

УДК 595.786:591.185.5

ЧАСТОТНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ АКУСТИЧЕСКИ АКТИВНЫХ БАБОЧЕК-СОВОК (NOCTUIDAE, LARIDOPTERA)

© 2002 г. Д. Д. Воронцов, Д. Н. Лапшин

Представлено академиком М.А. Островским 28.04.2002 г.

Поступило 16.05.2002 г.

Ночные бабочки-совки (Noctuidae) - самое большое семейство чешуекрылых. Совки обладают слуховыми (тимпанальными) органами, расположенными в грудном отделе на уровне задних крыльев. Каждый тимпанальный орган (ТО) содержит по две рецепторные клетки, реагирующие на вызванные колебания тимпанальной мембраны. Уже давно известно, что бабочки используют слух для обнаружения эхолокационных сигналов летучих мышей [10]. Почувствовав присутствие мыши, насекомые могут вовремя маневрировать и уйти от погони хищника.

По данным электрофизиологических исследований совки способны воспринимать ультразвуки в диапазоне от 10 до 100 кГц и более. Тимпанальные органы имеют пик чувствительности в диапазоне частот 15-25 кГц, который возникает в результате действия механического резонанса тимпанальной мембраны (ТМ) [7, 11, 12].

Общепринятой является гипотеза, согласно которой совки не способны к частотному анализу, хотя на уровне исследования поведения насекомых достоверность этого суждения никто не проверял. Вывод о неспособности совок различать частоты основан только на сходстве формы частотных характеристик обоих слуховых рецепторов ТО [13].

Для проверки данных электрофизиологических опытов проведено несколько серий экспериментов на интактных животных [1, 2]. Как оказалось, форма и значения абсолютных порогов аудиограмм, полученных в разных экспериментальных условиях, существенно различаются: большинство поведенческих аудиограмм не имеет четко выраженного максимума чувствительности в диапазоне 15-25 кГц. Для объяснения полученного несоответствия результатов нами была выдвинута гипотеза, согласно которой частота механического резонанса ТМ у летящих бабочек не является фиксированной (как в острых электрофизиологи-

ческих опытах), а циклически варьирует в определенном диапазоне. Для экспериментальной проверки данной гипотезы необходимо было, в первую очередь, научиться определять такие моменты - "точки отсчета", к которым слуховая система бабочки в процессе повторяющихся перестроек подходит с близкими значениями своих акустических параметров.

Совки в полете способны издавать ультразвуковые щелчки [3]. Как было показано в течение последнего десятилетия, эти звуки служат бабочкам в качестве эхолокационных сигналов [4, 6]. Естественно было бы предположить, что в моменты эмиссии щелчков слуховая система совки оптимизирована для восприятия эха. Первая задача нашего исследования состояла в проверке этого предположения. В случае ее экспериментального подтверждения в последующих опытах собственные щелчки бабочек можно было бы использовать как "точки отсчета" при изучении процессов перестройки акустических параметров ТО. В качестве второй задачи исследования предполагалось показать, что у интактных бабочек перестройка основного резонанса ТО действительно имеет место.

Работа была выполнена на 14 экземплярах совок *Energia paleacea* Esp. обоего пола, отловленных на пищевой аттрактант. Насекомых тестировали в условиях закрепленного полета. Для регистрации собственных щелчков бабочек использовали конденсаторный микрофон В&К 4135, расположенный в 5 см от тела подопытного насекомого. Электрические сигналы с выхода микрофона после усиления и преобразования в прямоугольный импульс поступали на вход регулируемой линии задержки. Задержанные импульсы использовались для запуска генератора акустических стимулов, которые представляли собой тональные посылки длительностью 2.5 мс и временем нарастания и спада амплитуды огибающей 0.5 мс. Нами были использованы два фиксированных значения задержки начала стимула относительно собственного щелчка бабочки: 1 мс (первая серия - 8 опытов) и 15 мс (вторая серия - 6 опытов).

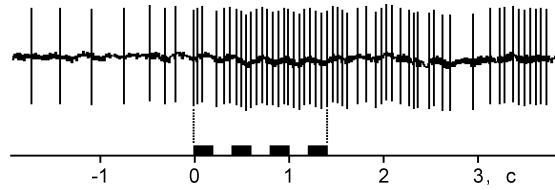


Рис. 1. Пример реакции подопытной совки (учащение генерации щелчков) на надпороговую акустическую стимуляцию. Непрерывная линия отражает смещение бабочки в горизонтальной плоскости, ее быстрые колебания соответствуют отдельным взмахам крыльев насекомого. Вертикальные линии на фоне осциллограммы - моменты эмиссии бабочкой щелчков. По горизонтальной оси - текущее время с момента начала регистрации; черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды стимуляции.

При калибровке амплитуды сигналов применяли измеритель V&K 2235 (Brüel & Kjær). За 0 дБ УЗД принято значение акустического давления 20 мкПа.

Ответом насекомого на стимул (реакцией) считали существенное (в два и более раз) увеличение средней частоты следования собственных щелчков бабочки на фоне интервала действия стимулов (1.4 с) и в следующие за ним 2 с наблюдения (рис. 1). Метод определения порогов состоял в следующем: при уровне стимула, который мы принимали как подпороговый (на 1-3 дБ ниже порога), ответное учащение эмиссии щелчков (реакция) наблюдалось не более одного раза в трех последовательных предъявлениях; при пороговом уровне стимула в трех последующих предъявлениях реакция должна была повториться два - три раза. Такой метод позволял наиболее

оперативно исследовать пороги реакций бабочек.

Для решения первой задачи нашего исследования бабочкам подавались стимулы, следовавшие с малой задержкой (1 мс) после эмиссии собственного щелчка. На рис. 2 (кривая 1) приведена усредненная аудиограмма, построенная по результатам первой экспериментальной серии. При увеличении частоты заполнения стимула от 10 до 40 кГц пороги реакций монотонно снижались, минимальные их значения у всех исследованных бабочек располагались в диапазоне 40-50 кГц и у разных экземпляров составляли от 25 до 30 дБ УЗД. С ростом частоты в диапазоне 50-70 кГц наблюдалось увеличение порогов, однако, на еще более высоких частотах, в диапазоне 60-85 кГц, пороги мало зависели от частоты заполнения.

В нижней части рисунка приведен пример спектра щелчка совки. Из сопоставления формы спектра и аудиограммы видно, что ТО "настроен" на первый спектральный пик собственного сигнала.

Иная картина наблюдалась при стимуляции бабочек тональными посылками, задержанными относительно их собственных щелчков на 15 мс, т.е. на время, составляющее немного больше половины периода взмаха крыльями у совков данного вида. При таких условиях стимуляции (вторая серия экспериментов) основной минимум на аудиограммах наблюдался в диапазоне частот 25-30 кГц, т.е. оптимум чувствительности оказался сдвинутым "вниз" по сравнению с предыдущей серией на 20 кГц (рис. 2, кривая 2). Полученные в этой серии опытов частотно-пороговые характеристики оказались сходными по форме с аудиограммами, построенными по результатам электрофизиологических экспериментов.

Возможность перестройки частоты основного резонанса тимпанальной мембраны ранее была обоснована экспериментально [8]. Авторы показали, что в слуховой системе бабочек действует

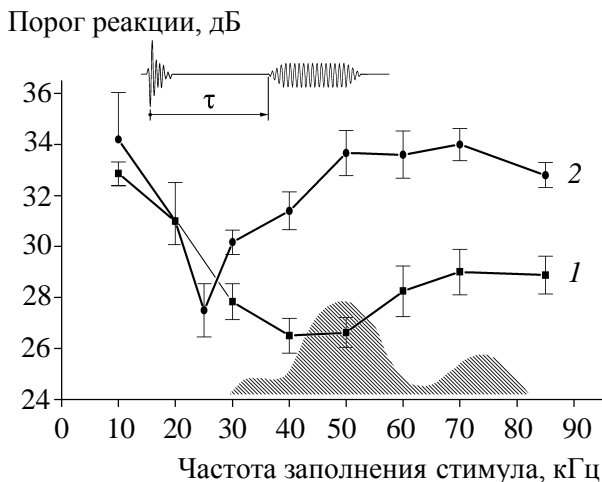


Рис. 2. Частотно-пороговые характеристики совков, полученные при двух значениях задержек стимулов относительно собственных щелчков бабочек: 1 - задержка $\tau = 1$ мс и 2 - $\tau = 15$ мс. В верхней части - схема вычисления задержки, в нижней части - пример спектра эхолокационного щелчка бабочки.

обратная связь от слуховой системы к мышцам метоторакса: за счет сокращения мышц изменяется натяжение ТМ и, следовательно, частота ее механического резонанса. Таким образом, специфику вариаций формы поведенческих аудиограмм можно объяснить периодическим сдвигом механического резонанса ТМ.

В наших экспериментах (первая серия) за время действия собственного щелчка (порядка 0.1-0.2 мс) и следовавшего за ним с задержкой 1 мс тонального пульса слуховая система совок не могла перестроиться в диапазоне от 25 до 40 кГц - слишком мало время (не более 4 мс), отпущенное на весь процесс. Для сравнения латентный период электрофизиологического ответа на акустический щелчок на уровне тимпанального нерва составляет в среднем 3.3 мс [5]. Следовательно, перестройка "вверх" к частоте 40 кГц должна была предшествовать моменту акустической эмиссии, т.е. сдвиг резонанса у совок может происходить не только в ответ на акустическую стимуляцию, но и самопроизвольно. Близкое положение на частотной оси основного спектрального пика собственных щелчков и области максимальной чувствительности ТО (рис. 2) указывает на согласованность параметров акустической эмиссии и восприятия в момент эхолокационного зондирования.

Остается пока открытым вопрос, с какой целью после эмиссии щелчка происходит перестройка ТО "вниз" по частотному диапазону. Если это явление рассматривать в рамках концепции защиты от летучих мышей, то в подобной тактике поведения бабочек может быть смысл: летучая мышь, обнаружив присутствие совки по ее эхолокационному щелчку, немедленно начнет облучать зондирующими сигналами место предположительного нахождения жертвы. За пользование собственной эхолокацией бабочке надо платить повышенным вниманием к внешним звукам в широком диапазоне частот как до, так и после излучения щелчка. Особое внимание совок к низкочастотной части ультразвукового диапазона можно объяснить особенностями эхолокационных сигналов некоторых хищных летучих мышей, которые кормятся главным образом тимпанатными бабочками [9].

Способность бабочек оперативно менять настройку тимпанальных органов дает им возможность

анализировать спектры длительных звуков. При этом насекомые могут более эффективно различать эхолокационные сигналы летучих мышей на фоне других ритмичных звуков, например, нейтральных для бабочек призывных сигналов кузнечиков массовых видов.

Таким образом: 1) частота механического резонанса тимпанальной мембраны совок может перестраиваться в диапазоне нескольких десятков кГц; 2) непосредственно после момента эмиссии эхолокационного щелчка тимпанальные органы совок имеют максимальную чувствительность на частоте, примерно совпадающей с основным спектральным максимумом излучаемого сигнала; 3) за счет сдвига резонанса тимпанальной мембраны в высокочастотную область чувствительность слуховой системы совок в ультразвуковом диапазоне выше 30 кГц может быть значительно выше по сравнению с данными электрофизиологических экспериментов.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект 02-04-48256).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жантиев Р.Д., Федорова М.В. // Зоол. журн. 1988. Т. 67. №7. С. 995-1001.
2. Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. // Сенсор. системы. 2000. Т. 14. №4. С. 213-321.
3. Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. №10. С. 1189-1202.
4. Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. // Сенсор. системы. 2000. Т. 14. №2. С. 156-166.
5. Лапшин Д.Н., Федорова М.В. // Сенсор. системы. 1996. Т. 10. №1. С. 5-17.
6. Лапшин Д.Н., Федорова М.В., Жантиев Р.Д. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. №9. С. 93-105.
7. Adams W.B. // J. Exp. Biol. 1972. V.57 P.297-304.
8. Callahan P.S., Carlisle T.C. // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1972. V.65. №4. P.918-925.
9. Rydell J., Arlettaz R. // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1994. V.257. №1349. P.175-178.
10. Schaller F., Timm C. // Z. Vergl. Physiol. 1950. V.32. P.468-481.
11. Schiolten P., Larsen O.N., Michelsen A. // J. Comp. Physiol. 1981.V.143. P.289-295.
12. Surlykke A. // Physiol. Entomol. 1986. V.11. P.221-225.
13. Suga N. // Jpn. J. Physiol. 1961. V.11. P.666-677.