

УДК 595.786:591.185.1:591.484

ВЛИЯНИЕ ЗРИТЕЛЬНЫХ СТИМУЛОВ НА ДИНАМИКУ АКУСТИЧЕСКОЙ ЭМИССИИ СОВОК (*AMPHIPYRA PERFLUA* : NOCTUIDAE)

© 1996 г. Д.Н. ЛАПШИН

Институт проблем передачи информации РАН

119361 Москва, Бол. Очаковская, 22

Поступила в редакцию 04.03.96 г.

Ночным бабочкам - совкам на проекционном экране предъявляли зрительные стимулы, имитировавшие приближающиеся к ним препятствия. Одновременно проводилась регистрация акустической и двигательной активностей подопытных насекомых. Показано, что зрительная стимуляция вызывает у совок увеличение частоты эмиссии щелчков. Оптомоторная реакция бабочек была выражена слабо. Обсуждаются варианты взаимодействия зрительной и эхолокационной систем у ночных чешуекрылых.

Совки наиболее активны в сумеречное и ночное время суток, их зрение приспособлено к восприятию слабых световых потоков [2, 8]. После получения данных, указывающих на возможность эхолокации у ночных чешуекрылых [5,7], стал актуальным вопрос о взаимодействии зрения и эхолокации - сенсорных систем двух типов, основанных на совершенно разных физических принципах, но имеющих сходные задачи. Их согласованное использование могло бы обеспечить насекомым более широкие возможности при ориентации в пространстве.

Анализ траекторий полета совок среди модельных препятствий показал, что за время между двумя последовательными зондирующими щелчками бабочки пролетали расстояния, зачастую превышавшие радиус действия их эхолокационной системы [5]. Эти наблюдения ставят под сомнение возможность полноценной ориентации насекомых, основанной на использовании только данных эхолокатора.

С другой стороны, было замечено, что совки чаще и регулярнее издают ультразвуки на свету [7]. Можно предположить, что зрение у бабочек при определенных условиях инициирует излучение щелчков, а нестабильность акустической эмиссии связана с отсутствием адекватной освещенности при проведении поведенческих экспериментов [5,7].

В упомянутых работах [5, 7] показано, что совки, почувствовав рядом с собой препятствие, сворачивали как в сторону источника эха, так и от него. Если неоднозначность реакций бабочек на эхо определялась их внутренней мотивацией, то, возможно, это явление будет также проявляться при демонстрации движущихся изображений, имитирующих приближающиеся к насекомому предметы.

Цель работы - исследование влияния зрения на динамику эмиссии ультразвуковых щелчков и определение специфики фототаксиса бабочек в ответ на зрительные стимулы, имитировавшие движущееся препятствие (ствол дерева).

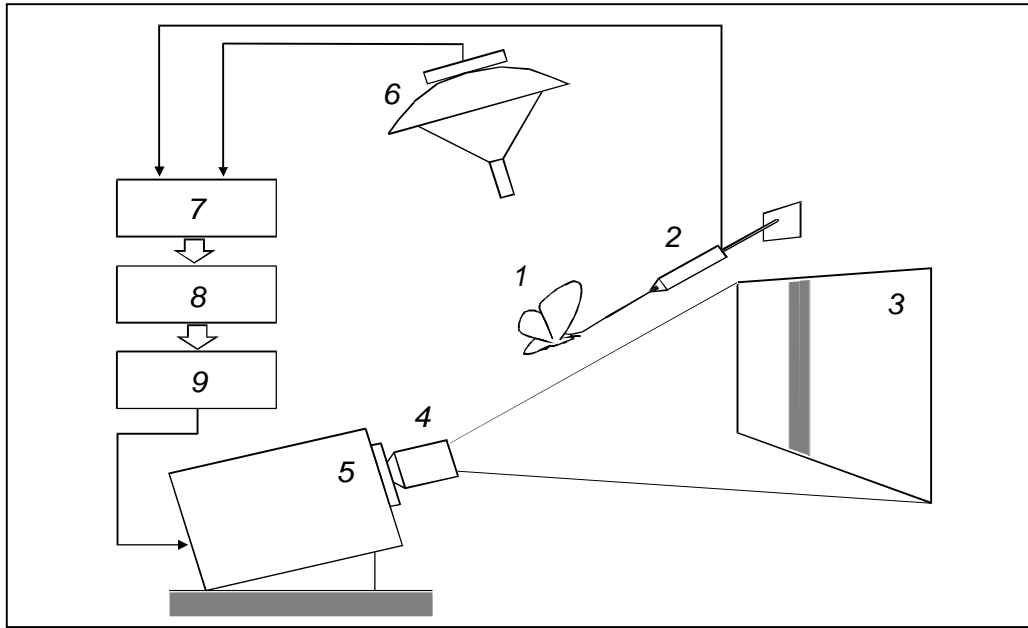


Рис. 1. Схема экспериментальной установки.

Бабочка (1) укреплена на датчике горизонтального смещения (2) перед экраном (3). На экран через объектив (4) проецируется изображение с осциллографа (5). Для регистрации щелчков, издаваемых насекомым, служит акустический приемник (6). Сигналы с датчика и акустического приемника поступают на аналого-цифровой преобразователь (7), связанный с компьютером (8). Компьютер управляет видеоадаптером (9), формирующим управляющие сигналы для осциллографа.

Материал и методы

В опытах использовали совок *Amphipyra perflua* F. обоего пола, отловленных на свет ртутно-люминесцентной лампы в окрестностях г. Москвы в июле-августе 1994 г. В каждом эксперименте (всего 63) использовали одну бабочку.

Подопытному насекомому на проекционном экране демонстрировали зрительные стимулы, имитировавшие движущийся на бабочку со скоростью 1 м/с ствол дерева диаметром 4 см. Одновременно проводили регистрацию акустических щелчков, издаваемых совкой, и смещение насекомого в горизонтальной плоскости при попытках совершать маневры.

Эхолокационный контакт совки с каким-либо препятствием может стимулировать у нее активизацию эмиссии зондирующих импульсов. Такой эффект хорошо известен у летучих мышей [1]. Для того чтобы устранить в ходе опытов возможность подобного влияния, были предприняты специальные меры: проекционный экран располагался за пределами зоны эхолокационной чувствительности бабочек, а датчику смещения была придана обтекаемая форма для уменьшения отражения звука в сторону подопытного насекомого.

Схема экспериментальной установки приведена на рис. 1. Бабочка, закрепленная воском на поводке датчика горизонтального смещения, располагалась на расстоянии 50 см от проекционного экрана шириной 1 м и высотой 70 см.

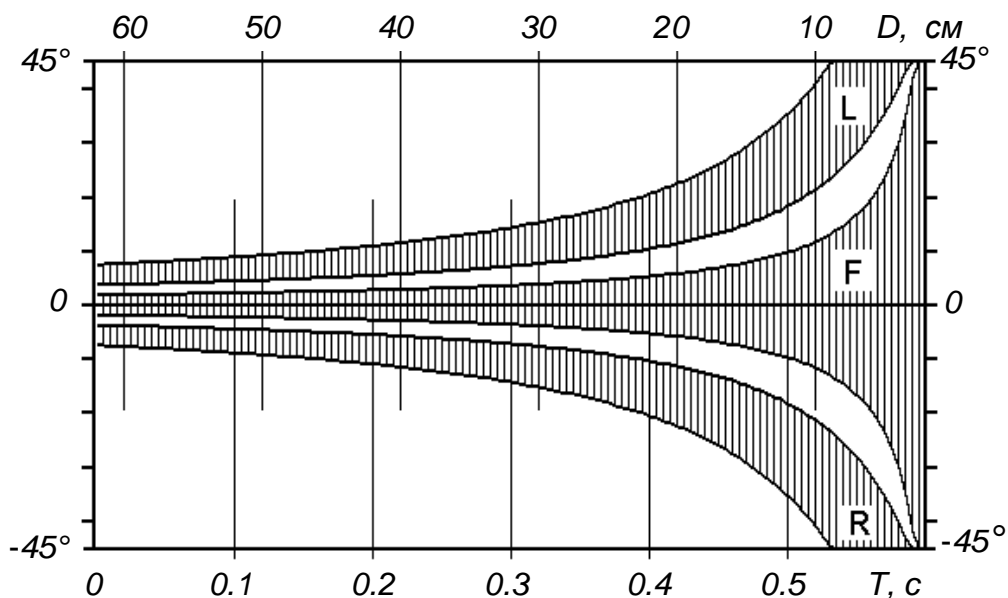


Рис. 2. Графики углового положения границ стимула в поле зрения подопытной бабочки. L - имитация смещения препятствия влево от насекомого, R - вправо, F - прямо на бабочку. По верхней горизонтальной оси - расчетное расстояние до преграды, по нижней - время с момента начала действия стимула, по вертикальной оси - угол визирования.

В качестве проектора был использован осциллограф с укрепленным перед его экраном объективом. Цвет свечения люминофора экрана осциллографа - зеленый. Управление смещением и яркостью луча осциллографа осуществлялось компьютером через специальный видеоадаптер. Эта система формировала на экране осциллографа прямоугольный светлый растр размером 4x3 см и темную полосу на его фоне. Положение границ этой полосы, а также скорости их смещения относительно центра раstra определял компьютер по специальной программе. Частота кадровой развертки раstra – 700 Гц, строчной - 179,2 кГц. При таком темпе смены кадров совки должны были воспринимать изображение слитно, без мельканий [2].

Фоновое растровое освещение проекционного экрана соответствовало естественному при полной луне (0,2-0,5 лк).

В начале опыта бабочку выдерживали 10 мин при выключенном освещении (темновая адаптация), затем последовательно предъявляли стимулы, соответствовавшие трем модификациям движения препятствия: с промахом в 15 мм влево от внешнего края крыла насекомого (L), аналогичное движение, но вправо (R), движение прямо на бабочку (F). Стимул в виде узкой темной полосы возникал на экране внезапно. Графики изменения угловых положений правой и левой границ стимулов относительно центра экрана приведены на рис. 2. Расчеты проведены в диапазоне изменения дальности от 62 до 2 см от преграды до насекомого. На последнем этапе предъявления границы стимула смещались за пределы раstra. В режиме F в этот момент экран темнел полностью на время 10 мс.

В первых экспериментах насекомым предъявляли также инвертированное по освещенности изображение, т.е. светлую полосу на темном фоне, однако бабочки на такой стимул почти не реагировали. В последующих опытах этот режим стимуляции не использовался.

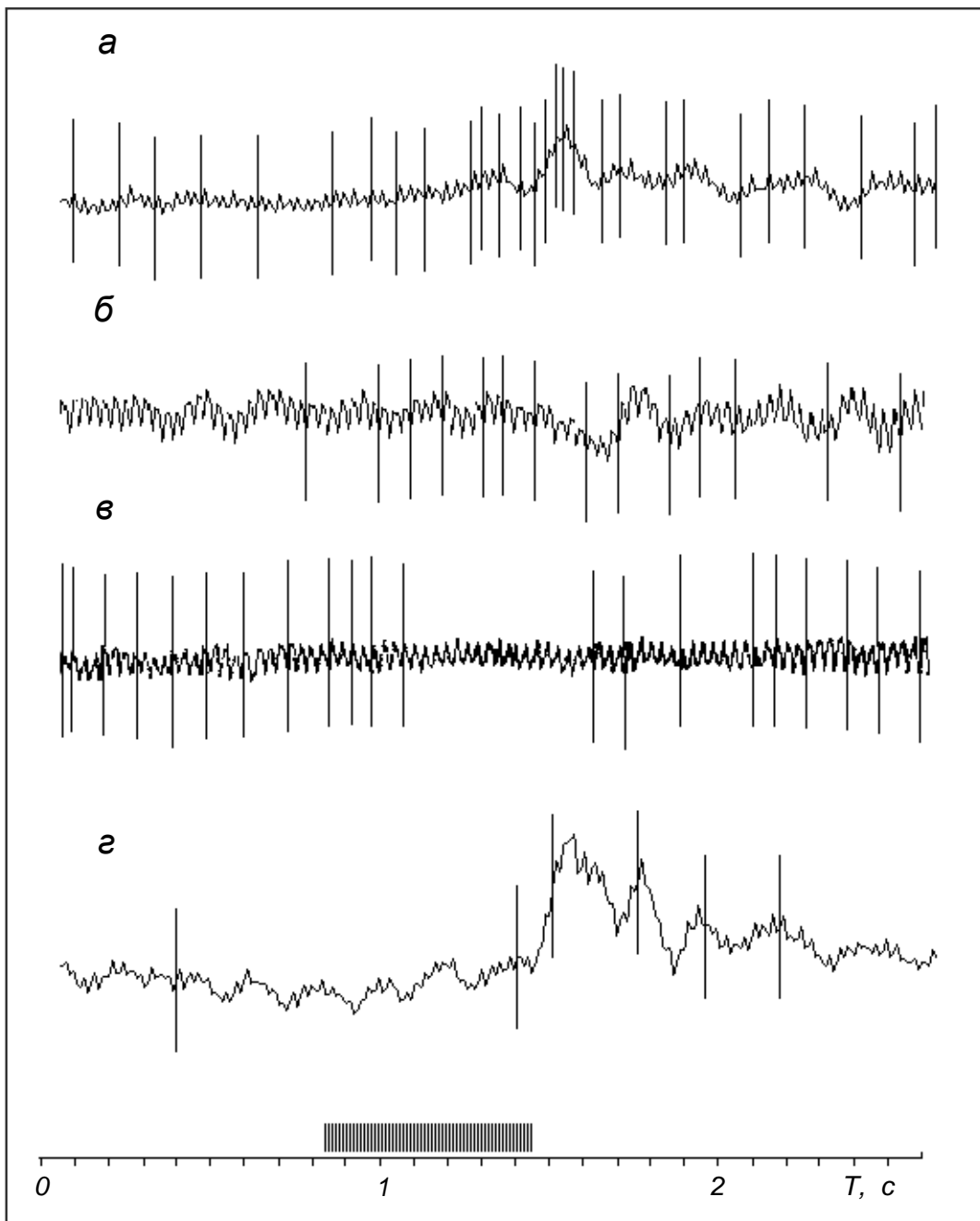


Рис. 3. Реакции совок на зрительные стимулы:

а - при движении изображения вправо от бабочки (R), *б* - влево (L) и *в*, *г* - прямо на нее (F). Непрерывные линии отражают смещение подопытных насекомых в горизонтальной плоскости. Отклонение линии вверх соответствует движению бабочки влево, ее быстрые колебания связаны с отдельными маховыми движениями. Вертикальными линиями отмечены моменты регистрации щелчков. По горизонтальной оси - время с начала регистрации. Темным прямоугольником внизу обозначен момент действия стимула.

Для регистрации ультразвуковых щелчков, издаваемых подопытными насекомыми, был использован конденсаторный микрофон, совмещенный с параболическим рефлектором, установленный на расстоянии 1 м от подопытного насекомого.

Эксперименты проводили в лабораторных условиях в вечернее и ночное время при температуре 20-22°C.

Результаты

В полете совки способны генерировать за полный период взмаха два акустических импульса - в моменты подъема и опускания крыльев [3], однако такой режим эмиссии в данных опытах не наблюдался. Интервалы между отдельными щелчками были либо близки периоду взмаха (T_v), либо кратны ему.

Период взмаха T_v , измеренный по минимальным интервалам между щелчками, варьировал от экземпляра к экземпляру в пределах 27-33 мс, среднее значение $T_v = 31 \pm 1,8$ мс. Условия стимуляции не оказывали существенного влияния на значение T_v .

Как правило, предъявление совкам зрительных стимулов приводило к учащению импульсации (рис. 3, а, б). Если же у бабочки перед опытом фоновой акустической активности не было, то стимул не инициировал эмиссию ультразвуков. Достоверность возрастания акустической активности по сравнению с фоновой на равных интервалах оценивали по критерию знаков Z [4] для каждой модификации стимула. Следует отметить, что при четырех предъявлениях (из 63) наблюдалось подавление акустической активности на фоне стимуляции, из них три - при имитации движения преграды прямо на насекомое (рис. 3, в).

На суммарных гистограммах распределения щелчков во времени (рис. 4) видно, что акустическая активность совок в среднем нарастала по мере "приближения препятствия" и продолжалась на более или менее постоянном уровне в течение примерно 0,5-2 с после исчезновения изображения с экрана.

На графиках L (движение изображения влево от бабочки) и F (движение прямо) положение первого максимума определялось быстрым ростом акустической активности подопытных бабочек на интервале 1,3-1,4 с, т.е. в последние 100 мс действия стимула. Такое увеличение амплитуды распределения может быть обеспечено за счет резкого повышения частоты импульсации (рис. 3, а). Возможно также, что при исходно низкой частоте следования щелчков в указанном интервале увеличивалась вероятность излучения одиночных импульсов.

Для проверки последнего предположения были использованы результаты тех экспериментов, в которых бабочки во время стимуляции издавали один щелчок (рис. 3, з). Таких опытов в режиме L было шесть. Из них в четырех случаях акустический импульс был зарегистрирован в последние 100 мс предъявления изображения. В режиме F в пяти опытах было четыре аналогичных случая и в режиме R в семи опытах четыре случая. Вероятность случайного исхода, рассчитанная по формуле Бернулли [4], для режима L равна $p = 0,8\%$, для F $p = 0,3\%$ и для R $p = 1,6\%$. Можно сделать вывод, что эмиссия щелчков на данном интервале действительно может синхронизироваться зрительным стимулом. Однако остается пока открытым вопрос о том, величина какого именно параметра изображения на экране (угловая скорость смещения границ, расстояние до "преграды" и т.д.) являлась пусковой для генератора акустических импульсов у подопытных насекомых.

На гистограмме рис. 4, R суммарное распределение имеет несколько острых максимумов на фоне действия стимула. Изрезанность формы распределения и сдвиг основных максимумов влево можно объяснить соответственно синхронизирующим действием момента появления изображения и снижением порога возбуждения акустического генератора.

Для оценки влияния зрительной стимуляции на распределение интервалов между щелчками были дополнительно исследованы межимпульсные интервалы до, во время стимула и в последствии (рис. 5).

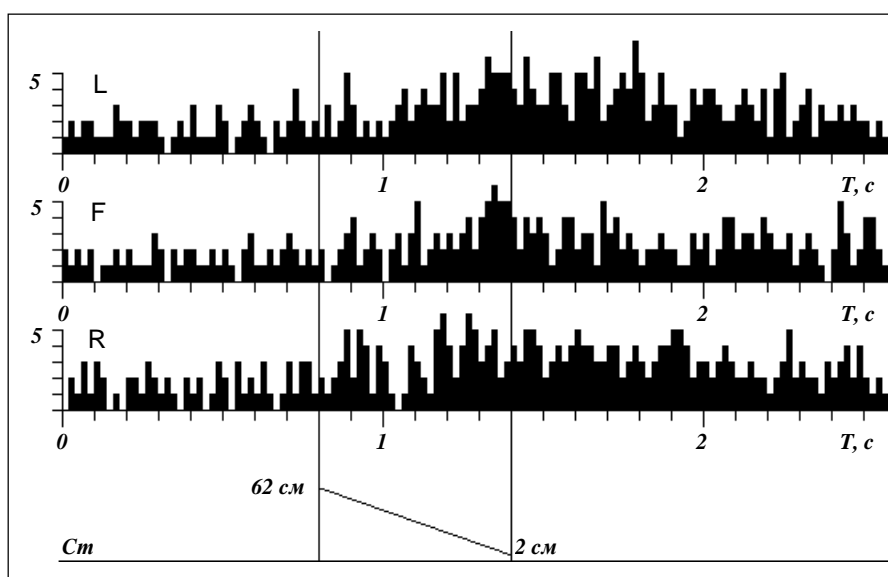


Рис. 4. Гистограммы распределения акустических импульсов совок. По горизонтальной оси - текущее время с момента начала регистрации в секундах, по вертикальной - количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации -20 мс. Вертикальными линиями отмечены моменты начала (0,8 с) и окончания (1,4 с) зрительного стимула, имитировавшего перемещение препятствия слева (L), справа (R) относительно бабочки и прямо (F) на нее. Внизу представлен график изменения расчетного расстояния (Cm) от преграды до насекомого. Каждая гистограмма построена по результатам 21 предъявления стимула.

Для удобства анализа интервалы представлены в целых числах периода взмахов: 1 - щелчки следуют на каждый взмах, 2 - через два взмаха и так далее. Верхний и нижний ряды соответствуют движению изображения преграды соответственно влево (L) и вправо (R) от бабочки. Хорошо видно, что на фоне стимула и после него увеличивается количество коротких интервалов ($1-3T_B$). При имитации движения преграды прямо на бабочку (средний ряд - F) - доля самых коротких интервалов относительно невелика. В последствии тенденции в распределении сохраняются почти в том же виде для каждой модификации стимула.

Обращает на себя внимание относительно высокая вероятность появления интервалов, близких к $3T_B$: на пяти гистограммах из девяти (рис. 5) пики, соответствующие этому значению, имеют максимальную амплитуду. По-видимому, тенденция издавать один щелчок на два - четыре взмаха у совок прямо не связана с условиями стимуляции. На рис. 6, где приведен фрагмент записи спонтанной активности одной из бабочек, на интервале 1,1-1,8 с расположена серия из семи импульсов, следующих с периодом $3T_B$.

Никакой связи между направлением движения стимула и смещением бабочек в горизонтальной плоскости выявить не удалось. В большинстве случаев (45 предъявлений) совки этого вида не давали моторных реакций на стимулы. В тех же случаях, когда они были (рис. 3, а, з), то отличались однотипной, специфической для каждого экземпляра направленностью, независимой от направления движения изображения на экране.

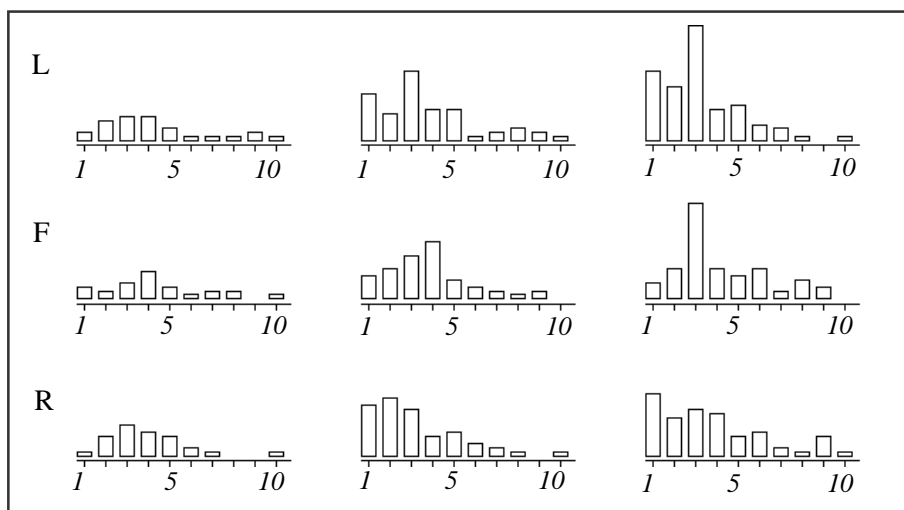


Рис. 5. Гистограммы межимпульсных интервалов.

Первый вертикальный ряд - в течение 0,6 с до стимуляции, второй - во время и третий - в течение 0,6 с после стимуляции. По горизонтальным осям - интервалы между щелчками; по вертикальным - количество интервалов в одном канале накопления. Шаг дискретизации - один период взмахов (31 мс). Каждая гистограмма построена по результатам предъявления 21 однотипного стимула.

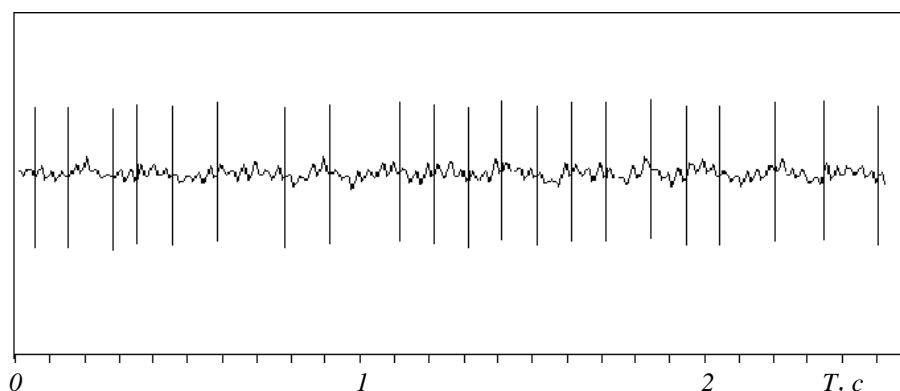


Рис. 6. Фрагмент записи спонтанной активности совки.

Обсуждение

Выявленная у совок функциональная связь зрения и эмиссии ультразвуков позволяет определить относительную роль эхолокации в системе ориентации этих насекомых. В случае прямолинейного полета бабочки среди густой растительности скорость изменения углового положения отдельных элементов в ее поле зрения резко увеличивается с ростом угла визирования (φ достигая своего максимального значения при $\varphi = 90^\circ$ (270°)). У совки в условиях низкой освещенности способность зрения к восприятию быстрых изменений снижается [2], т.е. на ракурсах, близких 90° (270°), следует ожидать уменьшения эффективности их зрительной системы при оценке пространственной обстановки. В этих же условиях увеличивается вероятность обнаружения преград с помощью эхолокации за счет уменьшения средних расстояний до лоцируемых поверхностей, обострения бинауральных различий на больших углах [6], и концентрации акустической энергии при отражении от окружающей листвы [7].

Максимум акустической активности совок при зрительной стимуляции предшествует моменту максимального сближения с "препятствием". Можно предположить, что основная задача эхолокационной системы бабочек - это контроль положения окружающих предметов в зонах работы крыльев, т.е. как раз на тех ракурсах, где возможности зрения, по-видимому, снижены. На малых углах визирования ($< 45^\circ$) способность совок реагировать на эхо заметно ограничена [5]. Этот факт также косвенно указывает на то, что зрение и эхолокация в своих возможностях дополняют друг друга.

Эффективность эхолокационной ориентации (без участия зрения) зависит, в частности, от расстояния, которое пролетает бабочка за время между двумя последовательными зондирующими импульсами. В тех случаях, когда это расстояние больше радиуса чувствительности эхолокационной системы, резко снижается вероятность своевременного обнаружения насекомым встречных преград. При координированной работе зрительной и эхолокационной систем требование к стабильности акустической эмиссии теряет свою остроту, так как моменты излучения одиночных щелчков или их серий в этом случае могут определяться в ЦНС на основе визуальной информации, т.е. когда препятствие уже обнаружено.

Сравнительно высокий уровень акустической активности, наблюдавшийся у совок после исчезновения изображения на экране, можно объяснить тем, что бабочки не получали подтверждения посредством эхолокационных контактов о наличии близкой преграды, т.е. они не могли определить, куда исчезло препятствие после окончания действия стимула. Если задача слежения за приближающимся объектом передается в ЦНС последовательно от зрения к эхолокационной системе, то отсутствие эха после исчезновения изображения из поля зрения насекомого означало ошибку в ориентации и, следовательно, необходимость многократной перепроверки данных, что и выразилось в учащении эмиссии. Отсутствием эхолокационного подкрепления можно объяснить также низкую двигательную активность насекомых в моменты сближения с "препятствием".

Во время полета бабочек на открытом пространстве эффективность их эхолокационной системы должна резко снижаться из-за небольшого радиуса действия. Так как излучаемые совками сигналы являются сильным демаскирующим фактором, то в этих же условиях насекомые наиболее уязвимы при нападении летучих мышей.

Напротив, среди густой растительности следует ожидать повышения эффективности эхолокационной системы и уменьшения вероятности нападения хищников из-за ограниченного маневра. Вполне возможно, что низкая частота следования спонтанных зондирующих импульсов у совок есть прямое следствие давления хищников, использующих при собственной эхолокации тот же диапазон звуковых частот [1,3].

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 94-04-13166 и № 96-04-50881).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1970. 379 с.
2. Антакова Н.В., Калинина А.В., Леньшина Л.К., Малахов А.Н., Руссина Е.А., Рябоконт В.П., Ульянов М.Ю., Чудинович Б.М. Частотные характеристики и абсолютные пороги чувствительности фоторецепторов некоторых насекомых // Бионика. М.: Наука, 1965. С. 100-106.
3. Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Федорова М.В. Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 76-85.
4. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
5. Лапшин Д.Н. Эхолокационная ориентация совок (*Noctuidae: Amphipyra perflua*) // Сенсорные системы. 1995. Т. 9. Вып. 4. С. 76-83.
6. Лапшин Д.Н., Федорова М.В. Реакции тимпанальных органов совок (*Amphipyra perflua: Noctuidae*) на импульсные ультразвуковые сигналы // Сенсорные системы. 1996. Т. 10. Вып. 1. С. 5-17.

7. Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 9. С. 93-105.
8. Мазохин-Поршняков Г.А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965, 263 с.

D.N. LAPSHIN
INFLUENCE OF VISION STIMULI UPON VARIATION OF
ACOUSTIC EMISSION IN MOTH (*AMPHIPYRA PERIFLUA*:
NOCTIUDAЕ)

Institute /or Information Transmission, Moscow

Visual stimuli which gave imitation of approaching obstacle were presented to noctuid moth. Simultaneously the registration of acoustic and motor activity of insect was carried out. It was shown that visual stimulation causes the increase of click frequency. The optomotor response of moths to visual stimuli was very weak. The interaction of visual and echolocation systems in moth behavior is discussed.