

Биология, поведение и коммуникация саранчовых рода *Erianthus* Stål, 1875 (Orthoptera: Eumastacoidea: Chorotypidae)

Biology, behaviour and communication in the genus *Erianthus* Stål, 1875 (Orthoptera: Eumastacoidea: Chorotypidae)

А.А. Бенедиктов
A.A. Benediktov

Московский государственный университет, биологический факультет, кафедра энтомологии, Москва 119991, Россия. E-mail: entomology@yandex.ru

Moscow State University, Biology Faculty, Department of Entomology, Moscow 119991, Russia.

KEY WORDS: grasshoppers, Orthoptera, Eumastacoidea, *Erianthus versicolor*, vibrational and acoustical communication, sexual behaviour, biology.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: саранчовые, Orthoptera, Eumastacoidea, *Erianthus versicolor*, вибрационная и акустическая коммуникация, половое поведение, биология.

ABSTRACT. Biology, behaviour and communication in the species *Erianthus versicolor* Br.-W. (Orthoptera: Eumastacoidea: Chorotypidae) from the Thailand are described. Oscillogramms are presented.

РЕЗЮМЕ. Впервые описаны биология, поведение и коммуникация *Erianthus versicolor* Br.-W. (Orthoptera: Eumastacoidea: Chorotypidae) из Таиланда. Осциллограммы приводятся.

Введение

Акустическая коммуникация представителей бестимпанальных саранчовых надсемейства Eumastacoidea (Orthoptera, Caelifera) до сих пор специально не изучалась. Лишённые слуховых (тимпанальных) органов зумастикаиды долгое время считались “глухонемыми”. Известна единственная работа [Черняховский, 1967], посвящённая биологии и поведению в природе и культуре горного среднеазиатского представителя семейства Eumastacidae — ягодной кобылки (*Gomphomastax clavata plotnikovi* C. Vol.). В ней сообщается о своеобразном демонстрационном “танце” самца во время брачных ухаживаний за самкой, включающем лёгкое подрагивание задних ног и антенн. Предполагалось, что распознавание партнеров происходит именно по этому “танцу”, а “звуковая информация при сближении полов не имеет места” [Черняховский, 1967: 774]. Сведения о вибросигналах в цитируемой работе отсутствуют.

Ничего не известно о поведении и коммуникации представителей других семейств, включая Chorotypidae, к которому относятся виды своеобразного тропического рода *Erianthus* Stål, 1875, хотя систематика его проработана достаточно хорошо

[Ingrisch & Willemse, 1988]. В связи с полным отсутствием информации по биологии этих насекомых, за исключением того, что они обитают на лесных опушках, полянах и просеках, было весьма любопытно поставить культуру одного из видов рода — *Erianthus versicolor* Br.-W., пронаблюдать за его поведением, и описать вибрационную коммуникацию [Бенедиктов, 2008]. Настоящая работа является продолжением этих исследований и основана на наблюдениях, выполненных на особях трёх поколений указанного вида.

Материал и методы

Работа проводилась с насекомыми из культуры, полученными от единственной оплодотворённой самки *E. versicolor*, собранной в ЮВ Таиланде (остров Ко Кут [Ko Kut], 22.II 2007, В.А. Громенко).

В течение двух лет (три поколения с мая 2007 г. по октябрь 2008 г.) культуру держали в специально оборудованном террариуме размером (д×ш×в) 39×19×28 см, освещённом двумя лампами дневного света по 6W внутри и одной лампой накаливания 60W на расстоянии 15–20 см снаружи от одного из углов террариума. Продолжительность освещения составляла 8–10 часов в сутки. Температура в течение суток внутри террариума колебалась от 20–24 °C (летом до 26 °C) ночью до 28–32 °C (летом до 34 °C) днём. Почва увлажнялась раз в неделю. Кормили насекомых листьями растений семейства розоцветных (Rosacea): черемухи (*Padus* sp.), малины и ежевики (*Rubus* spp.), дюшенеи (*Duschesnea* sp.), земляники (*Fragaria* sp.), шиповника (*Rosa* sp.), яблони (*Malus* sp.), вишни (*Prunus* sp.), боярышника (*Crataegus* sp.).

Число линек подсчитывалось по экзuviaм, которые выбирали из террариума и сортировали по сход-

ному размеру. В общей сложности было изучено более 200 экзுவиев в двух поколениях. За критерий сходности размеров экзувиев была принята длина задней голени, которая оказалась более или менее стабильной в пределах первых 4-х возрастов нимф, а у нимф последнего возраста — в пределах разных полов.

Вибросигналы регистрировали при помощи пьезоэлектрического адаптера (монофонический звукоосциллограф от проигрывателя виниловых грампластинок), головка которого, слегка пружиня, касалась веточки кормового растения, на котором сидели насекомые. Применение этого устройства позволяет без потерь зарегистрировать вибрации насекомых, лежащие в низкочастотном диапазоне 50–1000 Гц. Звуковые сигналы регистрировали при помощи микрофона Genius MIC-01C (100–10000 Гц). Микрофон или звукоосциллограф (последний через согласующий усилитель) подключали к микродиск-рекордеру Sony Walkman MD MZ-RH910 (20–20000 Гц) с помощью которого проводили оцифровку сигналов. Обработку и анализ записей осуществляли на компьютере. Температуру во время регистрации сигналов поддерживали в пределах 26–28 °С.

При описании сигнала использовали следующую терминологию: фраза — последовательность серий, следующих с фиксированным периодом повторения; серия — последовательность пульсов, отличающаяся от других сходных серий продолжительными паузами; пульсы — элементарные посылки, характеризующиеся быстро нарастающей и быстро убывающей амплитудой.

Результаты и обсуждение

1. Яйцекладка и развитие

Содержание в культуре *E. versicolor* позволило установить следующие особенности их биологии.

Всю свою жизнь личинки и взрослые насекомые проводят на более или менее горизонтальных стеблях, ветках, а также листьях растений, которыми питаются. Только для яйцекладки самка спускается на почву где, глубоко погрузив брюшко (часто до задних тазиков) в почву, откладывает не настоящую кубышку, как это отмечено для *G. clavata plotnikovi* [Черняховский, 1967], а пакет яиц (рис. 1). Пакет имеет форму бочонка со скошенными основаниями. Процесс яйцекладки занимает более 4 часов при температуре почвы 20–21 °С. Пеннистая масса отсутствует, а сам пакет, состоящий в среднем из 8–12 яиц, весьма хрупкий, из-за чего яйца рассыпаются по отдельности от легкого прикосновения к нему (рис. 2). Длина яйца 5,8–6,0 мм, максимальная толщина 0,9–1,1 мм; яйца с полностью сформированной червеобразной личинкой внутри немного толще. Скульптура хориона яйца ячеистая, ячейки пяти- или шестиугольные (рис. 3). Сам хорион более или менее плотный, от светло- до темно-коричневого, при надавливании ломается и из-под него наружу

проступает ярко-жёлтое содержимое. Такой же ярко-жёлтый цвет имеют яйца, сброшенные самками на окружающие их предметы, например, ветки или листья растений.

Диапауза у *E. versicolor* нами не зарегистрирована, а развитие самцов и самок, также как и смена поколений при указанных условиях проходит довольно быстро. Количество насекомых в каждом из поколений в инсектарии увеличивалось в геометрической прогрессии: в первом поколении из 8 нимф до имаго дошли две самки и самец, второе поколение включало уже более 80 особей, а третье — более полутысячи. При этом смертность от различных причин была достаточно высока. Первые имаго самцов открывались минимум через 50 дней, тогда как развитие самок задерживалось на одну–две недели. Таким образом, при малом количестве особей случалось наблюдать самок на стадии нимфы последнего возраста, тогда как имаго самцов уже исполняли вибрационные сигналы. При большом количестве насекомых и их растянутом выходе из-за одновременности откладки яиц родительским поколением, такого не наблюдалось: в террариуме одновременно присутствовали все нимфальные стадии, а также имаго обоих полов.

Продолжительность жизни имаго в условиях инсектарии колебалась в широких пределах, но в среднем составляла 3–5 месяцев, причём самцы, обычно, отмирали раньше самок. Максимальный срок жизни отмечен для одной из самок 1-го поколения: около 8 месяцев (с августа 2007 по март 2008 гг.).

Анализ экзувиев *E. versicolor* позволил установить, что оба пола проходят 5 линек (рис. 4), не считая линьки, следующей сразу же после выхода червеобразной личинки из яйца. Длина задней голени экзувиев 4-х первых возрастов, как у самцов, так и у самок, оказалась более или менее сходной, и составила в среднем 5,0; 6,1; 7,1; 8,9 мм, соответственно. Экзувии нимф последнего возраста самок имели в среднем длину заднего бедра 11,0 мм, а самцов — 9,5 мм. Кроме того, экзувии самцов хорошо отличались от таковых самок присутствием тёмных пятен, что характерно и для самих нимф (рис. 15).

Отсутствию настоящей кубышки и диапаузы у *E. versicolor*, несомненно, связаны с кардинальными различиями климатических условий обитания по сравнению с *G. clavata plotnikovi*. Тем не менее, общее число возрастов (5 линек) и сроки развития от выхода из яйца до имаго (около 50 дней) у этих видов совпадают.

2. Поведение и вибрационная коммуникация

Поведение и коммуникация нимф и имаго *E. versicolor* кардинально отличается от таковых, описанных М.Черняховским [1967] для ягодной кобылки.

Своеобразное поведение нимф *E. versicolor* особенно хорошо проявлялось в группах с большой плотностью насекомых (1 особь на 1 кв.см.). Вначале, то одна, то другая особь начинали раскачиваться по кругу в горизонтальной плоскости, выгибая при

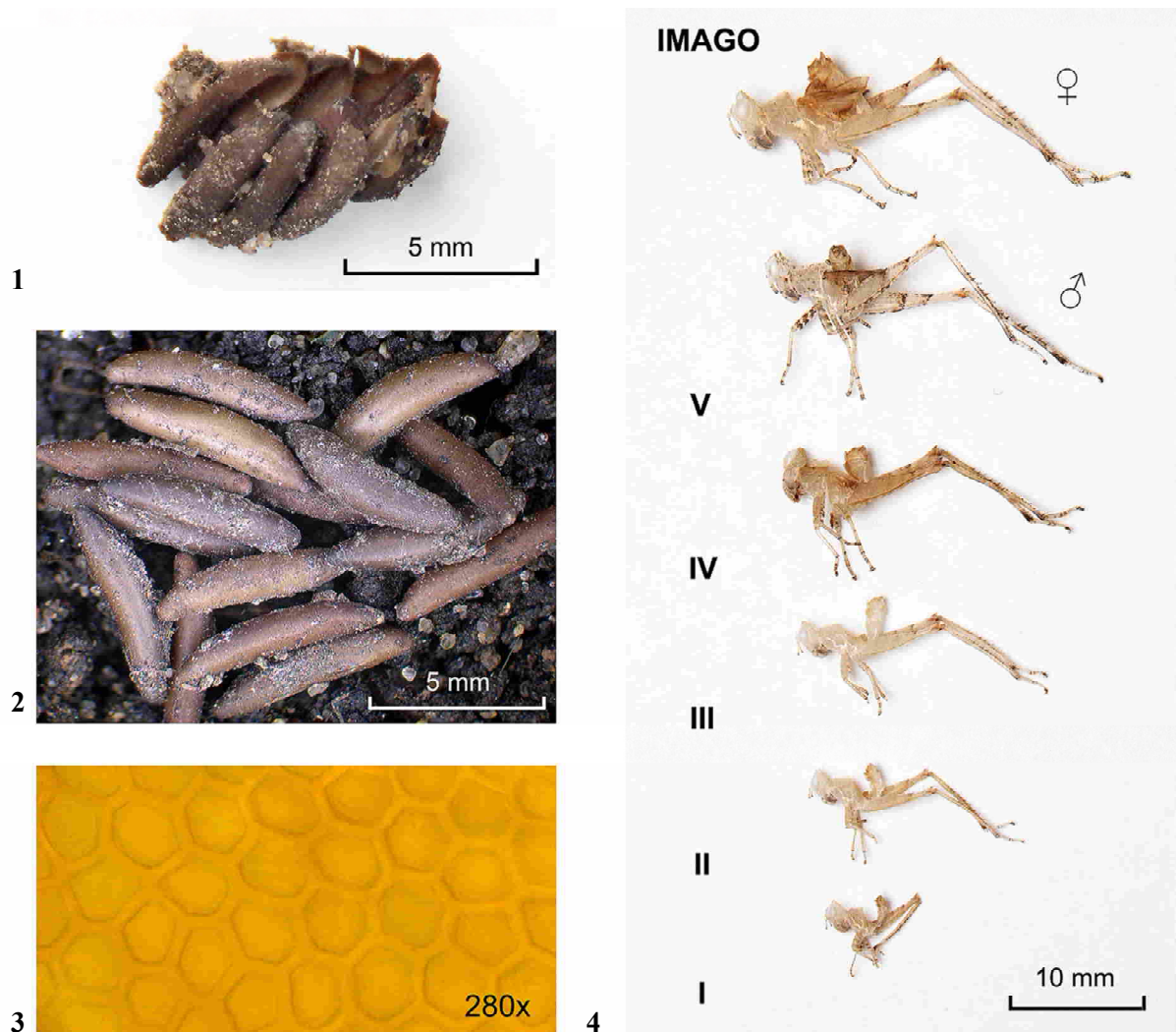


Рис. 1–4. *Erianthus versicolor*: 1 — пакет пустых яиц; 2 — яйца; 3 — хорин крупным планом в световой микроскоп; 4 — экзувии I–V нимфальных возрастов.

Figs 1–4. *Erianthus versicolor*: 1 — pocket of empty eggs; 2 — eggs; 3 — close-up of chorion in light microscope; 4 — exuvia of I–V nymphs ages.

этом брюшко (рис. 5). Сразу за этим, многие особи совершали беззвучные движения задними ногами (рис. 6) напоминающие движения покоющих кобылок подсемейства Gomphocerinae (Acridoidea, Acrididae) во время стридуляции, при этом ноги могли двигаться как синхронно, так и асинхронно. По окончании движений ног у нимф иногда наблюдалась тремуляция (рис. 7), хотя этот элемент поведения мог и отсутствовать. Заметим, что имаго также могли исполнять все эти движения, однако заметно реже.

Функциональное назначение описанных движений не вполне ясно. Рассматривалось возможное подражание насекомых раскачивающимся на ветру листьям, а также связь с внутренними процессами пищеварения и выделением экскрементов. Однако, вероятнее всего, описываемое поведение может быть связано со зрительной и вибрационной коммуникацией. Это подтверждается тем, что в группах движения и

вибрации были выражены сильнее, чем у одиночных особей, а выделение экскрементов могло происходить и без раскачивания и тремуляции. Кроме того, тремуляция тела могла возникать отдельно у нимфы во время контакта не только между собой, но и с имаго. Было замечено, что при приближении одной особи к другой они также совершали резкие колебательные движения сверху вниз всем телом, что свойственно многим насекомым. Такой сигнал представлял серию длительностью 1,1–2,2 с, состоящую из 8–15 пульсов, следующих с периодом 150–220 мс (рис. 8). Этот сигнал, по нашему мнению, являлся конкурентным, так как после его эмиссии одна из особей старалась быстро покинуть территорию.

В то же время чётких вибраций от круговых движений телом и взмахов задних ног у нимф и имаго зарегистрировать не удалось, хотя это не исключает их значение в зрительной коммуникации.

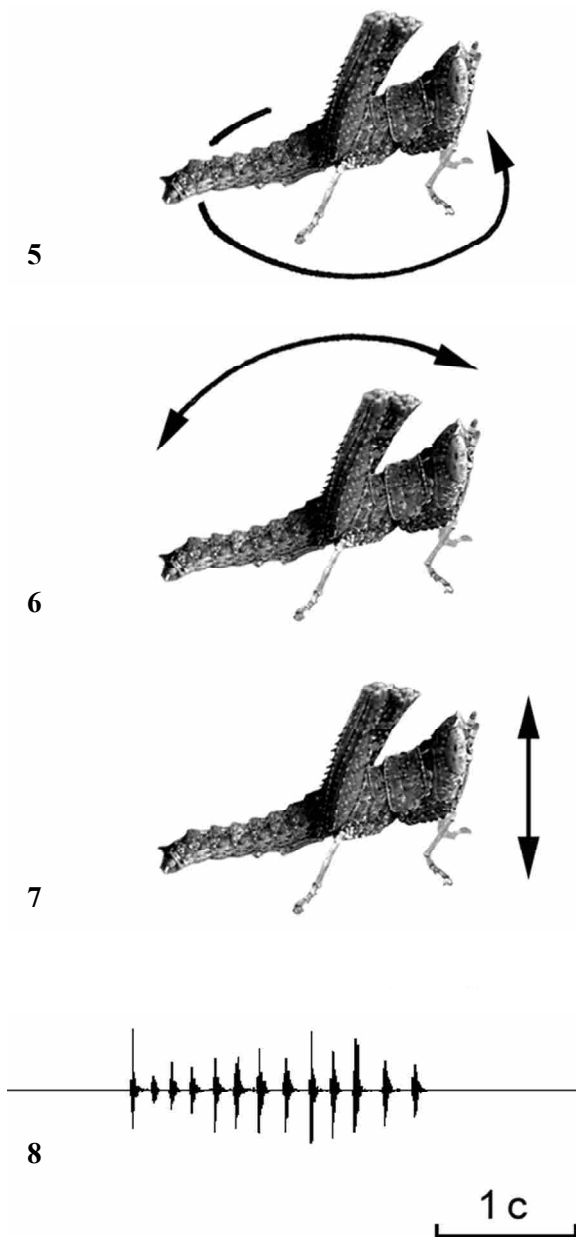


Рис. 5–8. *Erianthus versicolor*. 5–7 — движения нимф; 8 — осциллограмма вибросигнала во время тремюляции тела (рис. 7) нимфы самца возле нимфы самки. Объяснения в тексте.

Fig. 5–8. *Erianthus versicolor*. 5–7 — movements of nymphs; 8 — oscillogram of vibration of nymph male body during tremulation (Fig. 7) near female. Explanation in the text.

Вибрационные сигналы имаго самцов *E. versicolor* были впервые зарегистрированы и подробно описаны нами недавно [Бенедиктов, 2008]. Однако, как показали дальнейшие наблюдения за особями второго и третьего поколений, тремюляционный способ эмиссии вибросигналов не единственный

для этого вида. Взрослые самцы издавали частотно модулированные сигналы несколькими различными способами: тремюляционным, за счёт вибрации брюшка, и стридуляционным, за счёт трения бёдер задних ног о шероховатые жилки надкрылья. В последнем случае был различим чёткий, хотя и тихий звук, который записывали с помощью обычного микрофона.

Напомним, что одиночный самец *E. versicolor* способен к эмиссии призывного сигнала. За счёт тремюляции брюшка [Бенедиктов, 2008] он издаёт продолжительные фразы из серий (рис. 9), интервалы между которыми могут быть как короткими (200–500 мс), так и длительными (1–3 с). Длительность серий составляет 4–6 с. Амплитуда дрожания брюшка в процессе эмиссии сигнала уменьшается, а частота дрожания увеличивается¹. Частота в начале серии (50–70 Гц) плавно возрастает к её окончанию до 200–250 Гц; первая, наиболее выраженная гармоника, лежит в диапазоне 400–450 Гц, а верхняя частотная граница серии достигает области 600–800 Гц (рис. 10). Кроме этого, во время ухаживания за самкой, самец вставляет в каждую серию 1–3 высокоамплитудных пульса за счёт небольшого вздрагивания, заметного по смещению тела и движению задних ног без их видимого отрыва от субстрата. Такие пульсы могут находиться как в начале каждой серии, так и внутри неё, а также в конце (рис. 12); сами серии прекопуляционного сигнала становятся более низкоамплитудными (“тихими”) и продолжительными за счёт увеличения низкочастотной первой части. Когда самка уходит от самца (или принудительно удаляется), серии в сигнале меняются, становясь более высокоамплитудными (“громкими”) и менее продолжительным. При этом высокоамплитудные пульсы от вздрагивания некоторое время сохраняются, а амплитудная форма самих серий постепенно становится близкой к таковой призывного сигнала (рис. 13–14). Спустя некоторое время самец вновь начинает издавать призывный сигнал (рис. 9).

3. Звуковая стридуляция

В новых опытах с большим количеством насекомых мы наблюдали, как иногда после серии вибросигнала сразу же следовала стридуляция: при помощи задних конечностей самцы извлекали звук. Судя по количеству пульсов в звуковой серии (рис. 11), самец делал 6–10 синхронных движений короткими рывками задних бёдер, проводя их внутренней стороной с гладким килем по шершавым жилкам надкрыльев (тегино-феморальный акустический аппарат). Наличие звукового окончания вибрационной серии регистрировали во время пения самцов в террариуме в окружении нескольких самок, а также в группе насекомых различного пола и возраста. Наблюдать звуковую стридуляцию после эмиссии

¹ Сходную тремюляцию мы наблюдали у самца *E. serratus* Willemse et Ingrisch (СЗ Таиланд, окрестности Пая (Pai), VIII 2007, В.А. Громенко), однако соответствующие ей вибросигналы не регистрировались.

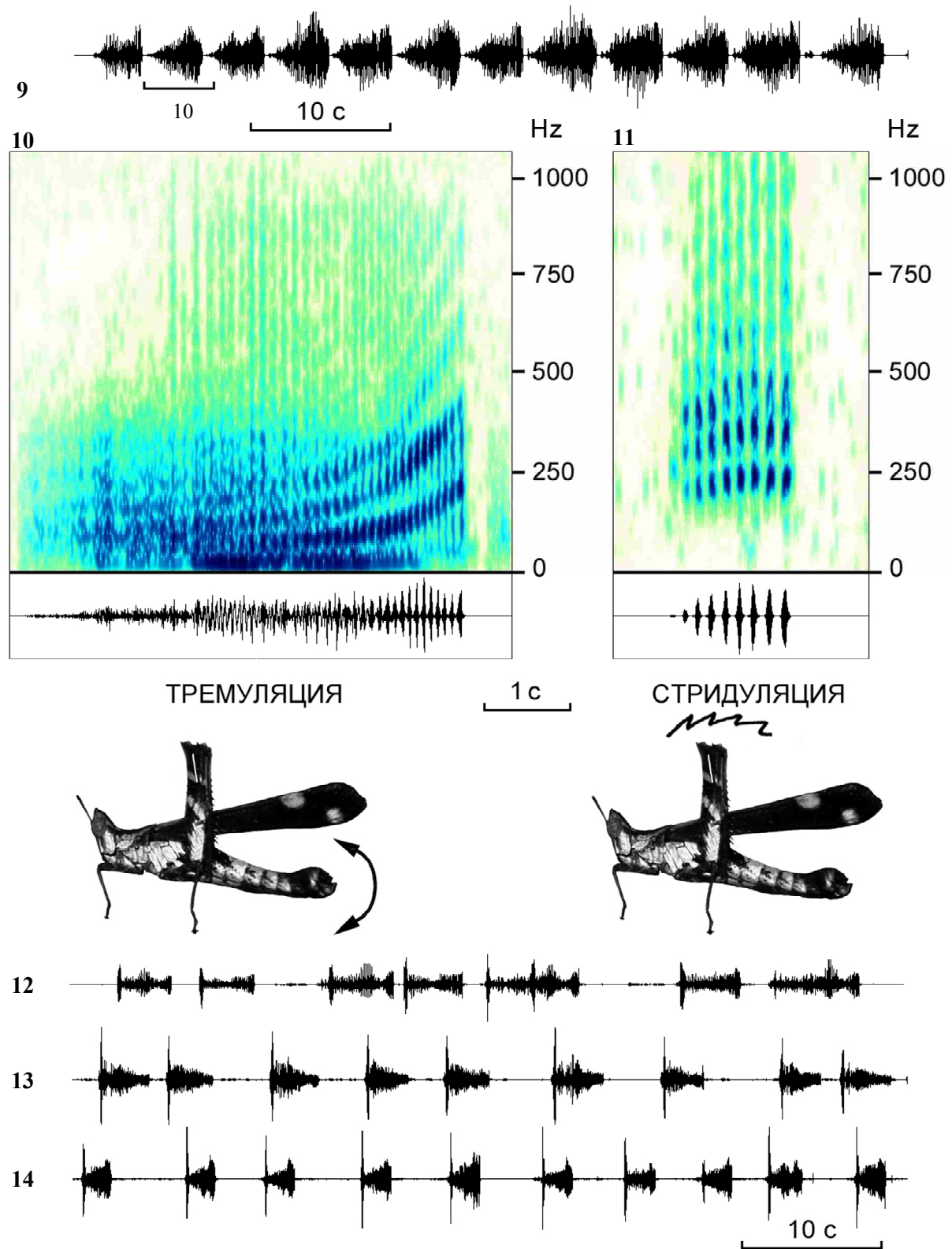


Рис. 9–14. *Erianthus versicolor*. 9 — осциллограммы вибросигналов одиночного самца; 10 — сонограмма отдельной её серии; 11 — звуковой сигнал самца возле группы самок и самцов и его сонограмма (предшествующий ему вибросигнал не записан); 12 — звуковой сигнал самца во время ухаживания за самкой; 13–14 — то же, после её удаления; 9–10, 12–14 — вибрационные сигналы; 11 — звуковые сигналы.

Fig. 9–14. *Erianthus versicolor*. 9 — oscillograms of single male vibration; 10 — sonogram of the same series; 11 — stridulatory sound of the male near group of males and females and its sonogram (preceding vibration has not been recorded); 12 — courtship of the male; 13–14 — same, vibration after removing of female; 9–10, 12–14 — vibrational signals; 11 — sound signals.

вибрационных серий у изолированных пар или двух самцов нам ни разу не удалось. Можно предполагать, что звук являлся только сопутствующим явлением, а основная информация от стридуляции передавалась по вибрационному каналу, поскольку тимпанальные органы у этих насекомых до настоящего времени не обнаружены. Явление, когда один и тот же тип акустического аппарата выполняет разную функцию, не является редкостью. Среди известных нам насекомых представители Psyllidae (Homoptera) также используют стридуляционный аппарат для виброкоммуникации, издавая тихие звуки [Тишечкин, 1989]. В нашем случае о важной вибрационной компоненте стридуляционной серии *E. versicolor* может косвенно свидетельствовать её довольно низкая частота — 200–500 Гц. Любопытным является то, что главный частотный максимум начала звуковой серии соответствует таковому в окончании вибрационной серии, составляя около 200–250 Гц.

4. Отражение света

Полностью пигментированные самцы имеют контрастную чёрную окраску с яркими жёлто-зелёными, имеющими металлический отблеск, пятнами. Уже сами по себе эти пятна при определённом освещении нередко дают яркий блик. Кроме того, как отмечалось ранее, первый тергит эриантусов окрашен в светло-голубой цвет [Ingrisch & Willemse, 1988]. Попыток понять функциональное значение такой цветовой дифференциации никем не предпринималось. На наш взгляд, голубой цвет первого тергита может выполнять коммуникационную функцию, что подтверждается следующими наблюдениями.

Положение задних ног у эриантусов своеобразно. Имаго, как, впрочем, и нимфы, держат задние ноги почти всегда запрокинутыми вперёд. У нимф, задние ноги, с подведёнными почти к самой голове коленями, участвуют в характерном поведении, описанном выше (рис. 5–7). Имаго, которые реже исполняют такие движения, держат задние ноги практически перпендикулярно (рис. 10–11), прижав их плотно к телу. Медлительные и мало перемещающиеся днём, эти прямокрылые опираются только на переднюю и среднюю пары конечностей. Задние бедра с прижатыми к ним голеньями у них часто неподвижны, при этом лапки располагаются параллельно телу и не касаются субстрата.

Можно предполагать, что такое специфическое положение задних конечностей в покое у взрослых *Erianthus* spp. связано с тем, что как раз на боковой поверхности первого тергита брюшка оба пола имеют специальные площадки голубого цвета. В момент, когда насекомое поднимает и прижимает ноги к телу, они оказываются скрыты задними бёдрами. У самцов эти площадки крупные (рис. 19, 21), иногда в нижней части с зеленоватым оттенком, у самок — сильно уменьшены и окрашены в голубоватый цвет только в верхней части (рис. 20). Мы называем эти участки катафоты (от древнегреческого “kata” —

“назад” + “fos” — “свет”, буквально, “возвращающие свет”), поскольку по своим свойствам они напоминают таковые, установленные на авто- и велотранспорте. При определённом направлении света виден голубой отблеск, контрастирующий с общим фоном покровов насекомого. Когда задние бёдра подняты и прижаты к телу, катафоты не видны с боков, однако хорошо различимы сзади (рис. 17). Днём в покое задние бёдра эриантуса почти всегда прикрывают эти площадки с боков. Однако когда особи периодически совершали беззвучные взмахи ногами, напоминающие движения поющих саранчовых (Gomphocerinae) во время стридуляции, катафоты становились видимыми. Видны они и во время перемещения насекомых с участием задних ног, а также во время чистки задних лапок ротовыми органами (рис. 18).

Вместе с тем, боковые катафоты не единственные. Раздвинув надкрылья и крылья самца можно видеть на верхней стороне целый ряд скрытых ярких голубых площадок различной формы и размера, занимающих часть средне- и заднеспинки, а также весь первый тергит брюшка (изучали живых самцов и самок *E. versicolor* и *E. serratus*, рис. 19, 21). У самок верхние катафоты также были выражены сильнее, чем боковые, и нередко имели голубоватый цвет (рис. 20), хотя у некоторых особей были недоокрашены. Предназначение верхних катафотов неясно, но они должны быть видны, по крайней мере, во время полёта, способность к которому у этих насекомых хорошо развита. У обоих полов катафоты видны и при наклоне переднеспинки относительно остального тела (рис. 18). Не исключена также демонстрация спинных катафотов во время раскрытия крыльев при брачном поведении, но нами в инсектарии подобное явление не наблюдалось.

У нимф младших возрастов область катафотов не отличалась от остальных участков тела. Только у нимф самцов последнего и предпоследнего возрастов здесь начинало проступать пятно желтовато-молочного цвета (рис. 15), перед которым выделялось ещё одно пятно такого же цвета, в последствии приобретающее жёлто-золотистую окраску. Молодые, перелинявшие имаго самцов имели общую сероватую окраску тела и молочно-жёлтые катафоты. Только спустя 2–3, иногда более, дней пигментация тела начинала проявляться: участки тела становились контрастными с чёрными полосами и пятнами, между которыми возникала окраска жёлтых, зелёных и разнообразных смешанных оттенков, часто с металлическим отливом, а катафоты приобретали светло-голубой (иногда очень яркий) оттенок. Такой метаморфоз, на наш взгляд, скорее всего, может свидетельствовать о немаловажном значении этих элементов в брачном поведении.

Эриантусы, по нашим данным, ведут сумеречный образ жизни. Днём, при освещении лампами, нам не удалось наблюдать ни одной копуляции. В то же время вечером, после отключения света, но не в полной темноте, активность насекомых возрасла,

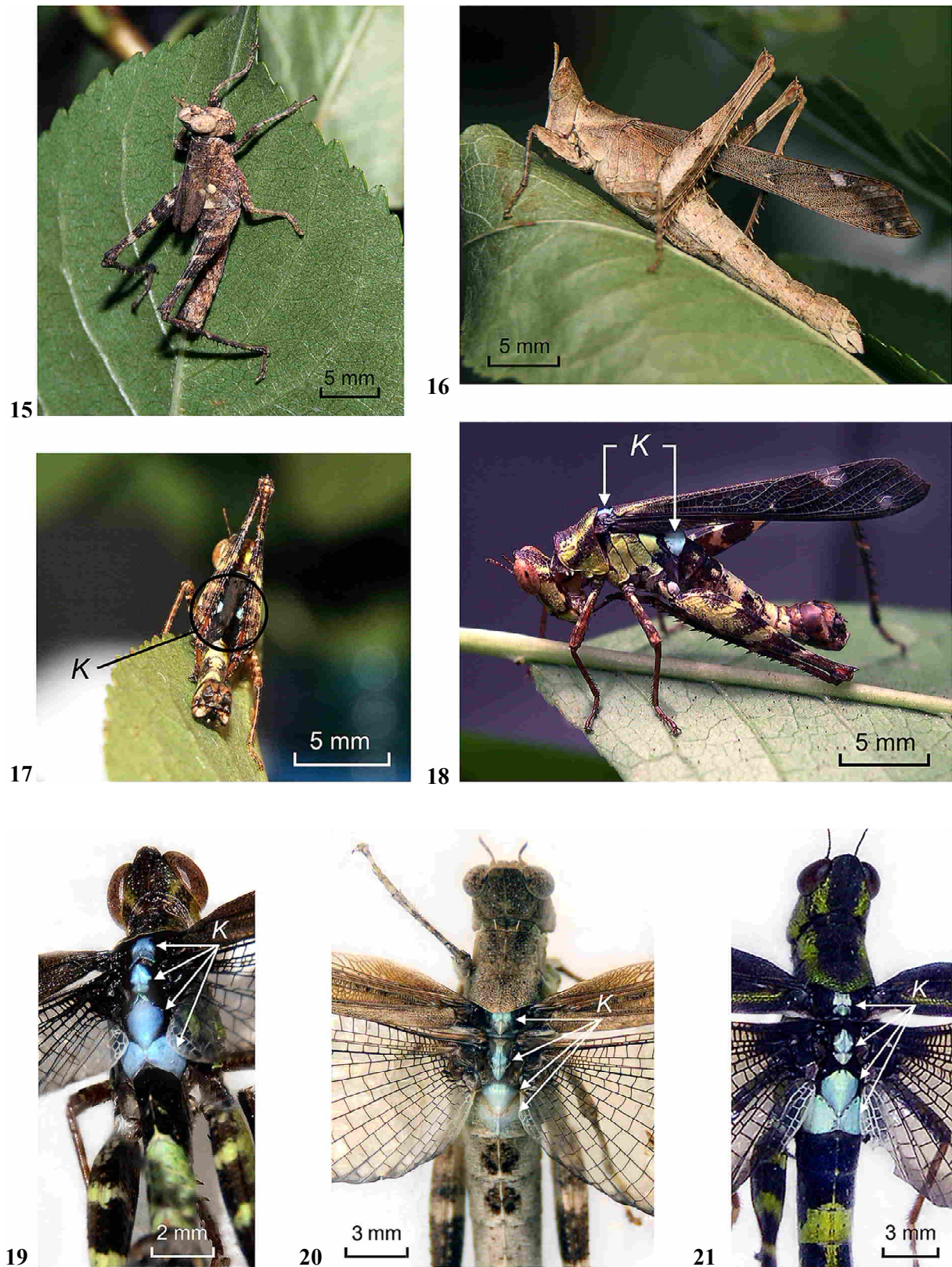


Рис. 15–21. *Erianthus* spp.: 15–20 — *E. versicolor*; 21 — *E. serratus*; 15 — нимфа IV возраста самца; 16 — взрослая самка; 17–19, 21 — светло-голубые площадки (катафоты) на теле взрослых самцов; 20 — то же, у самки. К — катафоты. Фотографии: А. Бенедиктов.
 Fig. 15–21. *Erianthus* spp.: 15–20 — *E. versicolor*; 21 — *E. serratus*; 15 — nymph of male of IVth age; 16 — adult female; 17–19, 21 — bluish plates on the body of adult males; 20 — same, female. K — bluish plates (“kataphos” in ancient Greek). Photo’s: A. Benediktov.

и происходило спаривание. Не исключено, что катафоты помогают эриантусам осуществлять дистанционную коммуникацию на больших расстояниях, тогда как вибрационная коммуникация работает при относительно близком контакте. Однако содержание культуры в инсектарии малого объёма не позволило проверить это предположение. В то же время, явление отражения голубого света на катафотах у эриантусов в сумерках в природе наблюдали и подтвердили наши коллеги Л.Н. Анисюткин (Зоологический Институт РАН, С.-Петербург) и С.А. Рябов (Тульский экзотариум, Тула) [личные сообщения].

У мёртвых насекомых, включая сухой и спиртовой коллекционный материал, цвет и отражательная способность катафотов почти всегда полностью пропадают. Теряют самцы эриантусов и свой металлический жёлто-зелёный цвет, становясь бурыми. Изучение внутреннего строения катафотов показало, что под прозрачной кутикулой располагается особый, легко разрушающийся слой. В проходящем свете под микроскопом он был окрашен в коричневый, а в отражённом — в голубоватый цвета. Это напоминает окраску, возникающую в покровах некоторых жесткокрылых или на чешуйках у бабочек, которая обусловлена дифракцией. Однако после гибели самца *Erianthus* spp. этот слой разрушается и перестаёт отражать свет. Легко разрушается он и от механических воздействий, сразу после вскрытия самого катафота.

У других насекомых, например, стрекоз (Odonata) и богомолов (Mantodea), катафоты располагаются на последних сегментах брюшка, бёдрах передних конечностей и на характерном выросте головы, и часто имеют видоспецифический цвет. Все они также теряют свои свойства (“гаснут”) после смерти насекомых. Но только у стрекоз их участие в брачном поведении подтверждено наблюдениями [Неумег, 1973], при этом катафоты испускают довольно яркий отблеск [Г.И. Рязанова, личное сообщение]. Для богомолов описан способ лова добычи на блеск катафота, никем более не под-

тверждённый, а межполовая коммуникация только предполагается [Мариковский, 2001]. К сожалению, это явление до настоящего времени остается совсем не исследованным и чаще описывается в научно-популярной литературе [Мариковский, 1983, 2001; Бенедиктов, 2006].

БЛАГОДАРНОСТИ. Мы признательны В.А. Громенко за сбор и доставку живого материала из Таиланда в Москву, А.П. Михайленко (Ботанический сад МГУ) за помощь ведения культуры *E. versicolor*, а также сотруднику кафедры энтомологии биологического факультета МГУ Г.И. Рязановой за обсуждение вопроса отражения света у насекомых.

Работа поддержана программой “Биологическое разнообразие: структура, устойчивость, эволюция” (проект РНП 2.1.1.1.7167).

Литература

- Бенедиктов А.А. 2006. Таинственный отблеск богомола // Химия и жизнь. №11. С.64–65.
- Бенедиктов А.А. 2008. Прямокрылые насекомые рода *Erianthus* Stal, 1875 (Orthoptera, Eumastacoidea, Erianthinae) в условиях инсектария и их виброкоммуникация // “Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков”. Материалы Третьего Международного семинара, г. Москва, 22–27 октября 2007 г. М.: Московский зоопарк. С.24–29.
- Мариковский П.И. 1983. Большие портреты маленьких животных // В мире насекомых с фотоаппаратом. Алма-Ата: Кайнар. С.31–35.
- Мариковский П.И. 2001. Капелька росы // Загадки остались. М.: Армада-Пресс. С.159–163.
- Тишечкин Д.Ю. 1989. Акустическая сигнализация листоблошек (Homoptera, Psyllinea) Московской области // Вестн. Моск. Ун-та. Сер.16, биология. №4. С.20–24.
- Черняховский М.Е. 1967. Экология горного саранчового *Gomphomastax clavata plotnikovi* C.Bol. (Orthoptera, Eumastacidae) // Энтомол. обозр. Т.46. №4. С.769–777.
- Heymer A. 1973. Etude du comportement reproducteur et analyse des mecanismes declencheurs innes (MDJ) optiques chez les Calopterygidae (Odonata, Zygoptera) // Ann. Soc. ent. Fr. (NS). Vol.9. No.1. P.219–255.
- Ingrisch S. & Willemse F. 1988. Revision of the genus *Erianthus* in Thailand and Malaysia (Orthoptera: Eumastacoidea: Erianthinae) // Ent. scand. Vol.19. P.98–107.