

2. ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ЭХОЛОКАЦИИ У НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

В начале 1955 года на очередном заседании Королевского Лондонского энтомологического общества доктором Генри Хинтоном был сделан доклад на тему "Органы звукоизлучения у чешуекрылых" (H. Hinton: "Sound producing organs in the Lepidoptera"). Докладчик обратил внимание аудитории на наличие у некоторых ночных бабочек как звукоизлучающего механизма, так и развитой слуховой системы, и высказал предположение, что эти насекомые используют эхолокацию для избегания препятствий. **В докладе Хинтона и последовавшей после него дискуссии впервые в истории науки обсуждалась возможность эхолокации у чешуекрылых (Hinton, 1955).**

В 1957 г. Кеннет Редер и Эшер Трит (Kenneth D. Roeder and Asher E. Treat) обнаружили способность летящих совок *Prodenia eridania* Cramer (Noctuidae) к эмиссии коротких ультразвуковых щелчков. Эти сигналы возникали синхронно с маховыми движениями. Так как ноктуиды также обладают слуховой системой, адаптированной к восприятию ультразвуков, авторы высказали предположение, что эти бабочки способны к эхолокации (Roeder, Treat, 1957).

В дальнейшем возможность эхолокации у совок обсуждалась Робертом Кеем (Kay, 1969) и Г. Эйджи (Agee, 1971a). Убеждение, что ночные бабочки способны к активной эхолокации, высказал также известный энтомолог Г.Н. Горностаев (1984): "Принято считать, что тимпанальные органы бабочек служат для перехвата ультразвуковых импульсов охотящейся летучей мыши. Однако едва ли эта их роль является основной, а тем более единственной. На наш взгляд, бабочки, летающие в самое темное время суток, должны иметь, подобно летучим мышам, эхолокационную систему, в которой тимпанальные органы могли бы выполнять функцию приемников отраженных сигналов".

На начальном этапе изучения слуха у бабочек надсемейства Noctuoidea исследователи считали, что их тимпанальные органы служат единственной цели - обнаружению ультразвуковых криков летучих мышей (Roeder, 1967a; Roeder, 1974; Surlykke, 1984). Работы по экспериментальному исследованию эхолокации у насекомых не проводились. В то же время, при обнаружении фактов, которые трудно было интерпретировать в рамках защитной функции слуха чешуекрылых, им давались не всегда правдоподобные объяснения. Примером может служить обсуждение результатов измерения частотно-пороговых характеристик совок, обитающих на Фарерских островах, где не водятся летучие мыши. Несмотря на длительную изоляцию от хищников (с начала последнего оледенения, то есть в течение 20÷200 тыс. лет) слух у островных насекомых оказался несколько не хуже, чем у совок, обитающих на континенте. "...Это было сюрпризом, так как ожидалось, что при отсутствии давления со стороны летучих мышей произойдет редукция тимпанальных органов или, по крайней мере, уменьшение их чувствительности..." (Surlykke, 1986). Анна-Мари Сюрликк объяснила свои данные высокой консервативностью слуховой системы насекомых при отсутствии давления отбора. Она также высказала гипотезу (по-видимому, в силу очевидной необходимости), что слуховая система совок может выполнять и другие функции, помимо защитных. Но не со всеми предположениями Сюрликк можно согласиться. В частности, при отсутствии стабилизирующего отбора следовало бы в первую очередь ожидать расширения границ индивидуальной изменчивости, а не падения чувствительности слуховой системы. Однако из приведенных в работе частотно-пороговых графиков островных бабочек видно, что разброс данных не превышает обычных значений, свойственных континентальным видам (например, по сравнению с результатами Agee (1967), Р.Д. Жантиева и М.В. Фёдоровой (1988)).

Джеймс Фуллард (Fullard, 1988) дал другое, по его мнению, более вероятное объяснение результатов с островными совками: бабочки с материка могли быть занесены на острова сильным

ветром, т.к. по мнению Фулларда расстояние от островов до материка недостаточно большое для обеспечения географической изоляции островных видов (330 км до Англии, 600 км до Скандинавии и 450 км до Исландии).

Действительно, известны случаи межконтинентального переноса насекомых потоками воздуха. Однако для поддержания стабильности параметров слуха у островных совков требуется регулярный приток жизнеспособных экземпляров с материка, причем в больших количествах, так как Сюрликк работала с массовыми видами. Ветровые потоки подходящей силы и направления должны быть приурочены во времени к периоду спаривания и откладки яиц четырех исследованных видов совков, летящих на островах в июле - начале августа, т.е. в период сравнительно спокойной атмосферы над Атлантикой (Атлас океанов, 1977). Следовательно, гипотеза Фулларда требует совместного осуществления нескольких маловероятных событий, т.е. сама по себе крайне маловероятна в своей реализации.

Основная трудность, по-видимому, мешавшая большинству биологов принять идею эхолокации у бабочек была связана с представлением, что слуховая система этих насекомых в принципе не может разделить прямой и отражённый сигнал - ответ на эхо будет "теряться" на фоне сильной реакции слуховых рецепторов на собственный щелчок. Между тем, если конструкторам импульсных радиолокаторов предложить разработать действующее моноблочное устройство таким образом, чтобы его приёмник реагировал как на прямой зондирующий импульс, так и на отражённый сигнал, они откажутся выполнять столь нелепое требование и будут правы. **В импульсных локаторах с помощью специальных средств обязательно подавляется работа приёмника на время, пока не закончится излучение зондирующего сигнала - это общее правило для систем такого типа.** Поэтому, обсуждая возможность эхолокации у бабочек и учитывая импульсный характер сигналов этих насекомых, не следовало в принципе ставить вопрос о способности слуховой системы разделять прямой и отражённый сигналы на уровне выходных реакций рецепторов. Основным вопросом следовало формулировать иначе: способны ли слуховые рецепторы совков не реагировать на сильные стимулы, в том числе, на генерируемые бабочками собственные акустические щелчки?

В такой формулировке исследование способности совков к эхолокации становится вполне перспективным, поскольку фактов, указывающих на возможность подавления реакций слуховых рецепторов на сильные стимулы известно довольно много. Еще в шестидесятые годы Матюшкин (1969) описал эффект подавления ответов в слуховой системе летучих мышей. Незадолго до этого О.Б. Ильинский (1966) показал, что сильное механическое воздействие приводит к гиперполяризации рецепторной мембраны клетки Пачини. Эффекты подавления ответов рецепторов на громкие звуки описаны у совков и медведиц Франком Коро с соавт. (Cogo, Alonso, 1989), у кузнечиков - Р.Д. Жантиевым и О.С. Корсуновской (1997).

На начальных этапах можно было упростить исходную задачу: достаточно было определить способность бабочек воспринимать сигналы, сходные с эхом от их собственных щелчков, до поры не углубляясь в рассмотрение возможных физиологических механизмов, обеспечивающих такое восприятие. Именно с первых наших экспериментов в 1989 г., направленных на решение этого вопроса, началась история экспериментального изучения эхолокации у совков (Лапшин и др., 1993). В этих опытах совкам в ответ на их собственные щелчки предъявляли эхоподобные сигналы (использовалась так называемая ретрансляционная методика). Специфика экспериментов с ретрансляцией заключалась в том, что моменты стимуляции определялись акустической эмиссией самой бабочки, то есть это была своеобразная форма самостимуляции: между бабочкой и стимулирующей аппаратурой осуществлялся акустический "диалог", ведущая роль в котором принадлежала подопытному насекомому.

В первой серии этих опытов были зарегистрированы двигательные реакции совков в ответ на ретрансляцию им эхоподобных стимулов, тем самым определена перспективность дальнейшего изучения способности бабочек к эхолокации (Лапшин и др., 1993).

Реальная история открытия и изучения эхолокации у совок лишь частично согласуется с логикой научного поиска. Причин тому много и основная из них - сочетание скептицизма и необходимости убедиться, что начатое дело имеет смысл развивать дальше. Даже после получения первых реакций совок на ретранслированные сигналы, эта тема пролежала без движения ещё два года - настолько велико было общее недоверие к идее эхолокации у насекомых. И лишь в 1991 г., имея цель окончательно решить вопрос о рациональности дальнейших поисков, мы провели опыты, направленные на оценку способности совок ориентироваться в темноте с помощью эхолокации.

При планировании этих экспериментов нам пришлось решать целый комплекс взаимно противоречивых задач. Первый и, может быть, наиболее сложный вопрос - как разделить формы ориентации, основанные на эхолокационной и зрительной информации? Если бабочкам замазать глаза какой-нибудь краской, то они перестают летать, а если опыты проводить в темноте, то как регистрировать поведение насекомого? Заметим, что у совок уже давно подозревают способность воспринимать инфракрасное излучение (Кау, 1969) и, хотя эта гипотеза пока ещё не подкреплена фактами, мы предпочитали не использовать в экспериментах телевизионные системы с активной инфракрасной подсветкой.

Во-вторых, бабочки во время полёта сильно возмущают воздушную среду. Рядом с летящим насекомым и за ним от каждого взмаха образуются воздушные вихри (Бродский, 1988). Предметы, попадающие в зону этих вихрей, неминуемо будут искажать воздушные потоки, а такие изменения бабочка в принципе может почувствовать с помощью многочисленных механорецепторов, расположенных на её крыльях (Yack, 1992).

И, наконец, при постановке опытов желательнее было бы иметь какую-то априорную информацию о параметрах гипотетической эхолокационной системы, т.к. экспериментальные установки, основанные на расчётной дальности действия 10 см или 2 м, могут быть конструктивно совершенно разными.

Наши первые исследования эхолокационных возможностей совок были проведены на так называемой карусельной установке (см. раздел 5.3., рис.62, 63). В этих опытах насекомые летали на тонкой и гибкой проволоке среди модельных преград, имевших разные коэффициенты акустического отражения. Ожидалось, что в темноте лоцирующая бабочка будет лучше чувствовать предметы с высоким коэффициентом отражения и, соответственно, реже с ними сталкиваться. При выборе геометрических размеров конструкции установки за основу была взята минимальная оценка дальности действия эхолокатора совок (10 см), полученная Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957). Этот выбор определялся тем соображением, что, каким бы ни был реальный радиус эхолокационной чувствительности, бабочка должна воспринимать эхо от близких предметов, поскольку именно они создают реальную угрозу столкновения.

Эксперименты на карусельной установке были проведены на биостанции в Чашникове в течение двух рабочих сезонов (1991 и 1992 гг.). Первая же бабочка (*Autographa pulchrina* Haworth.) продемонстрировала контрастный результат в пользу эхолокационной гипотезы. **В ходе дальнейших опытов нами было показано, что совки действительно могут избегать в темноте столкновений с препятствиями, но только на фоне эмиссии щелчков (Лапшин и др., 1993).**

В следующий сезон в сходных экспериментальных условиях была обнаружена особая зона в передней полусфере перед лоцирующей бабочкой - "мертвая зона", внутри которой наблюдалось резкое снижение вероятности манёвров подопытных насекомых после восприятия эха от шаровых преград. Другими словами, реакции подопытных совок зависели от относительных координат встречных предметов (Лапшин, 1995).

В ходе этих исследований выяснилось, что карусельная методика имеет недостатки, ограничивающие возможность постановки новых задач. Во-первых, чем выше у бабочки эхолокационная чувствительность, тем реже она касается преград вообще - по этой причине для отдельного насекомого становится проблематичным получение достоверных различий в числе касаний о разнотипные преграды; во-вторых, для измерения количественных характеристик

эхолокационной системы крайне желательно было бы иметь возможность предъявлять насекомым нормированные по физическим параметрам стимулы, в том числе сходные с эхом от преград. Однако из-за неопределённости положения бабочки в пространстве это условие невозможно реализовать. Появилась потребность в разработке иного метода, позволяющего исследовать индивидуальные способности насекомых к восприятию эхолокационных стимулов с нормированными параметрами.

Для решения измерительных задач нами был использован метод ретрансляции бабочке эхоподобных стимулов (Лапшин, Воронцов, 2000а; 2003; 2005; Воронцов, Лапшин, 2002). По аналогии с традиционными представлениями, основанными на результатах изучения эхолокации у летучих мышей, ожидаемой реакцией лоцирующей бабочки на эхо должен был быть её двигательный ответ - рывок в сторону от источника эха. На первых этапах изучения реакций совок на эхоподобные сигналы за основу нами также были взяты двигательные ответы, однако, несмотря на несколько удачных опытов, довольно быстро стала очевидной бесперспективность подобного подхода из-за высокой спонтанной двигательной активности бабочек и изменчивости характера их реакций. Параллельно в ходе этих же опытов было обнаружено, что в ответ на ретрансляцию эхоподобных сигналов подопытные совки начинают чаще издавать щелчки. Такие изменения акустической активности легко могли быть зарегистрированы и поэтому значительно лучше подходили в качестве признака реакции насекомого на стимул (Лапшин, Воронцов, 2000а).

Важнейшая характеристика эхолокатора - функция восстановления чувствительности воспринимающей системы после излучения зондирующего импульса. Её исследование базируется на методиках, позволяющих определять индивидуальные эхолокационные пороги с погрешностью порядка 2 дБ. Подобная точность акустических измерений возможна только при взаимной фиксации в пространстве излучателя стимулов и объекта исследования. В этом смысле ретрансляционная методика, включающая идею так называемого *закреплённого полёта*, на сегодняшний день находится вне конкуренции по отношению к другим способам определения слуховых порогов летящих насекомых.

Изучение процесса восстановления чувствительности слуховой системы совок после эмиссии щелчка показало, что эхолокатор бабочек адаптирован к восприятию отражений от препятствий, находящихся в ближней зоне, в пределах 6-16 см от насекомого. В этом диапазоне локационная система имеет высокий запас по чувствительности, необходимый для обнаружения предметов, слабо отражающих в направлении прихода акустической волны.

Как потом оказалось, при помощи ретрансляционного метода можно решать задачи, выходящие за рамки эхолокационной проблематики. Например, использование модификации метода, когда в ответ на собственную эмиссию бабочке предъявляли не импульсные сигналы, а тональные звуковые посылки, позволило открыть у совок эффект быстрых частотных перестроек слуховой системы (Воронцов, Лапшин, 2002). В этих опытах было показано, что представления о слухе ночных чешуекрылых, основанные на результатах только электрофизиологических экспериментов, имеют мало общего с реальностью.

Собственно, признаки несоответствия "поведенческих" и "электрофизиологических" данных проявились ещё на ранних этапах изучения эхолокации, когда были получены и проанализированы первые результаты тестирования совок в карусельных установках (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1995). Математическое моделирование статистики столкновений бабочек с преградами давало неплохое соответствие с экспериментом, но только при расчётной чувствительности слуховой системы на $10 \div 16$ дБ (в $3 \div 6$ раз) более высокой, чем это следовало из данных электрофизиологических опытов. Такое несоответствие послужило сильным "двигателем" при разработке новых поведенческих методик. Эта работа шла параллельно с изучением эхолокационной системы и помимо разрешения текущих противоречий позволила иначе взглянуть на проблему акустического взаимодействия ночных чешуекрылых и летучих мышей.

Другое направление нашей работы - исследование механизма звукоизлучения совок - также развивалось параллельно основной тематике. Трудности на этом пути в основном были связаны с полной неизученностью вопроса и, как позже выяснилось, существованием у совок двух типов механизмов генерации высокочастотных звуков.

Никаких уже готовых методических разработок для исследования эхолокационной системы насекомых не существовало, поэтому использованные нами методы, как правило, были оригинальными, специально разработанными для решения частных экспериментальных задач.

Любой предмет или явление можно эффективно изучать только на базе уже имеющейся о нем информации. Если же априорные сведения отсутствуют, в ход идут произвольные суждения, как правило, основанные на аналогиях, причем основная опасность таких аналогий - в их правдоподобности. Накопленный к началу девяностых годов опыт изучения эхолокации у рукокрылых, с одной стороны, помогал нам разобраться в проблеме, но, с другой - наоборот, мешал, создав у нас самих и ученого общества систему представлений, в той или иной степени справедливых по отношению к летучим мышам, но, как потом оказалось, неуместных при интерпретации данных, полученных на насекомых.

Смена исходных парадигм и формирование фактологической базы заняли пятнадцать лет. Предлагаемая книга подводит итог проделанной работе. По убеждению автора, эхолокация чешуекрылых, как направление научного поиска находится ещё в самом начале своего пути и дальнейшие исследования в этой области будут связаны, помимо детализации уже сформулированных гипотез, с существенным пересмотром сложившихся представлений в области биоакустики насекомых.