

УДК 595.728:591.582.2

АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КУЗНЕЧИКОВ ТРИБЫ GAMPSCLEIDINI (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) РОССИИ

© 2019 г. Р. Д. Жантиев¹ *, О. С. Корсуновская¹

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 117234, Россия

*e-mail: zhantiev@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2018 г.

После доработки 25.12.2018 г.

Принята к публикации 26.12.2018 г.

Описаны временные и частотные параметры акустических призывных сигналов самцов *Uvarovites inflatus* и 4 видов рода *Gampsocleis*, распространенных на территории России. Показано, что кузнечики трибы Gampsocleidini способны издавать территориальные звуки. Приводятся данные о строении звуковых аппаратов 4 видов *Gampsocleis*.

Ключевые слова: звуковые сигналы, прямокрылые насекомые, Orthoptera, Tettigoniidae, Gampsocleidini

DOI: 10.1134/S004451341905012X

Триба Gampsocleidini (Orthoptera, Tettigoniidae) включает монотипический род *Uvarovites* и род *Gampsocleis* (Cigliano et al., 2018). На территории России встречаются 7 видов этой трибы. Ареал *Gampsocleis glabra* (Herbst 1786) простирается от Франции до Алтая, Красноярского края и Западной Монголии. *G. schelkovnikovae* Adelung 1916 обитает на юго-востоке Европы. *G. sedakovii* (Fischer von Waldheim 1846) с двумя подвидами: *G. s. sedakovii* и *G. s. obscura* (Walker 1869), встречается на обширной территории от востока европейской части России до Сахалина и Приморского края. Восточная граница ареала *G. s. sedakovii* доходит до Забайкалья и Якутии; *G. s. obscura* обитает на юге Амурской обл., Хабаровского края, в Приморье и на Сахалине. *G. beybienkoi* Sejchan 1968 и *G. gratiosa* Brunner von Wattenwyl 1862 на территории России известны с юга Читинской обл., *G. ussuriensis* Adelung 1910 – из Забайкалья, *Uvarovites inflatus* (Uvarov 1924) распространен на юге Амурской обл. и Хабаровского края, а также в Приморье (Стороженко, 2004, 2014).

Сигналы широко распространенного *G. glabra* хорошо изучены (Latimer, 1980; Heller, 1988). Невдавно появились данные о поведении и сигнализации *G. sedakovii* и *U. inflatus* из китайских популяций (Li et al., 2010; Zhang et al., 2015; Wang et al., 2016). Однако авторы либо не приводят осциллограммы и частотные спектры, либо не указывают температуру, при которой регистрировали существенно различающиеся по ритмическому рисунку сигналы *G. sedakovii*. В связи с этим мы считаем необходимым обобщить данные о призывных

сигналах и звуковых аппаратах европейских и сибирских представителей трибы Gampsocleidini.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Кузнечики были собраны в следующих географических точках: *Gampsocleis glabra* – в окрестностях Курска, в Центрально-черноземном заповеднике (1 самец, 24.07.1970, И. Крицкая) и Северной Осетии, Северо-Осетинском заповеднике (окрестности села Верхний Цей) (1 самец, 08.1985, Д. Тишечкин); *G. schelkovnikovae* – на Северном Кавказе, в окрестностях Грозного (2 самца, 05.06.1986, В. Чуканов) и Астраханской обл., в окрестностях оз. Баскунчак (1 самец, 02.08.1996, В. Савицкий); *G. sedakovii sedakovii* – в южной Туве, в окрестностях п. Эрзин, в пойме р. Тес-Хем (4 самца 11.09.1986 и 05.08.1988, О. Корсуновская); *G. gratiosa* – в КНР, автономном районе Внутренняя Монголия (1 самец, 11.2006, точное местонахождение неизвестно); *Uvarovites inflatus* – в южном Приморье, Хасанский р-н, окрестностях д. Рязановка (1 самец, 22.09.2001, А. Полилов).

Запись звуковых сигналов осуществляли при помощи студийного магнитофона МЗ-23 (нелинейность частотной характеристики ± 2 дБ в диапазоне 2–50 кГц) либо усовершенствованного в лаборатории магнитофона “Юпитер-202 Stereo” с линейной частотной характеристикой в диапазоне 0.063–70 кГц. Некоторые записи производили непосредственно на компьютер с использованием АЦП L-305 (фирма L-Card, Москва) и программы L-Graph (L-Card, Москва). Для регистрации звуков использовали микрофон 4135 и измери-

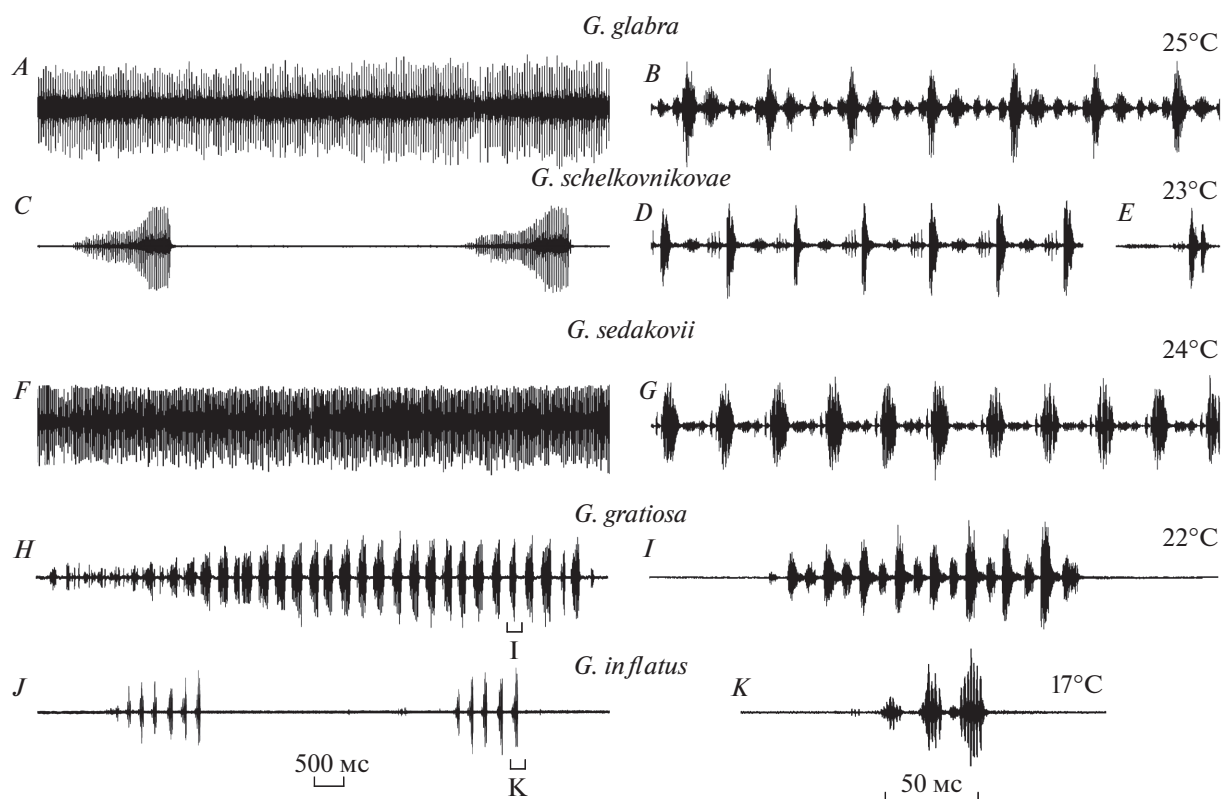


Рис. 1. Осциллограммы призывных (A–D, F–K) и территориального (E) сигналов самцов *Gampsocleis* spp. (A–I) и *Uvarovites inflatus* (J–K) при разных скоростях развертки. Внизу – отметки времени. Цифры справа – температура при записи сигналов.

тельный усилитель 2606 фирмы Briel and Kjaer (Дания). Обработку временных и частотных параметров акустических сигналов проводили в программах TurboLab v. 4.2 и Cool Edit Pro 2.1. Микрофотографии стридуляционного аппарата (*pars stridens*) получали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6380 в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Терминология, используемая при описании амплитудно-временной структуры сигналов, принята по Жантиеву (1981): пульс – элемент, возникающий при закрывании надкрылий, интерпульс – при их открывании. Обычно амплитуда последнего меньше, чем у пульса. Однако у ряда видов *Gampsocleis* движения надкрылий во время стридуляции очень сложны, каждый цикл открывания–закрывания, по-видимому, осуществляется в несколько этапов (Latimer, 1980; Heller, 1988), и с уверенностью отнести каждую звуковую посылку к категории пульсов или интерпульсов невозможно. Поэтому в описаниях таких сигналов звуковые посылки большей амплитуды названы макропульсами, а чередующиеся с ними низкоамплитудные элементы – микропульсами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Призывные сигналы *Gampsocleis glabra* (рис. 1A–1B) и *G. sedakovii sedakovii* (рис. 1F–1G) представляют собой трели, в которых макропульсы чередуются с микропульсами. Структура призывного сигнала *G. schelkovnikovae* сходна с таковой двух предыдущих видов, однако это не трель, а ритмически повторяющиеся серии длительностью около 3 с, состоящие из многочисленных макропульсов нарастающей амплитуды (рис. 1C). Паузы между макропульсами также заполнены микропульсами (рис. 1D). У всех трех видов в начале сигнала, как правило, присутствует высокоамплитудный пульс с предшествующим интерпульсом, отделенный от последующей трели/длительной серии небольшой паузой. Такой пульс может продуцироваться независимо от последующей длительной фазы сигнала, часто – в ответ на посторонние звуковые раздражители. В последнем случае этот элемент, по-видимому, выполняет функцию территориального сигнала (рис. 1E). Временной паттерн призывных сигналов корейских и японских представителей *Gampsocleis* (*G. buergeri*, *G. ussuriensis*) не отличается от паттерна сигналов изученных нами видов: они издают длительные серии, состоящие из макро- и микропульсов; одиночные громкие пульсы продуцируются независимо от продолжительного сигнала,

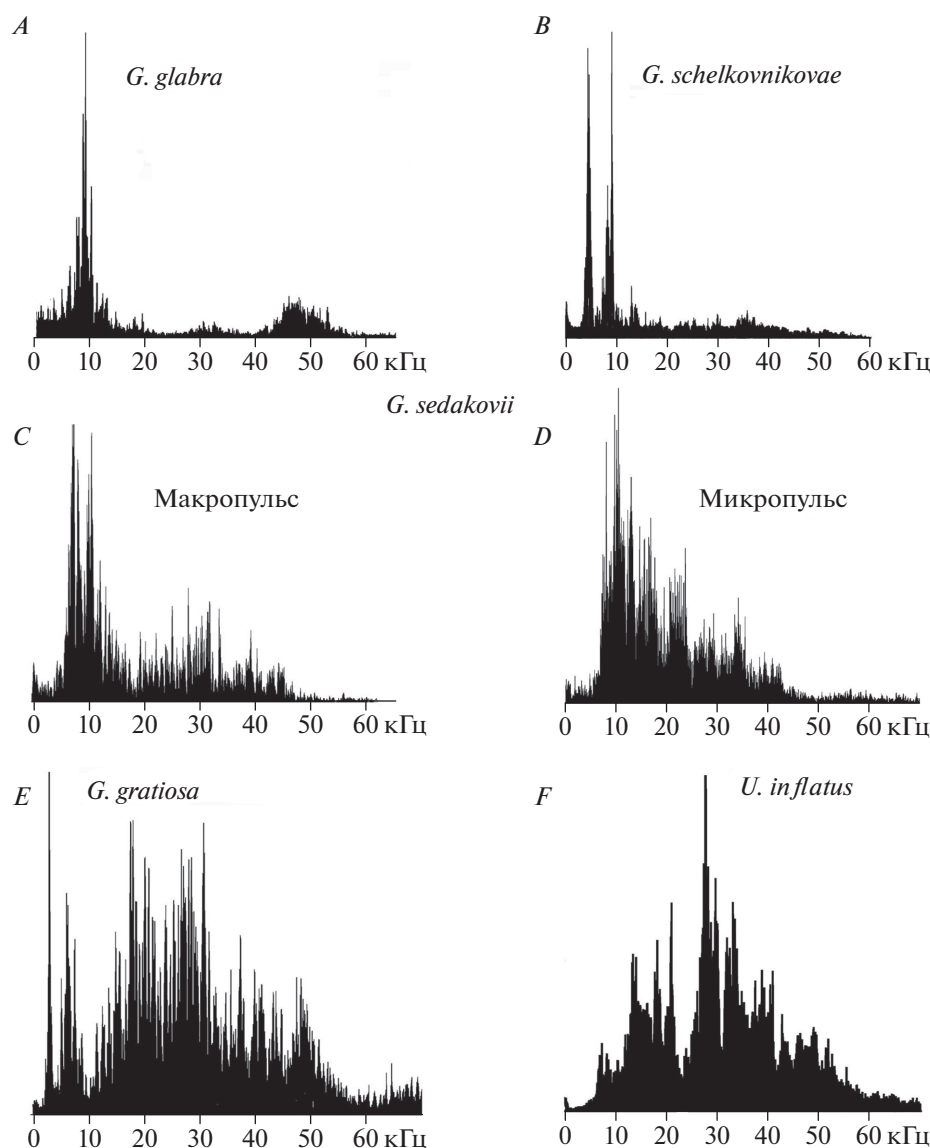


Рис. 2. Частотные спектры призывных сигналов самцов *Gampsocleis* spp. и *Uvarovites inflatus*. По оси абсцисс – частота звука, кГц; по оси ординат – амплитуда сигнала в линейном масштабе.

предшествуют ему или завершают его (Kim, 2010; Nashimoto, 2018).

Существенные отличия от описанных звуков наблюдаются в паттерне сигнала у *G. gratiosa* и *U. inflatus*. У этих видов призывный сигнал самцов представляет собой ритмически повторяющиеся серии из четырех пульсов (*U. inflatus*, рис. 1J–1K) или фразы (рис. 1H), состоящие из серий с нарастающей амплитудой, включающие по 7–8 пульсов (*G. gratiosa*, рис. 1I). Каждому пульсу предшествует интерпульс. Микропульсов и отдельных коротких одиночных звуковых посылок у этих видов не зарегистрировано.

Таким образом, призывные сигналы кузнечиков трибы *Gampsocleidini* по временной структуре можно разделить на две группы. В первую входят сигналы, представляющие собой трели или

длительные (от 0.5 до нескольких секунд) серии из многочисленных пульсов, вторая образована последовательностью коротких серий или фраз, состоящих из коротких серий.

Доминирующие частоты в амплитудно-частотных спектрах призывных сигналов у кузнечиков рода *Gampsocleis* составляют около 9–10 кГц (*G. glabra*) (рис. 2A), 5 и 9 (*G. schelkovnikovae*) (рис. 2B), 7 кГц (*G. sedakovii*) (рис. 2C–2D) либо занимают широкий диапазон с несколькими максимумами приблизительно равной амплитуды в области 7, 20 и 30 кГц (*G. gratiosa*) (рис. 2E). Иногда в звуках *G. gratiosa* хорошо представлены также низкочастотные составляющие (3–4 кГц). У *G. glabra* в спектре в области 45–50 кГц располагается дополнительный максимум. Доминирующие частоты в спектре *U. inflatus* (рис. 2F)

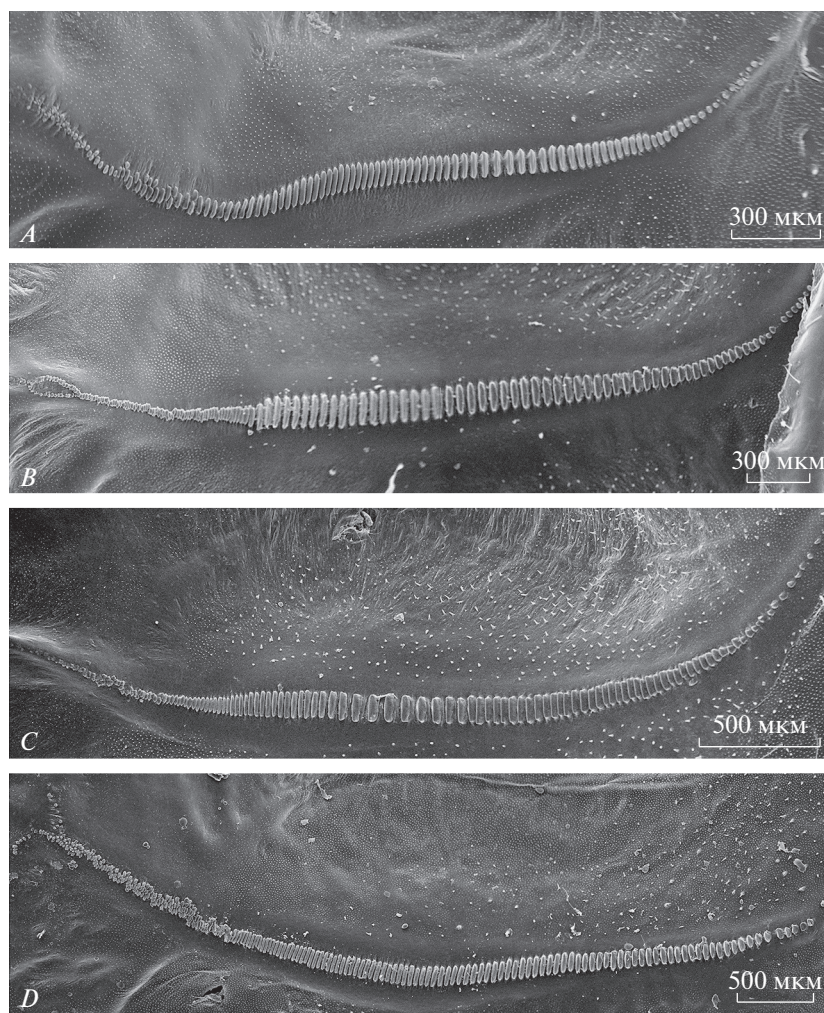


Рис. 3. Стридуляционные жилки самцов: A – *Gampsocleis glabra*, B – *G. schelkovnikovae*, C – *G. sedakovii*, D – *G. gratiosa*.

составляют 28–30 кГц, кроме того, в диапазоне 5–25 кГц можно выделить несколько дополнительных максимумов меньшей амплитуды в области 7, 12, 18 и 22 кГц. Составляющие максимальной амплитуды у *G. glabra* и *G. schelkovnikovae* занимают весьма узкий частотный диапазон, за счет чего спектры призывных звуков этих кузнечиков напоминают спектры тональных сигналов сверчков, в то время как спектры *G. gratiosa* и *U. inflatus* являются широкополосными шумовыми. Частотный спектр *G. sedakovii* занимает промежуточное положение. Частотный состав макро- и микропульсов у исследованных видов кузнечиков обычно различен: в спектре микропульсов и интерпульсов может отсутствовать низкочастотный максимум, могут быть представлены в большей степени высокочастотные составляющие, которые (например, у *G. sedakovii*) иногда образуют выраженные максимумы в области 15–40 кГц (рис. 2C и 2D).

Исследование звукового аппарата кузнечиков рода *Gampsocleis* показало, что их стридуляционные жилки (*pars stridens*) обладают сходным стро-

ением (рис. 3). Для всех изученных видов характерно наличие на медиальном (противоположном крыловому суставу) участке жилки нескольких десятков мелких, часто округлых и довольно хаотично расположенных зубчиков. К ним примыкает следующий отрезок *pars stridens*, образованный более крупными, продолговатыми, равномерно распределенными на жилке зубчиками. Возле сустава они вновь уменьшаются. У *G. glabra* (рис. 3A) и *G. sedakovii* (рис. 3C) 5–7 срединных зубчиков разделены большими интервалами, чем остальные. Специфическая медиальная зона *pars stridens*, возможно, используется при эмиссии микропульсов.

У видов *Gampsocleis* наблюдается расширение акустического репертуара: помимо призывных сигналов они продуцируют территориальные звуки, которые в некоторых поведенческих ситуациях могут выполнять функцию сигналов протеста. Подобное явление наблюдается и у кузнечиков других родов – некоторых *Platycleis* s. str. (*P. affinis* Fieber 1853, *P. escalerae* Bolivar 1899), *Calopterus* *pastuchovi* (Uvarov 1917), *Sphagniana ussuriana*

(Uvarov 1926) (Korsunovskaya et al., 2002; наши неопубликованные данные). Как правило, эти звуки представлены одиночным пульсом или короткой серией, идентичной по структуре пульсам (сериям) призывного сигнала. Согласно наблюдениям над *U. inflatus*, *G. sedakovii* и *G. gratiosa*, самцы способны продуцировать также прекопуляционные звуки (Jia, Jiang, 1999; Li et al., 2010). Не исключено, что кузнечики рода *Gampsocleis*, подобно *Sphagniana sphagnorum* (Walker 1869), могут использовать в брачном поведении автономно издаваемые низкоамплитудные компоненты призывного сигнала (Morris et al., 1975), меняя алгоритм и механику движения надкрылий (Morris, Pipher, 1972). Дальнейшие этологические исследования с применением метода записи звуков самцов синхронно с регистрацией движений их надкрылий должны дать ответ на этот вопрос.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят чл.-кор. НАН Украины Л.И. Францевича за предоставленную возможность работы с *Gampsocleis gratiosa*, В.С. Чуканова, Д.Ю. Тишечкина, В.Ю. Савицкого и А.А. Полилова за сбор и доставку живых насекомых для биоакустических исследований.

Работа выполнена в соответствии с планом НИР кафедры энтомологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова ("Решение теоретических вопросов общей и прикладной энтомологии", № договора 32-1-16) и при поддержке РНФ (Russian Science Foundation) (14-50-00029 – "Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем" (Scientific basis of the national biobank – depository of the living systems)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: Издательство Московского университета. 256 с.
- Стороженко С.Ю., 2004. Длинноусые прямокрылые насекомые (Orthoptera: Ensifera) азиатской части России. Владивосток: Дальнаука. 280 с.
- Стороженко С.Ю., 2014. Ортопрериодные насекомые (Orthoptera, Mantoptera, Dermaptera) островов залива Петра Великого, Приморский край // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 25. С. 49–59.
- Cigliano M.M., Braun H., Eades D.C., Otte D., 2018. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://Orthoptera.Species-File.org>. Дата обновления: 03.12.2018.
- Hashimoto K., 2018. Songs of crickets and katydids from Japan [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://mushinone.sakura.ne.jp>. Дата обновления: 03.12.2018.
- Heller K.-G., 1988. Bioakustik der europaischen Laubheuschrecken. Weikersheim: Verl. Josef Margraf. 358 S.
- Jia Z., Jiang Z., 1999. Ethograms and mating behaviors of *Velerifictorius micado* and *Gampsocleis gratiosa* // Acta Zoologica Sinica. V. 45. № 1. P. 49–56.
- Kim T.W., 2010. Sound guide to Korean katydids. Seoul. 136 p.
- Korsunovskaya O.S., Zhantiev R.D., Savitsky V.Yu., 2002. The songs of the Palaearctic bush crickets of the tribe Drymadusini (Orthoptera, Tettigoniidae) // Russian Entomological Journal. V. 11. P. 335–350.
- Latimer W., 1980. Song and spacing in *Gampsocleis glabra* (Orthoptera, Tettigoniidae) // Journal of Natural History. V. 14. № 2. P. 201–213.
- Li T., Yang C., Lin Y., 2010. Comparative study on singing behaviors of the three bushcrickets // Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition). V. 41. P. 65–69.
- Morris G.K., Kerr G.E., Gwynne D.T., 1975. Calling song function in the bog katydid, *Metrioptera sphagnorum* (F. Walker) (Orthoptera, Tettigoniidae): female phonotaxis to normal and altered song // Zeitschrift fuer Tierpsychologie. Bd 37. S. 502–514.
- Morris G.K., Pipher R.E., 1972. The relation of song structure to tegminal movement in *Metrioptera sphagnorum* (Orthoptera: Tettigoniidae) // Canadian Entomologist. V. 104. P. 977–985.
- Wang Y., Zhao H., Zhang X., Ren B., 2016. The complete mitochondrial genome and song evolution of the monotypic genus *U. Tarbinsky*, 1932 (Orthoptera: Tettigoniidae) // Environmental Entomology. V. 45. № 3. P. 737–746.
- Zhang X., Wen M., Li J., Zhu H., Wang Y., Ren B., 2015. Acoustic, genetic and morphological variations within the katydid *Gampsocleis sedakovii* (Orthoptera, Tettigoniidae) // ZooKeys. V. 529. P. 105–121.

ACOUSTIC SIGNALS OF THE KATYDID TRIBE GAMPSOCLEIDINI (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) IN RUSSIA

R. D. Zhantiev^{a,*}, O. S. Korsunovskaya^a

^aDepartment of Entomology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 117234, Russia

*e-mail: zhantiev@mail.ru

Temporal patterns and frequency spectra of the acoustic calling signals of males in *Uvarovites inflatus* and four species of the genus *Gampsocleis* occurring in Russia are described. Katydid of the tribe Gampsocleidini are shown to be capable of producing territorial sounds. Data on the structure of the sound apparatus in four *Gampsocleis* species are also provided.

Keywords: sound signals, Orthoptera, Tettigoniidae, Gampsocleidini