

УДК 595.727

АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ ПРЫГУНЧИКОВ РОДА *TETRIX* (ORTHOPTERA, TETRIGIDAE)

© 1998 г. А. А. Бенедиктов

Московский государственный университет, биологический факультет, Москва 119899

Поступила в редакцию 18.11.97 г.

Представители семейства Tetrigidae *Tetrix tenuicornis* и *T. subulata* не только обладают акустической коммуникацией, но и имеют сложный тремюляционный репертуар, включающий несколько видоспецифичных сигналов, которые могут служить хорошими диагностическими признаками. Предлагается схема возможной коммуникации у прыгунчиков на примере этих видов.

До настоящего времени было известно, что некоторые виды семейства Tetrigidae делают своеобразные движения задними ногами, что было принято за стридуляцию, хотя звука при этом никто из исследователей не слышал (Harz, 1975). Лишенные тимпанальных органов, стридуляционных шипиков и других, присущих саранчовым (Acrididae) и кузнечиковым (Tettigoniidae) органов звуковой коммуникации, прыгунчики долгое время не привлекали внимания биоакустиков.

Мировая фауна тетригид насчитывает более 1000 видов примерно из 200 родов, распространенных всемирно, но достигающих особенно большой численности и видового разнообразия в тропических областях. На территории европейской части России и сопредельных государств наиболее широко распространены *Tetrix tenuicornis* (Sahlb.) и *T. subulata* (L.). Огромные ареалы, широкий диапазон морфологической изменчивости, а также полиморфизм окраски стали причиной появления у каждого из них большого количества синонимов. Вместе с тем нам впервые удалось установить, что прыгунчики не только обладают акустической коммуникацией, но и имеют сложный тремюляционный репертуар, включающий несколько видоспецифичных сигналов, которые являются хорошими диагностическими признаками. При этом сигналы передаются через субстрат при помощи средних конечностей.

При описании амплитудно-временной структуры сигналов принята терминология Жантиева (1981).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Для регистрации акустических сигналов применяли методику, использованную Жантиевым и Тишечкиным (1989) при изучении акустической коммуникации мелких цикадовых, передающих сигналы через субстрат. Сигналы записывали с помощью головки звукоснимателя (пьезокрис-

таллический адаптер), подключенной через согласующий усилитель к кассетному магнитофону "Маяк-233-стерео" (диапазон воспроизводимых частот 40-14000 Гц). К установленной в штативе головке звукоснимателя с помощью резинового кольца крепилась картонная пластина 75 x 90 мм таким образом, чтобы иголка пьезоэлемента, слегка пружиня, находилась с ней в постоянном контакте. В ходе опыта для получения различных типов сигналов на картонную пластину, служившую субстратом, помещались попеременно два самца, самец и самка, или одиночные самец и самка. Насекомых во время опыта накрывали прозрачным полусферическим колпаком диаметром 65 мм и высотой 25 мм; температуру поддерживали на уровне 29°-30°.

При замене естественного субстрата на искусственный спектр сигнала искажается, однако, его амплитудно-временная структура остается неизменной, что позволяет проводить сравнительный анализ сигналов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У изученных видов тетригид зафиксированы акустические сигналы трех основных типов, связанных с территориальным и половым поведением: 1. Призывный сигнал. Издаётся самцом возле находящейся рядом другой особи и, вероятно, служит для идентификации ее пола; 2. Конкурентный сигнал. Издаётся самцом при непосредственном контакте с другим конспецифическим самцом или в ответ на его призывный или конкурентный сигнал; 3. Прекопуляционный сигнал. Издаётся самцом возле самки, после чего следует попытка копуляции.

Опыты по установлению механизма извлечения сигналов проводили на самцах *T. tenuicornis* у которых удалось получить устойчивый ответ на голосовую имитацию одиночной посылки призывного сигнала. Экспериментально обнаруже-

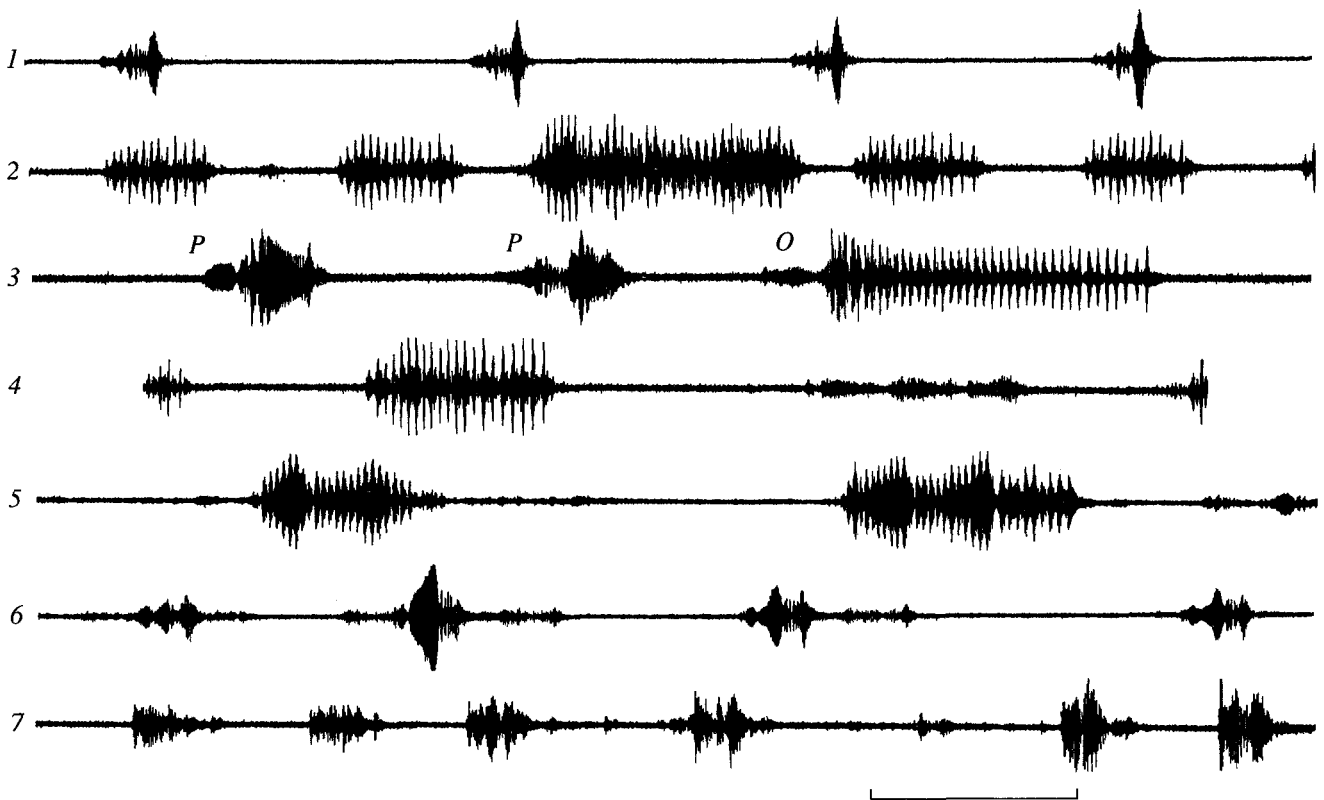


Рис. 1. Осциллограммы тремulatoryных сигналов самцов *Tetrix tenuicornis*: 1 - призывный; 2-4 - конкурентный сигнал; 3 - ответ самца (O) с одной правой средней ногой на раздражение (P) голосовой имитацией одиночной посылки призывного сигнала; 5,6, 7- начало, середина и окончание прекопуляционного сигнала соответственно. Отметка времени 1 с.

но, что сигнал издается посредством вибрации средних конечностей.

У самцов ампутировали по очереди левую или правую средние ноги. Самцы с одной средней конечностью издавали сигналы также, как и интактные особи (рис. 1, 3). Однако после ампутации обеих средних конечностей сигнал перестал издаваться, хотя насекомые были активны, перемещались по субстрату и замирали в момент раздражения. Необходимо отметить, что средние ноги удалялись полностью (до тазиков), поскольку при удалении одной лишь лапки насекомое продолжало издавать сигналы, царапая о субстрат голенью, движение которой было заметно невооруженным глазом. Интересен и тот факт, что путем голосового раздражения получен ответ у самки *T. tenuicornis* в виде одиночной посылки, аналогичной таковой самца, что говорит о вероятном использовании этого сигнала в качестве фактора, обеспечивающего распознавание конспецифических особей друг другом. Подобные опыты, проводимые с личинками последних возрастов, показали, что преимагинальные стадии не реагируют на акустические сигналы.

Кроме ножной тремюляции в генерировании акустических сигналов может участвовать полностью, все тело, вибрирующее из стороны в сторону и сверху вниз у самцов *T. subulata* при конкурентном поведении, а также крылья, раскрывающиеся и складывающиеся у самцов *T. tenuicornis* во время прекопуляционного сигнала.

Таким образом отсутствие тимпанального органа у Tetrigidae объясняется совсем иной системой акустической коммуникации. Вполне вероятно, что тремulatoryные сигналы регистрируются подколенными органами, как у цикадок (Homoptera, Cicadellidae). Вместе с тем имеющиеся на церках нитевидные волосковые сенсиллы (НВС), по видимому, участия в этом не принимают, хотя зарегистрированная частота сигналов (до 400 Гц) близка к оптимуму таковой, регистрируемой НВС церок сверчка *Gryllus bimaculatus* (De G.) (Orthoptera, Gryllidae) (Gnatzy, Tautz, 1980). Наши опыты показали, что самцы *T. tenuicornis* со слепленными клеем ПВА НВС на церках отвечали на раздражение имитацией одиночной посылки призывного сигнала также, как самцы со свободными от клея церками.

Количественно-временные характеристики сигналов *Tetrix*

Тип сигнала	Виды рода <i>Tetrix</i>	Длительность		Количество		Период повторения	
		фраз с	серий, мс	серий во фразе	пульсов в серии	серий, мс	пульсов мс
Призывный	<i>T. tenuicornis</i>	8-25	200-400	6-17	5	1600-2500	-
	<i>T. subulata</i>	4-8		15-20	начало 2 конец 4	350 250	-
Конкурентный	<i>T. tenuicornis</i>	-	400-1400	-	10-40	-	30-40
Прекопуляционный	<i>T. subulata</i>	2-6	-	15-40	2	130-200	-

Основываясь на результатах, изложенных экспериментов, можно предложить вероятную схему коммуникации прыгунчиков, которая состоит, по крайней мере, из двух ступеней: дальней (зрительной) и ближней (тремуляционной). На первом этапе, в связи с ограниченным распространением вибрационных сигналов в гетерогенном субстрате, работает зрительная коммуникация. Для ее обеспечения, вероятно, служат взмахи задних ног. Заметив их, особи приближаются друг к другу, после чего начинает работать ближняя тремуляционная система связи.

Эти выводы подтверждаются следующими наблюдениями. Во-первых, зарегистрировать звук или вибрации при своеобразном взмахивании задними конечностями у всех изученных видов нам не удалось, что может говорить об их чисто демонстрационном характере. Во-вторых, эти взмахи, присущие как самцам, так и самкам, не являются видоспецифическими [сравнение проводилось с *Tetrix bipunctata* (L.)] и явно направлены на демаскировку особей, имеющих великолепную криптическую окраску. В-третьих, зафиксировать достаточно громкие сигналы у одиночных самцов и самок без стимуляции также не удалось: изолированные особи или молчали, или издавали очень тихие одиночные тремуляционные послышки со значительными интервалами (1-5 мин), едва различимые на слух при большом усилении, однако взмахи задних ног у них сохранялись. Для получения четких акустических сигналов в поле зрения самца необходимо было поместить другого самца или самку.

Описание акустических сигналов

Tetrix tenuicornis (Sahlb.). Изучены акустические сигналы 12 самцов (форма *brachyptera*) из следующих пунктов: Россия, Московская обл., Одинцовский район, поселок Назарьево в 5 км северо-северо-западнее ж/д платформы Жаворонки, 14.VI 1997; Калужская обл., Кончаловские Горы в 2 км южнее ж/д платформы Обнинское, 21.VI

1997, окрестности поселка Потресово в 4 км юго-западнее ж/д платформы Обнинское 27.VI 1997; Украина, Херсонская обл., Чаплинский район, дендропарк заповедника Аскания-Нова, 10.VIII 1997 (выведены из личинок).

Призывный сигнал представляет собой продолжительную фразу из серий, следующих с фиксированными интервалами (рис. 1, 1; таблица). Каждая серия образована пятью пульсами, из которых третий и пятый - высокоамплитудные, причем амплитуда пятого пульса превосходит амплитуду третьего в 3 раза. Длительность каждого пульса во фразе в среднем составляет 60-40-40-50-110 мс соответственно. В некоторых сериях границы между пульсами прослеживаются плохо, за счет чего серии кажутся 3-4 пульсовыми.

Конкурентный сигнал образован сериями с большим числом пульсов (рис. 1, 2; таблица). Иногда между сериями самцы издают от одного до четырех низкоамплитудных пульсов, следующих один за другим (рис. 1,4).

Прекопуляционный сигнал представлен очень сложной посылкой из 10-12 фраз и трех-шести демонстрационных раскрытий и складываний крыльев, сопровождающихся характерным звуком и вибрацией (рис. 1, 5, 6, 7). Весь Прекопуляционный обряд наблюдался нами дважды, но был зарегистрирован только один раз, в связи с чем вероятна неточность в приводимом описании, нуждающимся в дальнейших исследованиях.

Первая часть прекопуляционного сигнала состоит из одной-трех фаз (рис. 1,5) длительностью 0.8-1.1 с, следующих с периодом повторения (ПП) 2.7-3.1 с. Фраза состоит из одной-трех серий, амплитуда которых постепенно нарастает от начала к концу, а длительность составляет 250-400 мс. В свою очередь каждая серия образована 8-15 пульсами, следующими с ПП 30-40 мс.

Вторая часть прекопуляционного сигнала (рис. 1,6) состоит из восьми серий длительностью 1.6-2.0 с, следующих с ПП 1.9-2.2 с, состоящих из трех-четырёх пульсов, причем амплитуда второ-

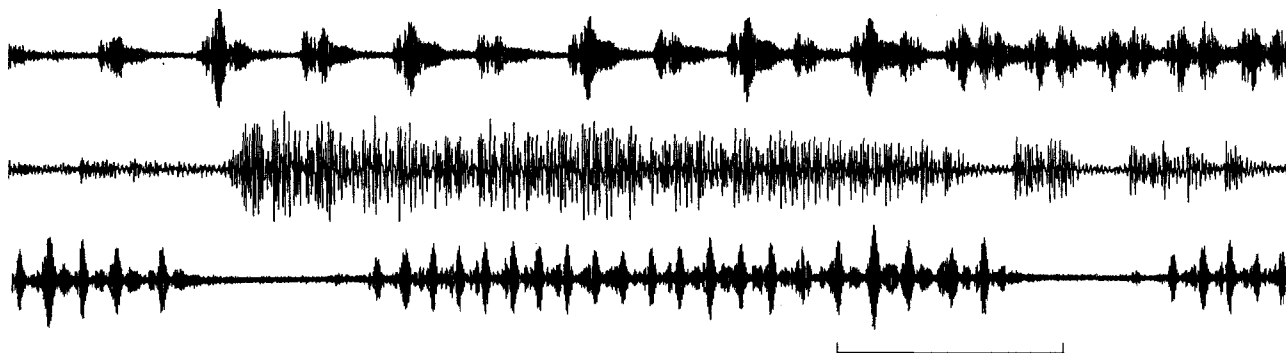


Рис. 2. Осциллограммы тремляционных сигналов самцов *Tetrix subulata*: 1 — призывный, 2 — конкурентный, 3 — прекопуляционный сигналы. Отметка времени 1 с.

го пульса имеет максимальное значение. Последний пульс является низкоамплитудной тремляционной посылкой.

Третья часть прекопуляционного сигнала (рис. 1, 7) образована шумовыми двухпульсовыми сериями длительностью 300-500 мс, являющимися результатом раскрытия и складывания крыльев.

Tetrix subulata (L.). Изучены акустические сигналы девяти самцов (forma macroptera) из следующих пунктов: Московская обл., Балашихинский район, 1 км севернее ж/д платформы Салтыковская, 24.VIII 1997; Калужская обл., Кончаловские Горы в 2 км южнее ж/д платформы Обнинское, 21.VI 1997; Смоленская обл., санаторий Борок возле ж/д станции Катынь, 22.VII 1997, Купринское рыболовно-охотничье хозяйство на северо-западе поселка Катынь, 23.VII 1997.

Призывный сигнал (рис. 2, 1; таблица) представляет собой сложную фразу: амплитудная, структурная и временная характеристики образующих его серий в начале и в конце фразы сильно различаются. Начало фразы состоит из чередующихся серий большей и меньшей амплитуды. В свою очередь каждая серия образована 2-пульсовыми посылками малой и большой амплитуды длительностью 90-110 и 300-400 мс соответственно, причем амплитуда во втором пульсе посылки сначала резко нарастает (первые 50-100 мс), а затем плавно убывает. Начиная примерно с середины фразы ПП серий уменьшается, а серии сдвигаются, образуя 4-пульсовые посылки, в которых амплитуда пульсов приблизительно равна. Сигнал завершается обычно несколькими (в опытах одной-тремя) 2-пульсовыми посылками, сходными с таковыми начала сигнала.

Конкурентный сигнал издается самцом путем сильной вибрации всего тела из стороны в сторону и сверху вниз и представляет собой шумовую посылку (рис. 2, 2; таблица).

Прекопуляционный сигнал (рис. 2, 3; таблица) представлен фразами, следующими с интервалами 0.5-1.0 с. Двухпульсовая структура образующих его серий хорошо различима только в конце серии, тогда как в ее начале границы между пульсами выражены нечетко. Первый пульс имеет меньшую амплитуду по сравнению со вторым, высокоамплитудным. Максимум второго пульса немного смещен к его концу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает огромную признательность Р.Д. Жантиеву, Д.Ю. Тишечкину (МГУ, Москва) и А.А. Кузьминых (Зоологический музей МГУ, Москва) за помощь в ходе выполнения работы, а также В.С. Гавриленко и Н.Е. Дрогобыч (Украина, Аскания-Нова) за разрешения проведения работ на территории дендропарка заповедника Аскания-Нова. Особо автор благодарит Л.И. Подгорную (Зоологический Институт РАН, С. Петербург) за ряд ценных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: МГУ. С. 1-256.
- Жантиев Р.Д., Тишечкин Д.Ю., 1989. Акустическая сигнализация цикадок рода *Macropsis* Lew. (Homoptera, Cicadellidae) Европейской части СССР // Энтомол. обозр. Т. 68. Вып. 3. С. 469-477.
- Harz K., 1975. Die Orthopteren Europas II. Dr. W. Junk B.V. Publishers. The Hague. V. 11. P. 1-939.
- Gnatzy W., Tautz J., 1980. Ultrastructure and mechanical properties of an insect mechanoreceptor: stimulus transmitting structures and sensory apparatus of the cereal filiform hairs of *Gryllus II* Cell a. Tissue Res. V. 213. p. 441-463.

**ACOUSTIC SIGNALIZATION
IN THE GENUS *TETRIX* (ORTHOPTERA, TETRIGIDAE)**

A. A. Benediktov

Moscow State University, Department of Biology, Moscow 119899, Russia

Acoustic communications of *Tetrix tenuicornis* and *T. subulata* (Tetrigidae) are shown for the first time. Tetrigid species have a complicated tremulation repertoire. There are some species specific signals which are good taxonomic indicators.