

ЭНТОМОЛОГИЯ

УДК 595.728:591.582.2

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ЗВУКОВАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ РЕЛИКТОВОГО КУЗНЕЧИКА *DERACANTHA ONOS* (PALLAS, 1772) (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE, BRADYPORINAE)**Н.Ф. Елаева*, О.С. Корсуновская**

(кафедра энтомологии; e-mail: elnata.61@mail.ru)

Описан образ жизни и акустическая сигнализация центрально-азиатского вида *Deracantha onos* (Pall.). Самцы и самки издают призывные сигналы и звуки протеста. Впервые приводятся электронограммы стридуляционных жилок, осциллограммы и частотные спектры акустических сигналов самок.

Ключевые слова: *Tettigoniidae*, *Deracantha onos*, акустическая сигнализация.

Deracantha onos (Pall.) (толстун Палласа) является видом, относящимся, наряду с немногочисленными представителями четырех других родов (*Damalacantha*, *Deracanthina*, *Deracanthella*, *Zichya*), к своеобразной трибе *Zichyini*, ареал которой занимает территории Казахстана, юга Сибири, Монголии, Китая и Кореи [1]. Эта триба, по-видимому, представляет собой древнейший автохтонный элемент пустынно-степной центрально-азиатской фауны [2]. Тщательное изучение *Deracantha onos* представляет интерес в связи со статусом и систематическим положением подсемейства *Bradyporinae*, до сих пор являющимся предметом дискуссий. Так, использование различных морфологических и (или) этологических признаков в филогенетическом анализе или разных маркеров и алгоритмов при построении кладограмм в молекулярно-генетическом анализе дает противоречащие друг другу результаты [3–8]. Некоторые анатомические особенности, а также значительное габитуальное и экологическое сходство *Bradyporinae* (sensu Горохов [4]) с африканскими кузнечиками из подсемейства *Hetrodinae* позволяют в дальнейшем поставить вопрос о причинах этого сходства, которое может быть обусловлено как конвергенцией, так и родством.

Для акустической коммуникации *Deracantha onos* характерно наличие звукового аппарата не только у самцов, но и у самок, а также способности последних издавать длительные ритмические сигналы и звуки протеста, до настоящего времени не описанные. Этот вид во многих частях своего ареала находится под угрозой исчезновения: в Бурятии он уже внесен в региональную Красную книгу [9], поэтому экологические данные, возможно, облегчат

разработку мер по сохранению *D. onos* в указанном регионе.

Материал и методы

Исследование образа жизни *Deracantha onos* проводилось в Юго-Западном Забайкалье, окрестностях пос. Ново-Селенгинск, окрестностях с. Нур-Тухум, Дзэбэн Селенгинского р-на, г. Кяхта (Бурятия). Материал для биоакустических исследований был собран в окрестности пос. Ново-Селенгинск и в Читинской обл., заказник Цасучейский бор; заповедник Даурский, оз. Зун-Торей.

Запись звуковых сигналов и наблюдения за акустическим поведением осуществлялись в лаборатории на кафедре энтомологии МГУ. В этологических экспериментах использовали сетчатый садок 30 × 30 × 150 см, разделенный подъемными перегородками на 3 камеры длиной 60, 30 и 60 см. Насекомых помещали в среднюю камеру (30 × 30 × 30 см). У одного из торцов садка устанавливали динамик, через который транслировали записи конспецифических сигналов (КС), или небольшой садок с поющим кузнечиком. После того как перегородки были убраны, насекомые получали возможность двигаться вдоль продольной оси садка. Кузнечикам, находящимся в центральной камере, в течение 4 мин предъявляли КС и регистрировали их фонотаксис.

Акустические сигналы записывали при контролируемой температуре на магнитную ленту с помощью усовершенствованного в лаборатории магнитофона “Юпитер-202 Стерео” (нелинейность частотной характеристики ± 1 дБ в диапазоне 2–70 кГц при скорости 38 см/с) или непосредственно после усиления

* Боханский филиал Бурятского государственного университета, Россия, 669310, Иркутская обл., пос. Бохан, ул. Доржи Банзарова, 8.

подавали на вход АЦП L305 или E14-440 фирмы "L-card" (Россия). Звуковые сигналы оцифровывали с частотой дискретизации 30 303, 58 864, 133 333 и 142 857 Гц, после чего полученные цифровые записи обрабатывали на компьютере в программах Turbolab v.4.2 и MiniAnalysis. Для анализа амплитудно-частотных характеристик сигналов спектры звуковых сигналов получали на компьютере с помощью программы Turbolab. При регистрации звуков использовали микрофоны 4135 фирмы "Brüel & Kjær" (Дания) или МК-301 фирмы RFT и усилители тех же фирм (2604 и 00017 соответственно). Микрофон устанавливали в 5–10 см от насекомого.

Данные о строении стридуляционного аппарата получали с помощью сканирующего микроскопа CamScan S-2 (Япония).

Результаты

Распространение. Южная Бурятия, юг Читинской обл., юг Амурской обл. Восточная Монголия, Северо-Восточный Китай.

Экология. В степях Юго-Восточного Забайкалья в 1947 и 1948 гг. были проведены исследования образа жизни *D. onos* [10]. В Юго-Западном Забайкалье таких исследований не проводилось. Местообитания *D. onos* расположены по днищам котловин и нижним частям горных склонов. Эти экосистемы подвергаются наибольшему сельскохозяйственному освоению, ведущему к прямому истреблению насекомых (затаптывание скотом, запахивание яиц, личинок и взрослых особей, сгорание во время сельхозпалов и др.) или, чаще, к косвенному воздействию посредством ухудшения состояния естественных биотопов.

Морфологической особенностью кузнечика *D. onos* является отсутствие крыльев и укороченные надкрылья, преобразованные в скрытый под передне-спинкой звуковой аппарат. Это крупный кузнечик с массивным грузным телом и шаровидной головой. Взрослое насекомое имеет пеструю маскирующую окраску, которая хорошо сливается с разреженным травостоем холодно-полынных степей. На переднеспинке и по бокам брюшка хорошо заметны темные пятна. В степях Юго-Западного Забайкалья нами отмечены особи с темной и светлой окраской. Все конечности ходильные и сравнительно слабые. При испугивании *D. onos* старается уползти под ближайшие кусты; насекомое, находящееся на растении, при опасности падает или сползает вниз. По данным Дмитриевой-Юргенсон [10], по гладкой, лишенной растительности поверхности *D. onos* проходят 1,5 м за 10 сек. В наших экспериментах они развивали скорость, превышающую указанную в 1,5–2 раза. Кузнечики быстро, высоко приподняв свои массивные тела, убегали с открытого места (дорога) в траву на обочине.

Излюбленными биотопами кузнечика *D. onos* являются сухие степи с разреженной растительностью,

с кустами караганы. За час можно собрать около 12 особей. Для этого вида характерен мозаичный тип распределения, поэтому на небольшом участке можно встретить подряд несколько особей, а затем на довольно большом протяжении однотипного биотопа они не встречаются. Чаще попадаются самцы, что соответствует наблюдениям и других авторов, изучавших представителей подсемейства *Bradyporinae* в разных регионах: *D. onos* — в Восточном Забайкалье [10] и *Bradyporus multituberculatus* — в степях Предкавказья [11]. На линейном маршруте (100 м) по стрекотанию можно насчитать до 20–25 особей. В кустарниково-белополянно-злаковой степи (Читинская обл.) максимальные значения плотности этих кузнечиков были значительно ниже: 1,8 экз./га [10].

По типу питания кузнечик относится к фитофагам, но может иногда питаться и животной пищей. Как показали наши наблюдения в природе и в лаборатории, спектр кормовых растений *D. onos* широк: он включает более 20 видов растений. Наиболее предпочитаемыми являются карагана мелколистная (*Caragana microphylla*), полынь холодная (*Artemisia frigida*), осока твердоватая (*Carex duriscula*), лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), мятлик луговой (*Poa pratensis*) и др. Содержащимся в садках насекомым предлагали овощные и плодовые культуры, которые также охотно поедались. При отсутствии какой-либо пищи наблюдались случаи каннибализма. При совместном содержании этих кузнечиков с саранчовыми были случаи поедания кобылок даже при наличии растительного корма (свежие степные злаки).

При опасности (при тактильном контакте) у *D. onos* из 2 пар отверстий на стернитах средне- и заднегруди выделяется гемолимфа [10]. Это явление, получившее название автогеморрагии, зарегистрировано также у представителей других триб *Bradyporinae* и в подсемействе *Hetrodinae*.

Массовое спаривание начинается в конце июля и продолжается до начала сентября. При содержании в садках мы также наблюдали высокую половую активность самцов, которые в отсутствие самок пытались копулировать друг с другом. Яйца откладываются в почву на глубину 3–4 см. Наши наблюдения в течение 1999–2005 гг. показали, что личинки отрождаются в последней декаде июня, первые имаго появляются со второй декады июля. В период размножения отмечается скопление кузнечиков в группы до 6–7 особей, в которых обычно одна самка, а остальные самцы. Вскрытие самок показало, что в их яичниках содержится от 30 до 70 яиц.

Таким образом, *D. onos* в степях Юго-Западного Забайкалья является видом с мозаичным распределением, обитающим только в настоящих степях с разреженным травянистым покровом. В Юго-Западном Забайкалье он встречается на периферии видового ареала и, по-видимому, находится вне зоны

своего экологического оптимума. Поэтому ему свойственны некоторые особенности, которые не отмечены другими исследователями. В частности, этот вид отличается характерной для периферийных популяций стенотопностью [12], которая, возможно, компенсируется его полифагией и высокой плодовитостью, поддерживающими стабильность популяций.

Звуковая сигнализация

Строение звукового аппарата. У самцов *D. opus* используемая при пении стридуляционная жилка (pars stridens) располагается на нижней поверхности верхнего надкрылья (рис. 1, а, б). Она слабо изогнута и содержит около 80 шипиков одинаковой величины (за исключением краевых) и плотности на единицу длины. Острый кант (plectrum), о который при стридуляции трутся шипики pars stridens, находится на медиальном крае нижнего надкрылья. Самки обладают звуковыми органами, гомологичными таковым самца. Их стридуляционная жилка (рис. 1, в, г) развита так же хорошо, как и у самца.

Акустическое поведение. Взрослых насекомых в природе легко обнаружить по характерному стрекотанию. Звуки издают как самцы, так и самки. У кузнечиков подсемейства *Bradyorhinae* ранее были зарегистрированы призывные сигналы и звуки протеста самцов [13]. В данной работе у самок нам впервые удалось зарегистрировать и проанализировать сигналы, представляющие собой длительные трели, и звуки протеста. Ритмическая стридуляция

самок может быть как спонтанной, так и вызванной трелями конспецифических особей. Во время призывного пения насекомые обычно поднимаются на различные возвышенности (камни, сурчины тарбаганов) или на растения, обычно — на кусты караганы мелколистной. После оплодотворения самки кузнечиков других подсемейств, как правило, перестают издавать ответные звуки. Мы же наблюдали спонтанное пение оплодотворенных самок *D. opus* как в природе, так и в лаборатории.

В экспериментах по исследованию фонотаксиса насекомым предъявляли призывный сигнал особи противоположного пола. Как самки, так и самцы выходили из центральной камеры садка и приходили к источнику звукового сигнала. Таким образом было показано, что 1) спонтанные звуки самок выполняют функцию призывного сигнала и 2) фонотаксис наблюдается не только у самок, но и у самцов. Самки, услышав сигнал самца, через 40–70 с начинают стридулировать. Время, затрачиваемое на активацию фонокинетической реакции, в наших опытах составляло у самок около 3 мин, у самцов — 1–3 мин. Скорость при фонотаксисе как у самцов, так и у самок составляла около 5 см/с.

Физические характеристики звуковых сигналов. Призывный сигнал самца (рис. 2, а–в) представляет собой длительную трель из пульсов, которым предшествуют интерпульсы меньшей амплитуды (терминологию см. в [14]). При 30°C каждый пульс состоит из 15–16 щелчков (при более низкой температуре

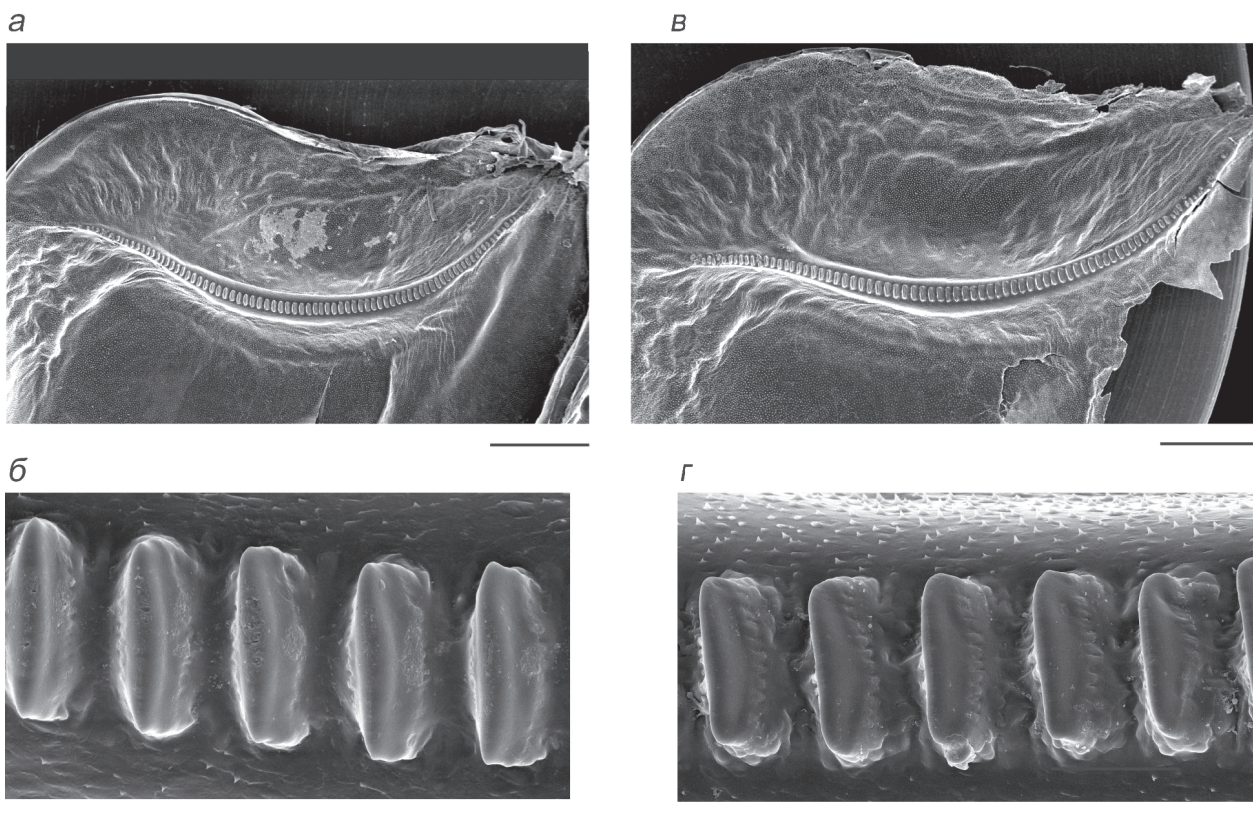


Рис. 1. Стридуляционные жилки самца (а, б) и самки (в, г) *D. opus*. Масштаб 1 мм (а, в) и 100 мкм (б, г)

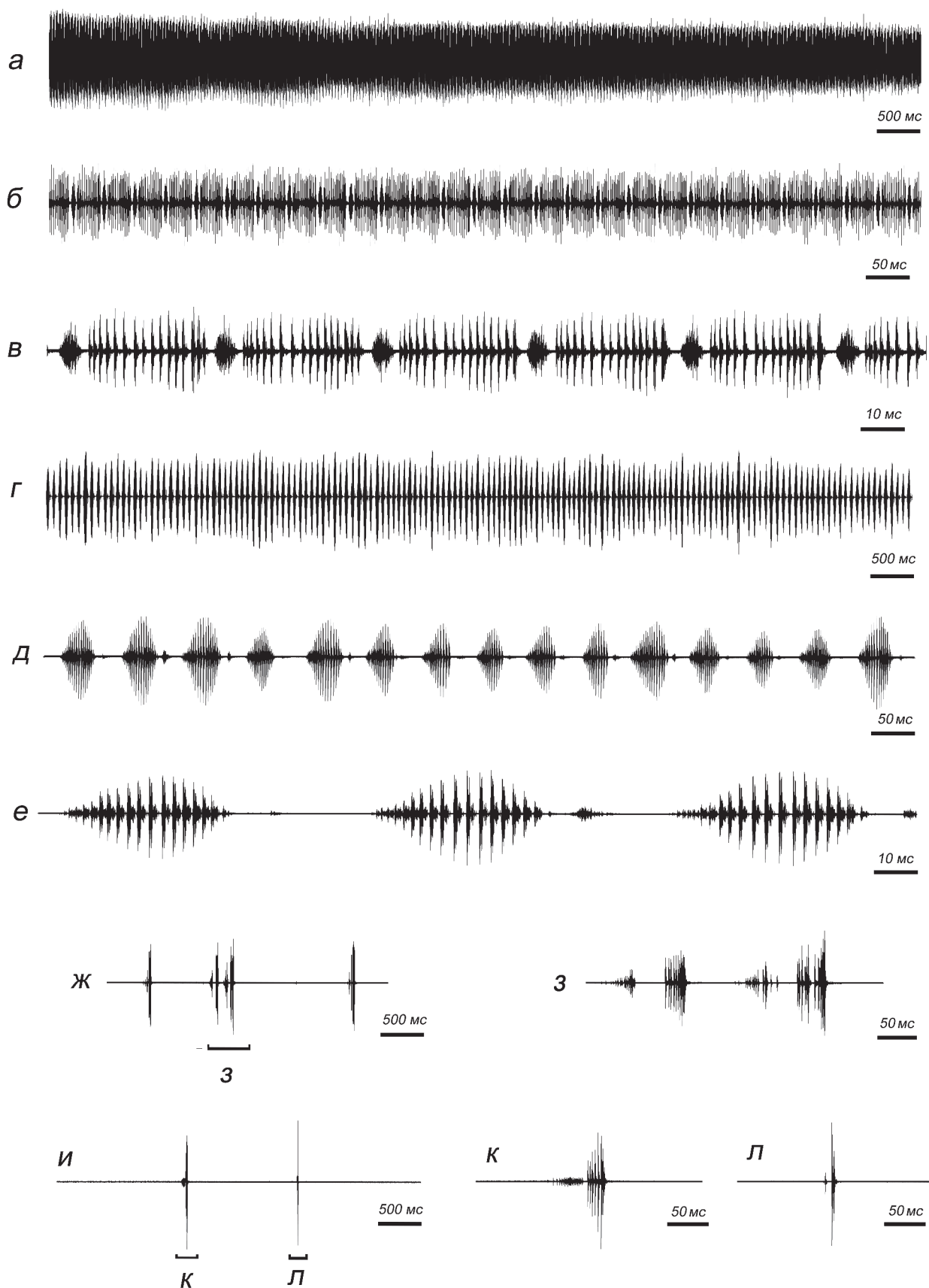


Рис. 2. Акустические сигналы *D. onos* при разных скоростях развертки: — призывный сигнал самца (а—е) и самки (г—е), сигналы протеста самца (ж—з) и самки (и—л)

их число сокращается до 10–12). Длительность пульса у двух исследованных при температуре 30°C самцов составляла $22,4 \pm 0,1$ и $27,1 \pm 0,1$ мс (стандартное отклонение $SD = 0,6$ и $0,7$ соответственно), интервала между пульсами — $6,4 \pm 0,1$ и $7,6 \pm 0,1$ мс ($SD = 0,7$ и $0,5$ соответственно), интерпульса — $4,4 \pm 0,1$ и $5,5 \pm 0,1$ мс (SD не превышает 0,4). Частота повторения пульсов составляла 29 и $35,2 \text{ с}^{-1}$ соответственно.

Частотный спектр лежит в диапазоне 10–60 кГц и содержит несколько пиков в области 14 кГц (доминирующая частота), 15, 24, 29 и 33 кГц (рис. 3, а).

Призывный сигнал самки (рис. 2, з–е) издаются также в виде длительной трели; ее параметры значительно менее стабильны, чем у самцов. Длительность пульсов больше, чем у самцов: $39,6 \pm 0,8$ мс ($SD = 3,8$), интерпульсы ($8,3 \pm 0,4$ мс ($SD = 2,1$)) выражены значительно слабее, иногда они не возникают, т.е. надкрылья при пении разводятся бесшумно. Продолжительность межпульсового интервала составляет $27,8 \pm 0,7$ мс ($SD = 3,2$), а частота повторения пульсов достигает 15 с^{-1} .

Частотный спектр занимает более узкий, чем у самца, диапазон: 9–30 кГц. Доминирующая частота составляет 15 кГц, дополнительные максимумы с более низкой амплитудой расположены в области 16, 21–22 и 28–29 кГц (рис. 3, б).

Сигналы протеста как самцов (рис. 2, ж, з), так и самок (рис. 2, и–л) издаются в ответ на тактильные, вибрационные или громкие звуковые стимулы. Ранее было показано, что у других представителей трибы *Zichyini* при нападении на насекомое хищников (*Alactaga sibirica*, *Allocricetulus curtatus*) аналогичные звуки выполняют защитную функцию [13]. У *D. onos* эти сигналы представляют собой одиночные или сгруппированные в короткие серии пульсы различной длительности. Их амплитуда и продолжительность зависят от уровня возбуждения насекомого. Длительность интерпульса значительно превышает таковую в призывных сигналах. Наблюдения за поведением *D. onos*, предшествующим копуляции, показали, что самка после сближения с самцом время от времени может издавать сигналы протеста. Число щелчков в них может варьировать от 1–2 до 17, однако, как правило, оно составляет 7–8. Число щелчков в пульсах сигналов протеста самцов обычно также меньше, чем в призывных звуках.

В частотных спектрах звуков самца (рис. 3, в) наблюдается несколько пиков: доминирующий — на 12 кГц, меньшей амплитуды на 13 и 18 кГц; у самки доминирующая частота составляет около 14 кГц, пики меньшей амплитуды располагаются в области 9 и 16–17 кГц (рис. 3, г).

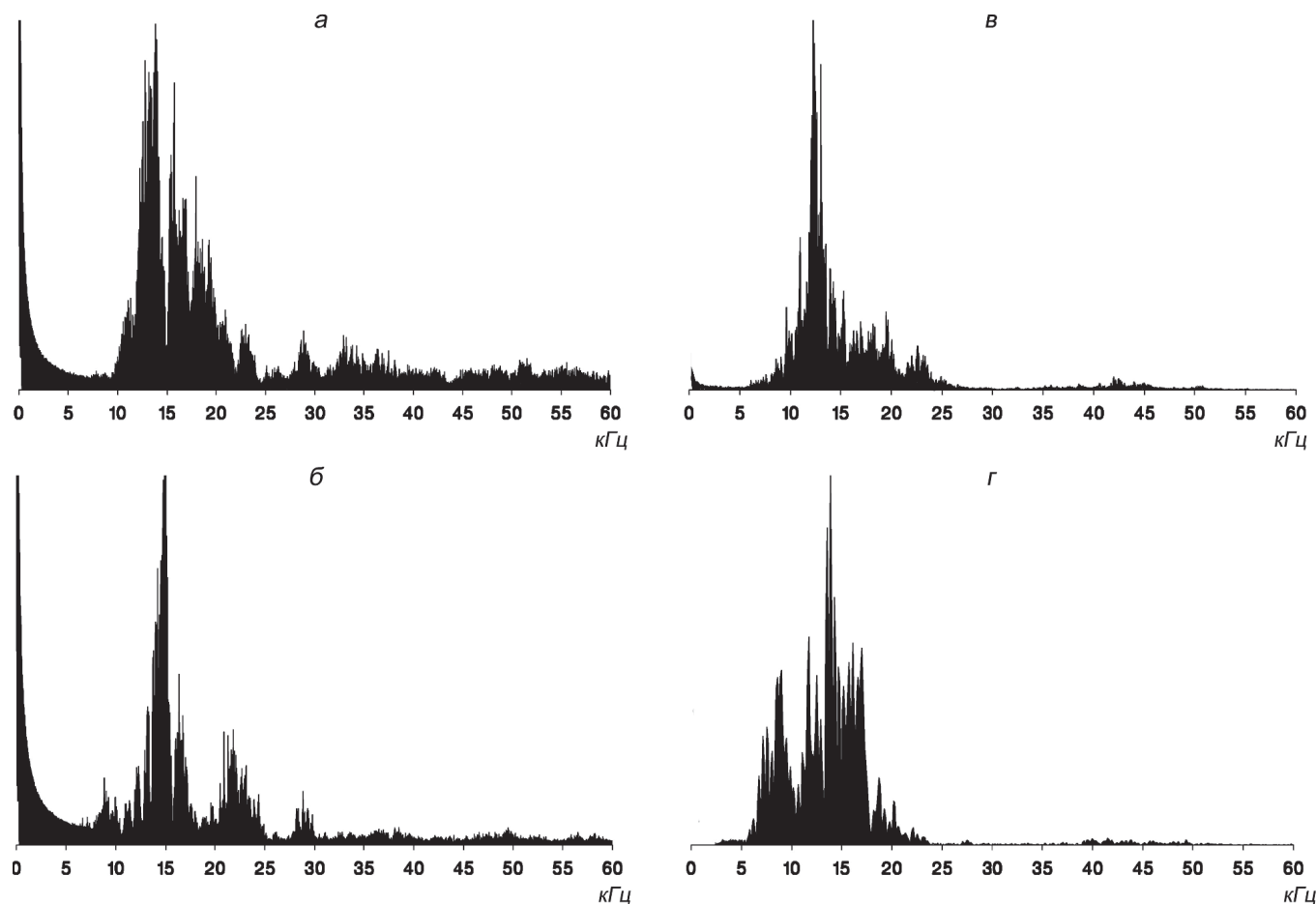


Рис. 3. Амплитудно-частотные спектры (в линейном масштабе) акустических сигналов *D. onos*: призывный сигнал самца (а) и самки (б), сигнал протеста самца (в) и самки (г)

Обсуждение

Одной из важных особенностей сигнализации *D. onos* является наличие призывных сигналов самок. По нашим и литературным данным [10], численность особей данного вида колеблется год от года. Когда она сравнительно высока, одиночные поющие самцы находятся на расстоянии около 30 м друг от друга. Кроме того, судя по энтомологическим сборам и наблюдениям в природе, в популяциях *D. onos* соотношение полов сдвинуто в сторону самцов, поэтому последние, по-видимому, могут испытывать определенные трудности при нахождении полового партнера. Способность самок издавать спонтанные призывные сигналы и фонотаксис самцов, несомненно, повышают вероятность встречи особей противоположного пола в условиях низкой плотности популяции. Длительные призывные сигналы обладают высоким демаскирующим эффектом, который, однако, компенсируется специфическими защитными адаптациями, главными из которых являются автогеморрагия и способность издавать звуки протеста. Данный тип акустической коммуникации мы назвали деракантоидным [15]. Он свойственен представителям триб Zichyini, Bradyporini и, возможно, Rycnogastrini. Сходный тип сигнализации описан также у представителей Hetrodinae, самки которых, однако, не обладают звуковыми органами [16, 17].

Сравнение акустической сигнализации и строения звукового аппарата у *D. onos* и иберийских представителей подсемейства Bradyporinae (род *Platystolus*) свидетельствует о том, что у Zichyini наблюдается плезиоморфное состояние коммуникационной системы, которое содержит некоторые преадаптации, способствующие дальнейшему усложнению акустического репертуара (в трибе Ephippigerini). Так, самки некоторых видов рода *Platystolus* также издают спонтанные призывные сигналы, которые, однако, вызывают ответные звуки самца. Помимо этого,

у самок зарегистрированы ответные сигналы со структурой, сходной с временным паттерном призывных звуков самцов [18]. В качестве упомянутых преадаптаций в сигналах *D. onos* можно считать высокую степень влияния на призывную стридуляцию как самцов, так и самок КС призывных сигналов. Сходное влияние кон- и гетероспецифических звуков на акустическую активность самцов известно и у других кузнечиковых (например, у видов из родов *Gampsocleis* и *Platycleis*, подсем. Tettigoniinae), но это явление связано с развитием в популяции территориальных взаимоотношений, в трибе же Zichyini стимуляция звукоизлучения при восприятии конспецифических сигналов наблюдается в брачном поведении.

В заключение следует отметить, что *D. onos* является реликтовым видом, во многих частях своего ареала находящимся под угрозой исчезновения. Стенотопность и узкий температурный диапазон активности особей делают этот вид чрезвычайно уязвимым для антропогенного воздействия. Биотопы *D. onos* требуют проведения природоохранных мероприятий, без которых этот вид может последовать за *Callimene multituberculatus*, уже более 50 лет находящимся лишь в музейных коллекциях.

Выводы

1. Самки издают спонтанные звуки (длительные трели) и сигналы протеста (в ответ преимущественно на тактильные раздражения). Спонтанные звуки выполняют функцию призывного сигнала, а звуки протеста, по-видимому, — защитную функцию при нападении хищников.

2. Фонотаксис наблюдается как у самок, так и у самцов.

3. Для сохранения *D. onos* в составе восточно-сибирской фауны следует обеспечить мониторинг его популяций, а при необходимости — проведение природоохранных мероприятий в местах обитания этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Стороженко С.Ю. Длинноусые прямокрылые насекомые (Orthoptera, Ensifera) Азиатской части России. Владивосток: Дальнаука, 2004. 279 с.
2. Сергеев М.Г. Закономерности распределения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1986. 237 с.
3. Rentz D.C.F., Colless D.H. A classification of the shield-backed katydids (Tettigoniinae) of the world // The Tettigoniidae: biology, systematics and evolution / Eds. W.J. Bailey, D.C.F. Rentz. Bathurst: Crawford House Press, 1990. P. 352–377.
4. Горохов А.В. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Ч. 1, 2 // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1995. Т. 260. Ч. 1. С. 1–224. Ч. 2. С. 1–213.
5. Jost M.C., Naskrecki P. Phylogeny and evolution of acoustic communication in Orthoptera // Entomol. Abhandl. 2003. Bd 61. N 2. P. 142–143.
6. Jost M.C., Shaw K.L. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication // Mol. Phylogen. and Evol. 2006. Vol. 38. P. 510–530.
7. Бугров А.Г., Новикова О.С., Нетёсова Е.С., Горохов А.В., Блинов А.Г. Опыт использования нуклеотидных последовательностей двух митохондриальных генов (CO I и CO II) для выяснения таксономического статуса и реконструкции филогенетических отношений шароголовых кузнечиков (Orthoptera, Ensifera, Tettigoniidae) // Евразийский энтомол. журн. 2009. Т. 8. Вып. 1. С. 1–8.
8. Legendre F.E., Robillard T., Song H., Whiting M.F., Desutter-Grandcolas L. One hundred years of instability in ensiferan relationships // Systematic Entomology. 2010. Vol. 35. P. 475–488.

9. Красная книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений Бурятской АССР. Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР, 1988. 416 с.
10. Дмитриева-Юргенсон И.А. К биологии кузнечика *Deracantha onos* Pall. // Энтомол. обозр. 1950. Т. 31. Вып. 1—2. С. 157—164.
11. Федоров С.М. К биологии кузнечиков *Bradyporus multituberculatus* F.-W. и *Onconotus laxmanni* Pall. (Orthoptera, Tettigoniidae) в степях Предкавказья // Энтомол. обозр. 1962. Т. 41. Вып. 4. С. 751—762.
12. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
13. Жантеев Р.Д., Корсуновская О.С., Бызов С.Д. Акустическая коммуникация пустынных кузнечиков (Bradyporidae, Deracanthinae) // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 9. С. 58—71.
14. Жантеев Р.Д. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 256 с.
15. Корсуновская О.С. Акустические системы связи кузнечиковых (Orthoptera, Tettigoniidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 44 с.
16. Schmidt G.H., Feierabend H., Paiva M.R. Ein Beitrag zum Kopulations- und Stridulationsverhalten von *Eugaster guyoni fernandezii* I. Bolivar, 1935 (Ensifera: Heterodidae) // Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 1997. Bd 11. S. 405—410.
17. Conti E., Vighiani F.M. Ecology of the calling song of two Namibian armoured ground crickets, *Acanthoplus longipes* and *Acanthoproctus diadematus* (Orthoptera, Tettigoniidae, Heterodidae) // Ethology, Ecology, Evolution. 2005. Vol. 17. P. 261—269.
18. Pfau H.K. Untersuchungen zur Bioakustik und Evolution der Gattung *Platystolus* Bolivar (Ensifera, Tettigoniidae) // Tijds. voor Entomol. 1996. Vol. 139. P. 33—72.

Поступила в редакцию
22.12.10

ENVIRONMENTAL FEATURES AND SOUND SIGNALLING OF THE RELICT BUSH CRICKET *DERACANTHA ONOS* (PALLAS, 1772) (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE, BRADYPORINAE)

N.F. Elaeva, O.S. Korsunovskaya

Life history and acoustic signalling of central-asian species *Deracantha onos* (Pall.) are described. Males and females produce calling songs and disturbance sounds. For the first time electrograms of stridulatory files, oscillograms and spectrograms of the female songs are given.

Key words: Tettigoniidae, *Deracantha onos*, acoustic signalling.

Сведения об авторах

Елаева Наталья Филипповна — канд. биол. наук, доц. кафедры зоологии Боханского филиала Бурятского государственного университета. Тел.: 8(395-38)25-8-83; e-mail: elnata.61@mail.ru

Корсуновская Ольга Сергеевна — докт. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-27; e-mail: korsuno@mail.ru