

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ЛЕТЯЩИМИ БАБОЧКАМИ АКУСТИЧЕСКИХ СТИМУЛОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ ИХ СИНХРОННОСТИ С РИТМОМ ПОЛЕТА

© 2008 г. Д. Н. Лапшин

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
127994 Москва, ГСП-4, Б. Каретный, 19

E-mail: lapshin@iitp.ru

Поступила в редакцию 10.12.2007 г.

Исследовали двигательные реакции летящих бабочек-совок (Noctuidae) в ответ на изменение степени синхронности с ритмом полета непрерывной серии акустических стимулов. В ходе каждой регистрации сначала включалась последовательность шумовых пульсов, синхронизированных с маховыми движениями крыльев бабочки (имитация шума полета подопытного насекомого). Через 7 с цепь синхронизации отключалась, после чего период следования шумовых пульсов уже не зависел от поведения насекомого. После смены режима синхронизации у подопытных бабочек были зарегистрированы двигательные ответы, выраженные в резких изменениях курсового аэродинамического усилия. На основании полученных данных можно сделать вывод, что для бабочек при оценке уровня значимости воспринимаемых сигналов, существенной является степень их синхронности с собственным ритмом полета.

Ключевые слова: Noctuidae, совки, ритм полета, синхронизация.

ВВЕДЕНИЕ

Ночные бабочки-совки (Noctuidae) способны воспринимать ультразвуки парными тимпанальными органами (ТО), расположенными на метатораксе. Обнаружив эхолокационные сигналы летучих мышей, совки либо совершают резкие маневры, либо прекращают полет и падают на землю, таким образом бабочки избегают нападения хищников (Roeder, Treat, 1957).

Во время полета у совок в такт с каждым взмахом крыльев возникают короткие ультразвуковые всплески (призвук полета), воздействующие на слуховую систему самого насекомого (Waters, Jones, 1994; Лапшин, Воронцов, 2007). Можно было бы ожидать, что дополнительный акустический шум приведет к снижению реальной слуховой чувствительности совок. Однако пороги, зарегистрированные в поведенческих экспериментах у летящих бабочек, оказались очень низкими (10–20 дБ УЗД; Лапшин, Воронцов, 2005). Точную оценку влияния шумов полета, действующих на ТО, провести невозможно из-за динамической изменчивости частотной характеристики слуховой системы совок (Лапшин, Воронцов, 2005) и неопределенности уровня вибрационного компонента шумов, распространяющегося по кутикуле к ТО от места генерации (аналог костной проводимости у млекопитающих). Ориентировочные расчеты показали, что отношение слуховых порогов к

пиковому уровню импульсных призывков полета составляет –50...–30 дБ.

Такую высокую степень шумовой защищенности можно объяснить динамической подстройкой параметров слухового тракта совок под стереотипный “профиль” шума, сопровождающий каждый взмах крыльями (Лапшин, 2005). В этой связи логично предположить, что функционирование систем обнаружения и распознавания сигналов в центральной нервной системе бабочек включает анализ степени синхронности отдельных компонентов входного акустического потока с моторной программой насекомого. Задача исследования состояла в проверке этой гипотезы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты выполнены на 32 экземплярах совок семи видов, причем в каждом опыте использовали одну бабочку. В 15 опытах совки в трех и более последовательных регистрациях демонстрировали стереотипные ответы на звук: *Agrochola circellaris* Hufn. (4 экз.), *Xestia c-nigrum* L. (3 экз.), *Amphipyra pyramidea* L. (2 экз.), *Blepharita satura* Schiff. (2 экз.), *Scoliopteryx libatrix* L. (2 экз.), *Meganephria oxyacanthae* L. (1 экз.), *Enargia paleacea* Esp. (1 экз.). В дальнейшей работе были использованы данные, полученные на перечисленных бабочках. Остальные экземпляры на предъявляемые стимулы выраженных реакций

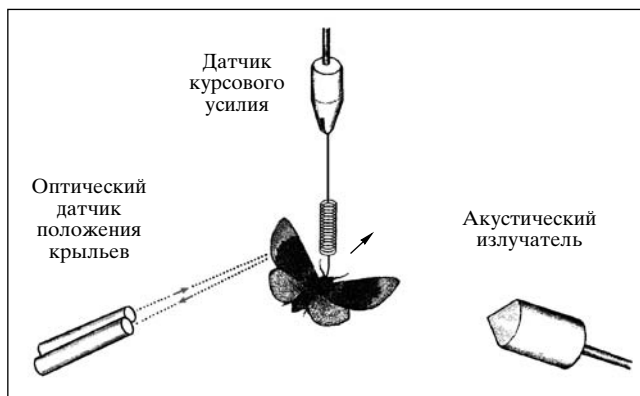


Рис. 1. Схема экспериментальной установки: летящая бабочка укреплена на поводке датчика курсового аэродинамического усилия; справа от нее установлен излучатель стимулов, с другой стороны – оптические излучатель и приемник, служащие для регистрации моментов приближения крыльев к верхнему положению. Пунктиром показан ход световых лучей: прямого и отраженного от крыла бабочки.

не давали. В этой связи следует отметить, что у совок при ограничении свободы маневрирования происходит резкое падение вероятности поведенческих ответов. Например, в свободном полете двигательные реакции бабочек на звук наблюдались в 90% случаев (Roeder, 1964), тогда как в закрепленном полете (т.е. в условиях, сходных с нашими экспериментами) – всего в 20% (Roeder, 1967).

Перед началом опыта бабочку приклеивали теплым воском к мягкой пружинке поводка механикооптического датчика смещения, позволявшего регистрировать аэродинамическое усилие летящего насекомого в курсовом направлении (рис. 1). Исследовали двигательные реакции летевших бабочек, выраженные в изменениях аэродинамической тяги, в ответ на акустические стимулы – короткие (1 мс) импульсы с шумовым заполнением в диапазоне частот 10–130 кГц. Метод регистрации курсового усилия обеспечивает большую вероятность адекватного ответа подопытных бабочек по сравнению с регистрацией попыток насекомых изменить курс – методикой, ранее использованной Редером.

Управление экспериментами осуществлялось в автоматическом режиме под управлением компьютерной программы, позволявшей в заданных временных интервалах произвольно менять параметры стимулов в соответствии с заранее подготовленным протоколом опыта. Программный пакет разработан научным сотрудником ИБР РАН, к.б.н. Д.Д. Воронцовым.

Запуск каждой отдельной регистрации осуществлял экспериментатор на фоне устойчивого полета подопытного насекомого. Затем после за-

пуска программы режим стимуляции изменялся 3 раза. Сначала включалась последовательность шумовых импульсов, синхронизированных с маховыми движениями (имитация шума полета бабочки). Параметры шумовых импульсов и фаза взмаха в моменты стимуляции выбраны на основе измерений призывков полета совок – высокочастотных всплесков, возникающих при развороте крыльев в начале их движения от верхней точки (Лапшин, Воронцов, 2007). Через 7 с цепь синхронизации программно отключалась, после чего период следования шумовых импульсов определялся уже таймером и не зависел от поведения насекомого (имитация сигнала от внешнего источника). Таймер программировался таким образом, чтобы после смены режима синхронизации период шумовых импульсов в непрерывной последовательности был на 5 мс больше текущего периода маховых движений подопытного насекомого. Первый период из такой последовательности отсчитывался от начала последнего импульса, синхронизированного с маховыми движениями бабочки. На двенадцатой секунде регистрации происходило полное отключение акустической стимуляции.

Синхронизацию стимулов с маховыми движениями подопытного насекомого осуществляли при помощи оптического датчика, расположенного на расстоянии 15 см сбоку от бабочки. Датчик состоял из двух частей: светодиодного осветителя с фокусирующей оптической системой и приемного устройства (Лапшин, Воронцов, 2000). Осветитель и оптический приемник были ориентированы на крыло подопытной бабочки (рис. 1). Луч от осветителя после отражения от поверхности крыла поступал на приемник. Переменный электрический сигнал с выхода приемника после преобразования в прямоугольную форму и коррекции времени задержки поступал на синхронизирующий вход формирователя шумовых импульсов.

Конденсаторный излучатель акустических стимулов был установлен справа от подопытной бабочки на расстоянии 30 см. Излучающим элементом служила мембрана диаметром 3 см из металлизированной лавсановой пленки толщиной 35 мкм. На мембрану подавалось поляризующее напряжение +180 В в сумме с управляющим сигналом.

При контроле пиковой амплитуды и формы акустических сигналов использован микрофон В&К 4135 (Brüel & Kjær, Дания) совместно с измерителем акустического давления В&К 2235. За 0 дБ УЗД принято значение 2×10^{-5} Па.

Опыты проводили в лабораторных условиях в августе – сентябре 2006 г. при температуре воздуха 18–20°C. Место проведения работы – биостанция ИБР РАН “Кропотово” (105 км к юго-востоку от Москвы).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 2, а приведен пример наиболее типичной реакции совки на переключение с синхронного режима стимуляции на несинхронный. В начале предъявления последовательности шумовых пульсов (точка 0 на временной шкале) у подопытного насекомого возникла ответная реакция, выраженная в ритмических изменениях интенсивности полета. Через несколько секунд эта реакция затихала. Затем через 0.6 с после отключения режима синхронизации (седьмая секунда регистрации) бабочка резко снизила интенсивность полета (смещение осциллограммы вниз), но одновременно резко возрастала амплитуда переменной составляющей курсового усилия. По выраженности такие ответы были сходны с типичными двигательными реакциями совок непосредственно на включение акустического стимула (Лапшин, Воронцов, 2004), либо даже их превосходили.

Второй возможный, но более редкий тип реакции – резкое снижение амплитуды стереотипных колебаний бабочки в курсовом направлении после перехода к несинхронному режиму стимуляции (рис. 2, б). При увеличении среднеквадратичного уровня стимулов от 60 до 80 дБ УЗД эффект становился более выраженным. Реакции такого типа были зарегистрированы у четырех экземпляров совок: *A. circellaris*, *X. c-nigrum* и *S. libatrix* (два экземпляра). В целом можно отметить, что десинхронизация стимулов вызывала у совок поведенческие ответы, характерные для их защитного поведения при нападениях летучих мышей: усиление маневрирования или, наоборот, подавление полета (Roeder, 1962).

Для определения степени синхронности двух близких по частоте ритмических процессов требуется время, в несколько раз превосходящее период повторения. С учетом этого обстоятельства, предполагаемое время задержки реакций совок при частоте взмахов крыльев бабочки (30–45 Гц) составляло в среднем 100–140 мс. Однако наблюдаемое время задержки (0.3–1 с) оказалось в несколько раз больше теоретической оценки. Столь существенное увеличение латентности поведенческих ответов, по сравнению с ожидаемым, можно объяснить тем, что бабочки в природе не встречаются с ситуациями, когда шумы, сопровождающие взмахи крыльев, начинают поступать на вход их слуховой системы независимо от собственного ритма полета. В экспериментальных условиях потребовалось дополнительное время на интерпретацию стимула и постепенное замещение программы подавления шумов программой избегания хищника. Для сравнения латентный период поведенческой реакции совок на включение внешнего ультразвукового стимула составляет в среднем 45 мс (Roeder, 1967).

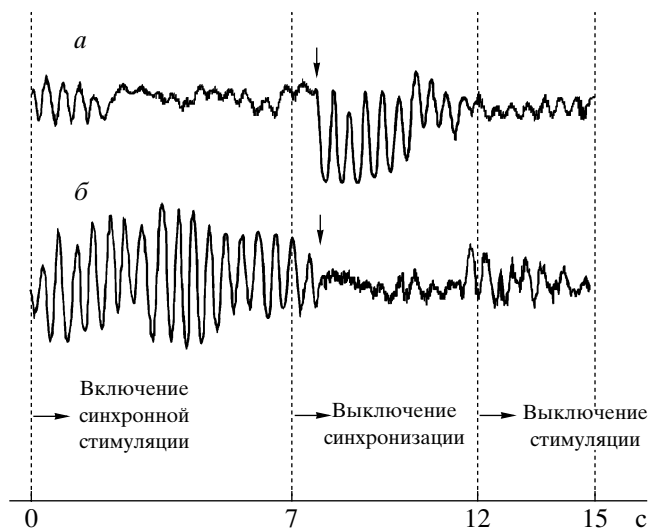


Рис. 2. Примеры двигательных реакций летящей совки *A. circellaris* на десинхронизацию стимула с ритмом движений насекомого.

Ответы бабочки выражены в изменениях динамики курсового усилия: а – торможение полета в сочетании с серией рывков в курсовом направлении; б – резкое снижение двигательной активности. Вертикальными стрелками указаны моменты начала реакций. По горизонтали – текущее время в пределах одной регистрации. Среднеквадратичная амплитуда шумовых стимулов 80 дБ УЗД.

Таким образом, на основании полученных в работе данных можно сделать вывод, что степень синхронности акустических сигналов с ритмом полета для совок действительно является значимым фактором в процессе интерпретации входной информации и последующей активации насекомыми поведенческих программ.

Автор выражает благодарность заведующему Кропотовской биостанции Института биологии развития РАН, канд. биол. наук В.В. Цыганову за помощь при проведении экспериментов.

Работа поддержана РФФИ (грант № 06-04-48147).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лапшин Д.Н. Эхолокационная система бабочек. М.: Наука, 2005. 206 с.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Чувствительность к звуку шелкопрядов *Bombyx mori* (Bombycidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 2000. Т. 13. № 4. С. 317–329.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Процессы захвата и сопровождения акустического сигнала слуховой системой совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 2004. Т. 18. № 3. С. 271–280.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Механизмы динамического формирования частотной характеристики

- слуховой системы совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 2005. Т. 19. № 4. С. 322–331.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Акустическое излучение от летящих совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 12. С. 1452–1463.
- Roeder K.D. The behavior of free flying moths in the presence of artificial ultrasonic pulses // *Anim. Behav.* 1962. V. 10. № 3. P. 300–304.
- Roeder K.D. Aspects of the noctuid tympanic nerveresponse having significance in the avoidance of bats // *J. Insect. Physiol.* 1964. V. 10. P. 523–546.
- Roeder K.D. Turning tendency of moths exposed to ultrasound while in stationary flight // *J. Insect. Physiol.* 1967. V. 13. P. 873–888.
- Roeder K.D., Treat A.E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // *J. Exp. Zool.* 1957. V. 134. P. 127–158.
- Waters D.A., Jones G. Wingbeat-generated ultrasound in noctuid moths increases the discharge rate of the bat-detecting A1 cell // *Proc. R. Soc. Lond.* 1994. B. 258. P. 41–46.

How do Noctid Moths Interpret Acoustic Stimuli Varying in Degree of Synchronization with Flight Rhythm?

D. N. Lapshin

*Institute for information transmission problems of the RAS, Kharkevich Institute
127994 Moscow, Bolshoy Karetny per., 19*

We have studied the behavior of noctuid moths (Noctuidae) flying attached to a flexible wire lead. The forward propulsion of a moth were measured. Moths were presented with continuous series of acoustic stimuli. Every stimulus was a short noise pulse. Initially at the recording onset the stimuli were synchronized with the wingbeats thus imitating the flight noise. After 7 seconds of such stimulation the synchronization was switched off so that later on the stimuli appeared with the rhythm independent from the behavior of a moth.

As a response to the loss of synchronization noctuid moths produced the abrupt changes in the forward aerodynamic propulsion. We conclude that the degree of synchronization between the perceived sounds and the flight rhythm is significant to the noctuid moth.

Key words: Noctuidae, noctuid moths, flight rhythm, synchronization.