

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ

Д.Н. Лапшин

ЭХОЛОКАЦИОННАЯ СИСТЕМА БАБОЧЕК



МОСКВА · НАУКА · 2005

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
INSTITUTE FOR INFORMATION TRANSMISSION PROBLEMS**

D.N. Lapshin

ECHOLOCATION SYSTEM OF NOCTURNAL MOTHS

MOSCOW · NAUKA · 2005

Ответственный редактор
доктор биологических наук *Н.А. ТАМАРИНА*

Рецензенты:
доктор биологических наук *Г.И. Рожкова*
доктор биологических наук *А.В. Латанов*

**Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; отв. ред. Н.А. Тамарина;
М.: Наука. 2005. 206 с.**

Электронная версия:

Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; Москва. 2006. 126 с.

В монографии обобщены результаты исследования эхолокационной системы ночных чешуекрылых - совков (Noctuidae, Lepidoptera). Впервые получены доказательства способности бабочек к импульсной эхолокации, исследованы вопросы функционирования систем излучения зондирующих щелчков, восприятия эха и формирования пространственных характеристик локатора, рассмотрены аспекты акустического поведения насекомых с учётом влияния хищничества летучих мышей.

Для студентов, аспирантов и научных работников, специализирующихся в области физиологии сенсорных систем и экологии.

© Д.Н. Лапшин, 2005

**Echolocation system of nocturnal moths / D.N. Lapshin; Ed by N.A. Tamarina;
Moscow: Nauka, 2005. 206 p.**

The monograph summarizes the research on the echolocation system of nocturnal moths – the noctuids (Noctuidae, Lepidoptera). For the first time the ability of moths to use the pulse echolocation was experimentally established. The aspects of the probing sound production, the perception of an echo and the spatial characteristics of the locator are examined. Also the influence of bat predation on the moth acoustic behavior is discussed.

The book is addressed to graduate students, undergraduates and researchers specializing in sensory physiology and ecology.

© D.N. Lapshin, 2005

ОГЛАВЛЕНИЕ

стр.

1.	Введение	7
2.	История открытия и изучения эхолокации у ночных чешуекрылых	9
3.	Эмиссия акустических сигналов представителями семейства Noctuidae	14
3.1.	Характеристики акустической эмиссии	14
3.1.1.	Спектральные характеристики щелчков	14
3.1.2.	Диаграмма направленности акустического излучения	16
3.1.3.	Связь акустической эмиссии с работой крылового аппарата	16
3.1.4.	Динамика акустической эмиссии в лабораторных условиях	17
3.1.5.	Акустическая активность совок в естественных условиях	18
3.2.	Механизмы генерации и излучения щелчков	19
3.2.1.	Морфология зон сцепления крыльев с телом	19
3.2.2.	Опыты по акустической идентификации механизма генерации щелчков	20
3.2.3.	Излучение акустических сигналов	21
3.3.	Другие возможные механизмы генерации щелчков	22
3.4.	Призвуки, сопровождающие полёт совок	23
3.5.	Об эволюции механизма акустической эмиссии у совок	25
3.6.	Заключение	25
4.	Слуховая система Noctuoidea	26
4.1.	Морфологическая организация слуховой системы Noctuoidea	26
4.1.1.	Тимпанальный орган	26
4.1.2.	Проекции рецепторов тимпанального органа в ЦНС	28
4.1.3.	Торакальные слуховые интернейроны	30
4.1.4.	Связи слуховой и моторной систем	30
4.2.	Акустико-физиологические характеристики слуховой системы в качестве воспринимающей части эхолокатора	31
4.3.	Частотно-пороговые характеристики	32
4.3.1.	Частотная характеристика тимпанального органа совок	32
4.3.2.	Аудиограммы интактных бабочек	36
4.3.3.	Наблюдение процессов частотных перестроек слуховой системы акустически активных совок	41
4.3.4.	Электрофизиологический контроль процессов модификации частотной характеристики слуховой системы совок	43
4.3.5.	Перестройки аудиограмм в высокочастотной части ультразвукового диапазона	45
4.3.6.	Особенности спектральной чувствительности представителей других семейств Noctuoidea	48
4.4.	Динамический диапазон слуховых сенсилл	49
4.5.	Временное разрешение тимпанального органа	51
4.5.1.	Время затухания свободных колебаний тимпанальной мембраны	51
4.5.2.	Реакции рецептора A_1 на парные импульсы	53
4.5.3.	Реакции рецептора A_1 на импульсы с убывающей амплитудой	54
4.5.4.	Ответы слуховых интернейронов проторакального ганглия на парные щелчки	54

4.6.	Возможные механизмы восприятия эха	56
4.7.	Функции В-клетки	56
4.7.1.	Активность рецепторов тимпанального органа совок на фоне деформации торакальных склеритов	57
4.7.2.	Исследование активности В-клетки медведиц	59
4.7.3.	Реакции рецепторов тимпанального органа медведиц на искусственно вызванный тимбальный щелчок	60
4.8.	Диаграммы направленности слуховых органов совок	62
4.9.	Интернейроны головных ганглиев	63
4.9.1.	Реакции на звук интернейронов подглоточного ганглия	63
4.9.2.	Активность интернейронов протоцеребрального ганглия	63
4.10.	Влияние шумов полёта на слуховую систему бабочек	64
4.11.	Заключение	66
5.	Эхолокация	68
5.1.	Предварительная оценка пространственных характеристик эхолокационной системы	68
5.1.1.	Определение дальности действия	68
5.1.2.	Разрешение в глубину пространства	69
5.1.3.	Точность угловой локализации источника эха	70
5.2.	Исследование способности бабочек воспринимать эхо	71
5.2.1.	Спонтанная активность совок в условиях эксперимента	72
5.2.2.	Вызванная модуляция параметров эмиссии эхолокационных сигналов	73
5.2.3.	Стимуляция совок переизлучёнными собственными щелчками .	77
5.2.4.	Измерение эхолокационных порогов	78
5.2.5.	Функция восстановления слуховой чувствительности совок после эмиссии собственного щелчка	79
5.2.6.	Способность к восприятию эха представителями различных подсемейств совок	82
5.2.7.	Реакции бабочек на эхо от реальной преграды	87
5.3.	Способность совок ориентироваться в темноте	88
5.3.1.	Ориентация совок среди уголковых отражателей	89
5.3.2.	Влияние эмиссии ультразвуков на способность ориентироваться в пространстве	90
5.4.	Исследование траекторий полета бабочек около модельных преград	93
5.4.1.	Типы манёвров совок	95
5.4.2.	Латентный период запуска моторной программы поворота	96
5.4.3.	Связь между координатами встречных преград и манёврами насекомых	97
5.5.	Анализ факторов, влиявших на распределение результатов поведенческих экспериментов	98
5.6.	Заключение: эхолокация в системе пространственной ориентации совок	102
6.	Связь зрительной и эхолокационной систем	104
6.1.	Влияние зрительной информации на динамику эмиссии ультразвуков	104
6.2.	Временные характеристики двигательных ответов бабочек на зрительные стимулы	108
6.3.	Механизмы оценки причинно-следственных связей между сигналами совок и внешними стимулами	110

7.	Противостояние эхолокационных стратегий летучих мышей и ночных чешуекрылых	112
7.1.	Обнаружение звуков, издаваемых другими животными	112
7.2.	Снижение громкости зондирующих сигналов и общего времени акустического присутствия в воздухе	114
7.3.	Смещение частотных спектров сигналов летучих мышей в область пониженной чувствительности слуховой системы жертв	115
7.4.	Предупредительное акустическое поведение	115
7.5.	Мимикрия	116
7.6.	Постановка акустических помех	117
7.7.	Имитация ложных целей	118
7.8.	Модификация эхолокационных сигналов с целью искажения представления о свойствах их источника	119
8.	Заключение	120
9.	Библиография	121