

УДК 595.786:591.185.1

© 1993г. Д.Н. ЛАПШИН, М.В. ФЕДОРОВА, Р.Д. ЖАНТИЕВ

ЭХОЛОКАЦИЯ У СОВОК (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE)

Исследовали функциональное значение ультразвуковых импульсов (щелчков), издаваемых в полете несколькими видами совок. В результате этологических экспериментов было показано, что эти бабочки могут воспринимать короткие стимулы, имитирующие эхо от собственных сигналов; кроме того, в условиях полной темноты они различают препятствия, имеющие разные коэффициенты отражения в ультразвуковом диапазоне. Способность в полете избегать столкновений с преградами наблюдалась только на фоне активной эмиссии бабочками ультразвуков. Полученные данные свидетельствуют о возможности использования совками эхолокации на близких расстояниях (3-10 см).

Многие виды совок могут издавать в полете короткие ультразвуковые импульсы (щелчки) в такт с движением крыльев. Функция этих сигналов ранее обсуждалась в литературе (Roeder, Treat, 1957; Kay, 1969; Agee, 1971; Жантиев и др., 1993), однако до настоящего времени отсутствовали факты, свидетельствующие о том, что эти звуки играют какую-либо роль в поведении бабочек. Анализ параметров щелчков и поведенческих ситуаций, в которых наблюдалась их эмиссия, позволяет предположить, что они не являются средством внутри- или межвидовой коммуникации, но могут использоваться для ориентации в пространстве в условиях низкой освещенности, т.е. для эхолокации. Исследование этого вопроса является основной целью данной работы.

Впервые предположение о способности Noctuidae к эхолокации было высказано Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957). Эти исследователи установили, что максимальное расстояние, с которого тимпанальные органы совки *Prodenia eridania* реагируют на щелчки другой особи, составляет 20 см. Такая же величина получена при расчетах максимальной дальности связи на основе данных об интенсивности щелчков совок и чувствительности их слуховых органов к аналогичным стимулам (Жантиев и др., 1993).

Радиус чувствительности эхолокационной системы, имеющей те же параметры приемно-передающего тракта, с учетом коэффициента отражения от естественных преград (среднее значение - 0,5), составляет 5 см. Звук проходит это расстояние дважды за суммарное время 0,3 мс. Приходу отраженного сигнала к слуховому органу, по-видимому, предшествует мощный акустический удар, возникающий во время излучения собственного ультразвукового импульса. Для нормальной работы эхолокационной системы необходимо, чтобы органы слуха совок могли воспринимать слабый отраженный от преграды сигнал, имеющий ничтожную задержку, относительно собственного щелчка. В связи с этим первой задачей наших исследований было изучение реакций совок на короткие ультразвуковые стимулы, имитировавшие эхо от ее собственных импульсов с расстояния 3-5 см.

Следующая задача состояла в проверке способности бабочек лоцировать окружающие предметы с использованием ультразвуковых зондирующих сигналов. При постановке этих экспериментов необходимо было учесть, что в полете насекомое создает возмущение воздушной среды в виде чередующихся вихревых потоков (Бродский, 1988). Эти вихри будут взаимодействовать с находящимися рядом с бабочкой предметами и искажаться. На малых расстояниях совка может почувствовать такие изменения с помощью механорецепторов, не прибегая к эхолокации.

С целью исключения возможного влияния аэродинамических эффектов в этологических опытах нами были применены в качестве альтернативных преград два типа угловых отражателей, имевших различные коэффициенты отражения для ультразвуковых волн и незначительные отличия в акустических свойствах на частоте взмахов крыльев летящей бабочки. Согласно рабочей гипотезе, совки, использующие эхолокацию, должны чаще касаться преград, сравнительно хуже отражающих ультразвук, а при отсутствии эхолокации число контактов с различными типами отражателей будет примерно одинаковым.

В заключительной серии экспериментов исследовали влияние эмиссии щелчков на способность совок различать в темноте преграды, по-разному отражающие ультразвук.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В лабораторных опытах были использованы совки, отловленные на свет ртутно-люминесцентной лампы в окрестностях г. Москвы. В опытах по изучению реакций бабочек на эхоподобные стимулы поведенческие ответы были получены у представителей *Xestia c-nigrum* and *Agrotis segetum* (по две самки). В экспериментах, связанных с изучением способности бабочек избегать препятствия, всего было использовано 166 экз. совок обоего пола, относящихся к 23 видам: *Agrotis segetum* Schiff., *Aplecta nebulosa* Hufn., *Apamea fucosa* Fr., *Amphipyra perflua* F., *Archanara sparganii* Esp., *Autographa gamma* L., *A. pulchrina* Haw., *Catocala nupta* L., *Cerastis rubricosa* F., *Cosmia fulvago* L., *Crino satura* Schiff., *Diachrysia chrysitis* L., *Eurois occulta* L., *Hypena proboscidalis* L., *Hydraecia micacea* Esp., *Ipimorpha subtusa* F., *Mythimna turca* L., *Phragmitiphila typhae* Thnbg., *Plusia festucae* L., *Scoliopteryx libatrix* L., *Tholera popularis* F., *Xestia baja* F., and *X. c-nigrum* L. 69 совок в лабораторных условиях летали плохо, поэтому при последующей обработке были использованы данные по 97 экспериментам.

Схема установки для изучения реакций бабочек на эхоподобные стимулы представлена на рис. 1. Подопытное насекомое закрепляли воском на тонкой жесткой проволоке, механически соединенной со шторкой, модулирующей световой поток в фотодатчике. Электрический сигнал с его выхода поступал на вход запоминающего осциллографа С8-13. Эта система позволяла регистрировать смещения бабочки в горизонтальной плоскости при попытках маневрирования. Фотосопротивление, использованное в датчике, было включено в мостовую схему таким образом, чтобы при движении совки к источнику звука или от него луч на экране осциллографа отклонялся соответственно вверх или вниз. Для регистрации собственных щелчков бабочки использовали конденсаторный микрофон (RFT MV201 с капсулем МК 301), расположенный на расстоянии 2 см над насекомым. С выхода микрофонного усилителя RFT 00023 соответствующий щелчку электрический сигнал поступал на электронный формирователь, который генерировал короткий прямоугольный импульс спустя 50 мкс после регистрации микрофоном сигнала бабочки. Этот импульс мог запускать управляемый генератор искусственного щелчка (изготовлен в лаборатории), подключенный к конденсаторному излучателю (RFT МК 201). Последний был расположен сбоку от бабочки на расстоянии 3 см от ее продольной оси. Суммарное время задержки сигнала (с учетом времени распространения звуковых волн от бабочки до микрофона и от излучателя до бабочки) составляло приблизительно 0,2 мс. Интенсивность эхоподобного стимула вблизи тимпанального органа совки была равна 74 и 71 дБ УЗД при частотах заполнения искусственного щелчка 30 и 50 кГц соответственно, длительность - два периода несущего сигнала. Для визуализации моментов эмиссии ультразвуковых импульсов бабочкой и генератором на экране осциллографа синхронно с их появлением формировались яркие точки соответственно выше и ниже осциллограммы смещения насекомого относительно излучателя.

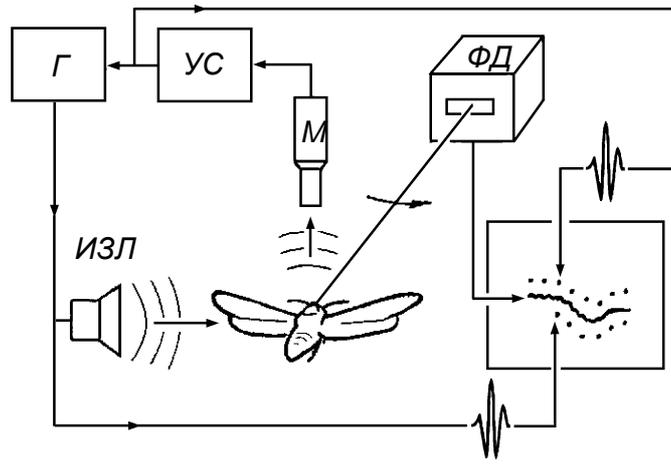


Рис. 1. Схема установки для исследования реакции совки на переизлучаемые короткие акустические щелчки (эхоподобные стимулы): *М* - микрофон, *УС* - микрофонный усилитель, *Г* - генератор коротких акустических импульсов, *ИЗЛ* — конденсаторный излучатель, *ФД* - фоторегистратор механических смещений. Вставка: непрерывная линия отражает характер полета совки, неотклонение вниз соответствует движению бабочки от источника звука. Точки над этой линией соответствуют собственным щелчкам бабочки, точки под линией - эхоподобным стимулам.

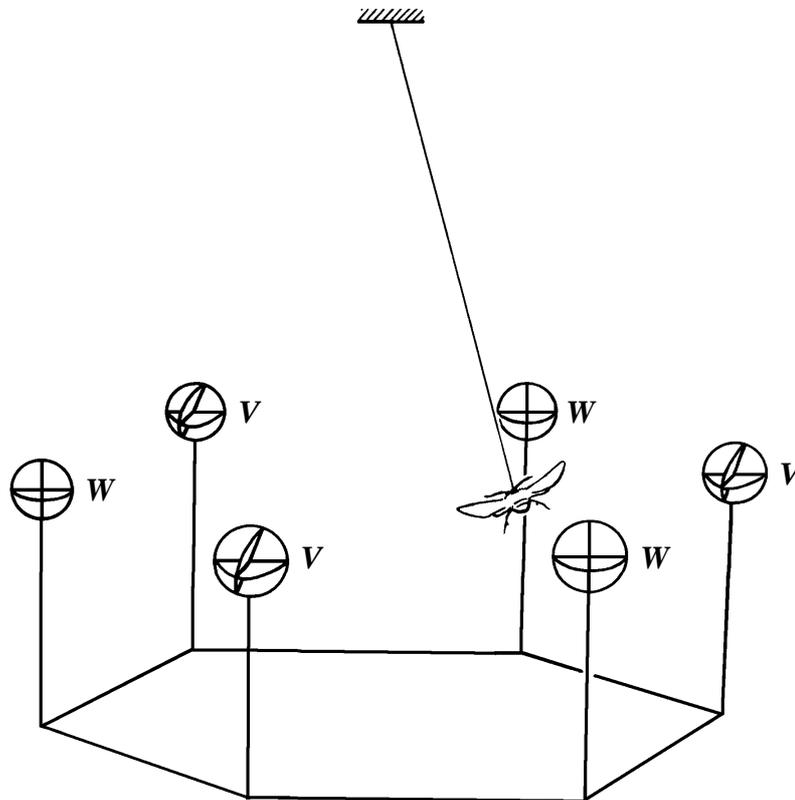


Рис. 2. Схема установки для изучения эхолокационных возможностей совок; *W* - препятствия, хорошо отражающие ультразвук; *V* — препятствия, слабо отражающие акустические импульсы в сторону источника звука

Для определения эхолокационных возможностей совок нами была использована установка карусельного типа (рис. 2). Для однозначной интерпретации полученных результатов опыты проводили в полной темноте. Бабочек приклеивали воском к тонкой многожильной проволочке длиной около 40 см так, чтобы они могли летать. В плоскости движения насекомых по кругу диаметром 40 см были расположены шесть препятствий двух типов: либо угловые отражатели (первая серия экспериментов), либо шаровидные преграды (вторая серия).

Длину крепежной проволочки подбирали таким образом, чтобы совка могла садиться на любой из отражателей, но не могла летать ниже их уровня.

Каждый уголкового отражателя представлял собой конструкцию, собранную из трех пластин, диаметром 30 мм. В отражателе типа *W* все три пластины находились во взаимно перпендикулярных плоскостях, в типе *V* пластины были расположены под взаимными углами 80° . Акустические свойства таких систем в ультразвуковом диапазоне отличались тем, что тип *W* отражал акустические волны преимущественно в сторону источника звука, т.е. щелкающей совки (интегральный коэффициент отражения $K = 0,5$ на частоте 45 кГц), а тип *V* — в сторону от него, за исключением направлений, перпендикулярных пластинам, образующих его конструкцию ($K = 0,25$). Для низкочастотных волн (примерно 40 Гц), образующихся вследствие маховых движений крыльев летящего насекомого, отражатели обоих типов отличались несущественно, так как их размеры были значительно меньше длины волны.

Шаровидные преграды также имели различия в акустических свойствах. В качестве препятствий, сравнительно хорошо отражавших ультразвуки (тип *S*), использовали пластмассовые шары диаметром 4 см, обтянутые металлической сеткой. Коэффициент отражения таких шаров ($K = 0,4$ на расстоянии 3 см от его поверхности) мало зависел от угла падения прямой звуковой волны, благодаря чему бабочка могла чувствовать эти преграды независимо от угла подлета. Шаровидные препятствия типа *R* представляли собой сетчатые сферы того же диаметра. Они практически не отражали акустические волны ($K = 0,05$).

Каждый использованный в опытах отражатель был соединен с собственным предварительным усилителем, имевшим высокое входное сопротивление (3 МОм). Через крепежную проволоку к подопытному насекомому подавали потенциал 5 В. При соприкосновении любой части тела бабочки с отражателями на выходах соответствующих предварительных усилителей возникали импульсы напряжения. Эти сигналы электрически суммировали по три и два канала и после дополнительного усиления и преобразования формы регистрировали на двухканальном магнитофоне.

В опытах с шаровидными отражателями помимо учета числа касаний бабочки с препятствиями регистрировали также звуки, издаваемые совками в полете. Для этого на расстоянии 1,5 м от центра установки был помещен акустический локатор с параболическим рефлектором. Зарегистрированные им сигналы после преобразования записывали на магнитофон параллельно с информацией о касаниях бабочками препятствий.

Эксперименты проводили в лаборатории при температуре 18- 22°.

Статистическая обработка. В опытах по изучению способности бабочек избегать столкновений с препятствиями учитывали отдельно число касаний насекомого с каждым типом преграды. Достоверность различий между значениями, полученными для отдельной особи, оценивали по критерию χ^2 . Общее число контактов с отражателями варьировало в широких пределах и, прежде всего, зависело от длительности непрерывного полета. Среднее число касаний в одном опыте было равно 58, распределение этой величины по всем экспериментам близко к Максвелловскому. Поскольку смысл данных опытов заключался в сравнении реакций бабочек на преграды, имевших разные коэффициенты отражения для акустических волн, то в последующей обработке был использован производный параметр $T = \ln (P_v/P_w)$, или $T = \ln (P_r/P_s)$, где P_v (P_r) - число касаний о преграды с низким коэффициентом отражения, P_w (P_s) - число контактов с препятствиями, хорошо отражавшими ультразвук. Оценку достоверности различий в распределениях значений T проводили по критериям Стьюдента и Фишера (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реакции совок на эхоподобные стимулы. Предъявление стимулов, имитирующих эхо от собственных сигналов бабочки, начинали только после того, как насекомое демонстрировало устойчивую эмиссию щелчков в течение 1-2 с. Характер поведенческих реакций на эхоподобные сигналы сильно варьировал у разных особей. Примеры представлены на рис. 3. Следует отметить тот факт, что эмиссия собственных щелчков никак не отражалась на маневрировании насекомого. Изменения в характере полета на обеих осциллограммах совпадали с моментом начала стимуляции эхоподобными сигналами. На рис. 3, А движение бабочки от источника звука (отрицательный фонотаксис) началось сразу после предъявления первого импульсного стимула. Дальнейшая стимуляция привела к изменению типа маневрирования, которое выразилось в хаотических смещениях насекомого в горизонтальной плоскости.

Рис. 3, Б иллюстрирует другой тип ответа. Первое предъявление эхоподобного сигнала вызвало прекращение эмиссии собственных щелчков, но не отразилось на полете насекомого. Продолжение стимуляции после возобновления бабочкой звукоизлучения повлекло за собой изменение ее летной активности. При этом амплитуда смещений в горизонтальной плоскости уменьшилась, что, видимо, связано с началом более равномерного и быстрого полета. Прекращение стимуляции привело к восстановлению исходной летной активности.

Таким образом, совки были способны отличить собственные сигналы от искусственных эхоподобных стимулов, следующих с задержкой 0,2 мс, что свидетельствует о возможности восприятия ими акустических сигналов, отраженных от близко расположенных предметов.

Изучение способностей совок избегать столкновений с уголковыми отражателями. Гистограмма распределения результатов тестирования 35 особей различных видов приведена на рис. 4. В области "0" на горизонтальной оси расположены результаты тех опытов, в которых число касаний с отражателями обоих типов было приблизительно равным ($P_v = P_w$).

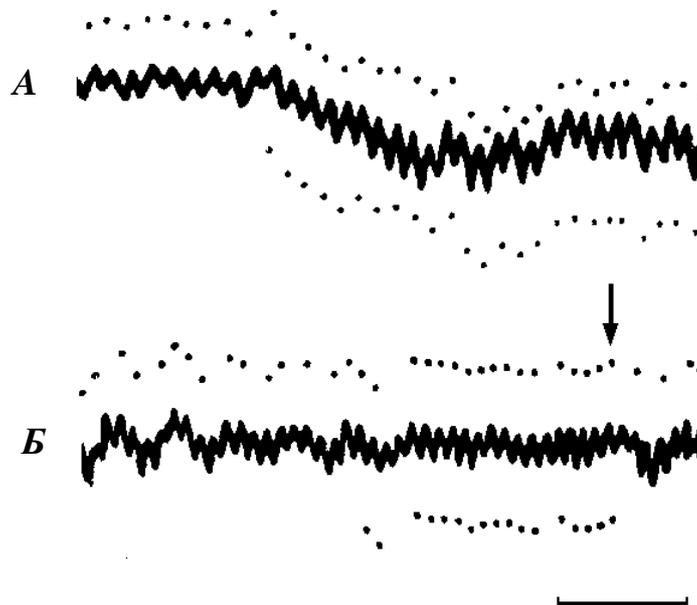


Рис. 3. Реакции совок на эхоподобные стимулы: А - отрицательный фонотаксис (*X. c-nigrum*), Б - изменение характера полета (*A. segetum*). Непрерывные пинии отражают смещения бабочек в горизонтальной плоскости. Точки над этими линиями соответствуют собственным щелчкам бабочек, точки ниже линии - импульсные эхоподобные стимулы, следующие через 0,2 мс после эмиссии собственных сигналов. Колебания линий соответствуют отдельным взмахам крыльев. Стрелкой указан момент окончания стимуляции. Отметка времени - 200 мс.

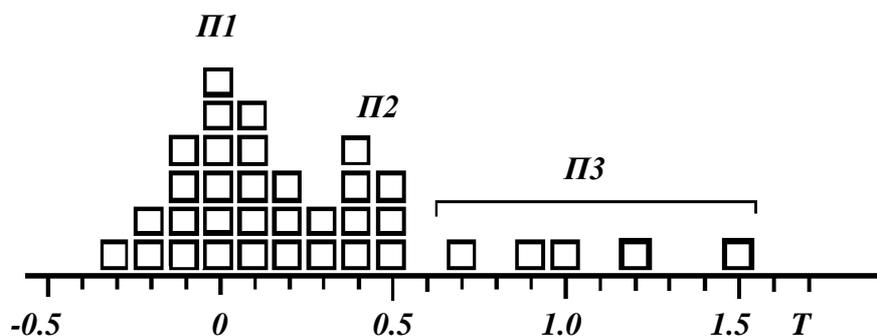


Рис. 4. Гистограмма распределения результатов опытов по изучению эхолокационных возможностей совков. $T = \ln(P_v/P_w)$, где P_v - число касаний преград, плохо отражающих ультразвук, P_w - то же для преград, хорошо отражающих ультразвуковые волны

Результаты экспериментов, в которых бабочки касались преимущественно отражателей V , располагаются справа от "0", тогда как отрицательные значения T соответствуют тем опытам, в которых преобладали контакты с преградами типа W , сравнительно хорошо отражавшими ультразвук. Анализ полученных результатов позволяет выделить на гистограмме три группы, обозначенные условно $П1$, $П2$ и $П3$. Для последней характерны большие значения коэффициента T ($T \geq 0.7 : P_v/P_w > 2$). В трех опытах различия в числе касаний отражателей разных типов были достоверны по критерию χ^2 (*C. fulvago*, $T = 0,7$; *A. pulchrina*, $T = 1,2$; *E. occulta*, $T = 1,5$). Очевидно, что эти бабочки отличали преграды с разными акустическими свойствами, и преобладание контактов с препятствиями, плохо отражавшими ультразвук, было неслучайным с вероятностью более 97%. В других опытах общее число касаний было недостаточным для получения достоверных оценок по данному критерию. В этой связи следует отметить, что при повышении эффективности эхолокационной системы должна была снижаться вероятность столкновения бабочки с отражателями обоих типов. По этой причине не представлялось возможным получить достаточно большие исходные числа во всех экспериментах. Это обстоятельство во многом определило специфику обработки полученных результатов.

Повторное тестирование совков в тех же условиях, но после повреждения у них тимпанальных мембран показало, что в результате операции бабочки теряют способность чувствовать различия между альтернативными отражателями, и, кроме того, возрастает общее число столкновений с преградами за один и тот же период времени. Так, совка *C. saturata* в норме значительно чаще касалась отражателей типа V ($T = 1 : P_v/P_w = 2,7$), а после разрушения у нее тимпанальных мембран число контактов с обоими типами преград получилось примерно равным ($T = 0 : P_v/P_w = 1$). Общее число касаний при этом возросло вдвое. Последнее обстоятельство может свидетельствовать о том, что интактная бабочка способна в некоторой степени чувствовать эхо от преград V , имеющих более низкий, чем W коэффициент отражения.

Группа $П2$ объединяет результаты тех опытов, в которых также преобладали контакты с отражателями типа V , но не столь существенно, как в группе $П3$. На первый взгляд можно предположить, что совки из группы $П2$ обладали более низкой чувствительностью эхолокационной системы, однако возможны и другие причины. Анализ протоколов опытов свидетельствует, что частота касаний бабочки с разными типами преград может сильно варьировать в ходе эксперимента. Например, в одном из опытов *C. nupta* в первые 100 с полета касалась V - и W - отражателей в равной степени ($P_v/P_w = 1$), а в следующие 180 с она в 2 раза чаще задевала V -преграды, причем общее число контактов уменьшилось примерно в 2 раза. Такая же неравномерность в частоте касаний наблюдалась и в некоторых других опытах из группы $П2$. Наиболее вероятной причиной этого явления могло быть непостоянство эмиссии акустических щелчков.

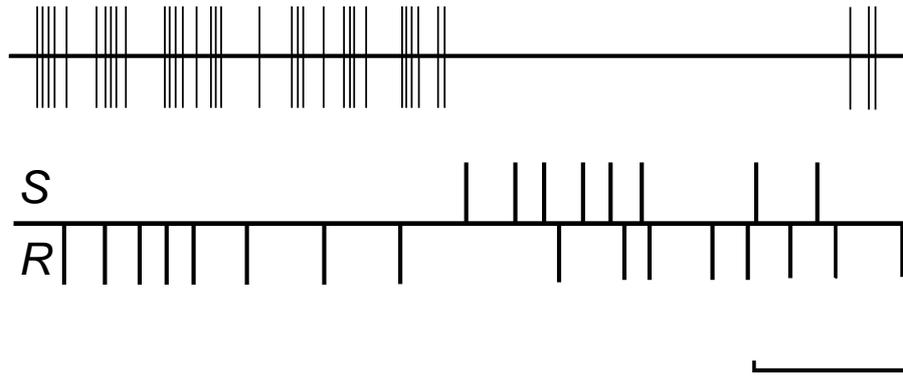


Рис. 5. Фрагмент протокола опыта с *A. perflua* по исследованию поведения бабочки в полете с синхронной регистрацией эмиссии ультразвуков (верхняя строка). На нижней строке вертикальными линиями отмечены моменты касания о соответствующей отражатель. Во время активной эмиссии щелчков бабочка реже касается преград *S*, хорошо отражающих ультразвук. Отметка времени - 10 с.

Очевидно, что бабочки, использующие эхолокацию, способны чувствовать препятствия только в период излучения ультразвуковых сигналов, а во время полета без щелчков частота касаний об отражатели будет носить случайный характер и не будет зависеть от их акустических свойств.

В группу *III* вошли результаты опытов, в которых бабочки касались отражателей двух типов примерно в равной степени. Хотя во всех этих экспериментах значения *T* близки к нулю, частоты касаний о преграды сильно отличались у разных особей. Значительная часть подопытных бабочек за первые 300 с полета касалась препятствий 50-70 раз, тогда как некоторые особи *A. gamma*, *S. libatrix* и других видов за тот же период времени имели 10-30 контактов. Представляется вероятным, что совки, часто касавшиеся преград, не использовали в течение опыта эхолокацию. Напротив, у бабочек, имевших низкую частоту касаний, можно предположить такую высокую чувствительность эхолокационной системы, что они оказались способными избегать столкновений с отражателями обоих типов.

Влияние эмиссии ультразвуков на способность совки ориентироваться в пространстве. В данной серии экспериментов уголкового отражатели были заменены шарообразными преградами двух типов, также различавшихся акустическими свойствами во всем диапазоне длин волн. Использование акустического локатора позволило проследить динамику эмиссии совками ультразвуков в течение сравнительно больших интервалов времени и выявить при этом изменения в поведении у подопытных насекомых. В том случае, когда испытываемая совка в полете не щелкала, можно было оценить ее способность чувствовать приближающееся препятствие за счет искажений вихревых потоков воздуха, возникающих на каждый взмах крыльями, так как сетчатые сферы (*R*), в отличие от пластмассовых шаров (*S*), использованных в данных экспериментах, создавали незначительное аэродинамическое сопротивление. Схема всей установки и ее размеры в этой серии опытов остались без изменений.

Всего в опытах было использовано 106 экз. совки обоего пола. 44 бабочки в лабораторных условиях летали плохо, поэтому при последующей обработке были использованы данные по 62 экспериментам. Одновременная регистрация щелчков бабочек и контактов насекомых с шаровидными преградами показала, что в период эмиссии звуков совки значительно реже касаются препятствий, хорошо отражающих ультразвук (рис. 5). После прекращения звукоизлучения число касаний с преградами обоих типов становилось примерно равным.

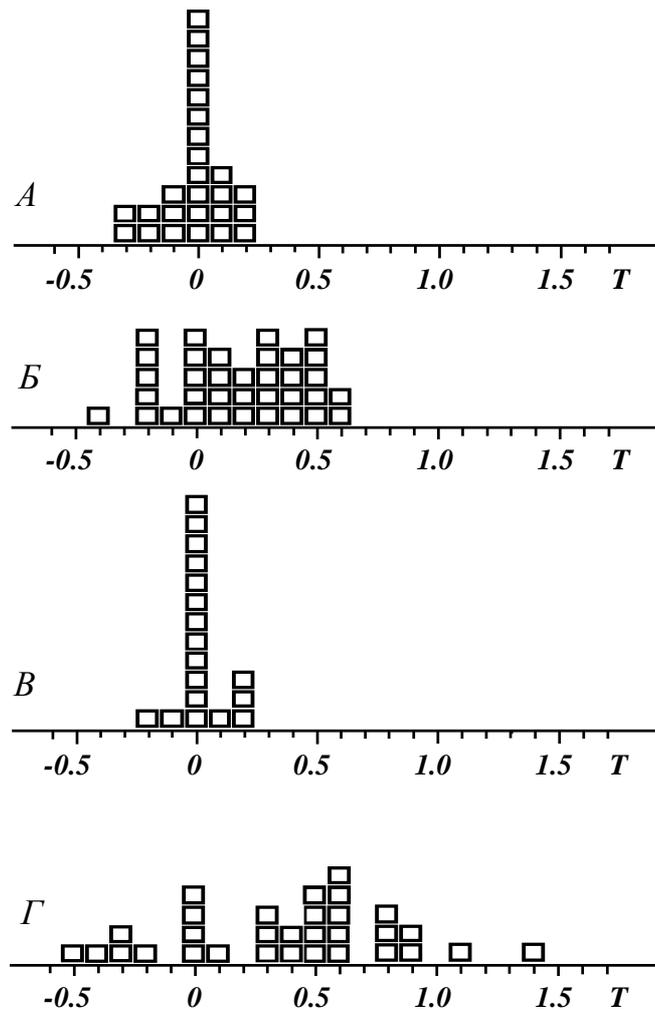


Рис. 6. Гистограмма распределения результатов этологических экспериментов по изучению эхолокационных возможностей совок с учетом эмиссии ими ультразвуков: *A* - опыты, в которых бабочки не издавали ультразвука; *B* - опыты, в которых были зарегистрированы щелчки испытуемых совок; *B* - гистограмма результатов экспериментов из группы *B*, но по отрезкам времени, когда звукопродукция не наблюдалась; *Г* - то же по участкам с активной эмиссией щелчков.

С учетом отсутствия или наличия эмиссии ультразвуковых щелчков во время опыта результаты всех экспериментов были разделены на две группы и для каждой из них построены гистограммы распределения коэффициента T (рис. 6).

Гистограмма на рис. 6, *A* объединяет данные 26 опытов с теми бабочками, которые в ходе эксперимента не щелкали. Максимум распределения расположен в точке $T = 0$, т.е. предпочтений в касании тех или иных типов преград не было. Следует отметить, что в эту группу вошли представители и тех видов, у которых ранее были зарегистрированы ультразвуковые щелчки, например, *H. micacea*, *A. perflua*, *E. occulta* и др.

Группа *B* (рис. 6, *B*) объединяет результаты тех 35 опытов, в которых была зафиксирована активная эмиссия ультразвуковых сигналов. Распределение в этой группе заметно отличается от описанного выше: для него характерно общее смещение в сторону положительных значений T , т.е. бабочки в этих опытах чаще касались преград R , не отражавших ультразвук.

Так как эмиссия у подопытных насекомых, как правило, происходила в течение определенных промежутков времени, появилась возможность выявить различия в поведении бабочек в моменты наличия или отсутствия звукоизлучения на отдельных фрагментах регистрации результатов опыта.

По отношению числа касаний вычисляли коэффициент T , округленный до 0,1, и результат заносили в гистограмму группы B , если щелчков на данном участке не было, либо в группу Γ в том случае, если на фоне касаний была зарегистрирована активная эмиссия ультразвуков. Те участки опытов, на которых были зафиксированы единичные щелчки, в обработке не использовали.

Распределение группы B ничем принципиально не отличается от распределения A (рис. 6), т.е. при отсутствии эмиссии подопытные насекомые переставали чувствовать разницу между двумя типами отражателей.

Распределение Γ (рис. 6, Γ) имеет более сложную структуру и состоит из нескольких групп. Прежде всего, следует обратить внимание на результаты с $T \geq 0,5$. Бабочки в этих опытах хорошо чувствовали разницу между различными типами преград. Пять результатов с $T = 0$ и $T = 0,1$ дали совки, эмиссия щелчков у которых никак не отразилась на их поведении. Особый интерес представляет группа с $T < -0,3$. Бабочки в этих экспериментах активно стремились к преградам, хорошо отражающим ультразвук. Некоторые экземпляры из этой группы в ходе одного опыта меняли стратегию поведения: в одно время избегали контактов с отражателями S (обычно в начале эксперимента), а в другое — к ним стремились. В последнем случае бабочка чаще касалась отражателя S ($T < 0$). Это явление было более характерно для представителей металловидок: в восьми опытах смена стратегии поведения в течение одного эксперимента наблюдалась у 2 экз.: *D. chrysitis* и *P. festucae*. Можно предположить, что в ходе опытов у этих насекомых менялась мотивация, т.е. вследствие усталости они стремились совершить посадку на обнаруженный предмет.

По обеим сериям экспериментов превышение значения параметра T более 0,4 было получено у представителей следующих видов: *A. nebulosa*, *A. perflua*, *A. gamma*, *A. pulchrina*, *C. nupta*, *C. fulvago*, *C. satura*, *D. chrysitis*, *E. occulta*, *H. micacea*, *I. subtusa*. *M. turca* и *P. festucae*.

Все описанные результаты свидетельствуют о способности совок использовать ультразвуковые сигналы для ориентации в пространстве. На основании анализа поведения бабочек при отсутствии звукоизлучения можно также сделать вывод, что исследованные совки не способны чувствовать близко расположенные к ним предметы по возникающим в полете аэродинамическим искажениям.

Необходимо отметить, что приблизительно третья часть всех тестируемых особей не проявляли в условиях полной темноты никакой двигательной активности, но они начинали летать при включении слабого (5 лк) освещения. У совок, летавших в темноте, эмиссия щелчков наблюдалась нерегулярно и нередко начиналась после первого столкновения с преградой. Слабый свет, как правило, стимулировал эмиссию щелчков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Способность бабочек реагировать на стимул, имитирующий эхо от близко расположенных предметов, различать преграды с разными коэффициентами отражения и избегать столкновений с препятствиями во время эмиссии щелчков свидетельствует о возможности использования этими насекомыми эхолокации для ориентации в пространстве.

Обсуждая это явление, необходимо учитывать методические трудности, которые могли влиять на поведение совок в ходе экспериментов и осложнить интерпретацию результатов. Из них прежде всего следует указать на необходимость соблюдения полной темноты в ходе опыта, т.е. таких условий освещенности, с которыми бабочка никогда не сталкивается в природе. Эта вынужденная мера имела целью исключить влияние на поведение насекомых зрительных стимулов. Отсутствие привычного освещения полностью подавляло летную активность приблизительно

у $1/3$ тестированных особей (такой же эффект, но только у всех совок без исключения, вызывало заклеивание глаз) и, видимо, было основной причиной нестабильности звукоизлучения. Это указывает на тесную связь между зрительной и эхолокационной системами ориентации. Вероятно, в природе последняя дополняет первую, в условиях низкой освещенности при полете среди растительности во время питания, откладки яиц или при посадке на выбранный объект.

Во-вторых, методически трудно было разделить в ходе эксперимента попытки бабочек избегать преграды от попыток совершить на них посадки. Между тем в первом случае насекомые, использующие эхолокацию, должны преимущественно реже касаться преград, хорошо отражающих ультразвук ($T > 0$), а во втором, напротив, стремиться к "акустически ярким" препятствиям ($T < 0$). Вполне возможно, что такая неоднозначность поведения совок привела к снижению результирующих значений T в некоторых опытах.

Преграды, сравнительно хорошо отражавшие ультразвук (V, S), имели в целом невысокие коэффициенты отражения в ближнем поле, а различия в отражающих свойствах альтернативных препятствий были невелики, особенно в первой серии этологических экспериментов. Оба этих фактора также могли привести к заниженной оценке эффективности эхолокационной системы совок. Чтобы определить акустические свойства предметов, с которыми бабочка реально встречается в природе, нами были измерены коэффициенты отражения свежих листьев. Оказалось, что на уровень отраженного ультразвукового импульса наиболее существенное влияние оказывает угол между направлением на излучатель и плоскостью листа, а также форма последнего. Листья всегда имеют некоторую кривизну поверхности, вследствие чего они могут со стороны вогнутой поверхности дополнительно концентрировать акустическую энергию. Эффективность этого явления сохраняется на расстояниях порядка радиуса кривизны. В результате интегральный коэффициент отражения на частотах 40-50 кГц с вогнутой стороны листа может превышать 1, а с противоположной стороны составляет в среднем 0,4-0,6. Таким образом, реальная дальность обнаружения естественных препятствий может превышать расчетную величину в 2 раза.

В этой связи следует добавить, что усредненные данные могут не отражать реальную картину, так как значения амплитуд щелчков имеют большой разброс. Нами были зарегистрированы у многих особей совок амплитуды щелчков с уровнем 85 дБ УЗД и 1 раз 94 дБ УЗД (Жантиев и др., 1993). Кей (Кей, 1969) приводит значение 96 дБ УЗД. Пороговая чувствительность тимпанальных органов совок также существенно варьирует. Минимальный зарегистрированный нами в электрофизиологических экспериментах порог чувствительности на импульсные стимулы составлял 55 дБ УЗД. Кроме того, сейчас еще нет сведений о реакциях тимпанальных органов совок на реальные отраженные сигналы. Такие данные были бы очень полезны для понимания процесса восприятия эха от собственного щелчка, но их получение сопряжено с большими методическими трудностями. Дополнительно следует заметить, что все данные об уровнях излучения и чувствительности получены на разных особях бабочек, в то время как при эхолокации приемник и передатчик, естественно, находятся в одном организме. Тем не менее, сравнение приведенных цифр свидетельствует о том, что максимальная чувствительность эхолокационной системы может превышать среднее значение в 12 раз.

Полученные нами материалы дают основание предположить, что эхолокационная система совок рассчитана в первую очередь на локализацию предметов в непосредственной близости (3—30 см) от летящего насекомого. В этом случае она дополняет зрение в условиях слабой освещенности и обеспечивает бабочку информацией, необходимой для избегания столкновений в полете либо для совершения посадки. По виду используемых сигналов обсуждаемый тип акустического зондирования пространства можно отнести к категории импульсных локационных систем.

Пока нет никаких данных, указывающих на то, что совки, пользуясь таким способом лоцирования, могут оценить расстояние до окружающих их предметов путем измерения задержки прихода отраженного сигнала. Поскольку измеренное временное разрешение рецепторов тимпанального органа

составляет 2,5 мс (Surlykke et al., 1987), можно предположить, что совки не измеряют дальность до препятствия таким способом, а реагируют на первый отраженный импульс достаточной амплитуды. Учитывая простоту организации их слуховых органов, представляется вероятным, что эти насекомые используют именно такой упрощенный тип эхолокации. Возможно также определение дальности путем оценки относительной угловой скорости перемещения лоцируемого предмета. Однако накопленных данных еще недостаточно для конкретного обсуждения этой проблемы.

Вопрос о механизме восприятия акустических сигналов, следующих с малыми задержками относительно собственного щелчка, остался пока открытым. Электрофизиологические данные говорят о том, что при столь малых (0,2-0,3 мс) интервалах времени между двумя стимулами их раздельное восприятие невозможно. Факты, полученные в этологических экспериментах, тем не менее, свидетельствуют об обратном. Следовательно, реакция тимпанальных органов совок на собственный щелчок имеет принципиальные особенности, т.е. рецептор A_1 на сильное механическое воздействие, по-видимому, не отвечает, либо его реакция значительно ослаблена. Можно высказать как минимум две гипотезы, объясняющие это явление: 1) существует реципрокное торможение слуховых рецепторов, приводящее к подавлению потенциала, действия клетки A_1 в момент эмиссии собственного щелчка (это предположение косвенно подтверждается данными Суга (Suga, 1961), Коро с соавт. (Perez, Coro, 1985; Coro, Bock, 1990); 2) сильный механический удар, распространяющийся по кутикуле в момент излучения собственного щелчка, не вызывает развития генераторного потенциала слухового рецептора вследствие специфического блокирования его мембранных каналов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бродский А.К., 1988. Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, С. 1-208.
- Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Федорова М.В., 1993. Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 3. С. 76-85.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. С. 1-352.
- Agee, H. R. 1971. Ultrasound produced by wings of adults of *Heliothis zea*. // J. Ins. Physiol. V.17. №7. P.1267-1273.
- Coro, F., Bock C. 1990. Ultrastructure of the tympanic organ in an arctiid moth. Seventh Internati. Meeting on Insect Sound and Vibration. Piran. P.1-12.
- Kay, R. E. 1969. Acoustic signaling and its possible relationships to assembling and navigation in the moth *Heliothis zea*. // J. Ins. Physiol. V.15. P.989-1001.
- Perez, M., Coro F. 1985. Physiological characteristics of the tympanic organ in noctuid moths // J. Compar. Physiol. V.156. P.689-696.
- Roeder K. D., Treat A.E. 1957. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exp. Zool. V.134. P.127-158.
- Suga N. 1961. Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths // Japan. J. Physiol. V.11. P.666-667.
- Surlykke A., Larsen O.N., Michelsen A. 1987. Temporal coding in the auditory receptor of the moth ear // J. Compar. Physiol. V.162 P.367-374.

МГУ

Поступила в редакцию
8 апреля 1993 г.