

УДК 595.786:591.582.4

УЛЬТРАЗВУКОВАЯ ЭМИССИЯ СОВОК (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE): ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ СИГНАЛОВ И ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ИХ ГЕНЕРАЦИИ

© 2000 г. Д. Н. Лапшин¹, Д. Д. Воронцов²

¹Институт проблем передачи информации РАН, Москва 127994

²Институт биологии развития РАН, Москва 117808

Поступила в редакцию 19.11.99 г.

Проведено морфологическое и акустическое исследование механизма звукоизлучения совок на примере *Amphipyra perflua* F. Механизмы генерации щелчков представляют собой латерально симметричные пары взаимно прилегающих комплементарных участков - один расположен на нижней стороне корневой части переднего крыла, а второй - на поверхности валика скутума метоторакса. Поверхности зон покрыты конусовидными выростами высотой 18-25 мкм, расположенными под углом к базальной поверхности. Плотность микроструктур достигает трех на 100 мкм². Конуса обеих комплементарных зон в норме ориентированы навстречу друг другу и при надвигании заднего края крыла на валик скутума способны входить во взаимное зацепление. При расцепке возникает ультразвуковой импульс. Бабочки с удаленными крыловыми зонами зацепления теряют способность к акустической эмиссии щелчков. В полете совки издают сигналы, сильно варьирующие по форме и спектру. Пиковая амплитуда звукового давления в пределах от 70 до 84 дБ УЗД в 5 см от тела насекомого, средняя длительность - 67 мкс, ширина спектра более 100 кГц, основные спектральные максимумы расположены в областях 57 и 78 кГц. Щелчки, вызванные искусственным путем, имеют спектральные характеристики, сходные с естественными. В условиях закрепленного полета и в природе у совок часто наблюдался темп эмиссии щелчков с интервалами, кратными 2 - 3 периодам взмаха. Обсуждается адаптивный смысл особенностей акустического поведения бабочек.

Известно, что ночные бабочки - совки способны в полете издавать ультразвуковые щелчки. Это явление было обнаружено впервые Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957). По данным Кея (Key, 1969), сигналы совок *Heliothis zea* представляют собой парные щелчки с частотой заполнения 50 кГц, длительностью 180 мкс каждый и интервалом между щелчками в паре, равным 190 мкс. Интенсивность звука в 1.5 см от источника составляла 98.5 дБ УЗД. Кей предположил, что генератор акустических импульсов относится к тимбальному типу и, по аналогии с медведицами (Arctiidae), расположен на метэпистернах. Однако до настоящего времени это предположение так и не было проверено экспериментально.

Эйджи (Agee, 1971) на основании наблюдений летящих бабочек в стробоскоп пришел к выводу, что акустические импульсы могут возникать у совок либо при взаимном ударе крыльев в верхней точке, либо являются артефактом опыта - при касании крыльями крепления. В 1993 г. с учетом новых данных выводы Эйджи были пересмотрены. Используя методику фотографирования бабочек в моменты регистрации щелчков, Жантиев с соавт. (1993) показали, что положение крыльев совок при эмиссии близко к горизонтальному. Этот факт противоречит модели механизма генерации, предложенной Эйджи. Следует отметить,

что у летящей бабочки при взаимном касании задних крыльев в верхней точке действительно возникают короткие ультразвуковые всплески (Waters, Jones, 1994), но их амплитуда, как правило, не превышает 65 дБ УЗД, т.е. как минимум на 10 дБ (в среднем на 20 дБ) меньше амплитуды тех щелчков, которые регистрировали Кей и Эйджи. В работе Жантиева с соавт. (1993) были представлены также основные типы сигналов совок и примеры их спектров. Показано, что в свободном полете бабочки также способны издавать ультразвуки, т.е. акустическую эмиссию совок нельзя объяснить действием артефактов, связанных с креплением насекомого в опытных условиях. Параметры зарегистрированных сигналов не зависели от вида, пола и возраста бабочек.

Известны несколько видов совок, предположительно использующих звуковые сигналы при внутривидовой коммуникации: *Thecophora fovea* - стридуляционный механизм эмиссии (Surlykke, Gogala, 1986), *Amina natalis* - тимбальный механизм на крыльях (Heller, Achmann, 1993), *Pseudopsis fagana* - тимбальный механизм на брюшном сегменте (Skals et al., 1996). Однако в каждом из перечисленных примеров звуки издают только самцы. Уровень акустических сигналов во всех трех случаях на 1-2 порядка выше тех значений, которые регистрировали Кей и Жантиев с соавторами.

Поиски более "общего" для совок механизма звукоизлучения до сих пор не увенчались успехом.

У многих ночных чешуекрылых, в том числе и у совок, переднее крыло в покое сцеплено с телом посредством комплементарных образований (зон), покрытых конусообразными выростами - микротрихиями (Kuijten, 1974). Одна зона расположена на заднем крае крыла около его основания, а вторая - на поверхности скутума метаторакса. Такими структурами обладают и самцы, и самки. При искусственной расцепке зон руками отчетливо слышен громкий щелчок. Можно допустить, что этот механизм бабочки используют в качестве генератора ультразвуковых сигналов.

Редер и Трит предположили, что совки, излучая щелчки, лоцируют окружающее пространство (Roeder, Treat, 1957). Возможность эхолокации у бабочек обсуждалась в том или ином аспекте всеми авторами, исследовавшими эмиссию щелчков. В последнее десятилетие были получены данные, подтверждающие эту гипотезу (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1995; Лапшин, Воронцов, 1998). Таким образом, более определенным стало биологическое значение исследуемых сигналов. В этой связи задача идентификации механизма эмиссии ультразвуковых щелчков у совок приобрела особую актуальность.

Из осциллограммы серии щелчков, приведенной в работе Редера и Трита (1957) видно, что подопытная бабочка щелкала на каждый взмах крыльями. Аналогичные примеры приведены и в других работах (Agee, 1971; Жантiev и др., 1993). Однако в более поздних исследованиях было показано, что темп эмиссии "один щелчок на взмах" в некоторых случаях не является обязательным и даже основным (Лапшин, 1996). Как оказалось, при предъявлении совкам *A. perflua* зрительных стимулов бабочки начинают тяготеть в акустической эмиссии к интервалу между щелчками, равному $3T_v$ ($T_v = 30$ мс - период взмахов).

С точки зрения эффективности работы эхолокационной системы период повторения зондирующих сигналов является одним из основных параметров, так как он определяет темп обновления информации. В связи с этим обстоятельством необходимо было провести более детальные исследования динамики спонтанной акустической эмиссии совок в дополнение к тем работам, в которых была показана зависимость частоты эмиссии щелчков от зрительной или эхолокационной информации (Лапшин, 1996; Лапшин, Воронцов, 1998).

Цели данной работы: определить характеристики акустической эмиссии совок: амплитуду, длительность, спектр и динамику следования щелчков; исследовать возможность генерации ультразвуковых сигналов зонами сцепления крыльев с телом и кутикулярными структурами

на теле совок (в том числе, метэпистернами) и провести сравнительный анализ акустических параметров естественных и искусственно вызванных щелчков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Большая часть экспериментов проведена на совках *Amphipyra perflua* F. обоего пола, отловленных на пищевой аттрактант (збродившая смесь пива с медом) в г. Москве и ее окрестностях в июле-августе 1996-1999 гг. Всего в опытах было использовано 50 экз. бабочек этого вида.

В работе были также исследованы на способность к акустической эмиссии 12 экз. совок *Hydraecia micacea* Esp., отловленных на свет люминесцентной лампы.

Опыты проводили в вечернее и ночное время в лабораторных условиях при температуре 18-20°C.

Исследование спектральных характеристик щелчков совок

Подопытное насекомое приклеивали теплым воском к тонкой проволочке таким образом, чтобы его крылья при маховых движениях не касались крепления. Для регистрации акустических сигналов микрофон RFT 301 (1/4") располагали в 5 см от бабочки спереди и выше ее продольной оси. Электрический сигнал с выхода микрофона после усиления (микрофонный усилитель RFT 00023) и высокочастотной фильтрации (частота среза 1 кГц) поступал на вход цифрового запоминающего осциллографа HP54601B (Hewlett Packard). Частота выборки встроенного АЦП (аналогово-цифрового преобразователя) осциллографа составляла 1.25 МГц, что соответствовало интервалу дискретизации 0.8 мкс. Цифровые данные с выхода осциллографа далее поступали в компьютер по интерфейсу RS-232.

Последующая обработка результатов включала в себя нормирование осциллограмм щелчков по максимальной амплитуде, выравнивание наклона базовой линии, измерение длительности сигналов и расчет их спектров. Длительность отдельного акустического импульса условно принимали равной общей протяженности целого числа образующих полуволн с амплитудой не менее 0.2 от максимальной. Расчет спектров производили по методу последовательного анализа вписанной кусочно-линейной функции в диапазоне частот от 1 до 100 кГц с шагом 1 кГц (Дьяконов, 1987).

При выполнении частных задач данного исследования были использованы специально разработанные авторские компьютерные программы.

Измерение амплитуды щелчков

В первой серии экспериментов щелчки регистрировали от бабочек, находившихся в закрепленном полете (20 опытов с совками *A. perflua*). Фиксацию пиковой амплитуды каждого щелчка из непрерывной последовательности производили с помощью специально разработанного в лаборатории АЦП. Цифровой код с выхода АЦП далее поступал на компьютер через 16-битный порт ввода-вывода. По результатам измерений строили гистограммы распределения амплитуды 20 импульсов либо более (до 100 имп.) в зависимости от стабильности эмиссии бабочкой ультразвуков и задач эксперимента. Такие измерения проводили в диапазоне от 60 до 90 дБ УЗД. За 0 дБ УЗД принят уровень звукового давления 20 мкПа.

Идентификация механизма звукоизлучения

Во второй серии опытов регистрировали по 20 акустических импульсов от каждой бабочки (всего от 20 бабочек было получено 400 осциллограмм щелчков).

Положение крыльев летящего насекомого в моменты акустической эмиссии наблюдали при выключенном внешнем освещении визуально с помощью стробоскопа, работавшего в ждущем режиме. Источником коротких (3 мс) световых импульсов в стробоскопе служила красная светодиодная матрица, расположенная в фокусе проекционного объектива.

Фотографирование летящих совок проводили в моменты регистрации их щелчков по методике, разработанной ранее (Жантiev и др., 1993). Фотоаппарат находился снизу относительно насекомого.

После регистрации акустических импульсов от интактных насекомых, у 10 экз. совок, отличавшихся наиболее стабильной эмиссией (амплитуда наиболее громких импульсов 70 дБ УЗД и более в 5 см от насекомого, средняя частота повторения не менее 4 1/с) микроножницами удаляли зоны зацепления на передних крыльях. Затем повторяли прежнюю программу акустических измерений.

Другую часть насекомых второй серии (10 экз.) использовали в опытах по исследованию зон зацепления в качестве звукогенерирующих структур. Бабочку, усыпленную хлороформом, помещали под микрофоном и вручную, двигая крыло за дистальный конец, добивались возникновения акустических импульсов.

¹В ходе подготовки к экспериментам было выяснено, что при операции удаления зон очень важно сохранять целостность близко расположенных структур крыльев. В противном случае возможно резкое возрастание шумов полета до уровня 70 дБ УЗД и более. Каждый взмах при этом приобретает характерный "хрустящий" призыв, и поврежденное насекомое становится непригодным для дальнейшей работы.

При определенном навыке, изменяя угол наклона переднего крыла по отношению к телу насекомого и степень зацепления, можно было получить последовательность щелчков, похожих по форме на естественные сигналы. От каждого экземпляра регистрировали по 20 осциллограмм искусственных щелчков.

В третьей серии экспериментов (20 экз.) исследовали возможность генерации акустических импульсов при деформации склеритов торакса. С этой целью ортогонально к поверхности исследуемого склерита под визуальным контролем подводили тонкий (\varnothing 0.3 мм) шток, соединенный с электромеханическим вибратором. Амплитуда ритмического поступательного смещения штока не превышала 0.2 мм. Управляющий сигнал (меандр с частотой 1 или 10 Гц) на вибратор подавали с выхода стимулятора ЭСЛ-2 через фильтр, сглаживавший резкие фронты управляющего тока. В процессе опыта находили точки на поверхности торакса, в которых деформация кутикулы сопровождалась генерацией щелчков.

Регистрация акустической активности совок в природе

Для регистрации щелчков совок в естественных условиях бабочек привлекали пищевым аттрактантом, которым была смазана кора березы на высоте 1 м. Дерево находилось на краю елового леса около лаборатории. На высоте около 2 м от земли на стволе той же березы был установлен акустический приемник с параболическим отражателем. Лепесток диаграммы направленности приемника ориентировали вниз вдоль ствола так, чтобы в зону его чувствительности попадали бабочки, подлетающие к аттрактанту. Такая схема опыта позволяла снизить вероятность срабатывания регистрирующего устройства на звуки, не связанные с активностью бабочек, например, крики летучих мышей или призывные сигналы кузнечиков. После преобразования акустических сигналов в электрические прямоугольные импульсы длительностью 1 мс информация поступала в лабораторию и записывалась на магнитную ленту.

Анализ интервалов между щелчками

Обработка магнитофонных записей включала в себя преобразование аналоговых данных в цифровой код и построение гистограмм межимпульсных интервалов. В эту часть работы были включены:

- данные, полученные ранее при исследовании способности совок *A. perflua* к эхолокации в "карусельной" установке - 10 опытов (Лапшин и др., 1993) и при регистрации траекторий полета бабочек (Лапшин, 1995) - 12 опытов.

Анализ этих данных провели таким образом, чтобы в итоговом массиве не оказалось артефактов, связанных

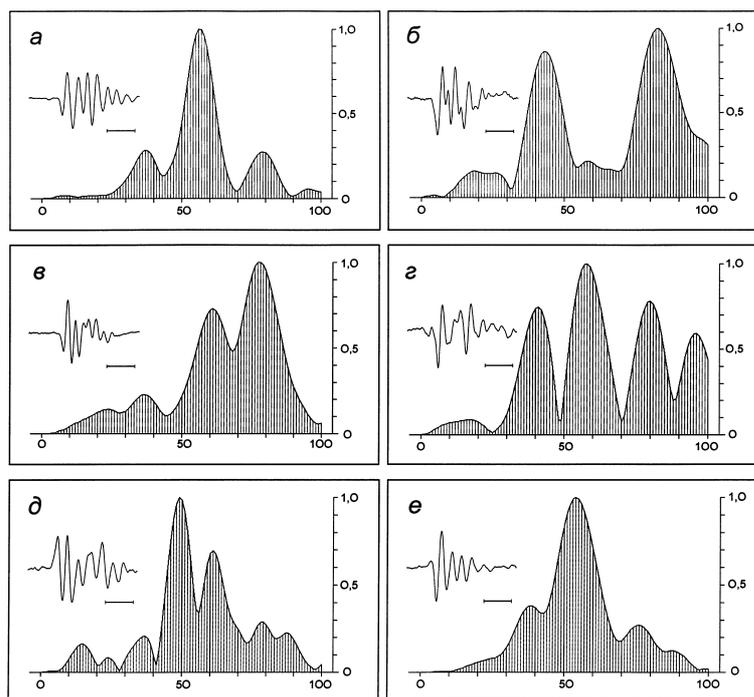


Рис. 1. Осциллограммы и спектры акустических сигналов совок: *a - d* - в закрепленном полете; *e* - акустический импульс, возникший при разрыве зон зацепления крыла с телом бабочки. Осциллограммы: масштаб времени - 50 мкс; спектры: по горизонтальным осям - частота в кГц, по вертикальным - амплитуда гармонических составляющих в линейном масштабе относ. ед. Для более четкого выделения спектральных компонентов были использованы сигналы с длительностью более 100 мкс.

с ударами крыльев бабочек о модельные преграды в моменты столкновения.

- записи акустической активности совок в закрепленном полете с одновременной регистрацией двигательной активности бабочек *A. perflua* (8 экз.), по методике, описанной ранее (Лапшин, Воронцов, 1998).

- записи акустической активности совок в естественных условиях.

Морфологические исследования зон сцепления крыльев с телом

Корневую часть передних крыльев бабочек *A. perflua*, склериты метоторакса и коксы фиксировали в 70° спирте, затем обезвоживали в ацетоне и сушили в бумажных контейнерах в струе воздуха в течение двух суток. После сушки материал монтировали на столике, ориентируя фрагменты крыльев вентральной стороной вверх, затем напыляли платино-палладиевую смесь. Полученные препараты просматривали и фотографировали на электронном сканирующем микроскопе Hitachi S-405A.

Макрофотографии совок *A. perflua* были получены с помощью бинокля "Stemi 2000-C" (Zeiss), в комплекте с телевизионной камерой "AVT-BC1" (AVT HORN).

Разрешение ПЗС-матрицы камеры – 500 x 575 точек. Видеоинформация с ее выхода поступала через интерфейсную плату в компьютер. Полученные цифровые изображения в дальнейшем подвергали программному контрастированию с выделением контурных границ рельефа поверхности кутикулы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Спектральные характеристики щелчков

Акустические щелчки совок имели резкие фронты нарастания амплитуды, их длительность составляла от 20 до 140 мкс (среднее значение 67 мкс, ошибка средней 2.6 мкс, объем выборки 400 осциллограмм). Форма огибающей щелчков могла существенно варьировать в ходе одного опыта. Соответственно, таким же непостоянством отличались их спектры (рис. 1; 2*a*). Сравнительный анализ графиков позволил выделить как минимум четыре узкополосные составляющие (рис. 1*a-1z*), присутствующие на спектрах в разных амплитудных соотношениях. Индивидуальная изменчивость положения наиболее значимых пиков (т.е. имевших амплитуду более 0.3 от максимальной) на частотной оси не превышала ± 5 кГц. Иногда в спектрах наблюдалась "тонкая структура", т.е. разделение спектральных пиков на еще более узкие компоненты (рис. 1*d*).

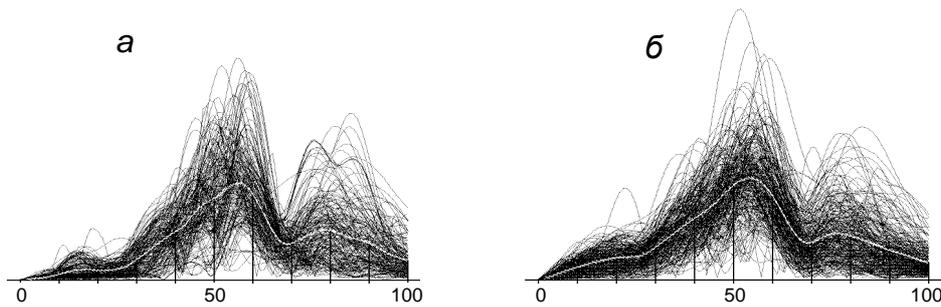


Рис. 2. Изменчивость спектральных характеристик естественных (а) и искусственно вызванных (б) акустических импульсов, нормированных по пиковой амплитуде. Каждый рисунок построен последовательным наложением двухсот спектров щелчков. По горизонтальным осям - частота в кГц, по вертикальным осям относительная амплитуда гармонических составляющих. Белые линии на фоне спектров - графики средних значений - "усредненные спектры".

Положение крыльев в моменты эмиссии

Для определения положения крыльев в моменты эмиссии щелчков бабочек в закрепленном полете освещали стробоскопом, вспышки которого были синхронизированы с моментами регистрации собственных сигналов насекомых. Выяснилось, что совки способны издавать звуки в разных фазах взмаха, включая положение крыльев в верхней точке, но наиболее часто - в горизонтальном положении крыльев.

В одном из опытов было обнаружено явление, которое, вероятно, поможет объяснить противоречие с результатами Эйджи (см. вводную часть текста). Одна из бабочек шелкокала при горизонтальном положении крыльев, однако, достаточно было направить свет стробоскопа на голову насекомого, как фаза взмаха в моменты эмиссии резко менялась - бабочка начинала щелкать при верхнем положении крыльев. Одновременно амплитуда сигналов возрастала на 6-10 дБ. При сдвиге светового пятна от головы к периферии крыльев режим эмиссии возвращался к исходному. Несколько повторов этой операции дали один и тот же эффект. У двух других экземпляров совок синхронные с их щелчками вспышки стробоскопа вызвали заметные отклонения в динамике излучения ультразвуков - учащение и резкое снижение стабильности фазы взмаха при эмиссии. Однако в этих случаях изменения не исчезли после снятия стробоскопического освещения. Стимуляция бабочек вспышками света, не синхронизированными с собственными щелчками (частота следования 30 Гц, что приблизительно соответствовало частоте взмахов крыльями исследуемых совок), не вызывала у насекомых никакой ответной реакции. Из этих опытов следует, что на акустическое поведение совок могут оказывать влияние вспышки света, следующие вскоре после эмиссии щелчков. Эти наблюдения позволяют объяснить результаты Эйджи (Agee, 1971) как артефакт, возникший вследствие

применения синхронного с акустической эмиссией пульсирующего освещения. Для уменьшения влияния вспышек света на получаемые результаты использование стробоскопа в наших последующих экспериментах было ограничено, особенно при регистрации осциллограмм щелчков и измерении их амплитуды.

Динамика изменения пиковой амплитуды щелчков

Ранее в работе Жантиева с соавт. (1993) было показано, что амплитуда щелчков может существенно варьировать. Согласно нашим наблюдениям, наиболее развернутую

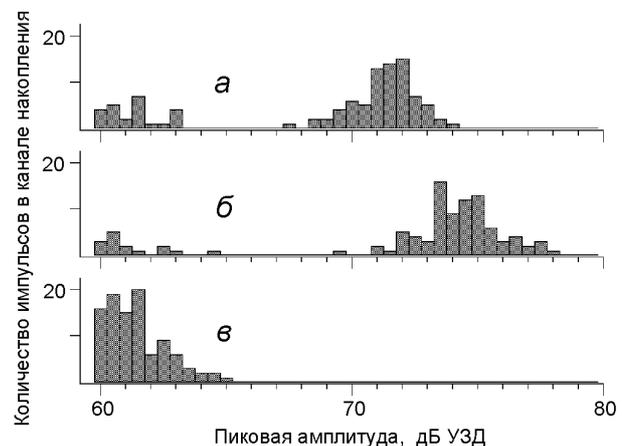


Рис. 3. Гистограммы распределения амплитуды акустических щелчков, построенные по результатам одного опыта: а, б - интактное насекомое, последовательные накопления в одном опыте; в - та же бабочка с удаленными зонами зацепления на крыльях. Каждая гистограмма построена по результатам измерения амплитуды 100 щелчков. Ширина канала накопления 0.5 дБ.

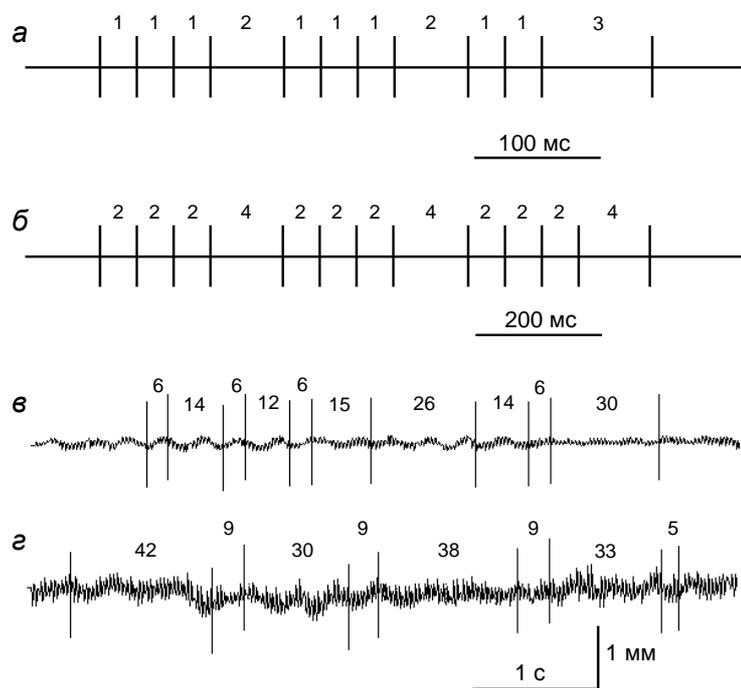


Рис. 4. Примеры серий щелчков совок: *а* - в условиях частично ограниченного полета в "карусельной" установке; *б-г* - в закреплённом полете. Щелчки условно изображены вертикальными линиями, рядом с которыми цифрами указана степень кратности интервалов между щелчками периодам взмахов. Непрерывные линии на осциллограммах (*в, г*) отражают смещение бабочек в горизонтальной плоскости, их быстрые колебания соответствуют отдельным взмахам крыльев насекомых.

картину изменений уровня сигналов в ходе одного опыта можно разделить на три стадии.

Первая стадия - в течение первых минут полета распределение пиковых амплитуд щелчков не имело четких максимумов в пределах 60-74 дБ УЗД. Стробоскопические наблюдения на нескольких экземплярах совок показали, что генерация сигналов с амплитудой менее 64 дБ УЗД приурочена к моментам соприкосновения задних крыльев летящего насекомого. Согласно данным Уотерса и Джоунса (Waters, Jones, 1994), это - шумы полета. У трех совок из двадцати эти шумы были ниже порога регистрации, т.е. менее 60 дБ УЗД.

Вторая стадия - стабилизация амплитуды щелчков. Распределение распалось на две четкие группы: положение первой по-прежнему было стабильным на уровне 60 дБ УЗД, а вторая в начале стадии занимала диапазон 70-74 дБ УЗД (рис. 3а). Последняя плавно дрейфовала в сторону больших уровней амплитуды (рис. 3б), достигая иногда значений 84 дБ УЗД (обычно 76-80 дБ). На этот процесс накладывались чисто случайные вариации амплитуды. Часть экспериментов на этом этапе временно прекращали и у подопытных насекомых

удаляли зоны зацепления на крыльях (см. ниже).

Третья стадия эмиссии у интактных насекомых характеризовалась обратным дрейфом амплитудного распределения в сторону меньших значений с последующим распадом основного пика на несколько мелких групп. Затем следовало либо прекращение излучения щелчков, либо остановка полета, по-видимому, вследствие усталости бабочки.

Измерения диаграммы акустического излучения совок показали максимум с дорсальной стороны и минимумы в ростральном и каудальном направлениях. Эти результаты совпали с данными Кея, полученными ранее на совках другого вида (Кей, 1969).

Временная динамика акустической эмиссии совок в частично ограниченном и закреплённом полете

Анализ материалов, полученных в опытах с "карусельной" установкой (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1995), показал преобладание интервалов между щелчками, равных периоду взмахов (рис. 4а; 5а) - бабочки в основном щелкали короткими сериями, состоявшими

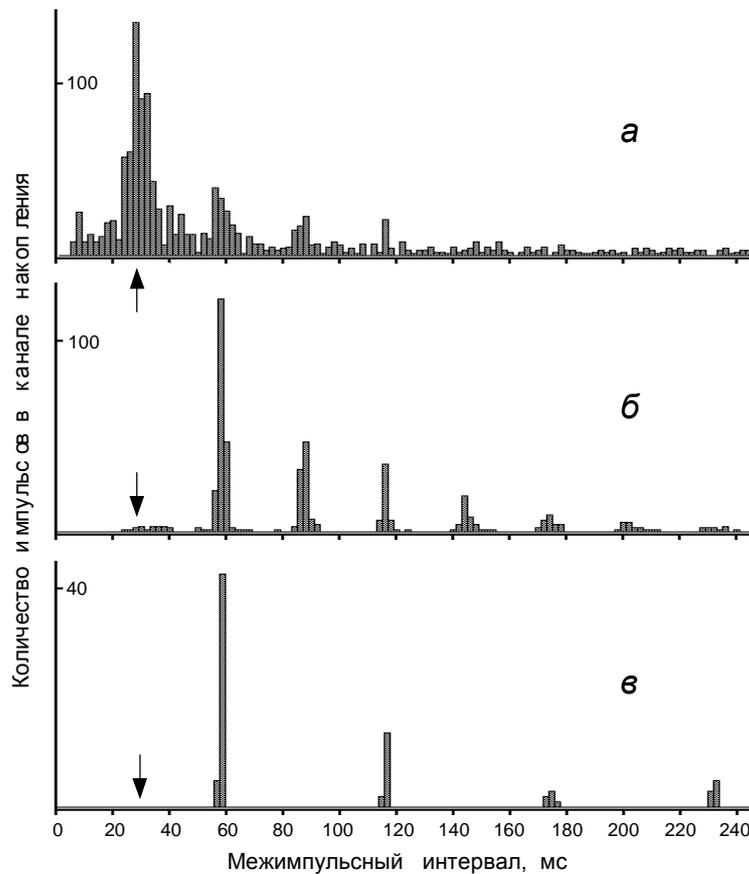


Рис. 5. Гистограммы интервалов между акустическими щелчками: *a* - бабочки в условиях частично ограниченного полета (сумма по 10 опытам, общее число интервалов 1800); *б, в* - при спонтанной активности двух экземпляров в закрепленном полете. Стрелками указаны точки на оси времени, соответствующие одному периоду взмаха ($T_b = 29$ мс). Гистограмма (*б*) получена при накоплении последовательности из 500 щелчков, (*в*) - 100 щелчков. Шаг дискретизации 2 мс.

из 2-5 щелчков, разделенных большими ($>10 T_b$) интервалами. Следует отметить, что эти опыты были выполнены в полной темноте. Период взмахов T_b у разных особей *A. perflua* варьировал в пределах 27-33 мс, среднее значение - 29 мс для 18 экз.

В динамике акустической активности бабочек, находившихся в закрепленном полете (регистрацию проводили при комнатном освещении) наблюдался явный дефицит коротких ($1T_b$) интервалов (рис. 4б-4г; рис. 5б, 5в). Одна бабочка в наших опытах щелкала с интервалами, кратными не T_b , как обычно, а $2 T_b$ (рис. 4б; 5в). Еще одна характерная особенность акустического поведения совок - склонность издавать щелчки равноинтервальными парами, разделенными внешне произвольными промежутками времени (рис. 4в, 4г).

Обнаружение участков эмиссии с повторяющимся ритмическим рисунком, примеры которых показаны на рис. 4а, 4б, навело нас на мысль, что в сигналах совок может быть закодирована видоспецифическая информация.

Для проверки этой гипотезы была использована специальная программа, которая позволяла выявлять повторяющиеся фрагменты в последовательности щелчков. Однако никакой статистически значимой закономерности в чередовании интервалов той или иной длины обнаружить не удалось.

В ходе исследования акустического поведения совок возник вопрос: существуют ли какие-либо видовые различия в характере динамики эмиссии щелчков или, как крайний случай, существуют ли не щелкающие виды? По результатам наших многолетних наблюдений на второй вопрос можно ответить утвердительно. Наиболее полные наблюдения были проведены на совках *Hydraecia micacea* (12 экз.) - в экспериментальных условиях нам ни разу не удалось зарегистрировать у них самопроизвольную акустическую эмиссию в виде устойчивой последовательности импульсов. Только при стимуляции брюшка или антенн, эти бабочки иногда издавали отдельные щелчки,

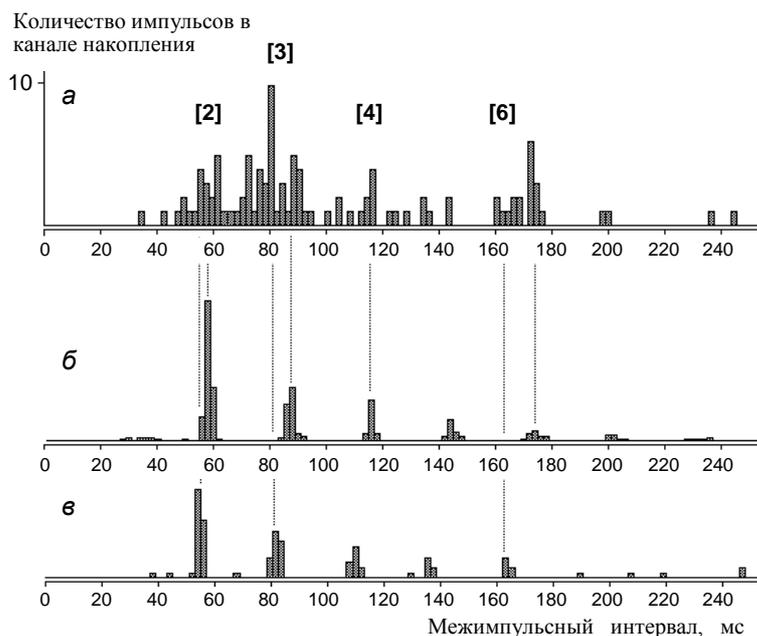


Рис. 6. Гистограммы межщелчков интервалов: *а* - акустическая активность совок в свободном полете в естественных условиях (общее число щелчков 194); ниже для сравнения приведены аналогичные гистограммы активности совок в условиях закрепленного полета (*б* - *A. perflua* и *в* - *C. satura*). В скобках указаны коэффициенты кратности интервалов периоду взмахов. Шаг дискретизации 2 мс.

которые по своим параметрам не отличались от обычных сигналов совок. Эти наблюдения подтверждаются ранее полученными результатами опытов с 8 совками того же вида, которые также не щелкали и были использованы в качестве контроля в опытах на "карусельной" установке (Лапшин и др., 1993).

*Акустическая активность совок
в естественных условиях*

Регистрацию щелчков бабочек в природе проводили в конце августа 1998 г. при температуре воздуха 17-19°C. Период максимальной активности совок - 23-24 час по местному астрономическому времени. До этого периода времени и после щелчки не наблюдались. За четыре вечера было зарегистрировано 28 серий. Каждая серия в среднем состояла из 7 щелчков.

Последующий статистический анализ интервалов между щелчками был осложнен тем, что в зоне чувствительности регистрирующего устройства летали бабочки как минимум двух видов: *A. perflua* и *Crino satura* Schiff. (возможно также присутствовали совки *Meganephria oxyacanthae* L.). Надежно идентифицировать вид бабочки в полете при слабой освещенности места эксперимента не представлялось возможным.

Сопоставление суммарной гистограммы межимпульсных интервалов с гистограммами, полученными при

стационарном полете, позволило выявить, а в некоторых случаях и разделить группы, относящиеся к активности разных видов (рис. 6). Общий итог анализа близок к результатам, полученным ранее в работе с предъявлением бабочкам зрительных стимулов (имитации летящего на бабочку ствола дерева) (Лапшин, 1996). В обоих случаях большинство зарегистрированных интервалов были кратными периоду взмаха бабочек - (2-3) T_b (рис. 6).

Морфология зон сцепления крыльев с телом

Сцепление крыльев с телом бабочки обеспечивается парными образованиями, представляющими собой систему двух комплементарных участков - один расположен на нижней стороне переднего крыла (рис. 7а, зона Az , вид сверху), а второй - на поверхности скутума метоторакса (рис. 7а, зона Sz).

С нижней стороны вдоль заднего края переднего - крыла почти у его основания находится узкая зона (Az), лишенная чешуек и волосков. Этот участок имеет около 1750 мкм в длину и максимальной шириной 250 мкм. Участок постепенно сужается к основанию крыла и, следуя его рельефу, имеет слегка выпуклую форму. По краю крыла зона частично заходит на его верхнюю плоскость. Весь этот участок имеет микроструктурированную поверхность с густым покровом из

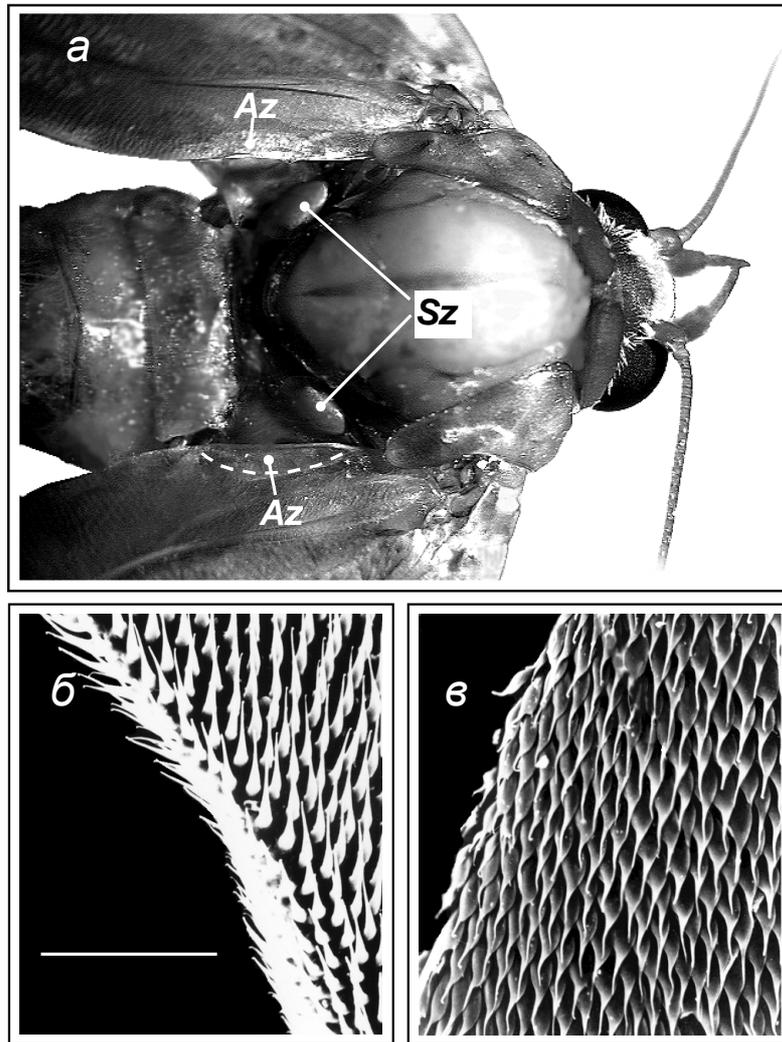


Рис. 7. Механизм сцепления крыльев с телом: *a* - расположение активных зон сцепления на крыльях (*Az*, граница указана пунктирной линией) и скутуме (*Sz*); *б* - поверхность зоны *Az*, вид на край крыла с нижней стороны; *в* - поверхность зоны *Sz*. Крылья бабочки разведены в стороны так, чтобы были полностью видны зоны зацепления на скутуме. Масштаб 50 мкм.

полуприлегающих к кутикуле крыла выростов конусообразной формы (рис. 7*б*). Для всей зоны в целом прослеживается общая ориентация вершин конусов к вершине крыла. Плотность микроструктур достигает трех на 100 мкм^2 при диаметре в базальной части 4 мкм. Высота конусов варьирует от 18 до 25 мкм в зависимости от их положения на поверхности участка.

На скутуме (Sct_3) имеется аналогично микроструктурированная область (*Sz*) (рис. 7*в*). Она расположена на дорсальной поверхности выпуклого валика длиной 1.7 мм, идущего по задне-боковому краю скутеллума мезоторакса (рис. 7*а*) и в норме закрыта сверху нависающим опущением. Его максимальная ширина в передней трети составляет 420 мкм. В каудальном

направлении валик скутума суживается до 140 мкм. Высота конусов у заднего края поля 12 мкм, у переднего - до 40 мкм. В этом направлении короткие конусы постепенно замещаются более длинными и одновременно происходит изменение их осевой ориентации. По заднему краю конусы ориентированы вдоль продольной оси валика, а при переходе к переднему краю направление их ориентации меняется на 90° .

Конусы обеих комплементарных зон в норме ориентированы навстречу друг другу. При надвигании заднего края крыла на валик скутума они способны входить во взаимное зацепление и фиксировать в покое переднее крыло относительно тела насекомого.

*Опыты по акустической идентификации
механизма звукоизлучения*

После операции удаления зон зацепления на крыльях (Az) у бабочек, находящихся в закрепленном полете, высокоамплитудные щелчки исчезали, а шумы полета либо сохранялись на прежнем уровне (рис. 3в), либо несколько (на 1-2 дБ) увеличивались. Неполное удаление либо частичное повреждение участков на крыльях, несущих зоны зацепления, не приводило к утере способности совок издавать акустические импульсы. Более того, амплитуда регистрируемых сигналов после такой операции могла возрастать в среднем на 6 дБ относительно своего прежнего значения и щелчки начинали сопровождать каждый взмах насекомого. Повторная операция с полным удалением специализированных участков на крыльях приводила к утере бабочками способности генерировать ультразвуковые сигналы с амплитудой более 66 дБ УЗД.

Сцепление зон возможно при неполном перекрытии участков сцепления и даже при легком касании края крыла с зоной на скутуме. Акустические импульсы, возникавшие при искусственной расцепке зон, так же, как и естественные, отличались разнообразием формы. Многократно были зарегистрированы сигналы, очень похожие на собственные (рис. 1е). Иллюстрации рис. 2 построены путем наложения спектров импульсов, излученных бабочками в полете (рис. 2а) и искусственных щелчков (рис. 2б). Сходство частотных параметров естественных и искусственно вызванных сигналов иллюстрируют усредненные спектральные графики, построенные на рис. 2 белыми линиями на фоне спектров. Таким образом, в момент расцепки крыла с телом может возникнуть акустический импульс, по своим спектральным характеристикам близкий к естественным сигналам.



Рис. 8. Фотография совки в момент регистрации щелчка. Вид снизу.

Генерация щелчка при расцепке крыла с телом возможна при определенной ориентации крыльев относительно торакса насекомого, допускающей механический контакт зон Az и Sz . Для проверки этого условия бабочек фотографировали с помощью импульсной лампы, синхронизированной их собственными щелчками. Как оказалось, геометрия положения крыльев совок в моменты генерации допускает возможность эмиссии щелчков при разрыве зон сцепления (рис. 8).

Поиск других механизмов генерации щелчков

Из многочисленных склеритов, составляющих экзоскелет бабочек, наибольшее внимание в качестве потенциального места генерации щелчков было уделено метэпистерну (Eps_3). На поверхности этого склерита у некоторых медведиц (*Arctiidae*), таксономически близкого совок семейства, имеются микро-тимбалы, с помощью которых бабочки способны издавать щелчки (Blest et al., 1963; Fullard, Heller, 1990).

Кутикула метэпистернов совок (рис. 9, " Eps_3 ") оказалась весьма прочной. При постепенном увеличении механической нагрузки со стороны штока вибратора поверхность склерита начинала терять устойчивость со щелчком, однако форма такого щелчка и, соответственно, его спектр не соответствовали параметрам собственных сигналов совок, прежде всего, из-за избыточности уровня спектральных составляющих на частотах выше 80 кГц.

Механическая вибрация поверхности кокс (рис. 9, " Cx_3 ") может вызвать генерацию щелчков, весьма схожих по физическим параметрам с естественными сигналами. Иногда щелчки возникали дважды за цикл стимуляции - при надавливании на кутикулу и при снятии нагрузки. Однако измерения дирекциональных характеристик акустического излучения, возникавшего при деформации этого склерита, показали, что ось максимума ориентирована не в дорсальном направлении, что характерно для естественной эмиссии совок (Кау, 1969), а вниз, под углом примерно 30° относительно горизонтальной плоскости.

Легкое надавливание на некоторые точки мерона (рис. 9, " Mer_3 ") также вызывало скачкообразный прогиб кутикулы, сопровождавшийся щелчком. Спектры этих щелчков, как правило, имели максимум, существенно сдвинутый в низкочастотную часть диапазона (30-40 кГц) по сравнению со звуками совок (50-60 кГц).

Нами также была рассмотрена возможность генерации щелчков какими-либо структурами на поверхности крыльев, например, бистабильными мембранами. Механизм, функционирующий на таком принципе, описан у дневных бабочек *Inachis io* L. (*Nymphalidae*) (Møhl, Miller, 1976).

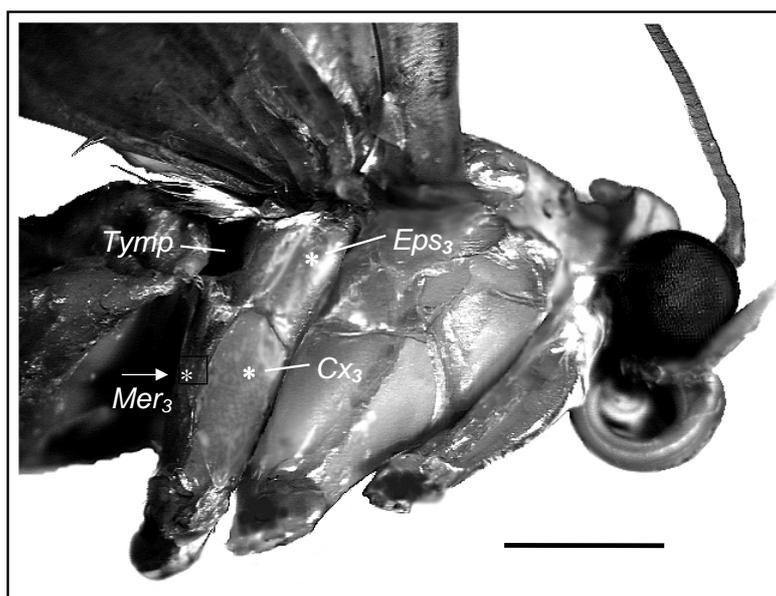


Рис. 9. Фотография совки, вид сбоку. Звездочками и стрелкой указаны зоны на тораксе, механическая деформация которых сопровождалась эмиссией ультразвуковых импульсов. *Eps₃* - метэпистерн, *Cx₃* - кокса, стрелка - направление деформирующего усилия на мерон (*Mer₃*). Масштаб 2 мм.

Однако функционально аналогичные структуры у совок обнаружить не удалось.

В заключение следует упомянуть, что нарушение целостности крыльев, например частичные переломы жилок, либо незначительные разрывы мембран могут обусловить образование зон генерации акустических импульсов. Звуки, генерируемые этими зонами, как правило, приурочены к определенной фазе маховых движений и имеют очень сходные с естественными спектральные характеристики. С одной стороны, последнее обстоятельство дополнительно указывает, что именно крылья являются "излучателем" щелчков и определяют их спектральные особенности, с другой стороны такие артефакты сильно усложняли акустическую идентификацию генератора сигналов бабочек.

ОБСУЖДЕНИЕ

Акустическую эмиссию щелчка можно условно разделить на два основных этапа: возбуждение вибрационного импульса (генерация) и преобразование этого импульса в звуковой сигнал (излучение). Процессы, соответствующие этим этапам, могут быть разнесены в пространстве и реализованы на разных физических структурах.

Как показали результаты наших экспериментов, характеристики щелчков, возникающих при разрыве зон сцепления крыльев с телом ("генерация" - зоны сцепления, "излучение" - крылья), наиболее полно

соответствуют параметрам естественной акустической эмиссии совок. Другие рассмотренные нами возможные механизмы генерации и излучения не вписываются по тем или иным параметрам в комплекс характеристик звукоизлучения этих бабочек.

По мере разрыва наиболее наярженных участков зон сцепления крыла (*Az*) и скутума (*Sz*) граница максимальных усилий будет скачками перемещаться по поверхности зоны взаимодействия. При этом возможно каскадное повторение циклов сцепление - расцепка с интервалами, в несколько раз превышающими длительность акустического импульса, что создает условие для возбуждения разделенных во времени парных щелчков, впервые описанных Кеем (Kau, 1969).

Высокая изменчивость физических параметров излучаемых импульсов - характерное свойство эмиссии совок. На роль формирователя сигналов со сложным и изменчивым спектром лучше всего подходят проксимальные участки передних крыльев, имеющие сложную систему ячеек (мембран), каждая из которых потенциально способна к резонансам на несколько частотах (модах). Источником возбуждения этих структур может служить механический импульс, возникающий в момент расцепки крыла с телом.

Размеры крыльев совки (20-30 мм) в несколько раз больше длины волны значимых составляющих спектра сигнала (например, для 40 кГц - 8.5 мм). При таких линейных соотношениях следует ожидать сужения диаграммы направленности излучения и появления дополнительных ее лепестков.

С уменьшением длины волны эти эффекты будут более выраженными. Если бы излучающая поверхность крыла колебалась вдоль нормали к своей плоскости, то главная ось дирекциональной характеристики излучения была бы ориентирована перпендикулярно плоскости зоны излучения. Однако из-за конечной скорости распространения вибрационной волны вдоль крыла главные лепестки диаграммы излучения на разных частотах будут ориентированы под разными углами относительно Крыловой поверхности. Так как положение крыльев бабочки от раза к разу в моменты эмиссии варьирует, то в точке регистрации акустического импульса некоторые спектральные компоненты будут либо усиливаться, либо наоборот, резко подавляться по сравнению со средним уровнем в зависимости от мгновенной ориентации диаграммы направленности относительно микрофона. Этим эффектом можно объяснить "выпадение" либо усиление отдельных пиков в спектрах щелчков (рис. 1а - 1в). Плавное изменение амплитуды регистрируемых сигналов (рис. 3а, 3б), по-видимому, связано со сдвигом моментов генерации акустических импульсов относительно цикла взмаха, из-за чего излучающие сегменты крыльев меняли свою ориентацию относительно микрофона. Таким образом, с помощью описанного механизма генерации и излучения ультразвуковых щелчков можно объяснить основные особенности акустической эмиссии совок.

Сложноспектральный состав ультразвуковых импульсов, излучаемых бабочками, может иметь адаптивное значение при эхолокационной ориентации. При отражении зондирующего щелчка с широким спектром от поверхности, имеющей перепады в рельефе, превышающие четверть длины акустической волны (например, коры дерева), эффекты интерференции приводят к подавлению отдельных частотных компонентов в точке приема, но не всего сигнала в целом, т.е. широкополосность зондирующих щелчков способствует повышению помехозащищенности системы эхолокации в целом.

Для совок *A. perflua* характерна устойчивая эмиссия щелчков с интервалами, кратными периоду взмаха (рис. 4б; рис. 5б, 5в; рис. 6). "Кратное деление", по-видимому, проявляется при наличии освещения, так как в опытах с "карусельными" установками, которые проводили в темноте (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1995), этот эффект был выражен слабо (рис. 5а). Особое значение, на наш взгляд, имеют наблюдения кратности интервалов между щелчками удвоенному периоду взмахов ($2T_{\text{в}}$) (рис. 4б; 5в), а также способности совок генерировать пары щелчков со стабильными интервалами (рис. 4в, 4з). Возможность реализации таких режимов предполагает наличие в ЦНС двухуровневой системы управления ритмом эмиссии.

Уменьшение средней частоты повторения зондирующих щелчков приводит к ограничению эффективности эхолокатора, поэтому эффект "кратного деления" должен иметь какой-то вполне определенный биологический смысл. Известно, что наиболее сильные поведенческие ответы у летучих мышей зарегистрированы при предъявлении насекомых - приманок, машущих крыльями с частотой 40-60 1/с (Schnitzler et al., 1983). Имеется также наблюдение, что мелкие бабочки в большей степени подвергаются риску атаки со стороны летучих мышей (Fullard, 1977). В свою очередь, меньшие по размерам совки в среднем чаще машут крыльями. Редкие, но ритмичные щелчки могут создать у мыши впечатление присутствия в воздухе какого-то крупного и, следовательно, сильного насекомого, поэтому вполне возможно, что низкая частота повторения зондирующих импульсов у совок (кратное деление частоты взмахов) есть прямое следствие давления хищничества летучих мышей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят свою благодарность М.В. Федоровой и Е.Е. Синициной за помощь при проведении экспериментов. Работа поддержана РФФИ (96-04-50881).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дьяконов В.П., 1987. Справочник по алгоритмам и программам на языке бейсик для персональных ЭВМ. М.: Наука. С. 240.
- 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., 1995. Эхолокационная ориентация совок (Noctuidae: *Amphipyra perflua*) // Сенсорные системы. Т. 9. №4. С. 77—84.
- 1996. Влияние зрительных стимулов на динамику акустической эмиссии совок (*Amphipyra perflua*: Noctuidae) // Сенсорные системы. Т. 10. № 3. С. 79-87.
- Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д., 1998. Активация эмиссии эхолокационных сигналов совок (Noctuidae, Lepidoptera) в ответ на ретрансляцию эхоподобных стимулов // ДАН. Т. 362. № 4. С. 567-569.
- Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д., 1993. Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 93-105.
- Agee H.R., 1971. Ultrasound produced by wings of adults of *Heliothis zea* // J. Insect. Physiol. V. 17. P. 1267-1273.
- Blest A. D., Collett S., Pye J.D., 1963. The generation of ultrasonic signals by a new world Arctiid moth // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 158. P. 196-207.
- Fullard J.H., 1977. Phenology of sound-producing arctiid moths and the activity of insectivorous bats // Nature. V. 267. P. 42-43.

- Fullard J.H., Heller B., 1990. Functional organisation of the arctiid moth tymbal (Insecta, Lepidoptera) // J. Morph. V. 204. P. 57-65.
- Heller K.G., Achmann R., 1993. The ultrasonic song of the moth *Amyna natalis* (Lepidoptera: Noctuidae: Acontiinae) // Bioacoustics. V. 5. P. 89-97.
- Kay R.E., 1969. Acoustic signalling and its possible relationship to assembling and navigation in the moth, *Heliothis zea* // J. Insect Physiol. V. 15. P. 989-1001.
- Kuijten P.J., 1974. On the occurrence of a hitherto unknown wing-thorax coupling mechanism in Lepidoptera // Netherlands J. of Zoology. V. 24. N° 3. P. 317-322.
- Møhl B., Miller L.A., 1976. Ultrasonic clicks produced by the peacock butterfly: a possible bat-repellent mechanism // J. Exp. Biol. V. 64. P. 639-644.
- Roeder K.D., Treat A.E., 1957. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exp. Zool. V. 134. P. 127-158.
- Skals N., Surlykke A., Sorensen H., 1996. Sound production with an abdominal "tymbal" organ in a noctuid moth *Pseudaips fagana* // 15th Symp. Int. Bioacoust. Counc., Pavia. P. 263.
- Schnitzler H.U., Menne D., Kober R., Heblich K., 1983. The acoustical image of fluttering insects in echolocating bats. In: Neuroethology and Behavioral Physiology / Eds. Huber F., Marki H. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 235-250.
- Surlykke A., Gogala M., 1986. Stridulation and hearing in the noctuid moth *Thecophora fovea* Tr. // J. Comp. Physiol. V. 159. P. 267-273.
- Waters D.A., Jones G., 1994. Wingbeat-generated ultrasound in noctuid moths increases the discharge rate of the bat-detecting A₁ cell // Proc. R. Soc. Lond. V. 258. P. 41-46.

ULTRASONIC EMISSION OF NOCTUID MOTHS (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE): MAIN CHARACTERISTICS OF SIGNALS AND POSSIBLE MECHANISMS OF THEIR GENERATION

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

Morphological and acoustic studies of the sound-producing mechanism in noctuid moths were carried out on *Amphipyra perflua* F. Two laterally symmetrical pairs of complementary areas adjacent to each other are responsible for generating ultrasonic bursts. One pair is located on the ventral surface of the forewing base, the other occurs on the metascutum. The surface of these areas is covered with cone-like structures (aculeae) of 18-25 mkm high located at an angle to the basal surface. The density of aculeae reaches 3 per 100 mkm². The aculeae of complementary areas are oriented towards each other and can serve as a coupling mechanism between wings and the metascutum. While uncoupling, these structures produce an ultrasonic pulse. The moths with these structures removed are not capable of emitting clicks. Noctuid moths produce ultrasonic clicks during flight. The peak amplitude of these clicks varies from 79 to 84 dB SPL at a distance of 5 cm from the moth, the mean duration of them is 67 mks. The clicks have a broad-band (more than 100 kHz) spectrum with main peaks at 57 and 78 kHz. The artificially generated clicks have a similar spectrum. The regular pattern of emission with one click per every second or every third wing beat were often observed in nature and in conditions of tethered flight. The adaptive importance of the acoustic behavior of moths is discussed.

