

5. ЭХОЛОКАЦИЯ

5.1. Предварительная оценка пространственных характеристик эхолокационной системы

На основании полученных данных об акустической эмиссии совок и способности бабочек воспринимать сигналы различных типов можно оценить основные характеристики гипотетической эхолокационной системы. Такие данные желательно иметь в качестве основы для выработки стратегии дальнейшего исследования способности совок к эхолокации.

5.1.1. Определение дальности действия

Под дальностью действия эхолокатора (или радиусом чувствительности R) мы будем понимать то максимальное расстояние, на котором бабочка способна почувствовать с заданной достоверностью (например, $p > 0.8$) плоскую поверхность с единичным коэффициентом отражения. Линейные размеры такой поверхности должны быть значительно больше расстояния до бабочки. Величина R равна половине дальности действия канала связи "передатчик эхолокационных сигналов - приёмник тех же сигналов" и зависит от громкости зондирующего щелчка и чувствительности слуховой системы к подобным звукам. Понятно, что дальность обнаружения реальных предметов в естественной обстановке будет, как правило, меньше расчётной, например из-за неортогональности отражающей поверхности к направлению распространения акустических волн или действия шумов, но могут быть и исключения из этого правила. Например, интегральный коэффициент отражения с вогнутой стороны листа в ультразвуковом диапазоне превышает единицу на расстояниях порядка радиуса кривизны за счёт концентрации акустической энергии (Лапшин и др., 1993).

Параметры любого локатора представляют собой взаимосвязанную систему, например, при увеличении дальности действия одновременно растут требования к точности определения угловых координат. Время переработки в ЦНС пространственной эхолокационной информации, которое определяет общий латентный период запуска последующей моторной программы, должно весьма существенно зависеть от R , так как среднестатистическое количество предметов, попадающих в сферу чувствительности локатора, увеличивается пропорционально R^3 . Очевидно, что неоправданное увеличение дальности действия может привести к резкому усложнению процессов обработки и запоминания поступающей информации и тем самым к снижению эффективности всей системы в целом.

При полёте насекомого среди густой растительности акустические условия весьма специфичны за счёт взаимного экранирования элементов окружения: вокруг летящей бабочки образуется частично замкнутое акустическое пространство постоянно меняющейся формы. Отраженные от листьев волны образуют на входах тимпанальных органов растянутые во времени шумоподобные сигналы. Скорее всего, слуховые рецепторы будут реагировать на первый амплитудный выброс, соответствующий наиболее сильному эху. При избыточной чувствительности локационной системы это условие одновременно будет выполняться для отражений с большинства направлений, что может существенно затруднить последующий пространственный анализ в ЦНС.

На начальных стадиях исследования сложно было сказать нечто определённое о роли эхолокации в общей системе пространственной ориентации совок, поэтому пришлось ставить обратную задачу: определение роли эхолокации по дальности её действия.

Первая попытка оценить радиус чувствительности эхолокационной системы совок была предпринята Редером и Тритом в 1957г. Бабочку *P. eridania*, излучавшую ультразвуковые щелчки, подносили на специальном держателе к электрофизиологическому препарату (экземпляр

того же вида, экстраклеточное отведение от тимпанального нерва) и регистрировали ответы слухового рецептора A_1 . Расстояние, с которого одна бабочка начинала воспринимать другую, оказалось равным 8 дюймам или 20 см (Roeder, Treat, 1957). Радиус действия эхолокационной системы в этом случае был бы равен половине дальности связи, т.е. $R=10$ см. Так как усредненный коэффициент отражения реальных преград вряд ли превышает 0.5, то реальный радиус действия при таких исходных данных получается около 5 см. Совершенно иные цифры получил Кей (Кей, 1969), который теоретически рассчитал величину R на основе собственных измерений амплитуды щелчков у совок *H. zea*. Автором был сделан вывод о том, что "ультразвуковая эмиссия совок в сочетании с параметрами их слуховой системы обеспечивают возможность эхолокации, способной распознавать большие объекты с расстояний 2 и более метров и разрешение деталей размером 7 мм с расстояния 24 см".

В 1971 г. Эйджи опубликовал свою версию возможных линейных параметров эхолокационной системы совок (Agee, 1971a). Работа была выполнена на совках *H. zea* по методике, аналогичной той, которую использовали Редер и Трит (Roeder, Treat, 1957), однако результаты Эйджи существенно отличались от более ранних. Был зарегистрирован устойчивый ответ в тимпанальном нерве при расстоянии препарата от бабочки - источника щелчков – 33 см (2-3 спайка рецептора A_1 на один щелчок) и неустойчивый ответ на дальности 70 см (наблюдались пропуски ответов рецептора A_1). Значение радиуса действия R в этих случаях соответственно равно 16.5 и 35 см. На основании собственных данных Эйджи сделал вывод, что измеренная им чувствительность вполне достаточна для эхолокации. Кроме того, стало очевидным, что совки способны воспринимать сигналы, аналогичные их собственным щелчкам.

Наши исследования чувствительности интактных совок показали, что тимпанальный орган этих бабочек в моменты акустической эмиссии "настроен" на один из основных спектральных максимумов щелчка (Воронцов, Лапшин, 2002; рис.30,31). Такая настройка обеспечивает повышенную чувствительность слуховой системы к эхолокационным отражениям. Расчет максимальной дальности действия локатора с учетом этих данных дает $R=20$ см; при коэффициенте отражения 0.5 дальность действия снижается до 14 см. Очевидно, что речь может идти только об обнаружении предметов, находящихся в непосредственной близости от летящей бабочки.

Если зондирующий сигнал отразился от препятствий, имеющих сложную форму поверхности, - листья, коры большого дерева, стеблей кустарников и т. п., следует ожидать появления на входе тимпанального органа последовательности акустических импульсов, разделенных малыми (0.15-0.3 мс) интервалами времени, пропорциональными перепадам в рельефе. Исследование ответов слуховой системы совок на парные щелчковые стимулы равной амплитуды показали, что реакция слухового рецептора A_1 в этом случае эквивалентна действию одиночного стимула с большей амплитудой (на $2\div 3$ дБ) (Лапшин, Федорова, 1996; Tougaard, 1996). Этот результат можно объяснить эффектом временной суммации на рецепторной мембране клетки A_1 . Повышение эффективного уровня входного сигнала на 3 дБ позволяет увеличить дальность действия эхолокационной системы в 1.4 раза, или повысить надежность обнаружения препятствий на меньших расстояниях.

Рецептор A_2 , имеющий значительно более низкую по сравнению с A_1 чувствительность, скорее всего, функционирует только в системе защиты от летучих мышей, так как ожидаемая амплитуда эхосигналов меньше физиологического порога этого рецептора.

5.1.2. Разрешение в глубину пространства

Пока нет прямых доказательств того, что совки, пользуясь эхолокацией, способны определять расстояние до обнаруженного предмета. Теоретически бабочки могли бы оценивать дальность по времени задержки эха относительно собственного щелчка. Для ЦНС это время будет суммироваться с латентным периодом первого спайка в реакции слухового рецептора. Как показали электрофизиологические эксперименты, в диапазоне малых входных амплитуд время первого максимума монотонно уменьшается с увеличением уровня звука (см. рис.39,б).

Так как в среднем более близкие предметы дают более сильное эхо, задержка акустического сигнала и изменение латентного периода будут меняться однонаправленно с изменением дальности до преграды.

Если клетка **B** является детектором собственных щелчков бабочек, то интервал времени между началом ответов рецепторов **B** и **A₁** может служить мерой расстояния до преграды. Возможна также грубая оценка дальности до источника эха на основе только амплитудного анализа, однако этот метод будет давать ошибки при зондировании листвы, поскольку угловая ориентация листьев весьма существенно влияет на амплитуду акустического сигнала, отраженного в сторону бабочки.

Способность воспринимать отдельно два предмета, находящиеся в одном направлении, но на разных расстояниях от тела насекомого, определяется временным разрешением и чувствительностью эхолокатора. **Как показали наши опыты со стимуляцией совок парными щелчками с убывающей амплитудой, разрешение локатора в глубину пространства может составлять от 1 до 2 мс (см. рис.41, 42), что эквивалентно расстоянию между двумя предметами от 17 до 34 см.** Полученные оценки соизмеримы или больше расчетного радиуса чувствительности эхолокатора, поэтому совки, скорее всего, способны обнаружить только ближайšie к ним препятствия, уровень эха от которых превосходит порог чувствительности слуховой системы. Последующие отражения от более дальних предметов самостоятельно вообще не будут восприниматься.

5.1.3. Точность угловой локализации источника эха

В процессе эхолокационного зондирования определение относительных угловых координат препятствий возможно за счет сканирования пространства ультразвуковым лучом и (или) путем оценки направления прихода эха от излученной акустической волны, имеющей примерно сферический фронт. Последний вариант, по-видимому, более актуален для совок, пространственные характеристики излучения которых не имеют четко выраженных максимумов (Кау, 1969).

Тимпанальные органы совок в горизонтальной плоскости имеет диаграмму направленности, ориентированную своим максимумом под углом $90\div 110^\circ$ относительно продольной оси тела насекомого (см. рис.49). При оптимальной амплитуде эха (т.е. при полной реализации динамического диапазона) ожидаемое угловое разрешение равно 18° . Однако в диапазоне углов от -26° до $+26^\circ$ бабочка с большой вероятностью не почувствует изменений в положении источника эха (раздел 4.8.). Низкая точность угловых оценок вполне соответствует небольшому радиусу чувствительности эхолокационной системы совок.

На результирующую диаграмму направленности слуховой системы совок сильное влияние оказывает также положение крыльев. В частности, при опущенных вниз крыльях тимпанальные органы наиболее чувствительны к звукам, приходящим снизу (Payne et al., 1966). Дирекциональная характеристика излучения также должна зависеть от положения крыльев насекомого, тогда вполне возможно сканирование в полёте диаграммой направленности в дорсо-вентральном направлении, т.е. использование обоих принципов измерения координат.

Предварительная оценка дальности действия системы передатчик / приёмник, анализ пространственных характеристик излучения и восприятия акустических сигналов показали, что эхолокационная система совок может быть использована при ориентации в ближнем поле при характерных расстояниях между бабочкой и встречными предметами порядка десятка сантиметров. С учетом скорости звука в воздухе порядка 333 м/с таким расстояниям лоцирования соответствуют малые (доли - единицы миллисекунд) интервалы задержки эха относительно зондирующего сигнала. Как уже было отмечено ранее, способность совок воспринимать эхо с такими задержками не является очевидной и прямо не вытекает из электрофизиологических данных, поэтому **первоочередной задачей при исследовании эхолокации стала проверка способности совок реагировать на стимулы, сходные по своим параметрам с эхом от близко расположенных предметов.**

5.2. Исследование способности бабочек воспринимать эхо

Способность совок воспринимать эхо и реагировать на него была исследована при помощи так называемого ретрансляционного метода (Лапшин, Воронцов, 2000а, 2003а, 2005а). Его суть заключается в том, что подопытному насекомому в качестве эха предъявляется не акустическое отражение от реального предмета, а аппаратно сформированный эхоподобный стимул, следующий с заданной задержкой относительно зондирующего сигнала насекомого. Таким образом, формируется искусственное эхо от несуществующей "виртуальной" преграды. В то же время, в ходе опыта никаких перемещений реальных предметов рядом с подопытным насекомым не происходит, поэтому активность других его сенсорных систем (например, зрительной или ветрочувствительной) не оказывает систематического влияния на получаемые результаты.

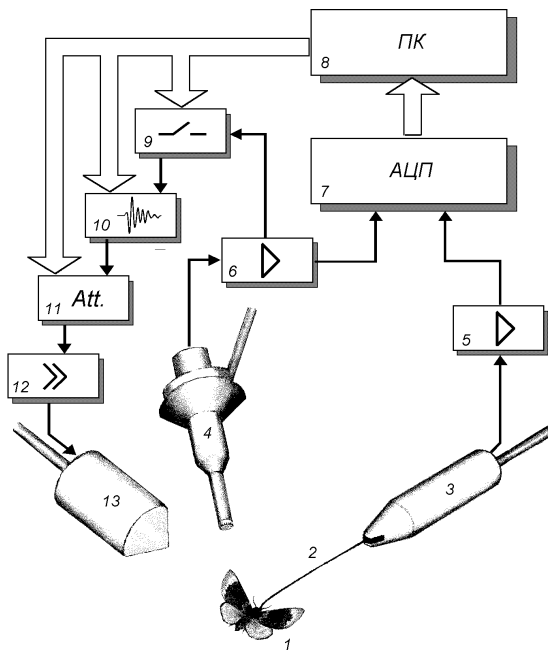


Схема установки для исследования реакций совок на ретранслированные сигналы. Описание элементов схемы приведено в тексте.

Идея ретрансляции бабочкам эхоподобных стимулов была реализована в экспериментальной установке, упрощенная схема которой представлена на рис.51. Перед опытом бабочку (1) приклеивали теплым воском к концу тонкого поводка (2) механооптического датчика горизонтального смещения (3), позволяющего параллельно с акустической активностью регистрировать маневры насекомого. Издаваемые подопытным насекомым щелчки регистрировали микрофоном (4). Сигналы с выходов датчика движения и микрофона через усилители (5 и 6) поступали на аналогово-цифровой преобразователь (7), связанный с компьютером (8). Компьютер управлял электронным ключом (9). Когда ключ был открыт, каждый щелчок бабочки, если его амплитуда на расстоянии 4 см от тела насекомого превышала в пике 70 дБ УЗД, через электронную схему запускал генератор эхоподобного стимула (10). Единичный стимулирующий

акустический импульс по своим физическим параметрам был сходен со щелчком совки (длительность сигнала примерно 100 мкс, спектральные максимумы на 60 и 80 кГц). После нормирования амплитуды на аттенюаторе (11) и усиления (12) стимулирующие сигналы поступали на конденсаторный излучатель (13). Широкими стрелками на схеме обозначены цифровые каналы передачи данных и управления.

Задержка ретранслированных стимулов относительно собственных щелчков бабочки складывалась из времени распространения акустической волны от бабочки к микрофону, программно установленной задержки при преобразовании сигнала в электронном генераторе (10) и времени движения волны от излучателя обратно (13) к бабочке. После генерации стимулирующего щелчка повторный его запуск от микрофона блокировался специальной электронной схемой примерно на 6 мс, тем самым подавлялись возможность автовозбуждения по прямому каналу излучатель звука - микрофон.

При использовании метода ретрансляции необходимо всячески уменьшать уровень акустических отражений от рабочей поверхности излучателя, регистрирующего микрофона и других элементов установки для того, чтобы "пассивное" эхо от этих предметов не маскировало стимул. Эта задача нами была частично решена путем установки наклонных плоскостей и конических насадок, снижавших уровень эха в направлении подопытного насекомого. Мембрану микрофона ориентировали под углом к направлению на бабочку, при этом отраженные от микрофона акустические волны распространялись преимущественно вбок от насекомого. Перед акустическим излучателем был установлен рассеивающий конус, изготовленный из пористой бумаги. Идея такой конструкции заключалась в том, что падающая от насекомого на мембрану излучателя акустическая волна проходит поверхность конуса 2 раза - до и после отражения от мембраны. В этом случае происходит значительное подавление уровня отраженной волны. Волны акустического стимула на пути от излучающей мембраны до бабочки преодолевают бумажный конус только один раз с затуханием 6 дБ. Это ослабление сигнала было скомпенсировано пропорциональным увеличением управляющего напряжения на выходе усилителя мощности.

Для имитации естественных изменений эхолокационной обстановки рядом с летящей бабочкой интервал готовности к ретрансляции был представлен четырьмя последовательными частями длительностью 0.2 с каждая. В трех промежуточных интервалах аппаратура не отвечала эхоподобным сигналом насекомому. Цикл готовности примерно соответствовал динамике изменения уровня эха при пролёте бабочки мимо четырех плоских преград. Введение режима прерывистой стимуляции повысило вероятность появления ответных реакций подопытных насекомых, несмотря на уменьшение общего времени акустического взаимодействия бабочек с аппаратурой. Далее в тексте мы будем называть "стимулом" весь такой цикл готовности при наличии на его фоне хотя бы одного акустического контакта (т.е. связанной пары: собственный щелчок бабочки - эхостимул). За начало автоматического отсчета времени стимула длительностью 1.4 с был принят момент первого такого контакта ("стартовый" щелчок).

После каждой регистрации реакции бабочки на эхостимулы следовала аналогичная регистрация, но без звуковой стимуляции (контрольная). Введение контроля позволило более полно оценить характер поведения насекомых в промежутках между стимулами. Интервалы между рабочими и контрольными регистрациями составляли в среднем 6 с и менялись от раза к разу случайным образом в пределах 3-9 с. Во время контрольных регистраций синхроимпульс программно отключался от генератора стимулов. Во всём остальном управляющая программа продолжала работать в обычном режиме, как бы имитируя готовность к ретрансляции.

При постановке экспериментов очень важно было определить, какую форму поведения бабочек можно считать их реакцией на эхо. Сходная проблема возникла и была решена в свое время при исследованиях реакций летучих мышей на модельные стимулы. Как оказалось, признаком обострения внимания мышей к биологически значимой эхолокационной информации может служить учащение ими эмиссии зондирующих сигналов (Grinnell, Griffin, 1958). Эти изменения отличались повторяемостью и легко могли быть зарегистрированы. Оставался открытым вопрос, как поведут себя совки в аналогичных ситуациях?

5.2.1. Спонтанная и фоновая эмиссия щелчков

Наличие исходной спонтанной акустической активности у подопытного насекомого - необходимое условие для проведения опыта с ретрансляцией, поскольку стимул, по определению, формируется только в ответ на собственный щелчок бабочки. От уровня исходной акустической активности существенно зависит успех всего опыта.

Совки в условиях закреплённого полёта обычно щелкают редко и нерегулярно. В качестве критерия достаточности нами установлена средняя частота эмиссии 1 акустический импульс в секунду (см. рис.52, а). При таком темпе излучённый бабочкой щелчок с большой вероятностью совпадёт по времени с интервалом ожидания стимулирующей аппаратуры (1.4 с) и, как следствие, бабочке будет ретранслирован эхоподобный стимул.

Поскольку в наших экспериментах применялась циклическая стимуляция, под фоновой активностью насекомого принято его акустическое поведение вне интервалов стимуляции и ближайшего последствия (вне интервала длительностью 2.8 с от первого эхолокационного контакта в каждом сеансе ретрансляции).

Щелчки совок следуют во времени не совсем случайным образом. Некоторые формы группирования этих импульсов в пары или серии были описаны ранее (раздел 3.1.4.). За счёт статистических закономерностей в изменении интервалов между щелчками оценка влияния стимуляции на динамику акустической эмиссии может оказаться существенно искажённой. Особенно опасной с точки зрения потенциальных артефактов является квазирегулярная пачечная эмиссия щелчков (см. рис.52, б). Генерация очередной пачки импульсов может провоцироваться стимулами разных модальностей, например внешними звуками или резким движением экспериментатора в поле зрения насекомого. Если у бабочки наблюдалась также фоновая генерация отдельных щелчков, то ретрансляционный ответ может вызвать сильный пачечный разряд, обычно сопровождающийся стереотипным рывком насекомого в сторону. На суммарных гистограммах такая активность обычно выглядит как сильная реакция на стимулы, поэтому для снижения вероятности ошибочных выводов в программу экспериментов были включены контрольные регистрации. Экземпляры с характерным ритмическим рисунком акустической активности в опытах старались не использовать, а при формировании результирующей

гистограммы из накопленных данных исключали все сомнительные реализации. При их "опознании" помогал анализ осциллограмм двигательной активности насекомого. Нередко в середине опыта, обычно после повторного закрепления бабочки на датчике движения, эффект пачечной активности у неё исчезал полностью.

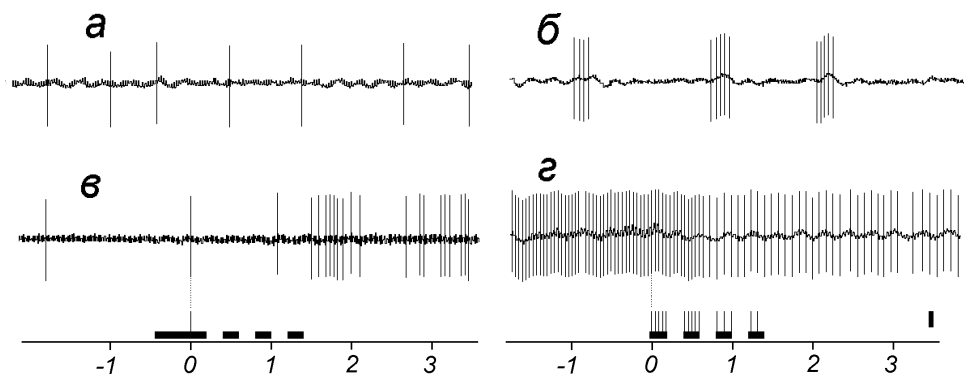


Рис.52. Примеры фоновой акустической активности совок: *а* - редкие щелчки, следующие с интервалом порядка 1 с; *б* - "пачечная" активность; *в* - усиление фоновой активности после ретрансляции бабочке стимулов с уровнем на 2 дБ ниже порога чувствительности; *г* - уменьшение частоты акустической эмиссии в результате действия надпороговой стимуляции. По горизонтальным осям – время в секундах от первого акустического контакта. Масштаб отклонения бабочки от положения равновесия (широкая вертикальная линия в правой части рисунка) – 0.5 мм.

Фоновая активность совок в промежутках между сеансами ретрансляции существенно зависела от амплитуды эхостимулов. Наиболее заметный эффект длительного (несколько минут) учащения эмиссии щелчков обычно наблюдался непосредственно после первой стимуляции с уровнем на 1-2 дБ ниже порога (см. рис.52, *в*). Сигналами, на 6 дБ и более превышавшими порог, можно было частично подавить эмиссию (см. рис.52, *г*), однако стабильность и знак таких реакций неоднозначно зависели от уровня стимулов. По опыту экспериментальной работы с совками складывается впечатление, что степень подавления или усиления фоновой активности в надпороговой области определялась ещё какими-то неучтёнными факторами.

Стимуляция влияла также на структуру распределения интервалов между щелчками в сторону группирования импульсов в последовательность серий (такая тенденция видна на рис.53, *в*, *е* в правых частях осциллограмм). При построении контрольных гистограмм распределения щелчков во времени подобная структурированность эмиссии приводила к повышенной неравномерности огибающей графика вслед за "стартовым" щелчком (см. рис.54, *в*, *г*).

5.2.2. Вызванная модуляция параметров эмиссии эхолокационных сигналов

Все рабочие осциллограммы ответов совок на эхоподобные стимулы (см. рис.52, *в*, *г*; рис.53) оформлены по единому типу: центральная линия, на которую наложены быстрые колебания, - это осциллограмма смещения бабочки в горизонтальной плоскости. Сдвиг линии вверх соответствует стремлению насекомого лететь к источнику эха, соответственно, вниз - от источника. На осциллограммы наложены вертикальные линии, отмечавшие моменты эмиссии бабочкой щелчков. По горизонтальной оси внизу - текущее время в секундах с момента первого эхолокационного контакта. Черными полосами на оси абсцисс обозначены периоды такого состояния стимулирующей аппаратуры, когда она была готова ответить эхом на каждый акустический щелчок насекомого. Отдельными черточками выше полосы готовности к стимуляции обозначены моменты ретрансляции эхоподобных стимулов.

Учащение акустической эмиссии. На фоне невысокой фоновой активности (средняя частота повторения щелчков $<3 \text{ с}^{-1}$) наиболее типичная форма реакции совок на ретрансляцию - учащение эмиссии щелчков (см. рис.53, *a* и *б*). Именно реакции такого рода в сопоставлении с предшествовавшей стимулу фоновой активностью служили исходным материалом для последующего статистического анализа достоверности ответа тестируемого экземпляра (обычно при таком анализе использовались результаты десяти последовательных предъявлений однотипных стимулов (гистограмма на рис.54, *a*)). Следует отметить, что в канале накопления гистограммы, соответствующем "0", число импульсов либо равно, либо больше общего числа регистраций, использованных при построении гистограммы, так как начало отсчета стимула (либо его имитации) всегда совпадало с моментом эмиссии собственного щелчка бабочки. Это приводило к появлению на гистограммах узких пиков, занимающих один канал в точке "0".

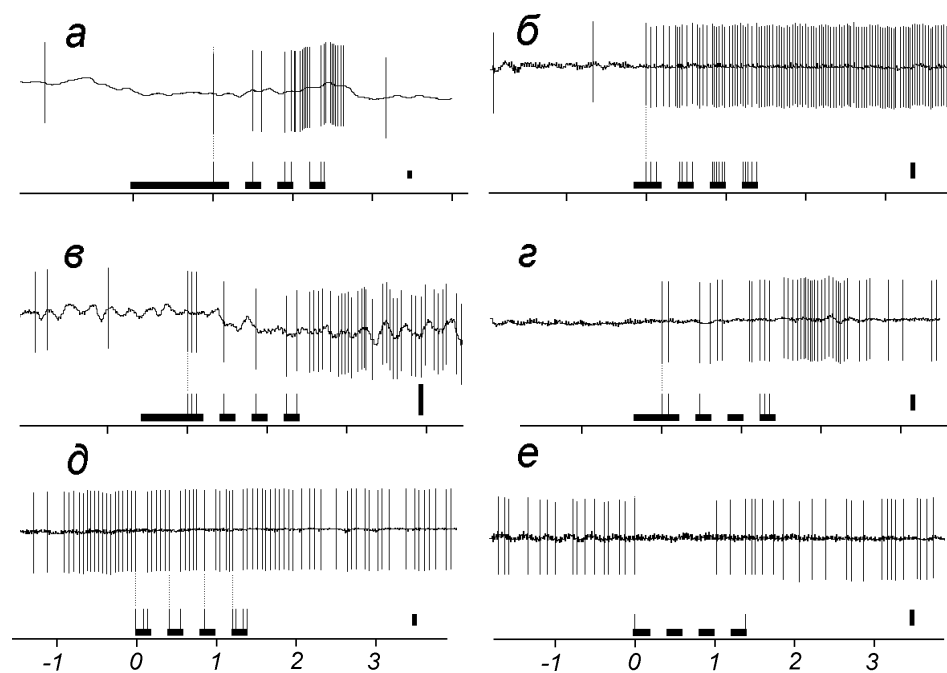


Рис.53. Примеры реакций совок на ретрансляцию эхоподобных щелчков. I. Учащение эмиссии щелчков: *a* - *A. fucosa* (65 дБ), *б* - *E. paleacea* (40 дБ), *в* - *A. segetum* (35 дБ), *г* - *E. paleacea* (29 дБ). II. Подавление акустической активности: *д* - *B. satura* (29 дБ), *е* - *B. satura* (20 дБ). Непрерывные линии отражают смещение бабочек в горизонтальной плоскости, смещение линии вниз соответствует стремлению насекомого повернуть от источника стимула. Вертикальные линии - моменты эмиссии бабочками эхолокационных сигналов. По горизонтальным осям - время в секундах от первого акустического контакта. Черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды готовности установки к ретрансляции, общее время стимуляции 1.4 с (в сумме 4 фрагмента длительность по 0.2 с и три пассивных участка); вертикальные линии на фоне готовности - моменты появления ретранслированных эхосигналов. Масштаб отклонения бабочки от положения равновесия (широкая вертикальная линия в правой части рисунка) - 0.5 мм.

Реакция учащения зачастую начиналась только после второго или третьего подкрепления стимулом (см. рис.53, *a*), но затем, в процессе многократного тестирования, бабочки начинали чаще щелкать сразу после первых эхолокационных контактов, т.е. реагировали на стимуляцию с меньшими латентными периодами (см. рис.53, *б*). Задержки ответов совок можно объяснить тем, что только со второго или третьего предъявления эхоподобного стимула бабочка может определить в высокой вероятности, что входной сигнал действительно связан с её собственными щелчками. Следует также учитывать, что отсутствие каких-либо адекватных изменений в поле зрения подопытных насекомых могло вызывать их недоверие к эхолокационной информации.

При потере акустического контакта со стимулирующей аппаратурой обычно наблюдался дополнительный прирост активности (см. рис.53, б - з). Собственно, именно на основе этих наблюдений период готовности к стимуляции нами был разделён тремя пассивными промежутками. В таком режиме, несмотря на меньшее общее время готовности аппаратуры к ретрансляции, наблюдалась, в среднем, более высокая активность подопытных насекомых. Как правило, учащение становилось заметным, когда после окончания стимуляции один или два щелчка не "подтверждались" искусственным эхом. Резкое исчезновение эха для бабочки, скорее всего, означало ошибку в ориентации и, следовательно, необходимость многократной перепроверки данных. Сходный эффект был зарегистрирован нами ранее при предъявлении совкам на экране изображения летящего им навстречу ствола дерева (раздел 6.1.). В этих опытах учащение щелчков начиналось при "сближении со стволом" и затем продолжалось ещё несколько секунд, уже после исчезновения изображения с экрана (Лапшин, 1996). По-видимому, совки начинают чаще щёлкать при утере визуального или эхолокационного контакта с препятствием, которое только что находилось "непосредственно рядом".

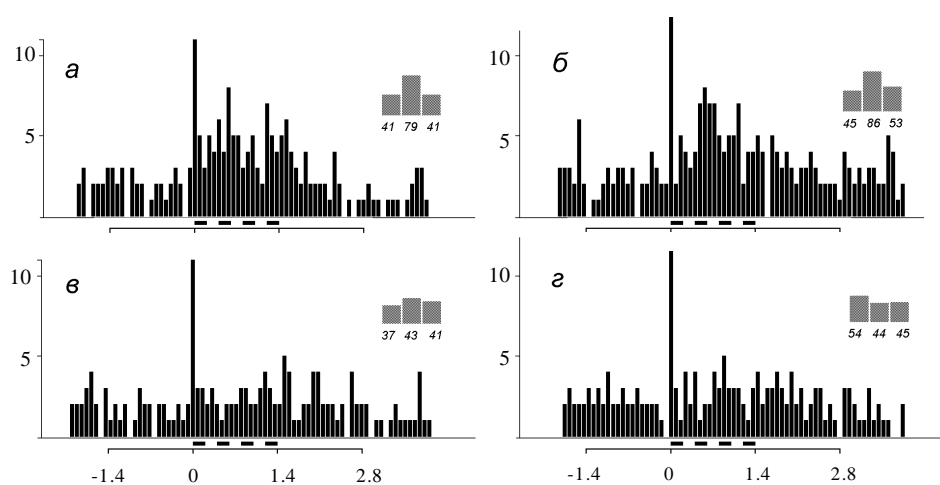


Рис.54. Гистограммы распределения акустических щелчков совок. Точке "0" на оси времени соответствует момент первого акустического контакта насекомого со стимулятором; по вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Четырьмя прямоугольниками (от 0 до 1.4 с) обозначены периоды готовности аппаратуры к ретрансляции. Стимулы: **а** - синтезированные эхоподобные щелчки с амплитудой 60 дБ УЗД; **б** - ретранслированные собственные сигналы бабочки с ослаблением -25 дБ; **а, в** - опыт, контроль (*X. c-nigrum*); **б, з** - опыт, контроль (*T. atriplicis*). Каждая гистограмма построена по результатам 10 регистраций. Высота каждого из трех заштрихованных прямоугольников при гистограммах соответствует суммарному количеству щелчков на отрезках времени (-1.4 с - 0) - фоновая активность, (0 - 1.4 с) - активность на фоне действия стимула и (1.4 - 2.8 с) - в последствии. При контроле (**в, з**) стимулирующая аппаратура не отвечала бабочке ретранслированными сигналами.

При частой эмиссии щелчков ($>10\text{ с}^{-1}$) нередко наблюдалась инверсия ответа - реакция выражалась в вытормаживании активности на время от 60 мс до 1-2 с - бабочки как бы "запинались" на первом-втором эхолокационном контакте (см. рис.53, д, е). Признаки такого вытормаживания реально наблюдаемы только при высокой частоте эмиссии.

Амплитуда ретранслированных стимулов существенно, но не всегда предсказуемо, влияла на характер ответов совок. Например, один из исследованных экземпляров *Agrotis ipsilon* Hufn. отвечал на ретрансляцию снижением темпа акустической эмиссии, но с одной очень характерной деталью: вскоре после первого эхолокационного контакта следовал повторный щелчок (см. рис.55, а). При снижении амплитуды стимулов в три раза (до 60 дБ УЗД) у того же экземпляра наблюдалось существенное учащение импульсации (см. рис.55, б). Эта тенденция сохранилась при ещё более низкой амплитуде ответных щелчков - 50 дБ УЗД (см. рис.55, в) (Лапшин, 2000). В последующих экспериментах индивидуальный подбор амплитуды стимулов

позволил увеличить вероятность регистрации ответов подопытных насекомых и в дальнейшем перейти к измерению эхолокационных порогов.

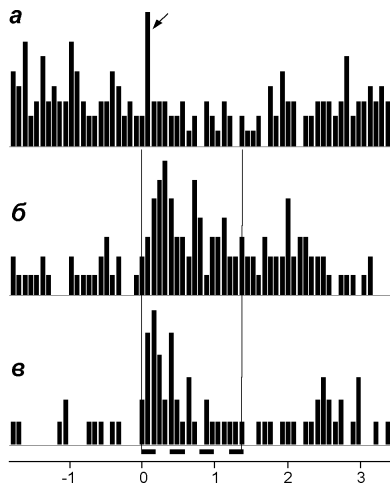


Рис.55. Гистограммы распределения акустических щелчков совки *A. ipsilon* в процессе ее стимуляции ретранслированными сигналами. По горизонтальной оси – время в секундах от первого акустического контакта. По вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. При больших уровнях стимула (**a** – 70 дБ УЗД) наблюдалось подавление акустической активности бабочки, которое сменилось ростом активности при стимуляции более слабыми сигналами (**b** – 60 дБ и **в** – 50 дБ УЗД). Стрелкой указан пик, соответствующий тем щелчкам, которые бабочка излучала сразу после первого акустического контакта. Щелчки первого контакта при построении гистограмм не учтены. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений.

Вызванные изменения амплитуды щелчков бабочек. При формировании синхроимпульсов, необходимых для запуска эхоподобных стимулов, из всего потока высокочастотных звуков, издаваемых летящим насекомым, аппаратно выделялись наиболее громкие из них, с пиковой амплитудой более 70 дБ УЗД. Эта мера защищала канал стимуляции от шумов, связанных с полётом (раздел 3.4.). Таким образом, в критерии реакции насекомого (учащение эмиссии щелчков) неявным образом присутствовала амплитуда щелчка в качестве нормирующего параметра. По этой причине регистрируемый в опыте эффект учащения мог наблюдаться как при реальном возрастании темпа акустической эмиссии, так и при увеличении уровня излучаемых бабочкой сигналов. В реальности имели место оба эффекта - у совок ответное учащение эмиссии нередко сопровождалось ростом амплитуды щелчков.

На рис.56 показан пример сложного варианта модуляции параметров акустического ответа на ретрансляцию эхоподобных стимулов. Исходно подопытная бабочка щелкала довольно часто. При таком режиме эмиссии для повышения "контрастности" регистрируемых реакций уровень срабатывания амплитудного дискриминатора был поднят с исходных 70 до 75 дБ УЗД. На рисунке каждый щелчок изображён на оси времени вертикальной чертой, высота которой линейно соответствует пиковой амплитуде щелчка (независимо от его полярности).

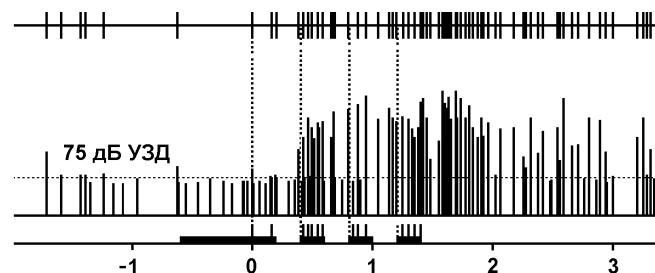


Рис.56. Пример реакции совки *A. pyramidea* на ретрансляцию эхоподобных стимулов. Отдельные щелчки представлены вертикальными линиями, высота которых линейно соответствует пиковой амплитуде. По горизонтальной оси - время с момента первого акустического контакта со стимулирующей аппаратурой. Пунктирная линия - уровень срабатывания формирователя эхоподобных стимулов. На линейке сверху отмечены моменты появления импульсов на выходе формирователя. Реакция бабочки была выражена в учащении щелчков и увеличении их амплитуды.

На рис.56 видно, что в фоновой активности подопытной бабочки изредка наблюдались акустические импульсы надпороговой амплитуды (т.е. более 75 дБ УЗД), один из которых и

стал "стартовым" в цикле стимуляции (ноль на временной шкале - начало отсчёта от первого эхолокационного контакта). Далее наблюдалось резкое увеличение как частоты повторения щелчков, так и их амплитуды (на $6\div 7$ дБ). В течение первой секунды стимуляции произошло разделение сигналов по уровню на две обособленные группы. В одной группе (уровень менее 75 дБ УЗД) амплитуда в процессе стимуляции не изменялась, но произошло снижение частоты следования щелчков. Темп их повторения постепенно стал восстанавливаться со второй секунды, уже после окончания цикла ретрансляции.

Основные изменения наблюдались в пределах группы сигналов, с амплитудой, исходно превышавшей 75 дБ УЗД. Процесс усиления активности начался перед вторым периодом стимуляции (0.3 с по шкале времени) и дополнительно усилился на фоне действовавшей ретрансляции. Далее последовало снижение частоты эмиссии, но без уменьшения амплитуды щелчков. Второй этап резкого увеличения темпа эмиссии опять же начался до начала четвёртого периода готовности к акустическому ответу (примерно 1.1 с), затем был поддержан ретрансляцией и продолжался в последствии с постепенным уменьшением амплитуды щелчков и частоты их генерации.

Таким образом, в опытах с ретрансляцией нами был обнаружен феномен разделения генерируемых бабочкой импульсов на две группы, различающиеся по пиковой амплитуде и динамике её изменения. Такое разделение логично связать с тем, что акустические генераторы совок представляют собой две симметрично расположенные пары комплементарных зон на скутуме метоторакса и в основании передних крыльев (см. рис.9; Лапшин, Воронцов, 2000б), другими словами, генераторов - два. Какой из них, ипси - или контралатеральный по отношению к излучателю, дополнительно активизируется бабочкой на фоне стимуляции, ещё предстоит выяснить.

Изменения в амплитуде щелчков, происходящие по описанной выше схеме, наиболее характерны для первых сеансов ретрансляции. После первичной активации амплитуда щелчков сохраняется высокой в течение нескольких минут. Если до самопроизвольного спада уровня эмиссии бабочка получает эхоподобный стимул, генерация высокоамплитудных щелчков поддерживается более длительное время. Возрастание амплитуды щелчков при лоцировании реальных преград должно приводить к пропорциональному росту уровня эха на входе слуховой системы. Возможно, что корреляция амплитуды прямого и отраженного сигналов является для совок важным фактором в логике обработки эхолокационной информации.

5.2.3. Стимуляция совок переизлучёнными собственными щелчками

Из опытов, показавших, как может происходить амплитудная модуляция акустической эмиссии совок на фоне предъявления им эхоподобных стимулов, следует вполне логичная идея стимулировать бабочек их собственными щелчками, используя для ретрансляции сигналы, зарегистрированные микрофоном. Однако в буквальном исполнении такая стимуляция невозможна, поскольку аппаратура вносит неизбежные искажения в процессе регистрации и переизлучения исходных сигналов. Поэтому следует предварительно оценить, какие искажения являются принципиальными с точки зрения чистоты эксперимента, а с какими можно мириться, по крайней мере, на начальных этапах проведения подобных опытов.

Первым существенным препятствием на пути реализации идеи ретрансляции бабочки её собственных щелчков являются другие звуки, производимые самим летящим насекомым, и шумы микрофонного усилителя. Проблема в том, что отдельный щелчок даже при наиболее частой эмиссии примерно в 300 раз короче по времени интервала между щелчками. Ориентировочные расчёты показывают, что энергия щелчков становится равной энергии шумов при уровне последних 45 дБ УЗД. В то же время, четвертьдюймовые широкополосные микрофоны, используемые для регистрации высокочастотных звуков (например, 4135 Brüel & Kjaer), по ряду причин имеют низкую акустическую чувствительность. Для получения электрического сигнала достаточной амплитуды требуется его многократное усиление, что

приводит к пропорциональному росту шумов на выходе микрофонного усилителя. В результате, если применить прямую трансляцию, насекомое будет стимулироваться в основном не задержанными во времени собственными сигналами, а техническими шумами.

Эта проблема может быть частично разрешена, если электронными средствами подавить помехи в паузе между щелчками. Однако такая система по определению является пороговой. При высоком пороге срабатывания существует опасность подавления эхолокационных щелчков небольшой амплитуды, а при низком пороге увеличивается вероятность проникновения на выход стимулятора шумовых выбросов, не связанных с активностью подопытного насекомого.

Вторая проблема - неизбежное искажение спектра исходного сигнала излучателем - связана с уже обсуждавшейся проблемой борьбы с "пассивным" эхом. Дело в том, что при выполнении требования уменьшить размер или коэффициент отражения поверхности излучателя неизбежно вследствие физических закономерностей будет изменяться передача отдельных составляющих спектра и, как следствие, искажаться форма излучаемого щелчка.

Третья проблема связана с нормированием стимула. В типовой схеме опыта подопытной бабочке в качестве ответа на её щелчки излучались акустические импульсы фиксированной амплитуды (в пределах одной регистрации). В норме, перед началом и в конце эксперимента аппаратура калибруется по амплитуде, поэтому в любой момент опыта с высокой надёжностью известны характеристики стимулов. В случае ретрансляции бабочке её собственных щелчков основным нормирующим параметром становится коэффициент ослабления сигнала при его прохождении от микрофона к излучателю и далее к бабочке. Измерение этого параметра при помощи стандартной калибровочной аппаратуры представляет собой сложную задачу и требует учёта акустических характеристик экспериментальной зоны вокруг насекомого, знания особенностей диаграммы направленности излучения и некоторых других параметров.

При подготовке к таким экспериментам первые две трудности нам удалось решить, а третья осталась нерешенной из-за отсутствия точных сведений о пространственных характеристиках акустического излучения совок. Тем не менее, пробный эксперимент был проведен на представителе "трудного" для ретрансляционных опытов вида *T. atriplicis*. В этом опыте был получен результат в виде достоверного учащения ответной эмиссии (см. рис.54, б). Коэффициент ослабления стимулирующего сигнала приблизительно составлял -25 дБ, т.е. ретранслированный щелчок возвращался к бабочке ослабленным в 18 раз по сравнению с её собственным сигналом.

Несмотря на первые положительные результаты, эти эксперименты пока представляются не слишком перспективными с точки зрения ценности получаемых результатов. Однако в будущем, уже при использовании бинауральной стимуляции, такой метод формирования стимулов может стать основным.

5.2.4. Измерение эхолокационных порогов

Измерение порогов поведенческих реакций совок на стимуляцию эхоподобными сигналами стало возможным после многочисленных усовершенствований ретрансляционной методики и на основе многолетнего опыта работы с этими насекомыми. На настоящий момент пороги реакций измерены у семи видов совок: *E. paleacea*, *B. satura*, *A. perflua*, *A. pyramidea*, *Amphipyra tragopoginis* L., *M. brassicae*, *A. segetum* (Лапшин, Воронцов, 2005а).

На рис.57 приведены гистограммы распределения щелчков при трёх уровнях эхоподобных стимулов, задержанных относительно собственных щелчков бабочек на 0.5 мс. Обычно, в ответ на предъявление летящим совкам стимулов с подпороговым уровнем (например, Th-2, дБ) наблюдался характерный подъём их акустической активности, длящийся нескольких минут (гистограммы на рис.57, а и б). При амплитуде стимулов Th-(Th+4) средняя частота повторения щелчков в ответ на стимул становилась больше по сравнению с предшествовавшей фоновой активностью ("быстрый" тип реакции – см. рис.57, в), но уже при превышении порога на 6 дБ и более у подопытных насекомых могло развиваться долговременное подавление эмиссии щелчков.

При ещё больших уровнях стимуляции (превышение над порогом 20-30 дБ) у совков неоднократно была зарегистрирована ответная активация акустической активности (Лапшин, Воронцов, 2000а), но индивидуально не столь стабильная, как на фоне околопороговой стимуляции.

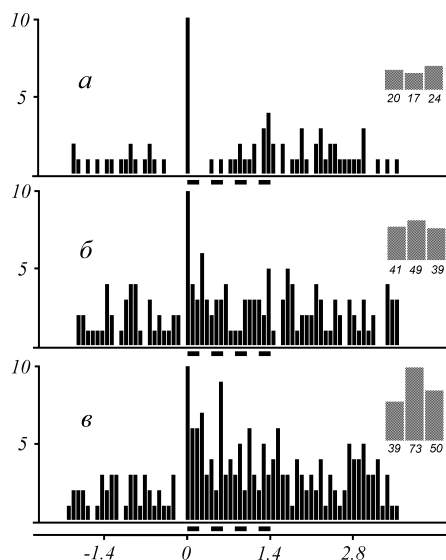


Рис.57. Нарастание акустической активности совки *B. satara* в ходе одного опыта при измерении уровня стимуляции в околопороговой области: *а* – 24 дБ УЗД, *б* – 26 дБ УЗД, *в* – 28 дБ УЗД (порог реакции). Время задержки эхоподобных стимулов 0.5 мс. По горизонтальной оси - время с момента первого акустического контакта в отдельном предъявлении, по вертикальной оси - количество импульсов в канале накопления 80 мс. Высота каждого из трех заштрихованных прямоугольников при гистограммах соответствует суммарному количеству щелчков на отрезках времени (-1.4 с - 0) - фоновая активность, (0 - 1.4 с) - активности на фоне действия стимула и (1.4 - 2.8 с) - в последствии. Каждая гистограмма построена по 10 предъявлениям однотипных стимулов.

В качестве порога реакции учащения акустической эмиссии была принята такая амплитуда ретранслированных стимулов (в дБ УЗД), при которой общее количество щелчков, излучённых подопытной бабочкой, на интервалах стимуляции (1.4 с) было достоверно больше суммы щелчков на равных по продолжительности временных интервалах

непосредственно предшествовавших стимуляции (парный критерий Вилкоксона, $H_0 < 0.05$; рис.57, *в*). Щелчки первых эхолокационных контактов при расчёте достоверности относили к фоновой активности (Лапшин, Воронцов, 2003а).

Аналогично исследовали ответы бабочек при подпороговом уровне стимула (обычно на 2 дБ ниже найденного ранее порога, рис.57, *б*). В этих случаях превышение акустической активности в ответ на стимуляцию не должно было быть достоверным. Принятый нами критерий порога имел наиболее чёткую границу раздела по признаку "наличия / отсутствия" ответной реакции. Использование других особенностей ответов совков при определении порогов, как, например, снижение акустической активности на фоне действия слабых стимулов (см. рис.53, *е*) или развитие постстимульной активности (см. рис.53, *в* и *г*) не давало возможности получать достоверный материал в компактной серии опытов. Эти признаки использовались как дополнительные, позволявшие удостовериться в правильности выбранного нами уровня стимуляции.

5.2.5. Функция восстановления слуховой чувствительности совков после эмиссии собственного щелчка

В главе 4 было показано, что для обеспечения способности бабочек к эхолокации сильные сигналы типа собственных щелчков должны подавлять ответную активность слуховых рецепторов насекомых. В то же время, из наших пробных экспериментов с ретрансляцией следовало, что совки способны воспринимать эхоподобные стимулы, следующие с задержками порядка 0.5 мс после эмиссии собственных щелчков (Лапшин, Воронцов, 2000а). Таким образом, можно сделать вывод, что слуховая чувствительность этих бабочек в постэмиссионный период восстанавливается за время, не превышающее 0.5 мс.

После кратковременного ударного воздействия собственного щелчка мембрана тимпанального органа в течение некоторого времени будет совершать затухающие колебания. Для обеспечения нормального функционирования эхолокационной системы восстановление чувствительности рецепторов должно происходить постепенно и соизмеримо по времени с процессом снижения амплитуды колебаний мембраны до подпорогового уровня. Как показали расчёты, это время составляет порядка 200÷230 мкс при частоте резонанса тимпанальной мембраны 45 кГц и 320÷390 мкс при частоте 20 кГц (раздел 4.5.1.). Внешним проявлением процесса восстановления чувствительности могла бы служить адекватная зависимость эхолокационных порогов

поведенческих реакций совок от времени задержки эхоподобных стимулов. Такая зависимость нами была получена.

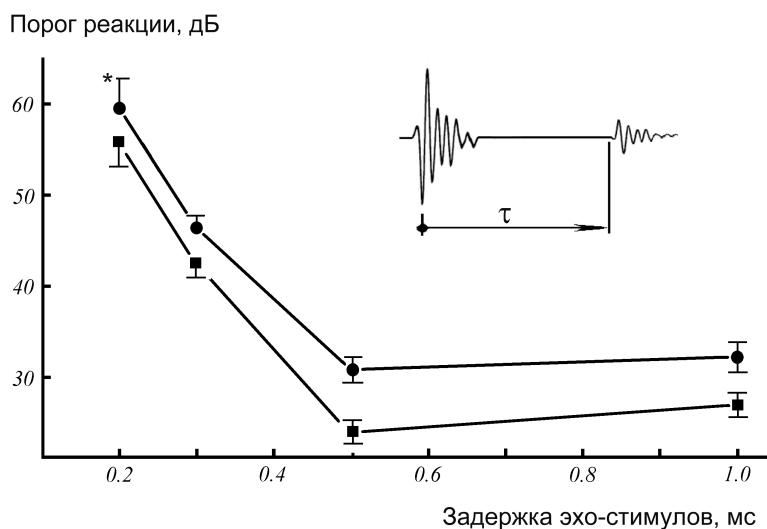


Рис.58. Зависимость порогов поведенческих реакций совок от времени задержки эхоподобных стимулов: *E. paleacea* (●) и *B. satura* (■). В верхней части рисунка дана схема определения задержки эхоподобного стимула (τ).

При использовании стимулов, следующих с очень малыми задержками (порядка 0.2 мс) относительно собственных щелчков бабочек, эквивалентное задержке расстояние эхолокации (3.3 см) становится соизмеримым с длиной крыльев совки средних размеров (примерно 2.5 см). Поскольку суммарное время распространения акустической волны от источника звука до микрофона и, затем, от излучателя обратно к источнику входит в общую задержку в качестве неустранимого слагаемого, необходимо, насколько это возможно, приближать излучатель и микрофон к телу насекомого. В то же время устанавливать что-то непосредственно рядом с летящей бабочкой нежелательно, так как физические преграды создают сопротивление для аэродинамических потоков от её машущих крыльев. Для компромиссного разрешения этих противоречий при измерении эхолокационных порогов совок микрофон был установлен непосредственно под телом бабочки, в зоне, где крылья в процессе маховых движений не сходятся вместе, образуя угол $90 \div 120^\circ$. За счёт близкого положения микрофона к источнику щелчков ($2 \div 2.5$ см от тела бабочки) появилась возможность увеличить расстояние до излучателя ($3.5 \div 4$ см). С учётом суммарного времени распространения акустических волн минимально возможная задержка ответного стимула в наших опытах составляла примерно 0.2 мс. На рис.58 приведены графики зависимостей поведенческих порогов совок от времени задержки эхоподобного стимула. У двух исследованных видов минимальные пороги наблюдались при задержке 0.5 мс: *E. paleacea* - примерно 31 дБ УЗД и *B. satura* - 25 дБ УЗД. При переходе к задержке 1 мс чувствительность бабочек к ретранслированным стимулам изменялась незначительно (в сторону увеличения на $1 \div 3$ дБ), тогда как при меньших задержках пороги росли с нарастающей крутизной: при переходе от 0.5 мс к 0.3 мс - на $16 \div 18$ дБ (в $6 \div 8$ раз) и при переходе к 0.2 мс - на 29 дБ (в 28 раз). Такая тенденция сохранялась и в тех опытах, где у стабильно щелкавших экземпляров удалось измерить индивидуальные пороги при разных задержках.

Пиковая амплитуда собственных щелчков совок варьировала в пределах $70 \div 90$ дБ УЗД, наиболее характерная амплитуда – $78 \div 82$ дБ УЗД. Нам не удалось обнаружить какую-либо связь между значениями регистрируемых порогов и амплитудой щелчков.

В процессе ретрансляции на входе тимпанального органа одновременно присутствовали два сигнала, имевшие соизмеримые уровни: ретранслированный эхоподобный стимул и пассивное эхо от излучателя. В зависимости от времени задержки стимула действие пассивного эха должно было оказывать различное влияние на получаемые результаты.

При малых задержках пассивный и ретранслированный сигналы алгебраически суммировались на тимпанальной мембране. Из-за неопределённости фазовых соотношений между гармониками двух сигналов такое суммирование должно было приводить к амплитудным выбросам, превышавшим заданный уровень стимуляции примерно в два раза. Если совка реагировала на подобные выбросы, то измеренные пороги её реакций при задержке 0.2 мс могли оказаться ниже на 6 дБ (в 2 раза меньше) по сравнению порогами на естественное эхо от плоской поверхности.

С другой стороны, для того чтобы бабочка могла почувствовать ретранслированный сигнал, последний должен был иметь амплитуду, не существенно меньшую пассивного эха, в противном случае стимул будет "маскироваться" в отражении. Следует отметить, что в естественной обстановке после эмиссии совкой щелчка на входах её тимпанальных органов также будут присутствовать помехи, представляющие собой сумму затухающих колебаний тимпанальной мембраны, многочисленных воздушных полостей в теле насекомого и ячеистых фрагментов крыльев.

Для оценки влияния пассивного эха на значения измеренных порогов были проведены дополнительные опыты с совками *B. saturata*, показавшими большую чувствительность по сравнению с *E. paleacea*. В этих опытах в качестве излучателя был использован малогабаритный пьезокристалл в конусной оправе, дававший столь слабое эхо в сторону бабочки, что его не удалось измерить. При задержке 0.2 мс пороги оказались в среднем на 6 дБ выше (62 дБ УЗД) по сравнению с результатами, полученными с использованием конденсаторного излучателя (56 дБ УЗД), т.е. основное влияние на измерение порогов при малых задержках оказывает действие суммации пассивного эха и стимула. Пьезокристалл вследствие своих физических особенностей излучал щелчки, имевшие частотный спектр, отличный от собственных щелчков бабочек, поэтому результаты дополнительного тестирования совок следует пока рассматривать как предварительные.

При больших задержках (>0.3 мс), когда акустическая суммация пассивного эха и стимула на уровне тимпанальной мембраны становится маловероятной, на первый план выходит влияние временной суммации на рецепторной мембране. При равноэффективной амплитуде щелчков в паре, регистрируемые пороги могли уменьшаться на 3÷4 дБ по сравнению с единичным эхом (Лапшин, Фёдорова, 1996). Тем не менее, графики 58 построены по исходным измерениям, без коррекции, учитывающей влияние пассивного эха, поскольку бабочка в естественной обстановке редко имеет дело с одиночными отражениями.

Полученная экспериментальная зависимость порогов от времени задержки эха может служить в комплексе с другими данными доказательством способности совок к эхолокации, причём по динамике восстановления чувствительности слуховой системы легко определяется диапазон актуальных дальностей лоцирования: интервалам 0.4-1 мс соответствует диапазон расстояний 6-16 см. Эта оценка хорошо согласуется с результатами расчётов дальности действия эхолокатора совок (14 см), полученными нами ранее (раздел 5.1.1.).

Небольшой подъём поведенческих порогов, наблюдавшийся при увеличении задержки в диапазоне 0.5-1 мс, скорее всего, действительно существует, так как этот эффект наблюдался как на индивидуальных, так и на усредненных графиках обоих видов совок. Подъём порогов при увеличении задержки можно объяснить динамическим сдвигом резонанса тимпанальной мембраны "вниз" по частотной оси (раздел 4.3.3.). Можно предположить, что бабочка, перестраивая резонанс тимпанальной мембраны в процессе акустического зондирования, решает кроме защитной и ещё одну задачу: ограничивает восприятие эха от препятствий, расположенных на больших (>20 см) расстояниях. Подобное ограничение может снизить информационную перегрузку ЦНС в процессе быстро протекающей обработки эхолокационной информации.

5.2.6. Способность к восприятию эха представителями различных подсемейств совок

Многие виды совок не дают массового лета на свет или пищевые аттрактанты. За одно лето можно рассчитывать на поимку лишь нескольких экземпляров определённого вида, что затрудняет получение однородного экспериментального материала даже на протяжении нескольких рабочих сезонов. С этой точки зрения **метод ретрансляции более подходит для пробных исследований, так как с его помощью можно работать и получать достоверные данные с отдельными представителями того или иного таксона.**

В таблице приведен список 24 видов совок, представители которых показали достоверные реакции на ретранслированные эхоподобные щелчки, следовавшие с задержкой порядка 0.5 мс относительно собственных сигналов бабочек.

Для успешного измерения эхолокационных порогов бабочек необходимо знать особенности их поведения в экспериментальной обстановке. Дефицитом таких знаний, в частности, можно объяснить широкий диапазон значений амплитуды стимулов, при которых были получены ответные реакции совок. По-видимому, эти данные ещё будут уточняться, но уже на сегодняшний день они указывают на перспективность работы с представителями исследованных видов.

Как показали наши наблюдения, процесс взаимодействия подопытной бабочки с ретранслирующей аппаратурой носит скоротечный и не всегда предсказуемый характер. Компьютерное управление экспериментальной установкой дало возможность быстро её перенастраивать и затем вести опыт в темпе активности конкретного экземпляра и с учётом особенностей его поведения, обеспечивая тем самым наиболее адекватную стимуляцию. Сами ретранслированные сигналы в общем случае описываются большим количеством параметров, каждый из которых мог быть значимым для того или иного вида: амплитуда, время задержки ответа и, конечно, временная структура готовности к стимулирующему ответу, о чем уже было сказано выше (раздел 5.2.2.). Не исключено также, что при восприятии на уровне периферической части слуховой системы имеют значение полярность начальной фазы щелчка, его длительность и форма частотного спектра. В целом, оптимизация параметров ретранслированных сигналов представляет собой самостоятельную научную задачу и даже может в дальнейшем перейти в разработку алгоритмов акустического диалога с подопытным насекомым.

Достоверность получаемых результатов косвенно зависит от времени устойчивого полета бабочки на фоне эмиссии ультразвуков и способности насекомого без быстрой адаптации реагировать на стимулы. Длительность полета в ходе опыта, по-видимому, во многом определяется энергетическими резервами конкретного экземпляра. Совки *A. pyramidea*, *E. paleacea* и *B. satura* активно питаются в условиях лабораторного содержания и на второй и третий день после поимки работают не хуже, а зачастую лучше, чем в первый. К сожалению, не все виды совок питаются в неволе, что сильно ограничило видовой состав исследуемых насекомых.

В заключение описания метода ретрансляции особо следует отметить его низкую травматичность для подопытных насекомых: в качестве "награды" за успешно проведенный опыт бабочку обычно отпускали на волю. В последующие вечера некоторых из отпущенных таким образом экземпляров можно было повторно наблюдать около пищевого аттрактанта или уличных фонарей.

Таблица 1

Список видов совок, представители которых показали достоверные реакции на ретранслированные эхоподобные щелчки.

Вид	Подсемейство	Количество опытов	Пиковая амплитуда стимулов, дБ УЗД
<i>Ephesia fulminea</i> Scop.	Catocalinae	2	71
	Amphipyrinae		
<i>Amphipyra pyramidea</i> L.		11	33-71
<i>Amphipyra perflua</i> F.		6	36-71
<i>Amphipyra tragopoginis</i> L.		1	38
<i>Trachea atriplicis</i> L.		2	65*
<i>Enargia paleacea</i> Esp.		31	24-49
<i>Hydraecia micacea</i> Esp.		2	68
<i>Hydraecia petasitis</i> Dbl.		1	68
<i>Amphipoea fucosa</i> F.		3	65-70
<i>Archanara sparganii</i> Esp.		1	72
	Cuculliinae		
<i>Blepharita satura</i> Schiff.		32	22-71
<i>Lithophane furcifera</i> Hufn.		1	38
<i>Meganephria oxyacanthae</i> L.		5	49-68
	Hadeninae		
<i>Mamestra brassicae</i> L.		1	41
<i>Hadula trifolii</i> Hufn.		2	65, 70
<i>Tholera cespitis</i> F.		1	65
	Noctuinae		
<i>Agrotis ipsilon</i> Hufn.		3	50-70
<i>Agrotis segetum</i> Schiff.		3	25-30
<i>Noctua fimbriata</i> Sch.		2	67,71
<i>Anaplectoides prasina</i> Den.		1	60
<i>Euxoa tritici</i> L.		1	55
<i>Xestia c-nigrum</i> L.		2	60,71
<i>Eurois occulta</i> L.		1	47
	Heliothinae		
<i>Pyrrhia umbra</i> Hfn.		1	63

Комментарии по поводу особенностей экспериментальной работы с некоторыми видами совок

Catocalinae

E. fulminea: трудный объект с точки зрения исследования способности к эхолокации, так как после первого же предъявления эхоподобного стимула бабочки, как правило, переходили на режим пачечной активности (излучение серий щелчков). Такие пачки сопровождались (или являлись следствием) изменений в характере полёта. Эти спорадические вспышки активности, следовавшие с интервалом в 3÷20 с, могли провоцироваться акустической, зрительной или тактильной стимуляцией. Из 15 исследованных экземпляров для 11 была характерна именно такая форма активности. При обработке результатов, полученных на совках данного вида, необходим анализ контрольных гистограмм и осциллограмм двигательной активности. У двух бабочек с малой выраженностью пачечной активности удалось получить достоверные изменения средней частоты щелчков в ответ на ретрансляцию (пример на рис.59, *a*).

Amphipyrginae

A. pyramidea: способность совок этого вида воспринимать эхо и реагировать на него долгое время оставалась под вопросом. Так, на первых этапах изучения реакций бабочек на ретрансляцию из 15 экземпляров *A. pyramidea* достоверное увеличение средней частоты эмиссии щелчков на фоне стимуляции было получено только в четырёх случаях.

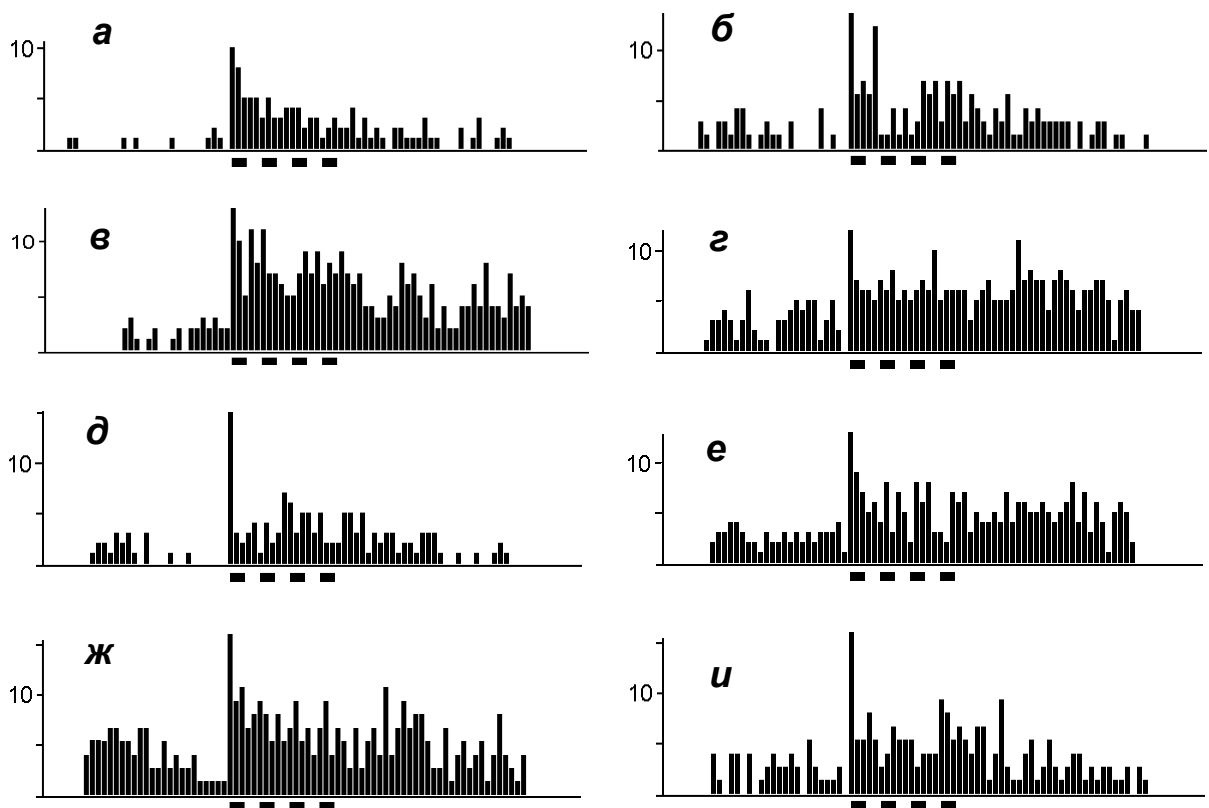


Рис.59. Гистограммы распределения акустических щелчков совок (в скобках указана пиковая амплитуда стимулов в дБ УЗД): *a* - *E. fulminea* (71 дБ); *б* - *H. micacea* (68 дБ); *в* - *A. fucosa* (65 дБ); *г* - *M. oxyacanthae* (68 дБ); *д* - *H. trifolii*: (70 дБ); *е* - *T. cespitis* (65 дБ); *ж* - *N. fimbriata* (71 дБ); *и* - *P. umbra* (63 дБ). По горизонтальным осям – время в секундах от первого акустического контакта. По вертикальным осям – количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений стимулов. Контрольные гистограммы из тех же опытов не приведены.

В целом для вида различия оказались недостоверными (Лапшин, Воронцов, 2000а). Тогда же появилось предположение, что параметры стимулов в этих опытах не соответствовали естественным.

Последующие исследования показали, что совки *A. pyramidea* перестают реагировать на однотипные стимулы после трёх-четырёх последовательных предъявлений. Для повышения эффективности стимуляции следовало периодически менять амплитуду ретранслированных щелчков либо в сторону уменьшения, либо увеличения, и затем, уже при новом значении, несколько раз повторять стимуляцию. Такая особенность поведения совок требовала ручного управления экспериментальной установкой. В результате удалось измерить эхолокационные пороги последовательно у шести щёлкавших экземпляров. При времени задержки эхостимулов 0.5 мс индивидуальные пороги варьировали в пределах 33÷40 дБ УЗД. Среднее и наиболее вероятное значение эхолокационных порогов для совок данного вида составляет 36 дБ УЗД. По результатам этих опытов можно также сделать вывод, что совки *A. pyramidea* способны воспринимать эхо.

***A. perflua*:** из 17 исследованных экземпляров увеличение средней частоты эмиссии акустических щелчков в ответ на стимуляцию наблюдалось у десяти бабочек, из них у шести это превышение было достоверным. В целом для всей группы исследованных совок данного вида эффект оказался также достоверным (Лапшин, Воронцов, 2000а).

***T. atriplicis*:** работа с этими бабочками была осложнена нестабильностью их индивидуальной акустической активности. В августе 2001 г. до 20.08 из 20 исследованных экземпляров только два издавали щелчки (соотношение 10:1). Затем относительное количество щёлкавших бабочек резко увеличилось (2:1). В этот период нами были проведены пробные эксперименты с ретрансляцией совкам собственных сигналов. Из двух отмеченных в таблице экземпляров один был протестирован обычным способом, т.е. с предъявлением синтезированных стимулов, а одному ретранслировали его собственные щелчки (методика описана в разделе 5.2.3.).

***E. paleacea*:** первый вид, у представителей которого удалось измерить эхолокационные пороги при разных задержках стимула относительно собственных щелчков бабочек (Лапшин, Воронцов, 2003а). При задержке 0.5 мс порог реакций в виде учащения ответной эмиссии составлял в среднем 31 дБ УЗД. По результатам этой серии опытов можно также сделать вывод о способности к эхолокации *E. paleacea* в целом для вида ($H_0 < 0.05$).

В Подмоскowie численность пойманных совок *E. paleacea* меняется от сезона к сезону от нескольких экземпляров до нескольких сотен. За период наших исследований (1987-2003 гг.) массовый вылет этих бабочек наблюдался в 1993 и 2000 г. Такие колебания численности создают большие трудности при планировании экспериментов с участием совок данного вида.

***H. micasea*:** в рамках наших исследований вид считался совершенно бесперспективным, поскольку на протяжении нескольких лет работы на базе лаборатории в Чашникове (44 км к северо-западу от Москвы) нам ни разу не удалось зарегистрировать у этих совок самопроизвольную акустическую эмиссию в виде устойчивой последовательности импульсов (было исследовано не менее 12 экз.). Только при стимуляции брюшка или антенн, совки *H. micasea* иногда издавали отдельные щелчки, которые по своим параметрам не отличались от обычных сигналов совок других видов.

При проведении исследований на базе биостанции ИБР РАН "Кропотово" (110 км к юго-востоку от Москвы) в ходе опыта, имевшего задачу, не связанную с ретрансляцией, совка *H. micasea* в закреплённом полёте стала издавать щелчки, после чего установка была программно переключена в режим ретрансляции. Затем, последовательно дважды на уже поставленном в опыт и другом экземпляре того же вида удалось получить достоверные ответы на эхоподобные стимулы (см. рис.59, б). Этот факт требует в будущем более осторожного подхода к решению вопроса об акустической пассивности исследуемых видов совок.

A. fucosa: после первых предъявлений ретранслированных сигналов бабочки начинали непрерывно щелкать. Для продолжения эксперимента приходилось увеличивать пороговый уровень запуска стимулов до 85-90 дБ УЗД, т.е. ответная стимуляция инициировалась только от наиболее громких щелчков. Все три исследованных экземпляра продемонстрировали достоверное увеличение средней частоты повторения регистрируемых сигналов (рис.59, в). Наиболее выраженные ответы отмечены при амплитуде стимулов 67 дБ УЗД, при увеличении уровня стимуляции до 72 дБ УЗД у одной бабочки наблюдались признаки подавления акустической эмиссии.

Cuculliinae

B. satura: обладают самой высокой слуховой чувствительностью из всех исследованных нами видов совок. Совки *B. satura*, как правило, начинали щёлкать сразу после запуска полёта и демонстрировали контрастные реакции на ретранслированные стимулы (см. рис.57, в). Из всех исследованных нами видов представители *B. satura* наиболее убедительно показали способность воспринимать сигналы, сходные с эхом от собственных щелчков. В Подмосковье лёт совок *B. satura* от года к году стабильный и массовый, начинается примерно с середины августа.

M. oxyacanthae: совки этого вида примерно в 50% случаев прекращали полёт ещё до окончания программы опыта. Из-за характерной для *M. oxyacanthae* задержки учащения щелчков по отношению к началу стимуляции (см. рис.59, г), принятый нами тест на достоверность, как правило, не выполнялся. При дальнейших исследованиях, по-видимому, потребуется подбор адекватной амплитуды стимулов и иная формулировка критерия реакции.

Hadeninae

M. brassicae: единственная исследованная "июньская" совка. Бабочка щёлкала активно с амплитудой сигналов 70÷75 дБ УЗД. Измеренный порог реакций в виде учащения эмиссии составил 41÷42 дБ УЗД. При амплитуде эхоподобных стимулов 44 дБ УЗД и выше вероятность реакций резко снижалась.

H. trifolii: на эхо реагировали две бабочки из трёх исследованных; способность воспринимать эхоподобные стимулы была успешно проверена дважды на одном экземпляре при амплитуде стимула 67 и 70 дБ УЗД (см. рис.59, д).

T. cespitis: реагировавшая на стимул бабочка (у другой исследованной совки этого вида реакции не наблюдалась) щёлкала непрерывно на каждый взмах. Уровень формирования стимула был увеличен до 77 дБ УЗД. Зарегистрировано достоверное возрастание числа громких щелчков в ответ на ретрансляцию стимулов с амплитудой 65 дБ УЗД (см. рис.59, е).

Noctuinae

A. ipsilon: три из пяти исследованных бабочек реагировали на эхоподобную стимуляцию, причем одну удалось протестировать четыре раза и в трёх случаях получить достоверное учащение акустической эмиссии (часть из полученных в этих опытах гистограмм приведена на рис.55). Эксперименты с остальными двумя экземплярами пришлось прекратить из-за выраженной "пачечной" активности подопытных бабочек. В целом, вид перспективен с точки зрения постановки на нём измерительных экспериментов, к тому же существует технология разведения совок этого вида в культуре (Монастырский, Горбатовский, 1991).

N. fimbriata: из трёх исследованных экземпляров два показали достоверное учащение (см. рис.59, ж).

X. c-nigrum: достоверное учащение щелчков наблюдалось у двух экземпляров из 8 исследованных. Амплитуда стимуляции в одном случае была равна 71 дБ УЗД, во втором – 60 дБ УЗД (см. рис.54, а).

Heliiothinae

P. umbra: из двух исследованных экземпляров у одного была сильная "пачечная" активность, не позволившая провести опыт, а вторая бабочка продемонстрировала типичный ответ на ретрансляцию (см. рис.59, и).

Особенности ответов бабочек разных видов на эхоподобную стимуляцию логично было бы связать с характеристиками биотопов, к которым приурочена ночная активность имаго - пример совок *H. micacea* указывает на перспективность такого подхода. Но в то же время, поведение подопытных насекомых могло в существенной степени определяться динамикой их адаптации к стрессовой обстановке эксперимента.

5.2.7. Реакции бабочек на эхо от реальной преграды

В этих опытах источником эха для бабочки, находившейся в закрепленном полёте, служила подвижная металлическая пластина размером $2 \times 6 \text{ см}^2$ (см. рис.60), расположенная на расстоянии 8 см сбоку от насекомого. В периоды готовности к стимуляции пластина разворачивалась вокруг своей вертикальной оси так, чтобы направлять отраженные сигналы в сторону бабочки (эффект зеркала). Через 1.2 с пластина возвращалась в исходное положение. Опыты проводили в лабораторных условиях в вечернее и ночное время при выключенном освещении.

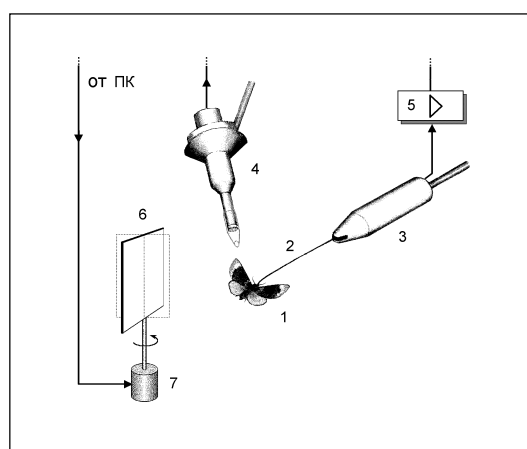


Рис.60. Вариант установки для исследования реакций бабочек на реальное эхо от собственных щелчков: источником эха служила подвижная металлическая пластина (6), расположенная сбоку от насекомого (1). В моменты стимуляции сельсин (7) разворачивал пластину вокруг вертикальной оси так, чтобы направлять отраженные сигналы в сторону бабочки (эффект зеркала). Другие элементы установки (2-5) соответствуют рис.51.

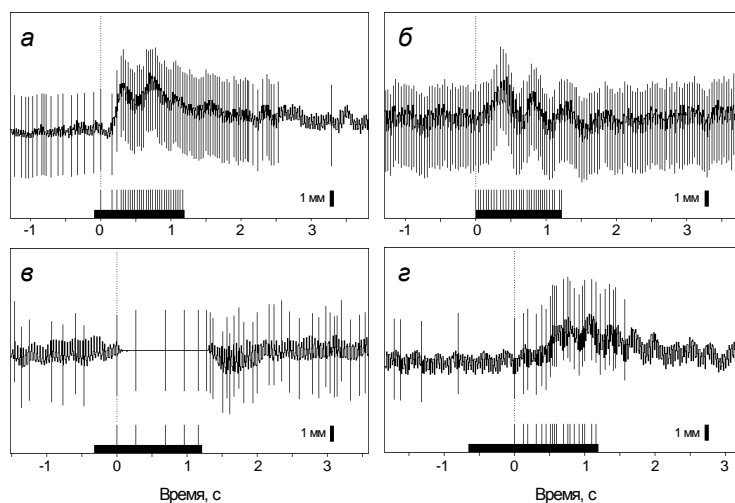


Рис.61. Реакции совок *A. pyramideae* на эхо от физической преграды (плоская металлическая пластина): **а** – положительный эхотаксис и учащение акустической эмиссии, **б** - увеличение амплитуды рыскания, **в** - подавление полёта. Реакция на ретранслированные эхоподобные стимулы: **г**- положительный эхотаксис, учащение эмиссии щелчков. Обозначения элементов иллюстрации аналогично рис.53. По горизонтали – время от первого эхолокационного контакта со стимулирующей аппаратурой, по вертикали - отклонение бабочки в горизонтальной плоскости, смещение линии на иллюстрации вверх соответствует отклонению насекомого в сторону преграды (или излучающего динамика).

У совок вероятность регистрации двигательных ответов на реальное эхо оказалась выше примерно в два раза по сравнению с ретрансляцией при сходной картине модуляции акустической активности. Примеры осциллограмм ответов бабочек приведены на рис.61, а, б. При повторных предъявлениях стимулов наблюдалась сильная изменчивость в характере реакций, например, резкое уменьшение амплитуды взмахов на протяжении всего времени акустического контакта с преградой (см. рис.61, в). Полной остановки полета в данном случае не было, о чем свидетельствует продолжавшаяся эмиссия щелчков.

Согласно нашим наблюдениям, в естественных условиях совки при испуге стремятся затаиться в траве или зарослях, поэтому движение подопытных бабочек в сторону источника эха либо резкое снижение ими летной активности на фоне эхолокационной стимуляции можно интерпретировать как желание бабочки совершить посадку на обнаруженный предмет.

Механическая преграда в качестве источника эха была использована только в качестве дополнения к методике ретрансляции, так как нельзя было исключить возможность восприятия бабочкой сопутствующих стимулу потоков возмущённого воздуха и механических шумов, возникавших в моменты разворота отражающей пластины.

5.3. Способность совок ориентироваться в темноте

Для определения способности совок ориентироваться в темноте при помощи эхолокации нами была использована установка карусельного типа, в которой подопытная бабочка летала в плоскости расположения механических преград, имевших разные коэффициенты отражения в ультразвуковом диапазоне (см. рис.62). В ходе опытов регистрировали моменты касания бабочек о преграды различных типов. Предполагалось, что лоцирующие насекомые будут чаще сталкиваться с теми преградами, которые хуже отражают ультразвуки. Всего было проведено две серии экспериментов.

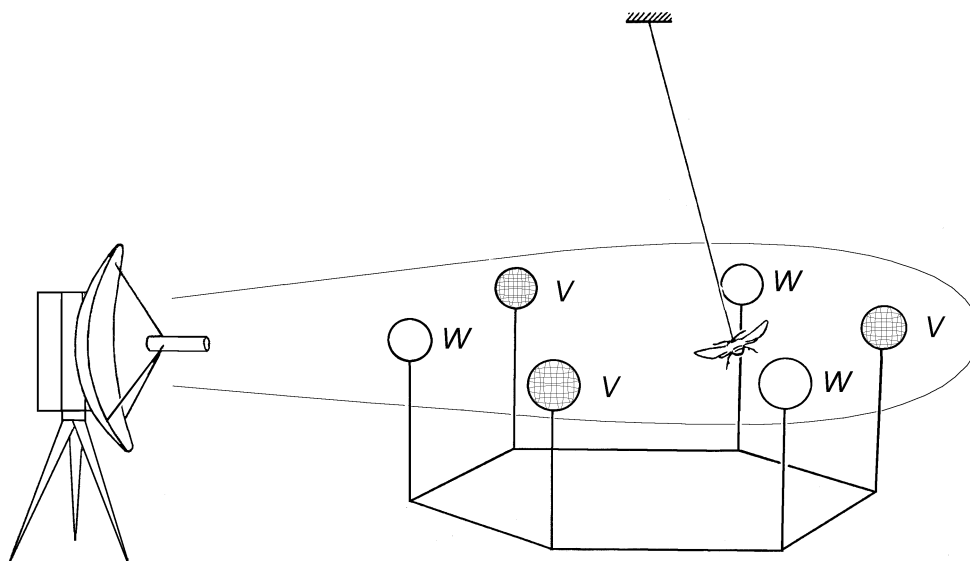


Рис.62. Схема установки для изучения способности бабочки ориентироваться с помощью эхолокации. Слева сбоку изображен микрофон с параболическим рефлектором, диаграмма направленности этой системы изображена тонкой линией в виде лепестка, внутри которого находится карусельная установка с бабочкой. Относительные геометрические пропорции установки в рисунке не соблюдены.

Перед опытом бабочку приклеивали воском к тонкой и гибкой многожильной проволоке длиной около 40 см (частично ограниченный полёт). В плоскости движения насекомого по кругу диаметром 32 см были расположены шесть препятствий (отражателей) двух типов: хорошо (W) и плохо (V) отражавшие ультразвуки в сторону насекомого (акустически светлые и акустически тёмные преграды). Длину крепежной проволоки подбирали таким образом, чтобы совка могла садиться на любой из отражателей, но не могла летать ниже их уровня.

В первой экспериментальной серии использовали уголковые отражатели (W_1 и V_1 , индексы при буквах обозначают типы использованных отражателей). Каждый отражатель представлял собой конструкцию, собранную из трех круглых пластин, диаметром 3 см (см. рис.63). В отражателе типа W_1 все три пластины находились во взаимно перпендикулярных плоскостях, в типе V_1 пластины были расположены под взаимными углами 80° . Акустические свойства таких систем в ультразвуковом диапазоне отличались тем, что тип W_1 отражал акустические волны преимущественно в сторону источника звука, т.е. щелкавшей совки (интегральный коэффициент отражения $k_{W_1} = 0.5$ на частоте 45 кГц - акустически "светлая" преграда), а тип V_1 - в сторону от него, за исключением направлений, перпендикулярных пластинам, образующих его конструкцию ($k_{V_1} = 0.25$ - акустически "темная" преграда). Для низкочастотных волн (30-40 Гц), образующихся вследствие маховых движений крыльев летящего насекомого, отражатели обоих типов в своих акустических характеристиках отличались несущественно, так как их размеры были значительно меньше длины волны. Оптическими аналогами ортогональных уголковых отражателей типа W_1 являются велосипедные цветные пластмассовые катодоты, ярко вспыхивающие в свете автомобильных фар.

Шаровидные преграды также различались по своим акустическим свойствам. В качестве препятствий, сравнительно хорошо отражавших ультразвуки (тип W_2), использовали пластмассовые шары диаметром 4 см,

обтянутые металлической сеткой (акустически "светлые" преграды). Коэффициент отражения таких шаров ($k_{w2}=0.36$ на расстоянии 3 см от его поверхности и $k_{v2}=0.22$ на расстоянии 6 см) мало зависел от угла падения прямой звуковой волны, благодаря чему бабочка могла чувствовать такие шары с помощью эхолокации независимо от угла подлета. Шаровидные препятствия типа V_2 представляли собой сетчатые сферы того же диаметра. Они практически не отражали акустические волны ($k_{v2}=0.05$ - акустически "тёмные" преграды). Каждый отражатель в установке был соединен с отдельным предварительным усилителем. Через крепежную проволоку к подопытному насекомому подавали небольшой электрический потенциал. При соприкосновении любой части тела бабочки с токопроводящими частями отражателей (пластинами или сетками) на входах соответствующих усилителей возникали импульсы напряжения. Эти сигналы после усиления и преобразования формы регистрировали на магнитофонной ленте.

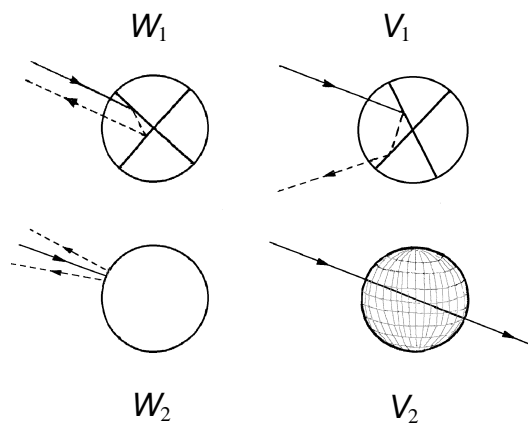


Рис.63. Типы модельных преград. Верхний ряд - уголкового отражатели: ортогональный (W_1) и неортогональный (V_1). Нижний ряд - сферический отражатель (W_2) и сетчатая преграда (V_2). Сплошными линиями со стрелками обозначен ход падающей акустической волны, стрелками с пунктирными линиями - отраженной волны. Сетчатая преграда практически не препятствовала распространению звука, поэтому путь отраженной волны не показан

5.3.1. Ориентация совок среди уголкового отражателей (первая серия экспериментов)

Общее число контактов летавших бабочек с отражателями от опыта к опыту варьировало в широких пределах и, прежде всего, зависело от длительности непрерывного полета насекомого. Поскольку смысл наших опытов заключался в сравнении реакций бабочек на преграды, имевших разные коэффициенты акустического отражения, то в последующей обработке был использован производный нормирующий параметр $K = \ln(n_v / n_w)$, где n_v - число касаний о преграды с низким коэффициентом отражения, а n_w - число контактов с препятствиями, хорошо отражавшими ультразвук.

Гистограмма распределения результатов тестирования бабочек приведена на рис.64. В эту гистограмму включены данные, для которых выполнялось условие: $n_v + n_w > 20$.

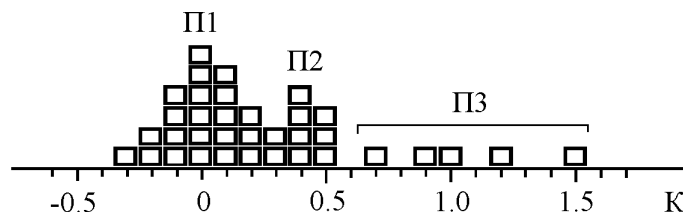


Рис.64. Гистограмма распределения результатов опытов по изучению эхолокационных возможностей совок (первая серия экспериментов).

В области $K=0$ расположены результаты тех опытов, в которых число касаний с уголковыми отражателями обоих типов было приблизительно равным, т.е. $n_v = n_w$. Результаты экспериментов, в которых бабочки касались преимущественно отражателей V_1 , располагаются по горизонтальной оси справа от "0", тогда как отрицательные значения K соответствуют тем опытам, в которых преобладали контакты с преградами типа W_1 , сравнительно хорошо отражавшими ультразвук. На гистограмме можно выделить три группы, обозначенные на рис.64 как П1, П2 и П3. Для последней характерны большие значения параметра K ($K > 0.7$; $n_v / n_w > 2$).

Группа П2 объединяет результаты тех опытов, в которых также преобладали контакты бабочек с отражателями типа V_1 , но в меньшей мере по сравнению с группой П3. На первый взгляд, можно было бы предположить, что совки из группы П2 имели более низкую чувствительность эхолокационной системы, однако возможны и другие причины.

Анализ протоколов опытов показал, что средняя частота касаний бабочек с разными типами преград сильно варьировала в ходе эксперимента. Наиболее вероятной причиной этого явления могло быть непостоянство эмиссии акустических щелчков подопытными бабочками. Очевидно, что совки, использующие эхолокацию, способны чувствовать препятствия только в период излучения ультразвуковых сигналов, а во время полета без щелчков частота столкновений с различными отражателями будет носить чисто случайный характер.

В группу П1 вошли результаты опытов, в которых бабочки касались отражателей двух типов примерно в равной степени. Хотя во всех этих экспериментах значения K близки к нулю, суммарное количество касаний о преграды существенно отличалось у разных особей. Большая часть подопытных бабочек за первые 300 с полета касалась препятствий $50 \div 70$ раз, тогда как некоторые экземпляры за тот же период времени натывались на преграды всего $10 \div 30$ раз. Представляется вероятным, что совки, часто касавшиеся преград, не использовали эхолокацию в течение опыта. Напротив, у бабочек, имевших низкую частоту касаний, можно предположить такую высокую чувствительность эхолокационной системы, что они оказались способными избегать столкновений с отражателями обоих типов. Однако более чёткие представления о поведении бабочек среди модельных преград можно было получить, только имея информацию об акустической активности насекомого на протяжении всего опыта. Такая возможность была реализована во второй серии аналогичных экспериментов.

5.3.2. Влияние эмиссии ультразвуков на способность ориентироваться в пространстве (вторая экспериментальная серия)

Во второй серии экспериментов уголкового отражатели были заменены шарообразными преградами двух типов (W_2 и V_2), также различавшимися по акустическим свойствам во всем диапазоне длин волн (см. рис.63). В этих опытах помимо учёта числа касаний бабочки с препятствиями регистрировали также звуки, издаваемые насекомыми в полёте. Для этого на расстоянии 1.5 м от центра установки был помещён акустический приёмник - микрофон, совмещённый с параболическим зеркалом размером $34 \times 19 \text{ см}^2$ (это устройство использовалось также при регистрации щелчков совок в естественных условиях, раздел 3.1.5.). Диаграмма направленности акустического приёмника в сечении имела вид эллипса с соотношением осей 2:1, в своей более широкой части она полностью покрывала арену с модельными преградами и летавшей среди них бабочкой (см. рис.62). Зарегистрированные приёмником сигналы после усиления и преобразования в прямоугольную форму записывали на магнитофон параллельно с информацией о касаниях бабочками препятствий. Другие элементы установки и её размеры по сравнению с использованной в первой экспериментальной серии остались без изменений.

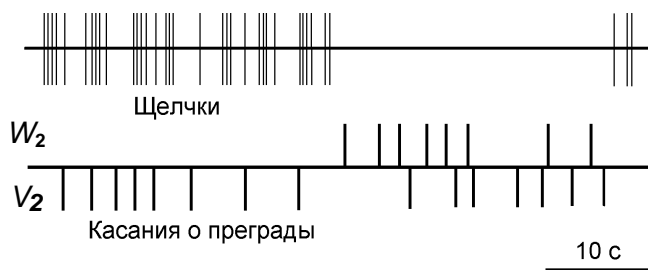


Рис.65. Фрагмент протокола опыта с совкой *A. perflua* по исследованию поведения бабочки в полете с синхронной регистрацией её ультразвуковых щелчков (верхняя строка). На нижней строке вертикальными линиями отмечены моменты касаний об отражатели W_2 или V_2 . Во время активной эмиссии щелчков бабочка реже касалась преград, хорошо отражавших ультразвук (W_2).

Использование акустического приёмника позволило проследить динамику эмиссии совками ультразвуков в течение сравнительно больших интервалов времени и сопоставить эту информацию с частотой столкновений подопытных насекомых с модельными преградами. В том случае, когда испытываемая совка в полёте не щелкала, можно было также оценить её способность чувствовать приближающееся препятствие по искажениям вихревых потоков воздуха, возникающих на каждый взмах крыльями, поскольку сетчатые сферы, в отличие от пластмассовых шаров, использованных в данных экспериментах, создавали незначительное аэродинамическое сопротивление.

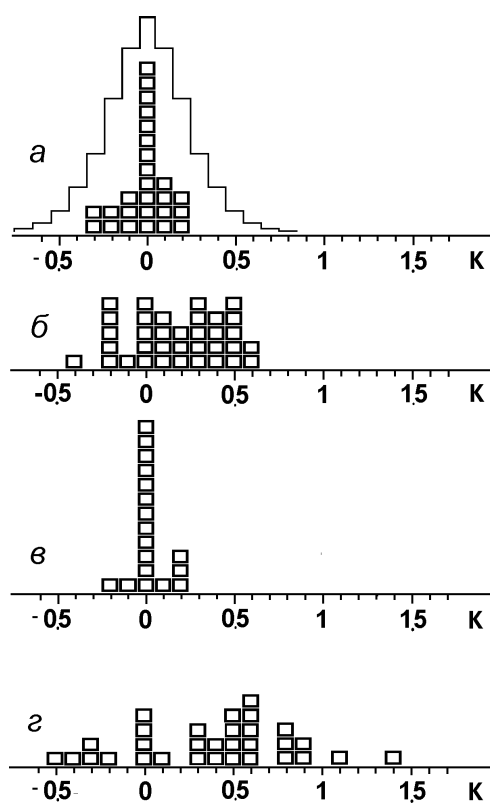


Рис.66. Гистограммы распределения результатов экспериментов по изучению эхолокационных возможностей совок с учетом эмиссии ими ультразвуков (вторая серия): *а* - данные опытов, которых бабочки не издавали ультразвуки; *б* - данные опытов, в которых были зарегистрированы щелчки испытываемых совок; *в* - гистограмма результатов экспериментов из группы *б*, но по отрезкам времени, когда звукопродукция не наблюдалась; *з* - то же по участкам с активной эмиссией щелчков. Тонкой линией на гистограмме (*а*) показана огибающая теоретического распределения.

Одновременная регистрация щелчков совок и их контактов с шаровидными преградами показала, что в период эмиссии звуков бабочки некоторых видов значительно реже касаются препятствий, хорошо отражающих ультразвук (см. рис.65). После прекращения звукоизлучения число касаний с преградами обоих типов становилось примерно равным. Такую зависимость продемонстрировали совки *Plusia festucae* L., *A. perflua*, *Aplecta nebulosa* Hufn., *E. occulta*.

С учетом отсутствия или наличия эмиссии ультразвуковых щелчков во время опыта результаты всех экспериментов были разделены на две группы и для каждой из них построены гистограммы распределения параметра K (см. рис.66). Гистограмма на рис.66, *а* объединяет данные 26 опытов с теми бабочками, которые в ходе эксперимента не щелкали. В эту группу вошли результаты опытов с совками *Mythimna turca* L., *Diarsia rubi* View., *H. micacea*, *Melanachra persicariae* L., *Tholera popularis* F., а также данные, полученные на отдельных экземплярах тех видов, которые в экспериментальных условиях обычно щелкали: *A. perflua*, *Autographa pulchrina* Haworth., *E. paleacea*, *E. occulta*, *Ipimorpha subtusa* Schiff.. Максимум распределения расположен в точке $K=0$, т.е. предпочтений в касании тех или иных типов преград не было.

Группа "*б*" на рис. 66 объединяет результаты тех 35 опытов, в которых была зафиксирована активная эмиссия ультразвуковых сигналов. Распределение в этой группе заметно отличается от описанного выше: для него характерно общее смещение в сторону положительных значений K , т.е. бабочки в этих опытах реже касались пластмассовых сфер (W_2), хорошо отражавших ультразвук.

Так как эмиссия у подопытных насекомых наблюдалась не на протяжении всего опыта, а в течение определенных интервалов, появилась возможность выявить различия в поведении бабочек в периоды наличия или отсутствия звукоизлучения на отдельных фрагментах регистрации динамики касаний. По отношению числа касаний о разные типы преград вычисляли параметр K , округленный до 0.1, и результат заносили в гистограмму группы "*в*", если щелчков на рассматриваемом временном интервале не было, либо в группу "*з*" в том случае, если на фоне касаний была зарегистрирована активная эмиссия ультразвуков. Фрагменты записей с редкой эмиссией в виде единичных щелчков или их серий, в дальнейшей обработке не использовали.

Распределение группы "в" ничем принципиально не отличается от распределения "а" (см. рис.66), т.е. при отсутствии эмиссии подопытные насекомые переставали чувствовать разницу между двумя типами отражателей.

Распределение "з" имеет более сложную структуру и состоит из нескольких групп. Прежде всего, следует обратить внимание на результаты с $K \geq 0.5$. Бабочки в этих опытах хорошо чувствовали разницу между различными типами преград. Пять результатов с $K=0$ и $K=0.1$ дали совки, эмиссия щелчков у которых никак не отразилась на их поведении. Интерес представляет группа с $K \leq -0.3$: бабочки в этих экспериментах активно стремились к преградам, хорошо отражающим ультразвук. Некоторые экземпляры из этой группы в ходе одного опыта меняли стратегию поведения: в одних случаях они избегали контактов с шаровыми отражателями (обычно в начале эксперимента), а в других стремились к ним. Это явление более характерно для представителей металловидок: в восьми опытах смена характера поведения в течение одного эксперимента наблюдалась у совков *D. chrysitis* и *P. festucae*. Можно предположить, что в ходе опытов у этих насекомых менялась мотивация, т.е. вследствие усталости они стремились совершить посадку на обнаруженный предмет.

В сумме по обеим сериям экспериментов значение параметра $K \geq 0,4$ было получено у представителей следующих видов: *A. nebulosa* (Hadeninae), *A. perflua* (Amphipyridae), *A. pulchrina* (Plusiinae), *C. nupta* (Catocalinae), *B. satura* (Cuculliinae), *D. chrysitis* (Plusiinae), *E. occulta* (Noctuidae), *I. subtusa* (Amphipyridae), *M. turca* (Hadeninae), *P. festucae* (Plusiinae).

Статистический анализ результатов. Среднее число касаний о преграды в ходе одного опыта ($n=n_v+n_w$) составляло 58, распределение этой величины по всем экспериментам близко к Максвелловскому. С учётом этого обстоятельства следовало убедиться, что закон распределения параметра K на гистограмме рис.66, а близок к нормальному. Для проверки гипотезы о нормальности распределения нами была использована математическая модель, в которой число испытаний в каждом опыте от раза к разу случайным образом менялось в пределах $n=40 \div 160$. На рис.66, а тонкой линией представлена граница рассчитанного теоретического распределения, построенного по результатам 2000 численных опытов, каждый из которых представлял собой повторенный n раз выбор между двумя равновероятными ($p=0.5$) альтернативами ("0" и "1"). По результатам каждого опыта рассчитывали величину $K = \ln(n_0/n_1)$. Как оказалось, теоретическое распределение значений K подчиняется нормальному закону с вероятностью ошибки $H_0 < 10^{-4}$ (по критерию Шапиро-Уилка). Экспериментальное распределение результатов не щёлкавших бабочек (см. рис.66, а) по тому же критерию соответствует нормальному с вероятностью ошибки $H_0 \leq 1.37 \cdot 10^{-2}$. Таким образом, данные, образующие гистограмму "а", является частью нормального распределения и при сравнении гистограмм "а" и "б" можно использовать критерии параметрической статистики. Распределение величины n_v/n_w (отношение числа касаний о преграды различных типов) является логарифмически нормальным, оно имеет правостороннюю (относительно "0") асимметрию и максимум при $n_v/n_w=1$.

Сопоставление распределений "а" и "б" по t -критерию показало, что различие между ними достоверно ($H_0 < 0.01$). Так как модельное распределение оказалось шире экспериментального и сильнее захватывает ту область, где расположены данные по щёлкавшим бабочкам, мы дополнительно исследовали достоверность различий между модельным распределением и группой "б". В этом случае вероятность нулевой гипотезы оказалась ещё меньше: $H_0 < 10^{-3}$. Кроме того, группа "б" не проходит тест на соответствие нормальному закону распределения ($H_0 \geq 0.11$). С учётом статистических оценок можно сделать вывод, что данные, полученные на акустически активных бабочках, достоверно отличаются от результатов тех опытов, в которых подопытные насекомые не щёлкали.

Аэродинамические характеристики "тёмных" и "светлых" уголкового отражателей различались незначительно, тогда как сопротивление потоку воздуха со стороны пластмассовых "светлых" шаров было существенно больше, чем у альтернативных "тёмных" сетчатых сфер. Не щёлкавшие в

ходе экспериментов бабочки равновероятно касались преград, независимо от того, были ли это уголкового отражатели или сферы. Можно сделать вывод, что в экспериментальных условиях совки не чувствовали или не учитывали информацию об искажениях аэродинамических потоков, вносимых близко расположенными преградами, в противном случае вероятность касания "светлых" и "тёмных" сфер была бы различной.

Таким образом, результаты тестирования бабочек на карусельной установке свидетельствуют о способности совок использовать ультразвуковые сигналы для эхолокационной ориентации в пространстве.

При анализе полученных данных следовало учитывать некоторую специфику, которая могла повлиять на поведение совок. Прежде всего, надо указать на необходимость соблюдения полной темноты в ходе опыта, т.е. таких условий освещённости, с которыми бабочки никогда не сталкиваются в природе. Эта вынужденная мера имела целью исключить влияние зрительной информации на поведение насекомых. Отсутствие привычного освещения полностью подавляло летную активность приблизительно у трети от общего количества тестируемых особей (такой же эффект, но только у всех совок без исключения, вызывало заклеивание глаз) и, видимо, было основной причиной нестабильности звукоизлучения у подопытных насекомых.

Во-вторых, в ходе эксперимента методически трудно было отделить неудачные попытки бабочек уклониться от столкновения с преградами от попыток совершить на них посадку. Вполне возможно, что неоднозначность поведения совок в некоторых наших опытах привела к снижению результирующих значений K .

5.4. Исследование траекторий полета бабочек около модельных преград

Эксперименты, проведенные с совками на карусельных установках, показали, что бабочки в темноте могут избегать столкновений со встречными преградами, но только на фоне эмиссии ультразвуковых щелчков. Если совки могут определять при помощи эхолокации положение предметов в пространстве, то следует ожидать, что их реакции после эмиссии зондирующих импульсов будут зависеть от относительных координат источника эха и, вполне вероятно, от скорости сближения с ним. Для проверки этой гипотезы была проведена серия экспериментов с фотографической регистрацией траекторий полёта совок *A. perflua* среди шаров и сетчатых сфер в карусельной установке, сходной с той, которая была использована ранее (см. рис.62).

Перед опытом бабочку приклеивали воском за передний край среднеспинки к тонкой и гибкой многожильной проволоке длиной 90 см. На расстоянии 4 см от тела совки, вне пределов досягаемости концов ее крыльев, на крепежной проволоке был установлен миниатюрный зеленый светодиод, который использовался в качестве "маяка", отмечавшего положение летавшего насекомого в пространстве. Для того чтобы излучение от светодиода не попадало на бабочку, он был покрыт черной краской со всех сторон, за исключением небольшого окна, ориентированного вверх от насекомого.

Для регистрации смещения светодиода и, соответственно, бабочки, над центром арены на штанге была установлена фотокамера с широкоугольным объективом, направленным вниз, т.е. в сторону бабочки. На фотоснимках получались системы светлых линий, характеризующие траектории движения подопытного насекомого (см. рис.67).

Регистрация ультразвуковых импульсов, издаваемых совками, осуществляли акустическим приемником с параболическим рефлектором, расположенным на расстоянии 1.5 м от центра установки. Соответствующие щелчкам насекомых электрические импульсы с выхода электронной схемы акустического приемника после усиления, частотной фильтрации и преобразования формы поступали на запуск генератора импульса подсвета, управлявшего яркостью свечения светодиода. Параметры управляющего импульса тока были подобраны таким образом, чтобы после регистрации ультразвукового щелчка светодиод вспыхивал ярче в 3 раза относительно среднего значения на время 10 мс. После окончания действия управляющего сигнала интенсивность излучения светодиода уменьшалась в течение примерно того же времени. На фотоснимках траекторий в точках, соответствующих моментам регистрации акустических сигналов, образовывались светлые отметки определенной длины. Зная масштаб фотографии, по длине такой яркой черты можно было определить линейную скорость V , а по расположению последующего затемненного участка - направление полёта насекомого вдоль траектории.

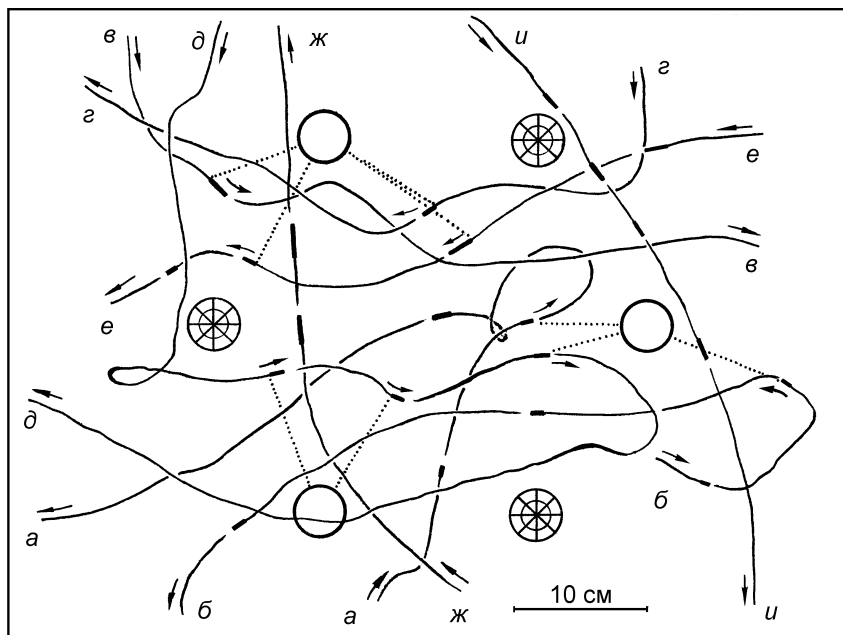


Рис.67. Примеры участков траекторий полёта совков среди модельных препятствий (реконструкция треков по нескольким фоторегистрациям): *а, б* - отрицательный эксотаксис; *в, г* - положительный эксотаксис; *д, е* - облёты препятствий по дуге; *ж, и* - отсутствие манёвров после эмиссии ультразвуковых щелчков. Точками обозначен путь акустической зондирующей волны до ближайшей к совке шаровой преграды. Стрелками указано направление полёта бабочек. Шаровые преграды изображены в виде окружностей без штриховки, сетчатые – с радиально - круговой штриховкой.

Анализ полученных фотоснимков траекторий базировался на предположении, что совки ориентируются в пространстве с помощью эхолокации и их манёвры, следующие после щелчка, являются реакциями на воспринятую эхолокационную информацию. Сам анализ проходил в два этапа:

1) классификация типа манёвра бабочки после излучения акустического импульса. Случаи резкого изменения курса полета отнесены в группы отрицательных или положительных реакций в зависимости от тенденции в изменении угла между продольной осью насекомого и направлением на преграду (угол визирования: отрицательный эксотаксис - увеличение φ , положительный эксотаксис - уменьшение φ (см. рис.68)). Движение бабочки в прежнем направлении квалифицировалось как отсутствие у неё в данный момент реакции на эхо;

2) определение численных значений дальности D , угла визирования φ ближайшей к насекомому шаровой преграды и тангенциальной скорости полета V (см. рис.68) сразу после акустической эмиссии (параметры одной реализации). Все измерения были проведены относительно препятствий, находившихся на момент излучения щелчка в передней полусфере ($\varphi < 90^\circ$) бабочки и в диапазоне дальностей $D=2.5-16$ см.

Реакции подопытных насекомых могли быть также выражены в плавном огибании встречных преград по дуге, при этом дальность D и угол визирования незначительно изменялись во время маневра. В этих случаях дополнительно вычисляли радиус R дуги облета и её центральный угол α .

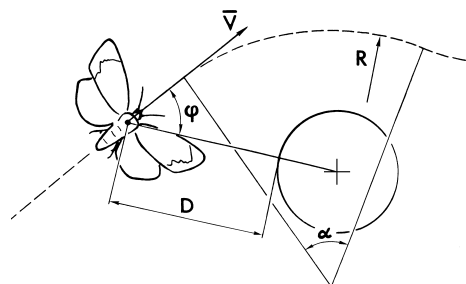


Рис.68. Учётные параметры траектории полёта бабочки в точке эмиссии ультразвукового щелчка. D - дальность до поверхности преграды, φ - угол визирования, V - скорость бабочки, R - радиус и α - центральный угол дуги облёта.

5.4.1. Типы манёвров совок

Отрицательный эхотаксис. Примеры участков траекторий приведены на рис.67 (направление полета указано стрелками): "а" - в момент эмиссии первого щелчка ближайšie препятствия находились в задней полусфере (т.е. за бабочкой), а остальные - на расстояниях более 16 см. После излучения второго акустического импульса совка начала резкий отворот в сторону от ближайшей шаровой преграды (путь акустической волны указан точками). На момент излучения третьего щелчка бабочка находилась на примерно равном расстоянии до ближайших

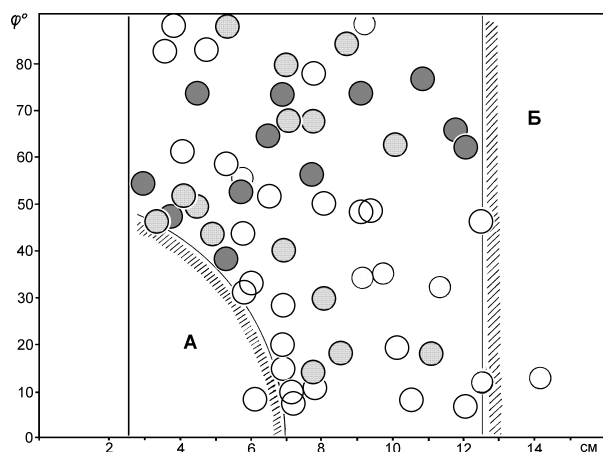


Рис.69. Диаграмма распределения реализаций, соответствующих реакциям подопытных насекомых на эхо. По горизонтальной оси – расстояние от бабочки до поверхности ближайшей шаровой преграды, по вертикальной оси – угол визирования преграды. Светлые кружки – положительный эхотаксис, заштрихованные кружки - отрицательный эхотаксис, чёрные кружки - облёты препятствий по дуге. А и Б - зоны, в которых плотность реализаций снижена по сравнению с соседними участками.

преград, дальность до которых была больше 16 см. Фрагмент траектории "б" в первых трех точках эмиссии аналогичен описанному. В конце этого трека совка, по-видимому, ударила крылом о шаровую преграду.

На диаграмме рис.69, где представлено распределение реализаций в координатах D и ϕ случаи отрицательного эхотаксиса обозначены заштрихованными кружками.

Положительный эхотаксис. Примеры траекторий на рис.67 "в" и "з". На рис.69 реализации этого типа обозначены светлыми кружками. За поворотом не всегда следовал контакт насекомого с преградой: пролетев небольшое расстояние, бабочка сворачивала в сторону.

Движение по дуге с огибанием преграды. Примеры соответствующих участков траекторий на рис.67 "д" и "е". После эмиссии акустических импульсов бабочки начинали двигаться по дугам, центры которых необязательно совпадали с центрами преград. Этот тип движения наблюдался только при углах визирования $\phi > 35^\circ$. На малых углах такой маневр, по-видимому, невозможен из-за геометрических ограничений. На рис.69 реализации этого типа обозначены черными кружками. Средние параметры траекторий облета: $\phi = 62 \pm 2.6^\circ$, $R = 9.4 \pm 0.58$ см, $V = 1.2 \pm 0.08$ м/с (указаны ошибки средних). Значение R коррелирует с линейной скоростью полета V (коэффициент корреляции 0.61). Совки, обогнув в полете препятствия по дугам, разворачивались на курс, близкий к исходному. Иногда этому повороту предшествовал ещё один щелчок.

Отсутствие реакции на эхо. Примеры траекторий на рис.67 "ж" и "и". Бабочки после эмиссии щелчков продолжали двигаться в прежнем направлении, не совершая маневров, т.е. они внешне никак не реагировали на эхо. Соответствующие этим случаям реализации сгруппированы на диаграмме рис.70.

В целом, в данных экспериментах не удалось выделить какие-либо предпочтительные типы маневров, связанные с эмиссией подопытными насекомыми зондирующих импульсов. Отрицательный эхотаксис и маневры облета препятствий по дуге можно связать со стремлением подопытных насекомых избежать столкновений; часть случаев положительного эхотаксиса, скорее всего, соответствует определенному этапу маневров бабочек перед посадкой. Можно предположить, что тот или иной тип поведенческой реакции у совки определялся её мотивационным фоном. В естественной обстановке бабочки в моменты опасности стремятся спрятаться в густой растительности - так можно объяснить большой процент положительных реакций на эхо (примерно 50% всех реализаций на рис.69). Однако не все эти маневры заканчивались контактами с обнаруженными препятствиями. Результаты

тестирования совок *A. perflua* в сходных экспериментальных условиях показали, что им более свойственно стремление избегать столкновений, т.е. на конечных этапах маневров, они, по-видимому, отворачивали в сторону от источника эха.

5.4.2. Латентный период запуска моторной программы поворота

Длительность ярких отметок на фотоснимках траекторий полёта составляла 10 мс, поэтому в каждой точке эмиссии мы имели готовую линейку для измерения времени задержки начала двигательной реакции насекомого.

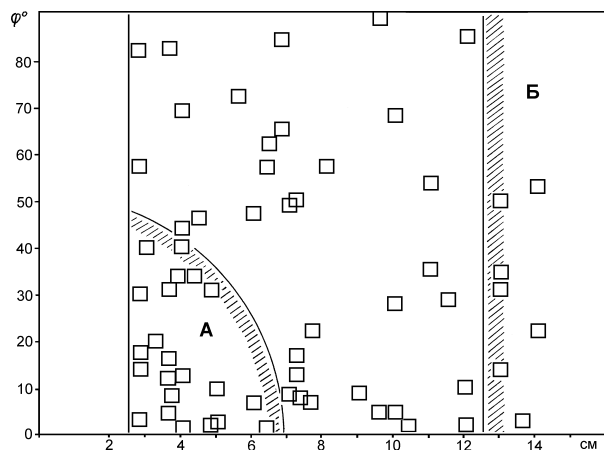


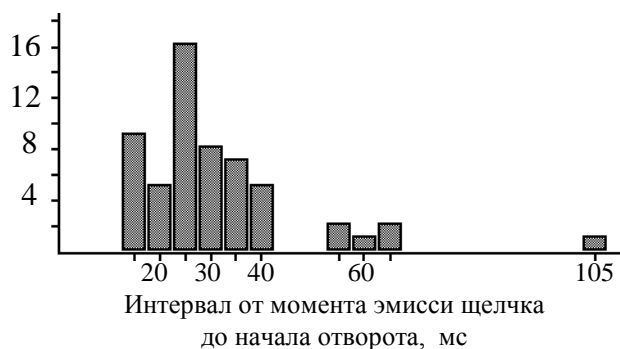
Рис.70. Диаграмма распределения реализаций, характеризующихся отсутствием манёвров у совок вскоре после эмиссии щелчков.

На самом деле, с учётом времени распространения звука от бабочки до регистрирующего микрофона (5 мс), реальный момент эмиссии предшествовал началу яркостной черты в пространственном соотношении примерно на половину длины последней. Сформулировать наглядные числовые критерии выбора точки на траектории, с которой начинался отворот насекомого в сторону, оказалось весьма сложно. Однако "на глаз" такие моменты

определялись вполне уверенно по началу характерных изломов на треках, которые до щелчка выглядели вполне "гладкими". На рис.71, *a* в качестве примера приведён фрагмент участка траектории со щелчками. Стрелкой показан отрезок пути, который бабочка пролетела до начала отворота. Латентный период запуска манёвра в этом случае равен 35 мс. Точность оценки длины пути, который пролетали бабочки, была принята равной половине яркостной отметки, что в численном выражении составляет 5 мс. При анализе траекторий предполагалось, что тангенциальная скорость летящего насекомого не подвержена существенным изменениям, за исключением нескольких характерных эпизодов, когда резкое торможение после эмиссии щелчка



Рис.71. Фрагмент траектории полёта совки на фоне эмиссии щелчков (*a*). Стрелкой показан отрезок пути, который пролетела бабочка без существенных изменений параметров полёта. "W" – засветка от светодиода шаровой преграды (преграда обозначена круглым контуром); *б* - гистограмма распределения временных интервалов от момента эмиссии щелчка до начала отворота (горизонтальная ось). По вертикальной оси - количество реализаций в диапазоне 5 мс.



отчётливо проявилось в местном увеличении яркости участка трека (чем меньше скорость насекомого, тем больше время фотографической экспозиции). Однако определить с нужной точностью момент начала такого торможения по фотографиям не представлялось возможным. На рис.71, *б* приведена гистограмма распределения измеренных значений латентных периодов. Относительный дефицит данных в колонке 20 мс и выраженный максимум на 25 мс могут являться результатом неопределённости измерений на

фоне затемнённых участков траекторий, следовавших сразу после окончания действия яркостных отметок. Напомним, что это затемнение было введено в программу эксперимента для конкретизации направления полёта бабочки. Изломы траекторий на фоне затемнения, как правило, не видны, поэтому в ходе анализа моменты начала манёвров были отнесены на ближайшую видимую часть, т.е. на 25 мс. Пять реализаций с латентным периодом 20 мс представляли собой случаи явно выраженных поворотов, допускающих интерполяцию точки изгиба траектории. Среднее значение латентного периода начала манёвра, рассчитанное по гистограмме на рис.71, б составило 34 мс. В результате переноса части значений из колонки 25 мс в колонку 20 мс среднее значение латентного периода должно было несколько уменьшиться, однако за счёт небольшого падения скорости полёта бабочек во время маневрирования это значение уже оказалось меньше реального, поэтому никакие дополнительные поправки в результаты не вносились.

Полученное нами значение (34 мс) меньше аналогичной оценки Редера (45 мс - время запуска поведенческой реакции совок на пульсирующий ультразвук (Roeder, 1967b)). Скорее всего, наш результат не занижен и соответствует действительности, так как при эхолокации бабочка ожидает отражённый сигнал во вполне определённый и короткий интервал времени после собственного щелчка, что должно способствовать более быстрому запуску адекватной моторной программы.

5.4.3. Связь между координатами встречных преград и маневрами насекомых

На рис.69 выделена зона А, внутри которой фактически отсутствуют реализации, характеризующиеся одновременно малыми дальностями D и углами φ . Неравномерность распределения точек в координатной плоскости можно объяснить либо уменьшением акустической активности насекомых рядом с преградами, либо отсутствием у них в этих условиях маневров в ответ на эхо.

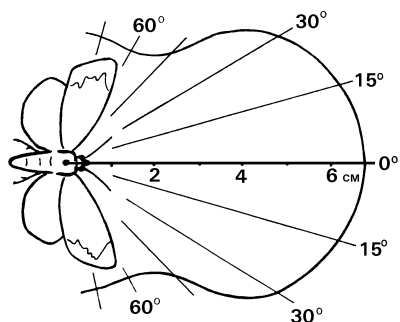
Средняя плотность реализаций внутри аналогично очерченной зоны А рис.70 примерно равна (с ошибкой менее 10%) сумме плотностей реализации рис.69 и рис.70 вне её границ. Сумма реализаций двух диаграмм - это общее количество зарегистрированных акустических импульсов. Таким образом, точки эмиссии ультразвуков у подопытных насекомых в целом равномерно распределены в координатах D и φ , т.е. излучение щелчков у бабочек не зависело от расстояний до преград и углов подлета к ним. Можно сделать вывод, что форма границы зоны А определялась неспособностью насекомых реагировать изменением траектории на эхо на малых дальностях и углах визирования лоцируемого предмета. Особенно сильно этот эффект был выражен при движении бабочек прямо на шаровую преграду - в этих случаях они не маневрировали после излучения щелчка на расстояниях $D < 7$ см.

На рис.72 представлена форма границы зоны А в полярных координатах, построенная по данным распределения реализаций на диаграмме рис.69. При углах визирования $\varphi < 45^\circ$ радиус зоны возрастает от 3 см до 7 см при $\varphi = 0$. Граница при больших углах визирования ($\varphi > 45^\circ$) показана условно, так как радиус зоны в этом случае уже близок к длине крыла бабочки.

"Мертвая зона" является обычным атрибутом импульсных эхолокационных систем. Её радиус определяется, как правило, временем восстановления чувствительности приемника после излучения зондирующего импульса, однако возможны и другие объяснения формы зоны А. Обсуждение этого вопроса будет изложено ниже в разделе 5.5.

Влияние условий встречи с преградами на движение насекомых после эмиссии щелчка прослеживалось также за границей зоны А. При дальностях $D < 12.5$ см и $\varphi > 30^\circ$ количество реализаций на рис.69 $N_1 = 42$ больше соответствующего количества реализаций на рис.70 ($N_2 = 20$). На малых углах визирования ($\varphi < 30^\circ$) реализации на рис.69 и рис.70 распределены поровну ($N_1 = N_2 = 14$), т.е. процент реакций на эхо снижался при уменьшении φ . Вне зоны А при углах $\varphi < 30^\circ$ наблюдались также различия в распределении значений скоростей полета. Средняя

скорость совок (V_1), давших реакцию, оказалась меньше скорости (V_2) бабочек, не реагирующих на препятствия: $V_1=1.05\pm 0.16$ м/с и $V_2=1.8\pm 0.18$ м/с. При углах $\varphi > 30^\circ$ эта разница неочевидна: $V_1=1.37\pm 0.16$ м/с и $V_2=1.45\pm 0.2$ м/с (после значений скорости указаны доверительные интервалы при $H_0 < 0.05$). Средняя скорость полета подопытных бабочек, рассчитанная по всем реализациям, составила 1.4 м/с. В области расстояний до преград $D > 12.5$ см (зона Б на рис.69) плотность реализаций снижена по сравнению с пограничным с ней участком. Весьма вероятно, что граница зоны Б характеризует максимальную дальность обнаружения модельных шаровых преград.



Провести аналогичные исследования реакций совок на сетчатые сферы было значительно сложнее, так как в большинстве случаев бабочки в моменты эмиссии щелчков находились одновременно

Рис.72. Граница "мёртвой зоны" эхолокационной системы совок в полярных координатах угол визирования – дальность ($\varphi - D$).

вблизи шаровых преград, имевших значительно больший коэффициент отражения звуковых волн. По этой причине удалось выделить лишь четыре десятка точек рядом с сетчатыми сферами, где влиянием других элементов арены можно было

бы пренебречь. Из общего количества (40) реализаций такого типа 13 (32%) можно было формально интерпретировать как реакции совок на сетчатые преграды, но какой-либо закономерности в их распределении выявить не удалось.

5.5. Анализ факторов, влиявших на распределение результатов поведенческих экспериментов

После того как были получены данные о поведении совок среди модельных шаровых преград и динамике акустической эмиссии насекомых (см. разделы 3.1.4., 5.3., 5.4.), появилась возможность провести сравнительный анализ распределения результатов опытов первой (см. раздел 5.3.1., рис.64) и второй серий (см. раздел 5.3.2., рис.66, а, б).

Группа П1 в распределении на рис.64, симметричная относительно "0", по-видимому, объединяет результаты тестирования не щёлкавших бабочек. Аналогичный максимум на гистограмме рис.66, а образован в первую очередь результатами именно такого типа.

В пике гистограммы рис.66, з, в отрицательной области значений К, сгруппированы данные опытов с бабочками, по-видимому, стремившимися к акустически яркой преграде. Сходного по смыслу пика на гистограмме рис.64 нет, зато она содержит группу с высокими значениями $K > 0.6$, не имеющую аналога в распределении результатов второй серии.

На гистограммах рис.64 и рис.66, б наблюдается сходная структурная особенность: резкий обрыв распределений на уровнях $K=0.5$. Экспериментальные условия в обеих группах можно охарактеризовать отношением коэффициентов отражения акустически светлых и акустически тёмных модельных преград (k_w/k_v - акустический контраст). В случае применения угловых отражателей, это отношение в среднем равно 2, тогда как для сферических преград контраст был значительно больше: 7.2 при дальности до поверхности шара 3 см и 4.5 при дальности 6 см. Коэффициенты отражения угловых преград мало зависели от расстояния до бабочки, тогда как для шаров этот показатель уменьшался с увеличением дальности. Таким образом, акустические условия в двух экспериментальных сериях различались весьма существенно, из чего можно сделать вывод, что ограничение результатов выше $K=0.5-0.6$ на обеих гистограммах не было прямо связано с амплитудными характеристиками эхолокационных систем подопытных насекомых.

Для выяснения особенностей взаимодействия бабочек с преградами была исследована математическая модель, основанная на результатах промеров пространственных отражательных характеристик угловых преград обоих типов. В процессе модельного эксперимента "бабочка многократно подлетала" с произвольных ракурсов к "угловым отражателям" того или иного

типа. Столкновениями "бабочки с преградами" считали те случаи, когда расчётная дальность эхолокационного обнаружения отражателя (D) оказывалась меньше критической (D_0):

Критическое расстояние было определено как сумма полугабарита совки (2.5 см) и среднего пути пролёта бабочки от момента излучения зондирующего щелчка до начала её отворота. Смысл такого критерия заключается в том, что при $D < D_0$ бабочка столкнётся с препятствием, не успев совершить необходимый манёвр облёта.

Средняя скорость вдоль траектории в расчётах принята равной $V_c = 1$ м/с, латентный период начала реализации моторной программы поворота $\Delta t = 34$ мс. Эти данные были получены ранее в процессе анализа траекторий полёта совок (раздел 5.5.). За время 34 мс совка, летящая со скоростью 1 м/с, пролетит 3.4 см, тогда $D_0 \approx 6$ (см).

Можно возразить, что прямым движением бабочки на отражатель не исчерпываются все варианты взаимодействия насекомого со встречными преградами: возможно также нецентральное сближение, при этом критическое расстояние $D_0 < 6$ см. При таких условиях чувствительность эхолокационной системы будет возрастать с увеличением угла визирования по мере сближения бабочки с препятствием (диаграмма направленности тимпанальных органов совок ориентированы в сторону больших углов визирования (см. раздел 4.8.)). Однако учёт всех вариантов пространственных взаимодействий приведёт к неоправданному усложнению нашей модели и потребует знаний о стратегии эхолокационного поведения совок, которые пока являются весьма неполными. Критичность выбора величины D_0 для результатов моделирования проще оценить, проведя расчёты при других её значениях, например, при $D_0 = 5$ см.

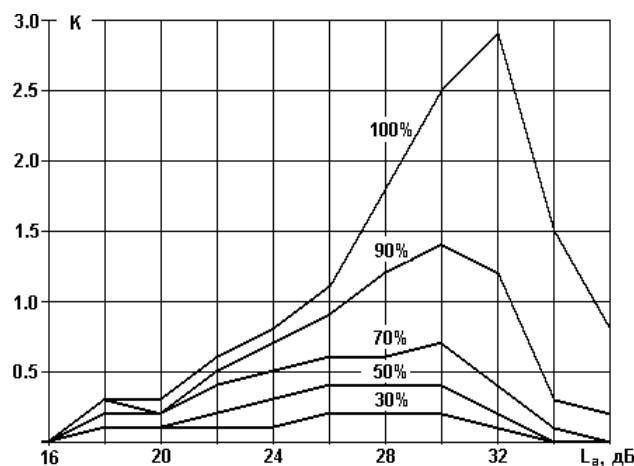


Рис.73. Расчётные зависимости параметра K от осевой чувствительности (горизонтальная ось - L_a) и активности эхолокационной системы (указана в процентах над каждой кривой).

Как показал анализ динамики акустической эмиссии совок, эхолокационная активность у бабочек чередуется с пассивными периодами различной длительности, когда насекомые не излучают щелчки (для различения в тексте терминов вероятности обнаружения препятствия и активности эхолокатора первая (p) исчисляется в долях единицы, а вторая (Act) - в процентах). С учётом нестабильности эмиссии вероятность своевременного обнаружения преград должна быть заведомо ниже единицы. Эффект снижения акустической активности особенно выражен при полёте совок в полной темноте, т.е. в условиях получения обсуждаемых экспериментальных результатов.

На рис.73 приведено семейство расчётных графиков зависимости величины K от чувствительности эхолокационной системы модельной "бабочки" в осевом направлении $L_{anterior}$, или L_a и её локационной активности (указана в процентах над каждой кривой). Чувствительность эхолокационной системы принята равной $L = P_0 - Th$ (дБ), где P_0 - пиковый уровень излучаемых бабочкой щелчков, измеренный на расстоянии 2 см от её тела и Th - минимальный уровень эха,

вызывающий адекватную поведенческую реакцию насекомого. Следует отметить весьма характерную особенность полученных зависимостей: при активности локации $Act < 90\%$ в диапазоне $L_a > 30$ дБ значение K начинает уменьшаться, приближаясь к нулю при $L_a > 36$ дБ. Следовательно, бабочки, продемонстрировавшие в наших опытах высокую разницу в числе касаний о преграды разного типа ($K > 0.5$), имели эхолокационную чувствительность $L_a < 34$ дБ.

Из анализа графиков на рис.73 также следует, что результаты тестирования в большей степени определялись локационной активностью подопытных насекомых, нежели величиной чувствительности их эхолокационной системы. Более того, при уровне активности 50-70% в диапазоне $L_a = 24-31$ (дБ) расчётное значение K практически не зависит от L_a ($K = 0.4-0.6$ - зона стабильности), другими словами, подопытные бабочки с разной чувствительностью могли давать сходные результаты. Именно этим обстоятельством можно объяснить образование выраженного пика при $K = 0.4-0.5$ на гистограмме рис.64.

Если предположить, что ограничение в распределении результатов второй серии опытов со сферическими преградами ($K = 0.6$) также определялось эхолокационной активностью, то можно вычислить уровень последней. Расчёты дают значение $Act = 50 \div 64\%$. Другими словами, в среднем только каждая вторая встреча бабочки с препятствием проходила на фоне действующей эхолокации. Значения $K > 0.8$ можно было получить только с теми бабочками, которые очень активно использовали эхолокацию (т.е. часто щёлкали; $Act > 80\%$, рис.73). В первой серии экспериментов такие бабочки встретились 4 раза, а во второй серии опытов - ни разу.

На основании анализа результатов моделирования статистики столкновений совок с преградами удалось объяснить ограничение $K < 0.6$ в распределении данных на гистограммах в первую очередь следствием низкой акустической активности насекомых в экспериментальных условиях. Были и другие факторы, которые также снижали результативность опытов, например спорадические изменения мотивации бабочек в ходе экспериментов. Особенности поведения совок во многом определяются их видовой принадлежностью, а таксономический состав совок в двух сериях экспериментов различался.

Для того чтобы обеспечить своевременное обнаружение углового отражателя с расстояния D_o , эхолокационная система должна иметь чувствительность не ниже определённого значения. По графикам на рис.73 определяется диапазон достаточной осевой чувствительности эхолокатора - $L_a = 26 \div 30$ дБ.

Величину L_a можно также рассчитать, используя зависимость дальности обнаружения шара от чувствительности эхолокационной системы. Для $D_o = 6$ см расчётная чувствительность в этом случае получается равной $L_a = 28$ дБ - это нижняя допустимая граница. Так как диаграмма направленности тимпанального органа совок ориентирована примерно перпендикулярно продольной оси насекомого (см. рис.49), максимальная чувствительность эхолокатора должна быть выше примерно на 5 дБ по сравнению с L_a , т.е. $L = 33$ дБ. Соответственно, для угловых отражателей $L = 29 \div 36$ дБ.

Если принять $D_o = 5$ см, то все расчётные значения эхолокационной чувствительности станут меньше примерно на 3 дБ. Уменьшение критической дальности D_o до 2.5 см возможно при нецентральной сближении бабочки с преградой со скоростью, меньшей по сравнению с расчётной ($V < 1$ м/с). Таким образом, величина D_o является функцией угла визирования преграды φ на момент эмиссии щелчка и скорости сближения V . Совки могут издавать щелчки через определённые интервалы времени, минимально равные периоду взмаха (для исследованных нами видов совок этот период примерно равен 30 мс), поэтому очередной эхолокационный импульс совершенно необязательно будет излучён на расстоянии именно 6 см от поверхности преграды. Если бабочка, к примеру, щелкнула на расстоянии 8 см (за пределами расчётной зоны восприятия эха 6 см), то следующий щелчок произойдёт уже на дальности до поверхности преграды менее 5 см (при скорости полёта 1 м/с) и бабочка, восприняв эхо, может не успеть совершить манёвр облёта. Следовательно, даже при высокой частоте повторения щелчков есть вероятность пропуска препятствия. Наиболее неблагоприятный курс движение

насекомого - на центр шара. В этом направлении радиус критической границы зоны реакций на эхостимулы будет максимальным. Для снижения вероятности столкновения значение осевой чувствительности L_a должно быть выше найденной пороговой величины (28 дБ).

Измеренный в поведенческих опытах порог реакций совок *E. paleacea* с учётом влияния пассивного эха от излучателя можно принять равным 34 дБ УЗД (при задержке эха 0.5 мс), соответственно, порог совок *B. satura* с теми же поправками – 28 дБ УЗД (см. рис.58 раздел 5.2.5.). С учётом минимальной амплитуды щелчков порядка 70 дБ УЗД чувствительность эхолокатора составляет $L=36\div 42$ дБ. Эта величина в среднем больше теоретических оценок (29÷36 дБ), т.е. реальное значение эхолокационной чувствительности совок оказалось достаточным для объяснения результатов экспериментов на карусельных установках.

Расчёты также показали, что эхолокационная активность бабочек при тестировании на карусельных установках не превышала 50%, т.е. подопытные совки "не замечали" встречную преграду примерно каждый второй раз. Косвенно данный вывод подтвердили результаты анализа траекторий полета совок среди модельных препятствий: за время между двумя последовательными щелчками бабочки пролетали расстояния, зачастую превышавшие радиус эхолокационного восприятия шаровых препятствий (раздел 5.4.). Эти факты ставят под сомнение возможность полноценной ориентации насекомых, основанной исключительно на использовании эхолокации.

С другой стороны, было замечено, что совки в полёте чаще и регулярнее издавали ультразвуки на свету (Лапшин и др., 1993), из чего можно было бы предположить, что зрительная информация как-то влияет на акустическую активность бабочек. Для проверки возможности взаимодействия зрительной и эхолокационной систем нами были поставлены специальные эксперименты (раздел 6.).

Форма мёртвой зоны. Отличительная особенность импульсных эхолокаторов - наличие зоны нечувствительности к отраженным сигналам (мёртвой зоны) в непосредственной близости от приемопередатчика. Её радиус определяется кратковременной неспособностью воспринимать эхо, следующее с малой задержкой относительно зондирующего импульса, так как последний, обладая значительно большей амплитудой, приводит к перегрузке входных элементов приемного устройства. Для уменьшения радиуса "мёртвой зоны" необходимо в моменты генерации эхолокационного сигнала автоматически выключать на некоторое время вход приемника и тем самым защищать его от перегрузок.

Возможность подавления реакций слуховых рецепторов тимпанального органа бабочек сильными собственными сигналами ранее обсуждена теоретически и затем была проверена экспериментально (разделы 4.7.3., 5.2.5.). Если чувствительность воспринимающей системы после эмиссии зондирующего сигнала восстанавливается не резко, а постепенно за время, близкое к ожидаемой задержке эха (например, как показано на рис.58), то радиус мёртвой зоны должен уменьшаться в направлении максимума обобщенной диаграммы направленности эхолокатора. Диаграмма направленности слуховых органов совок представляет собой лепесток, напоминающий по форме кардиоиду, ориентированный примерно ортогонально продольной оси тела насекомого (пространственные характеристики слуха совок описаны в разделе 4.8.). Таким образом, можно ожидать симметричного сужения размеров "мёртвой зоны" на углах визирования, близких к 90°. В результате такого сужения получается фигура, очень напоминающая зону отсутствия двигательных реакций бабочек на эхо (см. рис.72).

В передней полусфере пространственные зоны чувствительности двух тимпанальных органов совок взаимно перекрываются, образуя область, в которой эхо от шаровой преграды будет восприниматься одновременно по двум слуховым путям (бинаурально) (см. рис.74). Область перекрытия зон чувствительности также оказалась сходной по форме и размерам с экспериментально полученной "мёртвой зоной". Возникла гипотеза, что эффект "мёртвой зоны" связан с неопределенностью оценки углового положения лоцируемых предметов относительно

продольной оси тела насекомого. Расчеты, проведенные на основе результатов электрофизиологических экспериментов, показали, что ожидаемый угол такой неопределенности ($\pm 26^\circ$) меньше ширины раскрытия экспериментально полученной "мёртвой зоны" (примерно $\pm 45^\circ$), т.е. спецификой кодирования бинауральной информации нельзя полностью объяснить пространственные характеристики этой зоны (Лапшин, Фёдорова, 1996).

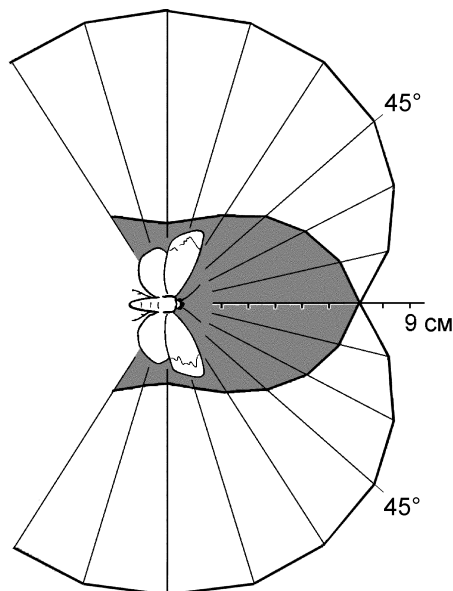


Рис.74. Расчётные границы дальности эхолокационного обнаружения шаровых преград (для передней полусферы). Серым цветом обозначена область, в которой возможно бинауральное восприятие эха.

Третье объяснение сниженной способности бабочек реагировать на предметы в передней полусфере вытекает из выводов предыдущего раздела: бабочки ударялись о преграды, не успев совершить необходимый манёвр облёта. Критическая дальность в осевом направлении нами была принята $D_0=6$ см при скорости бабочки вдоль траектории 1 м/с, при скорости 1.4 м/с это расстояние увеличивается до 7 см. Имеется наблюдение, косвенно "работающее" на последнюю гипотезу: совки, у которых были зафиксированы манёвры после эмиссии щелчков, летали в среднем медленнее, чем те насекомые,

у которых подобные манёвры не наблюдались (раздел 5.4.3.). Эта разница была особенно заметна на малых углах визирования, т.е. при более критичных условиях встречи с преградой. Скорее всего, в формировании "мёртвой зоны" принимали однонаправленное участие все три фактора - именно этим можно объяснить стабильность пространственных характеристик зоны у разных экземпляров совок.

5.6. Эхолокация в системе пространственной ориентации совок

Фактический материал дает основание полагать, что эхолокационная система совок рассчитана в первую очередь на обнаружение предметов в непосредственной близости от летящего насекомого, обеспечивая безопасность движения в "полётном коридоре". Способность бабочек к эхолокации создает условия для более полного и эффективного использования темного времени суток.

Из наблюдений случаев, когда совки стремились к обнаруженному предмету, можно сделать вывод, что эхолокационная информация не определяет однозначно направление движения насекомого. Скорее всего, воспринятое эхо запускает уже подготовленную в ЦНС поведенческую программу, например облёт обнаруженного препятствия или посадочный манёвр. Такой логикой управления моторными центрами можно объяснить малые (порядка 30 мс) латентные периоды активации манёвров после эхолокационного контакта.

Какие альтернативные воспринимающие системы могли бы использовать бабочки для получения информации хотя бы о ближайшем окружении? Можно перечислить как минимум две: приёмники длинноволнового инфракрасного излучения (Кау, 1969) и аэродинамические рецепторы, чувствительные к искажениям воздушных вихрей, сопряженных с собственным движением насекомого.

Приёмники инфракрасного излучения у насекомых пока еще не изучены, но, даже если бабочки и обладают способностью воспринимать такое излучение, встает проблема различения

элементов растительности при низком тепловом контрасте - последнее обстоятельство резко повышает требования к спектральной селективности такого приёмника.

Искажения аэродинамических вихрей не могут нести информацию о положении предметов в передней полусфере перед бабочкой, так как эти вихри остаются в основном позади летящего насекомого (Бродский, 1988). Но бабочка является также источником низкочастотных акустических волн (см. раздел 3.4, рис.14), поэтому сохраняется теоретическая возможность её ориентации в ближнем акустическом поле с помощью трихонидных сенсилл, расположенных на крыльях и теле насекомого.

Можно также допустить, что высокочастотные всплески, возникающие в такт с каждым взмахом (призвуки полёта, см. раздел 3.4., рис.13) наряду с более громкими зондирующими импульсами используются совками при эхолокации на расстояниях порядка нескольких сантиметров (в ближней зоне). Эти сигналы следуют на каждый взмах, диаграммы их излучения при вертикальном положении крыльев ориентированы примерно в том же направлении, что и зоны максимальной чувствительности тимпанальных органов. С учётом высокой чувствительности слуховой системы совок к коротким ультразвуковым импульсам (раздел 5.2.5.) перечисленные факторы в сумме могут обеспечить достаточную эффективность эхолокации при использовании высокочастотных призвуков полёта.

По-видимому, основное назначение локатора совок - обнаружение и сопровождение окружающих предметов около машущих крыльев, т.е. как раз на тех ракурсах, где возможности зрения должны быть снижены из-за больших угловых скоростей смещения элементов окружения. На малых углах визирования (прямо перед насекомым) способность бабочек реагировать на эхо заметно ограничена (Лапшин, 1995). Этот факт также косвенно указывает на то, что зрение и эхолокация в своих возможностях дополняют друг друга.