

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 595.727:591.582

ВИБРАЦИОННАЯ КОММУНИКАЦИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (ORTHOPTERA) ПОДОТРЯДА CAELIFERA

А.А. Бенедиктов

(кафедра энтомологии, e-mail: entomology@yandex.ru)

Сделан обзор вибрационной коммуникации прямокрылых насекомых подотряда Caelifera. Вибрационный канал связи найден у трех надсемейств Tetrigoidea, Eumastacoidea и Acridoidea. Предполагается наличие виброкоммуникации у Pyrgomorphoidea и Tridactyloidea. У представителей видов из надсемейств Pneumoroidea, Tanaoceroidea и Trigonopterygoidea сведения о вибросигналах нам не известны.

Ключевые слова: Orthoptera, Caelifera, вибрационная коммуникация.

Человек долгое время не подозревал о том, что многие животные общаются между собой на слышимом для него языке вибросигналов, передавая важную для себя информацию дрожанием тела, ударами конечностей, сокращением мышц. В последнее время изучение виброкоммуникации, особенно среди насекомых, выходит на новый качественный виток, связанный с развитием компьютерной и лазерной техники. В отличие от звуковой коммуникации в воздушной среде, вибросигналы распространяются в твердом субстрате, например в листьях, почве или древесине, на которых сидят или в которых живут насекомые. Регистрируются вибрации чаще всего особыми подкожными (субгенуальными) органами этих существ. Подключение к субстрату специального виброрегистрирующего датчика позволяет услышать и даже увидеть на экране монитора то, как “разговаривают” насекомые.

Относительно недавно (Virant-Doberlet, Šokl, 2004) в обзоре виброкоммуникации среди разных групп насекомых указывались представители более 100 семейств из 14 отрядов, способные к вибрационному способу общения. Однако эта информация, надо признать, далеко не полная¹. Уже при первом взгляде обращает на себя внимание то, что в этом списке полностью отсутствуют саранчовые и их ближайшие родичи: прыгунчики, триперсты и прочие, т.е. представители подотряда короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera). Отметим, что среди них есть немалое число видов, с которыми человек давно ведет борьбу как с вредителями, и степень их общей изученности высока. А вот виды второго подотряда длинноусых прямокрылых (Orthoptera,

Ensifera) — кузнечиковые, сверчковые и др. — в список включены. Такое положение в принципе объяснимо. Дело в том, что многие виды Caelifera, особенно среди настоящих саранчовых (Acridoidea), всегда привлекали исследователей-биоакустиков своим слышимым звуком, так называемым стрекотанием, поскольку его запись и анализ не представляют каких-либо трудностей. При этом результаты анализа слышимого звука в перспективе планировалось использовать для дистанционного мониторинга геозкосистем (Бенедиктов, 1998а, 2007а). Однако не секрет, что среди массы поющих видов существует немалое число и так называемых “глухонемых” насекомых, у которых визуально не обнаружено ни слуховых, ни звукоиздающих органов. Вопрос об их коммуникации остается открытым.

В настоящей работе, объединив литературные данные и материалы оригинальных исследований, мы впервые попытались дать обзор изученности вибрационной коммуникации Caelifera, восполнив тем самым образовавшийся пробел в наших знаниях. Также удалось наметить некоторые наиболее актуальные вопросы, требующие первостепенного решения. Отметим, что виброкоммуникация короткоусых прямокрылых насекомых до нас никогда специально не изучалась.

Материал и методы

Исследование вибрационной коммуникации проводилось нами главным образом на представителях надсемейств Tetrigoidea и Eumastacoidea подотряда Caelifera в 1997—2008 гг. Методы регистрации вибраций и полученные результаты опубликованы в ряде статей (Бенедиктов, 1998б, 2002, 2005, 2006,

¹ В списке отсутствуют, например, два семейства: чешуйчатые сверчки (Ensifera, Grylloidea, Mogoplistidae) и тетригиды (Caelifera, Tetrigoidea, Tetrigidae), виброкоммуникация которых описана ранее (Бенедиктов, 1998 б; 2001).

20076, 2008, Benediktov, Zhantiev, 2000), а также размещены в Интернете (<http://entomology.ru/tetrix/>). Другие сведения почерпнуты из литературных источников и оговариваются отдельно.

Результаты и их обсуждение

В составе короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera) в настоящее время выделяют 8 надсемейств: Tridactyloidea, Tetrigoidea, Eumastacoidea, Trigonopterygoidea, Tanaoceroidea, Pneumoroidea, Pyrgomorphoidea и Acridoidea. О коммуникации видов каждого из них известно следующее.

Акустическая коммуникация (как вибро, так и звуковая) не изучена у представителей двух малочисленных и экзотических надсемейств Tanaoceroidea и Trigonopterygoidea, а также у более широко распространенных из надсемейства триперстов (Tridactyloidea). Хотя для последних в литературе неоднократно приводился рисунок некоего стридуляционного аппарата (Haskell, 1961; Harz, 1975). При помощи такого типа акустического аппарата крупные саранчовые (Acridoidea) издают звук, однако у мелких триперстов звука до сих пор никто не регистрировал. Можно предполагать, что им триперсты, скорее всего, издают вибросигналы. Это не противоречит общему представлению о способах воспроизведения сигналов: другие насекомые, например мелкие листоблошки (Homoptera, Psyllidae), а также бестимпанальные саранчовые (Eumastacoidea) (см. ниже) используют стридуляционный аппарат для виброкоммуникации. Более того, такое явление, когда один и тот же тип акустического аппарата выполняет разную функцию, не редкость. Примером тому служит тимпальный аппарат цикадовых (Homoptera), которым певчие цикады (Cicadidae) издают звуковые, а мелкие цикадки (Cicadellidae) вибрационные сигналы. Мы уверены, что решение вопроса коммуникации триперстов — дело ближайшего будущего.

Для бескрылого представителя надсемейства Tanaoceroidea *Mohavacris timberlakei* Rehn из юго-западной части Северной Америки (Калифорния, США) есть упоминание о наличии у самцов абдомино-феморального стридуляционного механизма (Dirsh, 1968), однако более конкретная информация о коммуникации отсутствует. Возможно, что она близка к таковой видов надсемейства Pneumoroidea (см. ниже), в состав которых Tanaoceroidea ранее включались в ранге семейства, поскольку оба эти таксона имеют абдомино-феморальный стридуляционный аппарат, но отсутствуют явно выраженные слуховые органы.

подавляющее большинство информации о коммуникации представителей трех следующих надсемейств (Acridoidea, Pneumoroidea и Pyrgomorphoidea) касается их общения при помощи звука, который более или менее хорошо изучен только у широко

распространенных настоящих саранчовых (Acridoidea). Многие сотни видов этих насекомых, особенно среди поющих гомфоцерин (Acrididae, Gomphocerinae), способны издавать слышимые и довольно громкие звуковые сигналы при помощи различных фрикционных аппаратов. Вместе с тем самцы некоторых представителей эдиподин (Acrididae, Oedipodinae) включают в свой акустический репертуар элементы вибросигналов, барабана лапками по субстрату (Loher, Chandrashekar, 1970; Blondheim, Shulov 1972).

Хуже обстоит дело с изученностью коммуникации видов экзотических Pneumoroidea и Pyrgomorphoidea, для которых описаны только звуковые сигналы единичных представителей. Так, для Pneumoroidea известны абдомино-феморальные звуки самцов и абдомино-аларные звуки самок вида *Bullacris membracioides* (Walk.) из Южной Африки (ЮАР) (Staad, Römer, 1997), причем звуки самцов достаточно высокочастотные (около 1,7 кГц), а их регистрация на больших расстояниях осуществляется особыми парными слуховыми органами по бокам первого брюшного сегмента (классический тимпанум отсутствует). В то же время коммуникация *Zonocerus variegatus* (L.) (Pyrgomorphoidea) из Центральной Африки (Нигерия) (Chapman et al., 1981), обладающего развитыми тимпанальными органами, на наш взгляд, требует более детального изучения. Дело в том, что самцы *Z. variegatus* издают своеобразное низкочастотное жужжание на близких дистанциях с частотой около 100 Гц при помощи сокращения мышц среднегруди. Сравнение частотных характеристик звука и данных электромиограмм грудных мышц показало, что в звуковоспроизведении принимает участие дорсовентральная тергально-коккальная мышца (эта мышца парная, и идет с каждой из сторон груди к правой и левой средним конечностям). Такие вибрации, несомненно, должны передаваться через средние ноги в субстрат, на котором сидят насекомые. Не исключено, что среди Pyrgomorphoidea может использоваться как звуковой, так и вибрационный канал связи, о чем косвенно свидетельствует мышечный способ воспроизведения сигнала и его характеристики.

Виброкоммуникации у прыгунчиков (Tetrigoidea) — еще одного надсемейства короткоусых прямокрылых, считавшихся ранее “глухонемыми”, — впервые открыта и описана нами. Из более чем 1400 видов тетригид, известных в мировой фауне, на сегодня зафиксированы низкочастотные вибросигналы только 9 представителей из России, Украины и Киргизии (Бенедиктов, 2006). Опытным путем установлено (Бенедиктов, 1998), что передача вибраций в частотном диапазоне 100–400 Гц у прыгунчиков осуществляется через средние ноги. Во время эмиссии вибраций может быть заметно смещение лапок, однако никаких видимых движе-

ний других частей тела не наблюдается. Вибросигналы прекращаются после исключения контакта второй пары конечностей с субстратом или их простого удаления. Полная элиминация только одной средней ноги или частичная утрата в процессе жизни лапок обеих ног, при условии контакта голени с субстратом, не приводят к потере способности насекомого воспроизводить сигналы. Механизм эмиссии вибраций в настоящее время изучается, однако то, что это также связано с сокращением мышц, у нас не вызывает сомнения.

И, наконец, представители последнего надсемейства — бестимпанальные саранчовые Eumastacoidea. Они, как и прыгунчики, лишены тимпанальных органов и приспособлений для извлечения звука, и также считались всегда “глухонемыми”. Но, как оказалось, они не менее успешно используют для общения низкочастотные вибрации. Их виброкоммуникация впервые обнаружена и описана нами совсем недавно у экзотического вида *Erianthus versicolor* Gr.-W. из Юго-Восточной Азии (Таиланд) (Бенедиктов, 2008). Способ, которым самец эриантуса издает вибросигналы с частотой 100–250 Гц, довольно распространен среди других насекомых и представляет собой вибрацию брюшка, которая хорошо наблюдаема со стороны. Однако характер вибрации своеобразный: в процессе

“пения” изменяется амплитуда и соответственно скорость его дрожания (тремуляции), в связи с чем присутствует частотная модуляция. Кроме этого самец во время тремуляции способен вздрагивать телом и конечностями, вставляя в сигнал характерные высокоамплитудные пульсы. Самка в ответ самцу может ударять нижней стороной тела о субстрат. Последние наши исследования показали, что самец способен к стридуляции при помощи тегмино-феморального аппарата, извлекая тихий звук частотой около 250 Гц. Скорее всего, этот звук является только побочным продуктом, а основная информация передается по вибрационному каналу.

Таким образом, из 8 надсемейств Caelifera вибрационный канал связи достоверно обнаружен только у трех: Tetrigoidea, Eumastacoidea, а также Acridoidea, виды которого включают элементы вибраций в звуковой репертуар. Нами предполагается наличие виброкоммуникации у Pyrgomorphae и Tridactyloidea. У представителей надсемейств Pneumoroidea, Tanaoceroidea и Trigonopterygoidea сведения о вибросигналах нам не известны.

* * *

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенедиктов А. А. 1998а. Акустическая коммуникация саранчовых (Orthoptera, Acrididae) как модель для мониторинга геозосистем // Комплексное изучение аридной зоны Центральной Азии: Мат-лы междунар. раб. совещ., Кызыл, 12–14 сентября 1994 г. Кызыл. С. 89–90.
- Бенедиктов А. А. 1998б. Акустическая сигнализация прыгунчиков рода *Tetrix* (Orthoptera, Tetrigidae) // Зоол. журн. **77**. № 9. 1021–1025.
- Бенедиктов А. А. 2001. Прекопуляционное акустическое поведение чешуйчатого сверчка *Arachnocephalus vestitus* Costa (Orthoptera, Mogoplistidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 1. 12–15.
- Бенедиктов А. А. 2002. Новые данные о вибросигнализации прямокрылых семейства Tetrigidae (Orthoptera) // Устойчивое развитие континента Азия. Функциональная экология. Биосферные исследования: Тр. VII Убсунурского междунар. симпоз. Кызыл, 20–24 сентября 2001 г. М. С. 97–106.
- Бенедиктов А. А. 2005. Вибрационные сигналы прямокрылых насекомых семейства Tetrigidae (Orthoptera, Tetrigoidea) // Тр. РЭО. **76**. 131–140.
- Бенедиктов А. А. 2006. Общение человека с насекомыми // Химия и жизнь. № 4. 60–61.
- Бенедиктов А. А. 2007а. С ноутбуком на природе. Акустический биомониторинг и дистанционный анализ биоты // Экология и жизнь. № 5. 35–36.
- Бенедиктов А. А. 2007б. Виброкоммуникационные отношения в сообществах прямокрылых насекомых семейства Tetrigidae (Orthoptera, Tetrigoidea) // Проблемы и перспективы общей энтомологии: Тез. докл. XIII съезда РЭО. Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. Краснодар. С. 31–32.
- Бенедиктов А. А. 2008. Прямокрылые насекомые рода *Erianthus* Stål, 1875 (Orthoptera, Eumastacoidea, Erianthinae) в условиях инсектария и их виброкоммуникация // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков: Мат-лы III Междунар. семинара. Москва, 22–27 октября 2007 г. М. С. 24–29.
- Benediktov A. A., Zhantiev R. D. 2000. Vibrational communication in Orthoptera // Abstract book I. XXI International Congress of Entomology. Brazil, August 20–26. [1734]. P. 438.
- Blondheim S. A., Shulov A. S. 1972. Acoustic communication and differences in the biology of two sibling species of grasshoppers, *Acrotylus insubricus* and *A. patruelis* // Ann. Ent. Soc. Amer. **65**. N 1. 17–24.
- Chapman R. F., Page W. W., Bernays E. A. 1981. A novel method of sound production by an acridoid, *Zonocera variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) // Acrida. **10**. N 2. 51–59.
- Dirsh V. M. 1968. The post-embryonic ontogeny of Acridomorpha (Orthoptera) // EOS. **43**. 413–514.
- Harz K. 1975. Die Orthopteren Europas. Vol. 11. Pt. 2. Dr. W. Junk B.V. Publishers. The Hague.
- Haskell P. T. 1961. Insect sounds. Aspects of Zoology. Quadrangle Books. Chicago.
- Loher W., Chandrashekar M. K. 1970. Acoustical and sexual behaviour in the grasshopper *Chimarocephala pacifica pacifica* (Oedipodinae) // Entomologia Experimentalis et Applicata. **13**. N 1. 71–84.

Staadén van M.J., Römer H. 1997. Sexual signalling in bladder grasshoppers: tactical design for maximizing calling range // J. Exp. Biol. **200**. 2597—2608.

Virant-Doberlet M., Čokl A. 2004. Vibrational Communication in Insects // Neotropical Entomology. **33**. N 2. 121—134.

Поступила в редакцию
12.02.08

VIBRATIONAL COMMUNICATION IN ORTHOPTERA INSECTS FROM SUBORDER CAELIFERA

A.A. Benediktov

The review of the vibrating communications in suborder Caelifera is made. The vibrating liaison channel is found at three superfamily Tetrigoidea, Eumastacoidea and Acridoidea. Presence vibrocommunication at Pyrgomorphaeidea and Tridactyloidea is supposed. In superfamily Pneumoroidea, Tanaoceroidea and Trigonopterygoidea data about vibration are not known.

Key words: *Orthoptera, Caelifera, vibration communication.*

Сведения об авторе:

Бенедиктов Александр Александрович — мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-16-95, (495)939-39-27; e-mail: entomology@yandex.ru; entomology@rambler.ru