

3. ЭМИССИЯ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ СЕМЕЙСТВА NOCTUIDAE

Тот факт, что ночные бабочки слышат звуки и могут сами их издавать, был известен давно. Отечественный энтомолог Н. Кузнецов (1915) одну из глав своей книги посвятил описанию органов звукоизлучения у чешуекрылых. Однако способность ночных бабочек - совок (Noctuidae) издавать ультразвуковые щелчки в полёте была обнаружена значительно позднее Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957). По их наблюдениям акустические импульсы у исследованных ими экземпляров *P. eridania* возникали синхронно с маховыми движениями крыльев. Позже Кей (Кей, 1969) предположил, что генераторы акустических импульсов совок относится к тимбальному типу и, по аналогии с тимбалами медведиц (Arctiidae), расположены на метэпистернах. Однако Эйджи на основании наблюдений в стробоскоп за летящими бабочками пришел к выводу, что щелчки либо возникают у совок при взаимном ударе крыльев в верхней точке, либо являются артефактом опыта (Agee, 1971a).

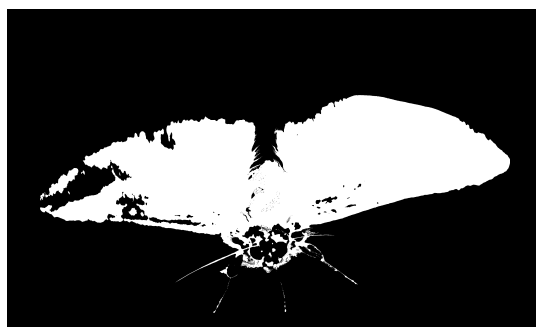


Рис.1. Совка, освещённая импульсной лампой в момент регистрации эхолокационного щелчка.

Регистрация звуковых импульсов одновременно с акустическими низкочастотными колебаниями, вызванными движением крыльев, показала, что эмиссия щелчков может осуществляться в двух точках цикла взмаха. Чтобы уточнить положение крыльев в моменты появления импульсов, мы проводили опыты с синхронным фотографированием бабочек в моменты регистрации щелчков. Анализ полученных фотоснимков показал,

что щелчки у совок чаще всего возникают при положении крыльев близком к горизонтальному (см. рис.1), причём крылья на момент эмиссии могут двигаться как вверх, так и вниз (Жантиев и др., 1993). Эти факты противоречат модели механизма генерации, предложенной Эйджи.

Известно, что отдельные виды совок используют звуковые сигналы при внутривидовой коммуникации, например, бабочки *Pseudoips fagana* F. имеют тимбальный механизм на брюшном сегменте (Skals et al., 1996). Самцы *Thecophora fovea* Tr. стридулируют при помощи специализированных структур на первом членике задних лапок и задних крыльев (Surlykke, Gogala, 1986). Каждый из частных механизмов звукоизлучения характеризуется половым диморфизмом в акустическом поведении бабочек (издают звуки только самцы). Кроме того, уровень звукового давления при эмиссии в обоих случаях на 1÷2 порядка выше по сравнению с амплитудой щелчков, которые регистрировали Кей и Жантиев с соавторами.

Спектральные характеристики этих щелчков не зависят от пола и возраста бабочек, не удалось также выявить какой-либо видоспецифичности в параметрах сигналов. **Таким образом, пока нет оснований полагать, что короткие акустические импульсы, издаваемые большинством видов совок, являются коммуникационными. Поиски более "общего" для совок механизма генерации щелчков долгое время не давали положительных результатов.**

3.1. Характеристики акустической эмиссии

3.1.1. Спектральные характеристики щелчков

Для импульсных сигналов совок характерны резкие фронты нарастания амплитуды, общая длительность щелчков составляет от 20 до 200 мкс. Их форма может существенно варьировать даже в ходе одного опыта, соответственно таким же непостоянством отличаются спектры сигналов (см. рис.2 и рис.3, а). Сравнительный анализ спектральных характеристик щелчков совок *Amphipyra perflua* F. позволил выделить в диапазоне 1-100 кГц как минимум четыре узкополосные составляющие (см. рис.2, а-г), присутствующие на индивидуальных спектрах в разных амплитудных

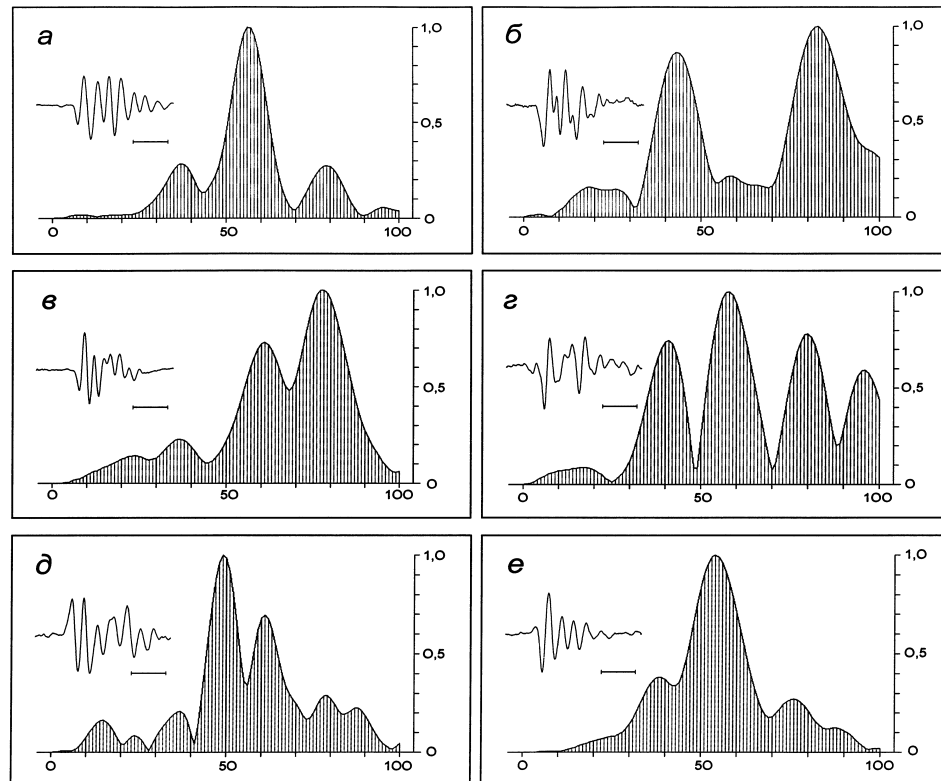


Рис.2. Осциллограммы и спектры акустических сигналов совок *A. perflua*: *a-d* – щелчки, зарегистрированные в условиях закрепленного полёта; *e* – акустический импульс, возникший при разрыве зон зацепления крыла с телом бабочки. Осциллограммы: масштаб времени – 50 мкс; спектры: по горизонтальным осям – частота в кГц, по вертикальным – амплитуда гармонических составляющих в линейном масштабе относ.ед.. Для более контрастного выделения отдельных частотных компонентов в иллюстрации использованы спектры сигналов длительностью более 100 мкс.

соотношениях. Иногда в спектрах наблюдалась "тонкая структура", т.е. разделение пиков на ещё более узкие компоненты (см. рис.2, *d*).

Экстраполяция спектральных графиков в область выше 100 кГц указывает, что существенная часть энергии щелчков сосредоточена в высокочастотной части ультразвукового диапазона, за пределами границы измерений. В пределах 100-150 кГц можно регистрировать звуки 1/4" конденсаторным микрофоном (например, V&K 4135), используя для коррекции получаемых данных калибровочные графики, однако работа на ещё более высоких частотах уже требует существенной модернизации регистрирующего оборудования.

В то же время, некоторая часть спектральных составляющих щелчков совок попадает в диапазон частот, доступный человеческому слуху (см. рис.3, *a*). Автор неоднократно слышал эти звуки от близко пролетавших бабочек. По субъективному восприятию щелчки сходны с тихим потрескиванием разрядов статического электричества.

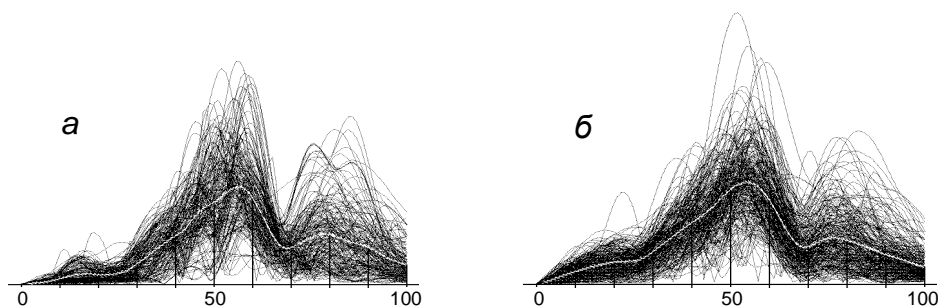


Рис.3. Изменчивость спектральных характеристик естественных (*a*) и искусственно вызванных (*b*) акустических импульсов, нормированных по пиковой амплитуде. Каждый рисунок построен последовательным наложением двухсот спектров щелчков. По горизонтальным осям – частота в кГц, по вертикальным осям – относительная амплитуда гармонических составляющих. Белые линии на фоне спектров – графики средних значений – "усредненные спектры".

3.1.2 Диаграмма направленности акустического излучения

Интенсивность сигналов на различных ракурсах относительно бабочки была исследована Кеем при помощи микрофона, расположенного в 1.5 см от тела совки в направлении основных координатных осей (Кау, 1969). Наиболее интенсивные сигналы были зарегистрированы с дорсальной стороны. Как правило, уровни сигналов справа и слева имели близкие значения, но у некоторых бабочек амплитуда щелчков с одной стороны преобладала. Наши собственные измерения дирекциональных характеристик акустического излучения совок

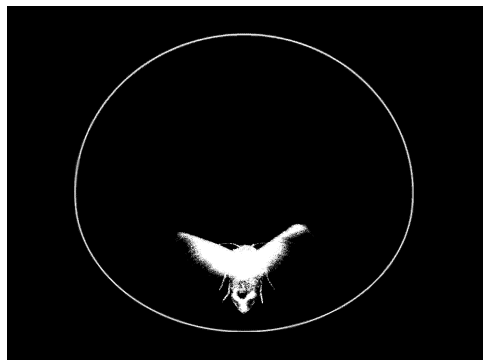


Рис.4. Дирекциональная характеристика акустического излучения совок (по материалам Кау, 1969).

показали максимум с дорсальной стороны и минимумы в ростральном и каудальном направлениях. Какой-либо существенной неравномерности диаграммы излучения в промежуточных направлениях выявлено не было. Эти результаты согласуются с данными Кея. Примерный вид пространственной диаграммы излучения совок напоминает сферу; бабочка расположена не в центре этой сферы, а несколько ниже (см. рис.4).

3.1.3 Связь акустической эмиссии с работой крылового аппарата

На начальных этапах изучения акустической эмиссии совок нами было показано, что положение крыльев бабочек в моменты эмиссии щелчков близко к горизонтальному (Жантиев и др., 1993). В продолжение этих экспериментов для определения возможных вариаций фазы взмаха, приуроченной к эмиссии щелчков, бабочек освещали стробоскопом, вспышки которого были синхронизированы с моментами генерации собственных сигналов насекомых (Лапшин, Воронцов, 2000б). Выяснилось, что совки способны издавать звуки в разных фазах взмаха, включая положение крыльев в верхней точке, но наиболее часто - при положении крыльев близком к горизонтальному.

В одном из наших опытов было обнаружено явление, которое, вероятно, поможет объяснить результаты Эйджи. Одна из бабочек щёлкала при горизонтальном положении крыльев, однако достаточно было направить свет стробоскопа на голову насекомого, как фаза взмаха в моменты эмиссии резко менялась - бабочка начинала щёлкать при верхнем положении крыльев. Одновременно амплитуда сигналов возрастала на $6\div 10$ 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 отклонение 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 связанными во времени с их собственными щелчками, не вызывала у насекомых никакой заметной реакции. **Из этих опытов следует, что на акустическое поведение совок могут оказывать существенное влияние зрительные стимулы, синхронизированные с собственной эмиссией насекомых.**

Наши наблюдения позволяют объяснить результаты Эйджи (Agee, 1971a) как артефакт, возникавший вследствие применения пульсирующего освещения, синхронного с акустической активностью насекомого. Для уменьшения влияния вспышек света на получаемые результаты использование стробоскопа в последующих экспериментах было ограничено, особенно при регистрации осциллограмм щелчков и измерении их амплитуды. Повторно вопрос влияния световых стимулов на акустическую эмиссию совок был рассмотрен через пять лет в контексте взаимодействия зрительной и эхолокационной систем. Результаты этих исследований приведены в 6 разделе.

3.1.4. Динамика акустической эмиссии в лабораторных условиях

С точки зрения эффективности работы эхолокационной системы период повторения зондирующих сигналов является одним из основных параметров, так как им определяется темп обновления пространственной информации. С учётом этого обстоятельства нами было проведено более детальное исследование динамики спонтанной акустической эмиссии совок. Статистический анализ записей акустической активности бабочек, полученных в опытах с "карусельной" установкой (см. разделы 5.3. и 5.4.), показал преобладание значений интервалов между щелчками, близких периоду взмахов (см. рис.5, *а*; рис.6, *а*). Следует отметить, что эти опыты проводили в полной темноте. Бабочки в основном щёлкали короткими сериями, состоявшими из 2÷5 импульсов, разделенных большими (>10Тв) интервалами (период взмахов Тв подопытных совок *A. perflua* варьировал в пределах 27÷33 мс).

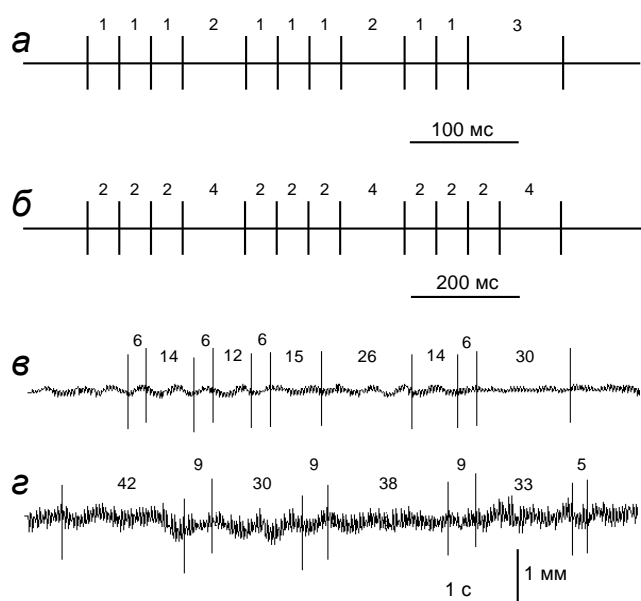
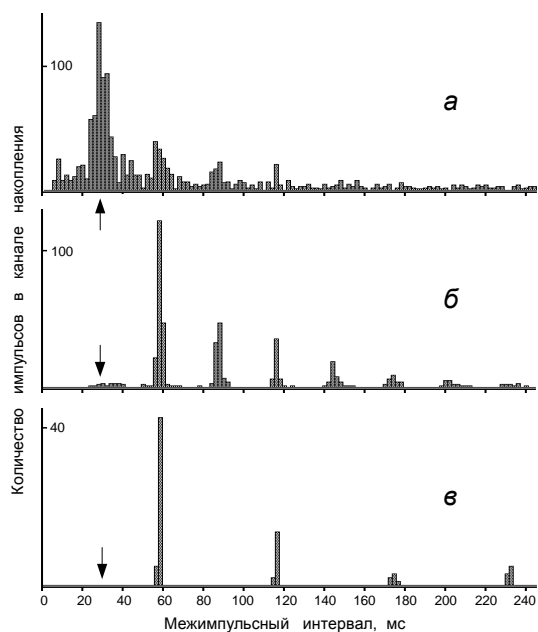


Рис.5. Примеры серий щелчков совок *A. perflua*:

а - в условиях частично ограниченного полёта в "карусельной" установке; *б*, *в*, *г* - в закреплённом полёте. Щелчки условно изображены вертикальными линиями, рядом с которыми цифрами указана степень кратности интервалов между щелчками периодам взмаха. Непрерывные линии на осциллограммах (*в*, *г*) отражают смещение бабочек в горизонтальной плоскости, их быстрые колебания соответствуют отдельным взмахам крыльев насекомых.

Из осциллограммы серии щелчков, приведенной в работе Редера и Трита (1957) было видно, что подопытная бабочка также щёлкала на каждый взмах крыльями. Аналогичные примеры приведены и в других работах (Agee, 1971a; Жантиев и др., 1993), однако в наших более поздних исследованиях было показано, что темп эмиссии "один щелчок на взмах" не является обязательным и даже основным (Лапшин, 1996; Лапшин, Воронцов, 2000б). В условиях закреплённого полёта для исследованных нами видов (*A. perflua*, *Amphipyra pyramidea* L., *Enargia paleacea* Esp. и *Blepharita satura* Schiff.) была более характерна эмиссия щелчков с интервалами, кратными периоду взмаха (см. рис.5, *б*; рис.6, *б*, *в*). "Кратное деление" проявляется, по-видимому, 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 (см. рис.6, *а*). Особое значение, на наш взгляд, имеют примеры кратности интервалов между щелчками удвоенному периоду взмахов (2Тв) (см. рис.5, *б*; рис.6, *в*), а также способность совок генерировать пары щелчков со стабильными интервалами (см. рис.5, *в*, *г*). **Возможность реализации таких временных режимов предполагает наличие в ЦНС, как минимум, двухуровневой системы управления ритмом эмиссии.**

Стабильность кратных режимов генерации функционально проще обеспечить, если на нейронный пейсмейкер, управляющий акустической эмиссией, поступает информация о предшествовавшем щелчке в качестве начала отсчета очередного межимпульсного интервала. Обнаружение последовательностей щелчков совок с повторяющимся ритмическим рисунком, примеры которых показаны на рис.5, *а*, *б*, навело нас на мысль, что в сигналах этих бабочек может быть закодирована видоспецифическая информация. Для проверки этой гипотезы была использована специальная программа, которая позволяла выделять повторяющиеся фрагменты в последовательности щелчков. Однако никакой статистически значимой закономерности в



чередовании интервалов той или иной длительности обнаружить не удалось. Были выявлены только искусственно сгенерированные группы, введенные в исследуемый массив данных для контроля работы анализирующей программы.

Рис.6. Гистограммы распределения интервалов между акустическими щелчками совок *A. perflua*: **а** – регистрации в условиях частично ограниченного полёта (сумма по 10 опытам, общее число интервалов - 1800); **б, в** - примеры гистограмм спонтанной активности двух экземпляров в закрепленном полёте. Стрелками указаны точки на оси временных интервалов, соответствующие одному периоду взмаха крыльями ($T_b \approx 29$ мс). Гистограмма (**б**) получена при накоплении последовательности из 500 щелчков, (**в**) - 100 щелчков. Шаг дискретизации 2 мс.

3.1.5. Акустическая активность совок в естественных условиях

Со времени первых регистраций щелчков совок, выполненных Редером и Тритом в 1957 г., и до 1998 г. все измерения акустической эмиссии этих бабочек были выполнены в лабораториях, в условиях так называемого закрепленного полета, при которых насекомое перед опытом крепилось к специальному держателю. При помощи этого держателя летящая бабочка удерживалась в пространстве относительно микрофона. В единичных случаях удалось также зафиксировать щелчки совок, летавших в марлевых садках (Жантиев и др., 1993). Тем не менее, какие звуки издают эти бабочки в реальной обстановке и издают ли их вообще, долгое время оставалось неизвестным. Несколько раз серии щелчков автору удавалось услышать от близко пролетавших совок, когда они кружили ночью около лампы, но такие наблюдения не отличались надежностью - хотелось бы организовать объективную запись акустической активности этих насекомых. Регистрацию щелчков в естественной обстановке (в елово-берёзовом лесу) впервые удалось провести в августе 1998 г. в течение нескольких теплых вечеров (Лапшин, Воронцов, 2000б).



Рис.7. Установка для регистрации щелчков совок в естественных условиях.

Бабочек привлекали пищевым аттрактантом (забродившей смесью пива с медом), которым была смазана кора березы на высоте 1 м. На высоте около двух метров от земли на стволе той же березы был установлен акустический приемник с параболическим отражателем (см. рис.7). Лепесток диаграммы направленности приемника ориентировали вниз вдоль ствола дерева 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. Положение микрофона относительно отражателя было

отрегулировано таким образом, чтобы общая осевая чувствительность всей системы мало зависела от дальности до источника звука в пределах 20-150 см. После преобразования акустических сигналов в электрические импульсы информация о щелчках совок по радиоканалу поступала в лабораторию.

Период максимальной акустической активности совок - 23÷24 часа по местному астрономическому времени. До этого 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 *B. satura* (возможно было также присутствие совок *Meganephria oxyacanthae* L.). Надежно идентифицировать вид бабочки в полёте при слабой освещенности места эксперимента не представлялось возможным.

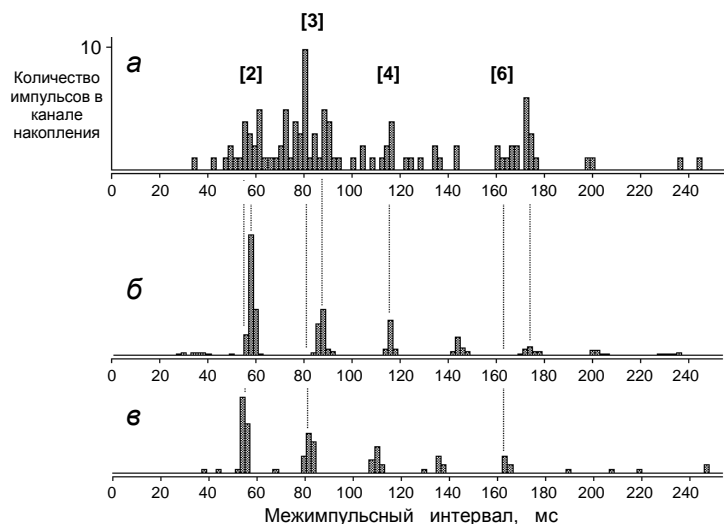


Рис.8. Гистограммы интервалов между щелчками, зарегистрированными от совок в свободном полёте (*а*) и в условиях закрепленного полёта: *б* - *A. perflua*, *в* - *B. satura*. В скобках указаны коэффициенты кратности интервалов периоду взмахов. Шаг дискретизации 2 мс.

Сопоставление суммарной гистограммы межимпульсных интервалов (см. рис.8, *а*) с гистограммами, полученными на совках в закреплённом полёте (см. рис.8, *б, в*), позволило выявить и в некоторых случаях разделить группы, относящиеся к активности разных видов совок, поскольку все три вида имеют

разные частоты маховых движений. На гистограмме (см. рис.8, *а*) видно, что большинство зарегистрированных интервалов были кратными периоду взмаха бабочек - (2÷3)Тв.

3.2. Механизмы генерации и излучения щелчков

В общем случае, акустическую эмиссию условно можно 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.

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 переднего крыла около его основания (см. рис.9), а вторая - на поверхности скутума метаторакса. Такими структурами обладают и самцы, и самки. Так как при искусственной расцепке зон отчетливо слышен громкий щелчок, мы предположили, что бабочки используют механизм сцепления в качестве акустического генератора. Для проверки этой гипотезы на совках *A. perflua* исследовали морфологию и акустические возможности указанных структур.

3.2.1. Морфология зон сцепления крыльев с телом

С нижней стороны вдоль каудального края переднего крыла почти у его основания находится узкая зона - *Az* длиной около 2 мм и максимальной шириной 0.25 мм (см. рис.9, *а, Az*, вид сверху). Участок постепенно сужается к основанию крыла и, следуя его рельефу, имеет слегка выпуклую форму. По краю крыла зона частично заходит на его дорсальную поверхность. Весь этот участок покрыт полуприлегающими к кутикуле крыла выростами конусообразной формы - микротрихиями (см. рис.9, *б*). Для всей зоны в целом прослеживается общая ориентация конусов к вершине крыла.

Плотность микротрихий достигает трех на 100 мкм² при диаметре конусов в базальной части 4 мкм. Их высота варьирует в пределах 18÷25 мкм в зависимости от положения на поверхности участка. По краям зоны высота микротрихий меньше и они не образуют четко выраженных

рядов. В центральной части зоны *Az* конусы расположены рядами и имеют вытянутую волосковидную вершину, изогнутую в той или иной степени в виде крючка под разными углами к крыловой поверхности.

На скутуме (*Sct*₃) имеется аналогично микроструктурированная область *Sz* (см. рис.9, *a*, *Sz*; рис.9, *в*). Зона *Sz* расположена на дорсальной поверхности выпуклого валика длиной 1.7 мм, идущего по задне-боковому краю скутеллума мезоторакса, и в норме закрыта сверху нависающим опушением. Её максимальная ширина в передней трети составляет 0.4 мм. В каудальном направлении валик скутума суживается до 0.14 мм. Высота конусов у заднего края поля 12 мкм, у переднего - до 40 мкм. В этом направлении короткие микротрихии постепенно

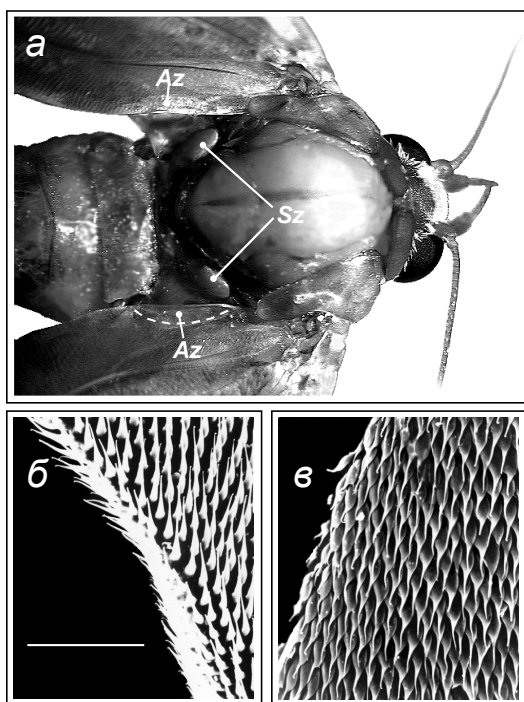


Рис.9. Механизм сцепления крыльев с телом: *a* – расположение зон сцепления на крыльях (*Az*, граница указана пунктирной линией) и скутуме (*Sz*); *б* - поверхность зоны *Az*, вид на край переднего крыла с нижней стороны; *в* - поверхность зоны *Sz*. Крылья бабочки разведены в стороны так, чтобы были полностью видны зоны зацепления на скутуме. Масштаб для фотографий *б*, *в* – 50 мкм.

замещаются более длинными и одновременно происходит изменение их осевой ориентации. По заднему краю микротрихии ориентированы вдоль продольной оси валика, а при переходе к переднему краю направление их ориентации меняется на 90°. Микротрихии 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. Сходные структуры известны также и у других насекомых, например, стрекоз (*Odonata*). Зоны, покрытые мельчайшими микротрихиями, расположены у них на

задней поверхности головы и заднешейном склерите и служат для фиксации головы стрекозы относительно её груди (Горб, 1989).

3.2.2. Опыты по акустической идентификации механизма генерации щелчков

При исследовании зон зацепления в качестве звукогенерирующих структур бабочку помещали под микрофоном и вручную, двигая крыло за дистальный конец, добивались возникновения акустических щелчков. Как оказалось, сцепление зон возможно при неполном перекрытии комплементарных участков и даже при лёгком касании краем крыла зоны на валике скутума. Щелчки, возникавшие при искусственном разрыве зацепления, так же как и естественные, отличались разнообразием формы. При определенном навыке, изменяя угол наклона переднего крыла по отношению к телу насекомого и степень зацепления, можно было вызвать генерацию щелчков, сходных с естественными (см. рис.2, *e*).

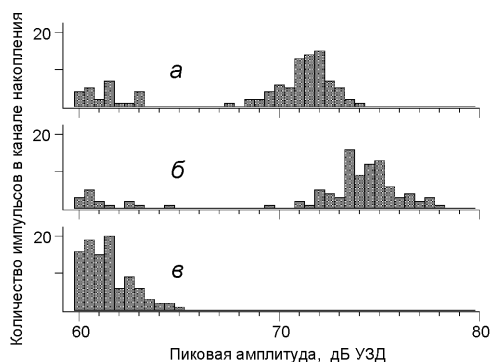


Рис.10. Гистограммы распределения амплитуды акустических щелчков, построенные по результатам одного опыта (*A. perflua*, закреплённый полёт): *a*, *б* – интактная совка, последовательные накопления в одном опыте; *в* - та же бабочка с удалёнными зонами зацепления на крыльях. Каждая гистограмма построена по результатам измерения амплитуды 100 щелчков. Ширина канала накопления – 0.5 дБ.

Рис.3 построен путем наложения спектров импульсов, излученных бабочками в полёте (см. рис.3, *a*) и искусственных щелчков (см. рис.3, *б*). Сходство частотных

параметров естественных и искусственно вызванных сигналов иллюстрируют усредненные спектральные графики, построенные на рисунке белыми линиями на фоне спектров. Таким образом, в момент расцепки крыла с телом может возникнуть акустический импульс, по своим спектральным характеристикам близкий к естественным щелчкам (Лапшин, Воронцов, 2000б). Акустические сигналы, издаваемые устойчиво летящей и щелкающей совкой по амплитуде распределяются, как правило, на две группы: положение первой стабильно на уровне 55÷60 дБ УЗД (призвуки полёта, см. раздел 3.4.) а вторая, соответствующая щелчкам может варьировать от 70 дБ до 85 дБ УЗД и более (обычно 76÷80 дБ). На этот процесс накладываются чисто случайные вариации амплитуды (см. рис.10, а, б).

После аккуратного удаления микроножницами зон зацепления на крыльях (Az), высокоамплитудные щелчки исчезали, а шумы полёта либо сохранялись на прежнем уровне (см. рис.10, в), либо несколько (на 1÷2 дБ) увеличивались. Неполное удаление либо частичное повреждение участков на крыльях, несущих зоны зацепления, как правило, не приводило к утере способности совок издавать акустические импульсы. Более того, амплитуда регистрируемых сигналов после такой неудачной операции могла возрасти в несколько раз 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 щелчки.



Рис.11. Фотография летящей совки *A. perflua* в момент регистрации её щелчка. Вид снизу.

Эмиссию ультразвуковых щелчков удавалось также наблюдать у совок с крыльями, зажатыми в пальцах экспериментатора. При попытках освободиться бабочки совершали ритмические мышечные усилия, в результате которых происходило взаимодействие зон сцепления и, как следствие, генерация акустических импульсов. Можно предположить, что такие звуки вызывают испуг хищника в процессе захвата жертвы.

Генерация щелчка при разрыве зон зацепления возможна только при определенной ориентации крыльев относительно торакса, допускающей механический контакт зон Az и Sz. Для проверки выполнения этого условия бабочек фотографировали при помощи импульсной лампы, вспышки которой были синхронизированы с собственными щелчками насекомого. Как оказалось, геометрия положения крыльев совок в моменты регистрации щелчков допускает возможность эмиссии за счёт взаимодействия зон (см. рис.11). Анализ фотоснимков также показал, что при акустической эмиссии ноги бабочек не касалась крыловой поверхности. На основании этой и аналогичных ей фотографий был сделан вывод, что способ звукоизлучения совок *T. fovea* (стридуляция дистальным члеником задней ноги о жилку крыла (Surlykke, Gogala, 1986)), не характерен для изученных нами видов.

3.2.3. Излучение акустических сигналов

Характерное свойство акустической эмиссии совок - высокая изменчивость физических параметров излучаемых импульсов. На роль формирователя сигналов со сложным и изменчивым спектром лучше всего подходят проксимальные участки передних крыльев, включающие систему ячеек (мембран), каждая из которых потенциально способна к резонансам на нескольких частотах (модах). Эти структуры возбуждает механический импульс, возникающий в момент расцепки крыла с телом.

Размеры крыльев совки средних размеров (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 её 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 фазовой скорости распространения волны деформации вдоль крыла от зоны генерации лепестки диаграммы излучения на разных частотах будут ориентированы под разными углами относительно крыловой поверхности.

Так как положение крыльев 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 мгновенного положения диаграммы направленности относительно микрофона. Этим эффектом можно объяснить "выпадение" либо усиление отдельных пиков в спектрах щелчков (см. рис.2, *a-b*). Плавное изменение амплитуды регистрируемых сигналов (см. 10, *a, б*), по-видимому, связано со сдвигом моментов генерации акустических импульсов относительно

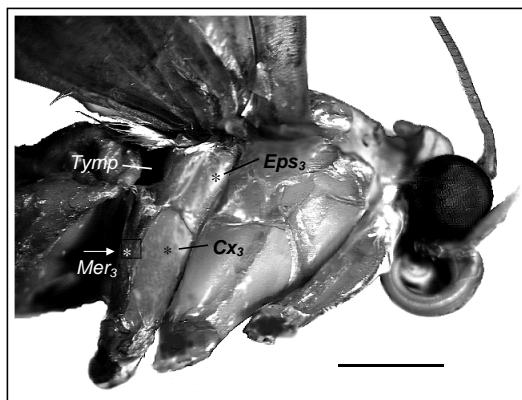


Рис.12. Фотография совки, вид сбоку. Звездочками указаны зоны на тораксе, механическая деформация которых сопровождалась эмиссией ультразвуковых импульсов. *Eps₃* - метэпистерн, *Cx₃* - кокса, стрелка – направление деформирующего усилия на мерон (*Mer₃*). *Tymr* – проход к тимпанальному органу. Масштаб – 2 мм.

цикла взмаха, из-за чего излучающие сегменты крыльев меняли свою ориентацию относительно микрофона. Таким образом, при помощи описанного механизма генерации и излучения ультразвуковых щелчков можно объяснить основные особенности акустической эмиссии совок.

3.3. Другие возможные механизмы генерации щелчков

В процессе изучения акустической эмиссии совок в качестве контроля нами были рассмотрены другие возможные механизмы генерации щелчков, по принципу действия основанные на потере механической устойчивости кутикулярных структур. В этом плане из многочисленных склеритов, составляющих экзоскелет бабочек, наибольшее внимание в качестве потенциального места возникновения щелчков было уделено метэпистерну (*Eps₃*). На поверхности метэпистерна у некоторых медведиц (*Arctiidae*), семейства, таксономически близкого совкам, имеются микротимбалы, при помощи которых эти бабочки способны издавать щелчки (Blest et al., 1963; Fullard, Heller, 1990).

Кутикула метэпистернов совок (см. рис.12, "*Eps₃*") оказалась весьма прочной. При постепенном увеличении механической нагрузки поверхность склерита начинала терять устойчивость и прогибаться со щелчком, однако форма такого импульса и его спектр не соответствовали параметрам собственных сигналов совок.

Легкое надавливание на некоторые точки мерона (см. рис.12, "*Mer₃*") вызывало скачкообразный прогиб кутикулы, сопровождавшийся щелчком, но спектры этих звуков, как правило, имели основной максимум, существенно сдвинутый в низкочастотную часть диапазона (30÷40 кГц по сравнению с естественными звуками совок 50÷60 кГц).

Механическая вибрация поверхности кокса (см. рис.12, "*Cx₃*") также могла привести к генерации щелчков, весьма схожих по физическим параметрам с сигналами совок. Иногда щелчки возникали дважды за цикл стимуляции - при надавливании на кутикулу и при снятии нагрузки. Измерение дирекциональной характеристики акустического излучения (диаграммы направленности), возникавшего при деформации этого склерита, показало, что ось максимума ориентирована не в дорсальном направлении, как это характерно для естественной эмиссии совок (Кау, 1969), а вниз, под углом примерно 30° относительно горизонтальной плоскости. Положение крыльев бабочки при этом слабо влияло на ориентацию главной оси диаграммы направленности.

Нами была рассмотрена возможность генерации щелчков какими-либо специализированными структурами на поверхности крыльев, например бистабильными мембранами. Механизм,

функционирующий на таком принципе, описан у дневных бабочек *Inachis io* L. (Nymphalidae) (Møhl, Miller, 1976). Однако обнаружить у совок функционально аналогичные структуры нам не удалось.

В завершение этой темы следует упомянуть, что нарушение целостности крыловой поверхности, например частичные переломы жилок, либо незначительные разрывы мембран могут в условиях полёта обусловить образование зон генерации импульсных акустических шумов. Повреждённые бабочки не могут произвольно прекратить такую "эмиссию". Звуки, возникающие на дефектных участках крыльев, как правило, приурочены к определенной фазе маховых движений и имеют сходные с естественными щелчками спектральные характеристики. Это обстоятельство также указывает, что именно крылья являются "излучателем" щелчков и определяют их спектральные особенности.

3.4. Призвуки, сопровождающие полёт совок

Широко распространено суждение, что совки в полёте издаются хлопки и другие призвуки, следующие синхронно с каждым взмахом крыльев. В основном этот тезис, как нечто очевидное, встречается в работах, посвященных исследованию кормодобывающего поведения рукокрылых (Айрапетьянц, Константинов, 1970; Coles et al., 1989). Возможно, что такая уверенность проистекает из личных наблюдений исследователей: при близком пролёте совки действительно слышен характерный гул. В этой связи следует обратить внимание на условие слышимости низкочастотных призвуков, сопровождающих полёт, - именно малое (порядка 10÷20 см) расстояние от бабочки до приемника звука определяет такую возможность (эффект "ближнего поля"). Для совок тихий полёт важен с точки зрения безопасности на фоне хищничества летучих мышей, поскольку основные потребители совок - ушаны (*Plecotus*) - для обнаружения жертв нередко используют пассивную локацию. Если бабочка заметно "шуршит" на каждый собственный взмах, то это обстоятельство может весьма существенно отразиться на продолжительности её жизни. В то же время, для реализации возможностей слуха совок уровень шумов, сопровождающих полёт, должен быть соизмерим или меньше порогов слуховой системы насекомого.

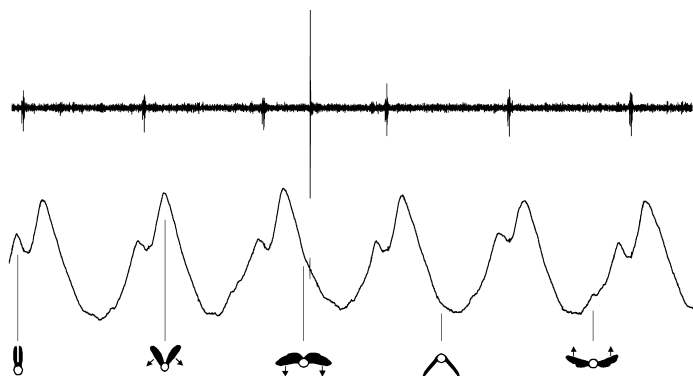


Рис.13. Осциллограммы звуковых волн, возбуждаемых летящей совкой *A. pyramidea*. Нижняя осциллограмма: "ближнее поле", микрофон расположен сверху от насекомого на расстоянии 5 см, среднеквадратичный уровень сигнала - 76 дБ УЗД, период крыловых взмахов составлял примерно 30 мс. Внизу схематично изображено положение крыльев бабочки в характерных фазовых точках осциллограммы, стрелками указано направление движения крыльев. В верхней части рисунка приведена осциллограмма той же записи, но прошедшей частотный фильтр, аналогичный по полосе пропускания периферической части слуховой системы совок.

Не все составляющие спектра шума одинаково эффективны при восприятии тимпанальной системой совок, поэтому при исследовании призвуков полёта особое внимание было обращено на те спектральные составляющие, которые сосредоточены в области чувствительности подопытных насекомых, т.е. в диапазоне от 10 кГц и выше, до 100 кГц и выше.

Уотерс и Джоунс провели оценку уровня и спектральных характеристик высокочастотного компонента шума полёта совок. По их данным в такт с каждым взмахом возникают короткие ультразвуковые всплески. Спектр этих звуков широкий (диапазон 13-125 кГц) с максимумом в области 46 кГц, пиковая амплитуда в среднем составляет 62 дБ УЗД при расстоянии 1 см от бабочки до регистрирующего микрофона. У представителей двух исследованных видов совок *Agrotis segetum* и *Noctua pronuba* параметры импульсных шумов оказались близкими (Waters, Jones, 1994).

Совки в полёте машут крыльями с частотой порядка 30÷40 раз в секунду. На протяжении периода взмаха передние крылья в нижнем своем положении образуют между собой угол 90÷120°, тогда как в верхней точке сходятся до видимого соприкосновения.

Скоростная видеосъёмка показала приуроченность шумовых всплесков к моментам соприкосновения задних крыльев. На основании таких наблюдений было высказано предположение, что зарегистрированные щелчки возникают при ударе концов задних крыльев. Из расчетов, выполненных авторами цитируемой работы, также следовало, что амплитуда зарегистрированных импульсов слишком мала для демаскирования бабочек перед летучими мышами в реальной обстановке.

Наши исследования призвуков, сопровождающих полёт совок, дали внешне сходные результаты (см. рис.13). Действительно, на каждый взмах у большинства исследованных видов (*A. perflua*, *A. pyramidea*, *Eurois occulta* L., *A. segetum*, *B. satura*, *E. paleacea*, *M. oxyacanthae*, *Trachea atriplicis* L. других) в верхнем положении крыльев наблюдались широкополосные шумовые всплески. Их спектр широкий с максимумом в районе 60÷80 кГц, наиболее типичная амплитуда 50÷62 дБ УЗД.

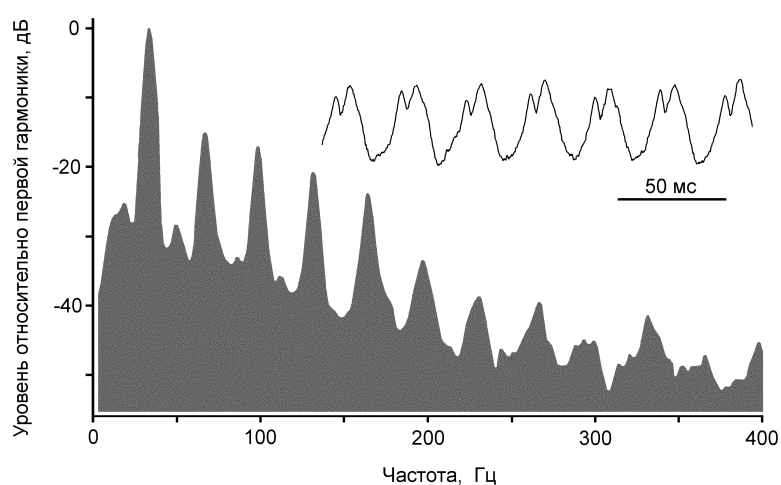


Рис.14. Осциллограмма и низкочастотная часть спектра звуковых волн, зарегистрированных от летящей совки *A. pyramidea* в “ближнем” поле (микрофон сверху на расстоянии 5 см от насекомого).

При освещении летящей бабочки короткими вспышками света, синхронизированными с моментами появления шумовых всплесков, у нескольких исследованных экземпляров совок было отчётливо видно, что крылья в моменты генерации шума не соприкасались. Кроме того, аналогичные импульсы наряду с “типичной” привязкой к фазе цикла взмаха (крылья вверх) наблюдались также при положении крыльев в нижней точке. Подобные наблюдения заставляют искать другой механизм генерации импульсного шума. Скорее всего, он возникает вследствие деформации оснований крыльев при пронации (наиболее типичная ситуация) и супинации крыльев.

Периодические развороты крыловых поверхностей являются обязательными компонентами машущего полёта (Бродский, 1988). Осевое закручивание крыла - конструкции, имеющей ячеистую структуру, должно приводить к каскаду быстрых деформаций, связанных с потерей устойчивости формы составляющих крыло элементов. Противоречие между потребной жёсткостью и гибкостью крыльев не позволило в процессе эволюции элиминировать импульсные призвуки полёта – явление, безусловно, вредное в контексте самообнаружения бабочки перед хищниками.

Опасность такого самообнаружения особенно возрастает при сближении летучей мыши и насекомого на расстояние порядка нескольких десятков сантиметров, когда хищник может локализовать в пространстве жертву, не используя собственный локатор. Казалось бы, отсутствие эхолокационных сигналов от летучей мыши делает бабочку совершенно беззащитной. Однако особенности слуховой системы совок, по-видимому, позволяют им также обнаруживать летучую мышь по шумам полета (раздел 7.1.) .

Другой процесс, также являющийся неизбежным следствием машущего полёта - излучение акустических волн с частотой взмахов и её обергармониками (см. рис.13, рис.14). Из-за малого

отношения размера насекомого (порядка 5 см в размахе крыла) к длине волны первой гармоники (порядка 100 см) эффективность излучения акустических волн с основной частотой взмахов очень низкая. Обергармоники, несмотря на сравнительно меньшую исходную амплитуду (см. рис.14), более эффективно излучаются в пространство и могут служить ориентиром для охотящейся летучей мыши. Кроме того, чувствительность слуховой системы хищников с ростом частоты также возрастает (Айрапетьянц, Константинов, 1970). Та же особенность восприятия низкочастотных звуков присуща и человеку. Субъективное восприятие низкочастотного гула, который слышен от пролетающей рядом совки, определяется в первую очередь высшими гармониками, а не основной частотой взмахов насекомого.

3.5. Об эволюции механизма акустической эмиссии у совок

Как известно, бабочки являются функционально двукрылыми насекомыми - их передние и задние крылья с каждой из сторон представляют собой единые несущие поверхности (см. рис.10). В результате такого функционального объединения основная нагрузка при маневрировании ложится на систему управления задними крыльями. Активность системы управления, с одной стороны, должна быть синхронизирована с общим ритмом полёта, а с другой - иметь относительную фазовую свободу для обеспечения оперативности маневрирования. За счёт объединения крыльев нейронные центры управления передними крыльями оказались функционально разгруженными и в ходе последующей эволюции могли быть переориентированы для решения других задач, прямо не связанных с полётом.

Зоны зацепления передних крыльев с телом (Az и Sz на рис.9) в эволюционном плане, по-видимому, являются ранними морфологическими образованиями у ночных чешуекрылых, так как распространены в большинстве семейств отряда, в том числе, и в подотряде *Jugatae* (Kuijten, 1974), представители которого считаются наиболее примитивным из всех современных *Lepidoptera*. **Таким образом, ещё до появления способности к эхолокации у совок уже имелись зоны зацепления на крыльях Az и механизм управления положением этих зон в пространстве.** В процессе эволюции эхолокационной системы, кроме незначительных перестроек в ЦНС, потребовалось всего лишь несколько удлинить рабочие участки зон на скутуме Sz таким образом, чтобы их зацепление с комплементарными крыловыми участками было возможно в более широком диапазоне углов раздвижения передних крыльев.

3.6. Заключение

Вопрос об участии акустической эмиссии совок в эхолокационном процессе можно было решить только на основании исследований специфики восприятия слуховой системой бабочек сигналов, сходных с их собственными щелчками. Этому и другим вопросам восприятия чешуекрылыми ультразвуковых сигналов посвящены четвёртая и пятая главы. Пока же, только на основании исследований характеристик щелчков совок можно сказать, что сложно-спектральный состав ультразвуковых импульсов, излучаемых бабочками, даёт определённые преимущества при импульсной эхолокации.

При отражении зондирующего щелчка с широким спектром от поверхности, имеющей перепады в рельефе, превышающие четверть длины акустической волны (например, коры дерева), эффекты интерференции будут приводить к подавлению в точке приема не всего сигнала в целом, а отдельных частотных компонентов, т.е. широкополосность щелчков способствует повышению помехозащищенности системы эхолокации.