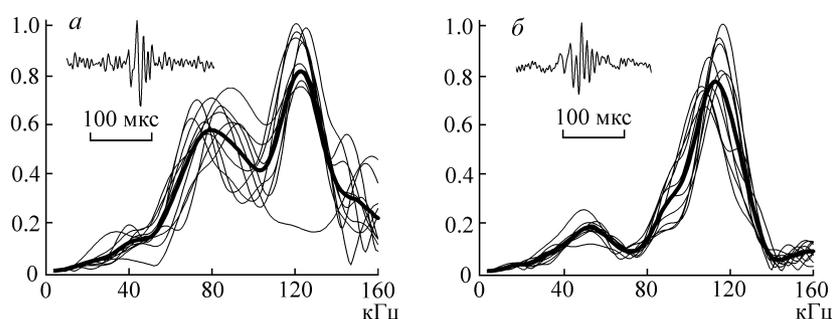


Рис. 6. Осциллограммы и спектры акустических всплесков, приуроченных к фазе верхнего положения крыльев совки *X. c-nigrum*. Одновременная регистрация двумя 1/4" микрофонами, расположенными справа (*а*) и сверху (*б*) относительно бабочки. По оси абсцисс - частота, по оси ординат - уровень спектральных составляющих относительно максимального значения.

могут соприкасаться, но такие контакты не являются обязательными элементами полета, поскольку у некоторых исследованных нами экземпляров просвет между крыльями не переключался.

Начало взмаха у совок начинается с резкого разворота плоскостей передних крыльев - пронации (рис. 4б). Этот процесс происходит настолько быстро, что проследить его развитие при помощи стробоскопа нам не удалось, из чего можно сделать вывод о соизмеримости времени разворота крыльев и длительности вспышки стробоскопа (2 мс). На осциллограмме акустического давления (микрофон над бабочкой) наблюдается локальный минимум, соответствующий скачку разрежения воздуха (рис. 5).

В период разворота крыльев, в такт с каждым взмахом обычно регистрировались одиночные, но чаще парные или групповые импульсные всплески с пиковой амплитудой 55 – 65 дБ УЗД (наиболее типичный диапазон амплитуд). Щелчки в пределах таких групп

заметно различались по форме и спектру (рис. 3, 5), амплитуда отдельных составляющих варьировала от взмаха к взмаху от ненаблюдаемого уровня до 70 дБ УЗД. В ходе одного сеанса накопления длительностью 3 с интервалы между компонентами могли меняться от долей миллисекунды до нескольких миллисекунд.

Одновременные измерения двумя 1/4" микрофонами, расположенными сверху и справа относительно подопытной бабочки, показали, что при генерации щелчка в фазе сложенных крыльев в верхнюю полусферу эффективнее излучаются более высокочастотные гармоники (рис. 6). Из этих результатов также следует, что вариации спектров щелчков, приуроченных к разным фазам взмаха, могут быть следствием разной ориентации крыловых поверхностей относительно регистрирующего микрофона.

У совок концы задних крыльев в моменты возникновения импульсных всплесков, как правило,

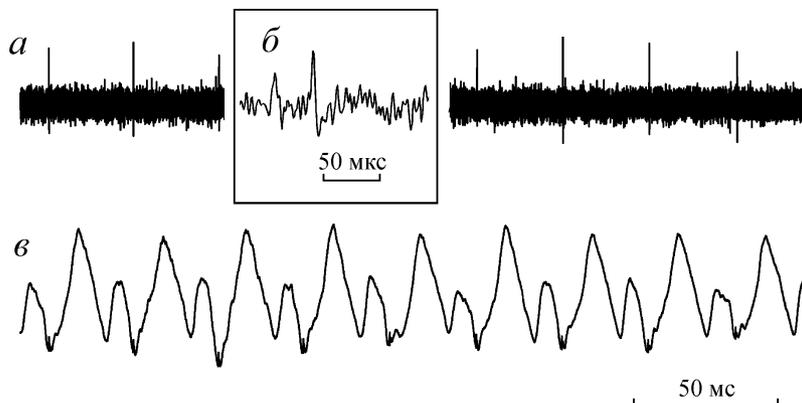


Рис. 7. Осциллограммы низкочастотных волн (б) и импульсных всплесков (а), эмиссия которых была приурочена к нижнему положению крыльев совки *A. circellaris*. На фрагменте (б) в меньшем временном масштабе показана двухкомпонентная структура всплеска.

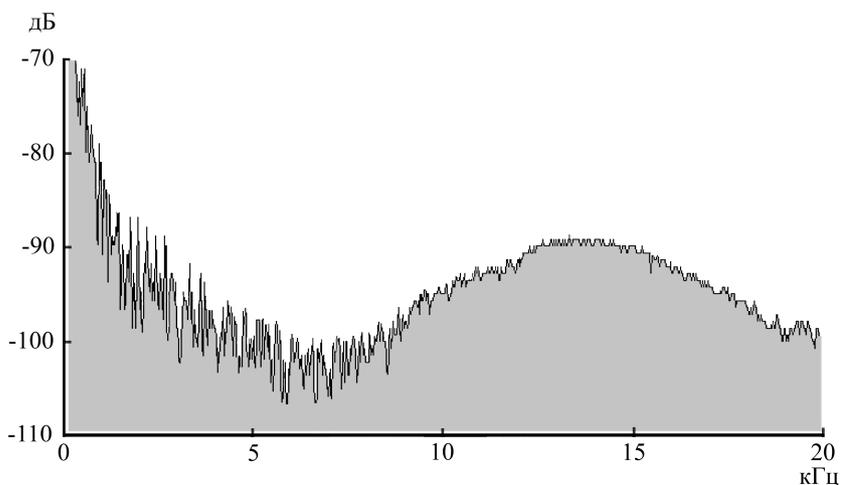


Рис. 8. Интегральный спектр шумов полета совки *S. libatrix* (микрофон над насекомым). По оси абсцисс - частота, по оси ординат - спектральная плотность звукового давления. Уровню -80 дБ на оси ординат соответствует значение спектральной плотности 5×10^{-6} Па/Гц.

находились в сомкнутом положении, что в свое время дало повод Уотерсу и Джонсу полагать их эмиссию следствием ударов вершин крыльев (Waters, Jones, 1994). Однако при освещении летящих бабочек стробоскопом, синхронизированным с моментами появления таких всплесков, у нескольких исследованных экземпляров отчетливо было видно, что крылья в моменты генерации импульсов располагались близко друг к другу, но не соприкасались (например, *E. paleacea* и *H. micacea*). Вместе с тем, некоторые экземпляры при видимом контакте вершин крыльев летали настолько "тихо", что какие-либо высокочастотные импульсы во время их полета зарегистрировать не удалось (*B. satura*, *B. amica*, *M. oxycanthae*, *X. c-nigrum*, *S. libatrix*, *A. gamma*, *D. chrysitis*, *M. confusa*, *A. circellaris*). Эти наблюдения ставят под сомнение гипотезу о соударении крыльев в качестве первопричины генерации щелчков.

В нижнем положении крылья у совков не смыкаются,

а образуют между собой угол 90 - 120°. В этой фазе на каждый взмах у некоторых экземпляров наблюдался еще один импульсный всплеск, но чаще - группа всплесков (рис. 7).

Прямая связь между ультразвуковой эмиссией и маневрированием бабочек не выявлена: всплески могли иметь очень малую амплитуду на фоне энергичных маневров и, наоборот, быть хорошо выраженными в режиме внешне стационарного полета.

Интегральные спектральные характеристики высокочастотных призвуков полета. В спектре акустического потока от летящей бабочки в области от 3 до 5 кГц, как правило, наблюдался минимум, причем спектральная плотность в этой зоне оказалась либо соизмеримой со спектральной плотностью приведенных к входу шумов микрофонного усилителя, либо на несколько децибел выше (рис. 8). На более высоких

частотах спектральная плотность призывков полета сохраняла стабильный уровень, иногда волнообразно увеличивалась с частотой. При использовании 1/2" микрофона ту же тенденцию удавалось проследить до 35 кГц. Повышение спектральной плотности в высокочастотной части диапазона было явно связано с выраженностью ультразвуковых всплесков, приуроченных к той или иной фазе взмаха. При удалении из записи таких всплесков спектр модифицированных фрагментов в диапазоне выше 2 кГц практически не отличался от спектров контрольных записей, выполненных при отсутствии подопытной бабочки в зоне чувствительности микрофонов. Из этого следует, что уровень высокочастотной составляющей аэродинамического шума полета не превышал шумы регистрирующей системы (в диапазоне 2 - 20 кГц среднеквадратичный уровень приведенного шума микрофонной системы составлял 18 дБ УЗД). Этот результат важен с точки зрения реализации слуховых возможностей самой бабочки.

Высокоамплитудные щелчки. Эмиссия высокоамплитудных щелчков наблюдалась с наибольшей вероятностью в двух фазах цикла взмаха: 1) когда крылья, двигаясь вниз, занимали положение, близкое к горизонтальному (рис. 5) и 2) при горизонтальном положении крыльев и их движении вверх.

Измерения физических характеристик высокоамплитудных щелчков не показали существенных отличий по сравнению с нашими более ранними данными (Лапшин, Воронцов, 2000а) за исключением спектров сигналов. Применение 1/8" микрофона позволило в области выше 100 кГц зарегистрировать еще один пик, превосходящий по максимальной спектральной плотности более низкочастотные компоненты (рис. 9; пиковая амплитуда щелчка 82 дБ УЗД, положение крыльев в момент регистрации - горизонтальное при движении вниз; микрофон расположен сверху относительно бабочки).

По результатам анализа нескольких регистраций подтвердился также механизм генерации громких щелчков, основанный на разрыве зон сцепления передних крыльев со специализированными участками метаскутума (Лапшин, Воронцов, 2000а): во время эмиссии таких щелчков наблюдались сопряженные изменения осциллограммы низкочастотных призывков полета, связанные с торможением крыльев механизмом зацепления.

Многочисленные наблюдения показали, что у совок излучение высокоамплитудных щелчков возможно практически в любой фазе взмаха. Это обстоятельство существенно затрудняло разделение акустических сигналов

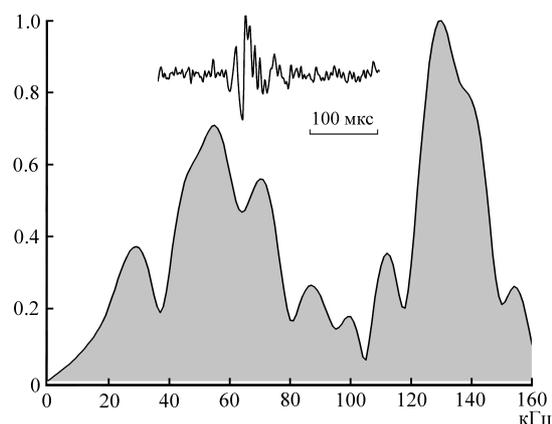


Рис. 9. Осциллограмма и спектр эхолокационного щелчка, зарегистрированного от летящей совки *B. satura*. По оси абсцисс - частота, по оси ординат - уровень спектральных составляющих относительно максимального значения.

по механизму их генерации. Проблема усугублялась еще и тем, что границы изменчивости амплитуд и спектров щелчков всех видов частично перекрывались, поэтому их надежное разделение по типам было возможно при существенном различии пиковой амплитуды и динамики повторения на протяжении нескольких периодов крыловых взмахов (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Механизмы генерации высокочастотных призывков. Анализ многочисленных фрагментов записи акустической активности совок показал, что ультразвуковые всплески с амплитудой менее 65 дБ УЗД с наибольшей вероятностью возникают у бабочек в двух фазах крылового взмаха: в верхнем положении крыльев в моменты их пронации и в начале движения крыльев вверх от нижней крайней точки. Понятно, что во втором случае объяснить генерацию ультразвуковых всплесков следствием удара вершин крыльев невозможно - положение крыловых поверхностей исключало их механический контакт. Подобные наблюдения заставляют искать другой механизм возникновения импульсных шумов. Скорее всего, акустические всплески возникают у бабочек при закручивании поверхностей крыльев (при пронации - в верхнем положении и при супинации - около нижнего положения крыльев). Периодические развороты крыльев являются обязательными компонентами машущего полета (Бродский, 1988). Осевое закручивание крыла - конструкции, имеющей ячеистую структуру, - должно приводить к каскаду быстрых деформаций, связанных с

потерей устойчивости формы структурных элементов, составляющих крыловую поверхность.

Согласно этой гипотезе в норме в обеих фазах взмаха при деформации симметричных крыловых участков следует ожидать появления пар щелчков, разделенных интервалами от долей миллисекунды (как правило) до 1–2 мс. Действительно, в ходе наших экспериментов многократно наблюдались случаи генерации такого рода парных всплесков, но это явление не было абсолютным правилом: количество щелчков, приуроченных к той или иной фазе взмаха, могло варьировать даже у одного экземпляра от 1 до 4 (рис. 3). В нескольких случаях в последовательности парных или тройных импульсов сохранялась очень высокая стабильность межимпульсных интервалов, которую сложно объяснить в рамках гипотезы об их пространственно независимой генерации. Следовательно, некоторые из зарегистрированных серий всплесков с высокой вероятностью возникали при каскадной потере механической устойчивости структур одного из крыльев.

Из примеров чередования одиночных и парных всплесков в такт с каждым взмахом можно сделать вывод, что одиночные акустические всплески возникают у совок при каком-то определенном режиме полета, характеризующимся асимметрией работы их крылового аппарата. Из этого заключения дополнительно следует, что бабочки могут летать практически "бесшумно" (т.е. высокочастотные призывки полета будут ниже уровня шумов микрофонов). Действительно, такой вывод подтверждается нашими наблюдениями: в нескольких опытах совки не издавали каких-либо заметных высокочастотных всплесков в моменты видимого касания вершин крыльев.

В целом, сходство спектральных характеристик большинства зарегистрированных щелчков указывает на общность структур, излучающих эти звуки. Такими структурами с наибольшей вероятностью являются проксимальные участки крыльев.

Акустическое демаскирование бабочек перед летучими мышами. Летучие мыши для уменьшения вероятности самообнаружения перед объектами охоты снижают громкость эхолокационных сигналов или даже переходят в режим пассивной локации. Ушаны (*Plecotus*) при поиске насекомых склонны полагаться, в первую очередь, на слух. Длина ушной раковины у этих животных равна или превышает длину тела, что, собственно, и определило название группы. Оптимум чувствительности их слуховой системы сдвинут в низкочастотную область (Coles et al., 1989). В деле акустического маскирования собственного присутствия в воздухе также далеко продвинулись представители

другого крупного семейства летучих мышей - подковоносы (*Rhinolophidae*): при нападении на бабочек они резко снижают амплитуду эхолокационных сигналов либо вообще перестают их излучать, ориентируясь при этом исключительно на звуки, издаваемые самими насекомыми (Айрапетьянц, Константинов, 1974).

Экспериментально было показано, что обнаружение бабочки при ее положении вне зоны чувствительности эхолокатора летучей мыши происходит с расстояния не более 6 м в основном за счет "пассивной" локации, то есть по локализации звуков, производимых самой жертвой (Соколов, 1972). Для этих целей хищнику в режиме поиска вполне достаточно низкочастотных компонентов, возникающих вследствие маховых движений крыльев жертвы. Пока еще трудно сказать что-либо определенное о роли высокочастотных призывков полета в этих процессах. Из расчетов, выполненных Уотерсом и Джонсом, следует, что их амплитуда слишком мала для обнаружения бабочек летучими мышами с расстояния более 1 м (Waters, Jones, 1994). Однако в стадии преследования высокочастотные призывки от летящей бабочки могут иметь для хищника решающее значение в контексте точности локализации жертвы в пространстве. В этой связи следует отметить, что проблема выделения внешних сигналов на фоне собственных шумов полета актуальна также и для летучих мышей.

Недавно обнаруженный нами эффект перестроек частотного оптимума слухового восприятия совок, сопряженных с эмиссией высокоамплитудных эхолокационных щелчков, может иметь прямое отношение к обсуждаемому вопросу (Воронцов, Лапшин, 2002; Лапшин, Воронцов, 2003а, 2004, 2005а). В этих работах было показано, что бабочки способны произвольно модифицировать частотные характеристики слуховой системы, причем такие перестройки обеспечиваются активностью как минимум двух механизмов. Непосредственно перед эмиссией щелчка слуховая система совок "настроена" на один из основных спектральных пиков ожидаемого эха (в области 50 кГц), но затем происходит плавная перестройка оптимума вниз по частоте, к 15 - 20 кГц. Способность бабочек воспринимать при этом очень слабые тональные сигналы (10 - 15 дБ УЗД) создает предпосылки для обнаружения ими аэродинамических шумов, сопровождающих взмахи крыльев летучих мышей. В таком случае эхолокационное противостояние бабочек и хищников может оказаться "симметричным" по акустическим признакам контрагентов, то есть не только летучие мыши, но и бабочки в принципе могут обнаружить летающий объект по его шумам полета.

Возможность использования совками призывков полета в качестве эхолокационных сигналов. Акустические импульсы, используемые совками при ближней эхолокации, имеют пиковую амплитуду 70-90 дБ УЗД (Лапшин и др., 1993; Лапшин, Воронцов, 2005), то есть в 3 - 30 раз большую по сравнению с высокочастотными призывками полета (рис. 5). В то же время, реальная слуховая чувствительность интактных совок в принципе позволяет воспринимать эхо от "тихих" акустических импульсов при зондировании пространства на малых дистанциях (Лапшин, 2005). Возникает вопрос, используют ли совки призывки собственного полета при эхолокации.

Ранее, при исследовании способности летающих совок обнаруживать препятствия было показано, что локализация встречных предметов возможна на фоне эмиссии бабочками щелчков с амплитудой 70 дБ УЗД и более (Лапшин и др., 1993). При отсутствии акустической эмиссии подопытные совки равновероятно ударялись о преграды, имевшие разные коэффициенты акустического отражения. На основании этих результатов можно сделать вывод, что более слабые сигналы (т.е. менее 70 дБ УЗД) бабочками при эхолокации не использовались. Однако пока нет окончательной ясности, связан ли полученный эффект с особенностями конкретной экспериментальной обстановки, или совки в принципе не могут воспринимать эхо от шумовых всплесков из-за их малой амплитуды, недостаточной для включения режима подавления реакций рецепторов на зондирующий сигнал (Лапшин, 2005).

Влияние призывков полета на слуховую чувствительность совок. Наши исследования, выполненные с помощью поведенческих тестов, показали очень высокую чувствительность совок к ультразвукам: минимальные пороги реакций интактных бабочек составляли порядка 25 - 30 дБ УЗД для импульсных сигналов и 10 дБ УЗД при предъявлении тональных посылок (Лапшин, 2005а). В качестве критерия порога реакций подопытных насекомых было принято достоверное увеличение средней частоты эмиссии эхолокационных щелчков. Понятно, что реальные слуховые пороги бабочек были заведомо ниже полученных оценок. Таким образом, пиковая амплитуда шумовых всплесков превышает слуховые пороги совок на 40 дБ (в 100 раз) или более. В промежутках между всплесками шумовой фон от летающих бабочек имел уровень, соизмеримый с приведенными шумами 1" микрофона (18 дБ УЗД), что близко к значениям слуховых порогов.

В электрофизиологических экспериментах на совках *Amphipyra perflua* F. было показано, что увеличение

частоты повторения щелчковых стимулов в два раза, с 30 до 60 с⁻¹, приводит к частичному подавлению реакции рецептора A_1 тимпанального органа (Лапшин, 2005а). Одновременное действие на слуховую систему шумовых всплесков, следующих в такт с каждым взмахом, и ритмичных внешних сигналов эквивалентно увеличению среднего темпа стимуляции. Такое учащение должно было бы приводить к подавлению реакции слуховых рецепторов и, соответственно, росту порогов. Однако акустические пороги, измеренные у интактных совок, оказались значительно ниже тех оценок, которые были получены в условиях электрофизиологических экспериментов. Существенное увеличение слуховой чувствительности в сочетании с независимостью измеренных значений порогов от шумов полета подопытных бабочек (Лапшин, Воронцов, 2000) можно объяснить динамической подстройкой порогов рецепторов тимпанальных органов к стереотипному "профилю" шума, сопровождающему каждый взмах крыльями (Лапшин, Воронцов, 2005а). Естественно, что эта гипотеза подразумевает, с одной стороны, функционирование в центральной нервной системе (ЦНС) совок высокоэффективной системы управления параметрами слуховых рецепторов, а с другой - наличие особо "тихих" временных участков на протяжении каждого периода взмахов.

Процессы динамической перестройки параметров слуховых рецепторов в соответствии с огибающей входного шума, скорее всего, являются частными случаями более общего явления. У животных, в том числе и насекомых, на всех этапах анализа поступающей информации должна работать система фильтров, задача которых - не допустить в высшие отделы ЦНС сенсорные потоки, связанные с собственным движением и жизнедеятельностью (аутошумы). Одним из важнейших признаков аутошумов является их высокая коррелированность с ритмом движения животного.

Поскольку все бабочки имеют свои индивидуальные особенности, и их крылья после линьки на имаго постепенно теряют первоначальную целостность, функционирование системы подстройки слуховых порогов к шумовой огибающей должна постоянно оптимизироваться с учетом индивидуальной динамики шумового потока. Косвенным подтверждением этой гипотезы могут служить наши данные, из которых следовало, что слуховые пороги совок *A. pyramidea* в течение одного месяца постепенно снижались: от 65 до 34 дБ УЗД на частоте 50 кГц (Лапшин, Воронцов, 2000). Можно предположить, что такая тенденция в смещении порогов отражает процесс оптимизации системы выделения внешних сигналов на фоне собственных шумов летающей бабочки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заведующему Кропотовской биостанции Института биологии развития РАН, Москва, В.В. Цыганову за помощь при проведении экспериментов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (06-04-48147).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И.*, 1974. Эхолокация в природе. Л.: Наука. 512 с.
- Бродский А.К.*, 1988. Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 208 с.
- Воронцов Д.Д., Лапшин Д.Н.*, 2002. Частотная перестройка слуховой системы акустически активных бабочек-совок (Noctuidae, Lepidoptera) // ДАН. Т. 386. № 3. С. 415-417.
- Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Федорова М.В.*, 1993. Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. Т. 72. № 3. С. 76-85.
- Лапшин Д.Н.*, 1996. Влияние зрительных стимулов на динамику акустической эмиссии совок (*Amphipyra perflua*: Noctuidae) // Сенсорные системы. Т. 10. № 3. С. 79-87. - 2005. Эхолокационная система бабочек. М.: Наука. 207 с. - 2005а. Особенности восприятия совками (Noctuidae, Lepidoptera) непрерывной последовательности коротких акустических щелчков // Сенсорные системы. Т. 19. № 2. С. 130-134.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д.*, 2000. Частотная настройка слуховой системы совок (Lepidoptera, Noctuidae) в полете // Сенсорные системы. Т. 14. № 4. С. 304-313. - 2000а. Ультразвуковая эмиссия совок (Lepidoptera, Noctuidae): основные параметры и возможные механизмы их генерации // Зоол. журн. Т. 79. № 10. С. 1189-1202. - 2003. Чувствительность совок *Enargia paleacea* Esp. (Lepidoptera, Noctuidae) к эхолокационным стимулам // ДАН. Т. 390. № 4. С. 565-567. - 2003а. Частотная перестройка тимпанальных органов совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. Т. 17. № 3. С. 223-230. - 2004. Процессы захвата и сопровождения акустического сигнала слуховой системой совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. Т. 18. № 3. С. 265-272. - 2005. Ретрансляция эхолокационных сигналов: метод и результаты исследований на ночных чешуекрылых (Insecta) // Журн. общей биологии. Т. 66. № 1. С. 75-89. - 2005а. Механизмы динамического формирования частотной характеристики слуховой системы совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. Т. 19. № 4. С. 304-312.
- Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д.*, 1993. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 93-105.
- Миляновский Е.С.*, 1970. Учет бабочек, уничтожаемых летучими мышами над водоемами // Труды Сухумской опытной станции эфиромасличных культур. Сухуми. № 9. С. 111-114.
- Соколов Б.В.*, 1972. О взаимодействии слухового восприятия и эхолокации у летучих мышей семейства Rhinolophidae в процессе охоты за насекомыми // Вестник ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. С. 96-104.
- Anderson M.E., Racey P.A.*, 1991. Feeding behaviour of captive brown long-eared bats, *Plecotus auritus* // Anim. Behav. V. 42. P. 489-493. - 1993. Discrimination between fluttering and non-fluttering moths by brown long-eared bats, *Plecotus auritus* // Anim. Behav. V. 46. P. 1151-1155.
- Coles R.B., Guppy A., Andersen M.E., Schlegel P.*, 1989. Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758) // J. Comp. Physiol. V. 165. P. 269-280.
- Faure P.A., Fullard J.H., Dawson J.W.*, 1993. The gleaning attacks of the northern long-eared bat, *Myotis septentrionalis*, are relatively inaudible to moths // J. Exp. Biol. V. 178. P. 173-189.
- Faure P.A., Barclay P.M.*, 1994. Substrate-gleaning versus aerial-hawking: plasticity in the foraging and echolocation behaviour of the long-eared bat, *Myotis evotis* // J. Comp. Physiol. V. 174. № 5. P. 651-660.
- Fullard J.H., Dawson J.W.*, 1997. The echolocation calls of the spotted bat *Euderma maculatum* are relatively inaudible to moths // J. Exp. Biol. V. 200. № 1. P. 129-137.
- Funakoshi S., Yamamoto T.*, 1996. Moths, containing several species of *Amphipyra*, eaten by different bats at two sites // Trans. Soc. Japan. V. 47. № 3. P. 201-208.
- 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. - 1966. Acoustic sensitivity of the noctuid tympanic organ and its range for the cries of bats // J. Insect. Physiol. V. 12. P. 843-859. - 1969. Acoustic interneurons in the brain of noctuid moths // J. Insect. Physiol. V. 15. P. 825-838.
- Roeder K.D., Treat A.E.*, 1957. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exp. Zool. V. 134. P. 127-158. - 1961. The detection and evasion of bats by moths // Am. Sci. V. 49. P. 135-148.
- Rostovskaya M.S., Zhukova D.V., Illarionova A.E., Ustyugova S.V., Borissenko A.V., Sviridov A.V.*, 2000. Insect prey of the Long-eared bat *Plecotus auritus* (L.) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Central Russia // Russian Entomol. J. V. 9. № 2. P. 185-189.
- Swift S.M., Racey P.A.*, 1983. Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost // J. Zool. Lond. V. 200. P. 249-259
- Waters D.A., Jones G.*, 1994. Wingbeat-generated ultrasound in noctuid moths increases the discharge rate of the bat-detecting AI cell // Proc. R. Soc. Lond. B. 258. P. 41-46.

**THE SOUND PRODUCTION OF FLYING MOTHS
(LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE)****D. N. Lapshin¹, D. D. Vorontsov²**¹ *Institute for Problems of Information Transmission, Russian Academy of Sciences, Moscow 127994, Russia*² *Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117808, Russia**e-mail: lapshin@iitp.ru*

Characteristics of the acoustic flows accompanying the flight of noctuid moths (Noctuidae) were measured. The low-frequency spectrum exhibited a series of up to 17 harmonics of the wingbeat frequency (30 - 50 Hz) with a general tendency toward a decrease in the spectral density with an increase in the sound frequency. The mean-square level of the sound pressure from flapping wings was found to be 70 - 78 dB SPL. Besides the low-frequency components, the flight of the moths was accompanied by short ultrasonic pulses, which appeared on every wingbeat. Most of the spectral energy was concentrated within a range of 7 - 150 kHz with the main peaks at 60 - 110 kHz. The short-term pulses were divided into two or more subpulses with different spectra. The high-frequency pulses were produced at two phases of the wingbeat cycle: during the pronation of the wings at the highest point and at the beginning of their upward movement from the lowest point. In most of the specimens tested, the peak amplitude of sounds varied from 55 to 65 dB SPL at a distance of 6 cm from the insect body. However, in nine noctuid species, any high-frequency acoustic components were not recorded. In these experiments, the acoustic flow from the flying moth within a frequency range of 2 to 20 kHz did not exceed the self-noise level of the microphone amplifier (RMS 18 dB SPL). Probable mechanisms of the high frequency acoustic emission during flight, the effect of these sounds on the auditory sensitivity of moths, and the possibility of their self-revealing to insectivorous bats are discussed. In addition, spectral characteristics of the moth echolocation clicks were more precisely determined within the higher frequency range (>100 kHz).