

7. ПРОТИВОСТОЯНИЕ ЭХОЛОКАЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ И НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Совки и летучие мыши являются первой известной науке парой хищник-жертва, в которой обе стороны используют ультразвуковую эхолокацию для ориентации в пространстве. Естественно полагать, что в процессе коэволюции двух групп трофически связанных объектов их локационные системы развивались в направлении максимально эффективного противодействия возможностям противника (Лапшин, 2002). Поскольку подавляющая часть эволюционных решений является компромиссной, то в рамках такого противостояния неизбежно должны модифицироваться параметры всех основных элементов эхолокаторов: системы генерации и излучения эхолокационных сигналов, приёмники эха и анализаторы данных.

Ещё на начальных этапах постановки проблемы акустического взаимодействия хищников и жертв некоторые из возможных путей сопряжённой эволюции их лоцирующих систем можно предсказать по аналогии с хорошо известными процессами, протекающими в зрительной сфере, например, с развитием различных форм покровительственной окраски, имитационным позированием или преувеличением размеров и так далее. Однако по отношению к эхолокационным системам аналогичные тенденции не всегда являются очевидными.

7.1. Обнаружение звуков, издаваемых другими животными

При эхолокации акустические волны проходят путь, равный удвоенному расстоянию от лоцирующего животного до источника эха, причём большая часть энергии сигнала теряется в процессе отражения за счёт пространственного рассеяния акустических волн. При прямом восприятии чужих эхолокационных сигналов волны проходят путь от излучателя к приёмнику один раз и, как правило, без этапа отражения от каких-либо предметов. Из-за значительно более низких энергетических потерь расстояние прямой связи в несколько раз превышает дальность локационной чувствительности (при фиксированном уровне сигнала на входе приёмника). Эта закономерность составляет физическую основу эффективности раннего обнаружения лоцирующих объектов по их акустическим сигналам. Однако чужие сигналы в общем случае появляются в непредсказуемое время, тогда как момент прихода эха от собственного зондирующего импульса животное может прогнозировать в пределах определённого временного интервала. Например, у совки из-за малых дальностей лоцирования эхосигналы ожидаются в период 0.5-2 мс после излучения собственного щелчка (Лапшин, 1999; Лапшин, Воронцов, 2003). У летучих мышей более сложная стратегия лоцирования: последующий зондирующий пульс излучается после восприятия эха от предыдущего (Айрапетьянц, Константинов, 1970). Такая система подразумевает пролонгацию функции расстояния до источника эха, что также способствует повышению помехоустойчивости системы.

Известно, что ночные бабочки, в том числе и совки, способны обнаружить присутствие в воздухе летучих мышей, восприняв их зондирующие сигналы. Эта сторона эхолокационного противостояния на сегодняшний день является наиболее изученной, главным образом, благодаря исследованиям Редера, Трита и группы под руководством Фулларда.

Согласно взглядам Редера и Трита, при облучении слабым ультразвуком (летучая мышь далеко) совка стремится в полёте развернуться таким образом, чтобы улететь вдаль от их источника. Амплитуда эха от бабочки при этом уменьшается, так как её крылья после маневра, независимо от фазы взмаха, ориентированы примерно ребром к падающей акустической волне (Roeder, Treat, 1961a). При средних уровнях звука совка начинает совершать непредсказуемые и резкие маневры: описывать петли и "нырять" к земле. Длительность такой реакции варьирует в пределах от 0.2 до 1 сек. Ни исследователь, ни летучая мышь не могут заранее предсказать, каким будет последующий маневр насекомого в ответ на облучение ультразвуком. При очень большой громкости бабочка обычно складывает крылья и падает на землю (подавление полёта) (Roeder, 1962; 1967b). Г. Эйджи (Agee, 1969a; 1969b) указал на большую изменчивость и быструю адаптацию реакций бабочек на ультразвук. В присутствии летучих мышей активность

бабочек хаотична в течение 2÷3 минут с начала полёта мыши, но уже через 5÷10 минут никакой разницы между полётом до нападения летучей мыши и в её присутствии не наблюдалось.

Редер и Трит полагали, что вследствие быстротечности процесса атаки у жертвы также нет времени для программирования поведения, поэтому система "рецепция плюс нервный механизм, управляющий поведением" в своем функционировании должна быть простой (Roeder, Treat, 1961a).

Следует отметить, что разделение форм реакций совок на три основных типа (отворот от источника ультразвука в слабом акустическом поле и система резких маневров, либо прекращение полёта при действии сильного сигнала) применительно к реальной обстановке выглядит весьма схематично. Например, в Подмоскowie тёплыми летними вечерами плотность летучих мышей на открытых площадках может быть такой высокой, что приёмник ультразвука (bat-детектор) постоянно регистрирует их эхолокационные сигналы (собственные наблюдения автора на Звенигородской биостанции МГУ и в Приокско-Тerrasном заповеднике). В какую сторону должны при этом лететь бабочки совершенно непонятно, так как направление прихода зондирующих сигналов от мышей всё время меняется. Совки в своём поведении, скорее всего, игнорируют присутствие слабых ультразвуков, хотя они могут вызывать у бабочек мобилизацию системы "готовности к бегству".

Считается, что порхающая цель для летучих мышей значительно привлекательнее, чем просто падающий предмет (Schnitzler et al., 1983; Anderson, Racey, 1993; Grossetete, Moss, 1998), поэтому пассивный маневр бабочки оказывается весьма эффективным. Тем не менее, как показали последующие наблюдения, в природе летучие мыши весьма неразборчивы и пытаются схватить любой движущийся предмет малых размеров (Barclay, Brigham, 1994).

Фуллард (Fullard, 1982) предложил в качестве параметра "хищнической среды" некий "суммарный спектр", в котором интегрированы характеристики локационных сигналов всех насекомоядных летучих мышей, обитающих в данной "среде". Особенности слухового восприятия симпатрических видов бабочек могут отражать стремление обнаружить максимальное количество типов сигналов хищников. У бабочек из тех районов, где мыши особенно многочисленны и активны, наблюдается расширение воспринимаемого частотного диапазона и увеличение чувствительности тимпанальных органов (Fullard et al., 1983; Fullard, 1988).

По предложенной гипотезе можно высказать дополнительное соображение. Ранее было показано, что у летучих мышей имеет место довольно чёткая пищевая специализация (Swift, Racey, 1983; Funakoshi, Yamamoto, 1996), т.е. не все эти воздушные хищники для совок одинаково опасны. В то же время, состояние постоянного испуга или бегства может оказаться для насекомых не менее вредным, нежели незнание о близкой опасности, поэтому для успешного обитания в "хищнической среде" бабочки должны уметь различать виды мышей по специфике их эхолокационных сигналов.

Как известно, слуховые пороги совок на непрерывную последовательность пульсов повышаются с ростом частоты повторения. (Fullard et al., 2003). Такая особенность акустического восприятия в рамках защитного поведения совок может иметь адаптивный смысл: часто повторяющиеся, но малые по амплитуде сигналы следует ожидать от летучей мыши в стадии нападения на другой объект, и, следовательно, в данный момент не представляющей реальной угрозы для насекомого, находящегося на большом расстоянии от хищника.

Известны факты, указывающие на высокую привлекательность для летучих мышей как самих щелчков бабочек (Surlykke, Miller, 1985), так и ритмичных шуршащих звуков, сходных с шумами полета насекомых (Coles et al., 1989; Anderson и Racey, 1993). В этом контексте для лоцирующих совок существенное значение приобретает проблема их самообнаружения перед хищниками.

В последние годы нами было показано, что у летящих совок, издающих эхолокационные щелчки, происходят циклические перестройки области максимальной слуховой чувствительности в диапазоне частот от 40 кГц (непосредственно после момента эмиссии акустического щелчка) до 25 кГц (спустя 12÷15 мс после эмиссии), и, соответственно, обратно (Воронцов, Лапшин, 2002, см. рис.30, 31). Настройка слуховой системы на частоту 40-50 кГц необходима для согласования воспринимающей системы со спектром эха (Лапшин, Воронцов, 2000б). Однако

возникает естественный вопрос, с какой целью после эмиссии щелчка происходит сдвиг оптимума восприятия "вниз" по частоте? Возможно, что, сканируя зоной повышенной чувствительности по частотному диапазону, совки могут ещё до приближения хищника оценить уровень опасности акустического самообнаружения.

Узкополосные приемники в отличие от широкополосных обладают более высокой помехозащищенностью, поэтому сканирование по частотному диапазону зоной резонанса тимпанальной мембраны дает совкам дополнительный выигрыш в реальной слуховой чувствительности. Кроме того, насекомые, способные варьировать частоту оптимума восприятия слуховой системы, могут настраиваться на биологически важные сигналы, либо, наоборот, отстраиваться от помех (например, от призывных сигналов прямокрылых и цикад). Кроме того, сканирование дает им возможность анализировать спектры длительных звуков (последовательный частотный анализ) и, как следствие, различать видоспецифические особенности эхолокационных криков летучих мышей.

Из всего сказанного может сложиться впечатление, что эхолокация для совок - занятие неоправданно опасное. Тем не менее, влияние летучих мышей может также стимулировать развитие эхолокационных способностей у бабочек. Дело в том, что насекомые с поврежденными концами крыльев начинают заметно "шуршать" в полёте. Причин тому, по-видимому, три: нарушение процесса срыва воздушного потока с поврежденных кромок крыльев, переломы жилок и нарушение целостности крыловых ячеек. Эти дефекты акустически демаскируют насекомых перед хищниками. Повреждения крыловой поверхности также снижают маневренность насекомого. Таким образом, качество аэродинамики крыльев и их структурная целостность во многом определяют тот резерв времени, который есть у бабочки для избегания нападения летучей мыши. По-видимому, совки в природе могут повреждаться при ударах о твердые предметы, такие как хвоя и ветки. Использование эхолокации уменьшает вероятность механических повреждений крыльев, т.е. оправдано с точки зрения повышения индивидуальной безопасности при нападении хищников (Лапшин, 1999).

Целенаправленное изучение поведенческих реакций летучих мышей на щелчки совок пока не проводилось. Такое направление исследований в рамках обсуждаемой темы представляется на сегодняшний день наиболее перспективным, поскольку в общих чертах ясна методика подобной работы. Например, регистрируя ультразвуковые сигналы мышей, можно оценить их интерес к источнику синтезированных щелчков.

До сих пор считалось, что летучие мыши обнаруживают бабочек по отражённым эхосигналам или по шуму, сопровождающему полёт жертв, тогда как бабочки способны обнаружить летучую мышь только по её эхолокационным сигналам. Однако, как недавно нами было выяснено, совки (в частности, *E. paleacea* и *B. satura*) обладают очень высокой слуховой чувствительностью - пороги поведенческих реакций на ультразвук этих бабочек составляли 12÷30 дБ УЗД (см. рис.30, 31 раздела 4.3.3.). Такой чувствительности может оказаться вполне достаточно для обнаружения шумов, сопровождающих взмахи крыльев летучих мышей, т.е. эхолокационное противостояние в своих элементах становится как бы "симметричным" по акустическим признакам контрагентов. К сожалению, объективные данные по шумам полёта рукокрылых пока отсутствуют.

7.2. Снижение громкости зондирующих сигналов и общего времени акустического присутствия в воздухе

Эта тема непосредственно связана с предшествующей и логически из нее вытекает. Тенденция к снижению громкости зондирующих сигналов характерна и для совок, и для многих видов летучих мышей (Anderson, Racey, 1991; Faure et al., 1993; Faure, Barclay, 1994; Fullard, Dawson, 1997). Подобные решения, в свою очередь, приводят к существенной модификации параметров слуховой системы и стратегии эхолокационного поведения животного. Для иллюстрации можно привести пример. Снижение акустической заметности, например летучей мыши, достигается уменьшением громкости её эхолокационных сигналов. При этом амплитуда эха на входе слуховой системы животного также будет меньше, но при сохранении прежнего уровня шумов. Как следствие, снижается помехоустойчивость системы и, как следствие, дальность её действия

и надёжность. Возможны два пути компенсации негативных последствий уменьшения громкости лоцирующих сигналов. Первый путь - увеличение размеров и усложнение формы ушных раковин (Obrist et al., 1993). Такое решение, в свою очередь, влечёт за собой увеличение фронтальных габаритов животного и ухудшение его аэродинамики. Второй путь - использование информационно избыточных эхолокационных сигналов и, как следствие, усложнение механизмов обработки акустической информации в ЦНС. Как известно, в эволюции эхолокационных систем летучих мышей были реализованы оба эти принципа (Айрапетьянц, Константинов, 1970). Ушаны (Plecotus) при поиске насекомых склонны полагаться, в первую очередь, на собственный слух. Длина ушной раковины у этих животных или равна, или даже превышает длину тела (что, собственно, и определило их название).

В деле акустического маскирования собственного присутствия в воздухе также далеко продвинулись представители другого крупного семейства летучих мышей - подковоносы (Rhinolophidae): при нападении на бабочек они резко снижают амплитуду эхолокационных сигналов, либо вообще перестают их излучать, ориентируясь при этом исключительно на звуки самих насекомых (Айрапетьянц, Константинов, 1970).

Так как совки составляют существенную часть пищевого рациона летучих мышей (Милянковский, 1970; Funakoshi, Yamamoto, 1996; Anderson, Racey, 1991), влияние этих хищников на акустическое поведение бабочек должно быть очень существенным. Это влияние сказывается в первую очередь на динамике спонтанной акустической активности совок - для уменьшения риска нападения насекомым следует сокращать время своего акустического присутствия в воздухе.

На начальных этапах исследования эхолокации у совок редкость и нерегулярность эмиссии щелчков, свойственная этим бабочкам, вызывали сомнение в способности этих насекомых к лоцированию (Лапшин, 1995). Затем, в специально поставленных опытах с предъявлением совкам изображений движущихся им навстречу тёмных предметов, было показано, что эхолокационная система совок работает в тесной взаимосвязи со зрением (Лапшин, 1996; раздел 6.1.). Появление препятствий в поле зрения бабочек вызывает у них активизацию эмиссии щелчков. После обнаружения встречного предмета темп генерации щелчков поддерживается на высоком уровне всё время эхолокационного сопровождения препятствия и ещё несколько секунд после потери с ним акустического контакта (Лапшин, Воронцов, 2000б; раздел 5.2.). Так за счет координированной работы зрения и эхолокации совки сокращают время своего акустического присутствия в воздухе.

7.3. Смещение частотных спектров сигналов летучих мышей в область пониженной чувствительности слуховой системы жертв

Некоторые бульдоговые летучие мыши (например, *Tadarida teniotis*, Molossidae) используют узкополосную эхолокацию с низкой несущей частотой, 11÷13 кГц (Fullard et al., 1991). Эти хищники кормятся, главным образом (90% от общего количества), крупными тимпанатными чешуекрыльями (Rydell, Arlettaz, 1994). В данном случае мы имеем пример смещения несущей частоты эхолокатора хищника в область низкой слуховой чувствительности потенциальных жертв. Африканские летучие мыши родов Nycteridae, Megadermatidae, и некоторые Hipposideridae при собственной эхолокации используют сигналы с низкой интенсивностью и с высокочастотными компонентами, что также затрудняет их обнаружение бабочками (Fenton, Fullard, 1979). Подобным стратегиям совки могут противопоставить сканирование по частоте оптимумом слуховой системы (см. выше).

7.4. Предупредительное акустическое поведение

Медведицы (Arctiidae) - сумеречные и ночные бабочки, обладающие яркой окраской. Медведицы таксономически близки совкам, одно время их даже объединяли в одно семейство. У арктид давно известны звукоизлучающие органы - тимбалы, при помощи которых бабочки способны генерировать серии щелчков (Кузнецов, 1915; Blest et al., 1963). Представители многих видов медведиц имеют специальные железы, продуцирующие вещества (например, холинэстеразу), которые делают бабочек не то, чтобы ядовитыми, скорее, неприятными на вкус

(Rothschild et al., 1970). Отсюда становится понятным назначение яркой раскраски медведиц. Было высказано предположение, что щелчки медведиц также несут защитную функцию - бабочки предупреждают летучих мышей о своей несъедобности (Blest, 1964; Covalt-Dunning, 1968; Acharya, 1990). Использование акустической эмиссии особенно оправдано в темное время суток, когда предупреждающая расцветка крыльев бабочек плохо видна.

В целом факты подтверждают гипотезу о защитной функции щелчков: при облучении ультразвуком медведицы большинства видов (но не все) издают серии акустических импульсов. Аналогичный эффект можно получить при помощи тактильной стимуляции. Мыши, однажды попробовав щелкающую медведицу, в дальнейшем стараются избегать подобных целей (Surlykke, Miller, 1985). По сравнению с более крупными видами, меньшие по размеру медведицы чаще испускают звуки с более высокой амплитудой и темпом повторения импульсов (Fullard, Fenton, 1977). Эту закономерность авторы связывают с общим предпочтением летучими мышами мелких насекомых.

Тимбалы арктид - парные образования, расположенные на метэпистернах. Поверхность тимбала у многих видов пересекают специальные бороздки, облегчающие потерю механической устойчивости утонченной кутикулы при механической деформации. Количество таких борозд и их ориентация существенно различаются у представителей разных видов. Сокращение специальных мышц вызывает деформацию поверхности тимбала, вследствие чего возникает серия щелчков (Fullard, Heller, 1990). Форма и количество борозд на тимбале определяют частотные характеристики каждого щелчка и их количество в одной серии. Спектральные максимумы расположены в диапазоне 30÷90 кГц (Fenton, Roeder, 1974).

Акустическая активность тех или иных видов медведиц прямо не зависит от наличия у бабочки специального рельефа на поверхности тимбалов - известны, например, виды, у которых нет борозд, но которые, тем не менее, способны излучать щелчки. При ровной поверхности тимбала бабочка может издавать два щелчка на один цикл: один при деформации кутикулы, а второй - при снятии механического напряжения. Фуллерд показал, что способность арктид разных видов реагировать щелчками на акустическую стимуляцию коррелирует с сезонной активностью симпатрических летучих мышей (Fullard, 1977). Способность арктид к эхолокации пока неизвестна, однако никаких принципиальных ограничений к этому нет.

У совок при очень активных маневрах в терминальной стадии нападения летучих мышей возможна генерация нескольких щелчков, в первую очередь, за счет каскада разрывов зон сцепления крыльев с телом. Особенно сильно этот эффект должен проявляться при механическом захвате бабочки хищником. Нельзя исключить, что такие звуки, называемые также "сигналами протеста", могут вызвать у хищника либо испуг, либо кратковременное замешательство, достаточное для выполнения бабочкой спасительного манёвра.

7.5. Мимикрия

Мимикрия - подражательное сходство незащищённых животных с защищёнными или несъедобными (бейтсовская мимикрия). Это явление широко распространено в зрительной сфере. Подражание в смысле защиты от хищников эффективно в том случае, когда имитаторы (например, совки) обитают в тех же биотопах и активны в то же время, что и модели (например, медведицы, которые защищены специальными веществами, отпугивающими хищников). Акустическая мимикрия очень маловероятна у тех видов совок, на которых был получен основной массив наших данных, так как медведицы, предупреждающие летучих мышей щелчками о своей несъедобности, например, *A. saja* (Surlykke, Miller, 1985), в средней полосе России активны в июле - начале августа, а пики лёта большинства использованных нами видов совок приходятся на вторую половину августа и сентябрь. Кроме того, есть факт, который трудно объяснить с точки зрения защитного поведения - увеличение средней частоты эмиссии щелчков, стабильно наблюдавшееся у совок после потери акустического контакта со стимулирующей аппаратурой (т.е. без стимуляции).

В целом, возможность мимикрии у ночных чешуекрылых отрицать нельзя, но конкретные примеры пока ещё неизвестны.

7.6. Постановка акустических помех

Фуллард с соавторами выдвинул идею о том, что щелчки некоторых видов медведиц могут действовать как помеха эхолокационной системе летучих мышей (Fullard et al., 1979). В качестве обоснования своей гипотезы авторы указали на определенное сходство спектрально-динамических характеристик щелчков медведиц с сигналами летучих мышей в терминальной стадии нападения. Были проведены теоретические расчеты (Miller, 1983; Surlykke, Miller, 1985), основанные на представлениях о принципах обработки эхолокационной информации в слуховой системе мышей (Simmons, 1980; Simmons, Stein, 1980), которые не подтвердили эффективность защиты бабочек при помощи акустических помех.

Ли Миллер высказал также идею, что парные щелчки медведиц могли бы служить для имитации пары сигналов эмиссия - эхо и вызывать отклики нервной активности в мозге летучей мыши, соответствующие фиктивной цели (Miller, 1983). Последовавшие затем исследования способности приученных летучих мышей дискриминировать цель на фоне искусственных щелчков в одном случае дали отрицательный результат (Surlykke, Miller, 1985), в другом - показали незначительное ухудшение дискриминации цели по дальности (Miller, 1991).

Фуллардом были сформулированы основные принципы выбора стратегии акустической активности бабочек при нападении на них летучих мышей: если звуки отпугивающие (например, насекомое ядовитое или неприятное на вкус), то бабочка должна излучать их как можно быстрее после обнаружения мыши, чтобы хищник имел достаточно времени для анализа и интерпретации этих звуков. Однако, если звуки бабочки дезориентируют мышь, они должны испускаться на поздней стадии нападения, не оставляя мыши времени для их анализа (Fullard et al., 1994).

В природе идея постановки акустических помех реализовали медведицы *Cynia tenera*. Эти бабочки способны генерировать плотную пачку щелчков с амплитудой порядка 100 дБ УЗД, т.е. в 30 раз более громкими, по сравнению со щелчками совок. Щелчки медведицы издаются в терминальной стадии нападения летучей мыши, после чего хищник прекращает атаку и резко отворачивает в сторону (Fullard et al., 1994). По мнению Фулларда медведицы *C. tenera* идентифицируют специфический ритм повторения акустических пульсов нападающей летучей мыши как характерный признак её близости и в последний момент своими щелчками нарушают нормальную работу сонара хищника (Fullard, 1984).

В связи со всем сказанным следует более четко разграничить различные формы акустического взаимодействия бабочек и летучих мышей. Если придерживаться классификации, предложенной самим Фуллардом с соавторами (Fullard et al., 1994), то щелчки насекомых могут выступать: 1) как сигналы, предупреждающие мышь о несъедобности жертвы, 2) как помехи их локатору, 3) как эхо от несуществующих предметов (ложные цели) и 4) как просто звуки, способные отпугнуть хищника. В работах, посвященных проблемам постановки бабочками помех, как правило, отсутствуют такие разграничения, что создает постоянную неопределенность при интерпретации результатов.

В приведенных выше источниках наиболее неоднозначно используется термин "помеха" (jamming). Это понятие можно понимать в широком смысле, т.е. все то, что мешает жить, а можно и в узком: помехи - это акустические сигналы, нарушающие правильную работу локатора. Именно в таком, "узком" смысле использовали термин "помеха" Сюрликк и Миллер, судя по тем методам (корреляционный анализ), которые они применяли для оценки эффективности действия щелчков медведиц на сонар летучих мышей (Surlykke, Miller, 1985). Выделение сигнала из шума требует времени, а при его дефиците, связанном, например, с быстрым полетом, в ЦНС мыши на фоне помех возможен срыв пространственного сопровождения цели. Поэтому щелчки медведиц *C. tenera* в принципе могут быть средством подавления работы локатора.

Фуллард с соавторами, обсуждая механизм действия щелчков медведиц *C. tenera*, не проводят четкой грани между вариантами 2-4. Они предполагают, что бабочка за счет непрерывного треска периодически попадает отдельными импульсами в те временные окна, когда мышь ожидает эхо от собственных сигналов - так, по их мнению, можно создать впечатление о присутствии в пространстве ложных целей (Fullard et al., 1994). Однако говорить

об имитации медведицами ложных целей пока еще нет оснований. Отличить эхо от некоррелированного шума может даже человек: субъективная разница между сигналами примерно такая же, как между гулкой и шумной комнатами.

Вопрос о способности бабочек создавать активные помехи летучим мышам правомерно ставить после подробного анализа помехозащищённости сонара хищников. Есть основание считать, что летучие мыши очень эффективно могут отстраиваться от помех различного происхождения. Известно, что эти животные обитают большими колониями в пещерах и других замкнутых пространствах, зашумлённых громкими криками других особей и дополнительно усиленных реверберацией (Roeder, Fenton, 1973). Все эти звуки, выступающие как помехи, имеют практически одинаковые акустические параметры, т.е. их фильтрация по частотным и временным признакам чрезвычайно затруднена. Тем не менее, летучие мыши в такой какофонии практически не сталкиваются со стенами и друг с другом, из чего прямо следует, что устойчивость их сонара к мешающим сигналам очень высока. По-видимому, формулировка задачи о постановке бабочками помех сильно опередила интерес к помехозащищённости локатора мышей, так как адекватные данные по этой теме стали появляться сравнительно недавно (например, Masters, Raver, 1996).

У совок генерация эхолокационного щелчка возможна только при определенной ориентации крыльев относительно тела насекомого (раздел 3.1.3.). При интенсивной эмиссии в определённых условиях бабочки щёлкают с частотой маховых движений, т.е. 30÷40 раз в секунду. Такие сигналы никаким образом не могут служить в качестве помех локатору летучих мышей (Surlykke, Miller, 1985). Скорее наоборот, они будут выступать для хищников в качестве "звонка к обеду". По-видимому, совки догадываются об опасности акустического самообнаружения: внешние ультразвуки, несинхронизированные с собственными щелчками бабочек вызывают у них подавление спонтанной акустической эмиссии (Лапшин, Воронцов, 2000а).

7.7. Имитация ложных целей

Имитация ложных целей является одним из частных случаев постановки помех. В отличие от сплошной помехи, которая "забивает" воспринимающую систему хищника, при имитации ложной цели мешающие сигналы формируются таким образом, чтобы у контрагента возникало ощущение присутствия в воздухе материального предмета: либо очень аппетитной цели, либо чего-то пугающего. Помехи типа ложных целей более эффективно подавляют нормальную работу локатора по сравнению со звуками, не связанными с зондирующими сигналами (Masters, Raver, 1996), причём наиболее значимы в этом смысле мешающие сигналы, непосредственно (в пределах временного окна шириной 1.5 мс) предшествующие эхо (Miller, 1991). Близкие по смыслу оценки были получены в электрофизиологических экспериментах при отведении активности от латеральной петли (*lemniscus lateralis*), входящей в центральный слуховой путь ЦНС летучих мышей (Tougaard et al., 1998).

Следует обратить внимание, что полноценная имитация ложной цели - довольно сложная задача. Если бабочка после восприятия зондирующего сигнала от мыши будет быстро отвечать ей собственным щелчком, то она сможет сформировать для хищника некое подобие цели, но с большим кажущимся расстоянием относительно насекомого (за счёт добавления к временной задержке латентного периода собственного ответа). Летучая мышь в первую очередь будет обрабатывать более "близкий" источник эха, поэтому такая имитация ложной цели бессмысленна. Другой вариант - сформировать ложное эхо с упреждением перед последующим зондирующим пульсом в серии. Эта задача осложняется тем, что интервалы между отдельными пульсами, испускаемыми мышью, варьируют и зависят от многих факторов. Для определения тенденции измерения периода следования пульсов необходимо проводить довольно сложные вычисления в малые сроки, исчисляемые десятками миллисекунд. Кроме того, акустические пульсы мышей, как правило, имеют определённую структуру, анализ которой в варианте отражённого сигнала позволяет дискриминировать насекомое на фоне растительности. Пока у бабочек неизвестны механизмы для имитации сигналов такого рода.

Возможно также формирование определённого типа ложных целей, которое не требует синхронизации прямых и ответных сигналов, например, акустическая имитация летящей навстречу летучей мыши другой особи. Поскольку многие виды летучих мышей живут колониями, у них

должны быть свои правила "дорожного движения" для предотвращения столкновений животных в воздухе. Вероятность столкновения двух хищников резко возрастает около входа в общее жилище и на встречных курсах при подлете к жертве, поэтому допустимо предположить, что бабочки *C. tenera* своими щелчками имитируют летящую навстречу мыши её алчущую соплеменницу (своеобразная форма мимикрии). В таком контексте речь должна идти уже не о нарушении работы локатора хищника при действии помех, как это считает Фуллард, а об имитации опасной, но повторяющейся поведенческой ситуации, к которой у летучих мышей не выработано привыкание.

7.8. Модификация эхолокационных сигналов с целью искажения представления о свойствах их источника

Ещё на ранних этапах исследования акустического поведения совок было обнаружено, что в своей спонтанной активности они тяготеют к ритмам эмиссии с периодами, кратными целому числу периодов взмаха крыльями. Другими словами, за время между двумя щелчками бабочка совершает два-три взмаха, явно избегая режима один щелчок на взмах (см. рис.5, 6; раздел 3.1.4.). Уменьшение средней частоты повторения зондирующих щелчков приводит к снижению эффективности эхолокации, поэтому эффект "кратного деления" должен иметь какой-то вполне определенный биологический смысл.

Имеются наблюдения, что мелкие бабочки в большей степени подвергаются риску атаки со стороны летучих мышей (Fullard, 1977). В свою очередь, у меньших по размерам совок в среднем выше частота крыловых взмахов. Летучая мышь может оценить частоту маховых движений бабочки по характерному рисунку амплитудной модуляции эха от собственных зондирующих криков, либо воспринимая ритмичные шумы полёта насекомого. Наиболее сильные поведенческие ответы у летучих мышей зарегистрированы при предъявлении им насекомых-приманок, машущих крыльями с частотой 40-60 с⁻¹ (Schnitzler et al., 1983) - типичный диапазон частоты маховых движений мелких совок. Соответственно, большие по размерам насекомые реже машут крыльями (естественно, в рамках морфологически подобных групп). Редкие, но ритмичные щелчки, следующие на два - три взмаха крыльями, могут создать у летучей мыши впечатление присутствия какого-то крупного и, следовательно, сильного насекомого. Приёмы "преувеличения размеров" очень распространены среди представителей позвоночных. В этом плане имитация бабочками большого животного может оказаться вполне адекватной адресатам демонстрации - мелким видам летучих мышей, предпочитающим не нападать на крупную добычу (Fullard, 1977; Funakoshi, Yamamoto, 1996).

Всё выше сказанное относится к ритмичной эмиссии щелчков, однако значительно чаще у совок при спонтанной акустической активности наблюдается режим, при котором коэффициент кратности существенно варьирует от интервала к интервалу. В таких случаях серии эхолокационных щелчков бабочек уже могут не ассоциироваться с какими - либо ритмичными процессами, прежде всего, с маховыми движениями крыльев. Редко повторяющиеся щелчки совок в ультразвуковом диапазоне трудно отличить от коротких акустических всплесков абиотического происхождения, например, от падения капель воды с листьев.

Тенденции в формировании различных аспектов эхолокационного противостояния хищников и их жертв могут быть реализованы в рамках любых дистантных локационных систем (эхолокация, электрорецепция или, даже, радиолокация), обладатели которых находятся во взаимном противостоянии. Например, имеются данные, что некоторые сельдевые рыбы способны воспринимать ультразвуки (Mann et al., 1997). Возможно, эти наблюдения инициируют серию работ, аналогичную по теме взаимодействию бабочек и летучих мышей, но только в "водном" варианте речь, скорее всего, пойдёт о противодействии рыб и дельфинов. В этом же контексте может также оказаться перспективным исследование электрического взаимодействия хищников и жертв среди электролоцирующих рыб.

Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; отв. ред. Н.А. Тамарина; М.: Наука, 2005. 206 с.
Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; Москва, 2006. 126 с. (Электронная версия)