

А.А. Бенедиктов
г. Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
(биологический факультет, кафедра энтомологии)

Акустическая коммуникация саранчовых рода *Acrida* Linnaeus, 1758 (Orthoptera: Acrididae: Acridinae)

A.A. Benediktov. Acoustic communication in the genus *Acrida* Linnaeus, 1758 (Orthoptera: Acrididae: Acridinae).

SUMMARY. The acoustic communication of *Acrida bicolor* (Thunberg, 1815) (Acrididae) from the Crimea is described. Oscillogramms are presented.

До настоящего времени об акустической коммуникации представителей саранчовых рода *Acrida* L., куда по последним данным входит более 40 видов и подвидов, ничего не было известно, кроме сообщений о том, что самцы способны издавать негромкие звуки в полете [Uvarov, 1966; Jago, 1969; Савицкий, Лекарев, 2007]. Осциллограмм и важных характеристик звуков в этих работах не приводилось, а о каких-либо других способах эмиссии сигналов известно не было.

Нами установлено, что самцы *Acrida bicolor* (Thunberg, 1815) из Крыма продуцируют акустические сигналы не только в полете при помощи крыльев, но и на земле и растениях при помощи тегмино-феморального акустического аппарата. Самки также издают тихие звуки при помощи тибиа-тегминального стридуляционного аппарата. Поведение насекомых во время коммуникации, а также описание стридуляционного аппарата самцов и их звуковых сигналов вместе с осциллограммами, впервые приводятся в настоящей работе.

Материалы и методы

Сбор особей *A. bicolor* проводили 2—14.IX 2008 в окрестностях пансионата «Лучистый» поселка Заозерный недалеко от Евпатории (Украина, АР Крым). Запись звуков в полете осуществляли в полевой лаборатории на месте сбора, а запись звуков на земле — 20—24.IX 2008 у насекомых, доставленных в лабораторию в Москву. В общей сложности записаны и изучены акустические сигналы 4 самцов и самки. Из них более 25 сигналов в полете двух самцов и 11 фраз на земле двух самцов с двумя задними конечностями, а также 2 фразы самца с одной правой и 5 фраз самца с одной левой задней конечностью. Сигналы самки из-за их малой громкости не записаны. Температура во время всех записей 25-27°. Звуковые сигналы оцифровывали на минидиск-рекордер Sony Hi-MD Walkman MZ-RH910 (20-20000 Гц) и микрофон «Октава» МКЭ-9 (50-18000 Гц). Обработку и анализ звуков осуществляли при помощи компьютера.

Для записей сигналов в полете самца *A. bicolor* размещали вблизи микрофона, на некотором расстоянии и чуть сбоку от него, чтобы насекомое совершало полет в плоскости перпендикулярной к оси микрофона, по возможности достигая ближайшей точки до капсулы микрофона на середине своего полета. Далее включали рекордер, а насекомое вспугивали легким прикосновением пальца. С одной стороны, такая методика не дает реального представления об амплитудной характеристике сигнала (осциллограммы звуков имеют нарастающую амплитуду в начале сигнала и затухающую к ее концу, что обусловлено приближением и удалением летящего насекомого относительно микрофона), но в связи с его однотипностью все же позволяет адекватно снять основные его характеристики (общее число щелчков, их частотную характеристику, а также проанализировать внутреннюю структуру щелчков середины сигнала). С другой стороны — позволяет отобразить именно то, что слышат окружающие, находясь неподвижно относительно перемещающегося источника звука.

При описании сигналов использовали следующую терминологию: сигнал и фраза (используются как синонимы) — последовательность нескольких (иногда может быть одна) серий; серия — последовательность пульсов, обособленных от аналогичных серий продолжительными паузами, превышающими по длительности сами серии; пульс — относительно продолжительная простая звуковая посылка, с нарастанием амплитуды в начале и убыванием ее в конце; щелчок — короткая простая звуковая посылка с резким нарастанием амплитуды в начале и быстрым ее убыванием в конце.

Результаты и их обсуждение

По поведению *A. bicolor*— весьма осторожное насекомое. Вспугнутые самцы или самки перелетают или перепрыгивают на новое место и застывают там в той позе, в которой приземлились, при этом некоторые ноги насекомого могут не касаться земли и растений и быть расставлены весьма в экзотических позах. В таком состоянии акриды могут проводить довольно продолжительное время, до нескольких минут, и только убедившись в отсутствии опасности, начинают осторожное перемещение. Может быть, в связи со своей осторожностью звуки акриды негромкие и производятся нечасто.

Самцы *A. bicolor* издают сигналы, сидя на земле или растениях при помощи тегмино-феморального акустического аппарата. Здесь нужно отметить, что звук у акрид продуцируется во время трения гладкого выпуклого кия с внутренней стороны заднего бедра о шероховатые выпуклые жилки на надкрылье. Такой тип стридуляционного аппарата свойственен некоторым представителям подсемейства Oedipodinae (Acrididae), например, видам рода *Stethophyma* L.Fish.

Сигнал самца *A. bicolor* представляет собой фразы из 1-2 (реже 4-5) серий длительностью 0,6—1,6 с, следующих с интервалами 2,3-16,5 с (обычно 3-6 с). Издав их, самец замолкает на неопределенно долгое время. Сигналы издаются как одиночными самцами, так и самцом возле самки (стоит отметить, что сигнал перед копуляцией продуцируется не всегда, а копуляция может происходить и без предварительной эмиссии звука), или самцами во время конкурентных взаимоотношений, когда один из них пытается прогнать другого со своей территории. В момент наивысшей агрессии присутствуют демонстрационные движения задними ногами, когда оба самца расставляют и приподнимают их, двигаясь друг против друга.

Серии имеют довольно изменчивый амплитудно-временной рисунок даже в пределах сигналов одного самца. Иногда (рис. 1, 1-2) серии состоят из высоко- и низкоамплитудных пульсов, образующих пары (ноги работают синфазно). Иногда в конце серий появляются пары пульсов, но уже с одинаковой максимальной амплитудой, один из которых имеет нарастающую, а другой — убывающую амплитуду (ноги начинают работать со сдвигом по фазе). Такие сигналы регистрировались нами как у одиночных особей, так и у самцов возле самки (рис. 1, 3-6). В сериях, которые издают самцы при конкурентных взаимоотношениях (рис. 1, 7-10), максимальная амплитуда всех пульсов может быть более или менее сходная, но группирование пульсов по парам наблюдается все равно (ноги работают в противофазе). Способность самца акриды издавать звуки ногами, двигающимися в противофазе, наблюдал и наш коллега А.П. Михайленко (Ботанический сад МГУ, личное сообщение).

То, как работают ноги во время стридуляции, становится понятным после записи звуков самцов с одной задней конечностью. Для этого мы специально у тех же самых самцов, у которых были зарегистрированы сигналы с обеими задними конечностями, удалили соответственно левую или правую заднюю ноги и записали стридуляцию с одной правой и с одной левой ногой. Анализ таких сигналов показал, что обе ноги работают по одной и той же программе, а их сигнал представляет чередующиеся высоко- и низкоамплитудные пульсы (рис. 2, 1, 2), пары которых следуют с периодом повторения 28-30 мс в начале серии и 41-45 мс в ее конце. Если каждая из ног во время стридуляции исполняет четкую ритмическую серию, то две ноги вместе даже при небольшом асинхронном движении начинают изменять ритмический рисунок, создавая смазанную структуру, а также все вышеописанные комбинации.

Нижняя частотная граница всех сигналов лежит в области 1,5-2,0 кГц, а главный частотный максимум расположен в области 3,5-6,5 кГц.

Самки также способны издавать тихие чиркающие звуки при помощи тибиа-тегминального акустического аппарата. Звуки издаются в момент, когда самка хочет избавиться от ухаживающего за ней самца: вершиной голени одной из задних конечностей самка резко проводит снизу-вверх по срединной части надкрылья, в области, где заканчиваются утолщенные жилки белого цвета, напоминающие валики. Такими же движениями, но без контакта с надкрыльями, самка может отбиваться от самца, пытающегося вступить с ней в копуляцию.

Заметим, что среди других видов подсемейства Acridinae акустические сигналы, издаваемые при помощи ножной стридуляции, были описаны для представителей рода *Truxalis* F., внешне напоминающих акрид. Однако виды этого рода обладают совсем иным акустическим аппаратом — феморо-тегминальным. Такой акустический аппарат, главным элементом которого является ряд шипиков или бугорков, располагающихся на выпуклом киле с внутренней стороны заднего бедра, свойственен большинству представителей подсемейства Gomphocerinae (Acrididae). Но в отличие от гомфоцерин, у которых стридуляционные шипики представляют собой сенсиллы и имеют непосредственную связь с центральной нервной системой (ЦНС) насекомого [Hustert et al., 1999], шипики труксалисов являются простыми кутикулярными бугорками (зазубринами). Однако на каждом из бугорков имеется по одной длинной тонкой сенсилле, которые вместе с бугорками, извлекающими звук во время трения о надкрылье, тоже трутся о жилки надкрылья. Очевидно, что, и у Gomphocerinae, и у труксалисов, информация о каждом соприкосновении каждой сенсиллы передается в ЦНС насекомого и позволяет им издавать ритмически сложный репертуар сигналов. Отметим, что сигналы *A. bicolor* более простые и тихие, хорошо отличаются от таковых у изученных видов *Truxalis siamensis* Dirsh, 1951, *T. nasuta* (Linnaeus, 1758) и *T. eximia* Eichwald, 1830 [Ingrisch, 1993; Garciaetal., 1997; Савицкий, Лекарев, 2007] и больше напоминают сигналы Oedipodinae.

Сигналы в полете самцов *A. bicolor* (рис. 2, 5-8) представляют собой высокочастотные щелчки, главный частотный максимум которых лежит в области 10-15 кГц, а число таковых зависит от продолжительности полета насекомого (в наших опытах от 2 до 12-15). Период повторения щелчков колебался в пределах 10-100 мс, но чаще всего составлял 30-40 мс. Наблюдения в природе позволили установить, что щелчки во время перелета на новое место самцы издают довольно часто, но не всегда, причем это не зависит от того, спонтанные эти полеты или вынужденные (при вспугивании). В отличие от самцов, самки перелетают беззвучно. Мы приходим к выводу, что эмиссия щелчков, скорее всего, связана с работой крыльев, во всяком случае, задние конечности участия в издании звука не принимают. Опыты с самцами, у которых были удалены задние ноги, показали, что такие насекомые издавали щелчки в полете точно также, как и интактные особи.

В настоящее время мы располагаем сведениями о характеристиках сигналов большого числа саранчовых (Acridoidea) и кузечиковых (Tettigonioidea) и можем утверждать, что ритмический рисунок сигналов самцов *A. bicolor* отличается от такового других видов прямокрылых, обитающих с ней в одних и тех же сообществах. Это, а также своеобразный характер стридуляции на земле и в полете (которая может присутствовать или отсутствовать) с большой степенью вероятности могут свидетельствовать в пользу того, что звуки самцов рода *Acrida* играют немаловажную роль во внутривидовой коммуникации.

Работа поддержана программой «Биологическое разнообразие: структура, устойчивость, эволюция» (проект РНП 2.1.1.7167).

Литература

- Савицкий В.Ю., Лекарев А.Ю. 2007. Новые данные по акустической коммуникации и половому поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian Entomol. J. Vol. 16, No 1. P. 1—38.
- Garcia M.D., Clemente M.E., Hernandez A., Pressa J.J. 1997. First data on communicative behaviour of three Mediterranean grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // J. Orth. Res. No 6. P. 113-116.
- Hustert R., Lodde E., Gnatzy W. 1999. Mechanosensory pegs constitute stridulatory files in grasshoppers // J. Corp. Neurolog. Vol. 410. P. 444-456.

- Ingrisch S. 1993. Taxonomy and stridulation of the Gomphocerinae and Truxalinae of Thailand (Orthoptera, Acrididae) // *Revue Suisse de Zoologie*. Bd.100, No 4. S. 929-947.
- Jago N.D. 1969. A revision of the systematics and taxonomy of certain North American Gomphocerinae grasshoppers (Gomphocerinae, Acrididae, Orthoptera) // *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia*. Vol. 121, No 7. P. 229-335.
- Uvarov B.P. 1966. Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. 1. Cambridge: The Cambridge University Press. 481 p.

Поступила в редакцию 25.09.2008

РЕЗЮМЕ. Впервые описана звуковая коммуникация саранчового *Acrida bicolor* (Thunberg, 1815) (Acrididae) из Крыма. Осциллограммы приводятся. Библ. 6.

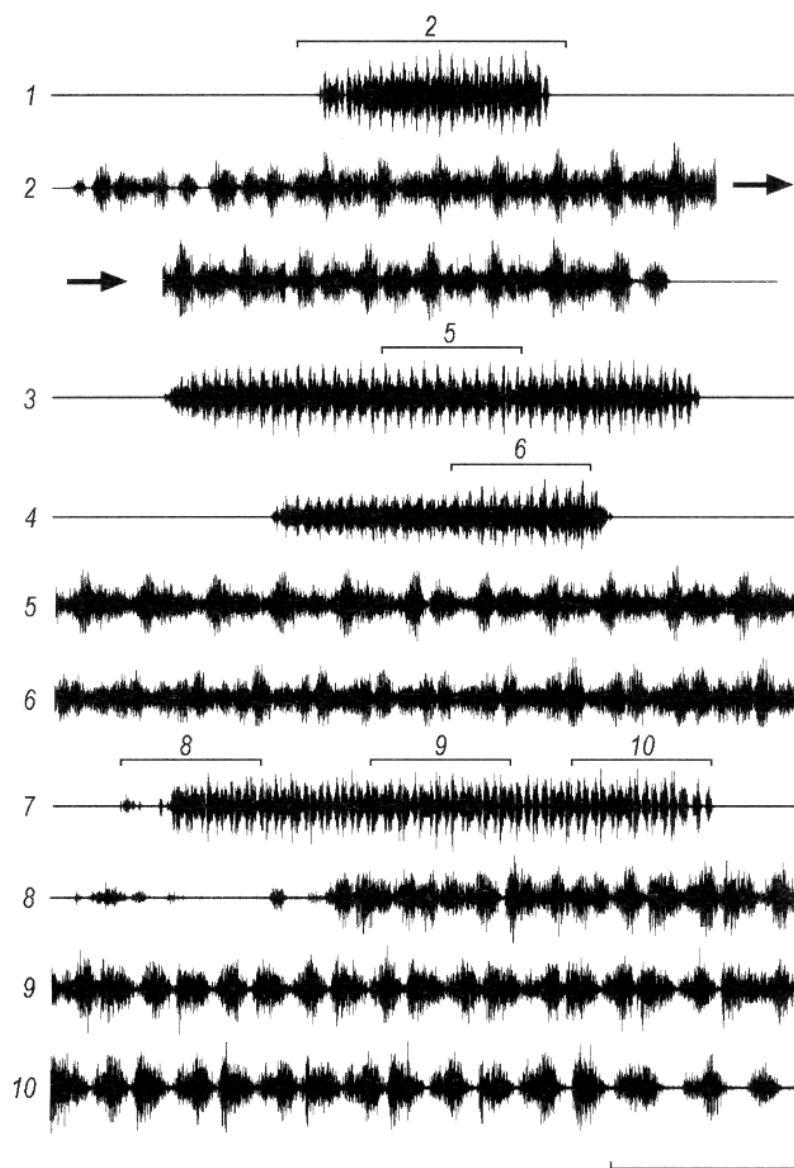


Рис. 1. Осциллограммы звуковых сигналов самцов *Acrida bicolor* (Thnb.), издаваемых тегмино-феморальным акустическим аппаратом при разной временной развертке. 1, 2 — одиночный самец, 3—6 — в присутствии самки перед копуляцией (две серии с интервалом 7,3 с); 7—10 — в присутствии второго самца. Отметка времени внизу для осциллограмм 1, 3, 4, 7 — 500 мс; 2, 5, 6, 8-10 — 100 мс.

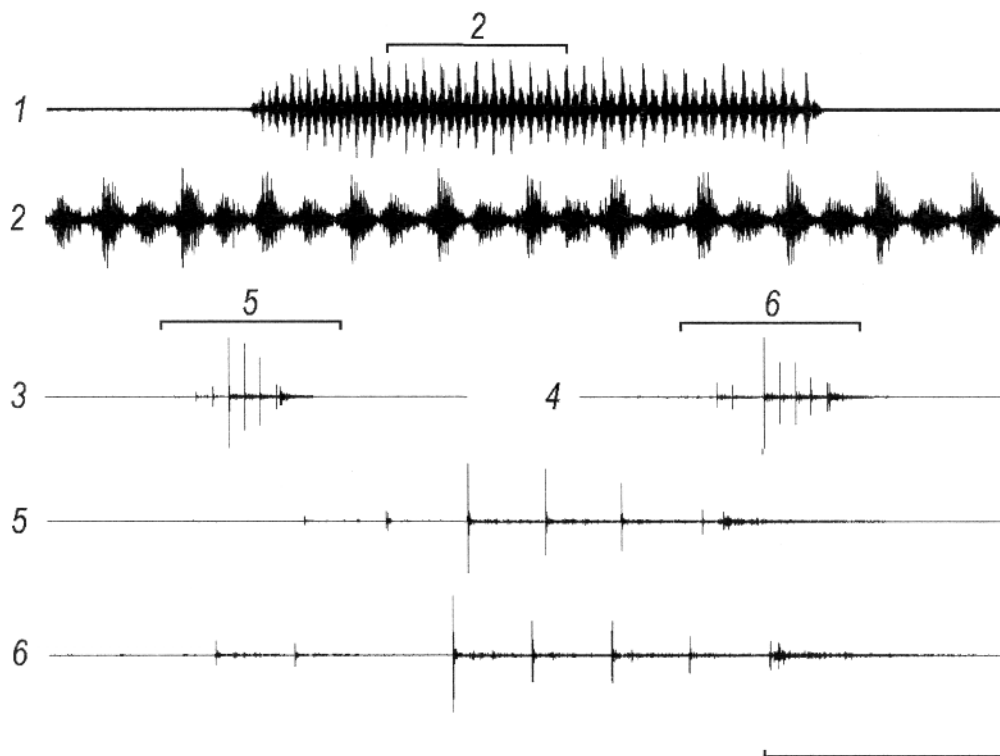


Рис. 2. Осциллограммы звуковых сигналов самцов *Acrida bicolor* (Thnb.), издаваемых тегмино-фemorальным акустическим аппаратом (1-2) и в полете (3-6) при разной временной развертке. 1-2 — одиночный самец с одной правой задней ногой; 3-6 — в полете после вспугивания. Отметка времени внизу для осциллограмм 1, 3, 4 — 500 мс; 2, 5, 6 — 100 мс