

Д.Н. ЛАПШИН, М.В. ФЕДОРОВА

**РЕАКЦИИ ТИМПАНАЛЬНЫХ ОРГАНОВ СОВОК
(*AMPHIPYRA PERFLUA*: *NOCTUIDAE*) НА ИМПУЛЬСНЫЕ
УЛЬТРАЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ***Институт проблем передачи информации РАН. Москва
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

Проведен сравнительный анализ реакций тимпанальных органов совок на одиночные и парные акустические щелчки. Показано, что разряд рецепторов А1 в ответ на одиночные стимулы, следующие с частотой 25 Гц, включает не более четырех спайков, причем латентный период ответов с ростом амплитуды стимулов сначала убывает, а при уровнях превышения порога чувствительности более 10 дБ - увеличивается. При действии парных щелчков, следующих с интервалом 0,15—1 мс, чувствительность рецепторов увеличивается минимум на 3 дБ. Временное разрешение тимпанального органа составляет 4-5 мс. Полученные результаты обсуждаются с точки зрения эхолокационной ориентации совок.

Бабочки семейства Noctuidae способны издавать в полете короткие ультразвуковые щелчки [1, 8, 12]. Поведенческие опыты показали, что летающие в темноте совки могут избегать столкновений с преградами только на фоне эмиссии ими звуковых сигналов [3]. Эти результаты позволили предположить, что в темное время суток совки используют импульсную эхолокацию для ориентации в пространстве.

Для понимания работы эхолокационной системы бабочек важны физиологические данные о чувствительности и временном разрешении их слуховых органов при действии коротких стимулов, сходных с зондирующими сигналами. К параметрам приемного устройства, которые лимитируют возможности эхолокатора в целом, можно отнести:

пороговую чувствительность, определяющую максимальный радиус действия и надежность обнаружения препятствий;

временное разрешение, необходимое для разделения собственного зондирующего импульса и следующего за ним эха. В свою очередь эхо-сигнал может иметь сложную временную структуру в результате отражения звука от предметов, находящихся на разных расстояниях до локатора. Способность разделять отдельные компоненты такого сигнала определяет линейное разрешение системы в глубину пространства;

динамический диапазон и точность представления амплитуды входного сигнала. У совок оценка направления прихода звука осуществляется по бинауральным различиям [10, 13], т.е. на основе амплитудного анализа, следовательно, оба эти параметра приемника накладывают ограничения на точность угловой локализации источника эха.

Впервые оценка пороговой чувствительности тимпанальных органов (ТО) совок двух видов к коротким акустическим сигналам сделана Жантиевым с соавт. [1]: *Varathra brassicae* – 61 дБ УЗД и *Agrotis segetum* - 65 дБ УЗД. Для парных импульсных стимулов, следующих с малыми интервалами (0,6-3 мс), пороги оказались ниже на 3-4 дБ [2]. Этот эффект можно объяснить временной суммацией на уровне слухового рецептора А1. В той же работе приведены первые данные о временном разрешении тимпанального органа совок (4 мс) при действии коротких щелчков с околопороговой амплитудой. Полученная оценка совпадает с более ранними данными [17], основанными на результатах стимуляции ТО модулированным по амплитуде

шумом. Однако пока остался открытым вопрос о влиянии уровня входного сигнала на временное разрешение рецепторов.

Целью данной работы было изучение реакций периферической слуховой системы совок на импульсные сигналы, сходные с собственными щелчками бабочек, и особенностей восприятия парных щелчков, следующих друг за другом с задержкой 0,15-10 мс.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, код проекта № 94-04-13166-а.

Материал и методы

В опытах использовали совок *Amphipyra perflua* F., отловленных на свет ртутно-люминесцентной лампы в окрестностях Москвы в августе 1994 г. Вскрытие торакса производили с латеральной стороны по методике, описанной Лехтенбергом [9]. Активность нейронов в тимпанальном нерве регистрировали экстраклеточно вольфрамовым электродом. После усиления электрофизиологические ответы записывали на магнитную ленту. Всего в опытах было использовано 12 особей обоего пола.

Препараты стимулировали одиночными или парными короткими акустическими сигналами, сходными с собственными щелчками бабочек (частота заполнения 46 кГц, длительность 50 мкс [1]) (рис. 1). В опытах использовали генератор ГЗ-56А со специальной приставкой, позволявшей формировать из непрерывного синусоидального сигнала короткие импульсы с заданными параметрами. Источником звука служил конденсаторный излучатель с неравномерностью амплитудно-частотной характеристики ± 5 дБ в диапазоне 15-90 кГц. При его калибровке был использован комплекс RFT-00023 с микрофоном МК301 (1/4") в режиме измерения пиковой амплитуды акустического давления (в дБ УЗД). За 0 дБ УЗД принято значение 0,00002 Па.

Период повторения одиночных или парных стимулов во всех опытах был постоянным и составлял 40 мс. Интервал между отдельными импульсами в паре варьировали в ходе эксперимента в пределах 0,15-10 мс.

Препараты облучали сериями по 100 стимулов с фиксированной комбинацией параметров. Эксперименты проводили в лабораторных условиях при температуре 18-20°C. Накопленную на магнитной ленте информацию в дальнейшем обрабатывали на компьютере.

Результаты

Реакция на одиночные импульсы. Тимпанальный нерв совок включает афферентные волокна двух слуховых рецепторных клеток - А1 и А2 - и Б-клетки, которую считают проприоцептором [18]. Как правило, Б-клетка проявляет регулярную спонтанную активность, на которую не влияет звуковая стимуляция, и легко распознается в ответах тимпанального нерва по амплитуде спайков, превышающей разряды слуховых рецепторов [11]. Последние имеют сходные частотные характеристики, но различаются по динамическому диапазону: при действии тональных стимулов пороги чувствительности клетки А1 на 20 дБ ниже, чем клетки А2 [15]. В наших экспериментах при стимуляции короткими щелчками в электрофизиологических реакциях ТО спайки рецептора А2 обнаружены не были, и зарегистрированные импульсы можно считать ответами А1.

В начале каждого опыта измеряли порог чувствительности рецептора А1 тимпанального органа при действии одиночного щелчка. В качестве критерия порога в данной работе принята

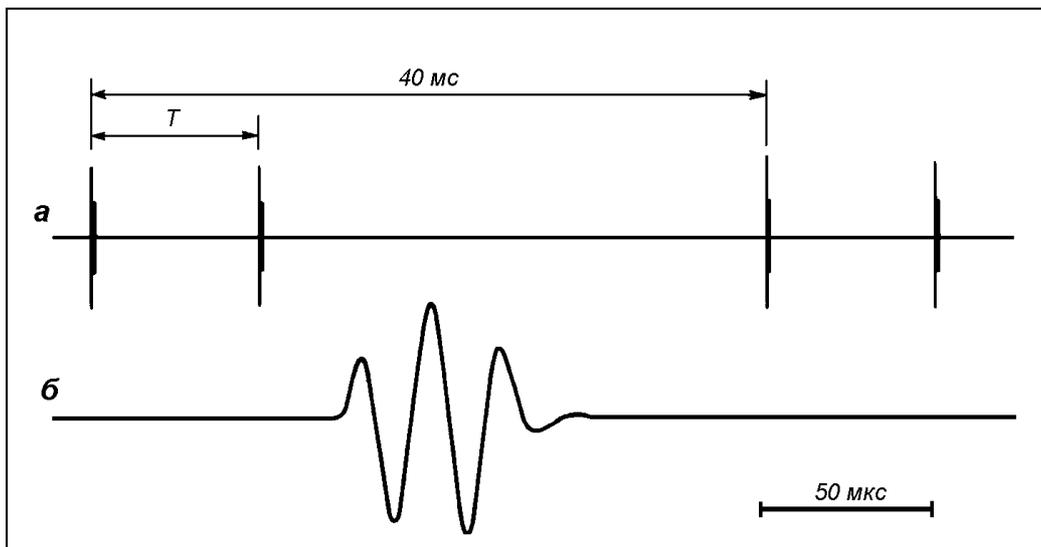


Рис. 1. Стимулирующий сигнал: *a* - временные соотношения в парном стимуле, *б* - осциллограмма отдельного щелчка.

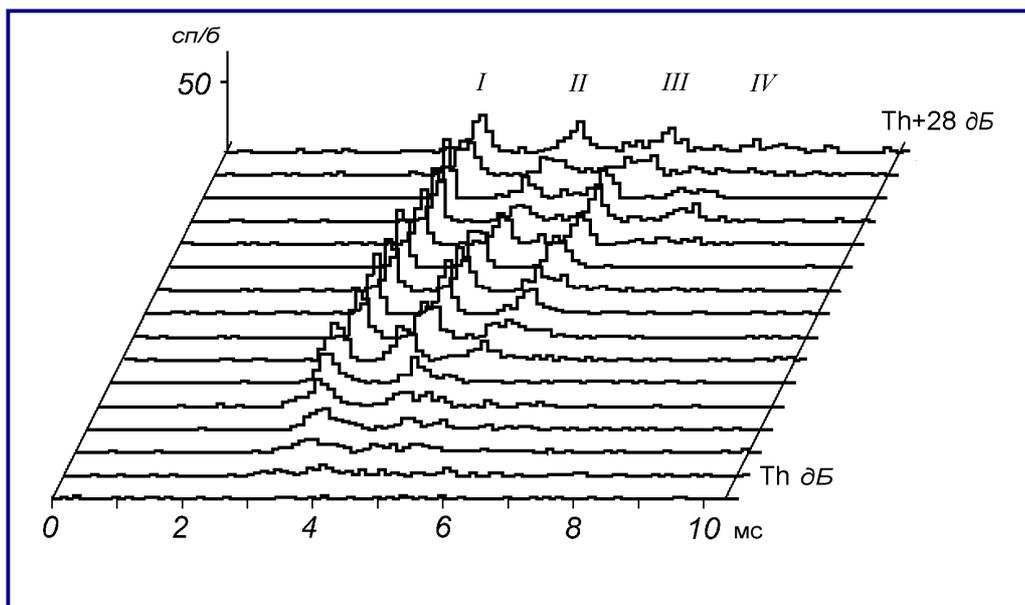


Рис. 2. Постстимульные гистограммы ответов рецепторов А1 на одиночные импульсные стимулы. По горизонтальной оси - время с момента предъявления стимула, по вертикальной оси - количество спайков в одном канале накопления (спайк/бин), по наклонной оси - относительная амплитуда стимула от Th-2 до Th+28 дБ. Th - пороговая амплитуда (61 дБ УЗД). Шаг дискретизации - 0,1 мс/бин.

вероятность появления спайка в ответе, равная 0,8. Величина порога (Th) составляла $Th = 61 \pm 1$ дБ УЗД.

При изучении влияния амплитуды стимула на реакции тимпанального органа уровень сигнала увеличивали дискретно с шагом 2 дБ, начиная с подпорогового уровня Th-2 дБ (т.е. ниже порога на 2 дБ). Результаты одного такого опыта в виде семейства постстимульных гистограмм (ПСТГ) представлены на рис. 2.

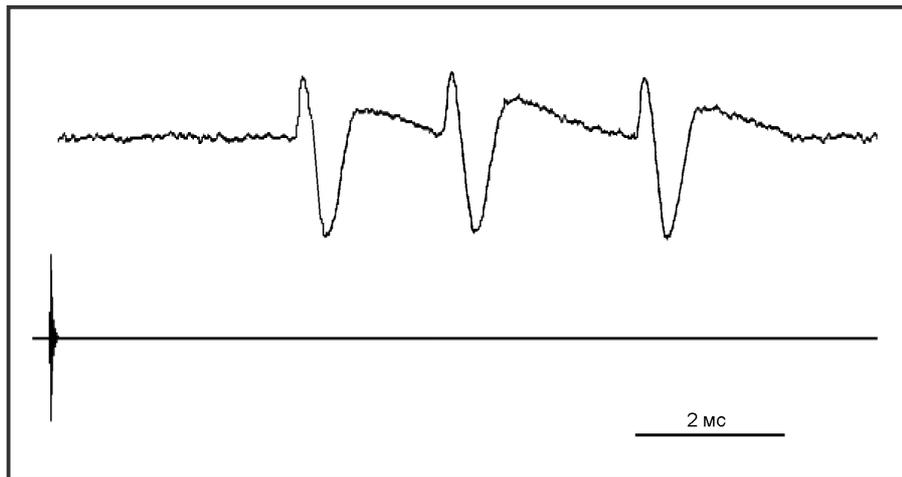


Рис. 3. Электрофизический ответ рецептора A1 на одиночный импульсный стимул с пиковой амплитудой 75 дБ УЗД.

В зависимости от пиковой амплитуды стимула рецептор A1 мог отвечать на каждый акустический импульс одним или несколькими (до четырех) спайками (рис. 3). Номер спайка определяли по его положению на временной шкале относительно стимулирующего щелчка. Другими словами, если разряд рецептора возникал, например, через 6,5 мс после действия стимула (в зоне II пика на рис. 2), то его считали вторым независимо от того, был перед ним еще один спайк или нет.

На пороговом уровне разделить первые и вторые спайки в ответах не представлялось возможным вследствие большой дисперсии распределения разрядов во времени (рис. 2). В диапазоне амплитуд от Th+2 до Th+6 дБ положение первого спайка в ответе постепенно стабилизировалось. Значения вероятностей появления первого ($p1$) и второго ($p2$) спайков в этом диапазоне различались незначительно (рис. 4).

На графике рис. 5, а, отражающем среднестатистическую зависимость количества импульсов в разряде рецептора от уровня стимула (коэффициент R) первоначальный быстрый рост ответа обеспечивался фактически параллельным увеличением величин $p1$ и $p2$ с нарастанием амплитуды стимулирующего сигнала.

С уровня (Th+6) дБ и выше в ответах рецептора наблюдался третий спайк. Вероятность его появления ($p3$ на рис. 4) резко возрастала в диапазоне (Th+8) - (Th+10) дБ. При больших амплитудах крутизна графика $p3$ резко снижалась, т.е. диапазон перехода от двух - к трехимпульсному ответу составлял всего 2-3 дБ. Увеличение коэффициента R на рис. 5, а в зоне III определялось соответствующим ростом величины $p3$.

Дальнейшее повышение амплитуды сигнала до Th+16 дБ не сопровождалось какими-либо заметными изменениями в разрядах рецептора A1. При уровнях стимула более Th+16 дБ в ответах этой клетки можно было зарегистрировать четвертый спайк, однако вероятность его появления не превышала 0,6 даже после выхода графика $p4$ на горизонтальное плато при Th+22 дБ и выше (рис. 4).

В диапазоне уровней (Th+18) - (Th+28) дБ наблюдалось снижение вероятности появления второго спайка в разрядах рецептора $p2$ (рис. 4).

На рис. 5, б представлен график изменения среднего значения латентного периода первого спайка в зависимости от уровня стимула. В диапазоне (Th+2) - (Th+10) дБ его величина уменьшалась с ростом амплитуды от 4,2 до 3,3 мс, при больших уровнях начинался обратный процесс.

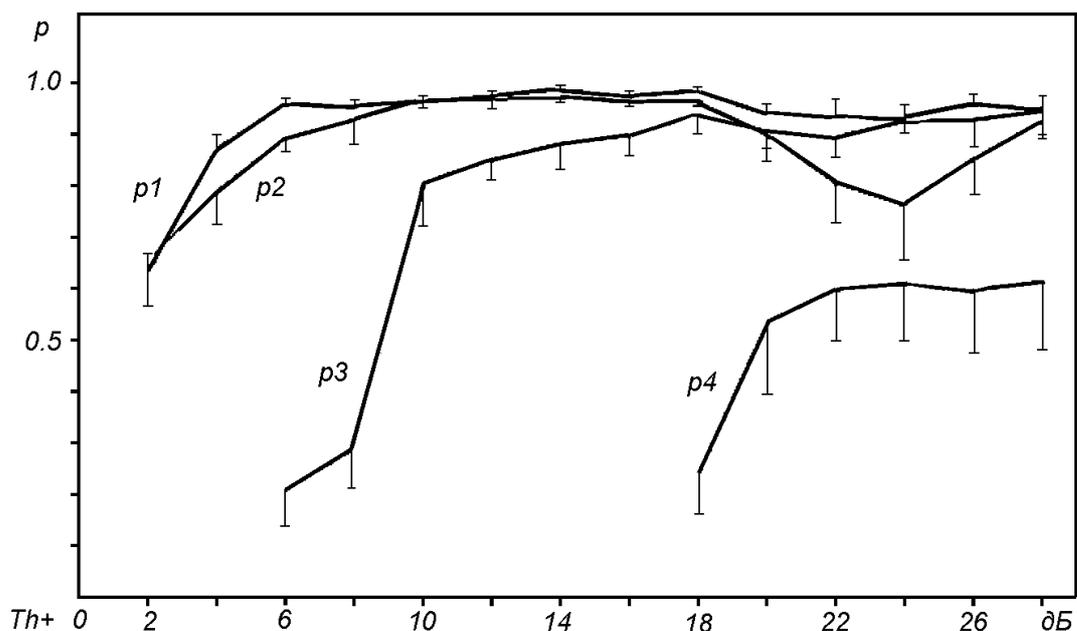


Рис. 4. Графики вероятности появления очередных спайков в ответе тимпанального нерва в зависимости от амплитуды стимула. Цифровые индексы соответствуют порядковым номерам спайков в электрофизиологическом разряде. Указаны ошибки средних.

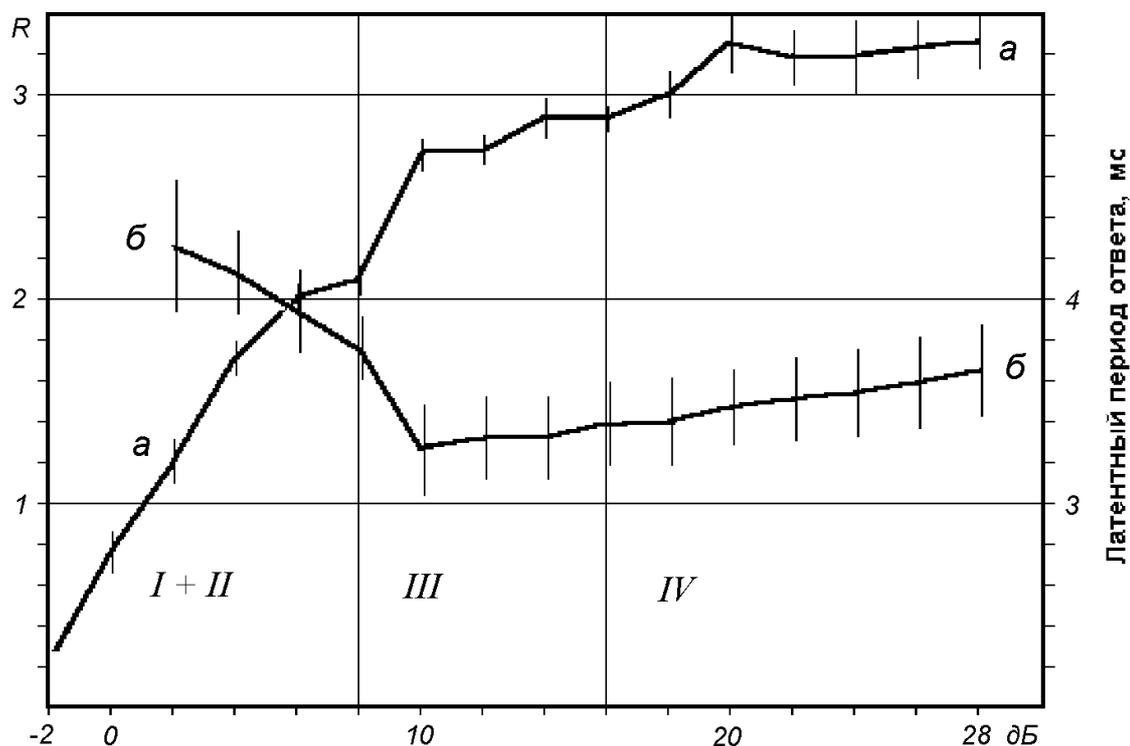


Рис. 5. Зависимость коэффициента R от амплитуды стимула (a) и график изменения латентного периода первых спайков в разрядах клетки A1 ($б$). Зонами $I + II$, III и IV обозначены области наиболее быстрого роста вероятности появления соответственно 1-го и 2-го, 3-го и 4-го спайков в электрофизиологических ответах. Указаны ошибки средних.

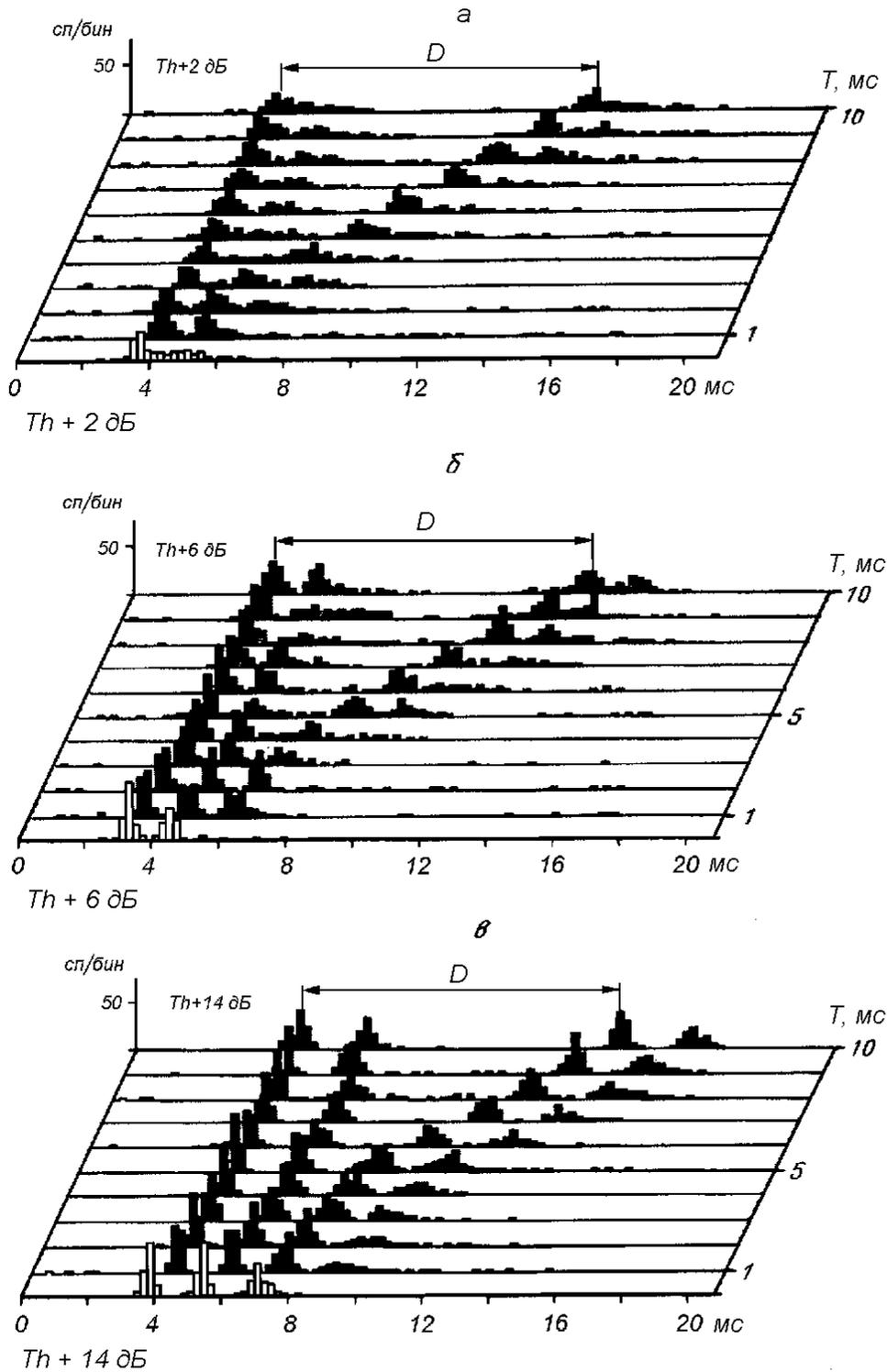


Рис. 6. Постстимульные гистограммы ответов рецептора A1 на парные щелчки при различной амплитуде: а - Th+2, б - Th+6, и в - Th+14 дБ. Незакрашенные графики - ПСТГ на одиночные стимулы (контроль). По горизонтальной оси - время с момента действия первого щелчка в парном стимуле, по вертикальной оси - количество спайков в одном канале накопления (спайк/бин), по наклонной оси - интервал между первым и вторым щелчками в стимуле (T), мс. D - интервал между разделенными ответами рецептора A1. Шаг дискретизации - 0,2 мс/бин.

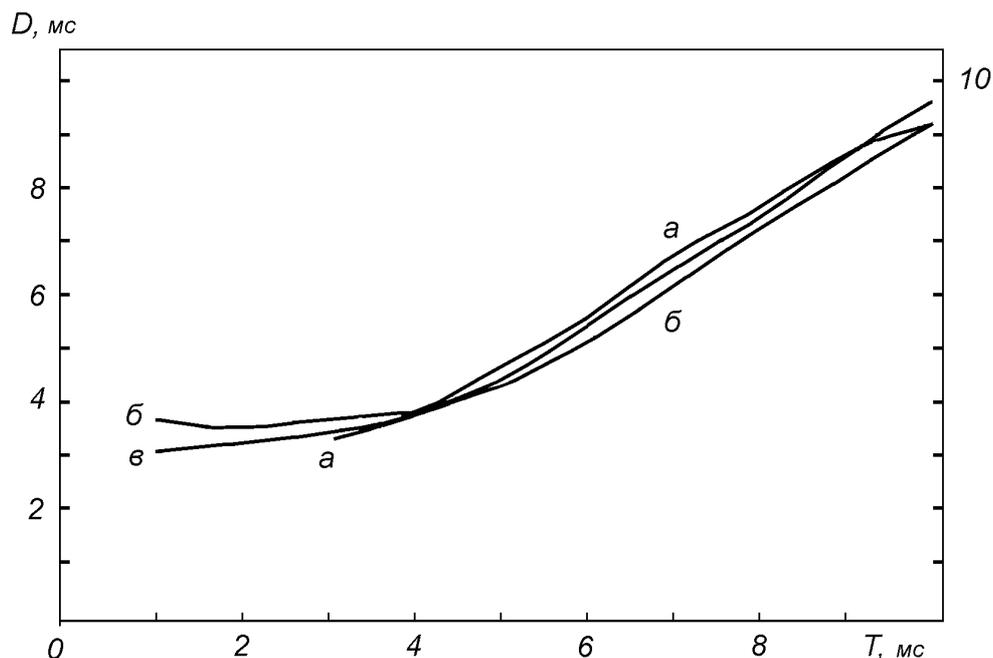


Рис. 7. Усредненные графики изменения интервалов между 1-ми 2-м спайками в ответе рецептора A1 (вертикальная ось) при амплитуде парного стимула $Th + 0$ дБ (а); между 1-м и 3-м спайками при амплитудах $Th + 6$ дБ (б) и $Th + 14$ дБ (в).

По горизонтальной оси - интервал между отдельными щелчками в парном стимуле.

Этот порядок изменения латентного периода прослеживался у всех подопытных насекомых. Величина ошибки средней определялась в первую очередь вариабельностью положения электрода на тимпанальном нерве в разных опытах.

Реакции на парные импульсы. Исследование временного разрешения рецептора A1 проводили в трех диапазонах уровней звукового давления стимула ($Th+0$)-($Th+2$), ($Th+6$)-($Th+8$) и ($Th+14$) - ($Th+16$) дБ. При действии одиночных стимулов в ответах регистрировались 1, 2 и 3 спайка соответственно (незакрашенные гистограммы рис. 6, а-в). При стимуляции парными щелчками, следующими с интервалом $T = 0,15-1$ мс, количество пиков на ПСТГ увеличивалось во всех случаях на единицу. Изменение интервала T в этом диапазоне не влияло заметным образом на временную структуру электрофизиологического ответа. По-видимому, увеличение числа спайков в разрядах рецептора при данных условиях стимуляции определялось временной суммацией реакций от двух раздражителей. Аналогичный ответ клетки A1 можно было получить, воздействуя на ТО одиночными щелчками с большей амплитудой ($+3 \pm 6$ дБ).

При малых уровнях стимула ($Th+0$) - ($Th+2$) дБ в диапазоне $T = 1-3$ мс на ПСТГ ответов слухового рецептора наблюдалось увеличение дисперсии латентных периодов спайков (рис. 6, а). Можно предположить, что этот эффект связан с наложением на ритм разряда рецептора соизмеримого с ним по длительности ритма повторения щелчков в парном стимуле.

При $T > 3$ мс ответы на ПСТГ разделялись на две обособленные группы, интервал между которым (D) увеличивался с ростом T . При $T > 5$ мс зависимость между величинами D и T можно считать близкой к линейной (рис. 6, а; 7, а).

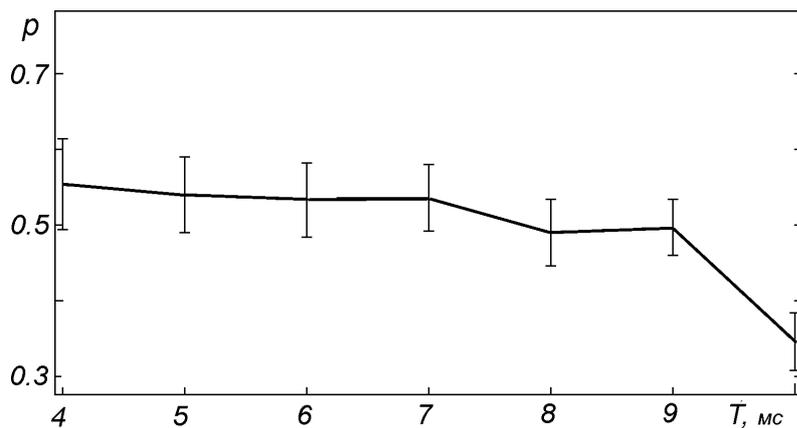


Рис. 8. Вероятность появления ответов рецептора A1 на каждый щелчок в парном стимуле в зависимости от интервала T .

Амплитуда стимулов - Th+0 дБ. Указаны ошибки средних.

Для того чтобы убедиться, что на уровнях (Th+0) - (Th+2) дБ рецептор последовательно отвечал на каждый щелчок стимула, при обработке результатов из общей совокупности реакций A1 были программно выделены спайки, образующие синхронную со стимулом пару. Оказалось, что количество таких спайков составляло немногим более 50% от их общего числа (рис. 8), т.е. только в половине случаев рецептор реагировал последовательно на оба акустических импульса в парном стимуле. При околопороговых уровнях сигналов вероятность этих событий уменьшалась с ростом интервала T .

При амплитуде стимулов в диапазоне (Th+6) - (Th+8) дБ процесс разделения электрофизиологических ответов имел свои особенности: при $T = 3$ мс увеличивалась дисперсия третьего пика гистограммы (рис. 6, б), при $T = 4$ мс появлялся четвертый пик, который приобретал более четкую форму после разделения ответов на каждый щелчок в паре при $T > 5$ мс.

Сходным образом происходило разделение ответов рецептора A1 при большем уровне стимула (Th+14 дБ и более). Различия в основном наблюдались в динамике изменения формы четвертого пика: при больших интенсивностях он был явно выражен при всех значениях T (рис. 6, в).

На рис. 7, б, в приведены усредненные графики изменения интервалов между первыми и третьими пиками ПСТГ при увеличении T . За счет малой дисперсии пиков при больших уровнях стимулов появилась возможность проследить характер изменения интервала D в области $2 < T < 4$ мс. Хорошо видно, что временное разрешение слухового рецептора мало зависело от амплитуды сигнала и составляло в среднем 4 мс (точка перегиба графиков).

Обсуждение

Увеличение чувствительности приемного устройства может иметь смысл до тех пор, пока уровень шумов на его входе не превысит порог. При большей чувствительности шум создаст постоянный фон возбуждения рецепторов, из-за чего сократится реальный динамический диапазон системы в целом. Амплитуда импульсных шумов полета, возникающих в моменты соприкосновения задних крыльев в верхней точке, составляет 62 дБ УЗД у совок *Agrotis segetum*, причем спектр этих шумов широкий (до 125 кГц), а спектральный максимум расположен в диапазоне 46 ± 9 кГц [19]. Так как спектры собственных сигналов бабочек и использованных стимулов имели сходные параметры [1], можно сопоставить порог чувствительности совок этого вида к импульсным сигналам (65 дБ УЗД) [1] и амплитуду шумов полета (62 дБ УЗД). Полученное небольшое различие в 3 дБ позволяет предположить, что пороговая

чувствительность ТО совок связана с уровнем внешних шумов и не может существенно меняться в меньшую сторону. По аналогии порог чувствительности $A. perflua$ 61 ± 1 дБ УЗД, по-видимому, также определяется внешними шумами. Этим можно объяснить небольшой индивидуальный разброс значений порогов.

Согласно графику рис. 5, *a* верхнюю границу динамического диапазона рецептора А1 можно принять равной $Th+20$ дБ. Выше этого значения в ответах наблюдалось насыщение. В пределах ширины динамического диапазона 20 дБ (его нижняя граница равна порогу) можно ожидать появления до четырех импульсов в ответе рецептора на один стимул, т.е. кодирование амплитуды осуществляется по 5 уровням (включая 0). Однако реальное число уровней будет заведомо меньше из-за низкой (менее 0,6) вероятности появления четвертого спайка.

В процессе единичного акта эхолокационного зондирования на входе ТО последовательно присутствуют акустический щелчок, издаваемый совкой, и эхосигнал, в общем случае состоящий из нескольких импульсов, задержанных относительно собственного сигнала пропорционально расстояниям до лоцируемых предметов.

Расчеты, основанные на сопоставлении ожидаемых амплитуд отраженных щелчков и чувствительности слуховых органов бабочек к этим сигналам, показали, что дальность действия эхолокационной системы совок должна составлять 10 см [1]. При этом излученный звуковой сигнал после отражения возвратится к бабочке через 600 мкс. Измеренное в наших экспериментах временное разрешение рецептора А1 составило 4 мс, т.е. раздельное восприятие прямого и отраженного сигналов на уровне ТО невозможно. Тем не менее, совки способны воспринимать эхоподобные стимулы, следующие с малыми задержками относительно собственных сигналов [3], поэтому следует рассмотреть возможные физиологические реакции ТО при последовательном воздействии двух импульсов - зондирующего щелчка и эха.

Приближенную оценку амплитуды собственного сигнала на входе ТО можно сделать, предположив, что грудь бабочки представляет собой сферический излучатель, для которого характерна гиперболическая зависимость акустического давления от дальности [5]. Исходя из этого допущения, амплитуду сигнала, действующего на тимпанальную мембрану можно выразить:

$$P = P_0 + 20 \lg(A/r) \text{ дБ}, \quad (1)$$

где $P_0 = 76-94$ дБ - измеренное акустическое давление собственных сигналов совок на расстоянии $A = 20$ мм [1], $r = 3$ мм - усредненный радиус кривизны торакса бабочки. При $P_0 = 76$ дБ УЗД амплитуда, действующая на мембрану, равна: $P = 92,5$ дБ УЗД, или $P = Th+31,5$ дБ; соответственно, при $P_0 = 94$ дБ значение $P = 110,5$ дБ УЗД, или $P = Th+49,5$ дБ.

С учетом рассеяния волн и потерь при их отражении от преграды следует ожидать, что амплитуда эха на входе ТО будет на порядок меньше излученного импульса (измеренного на расстоянии A от бабочки) [1] и составит 56-74 дБ УЗД (($Th-5$) - ($Th+13$) дБ). Полученный нижний предел ниже порогового уровня на 5 дБ, и такие сигналы восприниматься не будут. Таким образом, ожидаемый динамический диапазон восприятия эха лежит в пределах $Th-(Th+13)$ дБ. На входе ТО излученный акустический импульс будет превышать отраженный на 31-36 дБ (в 35-63 раза). При таком большом соотношении амплитуд излученного и отраженного сигналов электрофизиологический ответ будет определяться только собственным, первым акустическим импульсом и добавление эха не может вызвать в разряде рецептора добавочный спайк вследствие временной суммации. Следовательно, вопрос о механизме восприятия акустических сигналов, следующих с малыми задержками относительно собственного щелчка, остается пока открытым. Можно предположить, что рецептор А1 на сильное механическое воздействие, каким является собственный сигнал, не отвечает, либо его реакция значительно ослаблена.

По-видимому, генераторный потенциал, возникающий в клетке А1 в ответ на акустический стимул большой амплитуды, имеет длительность, соизмеримую с суммарным временем одного разряда (залпа), т.е. несколько миллисекунд. Следовательно, эффект подавления реакции А1 на собственный сигнал должен быть в первую очередь связан с блокированием процесса генерации рецепторного потенциала в моменты эмиссии щелчка. Эта гипотеза снимает

основное противоречие, но требует особых свойств, присущих рецепторной мембране.

При рассмотрении процессов взаимодействия акустических сигналов на входе ТО следует учитывать еще один эффект. Сильный акустический удар вызывает соответствующее возмущение тимпанальной мембраны, которая после окончания воздействия будет совершать затухающие колебания. Для восприятия эха важно, чтобы к моменту его прихода амплитуда этих колебаний не превышала отклик от полезного сигнала.

Будем считать, что тимпанальная мембрана - линейная система, в этом случае определенному уровню звукового давления можно пропорционально соотнести амплитуду ее деформации. После окончания внешнего воздействия колебания затухают экспоненциально с постоянной времени τ . Для оценки времени успокоения мембраны (t) надо знать начальный (110,5 дБ УЗД) и конечный уровни звукового давления, которые принимаем равными порогу $Th = 61$ дБ УЗД:

$$t = \tau(P - Th) / [20 \lg(e)], \quad (2)$$

где $e = 2,71828$.

Исследования механических реакций мембраны на щелчки были проведены с помощью лазерного виброметра Шиолтеном с соавт. [14]. По их данным, $\tau = 61$ мкс. Постоянную времени затухания можно определить также по аудиограммам. В этом случае непосредственно из графика определяются частота резонанса F_0 и добротность Q [4]. Постоянная времени рассчитывается по формуле:

$$\tau = Q / (\pi F_0) \text{ с.} \quad (3)$$

При $Q = 2$ и $F_0 = 20$ кГц [4] $\tau = 32$ мкс.

Форма аудиограммы ТО отражает совместную амплитудно-частотную характеристику механических структур ТО, которые включают в себя кроме тимпанальной мембраны еще сами хордотональные сенсиллы и лигамент [7]. Этим можно объяснить сильное расхождение данных по добротности: $Q = 4,8$ [14] и $Q = 2$ [4]. Так как постоянная времени пропорциональна Q , то в первом случае значение τ также будет больше.

По формуле (2) при $\tau = 61$ мкс время успокоения $t = 350$ мкс, а при $\tau = 32$ мкс, соответственно, $t = 182$ мкс.

Так как колебания мембраны являются входным сигналом для клетки А1, то минимальный период нечувствительности этого рецептора к излучаемым импульсам должен определяться величиной t . Поведенческие эксперименты показали, что бабочки способны воспринимать эхоподобные стимулы уже через 200 мкс после эмиссии щелчка [3], следовательно, можно считать, что процесс подавления реакции рецептора на собственный сигнал к этому моменту в основном заканчивается, т.е. $t < 200$ мкс. Период нечувствительности рецептора (182-200 мкс) определяет минимальную дальность (D_m) обнаружения препятствий: $D_m = 3-3,3$ см.

Исследование ответов ТО на спаренные стимулы, следующие с интервалом 0,15-1 мс, показали, что реакция клетки А1 в этом случае эквивалентна действию одиночного стимула с большей амплитудой (на 3 дБ мин.). Этот результат можно объяснить эффектом временной суммации на уровне слухового рецептора. В реальной обстановке, по-видимому, можно ожидать на входе ТО появления последовательности акустических импульсов с малыми (0,15-0,3 мс) интервалами следования друг относительно друга в тех случаях, когда зондирующий сигнал отражается от препятствий, имеющих сложную форму поверхности, - листья, коры большого дерева, стеблей кустарников и так далее. Следует отметить, что повышение уровня входного сигнала на 3 дБ позволяет увеличить максимальную дальность действия эхолокационной системы в 1,4 раза или повысить надежность обнаружения ближайшего препятствия на меньших расстояниях.

Способность воспринимать раздельно два предмета, находящихся на разном расстоянии от тела насекомого, определяется временным разрешением (4 мс) и чувствительностью

эхолокатора. Эквивалентное расстояние раздельного восприятия ТО отражений от разных преград в глубину с одного направления будет равно 67 см. Эта оценка больше расчетного радиуса действия эхолокационной системы совок даже при условиях идеального отражения [1]. Можно сделать вывод, что совки способны обнаружить только ближайшие к ним препятствия, уровень эха от которых превосходит порог чувствительности тимпанального органа.

Определение направления прихода звука обеспечивается у бабочек за счет бинауральных различий по амплитуде. Каждый слуховой орган имеет диаграмму направленности, ориентированную своим максимумом под углом 90-110° относительно продольной оси тела насекомого [13]; бинауральные различия достигают 20 дБ [10]. Эта величина больше реального динамического диапазона (13 дБ), и угловое разрешение слуховой системы будет определяться последней величиной.

Используя полученные в работе данные, можно примерно оценить, на какой угол относительно продольной оси тела бабочки надо сместить источник акустических импульсов амплитудой $Th+13$ дБ для того, чтобы количество спайков в разряде рецептора изменилось на единицу.

Диаграммы направленности тимпанальных органов представим аналитически в виде кардиоид [4, 5], ориентированных своими осями перпендикулярно телу насекомого. Уровень сигнала на входе ипсилатерального ТО будет равен

$$P_i = 20 \lg\{[1 + E \sin \varphi]/(1 + E)\} + Th + 13 \text{ dB.} \quad (4)$$

Соответственно на входе контралатерального ТО

$$P_k = 20 \lg\{[1 - E \sin \varphi]/(1 + E)\} + Th + 13 \text{ dB,} \quad (5)$$

где φ - угол между продольной осью насекомого и направлением на источник звука (угол визирования), E - параметр, определяемый на основе данных опыта: при бинауральных различиях 20 дБ [10] $E = 0,818$. Значения коэффициента R , рассчитанные по формулам (4), (5) совместно с графиком рис. 5, а, приведены в таблице.

Угол φ , град.	-90	-60	-42	-26	-13	0	13	26	42	60	90
R (сп/ст) ипсилатерального ТО	0	0	1	1.7	2	2.1	2.4	2.7	2.7	2.7	2.8
R (сп/ст) контралатерального ТО	2.8	2.7	2.7	2.7	2.4	2.1	2	1.7	1	0	0

Расчетные значения коэффициента R для ипси - и контралатерального ТО в зависимости от угла визирования источника звука φ .

Ожидаемое увеличение ответа на один спайк происходит в диапазонах изменения угла φ : $60^\circ-42^\circ = 18^\circ$ ($R = 1$), $42^\circ-13^\circ = 29^\circ$ ($R = 2$) и $26^\circ-(-13^\circ) = 39^\circ$ ($R = 2,7$). При $|\varphi| = 60-90^\circ$ бинауральные различия практически не зависят от угла визирования - это результат исходного ограничения динамического диапазона (13 дБ). Таким образом, минимальный диапазон угла визирования, в пределах которого количество спайков в разряде изменяется на единицу, равен 18° . Полученная величина есть угловое разрешение слуховой системы бабочек в горизонтальной плоскости.

Импульсная эхолокация у совок - это последовательность отдельных актов зондирования окружающего пространства, причем за счет быстрого перемещения бабочки относительно окружающих ее предметов, акустическая информация на входах ТО может меняться от раза к разу очень существенно. По этой причине ошибку в кодировании амплитуды сигнала, связанную с ее вероятностным представлением в реакциях рецептора ($p1$, $p2$, $p3$), трудно (но в некоторых случаях возможно) скомпенсировать за счет неоднократных повторов. Так как контралатеральный ТО

также вносит свою неопределенность, то результат оценки направления прихода эха возможен только с некоторой долей достоверности, которая также зависит от дальности до препятствия, его геометрической формы, коэффициента отражения и так далее. Неопределенность ответов слуховых рецепторов будет оказывать наиболее существенное влияние при оценке направления на источник звука при малых углах его визирования ($|\varphi| < 26^\circ$), когда ожидаемые бинауральные различия в разрядах слуховых рецепторов не превышают единицу (таблица 1).

Теоретически бабочки могут оценивать дальность до лоцируемого предмета по времени задержки эха относительно собственного щелчка. Это время будет суммироваться с латентным периодом первого спайка в ответе ТО. В диапазоне от Th+0 до Th+10 латентный период монотонно уменьшается (рис. 5, б). Так как в среднем более близкие предметы дают более сильное эхо, то задержка акустического сигнала и изменение латентного периода могут меняться однонаправлено с изменением дальности до преграды. Однако, учитывая большое количество других факторов, влияющих на уровень отраженного сигнала, можно предположить, что первоочередная задача эхолокационной системы состоит в том, чтобы своевременно обнаружить препятствие и грубо определить его положение (справа, слева, спереди). Этой информации для бабочки может быть достаточно для выбора правильного последующего маневра.

Авторы благодарны профессору, доктору биологических наук А.Л. Бызову за ценные замечания, высказанные им при подготовке статьи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Федорова М.В.* Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 76-85.
2. *Лапшин Д.Н.* Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок (Lepidoptera, Noctuidae): Дисс. канд. наук. М., 1992. 100 с.
3. *Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д.* Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 9. С. 93-105.
4. *Лапшин Д.Н.* Физические аспекты восприятия акустических импульсов у совок (Noctuidae) // Сенсор, системы. 1994. Т. 8. № 2. С. 40-49.
5. *Сапожников М.А.* Электроакустика: М.: Связь, 1978. 272 с.
6. *Adams W.B.* Intensity characteristics of the noctuid acoustic receptor // J. Gen. Physiol. 1971. V. 58. P. 562-579.
7. *Adams W.B.* Mechanical tuning of the acoustic receptor of *Prodenia eridania* (Cramer) (Noctuidae) // J. Exptl. Biol. 1972. V. 57. P. 297-304.
8. *Kay R.E.* Acoustic signalling and its possible relationship to assembling and navigation in the moth, *Heliothis zea* // J. Insect. Physiol. 1969. V. 15. P. 989-1001.
9. *Lechtenberg R.* Acoustic response of the B cell in noctuid moths // J. Insect. Physiol. 1971. V. 17. P. 2395-2408.
10. *Payne R., Roeder K.D., Walliman J.* Directional sensitivity of the ears of noctuid moths // J. Exp. Biol. 1966. V. 44. No. 81. P. 17-31.
11. *Roeder K.D.* Responses of the less sensitive acoustic sense cells in the tympanic organs of some noctuid and geometrid moth // J. Insect. Physiol. 1974. V. 20. P. 55-66.
12. *Roeder K.D., Treat A.E.* Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exptl Zool. 1957. V. 134. P. 127-158.
13. *Roeder K.D., Treat A.E.* The reception of bat cries by moths // Sensory Communication / Ed. - Rosenblith W. 1961. P. 250-262.