

**Правительство Республики Тува  
Сибирское отделение РАН  
Убсунурский Международный Центр  
биосферных исследований  
Институт географии РАН**

**УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ КОНТИНЕНТА АЗИЯ  
ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ  
БИОСФЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ**

ТРУДЫ VII-го УБСУНУРСКОГО МЕЖДУНАРОДНОГО  
СИМПОЗИУМА  
Кызыл 20-24 сентября 2001 г.



СЛОВО  
Кызыл-Москва  
2002

## **Новые данные о вибросигнализации прямокрылых семейства Tetrigidae (Orthoptera)**

**А.А. Бенедиктов**

**Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова**

Сегодня уже окончательно выяснено, что тетригиды - это самостоятельное надсемейство в отряде прямокрылых (Orthoptera). От представителей надсемейства саранчовых (Acridoidea), в состав которого их долгое время включали в ранге семейства, прыгунчиковые (Tetrioidea) отличаются не только биологическими, морфологическими и анатомическими особенностями [4], но и способом издавания сигналов.

Необходимо сказать, что прыгунчики лишены тимпанальных (слуховых) органов, стридуляционных шипиков и других, присущих их близким родственникам саранчовым (Acrididae), органов звуковой коммуникации, и с момента их первого описания Карлом Линнеем в 1758 году и по 1998 год (240 лет) считались "глухонемыми" насекомыми. Никаких других, дополнительных образований и специализаций, способных участвовать в воспроизведении сигналов, никем никогда не указывалось. Многие исследователи, наблюдавшие за биологией этих насекомых, отмечали наличие у них своеобразных взмахов задними ногами, что и было принято за беззвучную стридуляцию, так как звука никто не слышал. Вместе с тем, нами было отмечено, что самцы *T.*

*subulata* (L.) при тесном контакте, сидя на одном и том же субстрате, поочередно начинали вибрировать всем телом снизу вверх и из стороны в сторону. В связи с этим было сделано заключение о наличии у них вибросигналов, что в последствии полностью подтвердилось. Впервые тремюляционные сигналы тетригид были зарегистрированы нами [1] у двух наиболее распространенных на территории России и сопредельных государств видов: *Tetrix t. tenuicornis* (Sahlb.) и *T. subulata*. Выяснилось, что самцы и самки могут воспроизводить видоспецифические вибросигналы при помощи средних конечностей, передавая их через субстрат. Регистрация же сигналов, скорее всего, происходит при помощи подколennых органов.

Наши попытки обнаружить других ортоптероидов, издающих вибросигналы сходным с прыгунчиками способом, увенчались успехом. Выяснилось, что самцы бескрылого чешуйчатого сверчка *Arachnocephalus vestitus* Costa включают в свой репертуар тремюляционные посылки, издаваемые ногами, наравне с вибрацией и ударами брюшка и ударами ротовых щупиков о субстрат. Однако в отличие от тетригид в воспроизведении сигнала участвуют, по-видимому, как средние, так и передние конечности, легкая вибрация которых, в момент издавания сигнала, заметна под микроскопом [2].

**Методика регистрации сигналов.** Сигналы записывали с помощью головки звукоснимателя (пьезокристаллический адаптер), подключенной через согласующий усилитель к магнитофону или напрямую к звуковой плате компьютера. 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 полусферическим колпаком диаметром 65 мм и высотой 25 мм; температуру поддерживали на уровне 29-30 С.

Установка для раздражения модельными вибросигналами и регистрации ответных посылок полностью повторяла вышеописанную, за исключением добавленного датчика, который представлял собой капсулю телефона, к центру мембраны которого была припаяна остро заточенная иголка. Все опыты проводились на одном компьютере с дуплексной звуковой картой, позволяющей одновременно производить воспроизведение и запись сигнала по всем каналам. В результате этого, субстрат на котором находилось изучаемое насекомое, касался снизу с одной стороны пьезоэлемента, или датчика приема сигнала, подключенного к микрофонному входу звуковой платы, а с другой - капсулю телефона, или датчика воспроизведения сигнала, подключенного к линейному выходу той же звуковой платы. Далее в одну из компьютерных звуковых программ вводили модельные сигналы определенной частоты и длительности, которыми раздражали насекомое

через капсулю телефона. Вторую программу настраивали на запись суммарного сигнала (раздражение + ответ) с головки пьезоэлемента.

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

Изучены сигналы у *Tetrix bipunctata* (L.), *T. bolivari* Saulcy, *T. fuliginosa* (Zett.), *T. simulans* (B.-Bienko), *T. subulata*, *T. tartara subacuta* (Bey-Bienko), *T. t. tenuicornis*, *Depressotetrix depressus* (Bris. de Bam.) из различных точек России, Украины и Киргизии. Подробности по этой теме размещены на сайте Entomology Info по адресу <http://entomology.narod.ru/tetrix/> (in Russian).

**Классификации типов сигналов.** Изучая тремюляцию тетригид, мы столкнулись с некоторыми трудностями в определении принадлежности тех или иных сигналов к призывному и конкурентному типам у разных видов. С одной стороны, это обусловлено тем, что одиночные самцы часто молчат и отказываются издавать сигналы. Подсаженные к таким самцам еще один самец или самка вызывают реакцию тремюляции, однако данная реакция на представителей разных полов часто может быть сходной. С чем это связано пока не ясно, но, по нашим наблюдениям за саранчовыми (Acrididae, Gomphocerinae), такое может происходить с самцами, которые перед этим были изолированы от других особей. Такие самцы начинали ухаживать за самцами часто даже не своего вида, пытаюсь после с ними копулировать. Если же их вновь оставляли в одиночестве, то, по неизвестным причинам, они начинали издавать подряд все типы сигналов, от призывного и прекопуляционного, до конкурентного. С другой стороны, отнесение сигналов прямокрылых вообще, а прыгунчиков в частности, к призывному или конкурентному типу носит условный характер, о чем стоит сказать подробнее.

Как нами было отмечено в предыдущей работе [1], призывный сигнал тетригид "издается самцом возле находящийся рядом другой особи и, вероятно, служит для идентификации ее пола". Поскольку у других ортоптероидов, например, саранчовых (Acrididae, Gomphocerinae), в функции призывного сигнала самцов входит не только призыв самки, но и, например, обеспечение равномерного распределения особей популяции в пространстве, законно предположить мультинаправленность таковых и у прыгунчиков. В связи с тем, что своеобразные сигналы, издаваемые самцами тетригид в присутствии другой, молчащей особи, в подавляющем большинстве предшествуют остальным сигналам, они отнесены нами к призывному типу, хотя, несомненно, могут иметь и идентификационный характер. Вместе с тем, к сигналам узнавания (recognition sound), не вызывающим немедленного фонотаксиса и свойственным некоторым сверчкам, медведкам и другим насекомым, данные тремюляционные посылки тетригид не могут быть отнесены, так как на них почти всегда присутствует ответная реакция конспецифических особей: самца - конкурентным сигналом, а самки - одиночными посылками.

Конкурентный сигнал, в понимании некоторых исследователей, обязательно связан с последующей ярко выраженной агрессией, то есть, предшествует атаке противника. Вместе с тем у некоторых прямокрылых существует более или менее "мирная конкуренция", в процессе которой доминирующий самец заставляет более слабого противника покинуть территорию, используя для этого или демонстрацию ярко окрашенных частей тела или акустическую коммуникацию. Это относится, например, к некоторым саранчовым подсемейства Oedipodinae (Acrididae), для сигналов перекликающихся самцов которых введен особый термин "хоровая песня" (chorus song) [6]. Однако данный термин надо признать не совсем удачным, поскольку название "хоровая песня" не отражает основной функции данного сигнала. Известно, что хором могут петь многие насекомые, используя для этого, например, призывный (Acrididae, Gomphocerinae) или непрерывный (Homoptera, Cicadellidae, Cicadatra spp.) сигналы. У прыгунчиков, как и у Oedipodinae, явной агрессии между самцами не отмечено, хотя одна из особей во время тремуляции может забираться на спину другой. В этом случае нижняя особь (самец или самка) всегда пытается сбросить верхнюю, сильно вибрируя всем телом и издавая при этом искаженные сигналы. В большинстве же случаев один из тремулирующих самцов почти всегда старается покинуть территорию, занятую другим поющим самцом.

В этой работе мы будем придерживаться традиционной схемы, рассматривая у самцов изученных видов тетригид вибросигналы следующих типов, связанные с территориальным и половым поведением: призывный (calling), конкурентный (rivalry), прекопуляционный (courtship). Сразу надо оговориться, что репертуар отдельных видов не ограничивается приведенным ниже списком сигналов. Вполне вероятно, что некоторые сигналы нами не зарегистрированы. Вместе с тем, среди изученных сигналов можно выделить несколько групп по амплитудно-временным характеристикам (рис. 1). Интересно отметить, что у разных видов близкие по амплитудно-временной структуре сигналы могут выполнять различную функцию. Сигналы внутри каждой из групп четко различаются амплитудно-временными параметрами, реже, частотными характеристиками - то есть, видоспецифичны.

Тип I - серии из чередующихся высоко- и низкоамплитудных посылок, период повторения которых от начала песни к ее концу часто уменьшается. Такие сигналы достоверно известны для *T. subulata* и *D. depressus*. Отмечены, но не записаны для *T. bolivari*. Самцы всех указанных видов исполняли этот сигнал в присутствии другой особи при первом контакте с ней. Вероятно, относится к призывному сигналу.

Тип II - серии из одиночных посылок с одинаковым периодом повторения. Этот тип сигнала отмечен для *T. bipunctata*, *T. t. tenuicornis*, *T. fuliginosa*, *T. subulata*, *D. depressus*, причем только у последних двух достоверно во время ухаживания за самкой. Остальные виды исполняли его в присутствии других особей, в связи с чем, реально определить

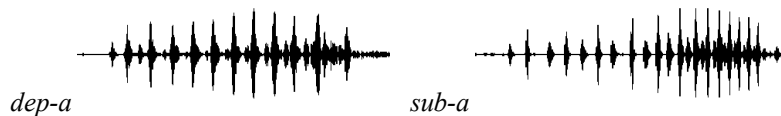
предназначение этого сигнала затруднительно, хотя может быть призывом.

Тип III - фразы из большого числа серий, отдельные посылки в которых следуют с очень малым периодом повторения. Практически все изученные виды имели в своем репертуаре сигнал данного типа. Причем *T. bipunctata*, *T. I. tenuicornis*, *T. tartara subacuta* и *T. bolivari* использовали его в момент переключки между самцами своего вида, *T. subulata* и *D. depressus* — во время ухаживания за самкой, а самцы *T. simulans* исполняли этот сигнал как в одиночестве, так и в присутствии второго самца или самки.

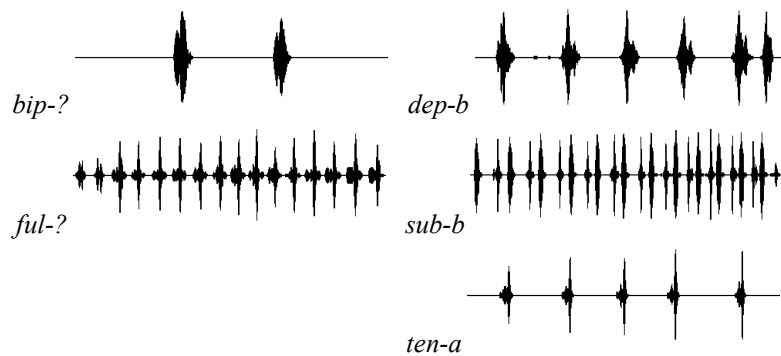
**Особенности морфологии.** Тетригид всегда противопоставляли другим саранчовым по отсутствию присоски между коготками лапок. Как теперь можно предположить, данное отсутствие не случайно и может быть напрямую связано со способом сигнализации. В связи с тем, что сигналы издаются особями при помощи конечностей, присоска может метать тремюляции. Надо сказать, что у обладающего похожим типом сигнализации бескрылого чешуйчатого сверчка *A. vestitus* присоска также не развита.

Вместе с тем само строение ног тетригидов очень специфично. Так передние и средние конечности не имеют шпор, а их лапка двухчлениковая. Вместе с тем задние ноги имеют шпоры, а их лапка состоит из трех члеников. Кроме этого, передние и средние лапки имеют на первом членике три хорошо выраженные подушечки, которые контактируют с субстратом, при этом второй членик не касается субстрата, опираясь на

Тип I



Тип II



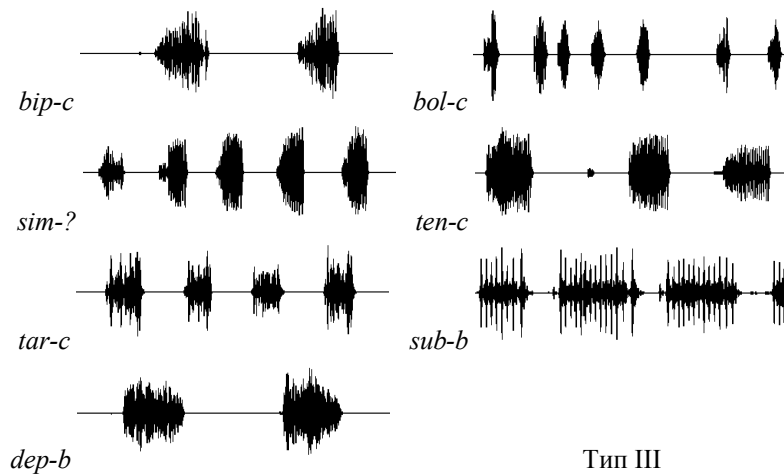


Рис 1. Общий вид сигналов прямокрылых семейства Tetrigidae (Orthoptera): *bip* - *Tetrix bipunctata* (Калужская обл.), *ten* - *T. t. tenuicornis* (Московская обл.), *ful* - *T. fuliginosa* (Мурманская обл.), *sim* - *T. simulans* (Горный Алтай), *bol* - *T. bolivari* (Крым), *tar* - *T. tartara subacuta* (Киргизия), *sub* - *T. subulata* (Калужская обл.), *dep* - *Depressotetrix depressus* (Крым); сигналы: *a* - призывный, *b* - прекопуляционный, *c* - конкурентный, ? - невыясненный. Развертка 8 секунд.

него концами острых коготков (рис. 2). В тоже время, первый членик задних лапок специфических подушечек не имеет, его нижний край резковьямчатый, как бы, специально приспособлен для грубой механической работы. По предварительным данным такое строение ног может свидетельствовать о их различной функциональной нагрузке. Так передние и средние ноги, скорее всего, отвечают за прием и передачу вибросигналов (отсутствие присоски и шпор, вероятно, связано с этим), тогда как задние — за прыгательные и другие силовые движения.

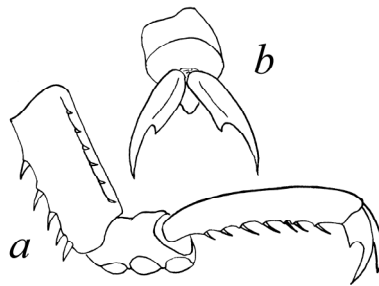


Рис. 2. Средняя левая нога *T. subulata*: *a* - часть голени и лапка, *b* - коготки той же лапки.

**Особенности анатомии.** Внутреннее строение прыгунчиков изучено вполне хорошо. Вместе с тем, поскольку данных о коммуникации тетригид на то время не было, то внимание каким-либо специфическим органам, связанным с приемом и передачей сигналов, не уделялось. Однако, было обращено внимание на отсутствие воздушных мешков в теле при их наличии в груди [3], причем эта пара грудных воздушных мешков, как отмечалось, большого размера [4]. По нашему мнению, одной из функций грудных воздушных мешков может быть усиление принимаемого вибросигнала, то есть функция резонатора.

**Особенности сигнализации у лярвальных форм.** Наблюдение в садке за поведением особей разных стадий развития *T. t. tenuicornis* показало, что личинки, сидя на одном и том же субстрате, могут попеременно приподниматься на задних ногах, как бы для того, чтобы сделать шаг вперед, однако этого не происходит и особь резко опускается назад. Замечены подобные движения и в паре "личинка - имаго". На данном этапе сказать, издают в этот момент личинки вибросигналы ногами или нет, мы не можем. Попытки получить ответ у личинок на стимуляцию звуком результата не дали.

Весьма интересна ответная реакция личинок вида *T. tartara subacuta* на раздражающее действие со стороны других особей этого вида, например, при залезании одной на другую. Личинки всех возрастов поднимают вертикально задние ноги, плотно прижимая бедра, голени и лапки к брюшку. В этом положении при неподвижных бедрах личинки с большой частотой, но малой амплитудой начинают тереть голеньями и лапками о бока брюшка. Вибрации в это время нами не регистрировались. В отличие от них имаго самцов трясутся всем телом, не отрывая ног от субстрата, издавая характерный сигнал.

**Особенности сигнализации у имагинальных форм.** Считается [4], что молодые особи, только что перелинявшие во взрослую форму, в то же лето не способны к размножению. Исходя из этого можно было бы предположить о неспособности молодых, не зимовавших самцов к продуцированию сигналов, поскольку для прямокрылых начало стридуляции ясно говорит об их способности к спариванию. Как показали опыты это не совсем так. Действительно, перезимовавшие взрослые самцы *T. bipunctata* весной охотно издавали сигналы, тогда как особи того же вида, но собранные осенью, то есть не прошедшие зимовки во взрослой стадии, категорически отказывались (наблюдения 1998-2001 годов из Калужской, Ленинградской и Мурманской областей и Горного Алтая). Совсем другая картина наблюдалась для видов *T. t. tenuicornis*, *T. subulata* и *T. tartara subacuta*, самцы которых были способны к воспроизведению сигналов спустя сутки после линьки во взрослую форму, а перезимовавшие самцы *T. t. tenuicornis*, *T. subulata* издавали сигналы также хорошо, как и не зимовавшие (наблюдения 1997-2001 годов из Московской, Калужской областей, Аскания-Нова и Горного Алтая). Вместе с тем, готовы ли на самом деле поющие особи к размножению, требует выяснения.



**Особенности ответной реакции** на раздражение. В настоящий момент нами проводятся опыты по раздражению самцов тетригид модельными сигналами разных характеристик и получения у них ответной реакции. Материалы обрабатываются. Однако уже можно сказать, что некоторые виды охотно реагируют на раздражение одиночными посылками (*T. bipunctata*, *T. t. tenuicornis*, *T. fuliginosa*), а некоторые молчат (*T. subulata*, *D. depressus*). Кроме этого, указанные первыми три вида реагируют на раздражение голосом, когда возле вибростенда, на котором находится одиночный самец или самка, имитируется одиночная посылка по длительности, модуляции и частоте близкая к таковой данного вида. Такой разговор между насекомым и исследователем может быть весьма долгим, причем самец тетрикаса кроме одиночных посылок иногда издает серию конкурентного сигнала.

**Возможный механизм генерирования сигналов.** Во время опытов с *T. t. tenuicornis* нами было замечено, что если у самца приклеить одну из средних ног к боковой стороне груди таким образом, чтобы ее лапка находилась в подвешенном состоянии над субстратом его не касаясь, то в момент издавания сигнала второй не приклеенной ногой, лапка первой ноги совершает более или менее заметное движение в такт сигналу. Более того, у самцов *T. bipunctata* иногда прослеживается небольшое смещение лапок средних ног во время тремюляции. По мнению профессора Р.Д. Жантиева [5] сигналы у тетригид продуцируются за счет изометрических сокращений мышц.

**Частотная модуляция.** При детальном изучении осциллограмм призывных сигналов выяснилось, что каждая отдельная посылка на самом деле состоит из двух самостоятельных пульсов, причем частотные характеристики пульсов заметно различаются (иногда почти в 2 раза), то есть присутствует частотная модуляция (рис. 3).

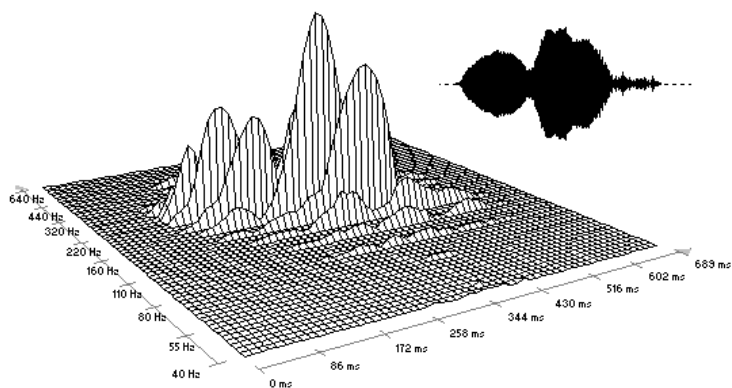


Рис. 3. Двухпульсовая посылка сигнала *T. bipunctata* и ее трехмерный частотный спектр.

Если принять вышеизложенную точку зрения Р.Д. Жантиева, то, вероятно, каждый из двух пульсов должен соответствовать двум этапам работы мышц, например, напряжению и расслаблению. В большинстве случаев (сигналы I и II типов) посылка начинается высокочастотным пульсом, а заканчивается низкочастотным (частоту определяли в программе SoundForge). Однако у *D. depressus* нами отмечена противоположная картина: первый пульс низкочастотный, тогда как второй — высокочастотный (таблица). Роль частотной модуляции в сигналах тетригид выясняется.

Главные частотные максимумы пульсов вибропосылок тетригид сигналов I и II типов.

Таблица 1

Таксоны тетригид	Частота. Гц	
	Первый пульс	Второй пульс
<i>T. t. tenuicornis</i>	280-302	172-194
<i>T. subulata</i>	216-280	172-194
<i>T. bipunctata</i>	216	151
<i>T. fuliginosa</i>	172-216	108
<i>D. depressus</i>	151-172	216-237

Хочу выразить благодарность О.С. Корсуновской за консультации во время написания статьи, В.А. Громенко и Д.С. Щигелю за помощь в сборе живого материала.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бенедиктов А.А. Акустическая сигнализация прыгунчиков рода *Tetrix* (Orthoptera, Tetrigidae) // Зоолог. журн. 1998. Т. 77. № 9. С. 1021-1025.
2. Бенедиктов А.А. Прекопуляционное акустическое поведение чешуйчатого сверчка *Arachnocephalus vestitus* Costa (Orthoptera, Mogoplistidae) // Вести. Моск. ун-та. Сер. 16, биол. 2001. № 1. С. 12-15.
3. Подгорная Л.И. О некоторых анатомических особенностях саранчовых семейства Tetrigidae (Orthoptera) // Энтомол. обозр. 1969. Т. 48. Вып. 2. С. 255-262.
4. Подгорная Л.И. Прямокрылые насекомые семейства Tetrigidae (Orthoptera) фауны СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 112. - 95 с.
5. Benediktov A.A., Zhantiev R.D. Vibrational communication in Orthoptera // Abstract book I. XXI International Congress of Entomology. Brazil, August 20-26. 2000. [1734]. P. 438.
6. Ewing A.W. Arthropod bioacoustics: Neurobiology and Behaviour. Comstock Publishing Associates. 1989. - 260 p. - цит. по: Garcia M.D., Clemente M.E., Hernandez A., Presa J.J. First data on the communicative behaviour of three mediterranean grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // J. Orth. Res. 1997. Vol. 6. P. 113-116.

## NEW DATA OF VIBRATION IN TETRIGIDAE (ORTHOPTERA)

A.A. Benediktov

Department of Biology, Lomonosov MSU

For the first time, data on the vibrations of 8 Tetrigidae species [*Tetrix bipunctata* (L.), *T. bolivari* Saulcy, *T. fuliginosa* (Zett.), *T. simulans* (B.-Bienko), *T. subulata* (L.), *T. tartara subacuta* (Bey-Bienko), *T. t. tenuicornis* (Sahlb.), *Depressotetrix depressus* (Bris. de Barn.)] are published, and oscillograms of these vibrations are given. Questions of signal classification, and morphological and anatomical characteristics possibly connected with vibrations, are discussed.