

УДК 595.7:591.582.2

ВИБРАЦИОННАЯ КОММУНИКАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

© 2022 г. Д. Ю. Тишечкин*

*Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия*

**e-mail: macropsis@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.05.2021 г.

После доработки 12.06.2021 г.

Принята к публикации 27.08.2021 г.

Представлен обзор современной литературы по виброакустике насекомых. Описаны различные методы регистрации вибрационных сигналов и возможности их применения в таксономических, этологических и биофизических исследованиях. Обсуждается проблема зависимости типа акустической коммуникации (вибрационная или звуковая) от размеров тела насекомого. Показано, что вибрационная коммуникация существует у представителей большинства отрядов, причем вибрационные сигналы используются не только для поиска конспецифического полового партнера, но и в других внутри- и межвидовых взаимодействиях для акустической мимикрии, при поиске жертвы или избегании хищника. Некоторые насекомые, издающие звуки, также способны генерировать и воспринимать вибрационные сигналы, используя таким образом бимодальную вибрационно-звуковую коммуникацию. Рассмотрены особенности распространения колебаний в твердых телах: влияние частотной фильтрации в субстрате на характеристики сигналов, дальность коммуникации, возможность распространения вибрационных сигналов с растения на растение при контакте их надземных и подземных частей, механизмы локализации источника колебаний при нелинейном затухании сигнала и резонансных явлениях в субстрате, а также помехи биотического и абиотического происхождения в каналах вибрационной коммуникации. Кратко рассмотрены основные прикладные возможности виброакустики насекомых: применение помех, препятствующих успешной коммуникации самца и самки, акустических ловушек, отпугивающих сигналов, а также выявление скрытой зараженности различных субстратов насекомыми-вредителями.

Ключевые слова: насекомые, биоакустика, вибрационная коммуникация, акустические сигналы, виборецепция

DOI: 10.31857/S0044513422060101

Даже у большинства профессиональных энтомологов понятие “биоакустика насекомых” ассоциируется исключительно с изучением звуков, издаваемых прямокрылыми (Orthoptera) и певчими цикадами (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadidae). Действительно, становление данной отрасли науки началось с исследования именно этих объектов, как минимум, по трем причинам. Во-первых, звуки цикад и прямокрылых воспринимаются человеческим ухом, поэтому установить сам факт наличия у них акустической коммуникации не составляет труда. Во-вторых, начиная со второй половины XX века, появились в широком ассортименте и стали доступными устройства для регистрации и записи звуков, а именно, микрофоны и магнитофоны. В-третьих, крупные размеры этих насекомых облегчают проведение разного рода физиологических экспериментов, связанных с изучением работы звукового аппарата и слуховых органов.

Остальные группы насекомых в плане биоакустики были изучены весьма неравномерно, а во многом такими и остаются. Сведения о наличии акустической коммуникации или потенциальных звуковых органов в одних таксонах датируются XIX веком, в то время как по другим таксонам такая информация появилась лишь недавно. Например, первое сообщение о способности одного из видов веснянок (Plecoptera) ударять концом брюшка по субстрату, производя звук, похожий на барабанную дробь, было опубликовано в 1851 г. (Newport, 1851). В 1889 г. Жиар, изучая явление паразитарной кастрации у цикадок подсемейства Typhlocybinae (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae), обнаружил, что у самцов редукции могут подвергаться не только гениталии, но и расположенные внутри брюшка парные кутикулярные выросты – аподемы второго стернита (Giard, 1889). Поскольку у самок подобные структуры не развиты, напрашивался вывод, что они каким-то образом связаны с половой функцией. Согласно

предположению автора, они гомологичны звуковому аппарату певчих цикад. Примерно 20 лет спустя о способности мелких цикадовых издавать звуки впервые сообщил Киркальди, слышавший тихие сигналы *Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy 1903 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Delphacidae); в этой же работе он описал стридуляционный аппарат на задних крыльях некоторых видов большого, преимущественно тропического семейства Derbidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) (Kirkaldy, 1907). В то же время, первое сообщение о сигналах листоблошек (Homoptera, Psyllinea) появилось лишь в 1950 году (Ossiannilsson, 1950), а у близких к ним белокрылок (Homoptera, Aleyrodinea) акустическая коммуникация была впервые описана почти полвека спустя (Kanmiya, 1996).

Несмотря на обнаружение акустической коммуникации в других таксонах, прямокрылые и певчие цикады долгое время оставались основными объектами биоакустики. Их изучением в течение десятилетий занимаются научные коллективы в разных странах мира, регулярно публикующие полученные результаты. Планомерное изучение остальных групп, если и проводилось, то лишь отдельными специалистами. Нередко же по биоакустике той или иной группы выходили одна-две работы, где способность представителей очередного таксона насекомых издавать акустические сигналы констатировалась как любопытный факт, после чего исследования прекращались.

Такая ситуация в первую очередь была обусловлена методическими сложностями. Следуя традиции, исследователи пытались регистрировать звуковую составляющую сигнала. Для этого требовались высокочувствительные микрофоны, многократное усиление регистрируемого сигнала и, как следствие, защита от помех. Запись в хорошо оборудованной лаборатории и последующая фильтрация позволяли получить осциллограммы с хорошим соотношением сигнал/шум, но все это чрезвычайно усложняло исследования. Например, авторам одной из работ по акустической коммуникации Cicadellidae удалось получить качественные записи сигналов, но их назначение осталось неизвестным, поскольку наблюдать за поведением насекомых, находящихся в акустической камере, оказалось невозможно (Purcell, Lohrer, 1976).

При этом на слабую помехоустойчивость звуков, издаваемых мелкими насекомыми, обратил внимание еще основоположник биоакустики мелких цикадовых Ф. Оссианнильссон. В своей известной монографии по этому вопросу он указывал на то, что столь слабые звуки не могут служить для эффективной коммуникации, поскольку они практически неразличимы на фоне природных шумов; кроме того, слуховых органов для

восприятия звуков у мелких цикадовых ему обнаружить не удалось (Ossiannilsson, 1949). В связи с этим он предположил, что мелкие цикадовые воспринимают не колебания, распространяющиеся по воздуху, а вибрации в твердом субстрате, т.е. в стеблях и листьях растений. К сожалению, это предположение было оставлено без внимания, и в течение последующих 25 лет специалисты в области биоакустики упорно пытались зарегистрировать сигналы мелких насекомых с помощью микрофона.

Трудно назвать первую работу, в которой для регистрации низкоамплитудных сигналов мелких насекомых вместо микрофона был применен вибродатчик. Можно лишь указать, что вибрационные сигналы мелких цикадовых были впервые зарегистрированы японскими исследователями (Ichikawa, Ishii, 1974). Именно в эти годы в биоакустике насекомых возникло новое направление, названное в англоязычной литературе биотремологией (biotremology). Это название кажется не совсем удачным, т.к. вибрационные сигналы далеко не всегда издаются с помощью тремляции, поэтому вместо него мы используем термин “виброакустика насекомых”.

Вскоре число работ по этой теме стало стремительно возрастать, а таксономический круг объектов стал расширяться. Чтобы проиллюстрировать этот процесс, приведем следующие данные. В монографии Жантиева (1981) упомянуты только способы генерации сигналов, которые потенциально могут быть использованы для вибрационной коммуникации (тремуляционные и ударные механизмы), однако указано, что с их помощью насекомые издадут звуки. В остальном эта работа, суммировавшая практически все имевшиеся на тот момент сведения, посвящена биоакустике и физиологии слуховых органов прямокрылых и певчих цикад. В датируемой 2001-м годом работе по сигналам веснянок (Plesoptera) перечислено 10 отрядов насекомых, у представителей которых известна вибрационная коммуникация (Stewart, 2001); в обзоре, опубликованном три года спустя, указано уже 15 таких отрядов (Virant-Doberlet, Šokl, 2004). В появившейся чуть позже коллективной монографии по биоакустике насекомых (Drosopoulos, Claridge, 2006) 21 глава из 32 глав касается разных аспектов вибрационной коммуникации. В последние годы вышли две монографии по вибрационной коммуникации, основная часть которых посвящена насекомым (Cocroft et al., 2014; Hill et al., 2019), а с 2016 г. проводятся международные симпозиумы по этой теме (1st International Symposium on Biotremology, 2016; 2nd International Symposium on Biotremology, 2018), на которых большая часть докладов опять же касается насекомых.

Таким образом, в последние десятилетия представления об акустической коммуникации насекомых коренным образом изменились. Еще 20–30 назад считалось, что способностью к изданию акустических, а именно, звуковых сигналов обладают в основном лишь прямокрылые и певчие цикады, в то время как почти все остальные насекомые представлялись “немыми”. В настоящее время стало очевидно, что издавать вибрационные сигналы и воспринимать колебания, распространяющиеся в твердом субстрате, способны представители большинства отрядов.

Задача данного обзора – дать представление о современной виброакустике насекомых читателю, специально не занимающемуся этими проблемами. Общие вопросы биоакустики, относящиеся в равной мере к звуковой и вибрационной коммуникации (типы звуковых аппаратов, функциональные типы сигналов), а также аспекты, касающиеся виброрецепции (морфологию и физиологию рецепторов), мы здесь не рассматриваем.

Методы регистрации вибрационных сигналов

Как уже говорилось, звуковую составляющую вибрационных сигналов можно зарегистрировать и с помощью микрофона, однако адекватным методом является регистрация колебаний с помощью разного рода вибродатчиков. В биоакустических исследованиях применяются датчики нескольких типов, каждый из которых имеет свои преимущества и недостатки.

Японские исследователи, впервые записавшие сигналы мелких цикадовых из семейства Delphacidae, использовали для этой цели адаптер (головку звукоснимателя) от проигрывателя для виниловых дисков. Его работа основана на явлении пьезоэлектрического эффекта – способности некоторых кристаллических веществ при деформации генерировать электрический потенциал.

В эксперименте головку звукоснимателя располагают так, чтобы ее игла контактировала с субстратом, на котором находятся насекомые; сигнал с нее подают на микрофонный вход записывающего устройства через согласующий усилитель, сходный по схеме с предварительными усилителями в проигрывателях. Виброрегирующая установка такого рода, укомплектованная портативным флэш-рекордером Roland R-05 и используемая автором данного обзора, обладает исключительной портативностью (вес – около 350 г), энергетической экономичностью (в среднем, позволяет работать около недели без замены элементов питания), высокой чувствительностью (дает возможность получать качественные записи сигналов насекомых размером от 1–1.5 мм) и пригодна для работы в полевых условиях (в палатке, на кордоне заповедника, в салоне автомо-

биля, а в безветренную погоду – и на открытом воздухе) (рис. 1). Таким образом, этот метод оптимален в полевых исследованиях и является самым простым и дешевым.

Его недостатками считаются несколько нелинейные частотные характеристики большинства адаптеров и то, что в процессе работы к субстрату прикрепляется дополнительная масса, которая может менять его физические характеристики. В действительности влияние обоих факторов весьма невелико. Большинство природных субстратов обладает крайне нелинейными частотными характеристиками (об этом подробнее будет сказано ниже); на этом фоне незначительные частотные искажения, вносимые адаптером, практически не влияют на форму сигнала. При регистрации сигналов в стеблях растений, на которых находятся поющие насекомые, фрагмент растения, как правило, закрепляют на адаптере за один из концов. Эта ситуация ничем не отличается от естественной, поскольку в природе каждый побег тоже зафиксирован за один из концов. Кроме того, соседние растения обычно соприкасаются друг с другом во многих точках, что вносит дополнительные искажения в распространяющиеся по ним колебания.

Некоторые авторы применяют для регистрации вибрационных сигналов профессиональные пьезокристаллические вибродатчики – акселерометры, отличающиеся намного более линейной частотной характеристикой (например, de Vrijer, 1984, 1986). Однако в связи с сильными частотными искажениями сигнала в субстрате, который является неотъемлемой частью канала записи, высокая линейность характеристики акселерометров не дает явных преимуществ. В то же время, масса акселерометра должна быть существенно меньше массы тела, колебания которого предполагается регистрировать; соответственно, для биологических исследований пригодны только наиболее миниатюрные и легкие модели. Кроме того, акселерометры, как правило, способны работать только с поставляемыми с ними в комплекте специализированными усилителями. В связи с этим в настоящее время многие исследователи отказываются от их использования.

Оригинальная методика регистрации вибрационных сигналов в стеблях растений была разработана Х. Штрюбинг (Strübing, Rollenhagen, 1988). На стебель приклеивали миниатюрный магнит, к которому с помощью микрометрического винта подводили катушку индуктивности так, чтобы между магнитом и ею оставался небольшой зазор. Электрический сигнал, возникающий в катушке при колебании магнита, подавали на вход магнитофона через усилитель. Сделанные с помощью этой аппаратуры записи сигналов нескольких видов Delphacidae и Cicadellidae



Рис. 1. Портативная установка для записи вибрационных сигналов мелких насекомых, используемая автором обзора. 1 – Побег растения с надетым на него нейлоновым садком; растение закреплено на корпусе адаптера резиновым кольцом; 2 – монофонический адаптер (головка звукоснимателя) от проигрывателя для виниловых дисков; 3 – поролоновая подложка для изоляции от вибрационных помех; 4 – термометр; 5 – согласующий усилитель; 6 – флэш-рекордер.

практически неотличимы от записей, полученных при помощи пьезодатчиков, поэтому преимущества этого достаточно сложного, хотя и дешевого метода неочевидны. Несколько позже данная установка была успешно использована для регистрации сигналов листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) (Schmitt, Traue, 1990).

В последние годы многие специалисты по виброакустике насекомых используют в своих исследованиях лазерный виброметр. Принцип его работы основан на эффекте Доплера – изменении длины волны, воспринимаемой приемником, вследствие движения источника излучения относительно приемника. При работе виброметра луч лазера светит на колеблющуюся поверхность, а приемник регистрирует длину волны отраженного луча. Поскольку поверхность в процессе колебаний движется то в сторону приемника, то, наоборот, от него, длина волны отраженного луча периодически меняется; анализирующее устрой-

ство преобразует эти изменения в регистрируемые колебания.

Неоспоримыми преимуществами данного метода являются отсутствие механического контакта между вибродатчиком и колеблющимся телом, а также возможность быстро переводить лазерный луч с одной точки регистрации на другую или использовать несколько виброметров для одновременной регистрации сигнала в разных точках или в разных плоскостях (McNett et al., 2006). Кроме того, луч невысокой интенсивности не оказывает заметного воздействия на кутикулу, в связи с чем лазерный виброметр можно использовать для регистрации колебаний тела живых насекомых. В связи с этим данный прибор не имеет альтернативы при регистрации колебаний субстрата или кутикулярных структур, например элементов звукового аппарата, в биофизических, физиологических и этологических исследованиях.

Основным недостатком лазерных виброметров, включая самые простые модификации, явля-

ется их чрезвычайно высокая стоимость. Кроме того, несмотря на наличие портативных моделей, использование этих приборов в полевых условиях достаточно затруднительно. При этом в большинстве случаев на колеблющуюся поверхность необходимо наклеивать светоотражающую фольгу или наносить специальную краску, что не всегда возможно при работе с живыми объектами.

Таким образом, выбор метода регистрации сигналов определяется стоящими перед исследователем задачами. Для широкомасштабных сравнительных исследований структуры сигналов (например, в систематике комплексов криптических видов) наиболее удобной является портативная установка на основе пьезокристаллического адаптера; она с легкостью позволяет получать высококачественные записи как в полевых, так и в лабораторных условиях. При изучении закономерностей распространения колебаний в субстрате, особенностей работы звукового аппарата, а также поведения насекомых единственным вариантом, как правило, является использование лазерной виброметрии.

Наконец, некоторые исследователи до сих пор регистрируют сигналы мелких насекомых при помощи микрофона (например, Бенедиктов, 2015а; Kerchev, 2020). Это позволяет изучить их амплитудно-временную структуру, хотя и дает весьма искаженное представление о частотном спектре сигналов, воспринимаемых виброрецепторами.

Зависимость типа коммуникации от размера насекомых

Процессы генерации и распространения звукового сигнала подчиняются определенным физическим закономерностям. С одной стороны, чем ниже частота звука, тем более крупная колеблющаяся структура нужна для генерации колебаний заданной амплитуды. С другой — чем выше частота звука, тем сильнее его затухание, как непосредственно в процессе распространения в воздушной среде, так и при прохождении через препятствия — заросли растительности и т.п. (Bennet-Clark, 1998; Cocroft, De Luca, 2006).

Первая закономерность проявляется в том, что мелкие животные издают звуки с более высокой несущей частотой; в этом легко убедиться, сравнив звуки крупных и мелких млекопитающих или птиц разных размеров. Поскольку насекомые принадлежат к числу мелких организмов, их звуковые сигналы характеризуются высокой несущей частотой, а у многих видов значительно заходят в область ультразвука.

Проявление второй закономерности заключается в том, что насекомые часто издают сигналы с минимальной допустимой для их размеров часто-

той, чтобы по возможности увеличить дальность коммуникации. Дальнейшее уменьшение размеров тела теоретически должно было бы привести к переходу звуковой коммуникации в область глубокого ультразвука и, как следствие, к сокращению расстояния, на котором возможно восприятие сигнала. Поэтому для мелких насекомых использование звуковой коммуникации невозможно по чисто физическим причинам.

Генерация низкочастотных колебаний в твердых субстратах, в первую очередь, в стеблях и листьях растений, не требует высоких энергетических затрат. Поэтому даже для насекомых размером 1–1.5 мм возможность вибрационной коммуникации сохраняется. При этом следует помнить, что организмы большого размера, в том числе и наиболее крупные из насекомых, обладая потенциальной или реальной способностью издавать звуки, не лишаются возможности генерировать вибрационные сигналы. Поэтому, если звуковые сигналы издают лишь формы крупного и среднего размера, то вибрационная коммуникация доступна как наиболее крупным представителям класса насекомых, так и довольно мелким.

Вибрационная коммуникация в разных отрядах насекомых

Число частных работ, содержащих описание вибрационных сигналов и связанного с ними поведения представителей той или иной группы, невероятно велико. Поэтому, описывая разнообразие таксонов, в которых обнаружена вибрационная коммуникация, мы в большинстве случаев ограничимся уровнем отрядов (реже семейств) и ссылками на немногие работы общего характера; приведенные ниже данные суммированы в табл. 1.

В доступной литературе не удалось найти сведений о вибрационной коммуникации первично-бескрылых насекомых (Archaeognatha и Zygentoma), а также стрекоз (Odonata) и поденок (Ephemeroptera). Среди ортоптероидов в широком понимании вибрационная коммуникация пока не обнаружена у Zoraptera, уховерток (Dermaptera), Grylloblattodea, богомолы (Mantoptera) и палочников (Phasmatodea). Несмотря на это, они, по всей вероятности, обладают способностью воспринимать колебания субстрата. Например, у палочников в голених имеются виброрецепторы — хордональные органы трех типов, насчитывающие в общей сложности около 70 сколопидиальных сенсилл и обладающие максимальной чувствительностью в диапазоне 500–1000 Гц (Strauss, Lakes-Harlan, 2017).

О способности веснянок (Plecoptera) издавать акустические сигналы стало известно в середине XIX века. К настоящему времени изучены сигналы около 150 видов обитающего в северном полу-

Таблица 1. Вибрационная коммуникация в разных таксонах насекомых

Таксон	Механизм генерации сигнала	Функциональные типы сигналов	Основные литературные источники
Plecoptera	Удары или трение брюшка о субстрат, тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Stewart, 2001; Stewart, Sundberg, 2006
Embioptera	Тремуляция, резкие движения тела, подергивание паутины	Сигналы при охране потомства, сигналы, связанные с размножением	Proaño et al., 2012; Dejan et al., 2013
Blattoptera	Тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Schal et al., 1984; Bell et al., 2007
Isoptera	Тремуляция, удары о субстрат	Сигналы тревоги	Hunt, Richard, 2013; Bagnères, Hanus, 2015; Hager et al., 2019
Mantophasmatodea	Удары о субстрат	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Eberhard, Picker, 2008, 2019; Eberhard, Eberhard, 2015
Orthoptera, Rhabdophoridae	Тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Stritih, Čokl, 2012
Orthoptera, Tettigoniidae	Тремуляция, быстрые движения крыльев, удары брюшка о субстрат, возможно, попеременное сокращение мышц-антагонистов	Сигналы, связанные с размножением	Morris et al., 1994; Morris, De Luca, 1998; Caldwell, 2014; Korsunovskaya et al., 2020
Orthoptera, Bradyporidae	Тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Busnel et al., 2019
Orthoptera: Stenopelmatidae, Anostostomatidae	Удары о субстрат, тремуляция, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Gwynne, 2004; McVean, Field, 2009; Howard et al., 2018
Orthoptera, Tetrigidae	Попеременное сокращение мышц-антагонистов	Сигналы, связанные с размножением	Бенедиктов, 1998; Benediktov et al., 2020
Orthoptera, Trydactylidae	Удары о субстрат, стридуляция	Конкурентные сигналы	Бенедиктов, 2012
Orthoptera, Eumastacidae	Тремуляция, стридуляция,	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Бенедиктов, 2008
Psocoptera	Удары о субстрат, возможно, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением	Pearman, 1928
Homoptera, Auchenorrhyncha	Тимбалы, возможно, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Ossiannilsson, 1949; Ichikawa, Ishii, 1974; Claridge et al., 1999; Tishechkin, 2000, 2000a, 2003, 2003a
Homoptera, Coleorrhyncha	Предположительно, тимбалы	Функции не изучены	Hoch et al., 2006
Homoptera, Psyllinea	Стридуляция	Сигналы, связанные с размножением	Tishechkin, 2006; Тишечкин, 2007, 2007a; Liao et al., 2019
Homoptera, Aleyrodinea	Тремуляция, хлопки крыльями, резкие движения тела, удары антеннами по субстрату	Сигналы, связанные с размножением	Kanmiya, 1996, 2006

Таблица 1. Окончание

Таксон	Механизм генерации сигнала	Функциональные типы сигналов	Основные литературные источники
Heteroptera	Удары о субстрат, колебания крыльев, тремуляция, стридуляция, тимбалы	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Gogala, 2006; Čokl et al., 2019
Siphonaptera	Возможно, стридуляция	Сигналы не зарегистрированы	Smit, 1981
Megaloptera	Тремуляция, удары о субстрат	Сигналы, связанные с размножением	Henry, 2006
Raphidioptera	Тремуляция, хлопки крыльями	Сигналы, связанные с размножением	Henry, 2006
Neuroptera	Хлопки крыльев, удары о субстрат, тремуляция, возможно, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением	Henry, 2006
Coleoptera	Стридуляция, тремуляция, колебания крыльев, удары о субстрат	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы, сигналы при взаимодействии имаго и личинок, сигналы протеста, акустическая мимикрия	Schuster, 1983; Wessel, 2006; Kasper, Hirschberger, 2006; Di Giulio et al., 2014, 2015; Бенедиктов, 2015a; Шестаков, Каспарсон, 2019; Hofstetter et al., 2019; Kerchev, 2020
Trichoptera	Удары или трение брюшка о субстрат, удары крыльев, тремуляция	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Иванов, 1994
Lepidoptera (только личинки)	Резкие движения тела, стридуляция	Конкурентные сигналы, акустическая мимикрия	Yack et al., 2001; Fletcher et al., 2005; Barbero et al., 2009; Scott et al., 2010; Sala et al., 2014; Riva et al., 2017; Casacci et al., 2019
Mecoptera	Тремуляция, взмахи крыльев	Сигналы, связанные с размножением	Rupprecht, 1974; Hartbauer et al., 2015
Diptera	Взмахи крыльев, сокращение мышц грудного отдела, тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Kanmiya, 2006a
Hymenoptera	Стридуляция, удары о субстрат, тремуляция	Агрегационные сигналы, сигналы, несущие информацию о статусе особи в колонии, сигналы тревоги, сигналы при взаимодействии имаго и личинок, сигналы, связанные с размножением	Suryanarayanan et al., 2011; Hunt, Richard, 2013; Hrnčir, Barth, 2014; Conrad, Ayasse, 2015, 2019; Krausa et al., 2017; Pepicciello et al., 2018

шарии подотряда Arctoperlaria; в то же время, у населяющих южное полушарие представителей подотряда Antarctoperlaria, несмотря на специальные исследования, вибрационная коммуникация не обнаружена (Stewart, 2001; Stewart, Sundberg, 2006). Веснянки могут издавать сигналами, ударяя или потирая концом брюшка о субстрат, а также с помощью тремуляции – вибрации телом без ударных контактов с поверхностью, на которой находится насекомое. Коммуникация у них двусторонняя: готовый к копуляции самец спонтанно издает призывные сигналы, рецептив-

лы, ударяя или потирая концом брюшка о субстрат, а также с помощью тремуляции – вибрации телом без ударных контактов с поверхностью, на которой находится насекомое. Коммуникация у них двусторонняя: готовый к копуляции самец спонтанно издает призывные сигналы, рецептив-

ная самка отвечает ему, и в ходе этой переключки партнеры находят друг друга. При этом у одних видов такой дуэт включает сигналы двух типов (спонтанный призыв самца и ответ самки), у других — сигналы трех типов (спонтанный призыв самца, ответ самки, ответ самца). Сигналы самцов обычно имеют более сложный амплитудно-временной рисунок, чем у самок, т.к. они несут информацию о его видовой принадлежности.

У двух неотропических видов колониальных эмбий из семейства Clothodidae (Embioptera) самки, охраняющие кладки яиц, реагируют на приближение других насекомых, в т.ч. особей своего вида, издавая вибрационные сигналы при помощи тремюляции или коротких резких рывков, а также дергая сплетенное ими укрытие из паутины, под которым располагается колония. У одного из видов самцы издают вибрационные сигналы, ухаживая за самкой (Proaño et al., 2012; Dejan et al., 2013).

Изучение вибрационной коммуникации тараканов (Blattoptera) с помощью вибродатчиков не проводили. Отдельные сообщения о том, что некоторые виды вибрируют частями тела при ухаживании за самкой или при конкурентных взаимодействиях, суммированы в общих работах по этой группе. В них же имеются данные о способности тараканов воспринимать колебания субстрата при помощи субгенуальных органов (Schal et al., 1984; Bell et al., 2007: pp. 152–153).

Близкие к тараканам термиты (Isoptera), напротив, изучены в этом плане достаточно подробно; приведенные здесь сведения изложены, главным образом, по трем обзорным работам (Hunt, Richard, 2013; Bagnères, Hanus, 2015; Hager et al., 2019). В отличие от общественных перепончатокрылых, в жизни термитов зрение играет сравнительно небольшую роль, поэтому в основе их внутри- и межвидовых взаимодействий лежат химические стимулы. Тем не менее, как и тараканы, термиты способны воспринимать колебания субстрата при помощи субгенуальных органов и реагируют на них, повышая двигательную активность или демонстрируя иные признаки беспокойства. Термиты способны издавать вибрационные сигналы при помощи тремюляции, ударов о субстрат, а также ориентируются по колебаниям, возникающим при грызении древесины.

Наиболее распространены у термитов сигналы тревоги, издаваемые при опасности, например при нападении на гнездо или его повреждении. Для человеческого уха они звучат как барабанная дробь и их назначение верно определили уже первые исследователи, столкнувшиеся с этим явлением в конце XVIII века. Поскольку радиус распространения вибрационных сигналов невелик по сравнению с размерами термитников и окружающих их фуражировочных ходов и галерей, на-

секомые, услышавшие сигнал тревоги, тоже начинают барабанить по субстрату; такая многократная передача информации от особи к особи позволяет быстро оповестить об опасности все население гнезда. Представители разных каст могут реагировать на эти сигналы по-разному: солдаты устремляются к источнику беспокойства, в то время как рабочие начинают перемещаться в противоположном направлении. У некоторых видов коммуникация при опасности бимодальная: издавая вибрационные сигналы, они одновременно выделяют феромон тревоги. У одного из видов описаны сигналы, которые издает особь, загрязненная спорами патогенных грибов; интактные особи реагируют на них, стараясь не приближаться к зараженному собранию.

Помимо сигналов в узком понимании, специализированных для передачи информации другим особям, термиты также ориентируются по колебаниям, генерируемым ими самими или другими насекомыми в процессе механической активности. Живущие в сравнительно небольших кусках дерева виды рода *Cryptotermes* Banks 1906 (Isoptera, Kalotermitidae), грызя древесину, способны по возникающим при этом колебаниям оценивать размеры заселенного ими фрагмента, т.е. запаса пищи. Если фрагмент невелик, доля рабочих особей, развивающихся до состояния неотенической репродуктивной формы, в семье увеличивается. Сигналы, возникающие при питании, могут выполнять и агрегационную функцию, препятствуя распаду колонии. Кроме того, один из видов *Cryptotermes* способен по вибрационным сигналам обнаруживать присутствие в субстрате конкурирующего вида семейства Rhinotermitidae, образующего гораздо более крупные семьи, и избегать столкновений с ним.

Достаточно полно изучена вибрационная коммуникация у представителей недавно описанного небольшого отряда Mantophasmatodea, включающего 21 рецентный вид. К настоящему времени описаны сигналы 13 из них (Eberhard, Picker, 2008, 2019; Eberhard et al., 2010; Eberhard, Eberhard, 2015). Особи обоих полов Mantophasmatodea продуцируют сигналы, ударяя концом брюшка о субстрат. У самцов сигналы имеют более сложную структуру, чем у самок; самцы могут петь спонтанно, самки — только в ответ на сигнал конспецифического самца. Несмотря на то, что большинство изученных видов аллопатрично, их сигналы четко различаются по временному рисунку. Как у самцов, так и у самок во всех парах ног обнаружены сколопидиальные органы, максимум чувствительности которых совпадает с диапазоном доминирующих частот сигналов.

Парадоксальная ситуация наблюдается в отряде прямокрылых (Orthoptera). На первый взгляд, создается впечатление, что эта группа избрала

альтернативный по сравнению с большинством других насекомых путь, используя вместо вибрационных сигналов звуковые. Тем не менее практически во всех семействах прямокрылых существуют виды, использующие вибрационную коммуникацию (Stritih, Čokl, 2014). При этом вибрационные сигналы могут издавать как мелкие, так и крупные формы, относящиеся к числу гигантов мира насекомых и теоретически способные к звуковой коммуникации.

Например, у представителей семейства Rhabdophoridae были зарегистрированы издаваемые как до, так и после копуляции вибрационные сигналы с максимумом энергии в диапазоне до 300–500 Гц (Stritih, Čokl, 2012). Авторы цитируемой работы полагают, что вибрационная коммуникация представляет собой у длинноусых прямокрылых (Orthoptera, Ensifera) апоморфное состояние, а звуковая возникла позднее лишь в некоторых таксонах. Вместе с тем, некоторые тропические Tettigoniidae, по-видимому, вторично перешли от звуковой коммуникации к вибрационной, чтобы избежать демаскирующего эффекта звуков и пресса хищников (Morris et al., 1994). Для восприятия вибрационных сигналов у Rhabdophoridae служат виброчувствительные субгенуальные органы (Strauss et al., 2014).

Крупные бескрылые новозеландские прямокрылые из семейств Stenopelmatidae и Anostomatidae, известные под сборным местным названием “weta”, издают вибрационные сигналы, ударяя брюшком по субстрату (Gwynne, 2004), используя тремуляцию (Howard et al., 2018) или стридулируя задними ногами по боковым поверхностям брюшка (McVean, Field, 2009). У одних видов сигналы служат для привлечения особей противоположного пола (Gwynne, 2004), у других, по-видимому, не связаны с поведением ухаживания и издаются при конкурентных взаимодействиях (Howard et al., 2018). У одного из видов Anostomatidae подробно описан сложно устроенный сенсорный тибиальный орган, предназначенный для восприятия вибраций (Strauss et al., 2017).

Детальное исследование биологии и акустической коммуникации двух видов Phyllophorinae (Orthoptera, Tettigoniidae) было недавно проведено Корсуновской с соавторами (Korsunovskaya et al., 2020). Представители этого подсемейства достигают весьма крупных размеров: размах крыльев одного из изученных видов составляет около 25 см. Оказалось, что, помимо звуков, продуцируемых при помощи стридуляции, Phyllophorinae способны издавать вибрационные сигналы за счет тремуляции, быстрых движений крыльев, ударов брюшка о субстрат и сокращения мышц-антагонистов; последний механизм был описан также у Tetrigidae (Benediktov et al., 2020).

Среди короткоусых прямокрылых вибрационная коммуникация известна у Tetrigidae (Бенедиктов, 1998; Benediktov et al., 2020), Trydactylidae (Бенедиктов, 2012) и Eumastacidae (Бенедиктов, 2008). Показано, что Tetrigidae издают вибрационные сигналы за счет сокращения мускулатуры средних ног, что не сопровождается видимыми движениями ноги (Benediktov et al., 2020). Также имеются указания на наличие вибрационной коммуникации в некоторых таксонах Acrididae (например, Бенедиктов, 2015), но не исключено, что движения, при которых генерируются вибрационные сигналы, служат для насекомых зрительным стимулом, а колебания субстрата представляют лишь побочный эффект механической активности.

О способности сеноедов (Psocoptera) издавать характерные тикающие звуки было известно с давних пор; вероятно, именно по этой причине один из наиболее обычных синантропных представителей этого отряда получил название *Trogium pulsatorium* (Linnaeus 1758) (Psocoptera, Trogiidae). На вентральной поверхности концевой части брюшка у этого вида имеется выступ, которым он ударяет о субстрат (Pearman, 1928). Этот же автор описал стридуляционные (коксальные) органы на внутренней поверхности тазиков у ряда видов; в англоязычной литературе они получили название “Pearman’s organs” по имени их первооткрывателя. Однако все более поздние источники ссылаются на эту работу, а выполненные на современном уровне описания сигналов сеноедов, сопровождающиеся осциллограммами или спектрограммами, нам неизвестны. Данных о вибрационной коммуникации у паразитических форм (пухоедов и вшей), включаемых в настоящее время в отряд сеноедов, в доступных источниках также найти не удалось.

В надотряде хоботных насекомых (Rhynchota), который мы здесь традиционно рассматриваем в составе двух отрядов (Homoptera и Hemiptera), вибрационная коммуникация известна во всех группах, за исключением тлей (Aphidinea) и червецов (Coccinea).

О том, что мелкие цикадовые (Homoptera, Auchenorrhyncha) способны издавать акустические сигналы, стало широко известно после выхода в свет монографии Оссианнильссона (Ossiannilsson, 1949), хотя отдельные сообщения об этом появлялись и ранее. Тот факт, что эти насекомые воспринимают именно вибрационный, а не звуковой компонент сигнала, был экспериментально доказан 25 лет спустя японскими авторами (Ichikawa, Ishii, 1974). В настоящее время в литературе имеются описания сигналов сотен видов мелких цикадовых не менее чем из 15 семейств; в качестве примера сошлемся на четыре наши работы, где приведены осциллограммы

сигналов более 250 видов (Tishechkin, 2000, 2000a, 2003, 2003a). Нужно отметить, что даже относящиеся к одному надсемейству с певчими цикадами (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadidae) и внешне схожие с ними примитивные австралийские Tettigarctidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) издают не звуковые, а вибрационные сигналы (Claridge et al., 1999). Таким образом, Cicadidae в плане коммуникации представляют собой среди Auchenorrhyncha крайне своеобразную специализированную группу.

Еще Оссианнильссон (Ossiannilsson, 1949) показал, что звуковой аппарат мелких цикадовых гомологичен таковому певчих цикад и представляет собой тимбалы – упругие склериты, прогибающиеся при сокращении прикрепленных к ним мышц. В результате быстрого прогиба генерируется щелчок; усиленные параллельными утолщениями так называемые ребристые тимбалы при одном сокращении мышцы прогибаются в несколько этапов, генерируя серию щелчков. Кроме этого, цикадовые могут во время пения ритмично хлопать крыльями или вибрировать брюшком, модулируя амплитуду колебаний. Такой звуковой аппарат позволяет им издавать чрезвычайно сложные многокомпонентные сигналы, по уровню ритмической организации превосходящие песни большинства других насекомых.

Недавно у фулгориоидных цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea) был подробно исследован и описан так называемый “щелкающий орган” (“snapping organ”), который авторы назвали новым типом звукового аппарата у цикадовых, противопоставив его тимбальному (Davragoglou et al., 2019). Международная группа специалистов в области виброакустики насекомых выступила против такой интерпретации данных, утверждая, что описанный механизм представляет собой одну из модификаций тимбального аппарата (Hoch et al., 2019). Позже тот же автор с коллегами подробно изучил описанные еще в начале XX века (Kirkaldy, 1907) так называемые стридуляционные органы, имеющиеся на крыльях у некоторых представителей сем. Derbidae (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea) (Davragoglou et al., 2019a). Нужно, однако, пояснить, что способность Derbidae издавать с помощью этих органов вибрационные сигналы экспериментально не проверена; три вида рода *Cedusa* Fowler 1904 – единственные представители Derbidae, сигналы которых были исследованы, – во время пения не совершают движений крыльями (Tishechkin, 2008).

Также вибрационные сигналы были зарегистрированы у одного из видов Peloridiidae – единственного рецентного семейства реликтовой группы Coleorrhyncha (Homoptera), распространенной ныне только во внутропических областях южного полушария (Hoch et al., 2006). Судя по

форме колебаний, авторы предполагают, что Peloridiidae обладают тимбальным механизмом, но пока это не подтверждено морфологическими исследованиями.

Двусторонняя вибрационная коммуникация существует и у листоблошек (Homoptera, Psyllinea). Готовый к спариванию самец спонтанно издает призывные сигналы, рецептивная самка отвечает на них; в ходе этой переключки партнеры находят друг друга (Tishechkin, 2006; Тишечкин, 2007, 2007a). В отличие от цикадовых, звуковой аппарат у листоблошек стридуляционного типа; при издании сигнала насекомое, держа крылья, как в позе покоя, быстро двигает ими в почти вертикальной плоскости. Изучение звукового аппарата 14 видов листоблошек из трех семейств при помощи СЭМ позволило предположить, что они проводят анальными жилками крыльев по зазубренным аксиллярным тягам на мезо- и метаскутеллуме (Tishechkin, 2006a). Недавно китайские авторы провели серию экспериментов для проверки всех возможных гипотез о механизмах работы звукового аппарата листоблошек и пришли к выводу, что сигналы генерируются при трении анального края переднего крыла об аксиллярные тяжи (предположение, ранее высказанное нами) или при трении аксиллярных склеритов передних крыльев о среднегрудь (Liao et al., 2019).

Близкие к листоблошкам белокрылки (Homoptera, Aleyrodinea) издают сигналы при помощи вибрации брюшка и хлопков крыльев; также на определенных стадиях ухаживания за самкой самец может совершать резкие движения всем телом или барабанить по субстрату антеннами (Kanmiya, 1996, 2006). Как и у большинства других хоботных насекомых, коммуникация у белокрылок двусторонняя: самец спонтанно издает призывные сигналы, конспецифическая рецептивная самка отвечает на них, и в ходе этой переключки партнеры находят друг друга.

Клопы (Heteroptera) относятся к числу наиболее полно изученных в плане вибрационной коммуникации таксонов. Литература по этому вопросу весьма обширна, что заставляет ограничиться, главным образом, ссылками на недавние обзорные работы (Gogala, 2006; Čokl et al., 2019).

Основными объектами биоакустических исследований в этой группе традиционно являются клопы-щитники (надсемейство Pentatomoidea), однако вибрационные сигналы описаны и у представителей многих других семейств наземных клопов, например Coreidae (Шестаков, 2009), Rhopalidae (Zych et al., 2012), Pyrrhocoridae (Бенедиктов, 2007), Reduviidae (Lazzari et al., 2006) и т.д.; есть все основания полагать, что список таких семейств будет расширяться. Коммуникация при помощи волн, распространяющихся по поверхности или в толще воды, описана у многих вод-

ных полужесткокрылых, но колебания в жидкостях мы в данном обзоре не рассматриваем.

Клопы могут издавать вибрационные сигналы при помощи ударов брюшка о субстрат, колебаний крыльев, тремулации или при использовании специализированных стридуляционных и тимбальных механизмов. Для восприятия колебаний служат хордотональные органы в ногах, хотя не исключено участие в этом процессе и антенн.

В отличие от многих других насекомых, у клопов коммуникация бимодальная: наряду с вибрационными сигналами они используют химические стимулы (Šokl et al., 2019). Для коммуникации на больших расстояниях служат половые или агрегационные феромоны; первые привлекают только особей противоположного пола, вторые — особей обоих полов и иногда даже личинок. Оказавшись на одном субстрате, насекомые начинают издавать вибрационные сигналы, предназначенные для привлечения конспецифических особей. После встречи партнеры в процессе ухаживания используют как вибрационные, так и химические сигналы; значительную роль в этом процессе, по видимому, играют также тактильные и зрительные стимулы.

Данные о наличии вибрационной коммуникации в отряде Thysanoptera нам неизвестны.

Среди насекомых с полным превращением вибрационная коммуникация пока не обнаружена только у веерокрылых (Strepsiptera) и блох (Siphonaptera), хотя у последних описан потенциальный стридуляционный аппарат (Smit, 1981). Во всех остальных отрядах хотя бы часть представителей обладает способностью издавать вибрационные сигналы.

В надотряде сетчатокрылообразных (Neuropteroidea) связанная с репродуктивным поведением вибрационная коммуникация описана в обоих семействах Megaloptera, в обоих семействах Raphidioptera и в пяти семействах подотряда Neurobiiformia отряда Neuroptera. Планомерное исследование вибрационной коммуникации сетчатокрылых на протяжении нескольких десятилетий проводит Ч. Генри с соавторами; приведенные здесь данные взяты преимущественно из его обзорной работы (Henry, 2006). Сетчатокрылообразные издают сигналы при помощи хлопков крыльев, ударов о субстрат и вибрации брюшка. Кроме того, у некоторых златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae) описаны стридуляционные органы, но их назначение экспериментально не подтверждено.

Несмотря на отсутствие специализированных вибрационных органов, сигналы Chrysopidae отличаются высокой сложностью амплитудно-временного рисунка; при издавании таких сигналов брюшко насекомого колеблется за счет одновре-

менной работы двух и более нервно-мышечных элементов, генерирующих колебания разной частоты (Henry, Wells, 2015). Структура сигналов златоглазок строго видоспецифична, что позволяет использовать акустический анализ для различения криптических видов. Также проводятся исследования роли сигналов в процессе видообразования в этой группе.

О способности жуков (Coleoptera) издавать акустические сигналы было известно с давних времен: достаточно вспомнить характерное скрипение взятого в руки жука-усача (Coleoptera, Cerambycidae) или тикающие звуки, издаваемые точильщиками (Coleoptera, Anobiidae). К настоящему времени стридуляционные органы описаны у представителей порядка 30 семейств жесткокрылых; разнообразие их чрезвычайно велико и свидетельствует о том, что стридуляционный аппарат возник у них многократно и независимо (Wessel, 2006). Например, у мирмекофильных жуков трибы Paussini (Coleoptera, Carabidae) описано три типа стридуляционных аппаратов, различающихся по расположению ребристой части (pars stridens) и скребущего по ней выступа (plectrum) (Di Giulio et al., 2014). Кроме того, некоторые жесткокрылые могут издавать сигналы при вибрации брюшка или крыльев и при ударах головой или брюшком о субстрат (Шестаков, Каспарсон, 2019).

В то же время, этологические исследования и выполненные на современном уровне описания сигналов жуков не столь многочисленны, поэтому в большинстве семейств наличие вибрационной коммуникации весьма вероятно, но до сих пор экспериментально не подтверждено. Кроме того, звуки, издаваемые многими жуками при опасности, можно отнести к разряду коммуникационных сигналов лишь с некоторой долей условности, поскольку конспецифические особи на них не реагируют. В частности, на примере одного вида полусоциальных жуков семейства Passalidae (Coleoptera) было показано, что вороны более охотно атакуют особей, искусственно лишенных способности стридулировать, и быстрее поедают их; при этом сигналы тревоги не вызывали выраженной реакции у других членов колонии (Buchler et al., 1981).

Видоспецифические коммуникационные сигналы, издаваемые при репродуктивном поведении, описаны в семействе Scarabaeidae (Kasper, Hirschberger, 2006), в надсемействах Chrysomeloidea (Schmitt, Traue, 1990), Curculionoidea (например, Шестаков, Каспарсон, 2019; Hofstetter et al., 2019; Kerchev, 2020) и в некоторых других группах. При этом, известно, что у короедов коммуникация бимодальная: наряду с вибрационными сигналами они используют феромоны (напри-

мер, Liu et al., 2017); здесь усматривается аналогия с некоторыми таксонами клопов.

Наиболее богатый набор функциональных типов сигналов описан у представителей семейства Passalidae; он включает сигналы, связанные с размножением, с конкурентными взаимодействиями, издаваемые при беспокойстве, а также издаваемые одиночными особями, не демонстрирующими определенного типа активности (Schuster, 1983). Кроме того, в этом семействе способностью издавать акустические сигналы обладают и личинки (Reyes-Castillo, Jarman, 1980).

Недавно было показано, что один из видов Paussini (Coleoptera, Carabidae) способен к акустической мимикрии: он имитирует сигналы муравьев, в гнездах которых паразитирует. При этом он издает сигналы трех типов, сходные с сигналами рабочих особей, солдат и царицы; последнее позволяет ему пользоваться всеми ресурсами муравьиной семьи наравне с маткой. Вероятно, именно поэтому муравьи не проявляют агрессии даже при нападении жуков на взрослых членов колонии и личинок (Di Giulio et al., 2015).

Личинки некоторых видов усачей (Coleoptera, Cerambycidae) издают сигналы при конкурентных взаимодействиях (Бенедиктов, 2015а); автор цитируемой работы называет их звуковыми, хотя отсутствие слуховых органов у личинок заставляет предположить, что они воспринимают вибрационные, а не звуковые колебания. У *Monochamus urussovi* (Fischer-Waldheim 1806) сигналы представляют собой серии пульсов с видоспецифической структурой. Одиночная личинка периодически издает отдельные серии (территориальный сигнал), в ответ на сигнал другой особи она начинает издавать их попарно (сигнал агрессии). Предполагается, что акустическая коммуникация способствует более равномерному распределению личинок под корой и избеганию физических контактов, которые могут заканчиваться гибелью одной из особей.

Широкомасштабное сравнительное исследование вибрационных сигналов ручейников (Trichoptera) было проведено Ивановым (1994), зарегистрировавшим сигналы представителей 13 семейств. Оказалось, что ручейники могут продуцировать их при ударах брюшка или крыльев или при трении брюшка о субстрат, а также с помощью тремулации. Система коммуникации включает сигналы нескольких функциональных типов, связанные с размножением или с конкурентными взаимодействиями. Кроме вибрационных сигналов, ручейники осуществляют поиск полового партнера при помощи феромонной коммуникации и зрительных стимулов, а также при роении. Автор цитируемой работы предполагает, что вибрационная коммуникация представляет у ручейников архаичный механизм, который

в ходе эволюции постепенно редуцируется, сменяясь более прогрессивными вариантами, в частности роением.

У близких к ручейникам, но эволюционно более продвинутых чешуекрылых (Lepidoptera) имаго при репродуктивном поведении используют химические и визуальные стимулы. Однако у личинок (гусениц) ряда видов описаны вибрационные сигналы.

У гусениц, строящих укрытия из свернутого листа, скрепленного паутиной, они связаны с конкурентными взаимодействиями (Yack et al., 2001; Fletcher et al., 2006; Scott et al., 2010). Особь, строящая или уже построившая укрытие, воспринимает колебания, вызванные приближением других гусениц своего вида, и издает сигналы, заставляя пришельца покинуть занятый ею лист. При этом гусеницы способны отличать колебания, вызванные движениями конкурента, от шумов, возникающих при дожде или ветре, при питании, т.е. грызении листа, а также при перемещении хищников – клопов семейства Pentatomidae (Hemiptera) (Guedes et al., 2012).

Сравнительный анализ поведения гусениц разных видов позволил предположить, что при генерации сигналов они производят движения, сходные с совершаемыми при конфликте двух особей. Таким образом, издавание конкурентных сигналов представляет собой “безопасную” и, следовательно, более выгодную для вида в целом альтернативу физическому контакту, который может повлечь за собой увечье или гибель особи (Scott et al., 2010). Напомним, что аналогичный вариант конкурентных взаимодействий наблюдается у живущих в древесине личинок жуков-усачей.

Кроме того, паразитирующие в гнездах муравьев гусеницы голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae), как и упомянутые выше жуки трибы Paussini, способны имитировать акустические сигналы своих хозяев. Из примерно 6000 известных видов Lycaenidae около 75% относятся к числу мирмекофилов, поэтому не исключено, что способностью издавать сигналы обладает подавляющее большинство представителей данного семейства (Riva et al., 2017). В одних таксонах голубянок близкого сходства между сигналами определенного вида и его специфического хозяина не наблюдается. Это позволяет предположить, что в таких случаях основную роль при адаптации гусениц в муравьиной семье играет имитация химических стимулов (DeVries et al., 1993). У других видов взаимодействия с муравьями, по-видимому, основываются преимущественно на акустической мимикрии, а значение хеморецепции в этом процессе не столь велико (Barbero et al., 2009; Casacci et al., 2019).

На первых стадиях развития гусеницы голубянок свободно живут и питаются на своих кормовых растениях; в более позднем возрасте они проникают в муравейник, где одни виды хищничают, поедая муравьиных личинок, а другие паразитируют, живя в выводковых камерах, где рабочие муравьи вскармливают их наравне с собственным потомством. Сравнение сигналов хищного и паразитического видов на этапе проникновения в муравейник и после поселения в нем показало, что их акустические стратегии заметно различаются (Sala et al., 2014). В целом, гусеницы обоих видов имитируют сигналы муравьиной матки; это позволяет им успешно проникнуть в гнездо хозяина. В дальнейшем хищный вид держится в укрытиях, контактируя с муравьями только во время выходов за пищей, т.е. за муравьиными личинками. Поселившись в муравейнике, особи этого вида начинают издавать более тихие сигналы, чем в момент проникновения в муравейник; такие сигналы вызывают у муравьев сравнительно невысокий процент ответных реакций. Сигналы паразитического вида, напротив, становятся более громкими, и их привлекательность для муравьев существенно возрастает, за счет чего гусеница получает от рабочих такое же питание и уход, как и будущие матки.

В отряде Mecoptera вибрационная коммуникация описана у скорпионниц рода *Panorpa* Linnaeus 1758 (Mecoptera, Panorpidae). В процессе ухаживания насекомые взмахивают крыльями и вибрируют брюшком; показано, что именно вибрации стимулируют поисковую активность готовых к размножению особей (Rupprecht, 1974; Hartbauer et al., 2015).

Вибрационные сигналы, издаваемые в процессе ухаживания самца за самкой или при конкурентном поведении, описаны как для длинноусых, так и для короткоусых двукрылых (Diptera, Nematocera и Brachycera) (Kanmiya, 2006a). Насекомые издают эти сигналы при помощи крыльев, находясь в этот момент на субстрате, реже — за счет сокращения мышц грудного отдела или при вибрации брюшка. Амплитудно-временная структура сигналов у многих видов достаточно сложна и видоспецифична, что позволяет использовать акустические признаки в систематике для различения близких видов. Кроме того, у Drosophilidae, давно ставших модельными объектами генетических исследований, проводится изучение закономерностей наследования акустических признаков (Hoikkala, 2006).

В отличие от большинства других насекомых, субгенуальные органы, служащие для восприятия вибраций субстрата, у двукрылых неизвестны. При этом у особей обоих полов одного из видов Chloropidae на средних тазиках были описаны выросты, по-видимому, служащие для восприя-

тия колебаний при помощи средних ног; позднее аналогичные органы были обнаружены и у других двукрылых из групп Acalyptratae и Calyptratae (Kanmiya, 2006a).

Среди перепончатокрылых (Hymenoptera) вибрационная коммуникация наиболее подробно изучена у общественных видов, использующих сигналы для общения между особями в семье (Hunt, Richard, 2013). Сигналы взрослых особей, как правило, выполняют агрегационную функцию при фуражировке (Hrnčir, Barth, 2014) или при опасности, кроме того, они могут нести информацию о статусе индивидуума (матка или рабочая особь). Как уже говорилось выше, такие сигналы нередко представляют собой первостепенный стимул для других членов колонии. В частности, муравьи относятся к имитирующим их гнездовым паразитам как к матке, несмотря на то, что они внешне абсолютно несхожи с ней.

Сигналы складчатокрылых ос рода *Polistes* Latreille 1802 (Hymenoptera, Vespidae) вызывают ответные поведенческие реакции личинок (Pepicello et al., 2018) и даже могут оказывать влияние на их развитие: в зависимости от того, насколько часто самка издает сигналы, личинки развиваются в самок или рабочих особей (Suryanarayanan et al., 2011).

У одиночных пчел самец издает сигналы в процессе ухаживания за самкой. На примере видов рода *Osmia* Panzer 1806 (Hymenoptera, Apidae) было показано, что по издаваемым перед копуляцией сигналам самка не только определяет конспецифичность самца, но и способна оценить его качества как производителя. Кроме того, в некоторых случаях самки отвергают самцов из географически удаленных популяций, что, возможно, свидетельствует о существовании в этой группе криптических видов (Conrad, Ayasse, 2015, 2019).

Механизмы генерации сигналов у перепончатокрылых весьма разнообразны. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) обычно издают сигналы, ударяя головой или брюшком о субстрат или при помощи стридуляции (Roces et al., 1993), пчелы (Hymenoptera, Apidae) — за счет вибрации грудной мускулатуры (Hrnčir et al., 2006; Krausa et al., 2017), складчатокрылые осы барабанят антеннами по краю ячейки или вибрируют брюшком (Pepicello et al., 2018). Для восприятия вибраций субстрата у пчел служат субгенуальные органы (Hrnčir et al., 2006); по-видимому, это относится и ко всем другим перепончатокрылым.

Таким образом, можно смело утверждать, что виды, издающие и воспринимающие звуки, представляют собой в классе насекомых довольно редкое явление, а большинство представителей этой огромной группы использует для коммуникации вибрационные сигналы.

Любая механическая активность даже мелкого насекомого сопровождается колебаниями субстрата. С этим постоянно сталкивается энтомолог-вибраакустик, записывающий сигналы своих объектов. Дождаясь, пока насекомые начнут петь, он непрерывно слышит в наушниках шумы, издаваемые ими при ходьбе, чистке покровов, питания и т.п.; при этом по амплитуде они вполне сравнимы с коммуникационными сигналами. В связи с этим насекомым, использующим вибрационную коммуникацию, вовсе не обязательно нужны для этого специализированные органы, поскольку любое движение (резкое сокращение мышц, хлопки крыльев, тремюляция, касание субстрата) позволяет генерировать вибрационные сигналы. Действительно, многие виды, использующие ударный или тремюляционный механизмы, не имеют для этого явных морфологических приспособлений. Безусловно, стридуляционные или тимбальные органы позволяют издавать сигналы с более сложным частотным или временным паттерном, но они представляют собой эволюционную вершину развития вибрационного аппарата и имеются далеко не во всех таксонах.

Судя по имеющимся данным, в конечностях практически всех насекомых существуют виброрецепторы, позволяющие воспринимать колебания субстрата, поэтому для восприятия коммуникационных вибрационных сигналов необходимы лишь небольшие адаптации сенсорного аппарата. В итоге, становление вибрационной коммуникации у насекомых, по всей видимости, не требует значительных эволюционных преобразований, что и обусловило ее многократное независимое возникновение во многих таксонах. При этом вибрационные сигналы издаются как мелкие насекомые, для которых этот вариант акустической коммуникации является единственным, так и крупные формы, которые потенциально способны к изданию звуков.

Бимодальная вибрационно-звуковая коммуникация насекомых

Издавание и восприятие звуков, т.е. колебаний, распространяющихся в воздушной среде, представляет собой у насекомых крайне специализированный вариант акустической коммуникации, независимо возникший у прямокрылых и певчих цикад. Однако появление слуховых органов вовсе не означает утрату способности воспринимать вибрации. Поскольку любое находящееся в воздушной среде и помещенное на твердый субстрат колеблющееся тело вызывает колебания как в воздухе, так и в субстрате, вибрационные сигналы насекомых, как уже говорилось, можно регистрировать при помощи чувствительного микрофона, а звуки — вибродатчиком. Вопрос, какую составляющую сигнала — вибрационную

или звуковую — воспринимает само насекомое, при этом остается открытым. Если речь идет о формах, лишенных слуховых органов, можно с уверенностью утверждать, что они воспринимают именно вибрации, хотя сигналы некоторых из них, например крупных Scarabaeidae (Coleoptera), воспринимаются человеческим ухом и по этой причине традиционно именуются звуками. Если же мы имеем дело с насекомыми, обладающими слуховыми органами, исключить или, наоборот, подтвердить наличие у них “вибрационного компонента” акустической коммуникации позволяют только специальные эксперименты.

Как правило, насекомые, обладающие вибрационной и звуковой коммуникацией, используют для издавания сигналов обоих типов один и тот же звуковой аппарат, однако некоторые виды издаются сигналы разных модальностей при помощи разных механизмов.

Например, кузнечик *Tettigonia cantans* (Fuessli 1775) (Orthoptera, Tettigoniidae) при стридуляции генерирует звуковые и вибрационные сигналы. Рецептивная самка в поисках самца обычно ориентируется по звуку, но в эксперименте, когда локализация источника звука была затруднена, она предпочитала стебель растения, на который транслировали вибрационный компонент сигнала. Медведки (Orthoptera, Gryllotalpidae) также реагируют не только на звуки, но и на вибрации, распространяющиеся в почве (Caldwell, 2014).

Бимодальная коммуникация с использованием разных механизмов для издавания звуковых и вибрационных сигналов описана у кузнечиков из рода *Ephippiger* Berthold 1827 (Orthoptera, Bradypodidae) (Busnel et al., 2019). У изученных видов самец обычно поет, сидя на крупных растениях на высоте 0.5–1 м над землей. Как только самка, привлеченная его пением, касается растения, на котором находится самец, последний начинает поочередно издавать звуковые и тремюляционные сигналы; при этом он отличает шаги самки от колебаний, вызванных ветром или манипуляциями экспериментатора. Самка, находясь на одном растении с самцом, также может издавать тремюляционные сигналы.

Conocephalus nigropleurum (Bruner 1891) (Orthoptera, Tettigoniidae) наряду со звуковыми издает тремюляционные сигналы, которые являются одним из факторов, привлекающих самку (Morris, De Luca, 1998).

На примере одного из видов певчих цикад также было показано, что издавание звуков сопровождается колебаниями субстрата, причем частота звуковых и вибрационных колебаний практически одинакова (Stöltzing et al., 2002). Расположенные в ногах у этого вида виброрецепторы воспринимают колебания в широком диапазоне частот; настройки на частоту вибрационного компонен-

та призывного сигнала выявлено не было. Авторы предполагают, что виброрецепция у цикад может использоваться как при внутривидовой коммуникации, так и для обнаружения приближающихся хищников (Alt, Lakes-Harlan, 2018). Кроме того, известно, что многие цикады во время пения щелкают крыльями, причем в песне некоторых видов “крыловой” компонент по продолжительности не уступает “тимбальному”. Поскольку вибрационная составляющая щелчков имеет высокую амплитуду и способна распространяться по субстрату на значительные расстояния, было высказано предположение, что цикады, сочетающие в своей песне сигналы, издаваемые тимбалами и крыльями, способны одновременно использовать звуковой и вибрационный каналы связи (Gogala, Trillar, 2018).

В итоге на сегодняшний день экспериментальное подтверждение существования бимодальной, вибрационной и звуковой коммуникации имеется лишь для немногих видов насекомых, однако полученные данные позволяют предполагать, что это явление распространено среди прямокрылых и певчих цикад достаточно широко.

Особенности распространения колебаний в стеблях растений

Акустическая среда насекомых, использующих вибрационную коммуникацию, во многом отличается от привычной для человека. Физические закономерности распространения колебаний в стеблях растений были подробно изучены Михельсеном с соавторами (Michelsen et al., 1982); более поздние работы других авторов в основном подтвердили сделанные им выводы.

При распространении звука смещение частиц воздуха происходит параллельно направлению движения волны (рис. 2, 1). В стержнях, т.е. в более или менее однородных по толщине телах, длина которых многократно превышает ширину, колебания распространяются посредством так называемых изгибных волн, при которых смещение частей стержня происходит в направлении, перпендикулярном его оси (рис. 2, 2). Кроме того, колебания стебля редко происходят строго в одной плоскости. В отличие от однородного стержня в физических экспериментах, стебель растения, на котором находится поющее насекомое, обычно колеблется в нескольких плоскостях таким образом, что каждая его точка описывает эллипс или даже круг, в чем можно убедиться, регистрируя сигнал двумя перпендикулярно установленными лазерными виброметрами (McNett et al., 2006). При этом в твердых телах наблюдается повышенное по сравнению со звуком затухание высоких частот. Поэтому вибрационные сигналы насекомых обычно занимают диапазон с верхней границей не более 4–5 кГц (напомним,

что верхний порог восприятия человеческого уха составляет около 20 кГц).

Несмотря на то, что стебли растений, безусловно, можно отнести к категории стержней, их форма, масса, коэффициент упругости и прочие физические характеристики на протяжении длины крайне неоднородны за счет наличия разветвлений, листьев, плодов и т.п. Кроме того, побеги растений нередко соприкасаются друг с другом, что демпфирует колебания в точках соприкосновения. Поэтому каждый участок стебля имеет свои резонансные частоты и, наоборот, гасит колебания определенной частоты (рис. 2, 3). Иными словами, он представляет собой сложный фильтр, имеющий уникальную, причем крайне нелинейную частотную характеристику с присутствием лишь ей расположением максимумов и минимумов; снижение амплитуды сигнала при прохождении через такой фильтр в отдельных частотных полосах может достигать 30–40 Дб. В связи с этим сигналы одной и той же особи, издаваемые в разных точках на одном и том же растении, могут значительно различаться по частотным спектрам.

В этом заключается одно из основных отличий вибрационных сигналов от звуковых. Частотная структура звукового сигнала, распространяющегося в воздушной среде, не содержащей твердых преград, практически не меняется. Если же вибрационный сигнал включает компоненты с разной несущей частотой (например, у некоторых цикадовых), соотношение их амплитуд зависит от фильтрующих свойств субстрата и нередко может меняться на противоположное: в одних случаях высокочастотные компоненты превышают низкочастотные, в других, наоборот, имеют столь низкую амплитуду, что едва различимы на осциллограммах.

В связи с частотной фильтрацией в субстрате использование узкополосных (тональных) сигналов для вибрационной коммуникации, по мнению Михельсена с соавторами (Michelsen et al., 1982), представляется неадаптивным, поскольку при совпадении несущей частоты такого сигнала с минимумом частотной характеристики значительная часть его энергии будет поглощена (рис. 3, 1). Сигнал с широкополосным (шумовым) спектром не будет ослаблен столь сильно, поскольку часть его энергии сохранится при фильтрации в субстрате с практически любой частотной характеристикой (рис. 3, 2). Тем не менее исследование сигналов порядка 500 видов цикадовых фауны России и сопредельных территорий показало, что более 10% из них издают сигналы, целиком или частично состоящие из тональных компонентов с линейчатым спектром; при высокой скорости развертки колебания в таком сигнале имеют форму правильной синусоиды (рис. 3, 3–4) (Тишечкин, Бурлак, 2013). Вероятно, это

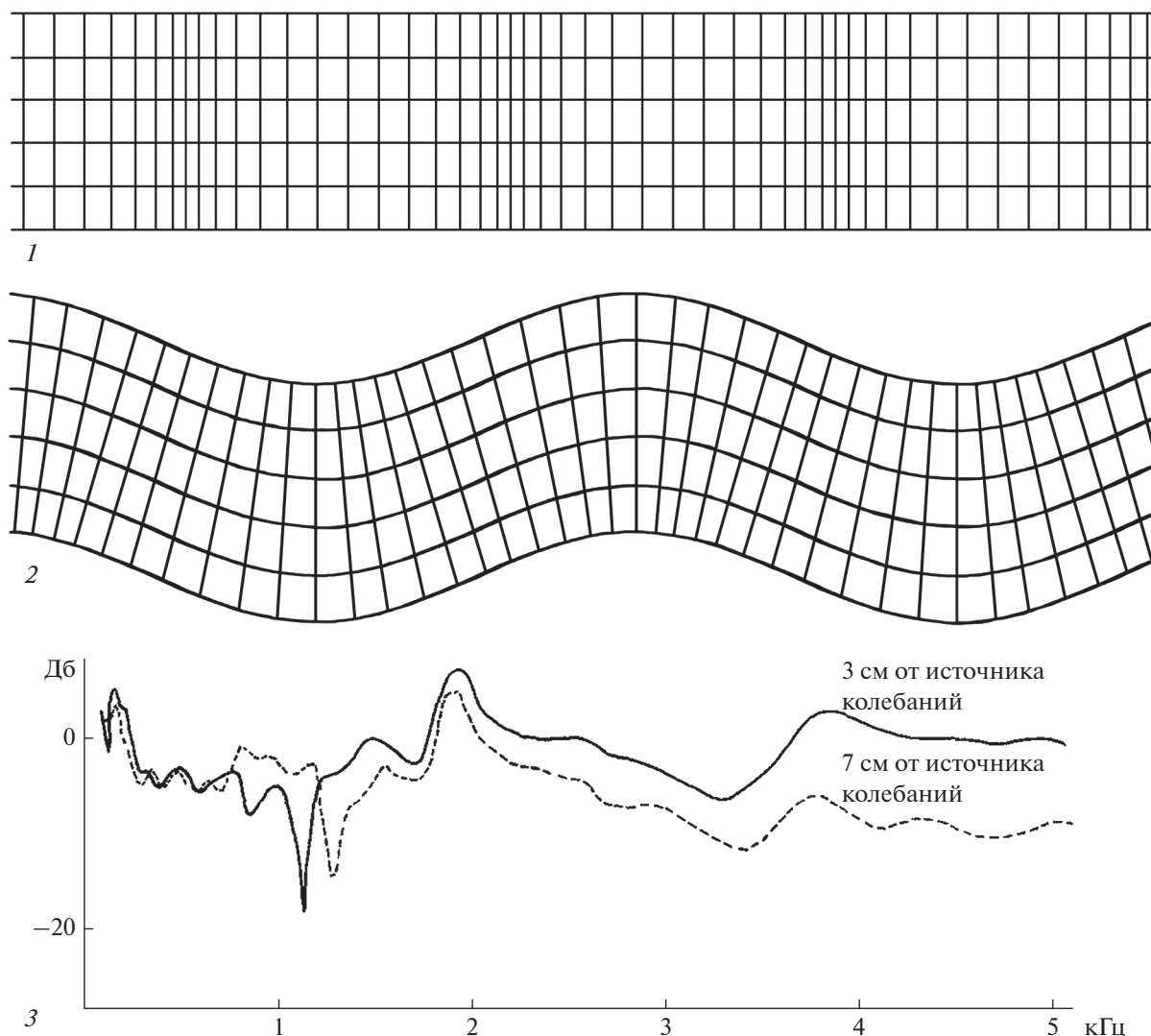


Рис. 2. Распространение колебаний в воздушной среде и твердых телах. 1 – Смещение частиц вещества при распространении звуковых волн; 2 – то же, при распространении изгибных волн в стержнях; 3 – частотная характеристика стебля травянистого растения при измерениях на расстоянии 3 и 7 см от источника колебаний (по: Michelsen et al., 1982, с изменениями). За значение 0 Дб взята амплитуда в точке расположения источника колебаний, падение характеристики на 20 Дб соответствует снижению амплитуды сигнала в 100 раз. Следует отметить, что в диапазоне около 0.8–1.1 кГц амплитуда сигнала на расстоянии 3 см от источника колебаний ниже, чем на расстоянии 7 см.

объясняется тем, что энергия тонального сигнала сконцентрирована в узкой полосе частот. За счет этого сигнал с линейчатым спектром, равный по энергии шумовому, лучше выделяется на фоне помех, что компенсирует его более сильное затухание в некоторых субстратах (рис. 4, 1). В технике это свойство узкополосных сигналов используется в электронных будильниках и других аналогичных устройствах: несмотря на незначительный расход энергии, их сигналы звучат достаточно громко.

Помимо частотной фильтрации, структура вибрационного сигнала может искажаться за счет того, что колебания разной частоты распростра-

няются в субстрате с разной скоростью (Michelsen et al., 1982). В результате продолжительность сигнала с широкополосным спектром будет возрастать по мере удаления от его источника, поскольку низкочастотные колебания в процессе распространения будут отставать от высокочастотных и достигнут некоей заданной точки с запаздыванием. Теоретически, это явление может вызвать заметные искажения в широкополосных сигналах, но почти не отразится на узкополосных и совсем не повлияет на тональные сигналы. Тем не менее в экспериментах “разложение” сигнала на компоненты разной частоты на расстоянии 15 см от поющего насекомого не наблюдалось, а на рас-

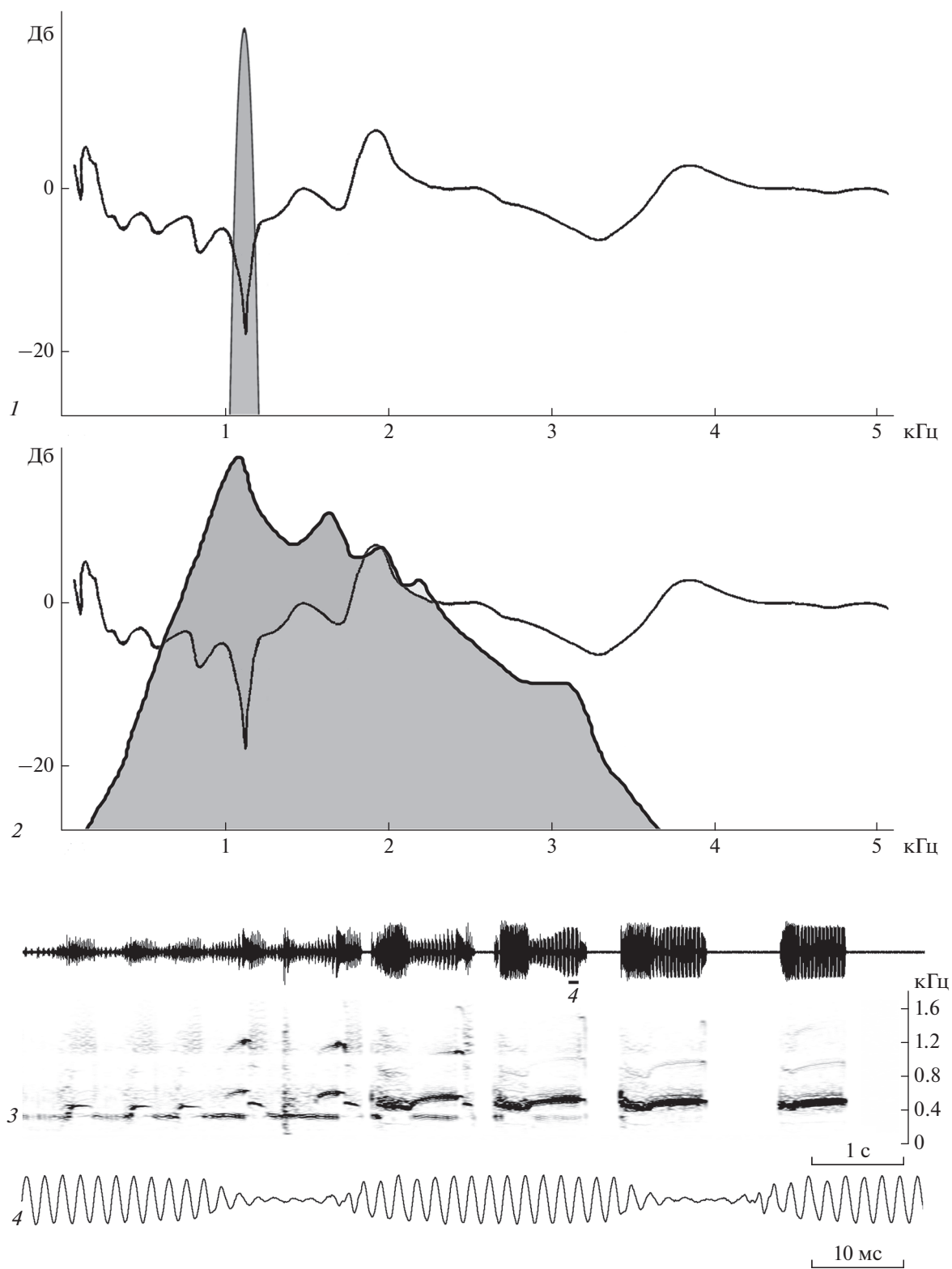


Рис. 3. Тональные и широкополосные (шумовые) сигналы насекомых. 1 – Частотный спектр узкополосного сигнала (выделен серым цветом) на фоне частотной характеристики стебля, приведенной на рис. 2, 3; основная частота сигнала совпадает с минимумом частотной характеристики; 2 – то же, спектр широкополосного (шумового) сигнала; 3–4 – призывный сигнал *Hecalus lineatus* (Horvath 1899) (Cicadellidae) как пример тонального сигнала: 3 – общий вид сигнала, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе, 4 – форма колебаний в сигнале, осциллограмма (по: Тишечкин, Бурлак, 2013). Фрагмент сигнала, помеченный цифрой 4, представлен на осциллограмме с таким же номером.

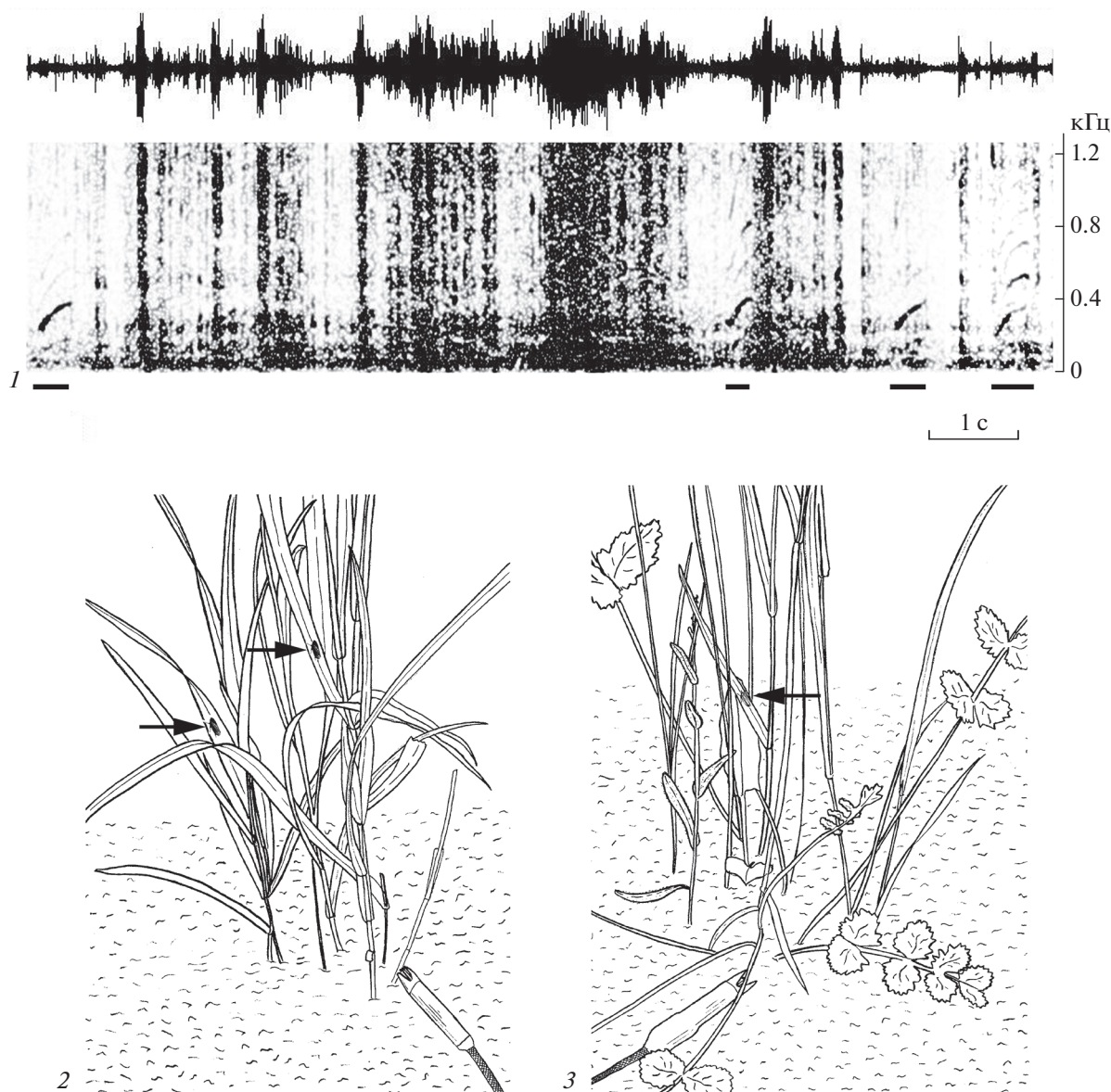


Рис. 4. Вибрационная коммуникация насекомых в естественных условиях. 1 – Призывные сигналы *Aglena ornata* (Herzich-Schäffer 1838), запись в природе на фоне шумов ветра, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; из-за низкой амплитуды сигналы неразличимы на фоне шумов на осциллограмме, но отчетливо видны на сонограмме (косые черные полосы, помеченные горизонтальными линиями под сонограммой) (по: Тишечкин, Бурлак, 2013); 2 – регистрация сигналов мелких цикадовых в природе, прорисовка с цифровой фотографии, сидящие на стеблях насекомые помечены стрелками (по: Tishechkin, 2011, с изменениями), сигналы распространяются по куртине злака через общую корневую систему, вибродатчик подключен к стеблю, обрезанному в нескольких сантиметрах от корня; 3 – то же, насекомое находится на листе злака, сигналы распространяются по растениям при контакте корней, вибродатчик подключен к черешку листа *Pimpinella saxifraga* L. (Apiaceae).

стоянии около 30 см было незначительным (Croft et al., 2006).

Также искажения в сигнале могут быть вызваны отражением изгибной волны от конца стебля, но в экспериментах с насекомыми такое явление удалось наблюдать достаточно редко (Croft et al., 2006).

В идеальном случае затухание колебаний в стержне пропорционально расстоянию от их источника. Однако из-за неравномерности частотных характеристик отдельные участки стебля могут входить в резонанс, в результате чего на колеблющемся растении могут возникать устойчивые амплитудные максимумы и минимумы (так называемые стоячие волны). Кроме того,

стоячие волны могут образовываться при отражении сигнала от концов стебля. Поэтому в реальных условиях амплитуда сигнала рядом с поющим насекомым иногда может быть ниже, чем на некотором удалении от него (рис. 2, 3; ср. амплитуду сигнала в диапазоне около 0.8–1.1 кГц на разных расстояниях от его источника). В этом состоит еще одно отличие вибрационных сигналов от звуковых: если при поиске источника звука достаточно двигаться к нему по градиенту амплитуды, то локализовать таким способом источник вибраций удастся не всегда.

Дальность коммуникации на прямом стебле у насекомых размером 3–4 мм может достигать одного-двух метров; на этом расстоянии самка отвечает на призывные сигналы самца, а вибродатчик позволяет сделать запись с низким уровнем помех. Кроме того, вибрационные сигналы распространяются по всем разветвлениям стебля, на котором находится поющее насекомое, и даже по разным стеблям, растущим от одного корня. Такая неожиданно высокая эффективность вибрационной коммуникации объясняется, в частности, тем, что затухание колебаний в стержне, т.е. при распространении по одной оси вызвано только затратами энергии на его изгибание. В то же время, распространяющаяся в воздухе звуковая волна имеет форму увеличивающейся сферы, поэтому по мере распространения ее энергия распределяется по площади сферы и, следовательно, ослабевает пропорционально квадрату расстояния до источника звука.

Помимо этого, наши эксперименты в природе показали, что в зарослях луговой растительности вибрационные сигналы цикадовых размером 3–5 мм могут распространяться с одного растения на другое при соприкосновении стеблей, листьев и даже корней растений разных видов. Например, сигналы насекомого, сидящего на одном побеге, легко удавалось зарегистрировать вибродатчиком, подключенным к другому побегу, касающемуся первого или растущему рядом с ним (рис. 4, 2–3). Кроме того, сигналы самца, поющего на одном стебле, стимулировали акустическую активность особей, находящихся на других побегах, в результате чего они начинали петь поочередно; это доказывает, что в подобных условиях сигналы способны воспринимать не только датчик, но и сами насекомые (Tishechkin, 2011).

Не следует забывать и о том, что при колебании твердого тела возникают звуковые волны, которые, в свою очередь, достигнув других твердых тел, могут вызвать колебания в них. За счет этого передача вибраций с субстрата на субстрат возможна не только при физическом контакте, но и через воздушную среду. На примере одного из видов Cicadellidae было показано, что на расстоянии до 5 см самец и самка могут вступать в

переключку, находясь на разных листьях, не контактирующих друг с другом. В этой ситуации нельзя исключить, что насекомые воспринимают звуковую составляющую сигнала, однако более вероятно, что они реагируют на вызванные звуковыми волнами колебания листовой пластины (Eriksson et al., 2011).

Стебли растений, безусловно, представляют собой основной, но не единственный канал передачи вибрационных сигналов насекомых. Многие насекомые воспринимают колебания, распространяющиеся по листьям, а также по поверхности почвы. Однако на сегодняшний день биофизические исследования сигналов в подобных субстратах немногочисленны (Magal et al., 2000; Oberst et al., 2019). Природные субстраты характеризуются крайней неоднородностью физических свойств: например, лист представляет собой пластину, усиленную ребрами жесткости – жилками, вдоль которых колебания могут распространяться как по стержням. В то же время, показано, что толстые жилки гасят колебания, распространяющиеся по листовой пластине; лишь при диаметре меньше 0.2 мм они поглощают энергию в той же степени, что и листовая пластина (Magal et al., 2000). В целом, в листьях наблюдается более интенсивное затухание энергии колебаний, чем в стеблях, поскольку на плоскости волна распространяется не по одной оси, а в двухмерной системе координат.

Помехи в каналах вибрационной коммуникации насекомых

Выше мы уже говорили о том, что при любой механической активности насекомые генерируют колебания, сопоставимые по амплитуде с их коммуникационными сигналами. Аналогичные колебания, но с намного более высокой амплитудой возникают в растениях при падении на них капель дождя и в результате трения или соударения побегов во время ветра. При регистрации вибродатчиком шелест листьев и стеблей травы звучит как грохот или скрежет незакрепленного железного листа и полностью заглушает сигналы насекомых. Таким образом, ветер и осадки являются источниками мощных абиотических помех в каналах вибрационной коммуникации (рис. 5, 1) (Cocroft, Rodríguez, 2005; Tishechkin, 2007; McNett et al., 2010; Тишечкин, 2012). Их основная энергия так же, как и у сигналов, сосредоточена в области низких частот, обычно в диапазоне до 3–4 кГц с максимумом в полосе до 1 кГц. В связи с этим даже при умеренном ветре вибрационная коммуникация практически невозможна, поскольку сигналы и помехи занимают один и тот же диапазон, и это не позволяет выделить сигнал из фона шумов при помощи частотной фильтрации.

Тем не менее даже в открытых ландшафтах, где полное безветрие наблюдается достаточно редко, благополучно существует множество видов насекомых, издающих вибрационные сигналы. Наши наблюдения в природе показали, что усредненная скорость ветра, определяемая анемометром, никак не соотносится с уровнем вибрационных помех в стеблях растений. В условиях европейской части России даже при значительном ветре периоды помех практически всегда чередуются с моментами затишья. Как только скорость ветра в конкретной точке снижается, насекомые сразу же начинают издавать вибрационные сигналы; обычно такой пик активности длится от нескольких десятков секунд до одной-двух минут. Затем налетает очередной порыв ветра, уровень шумов резко возрастает, и все поющие насекомые сразу же замолкают. Таким образом, формы, использующие вибрационную коммуникацию, поют только в короткие периоды затишья, что позволяет им избегать помех в ветреную погоду (Tishechkin, 2007; Тишечкин, 2012).

Аналогичные данные были получены в экспериментах на одном из видов американских Membracidae (Homoptera, Auchenorrhyncha). В местности, где ветер достигает максимальной скорости в середине дня, пики акустической активности самцов приходились на утренние и вечерние часы. Вызываемые ветром шумы влияли и на восприятие сигналов самками: при высоком уровне помех они значительно реже отвечали на сигналы самцов (McNett et al., 2010). Недавно было показано, что сходным образом реагирует на вызываемые ветром помехи и один из видов тропических кузнечиков, издающий не звуковые, а вибрационные сигналы (Orthoptera, Tettigoniidae) (Velilla et al., 2020). По всей вероятности, подобное поведение характерно для всех насекомых, использующих вибрационную коммуникацию.

Кроме того, избежать помех насекомым помогает обитание в защищенных от ветра местах. Например, в Баргузинской котловине, где из-за разницы давлений над акваторией Байкала и окружающих горными хребтами сильный ветер днем дует практически непрерывно, нам удавалось обнаружить цикадовых и листоблошек только в укрытых от ветра понижениях: сухих руслах, западинах и т.п. На ровных участках степи, несмотря на практически не нарушенный растительный покров, их численность была ничтожно мала (Тишечкин, 2012).

Осадки как источник вибрационных помех, по-видимому, не играют в умеренной зоне существенной роли, поскольку во время дождя активность насекомых, как правило, снижается. С другой стороны, во влажных тропических районах они могут оказывать на вибрационную коммуни-

кацию насекомых столь же значительное влияние, как и ветер (Cocroft, Rodríguez, 2005).

Помехи биотического происхождения могут возникать при питании и перемещении насекомых. Поблизости от муравьиных гнезд или при обилии на растении листогрызущих насекомых такие шумы звучат практически непрерывно. Тем не менее, как показали наши эксперименты, если муравьи перемещаются по почве около растения, на котором находятся поющие насекомые, возникающие при этом колебания не способны заглушить вибрационные сигналы. Колебания, сопровождающие питание и перемещение даже крупных гусениц чешуекрылых, имеют сравнительно невысокую амплитуду (Тишечкин, 2012). Такое снижение акустической заметности, по-видимому, представляет собой защитный механизм, поскольку многие хищники и паразитоиды при поиске жертвы ориентируются в числе прочего по вибрационным сигналам.

Конкуренция за каналы акустической коммуникации в сообществах симпатрических видов существует практически у всех животных, и насекомые в этом плане не составляют исключения (например, Tishechkin, Bukhvalova, 2010; Тишечкин, Веденина, 2016). Избегать межвидовой конкуренции отчасти помогают различия в структуре и периоде повторения элементов сигналов: известно, что виды со сходными сигналами не могут существовать в одном сообществе (Tishechkin, Bukhvalova, 2010). Однако даже если разные сигналы четко различаются по временному паттерну, их наложение друг на друга мешает распознаванию конспецифической песни, а часто и вовсе делает его невозможным. Именно по этой причине в так называемом тропическом сумеречном хоре — во время короткого всплеска акустической активности лесных обитателей после захода солнца — наблюдается четкое, иногда с точностью до одной-двух минут, разделение периодов пения разных видов (Riede, 1996).

Сходное явление наблюдается и при индивидуальных акустических взаимодействиях: поющие особи стремятся избежать взаимного перекрытия сигналов. В лабораторных экспериментах на одном из видов Cicadellidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) было показано, что самец, начинающий петь, замолкает в 25% случаев, если ему транслируют начало конспецифической песни, и почти всегда, если ему транслируют фрагмент из ее середины; аналогичным образом он реагирует и на трансляцию заглушающего сигнала шума (Hunt, Morton, 2001). Самцы разных видов в естественных условиях тоже обычно поют попеременно; лишь изредка у них наблюдается незначительное перекрытие сигналов (рис. 5, 2) (Тишечкин, 2012). Таким образом, насекомые, использующие вибрационную коммуникацию,

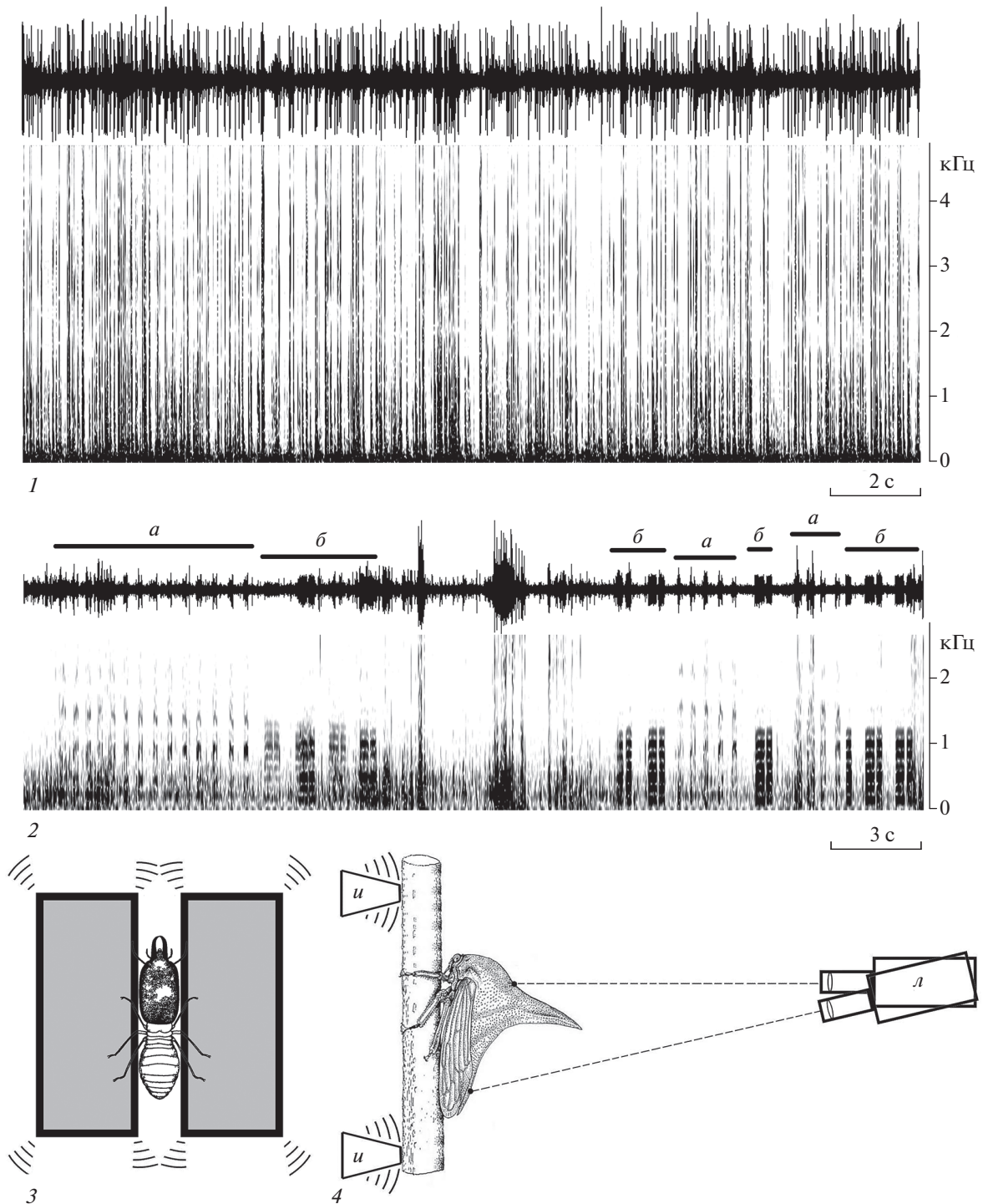


Рис. 5. Помехи в каналах вибрационной коммуникации насекомых и схемы экспериментов по изучению механизмов локализации источника сигнала. 1 – Колебания листа подорожника *Plantago major* L. при падении на него каплей дождя, запись в природе, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; 2 – вибрационные сигналы *Eupelax cuspidata* (Fabricius 1775) (а) и *Doratara stylata* (Boheman 1847) (б) (Cicadellidae), поющих попеременно поблизости друг от друга, запись в природе, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; 3 – схема эксперимента по изучению поиска насекомыми источника вибраций; насекомое касается ногами двух виброплатформ, на которые попеременно подают вибрационные сигналы; 4 – схема эксперимента с регистрацией колебаний тела *Umbonia crassicornis* при подаче колебаний на стержень спереди или сзади от насекомого; *u* – пьезоэлектрические излучатели колебаний, *л* – лазерный виброметр, луч которого наводится на разные точки тела насекомого. 1–2 – по: Тишечкин, 2012, с изменениями; 4 – по: Cocroft et al., 2000, с изменениями.

реагируют на сигналы других особей точно так же, как и на абиотические помехи, т.е. избегают перекрывания своих сигналов с любыми посторонними колебаниями, независимо от их происхождения.

Поскольку вибрационные сигналы не передаются с одного субстрата на другой при отсутствии физического контакта между ними, можно было бы предположить, что фитофаги с узкой кормовой специализацией, живущие на разных видах растений, практически никогда не слышат сигналов друг друга. В действительности, в многовидовых растительных сообществах вибрационной изоляции между разными видами растений, как уже говорилось, обычно не наблюдается, поэтому даже монофаги, как правило, не имеют “индивидуальных” каналов связи, защищенных от помех, генерируемых симпатрическими видами (Tishechkin, 2011).

Еще одним источником вибрационных помех могут быть громкие звуки, способные вызывать колебания в твердых телах. В природе такое явление, по-видимому, встречается редко, однако в антропогенном ландшафте постоянное сильное шумовое загрязнение, вероятно, может оказывать влияние на вибрационную коммуникацию. Например, при трансляции звуков громкостью выше 70 Дб во время переключки самца и самки доля успешных спариваний у двух видов цикадовых снижалась от 100% в контроле (т.е. при отсутствии помех) до 60–10% в зависимости от вида растения и частоты звука (Saxena, Kumar, 1980).

Локализация источника вибрационных сигналов и повышение эффективности вибрационной коммуникации

При локализации источника колебаний насекомые сталкиваются с двумя основными проблемами. Первая – нелинейное затухание сигнала в субстрате, а также резонансные явления, приводящие к появлению на стебле стоячих волн; из-за этого обнаружить источник вибраций, просто двигаясь к нему по градиенту амплитуды, удастся не всегда. Вторая – недостаточно большое расстояние между расположенными в ногах виброрецепторами; по этой причине насекомое не всегда может определить направление, откуда приходят волны, и где, следовательно, расположен источник вибраций – впереди или сзади на линейном стебле, справа или слева – на ветвящемся.

Тем не менее все насекомые, использующие вибрационную коммуникацию, обычно успешно находят конспецифического партнера как при размножении, так и при социальных взаимодействиях. Например, колониальные личинки одного из видов горбаток (Homoptera, Auchenorrhyncha, Membracidae) при переселении с усыхающего

стебля на свежий передвигаются поодиночке, а найдя подходящий для питания побег, сразу начинают издавать вибрационные сигналы, призывая своих отстающих соплеменников. Последние двигаются к источнику сигналов, задерживаясь перед каждым разветвлением и иногда подолгу исследуя его, но в итоге выбирают правильное направление, в результате чего через некоторое время вся колония оказывается на новом месте (Cosgroft, 2005).

По-видимому, у насекомых существует несколько механизмов локализации источника колебаний. Некоторые виды способны определять его местонахождение, улавливая временной интервал между поступлением стимула на виброрецепторы разных ног. Веснянки при отдельной стимуляции ног двигались в сторону той из них, на которую подавали вибрационный сигнал. Более подробно этот механизм был исследован в эксперименте с двумя расположенными параллельно и разделенными узким зазором виброплатформами; насекомое помещали на них таким образом, чтобы оно касалось левыми конечностями одной платформы, а правыми – другой. Подопытная особь всегда двигалась в сторону той платформы, которая начинала вибрировать первой (рис. 5, 3). Оказалось, что для термитов-солдат минимальный временной интервал между поступлением стимула справа и слева, при котором они способны правильно определить направление на источник сигнала, составляет 0.2 мс, для муравьев-листорезов (*Atta* sp., Formicidae, Hymenoptera) – 0.1 мс. Двигающийся по стеблю к источнику сигнала клоп-щитник, дойдя до развилки, ставит передние ноги на разные стебли, таким образом, вероятно, определяя, по какому из них распространяются колебания; эти наблюдения еще раз подтверждают предположение о том, что насекомые могут сравнивать сигналы, поступающие на рецепторы разных конечностей (Hager, Kirchner, 2019).

В экспериментах с горбатками *Umbonia crassicornis* (Amyot et Serville 1843) (Homoptera, Auchenorrhyncha, Membracidae) было показано, что они потенциально способны определять направление на источник вибраций по характеру вызываемых ими колебаний тела (Cosgroft et al., 2000). Вибрационные сигналы поочередно подавали на разные концы деревянного стержня длиной 3 см с сидящей на нем горбаткой, регистрируя колебания ее переднеспинки и средних ног при помощи лазерного вибromетра (рис. 5, 4). Оказалось, что колебания в некоторых точках переднеспинки существенно различаются по амплитуде и частотным спектрам в зависимости от того, находится их источник спереди или сзади от насекомого. Такие различия связаны с тем, что с точки зрения механики насекомое представляет собой тело сложной формы, установленное на шести пружин-

нящих опорах, т.е. конечностях. В зависимости от места расположения источника возбуждающих колебаний разные его части могут входить в резонанс в большей или меньшей степени.

При поиске самки самцы *U. crassicornis* ориентируются не только по направлению распространения волн, но и по их амплитуде. Однако, как уже говорилось, затухание сигнала в стеблях сложной формы может быть нелинейным. Поэтому самец, двигаясь по градиенту амплитуды, иногда избирает неверное направление и удаляется от самки, однако в ходе переключки с ней вскоре поворачивает обратно и, в конце концов, находит ее (Gibson, Coccoft, 2018).

Описанные выше эксперименты проводились на сравнительно крупных насекомых, у которых расстояние между виброрецепторами разных ног составляет не менее пяти миллиметров. Однако вибрационную коммуникацию используют и виды, длина тела которых и, соответственно, расстояние между конечностями не превышает 2–3 мм, а масса тела слишком мала для возникновения резонансных явлений, описанных выше у *U. crassicornis*. Для таких форм ориентация по градиенту амплитуды сигнала или по направлению распространения колебательных волн если не полностью невозможна, то, по крайней мере, весьма затруднительна.

Об этом, в частности, свидетельствуют эксперименты на одном из видов мелких цикаделлид – *Amrasca biguttula* (Ishida 1913) (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Typhlocybinae). При поиске самки в т-образном туннеле большинство самцов, дойдя до развилки, прежде чем направиться в сторону самки начинало хаотично двигаться в разных направлениях. Для того чтобы сделать правильный выбор, им требовалось от одной до десяти минут, что свидетельствует о невысокой точности механизмов ориентации (Saxena, Kumar, 1984). Самцы *Scaphoideus titanus* Ball 1932 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Deltocephalinae) на дихотомически ветвящемся стебле также нередко избирали неверное направление, хотя вскоре возвращались назад и двигались в сторону самки (Polajnar et al., 2014). Эти данные полностью совпадают с нашими наблюдениями: у большинства мелких цикадовых самцов, услышав ответ самки, начинает быстро передвигаться по растению в разных направлениях, обследуя все листья и боковые побеги. При этом он практически никогда не движется к самке по кратчайшей траектории и находит ее лишь через некоторое время после начала переключки.

Затухание колебаний в листовой пластине происходит намного интенсивнее, чем в стеблях. В частности, в листе яблони вибрационный сигнал при распространении от основания до вершины в среднем теряет 50% энергии (Magal et al.,

2000). Это свидетельствует о том, что для мелких насекомых, живущих на листьях, градиент амплитуды в некоторых случаях все-таки может служить ориентиром при поиске источника колебаний.

Помимо сканирования акустического пространства в ходе быстрых разнонаправленных перемещений, у мелких цикадовых существуют и другие механизмы, позволяющие повысить эффективность коммуникации. Один из них заключается в том, что половозрелый самец периодически перелетает с растения на растение, издавая сигналы на каждом из них, за счет чего “озвучиваемая” им площадь многократно возрастает. Впервые такое поведение было описано у *Graminella nigrifrons* (Forbes 1885) (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Deltocephalinae) и получило название “call-fly strategy” (Hunt, Nault, 1991); впоследствии оказалось, что оно характерно и для многих других цикадовых. Кроме того, рецептивные самки *G. nigrifrons* держатся в верхней части стеблей, а оплодотворенные – в нижней. В свою очередь, самец, оказавшись на одном растении с рецептивной самкой и услышав ее ответ, начинает перемещаться по стеблю вверх. Это повышает вероятность встречи партнеров и снижает процент возможных ошибок, т.е. попыток ухаживания за случайно оказавшейся поблизости оплодотворенной самкой. Сходным образом ведут себя и самцы горбатки *U. crassicornis*: после установления акустического контакта с самкой они, как правило, начинают двигаться вверх по стеблю (Gibson, Coccoft, 2018). С другой стороны, у *S. titanus* подобного поведения не наблюдали (Polajnar et al., 2014).

Таким образом, способы ориентации насекомых по вибрационным сигналам весьма разнообразны, причем в одних случаях ориентация осуществляется за счет сенсорных механизмов, а в других – за счет поведенческих адаптаций (табл. 2).

Кроме того, у видов, издающих сигналы с узкополосным линейчатым спектром, возможна “частотная настройка” сигналов на конкретный субстрат. Например, у двух видов горбаток из группы *Enchenopa binotata* (Say 1824), издающих тональные сигналы, их основная частота соответствует максимуму частотных характеристик тех частей кормовых растений, где обычно находятся поющие самцы (у одного вида – на стеблях *Cercis canadensis*, у другого – на черешках листьев *Ptelea trifoliata*). Это тоже повышает эффективность коммуникации, т.к. обеспечивает распространение сигнала с минимальным затуханием (McNett, Coccoft, 2008).

Таблица 2. Механизмы локализации источника колебаний в разных таксонах насекомых

Механизм локализации источника колебаний	Степень изученности механизма	Таксоны насекомых	Литературные источники
Восприятие временного интервала между поступлением стимула на виброрецепторы разных конечностей	Существование экспериментально доказано	Plecoptera, Isoptera, <i>Atta</i> sp. (Formicidae), Hymenoptera)	Hager, Kirchner, 2019
Определение направления на источник вибраций по характеру вызываемых ими колебаний тела	Теоретически возможно	<i>Umbonia crassicornis</i> (Homoptera, Membracidae)	Cocroft et al., 2000
Ориентация по градиенту амплитуды сигнала на стебле	Существование экспериментально доказано	<i>U. crassicornis</i>	Gibson, Cocroft, 2018
Ориентация по градиенту амплитуды сигнала на листовой пластине	Теоретически возможно	Нет данных	Magal et al., 2000
Ориентация за счет сканирования растения при перемещении по нему в разных направлениях	Существование экспериментально доказано	<i>Amrasca biguttula</i> , <i>Scaphoideus titanus</i> (Homoptera, Cicadellidae)	Saxena, Kumar, 1984; Polajnar et al., 2014
Локализация рецептивных самок в верхней части стеблей	Существование экспериментально доказано	<i>Graminella nigrifrons</i> (Homoptera, Cicadellidae), <i>U. crassicornis</i>	Hunt, Nault, 1991; Gibson, Cocroft, 2018

Виброакустические взаимодействия хищника и жертвы

Ориентация хищника или паразитоида по акустическим сигналам потенциальной жертвы не является коммуникацией в строгом смысле слова. Тем не менее, говоря о локализации источника вибраций, необходимо хотя бы кратко коснуться этой темы.

Известно, что хищные клопы-щитники (Hemiptera, Pentatomidae) могут обнаруживать гусениц по шумам, возникающим при поедании растения. Аналогично, паразитические перепончатокрылые находят минирующих гусениц по вибрациям листовой пластины, продуцируемым при перемещении и питании (Virant-Doberlet et al., 2019). Личинки муравьиных львов (Neuroptera, Murgmeleontidae), ориентируясь по шумам жертвы, способны достаточно точно определять, с какой стороны она приближается, и бросают песок именно в этом направлении, чтобы заставить ее упасть на дно воронки (Fertin, Casas, 2007; Devetak, 2014). В свою очередь, потенциальная жертва при приближении хищника, как правило, замирает, чтобы не выдавать свое присутствие. Другой защитный механизм заключается в избегании хищника или конкурента. Например, гусеницы некоторых чешуекрылых, ощутив колебания листа, падают с него, повисая на выделяемых ими шелковых нитях (Virant-Doberlet et al., 2019). Разные виды термитов, как уже говорилось выше,

способны обнаруживать друг друга в субстрате по шумам и избегать межвидовых конфликтов.

Помимо колебаний, возникающих при механической активности, хищники и паразитоиды могут реагировать на коммуникационные сигналы. В частности, перепончатокрылые-паразитоиды разыскивают по вибрационным сигналам клопов, а хищные пауки — мелких цикадовых, в связи с чем их жертвами становятся преимущественно поющие самцы (Virant-Doberlet et al., 2019). Поскольку у насекомых один самец способен оплодотворить нескольких самок, гибель части самцов практически не сказывается на жизнеспособности популяции, в то время как гибель самки означает потерю ее потенциального потомства. Вероятно, именно поэтому у большинства видов спонтанные продолжительные призывные сигналы издает именно самец, а самка ограничивается лишь короткими ответными сигналами, помогая ему сориентироваться.

На примере одного из видов Pentatomidae (Hemiptera) недавно было показано, что паразитирующие на нем мухи семейства Tachinidae (Diptera) реагируют именно на его коммуникационные сигналы, не демонстрируя никакой реакции на шумы, возникающие при перемещении клопа по субстрату. Вероятно, такая избирательность связана с тем, что сигналы позволяют паразиту идентифицировать именно тот вид, на котором он способен развиваться, в то время как шумы не об-

ладают столь ярко выраженной видоспецифичностью (Шестаков, Эль Хашаш, 2020).

При описании вибрационных сигналов у представителей разных отрядов насекомых мы уже упоминали акустическую мимикрию у жуков и чешуекрылых, паразитирующих в гнездах муравьев. Иногда такое явление наблюдается и у свободноживущих насекомых. В частности, питающийся пауками австралийский клоп *Stenolemus bituberus* Stål 1874 (Hemiptera, Reduviidae) дергает нити паутины таким образом, чтобы сымитировать попадание в нее жертвы и заставить паука выйти из укрытия. При этом продуцируемые им сигналы отличаются от издаваемых самцом паука, ухаживающим за самкой, или от колебаний, возникающих при попадании в паутину листьев и других посторонних предметов (Wignall, Taylor, 2011).

Таким образом, обнаружение жертвы или хищника по вибрационным сигналам, а также имитация сигналов других видов, по-видимому, представляет собой в мире насекомых отнюдь не редкое явление, хотя из-за методических сложностей, связанных с изучением такого поведения, оно пока описано лишь у отдельных видов из небольшого числа таксонов.

Прикладные аспекты виброакустики насекомых

В разделе, посвященном помехам, мы уже писали о том, что во время порывов ветра вибрационная коммуникация невозможна. Однако и конкурирующие за самку самцы способны генерировать помехи, препятствующие вибрационной коммуникации. У многих цикадовых и полужесткокрылых самцы издают сигналы, заглушающие ответ самки и прерывающие процесс ухаживания; обычно их называют конкурентными или дизруптивными сигналами (Mazzoni et al., 2009; Legendre et al., 2012).

Идея использовать акустические помехи для борьбы с цикадовыми — вредителями сельскохозяйственных культур — возникла еще несколько десятилетий назад, однако использование для этой цели звуков оказалось неудачным решением из-за их раздражающего действия на людей (Saxena, Kumar, 1980). Трансляция неслышимых для человеческого уха вибрационных помех, в свою очередь, связана с определенными техническими сложностями, так как практически каждое растение должно контактировать с источником вибраций. Для травянистых культур это трудно реализуемо, но на посадках деревьев или кустарников вполне осуществимо.

В настоящее время над разработкой методов акустической борьбы с насекомыми, использующими вибрационную коммуникацию, работает несколько групп специалистов, в т.ч. и в нашей

стране (Шестаков, 2020). Исследования в этой области ведутся по двум основным направлениям: использование помех для прерывания процесса поиска партнера или ухаживания за ним и привлечение вредителей в ловушки с помощью акустических стимулов.

Первые успешные полевые эксперименты по использованию помех, препятствующих поиску самки самцом, были проведены на виноградниках в Италии. Объектом борьбы стала цикадка *Scaphoideus titanus*, а для трансляции сигналов использовали проволочные или сетчатые опоры, по которым вьется виноградная лоза (Mazzoni et al., 2019). Примерно в это же время аналогичные эксперименты начали проводить на другом вредящем винограду виде Cicadellidae в Калифорнии (Gordon, Krugner, 2019). Оказалось, что данный метод позволяет снизить численность насекомых, но для повышения его эффективности необходимо знать сезонный и суточный ритмы акустической активности вредителя. Кроме того, во избежание акустического подавления полезных видов, издающих вибрационные сигналы (например, златоглазок — Chrysopidae), желательно использовать в качестве помех видоспецифические дизруптивные сигналы, а не широкополосный шум; также необходимо исследовать влияние постоянных вибраций на растение и на насекомых-опылителей.

В лабораторных условиях было показано, что использование дизруптивных сигналов может быть эффективно и при борьбе с клопами-щитниками (Шестаков, 2020).

В ряде случаев для отпугивания вредителей применяют сигналы тревоги или протеста, издаваемые насекомыми в стрессовых ситуациях, однако пока эти исследования находятся на стадии лабораторных экспериментов. Например, при трансляции сигналов тревоги, издаваемых термитами-солдатами, степень повреждения образцов дерева значительно снижалась, что, по-видимому, свидетельствует об уходе из них рабочих особей (Inta et al., 2009). Заселение спиленных стволов дерева короедами (Coleoptera, Curculionidae) при трансляции на них сигналов протеста жуков и искусственных помех также происходило менее интенсивно (Aflitto, Hofstetter, 2014).

Возможности привлечения насекомых в ловушки с помощью вибрационных сигналов были исследованы на примере клопов-щитников и листоблошек. При этом было показано, что у некоторых щитников самок могут привлекать как призывные, так и конкурентные сигналы самцов (Шестаков, Эль Хашаш, 2021).

Использование феромонов в комбинации с акустическими стимулами существенно повышало эффективность феромонных ловушек, предназначенных для отлова клопов (Polajnar et al.,

2019). В экспериментах с вредящей цитрусовым листоблошкой *Diaphorina citri* Kuwayama 1908 (Homoptera, Psyllinea, Liviidae) трансляция ответных сигналов самок в ответ на призыв самца уменьшала число копулирующих пар более чем в четыре раза и привлекала в ловушки 45% самцов, среагировавших на ответный сигнал (Mankin, 2019).

Таким образом, уже на нынешнем этапе исследований очевидно, что в определенных случаях акустическая борьба может стать полезным дополнением к традиционным химическим методам защиты растений. Но для того, чтобы данный метод стал экономически оправданным, необходимо детальное исследование особенностей акустической коммуникации вредящих видов, изучение побочных эффектов применения вибрационных помех и разработка пригодных для работы в полевых условиях дешевых устройств для трансляции сигналов.

Еще один прикладной аспект виброакустики насекомых — выявление скрытой зараженности насекомыми разных субстратов, в частности древесины и изделий из нее. Например, регистрация шумов и коммуникационных сигналов, издаваемых короedами, позволяет исследовать активность этих насекомых без разрушения их естественной среды обитания, оценивать зараженность дерева, а в ряде случаев без дополнительных исследований идентифицировать обитающие в нем виды (Hofstetter et al., 2019).

Однако некоторые насекомые, в особенности, на личиночной стадии не издают коммуникационных сигналов, а их видовая идентификация по шумам, сопровождающим механическую активность, требует применения достаточно сложных методов анализа колебаний или вообще невозможна. Например, для надежного выявления зараженности дерева пальмовым долгоносиком необходим анализ фрагмента записи длительно — не менее пяти минут, иначе отличить шумы, продуцируемые личинкой долгоносика, от колебаний, вызываемой деятельностью других насекомых, с необходимым уровнем достоверности невозможно (Hussein et al., 2010). Установка, включающая инфракрасный и пьезоэлектрический датчики, а также микрофон, в экспериментальных условиях легко регистрировала перемещение нескольких видов синантропных насекомых, в частности постельных клопов (*Cimex lectularius* Linnaeus 1758, Hemiptera, Cimicidae) и тараканов *Blattella germanica* (Linnaeus 1767) (Blattodea, Blattellidae), однако определить их видовую принадлежность по шумам и скорости передвижения оказалось невозможным (Mankin et al., 2010).

Наконец, по мере совершенствования и упрощения методов регистрации вибрационных сигналов становится все более доступным использо-

вание акустического анализа в систематике для разграничения криптических видов и выяснения таксономического статуса сомнительных форм видового ранга. Поскольку различия в структуре сигналов в большинстве случаев представляют собой основной, а иногда и единственный прекопуляционный репродуктивный барьер, разграничение близких форм по сигналам позволяет выявлять биологические виды, исходя из критерия их репродуктивной изоляции (Тишечкин, 2013).

Таким образом, начавшееся в конце прошлого столетия исследование вибрационной коммуникации насекомых всего за несколько десятилетий превратилось в интенсивно развивающееся обширное многоплановое направление биоакустики, значительно изменившее представления о биологии этой огромной группы. Оказалось, что подавляющее большинство насекомых, которые еще сравнительно недавно считались “глухими” и “немыми”, способно использовать вибрационные сигналы как при внутривидовых, так и при межвидовых взаимодействиях. Детальное изучение их вибрационной коммуникации представляет огромный теоретический интерес и открывает новые возможности для управления поведением видов, имеющих практическое значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен В.Ю. Ведениной (ИППИ РАН) и К.В. Макарову (МПГУ) за прочтение рукописи и ценные советы и замечания.

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300063-3 при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 20-14-50068.

ACKNOWLEDGMENTS

The author is deeply grateful to Dr. V.Yu. Vedenina (Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences) and Prof. K.V. Makarov (Moscow Pedagogical State University) for reading the manuscript and providing valuable comments and suggestions.

The reported study was carried out as part of the Scientific Project of the State Order of the Government of Russian Federation to Lomonosov Moscow State University No. 121032300063-3 and was funded by RFBR, project No. 20-14-50068.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенедиктов А.А., 1998. Акустическая сигнализация прыгунчиков рода *Tetrix* (Orthoptera, Tetrigidae) // Зоологический журнал. Т. 77. № 9. С. 1021–1025.
- Бенедиктов А.А., 2007. Тремуляция клопа *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // Вестник Московского ун-та. Сер. 16. Биология. № 4. С. 49–50.

- Бенедиктов А.А., 2008. Биология, поведение и коммуникация саранчовых рода *Erianthus* Stål, 1875 (Orthoptera, Eumastacoidea) // Russian Entomological Journal. V. 17. № 4. P. 335–342.
- Бенедиктов А.А., 2012. Акустические сигналы триперста *Xya variegata* (Latreille, 1809) (Orthoptera, Tridactyloidea) // Russian Entomological Journal. V. 21. № 3. P. 307–308.
- Бенедиктов А.А., 2015. Виброакустические сигналы саранчового *Trilophidia annulata* (Thunb.) (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae) // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. № 1. С. 37–39.
- Бенедиктов А.А., 2015а. Звуковые сигналы личинок жука-усача *Monochamus urusovi* (Fischer-Waldheim, 1806) (Coleoptera, Cerambycidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 120. № 2. С. 58–61.
- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: изд-во Московского ун-та. 256 с.
- Иванов В.Д., 1994. Вибрационная сигнализация ручейников (Insecta, Trichoptera) // Зоологический журнал. Т. 73. № 12. С. 55–70.
- Тишечкин Д.Ю., 2007. Новые данные о вибрационной коммуникации листоблошек семейств Aphalaridae и Triozidae (Homoptera, Psyllinea) // Зоологический журнал. Т. 86. № 5. С. 547–553.
- Тишечкин Д.Ю., 2007а. Возможности использования биоакустических признаков в систематике листоблошек: исследование на примере рода *Craspedolepta* sensu lato (Homoptera, Psyllinea, Aphalaridae) с описанием нового вида из Забайкалья // Зоологический журнал. Т. 86. № 6. С. 691–700.
- Тишечкин Д.Ю., 2012. Вибрационные помехи в стеблях травянистых растений и их влияние на акустическую коммуникацию цикадовых и листоблошек (Homoptera, Auchenorrhyncha и Psyllinea) // Зоологический журнал. Т. 91. № 10. С. 1179–1189.
- Тишечкин Д.Ю., 2013. Использование биоакустических признаков для различения криптических видов насекомых: возможности, ограничения, перспективы // Зоологический журнал. Т. 92. № 12. С. 1417–1436.
- Тишечкин Д.Ю., Бурлак Н.А., 2013. Тональные вибрационные сигналы цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) // Зоологический журнал. Т. 92. № 3. С. 278–299.
- Тишечкин Д.Ю., Веденина В.Ю., 2016. Акустические сигналы насекомых: репродуктивный барьер и таксономический признак // Зоологический журнал. Т. 95. № 11. С. 1240–1276.
- Шестаков Л.С., 2009. Вибрационные сигналы двух видов полужесткокрылых сем. Coreidae (Heteroptera) // Вестник Московского ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 53–45.
- Шестаков Л.С., 2020. Дизруптивные сигналы – эффективный механизм прерывания нежелательной копуляции у *Pentatoma rufipes* // Сенсорные системы. Т. 34. № 1. С. 10–13.
- Шестаков Л.С., Каспарсон А.А., 2019. Новые данные о вибрационной коммуникации фасоловой зерновки (*Acanthoscelides obtectus*, Coleoptera, Bruchidae) // Зоологический журнал. Т. 98. № 4. С. 387–392.
- Шестаков Л.С., Эль Хашиш А., 2020. Роль акустических и вибрационных сигналов во взаимоотношениях паразитических двукрылых сем. Tachinidae и клопов-щитников // Сенсорные системы. Т. 34. № 1. С. 14–18.
- Шестаков Л.С., Эль Хашиш А., 2021. Перспективы использования данных о вибрационной коммуникации для разработки безопасных методов контроля численности насекомых // Сенсорные системы. Т. 35. № 1. С. 39–43.
- 1st International Symposium on Biotremology, 2016. Abstract Book. Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige, Trento, Italy, July 5–7, 2016. 81 p.
- 2nd International Symposium on Biotremology, 2018. Abstract Book. Centro Congressi, Riva del Garda, Trento, Italy, September 4–6, 2018. 87 p.
- Aflitto N.C., Hofstetter R.W., 2014. Use of acoustics to deter bark beetles from entering tree material // Pest Management Science. V. 70. № 12. P. 1808–1814.
- Alt J.A., Lakes-Harlan R., 2018. Sensing of substrate vibrations in the adult cicada *Okanagana rimosa* (Hemiptera: Cicadidae) // Journal of Insect Science. V. 18. № 3. Article 16.
- Bagnères A.-G., Hanus R., 2015. Chapter 11. Communication and social regulation in termites // Social Recognition in Invertebrates. The Knowns and the Unknowns. Eds Aquiloni L., Tricarico E. Springer International Publishing Switzerland. P. 193–248.
- Barbero F., Bonelli S., Thomas J.A., Balletto E., Schönrogge K., 2009. Acoustical mimicry in a predatory social parasite of ants // Journal of Experimental Biology. V. 212. P. 4084–4090.
- Benediktov A., Korsunovskaya O., Polilov A., Zhantiev R., 2020. Unusual mechanism of emission of vibratory signals in pygmy grasshoppers *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) (Orthoptera: Tetrigidae) // The Science of Nature. V. 107. Article 11.
- Bennet-Clark H.C., 1998. Size and scale effects as constraints in insect sound communication // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. V. 353. P. 407–419.
- Bell W.J., Roth L.M., Nalepa C.A., 2007. Cockroaches. Ecology, behavior, and natural history. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 230 p.
- Buchler E.R., Wright T.B., Brown E.D., 1981. On the functions of stridulation by the passalid beetle *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae) // Animal Behaviour. V. 29. № 2. P. 483–486.
- Busnel R.-G., Pasquinely F., Dumortier B., 2019. Chapter 4. Body tremulations and their transmission as vibrations for short distance information transfer between *Ephippiger* male and female // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 43–49.
- Caldwell M.S., 2014. Chapter 6. Interactions Between Airborne Sound and Substrate Vibration in Animal Communication // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag. P. 65–92.
- Casacci L.P., Bonelli S., Balletto E., Barbero F., 2019. Multimodal signalling in myrmecophilous butterflies // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 7. Article 454.
- Claridge M.F., Morgan J.C., Moulds M.S., 1999. Substrate-transmitted acoustic signals of the primitive cicada, *Tettigarcta crinita* Distant (Hemiptera, Cicadoidea, Tetti-

- garctidae) // Journal of Natural History. V. 33. P. 1831–1834.
- Cocroft R.B., 2005. Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect // Proceedings of the Royal Society B. V. 272. № 1567. P. 1023–1029.
- Cocroft R.B., De Luca P., 2006. 6. Size – frequency relationships in insect vibratory signals // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 99–110.
- Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds), 2014. Studying Vibrational Communication. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 462 p.
- Cocroft R.B., Rodríguez R.L., 2005. The behavioral ecology of insect vibrational communication // BioScience. V. 55. № 4. P. 323–334.
- Cocroft R.B., Shugart H.J., Konrad K.T., Tibbs K., 2006. Variation in plant substrates and its consequences for insect vibrational communication // Ethology. V. 112. P. 779–789.
- Cocroft R.B., Tieu T.D., Hoy R.R., Miles R.N., 2000. Directionality in the mechanical response to substrate vibration in a treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umboxia crassicornis*) // Journal of Comparative Physiology, Ser. A. V. 186. № 7–8. P. 695–705.
- Čokl A., Blassioli-Moraes M.C., Laumann R.A., Žunič A., Borges M., 2019. Chapter 7. Stinkbugs: multisensory communication with chemical and vibratory signals transmitted through different media // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 91–122.
- Conrad T., Ayasse M., 2015. The role of vibrations in population divergence in the red mason bee, *Osmia bicornis* // Current Biology. V. 25. № 21. P. 2819–2822.
- Conrad T., Ayasse M., 2019. The differences in the vibrational signals between male *O. bicornis* from three countries in Europe // Journal of Low Frequency Noise, Vibration and Active Control. V. 38. № 2. P. 871–878.
- Davranoglou L.-R., Cicirello A., Taylor G.K., Mortimer B., 2019. Planthopper bugs use a fast, cyclic elastic recoil mechanism for effective vibrational communication at small body size // PLoS Biology. V. 17. № 3. Article e3000155.
- Davranoglou L.-R., Mortimer B., Taylor G.K., Malenovsky I., 2019a. On the morphology and possible function of two putative vibroacoustic mechanisms in derbid planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha: Derbidae) // Arthropod Structure and Development. V. 52. Article 100880.
- Dejan K.A., Fresquez J.M., Meyer A.M., Edgerly J.S., 2013. Maternal territoriality achieved through shaking and lunging: an investigation of patterns in associated behaviors and substrate vibrations in a colonial embiopteran, *Antipaluria urichi* // Journal of Insect Science. V. 13. Article 82.
- Devetak D., 2014. Chapter 16. Sand-borne vibrations in prey detection and orientation of antlions // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 319–330.
- DeVries P.J., Cocroft R.B., Thomas J., 1993. Comparison of acoustical signals in *Maculinea* butterfly caterpillars and their obligate host *Myrmica* ants // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 49. № 3. P. 229–238.
- De Vrijer P.W.F., 1984. Variability in calling signals of the planthopper *Javesella pellucida* (F.) (Homoptera, Delphacidae) in relation to temperature, and consequences for species recognition during distant communication // Netherlands Journal of Zoology. V. 34. № 3. P. 388–406.
- De Vrijer P.W.F., 1986. Species distinctiveness and variability of acoustic calling signals in the planthopper genus *Javesella* (Homoptera, Delphacidae) // Netherlands Journal of Zoology. V. 36. № 1. P. 162–175.
- Di Giulio A., Fattorini S., Moore W., Robertson J., Maurizi E., 2014. Form, function and evolutionary significance of stridulatory organs in ant nest beetles (Coleoptera: Carabidae: Paussini) // European Journal of Entomology. V. 111. № 5. P. 692–702.
- Di Giulio A., Maurizi E., Barbero F., Sala M., Fattorini S., Balletto E., Banelli S., 2015. The pied piper: a parasitic beetle's melodies modulate ant behaviours // PLoS One. V. 10. № 7. Article e0130541.
- Drosopoulos S., Claridge M.F. (Eds), 2006. Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. 532 p.
- Eberhard M.J.B., Eberhard S.H., 2015. Evolution and diversity of vibrational signals in Mantophasmatodea (Insecta) // Journal of Insect Behavior. V. 26. № 3. P. 352–370.
- Eberhard M.J.B., Lang D., Metscher B., Pass G., Picker M.D., Wolf H., 2010. Structure and sensory physiology of the leg scolopidial organs in Mantophasmatodea and their role in vibrational communication // Arthropod structure and development. V. 39. № 4. P. 230–241.
- Eberhard M.J.B., Picker M.D., 2008. Vibrational communication in two sympatric species of Mantophasmatodea (Heelwalkers) // Journal of Insect Behavior. V. 21. № 4. Article 240.
- Eberhard M.J.B., Picker M.D., 2019. Chapter 15. Vibrational Communication in Heelwalkers (Mantophasmatodea) // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 293–307.
- Eriksson A., Anfora G., Lucchi A., Virant-Doberlet M., Mazzoni V., 2011. Inter-plant vibrational communication in a leafhopper insect // PLoS One. V. 6. № 5. Article e19692.
- Fertin A., Casas J., 2007. Orientation towards prey in antlions: efficient use of wave propagation in sand // Journal of Experimental Biology. V. 210. P. 3337–3343.
- Fletcher L.E., Yack J.E., Fitzgerald T.D., Hoy R.R., 2006. Vibrational communication in the cherry leaf roller caterpillar *Caloptilia serotinella* (Gracillarioidea: Gracillariidae) // Journal of Insect Behavior. V. 19. № 1. P. 1–18.
- Giard M.A., 1889. Sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* Dalm.) et par une larve de Diptère (*Atelenevra spuria* Meig.) // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. T. 109. № 19. P. 708–710.
- Gibson J.S., Cocroft R.B., 2018. Vibration-guided mate searching in treehoppers: directional accuracy and sam-

- pling strategies in a complex sensory environment // Journal of Experimental Biology. V. 221. № 6. Article jeb175083.
- Gogala M., 2006. 21. Vibratory signals produced by Heteroptera – Pentatomorpha and Cimicomorpha // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 275–295.
- Gogala M., Trillar T., 2018. Cicadas using two mechanisms and communication channels for acoustic and vibrational communication // 2nd International Symposium on Biotremology, 2018. Abstract Book. Centro Congressi, Riva del Garda, Trento, Italy, September 4–6, 2018. P. 22.
- Gordon S.D., Krugner R., 2019. Chapter 18. Mating disruption by vibrational signals: applications for management of the glassy-winged sharpshooter // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 355–373.
- Guedes R.N.C., Matheson S.M., Frei B., Smith M.L., Yack J.E., 2012. Vibration detection and discrimination in the masked birch caterpillar (*Drepana arcuata*) // Journal of Comparative Physiology. Ser. A. V. 198. № 5. P. 325–335.
- Gwynne D.T., 2004. Reproductive behavior of ground weta (Orthoptera: Anostomatidae): drumming behavior, nuptial feeding, post-copulatory guarding and maternal care // Journal of the Kansas Entomological Society. V. 77. № 4. P. 414–428.
- Hartbauer M., Gepp J., Hinteregger K., Koblmüller S., 2015. Diversity of wing patterns and abdomen-generated substrate sounds in 3 European scorpionfly species // Insect Science. V. 22. № 4. P. 521–531.
- Hager F.A., Kirchner W.H., 2019. Chapter 12. Directionality in insect vibration sensing: behavioral studies of vibrational orientation // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 235–255.
- Hager F.A., Krausa K., Kirchner W.H., 2019. Chapter 16. Vibrational behavior in termites (Isoptera) // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 309–327.
- Henry C.S., 2006. 10. Acoustic communication in neuropterid insects // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 153–166.
- Henry C.S., Wells M.L.M., 2015. Courtship songs of green lacewings filmed in slow motion: how a simple vibrating structure can generate complex signals (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*) // Journal of Insect Behavior. V. 28. № 2. P. 89–106.
- Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds), 2019. Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. 534 p.
- Hoch H., Deckert J., Wessel A., 2006. Vibrational signalling in a Gondwanan relict insect (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae) // Biology Letters. V. 2. P. 222–224.
- Hoch H., Asche M., Bräunig P., Ehlers S., Hill P.M.S. Kuhelj, A. Mühlethaler R., Virant-Doberlet M., Wessel A., 2019. On the evolution of the tymbalian tymbal organ: Comment on “Planthopper bugs use a fast, cyclic elastic recoil mechanism for effective vibrational communication at small body size” by Davranoglou et al. 2019 // Cicadina. V. 18. P. 13–18.
- Hofstetter R.W., Aflitto N., Bedoya C.L., Yturralde K., Dunn D.D., 2019. Chapter 21. Vibrational behavior in bark beetles: applied aspects // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 415–435.
- Hoikkala A., 2006. 11. Inheritance of male sound characteristics in *Drosophila* species // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 167–177.
- Howard D.R., Schmidt A.P., Hall C.L., Mason A.C., 2018. Substrate-borne vibration mediates intrasexual agonism in the New Zealand cook strait giant weta (*Deinacrida rugosa*) // Journal of Insect Behavior. V. 31. № 6. P. 599–615.
- Hrcir M., Barth F.G., 2014. Chapter 18. Vibratory communication in stingless bees (Meliponini): the challenge of interpreting the signals // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 349–374.
- Hrcir M., Barth F.G., Tautz J., 2006. 32. Vibratory and air-borne-sound signals in bee communication // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 421–436.
- Hunt J.H., Richard F.-J., 2013. Intracolony vibroacoustic communication in social insects // Insectes Sociaux. V. 60. № 4. P. 403–417.
- Hunt R.E., Morton T.L., 2001. Regulation of chorusing in the vibrational communication system of the leafhopper *Graminella nigrifrons* // American Zoologist. V. 41. № 5. P. 1222–1228.
- Hunt R.E., Nault L.R., 1991. Roles of interplant movement, acoustic communication, and phototaxis in mate-location behaviour of the leafhopper *Graminella nigrifrons* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. P. 315–320.
- Hussein W.B., Hussein M.A., Becker T., 2010. Detection of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* using its bioacoustics features // Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording. V. 19. № 3. P. 177–194.
- Ichikawa T., Ishii S., 1974. Mating signal of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae): vibration of the substrate // Applied Entomology and Zoology. V. 9. № 3. P. 196–198.
- Inta R., Evans T.A., Lai J.C.S., 2009. Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) // Journal of Economic Entomology. V. 102. № 1. P. 121–126.
- Kanmiya K., 1996. Discovery of male acoustic sounds in Greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) // Applied Entomology and Zoology. V. 31. P. 255–262.

- Kanmiya K.*, 2006. 28. Mating behaviour and vibratory signals in whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 365–396.
- Kanmiya K.*, 2006a. 29. Communication by vibratory signals in Diptera // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 381–379.
- Kasper J., Hirschberger P.*, 2006. Vibratory communication in dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 405–419.
- Kerchev I.A.*, 2020. Interspecific differences of stridulatory signals in three species of bark beetles from the genus *Polygraphus* Er. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) inhabiting the island of Sakhalin // *PeerJ*. V. 8. Article e8281.
- Kirkaldy G.W.*, 1907. Leaf-hoppers – supplement (Hemiptera) // Report of work of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Division of Entomology. Bull. № 3. P. 1–188 + 1–3; pl. 1–20.
- Korsunovskaya O., Berezin M., Heller K.-G., Tkacheva E., Kompantseva T., Zhantiev R.*, 2020. Biology, sounds and vibratory signals of hooded katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Phyllophorinae) // *Zootaxa*. V. 4852. № 3. P. 309–322.
- Krausa K., Hager F.A., Kiatoko N., Kirchner W.H.*, 2017. Vibrational signals of African stingless bees // *Insectes Sociaux*. V. 64. № 3. P. 415–424.
- Lazzari C.R., Manrique G., Schilman P.E.*, 2006. Vibratory communication in Triatominae (Heteroptera) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 297–304.
- Legendre F., Marting P.R., Cocroft R.B.*, 2012. Competitive masking of vibrational signals during mate search in a treehopper // *Animal behavior*. V. 83. P. 361–368.
- Liao Y.-C., Wu Z.-Z., Yang M.-M.*, 2019. Vibrational behavior of psyllids (Hemiptera: Psylloidea): functional morphology and mechanisms // *PLoS One*. V. 14. № 9. Article e0215196.
- Liu Z., Xin Y., Xu B., Raffa K.F., Sun J.*, 2017. Sound-triggered production of antiaggregation pheromone limits overcrowding of *Dendroctonus valens* attacking pine trees // *Chemical Senses*. V. 42. № 1. P. 59–67.
- Magal C., Schöller M., Tautz J., Casas J.*, 2000. The role of leaf structure in vibration propagation // *Journal of the Acoustical Society of America*. V. 108. № 5. Pt. 1. P. 2412–2418.
- Mankin R.W.*, 2019. Chapter 20. Vibrational trapping and interference with mating of *Diaphorina citri* // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 399–413.
- Mankin R.W., Hodges R.D., Nagle H.T., Schal C., Pereira R.M., Koehler P.G.*, 2010. Acoustic indicators for targeted detection of stored product and urban insect pests by inexpensive infrared, acoustic, and vibrational detection of movement // *Journal of Economic Entomology*. V. 103. № 5. P. 1636–1646.
- Mazzoni V., Nieri R., Eriksson A., Virant-Doberlet M., Polajnar J., Anfora G., Lucchi A.*, 2019. Chapter 17. Mating disruption by vibrational signals: state of the field and perspectives // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 331–354.
- Mazzoni V., Prešern J., Lucchi A., Virant-Doberlet M.*, 2009. Reproductive strategy of the Nearctic leafhopper *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae) // *Bulletin of Entomological Research*. V. 99. P. 401–413.
- McNett G.D., Cocroft R.B.*, 2008. Host shifts favor vibrational signal divergence in *Enchenopa binotata* treehoppers // *Behavioral Ecology*. V. 19. P. 650–656.
- McNett G.D., Luan L.H., Cocroft R.B.*, 2010. Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibrational communication // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 64. № 12. P. 2043–2051.
- McNett G.D., Miles R.N., Homentcovski D., Cocroft R.B.*, 2006. A method for two-dimensional characterization of animal vibrational signals transmitted along plant stems // *Journal of Comparative Physiology, Ser. A*. V. 192. № 12. P. 1245–1251.
- McVean A., Field L.*, 2009. Communication by substratum vibration in the New Zealand tree weta, *Hemideina femorata* (Stenopelmatidae: Orthoptera) // *Journal of Zoology*. V. 239. P. 101–122.
- Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traue D.*, 1982. Plants as transmission channels for insect vibrational songs // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 11. P. 269–281.
- Morris G.K., de Luca P.A.*, 1998. Courtship communication in meadow katydids: female preference for large male vibrations // *Behaviour*. V. 135. № 6. P. 777–794.
- Morris G.K., Mason A.C., Wall P., Belwood J.J.*, 1994. High ultrasonic and tremulation signals in neotropical katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) // *Journal of Zoology*. V. 233. № 1. P. 129–163.
- Newport G.*, 1851. On the anatomy and affinities of *Pteronacys regalis*, Newm.: with a postscript, containing descriptions of some American Perlidae, together with notes on their habits // *Transactions of the Linnean Society of London*. V. 20. P. 425–452; pl. 21.
- Oberst S., Lai J.C.S., Evans T.A.*, 2019. Chapter 5. Physical basis of vibrational behaviour: channel properties, noise and excitation signal extraction // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 53–78.
- Ossiannilsson F.*, 1949. Insect drummers. A study on the morphology and function of the sound-producing organ of Swedish Homoptera Auchenorrhyncha with notes on their sound production // *Opuscula Entomologica*. Suppl. 10. P. 1–145.
- Ossiannilsson F.*, 1950. Sound-production in psyllids (Hem. Hom.) // *Opuscula Entomologica*. V. 15. № 3. P. 202.
- Pearman J.V.*, 1928. On sound production in the Psocoptera and on a presumed stridulatory organ // *Entomologist's monthly magazine*. V. 64. P. 179–186.
- Pepicciello I., Cini A., Nieri R., Mazzoni V., Cervo R.*, 2018. Adult–larval vibrational communication in paper wasps: the role of abdominal wagging in *Polistes dominus*

- la* // Journal of Experimental Biology. V. 221. Article jeb186247.
- Polajnar J., Eriksson A., Stacconi M.V.R., Lucchi A., Anfora G., Virant-Doberlet M., Mazzoni V.*, 2014. The process of pair formation mediated by substrate-borne vibrations in a small insect // Behavioural Processes. V. 107. P. 68–78.
- Polajnar J., Maistrello L., Ibrahim A., Mazzoni V.*, 2019. Chapter 19. Can vibrational playback improve control of an invasive stink bug? // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 375–398.
- Proaño C.B., Cruz S., McMillan D.M., Edgerly J.S.*, 2012. Exploration of substrate vibrations as communication signals in a webspinner from Ecuador (Embioptera: Clothodidae) // Neotropical Entomology. V. 41. P. 196–203.
- Purcell A.H., Loher W.*, 1976. Acoustical and mating behaviour of two taxa in the *Macrostes fascifrons* species complex // Annals of the Entomological Society of America. V. 69. № 3. P. 513–518.
- Reyes-Castillo P., Jarman M.*, 1980. Some notes on larval stridulation in neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) // The Coleopterists Bulletin. V. 34. № 3. P. 263–270.
- Riede K.*, 1996. Diversity of sound-producing insects in a Bornean lowland rain forest // Tropical Rainforest Research. Netherlands, Kluwer Acad. Publ. P. 77–84.
- Riva F., Barbero F., Bonelli S., Balletto E., Casacci L.P.*, 2017. The acoustic repertoire of lycaenid butterfly larvae // Bioacoustics. V. 26. № 1. P. 77–90.
- Roces F., Tautz J., Hölldobler B.*, 1993. Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant-borne vibrations // Naturwissenschaften. V. 80. P. 521–524.
- Rupprecht R.*, 1974. Vibrationssignale bei der Paarung von *Panorpa* (Mecoptera/Insecta) // Experientia. V. 30. № 4. P. 340–341.
- Sala M., Casacci L.P., Balletto E., Bonelli S., Barbero F.*, 2014. Variation in butterfly larval acoustics as a strategy to infiltrate and exploit host ant colony resources // PLoS One. V. 9. № 4. Article e94341.
- Saxena K.N., Kumar H.*, 1980. Interruption of acoustic communication and mating in a leafhopper and planthopper by aerial sound vibrations picked up by plants // Experientia. V. 36. P. 933–936.
- Saxena K.N., Kumar H.*, 1984. Acoustic communication in the sexual behaviour of the leafhopper, *Amrasca devastans* // Physiological Entomology. V.9. P.77–86.
- Schal C., Gautier J.-Y., Bell W.J.*, 1984. Behavioural ecology of cockroaches // Biological Reviews. V. 59. № 2. P. 209–254.
- Schmitt M., Traue D.*, 1990. Morphological and bioacoustic aspects of stridulation in Criocerinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // Zoologischer Anzeiger. T. 225. № 5–6. S. 225–240.
- Schuster J.C.*, 1983. Acoustical signals of passalid beetles: complex repertoires // Florida Entomologist. V. 66. № 4. P. 486–496.
- Scott J., Kawahara A., Skevington J., Yen S.-H., Sami A., Smith M.L., Yack J.E.*, 2010. The evolutionary origins of ritualized acoustic signals in caterpillars // Nature Communications. V. 1. № 1. Article 4.
- Smit F.G.A.M.*, 1981. The song of a flea – a stridulating mechanism in Siphonaptera? // Entomologica Scandinavica (suppl.). V. 15. P. 171–172.
- Stewart K.W.*, 2001. Vibrational communication (drumming) and mate-searching behavior of stoneflies (Plecoptera); evolutionary considerations // Ed. Domínguez E. Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera. Boston, MA: Springer. P. 217–225.
- Stewart K.W., Sundberg J.B.*, 2006. Vibratory communication and mate searching behaviour in stoneflies // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 179–186.
- Stöltig H., Moore T.E., Lakes-Harlan R.*, 2002. Substrate vibrations during acoustic signalling in the cicada *Okanagana rimosa* // Journal of Insect Science. V. 2. № 1. Article 2.
- Stritih N., Čokl A.*, 2012. Mating behaviour and vibratory signalling in non-hearing cave crickets reflect primitive communication of Ensifera // PloS One. V. 7. № 10. Article e47646.
- Stritih N., Čokl A.*, 2014. Chapter 19. The role of frequency in vibrational communication of Orthoptera // Studying Vibrational Communication. *Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A.* (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 375–393.
- Strauss J., Stritih N., Lakes-Harlan R.*, 2014. The subgenual organ complex in the cave cricket *Troglophilus neglectus* (Orthoptera: Rhaphidophoridae): comparative innervation and sensory evolution // Royal Society open science. V. 1. Article 140240.
- Strauss J., Lakes-Harlan R.*, 2017. Vibrational sensitivity of the subgenual organ complex in female *Sipyloidea sipyloidea* stick insects in different experimental paradigms of stimulus direction, leg attachment, and ablation of a connective tibial sense organ // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular and integrative physiology. V. 203. P. 100–108.
- Strauss J., Lomas K., Field L.H.*, 2017. The complex tibial organ of the New Zealand ground weta: sensory adaptations for vibrational signal detection // Scientific Reports. V. 7. Article 2031.
- Strübing H., Rollenhagen T.*, 1988. Ein neues Aufnehmersystem für Vibrationssignale und seine Anwendung auf Beispiele aus der Familie Delphacidae (Homoptera-Cicadina) // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. V. 92. S. 245–268.
- Suryanarayanan S., Hermanson J.C., Jeanne R.L.*, 2011. A mechanical signal biases caste development in a social wasp // Current Biology. V. 21. № 3. P. 231–235.
- Tishechkin D.Yu.*, 2000. Vibrational communication in Aphrodinae leafhoppers (Deltocephalinae auct., Homoptera: Cicadellidae) and related groups with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 9. № 1. P. 1–66.
- Tishechkin D.Yu.*, 2000a. Vibrational communication in Cicadellinae sensu lato and Typhlocybininae leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 9. № 4. P. 283–314.
- Tishechkin D.Yu.*, 2003. Vibrational communication in leafhoppers from Ulopides subfamilies group (Homoptera:

- Cicadellidae) and Membracidae with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 12. № 1. P. 11–58.
- Tishechkin D. Yu.*, 2003a. Vibrational communication in Cercopoidea and Fulgoroidea (Homoptera: Cicadina) with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 12. № 2. P. 129–181.
- Tishechkin D. Yu.*, 2006. Vibratory communication in Psylloidea (Homoptera) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York, Taylor & Francis. P. 357–363.
- Tishechkin D. Yu.*, 2006a. On the structure of stridulatory organs in jumping plant lice (Homoptera: Psyllinea) // Russian Entomological Journal. V. 15. № 3. P. 335–340.
- Tishechkin D. Yu.*, 2007. Background noises in vibratory communication channels of Homoptera (Cicadinea and Psyllinea) // Russian Entomological Journal. V. 16. № 1. P. 39–46.
- Tishechkin D. Yu.*, 2008. On the similarity of temporal pattern of vibrational calling signals in different species of Fulgoroidea (Homoptera: Auchenorrhyncha) // Russian Entomological Journal. V. 17. № 4. P. 349–357.
- Tishechkin D. Yu.*, 2011. Do different species of grass-dwelling small Auchenorrhyncha (Homoptera) have private vibrational communication channels? // Russian Entomological Journal. V. 20. № 2. P. 135–139.
- Tishechkin D. Yu., Bukhvalova M.A.*, 2010. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches // Russian Entomological Journal. V. 18. № 3. P. 165–188.
- Velilla E., Muñoz M., Quiroga N., Symes L., ter Hofstede H.M., Page R.A., Simon R., Eilers J., Halfwerk W.*, 2020. Gone with the wind: is signal timing in a neotropical katydid an adaptive response to variation in wind-induced vibratory noise? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 74. № 5. Article 59.
- Virant-Doberlet M., Čokl A.*, 2004. Vibrational communication in insects // Neotropical Entomology. V. 33. № 2. P. 121–134.
- Virant-Doberlet M., Kuhelj A., Polajnar J., Šturm R.*, 2019. Predator-prey interactions and eavesdropping in vibrational communication networks // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 7. Article 203.
- Wessel A.*, 2006. 30. Stridulation in the Coleoptera – an overview // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *Drosopoulos S., Claridge M.F.* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 397–403.
- Wignall A.E., Taylor P.W.*, 2011. Assassin bug uses aggressive mimicry to lure spider prey // Proceedings of the Royal Society B. V. 278. P. 1427–1433.
- Yack J.E., Smith M.L., Weatherhead P.J.*, 2001. Caterpillar talk: acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 98. № 20. P. 11371–11375.
- Zych A.F., Mankin R.W., Gillooly J.F., Foreman E.*, 2012. Stridulation by *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae): production mechanism and associated behaviors // Annals of the Entomological Society of America. V. 105. № 1. P. 118–127.

VIBRATIONAL COMMUNICATION IN INSECTS

D. Yu. Tishechkin*

Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

**e-mail: macropsis@yandex.ru*

Modern literature on insect vibroacoustics is reviewed. Various methods of recording the vibration signals and the possibilities of their application to taxonomic, ethological and biophysical research are described. The problem of the type of acoustic communication (vibrational or sound) in relation to insect body size is discussed. Vibrational communication is shown to exist in representatives of most orders. Vibrational signals are used not only in male-female communication, but also in other intra- and interspecific interactions of adults and, occasionally, larvae, including acoustic mimicry. In addition, when searching for a prey, predators and parasitoids can navigate using vibrational noises produced during its mechanical activity, and the prey can perceive noises produced by the predator's movements. In addition, some sound-producing insects are also capable of producing and perceiving vibrational signals, thus using bimodal vibrational-sound communication. Different aspects of oscillation propagation in solid substrates are considered, namely, the effect of frequency filtering in the substrate on the characteristics of signals, the communication range, the possibility of interplant propagation of vibration signals via the contact of their aboveground or underground parts, the problem of localization of the vibration source caused by nonlinear signal attenuation and resonance in the substrate, as well as biotic and abiotic noises in the channels of vibrational communication. The main applied possibilities of insect vibroacoustics such as the use of noises preventing successful communication of a male and a female, acoustic traps, repelling signals, and the detection of insect pests in different substrates are briefly discussed.

Keywords: insects, bioacoustics, vibrational communication, acoustic signals, vibroreception