

УДК 595.754.1:591.582

К ИЗУЧЕНИЮ ВИБРАЦИОННЫХ СИГНАЛОВ КЛОПОВ-ЩИТНИКОВ (HETEROPTERA, ASOPINAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2008 г. Л. С. Шестаков

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия
e-mail: zicrona@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.11.2006 г.

Взрослые особи четырех видов клопов подсемейства Asopinae издают виброакустические сигналы, у личинок сигналы не обнаружены. Сигналы можно отнести к трем типам: конкурентные и призывные сигналы самцов, одиночные вибрационные посылки, функция которых окончательно не ясна. Последние сходны у разных видов и не имеют видоспецифичных признаков.

Вибрационная коммуникация известна у целого ряда представителей отряда полужесткокрылых (Heteroptera). Основными органами эмиссии вибрационных сигналов у изученных клопов-щитников (Pentatomidae), являются тергалные тимбалы (Gogala, 1985). Они производят низкочастотные сигналы с основной частотой от 100 до 120 Гц с выраженной частотной модуляцией. Помимо тимбальных органов, в генерации вибросигналов участвуют и стридуляционные механизмы (например, шипики на голенях ног и стернитах), с помощью которых насекомые генерируют более высокочастотные сигналы в диапазоне от 1 до 5 кГц, и крыловая мускулатура (McDonald, 1979; Gogala, 1984; Sokl, Virant-Dobelret, 2003). По имеющимся литературным данным, в целом для представителей семейства характерны сигналы с несколькими частотными максимумами в диапазоне 100–800 Гц, что, вероятнее всего, обусловлено механическими свойствами растения как субстрата для распространения вибрационных сигналов. Показано, что именно низкочастотные сигналы распространяются по растению на наибольшие расстояния (Michelsen et al., 1982). В России исследования по биоакустике полужесткокрылых до настоящего времени не проводились.

Большинство работ по вибрационной коммуникации Pentatomidae выполнено на нескольких видах из подсемейства Pentatominae, являющихся вредителями растений и ведущих малоактивный образ жизни. Так, у представителей рода *Palomena* выявлено несколько функциональных типов сигналов: сигналы ухаживания, конкурентные и призывные (Sokl et al., 1978). В противоположность им, виды из другого подсемейства, Asopinae, являются хищниками, ведут активный образ жизни и питаются в основном жуками-листоедами (Coleoptera, Chrysomelidae). Краткие предварительные описания сигналов *Picromerus bidens* L. и *Podisus maculiventris* Say приведены в обзорной работе

Гогалы (Gogala, 2006). Вместе с тем, исследование системы коммуникации и структуры сигналов перспективно не только для таксономических исследований, но и для возможного использования этих насекомых в качестве агентов биологической борьбы с насекомыми-вредителями.

Подсемейство Asopinae представлено в фауне европейской России восемью видами, из которых три (*Picromerus bidens*, *Troilus luridus* F., *Zicrona caerulea* L.) обычны на территории европейской части.

Целью данной работы было изучение вибрационного репертуара клопов подсемейства Asopinae, выяснение функционального назначения сигналов и оценка степени их видоспецифичности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали вибрационные сигналы четырех видов клопов: *Picromerus bidens*, *Troilus luridus*, *Zicrona caerulea*, *Arma custos* F. Сигналы регистрировали при помощи головки звукоснимателя (пьезоэлектрического адаптера ГЗП-311), подключенной через согласующий усилитель к звуковой плате компьютера. Запись и анализ сигналов производили в программе Cool Edit Pro 2.0. К установленной в штативе головке звукоснимателя крепили веточку растения длиной 3 см, на которой были собраны насекомые, таким образом, чтобы игла датчика, слегка пружиня, находилась с ней в постоянном контакте. В ходе опыта, для регистрации сигналов различных типов на веточку помещали попеременно двух самцов, самца с самкой, одиночного самца или самку. Для опытов использовались только свежесрезанные веточки, так как сухие растения насекомые сразу покидали.

Данные о местах сбора насекомых и температуре во время записи приведены в таблице.

Условия записи вибрационных сигналов клопов подсемейства Asopinae

Вид	Температура во время записи, °С	Место и дата сбора
<i>Arma custos</i>	24	Краснодарский край, окрестности Абрау-Дюрсо, 11.V 2006
<i>Picromerus bidens</i>	22	Московская обл., Ступинский р-н, Соколова-Пустынь, 24.IX 2003
<i>Troilus luridus</i>	22	Там же, 13–16.IX 2003
<i>Zicrona caerulea</i>	23	Там же, 06–12.IX 2003; Серпуховской р-н, окрестности г. Пущино-на-Оке, 23.VII 2006

РЕЗУЛЬТАТЫ

Picromerus bidens

Зарегистрированы сигналы 15 самцов. Конкурентный сигнал самца (рис. 1, 1–5) представлен серией относительно коротких вибрационных посылок со стабильным периодом повторения. Длительность серии варьирует от 20 до 30 с. Средняя длительность пульсов 279,9 мс, период повторения пульсов от 128 до 302 мс (среднее значение 260,1 мс). На сонограмме видно, что спектр сигнала линейчатый, представленный тремя гармониками (рис. 1, 5). Частоты 1-й, 2-й и 3-й гармоник соответственно варьируют в пределах: 50–80, 110–150 и 175–215 Гц. На осциллограммах (рис. 1, 3–4) чередующиеся низко- и высокоамплитудные вибрационные посылки принадлежат двум различным самцам.

Во время генерации сигнала насекомые приподнимаются над субстратом на вытянутых средних и задних конечностях, располагаясь друг перед другом голова к голове, и интенсивно ощупывают друг друга антеннами и передними конечностями, пытаясь сбросить противника с растения. После подобной переключки, как правило, один из самцов покидает растение (падает со стебля).

Специфических призывных сигналов и сигналов ухаживания у этого вида мы не зарегистрировали. При попытке копуляции самец просто приближался к самке и ощупывал ее антеннами. Если она оставалась неподвижной, он ставил передние конечности на заднюю часть брюшка самки, а затем приступал к копуляции. В то же время, указывается (Gogala, 2006), что самцы данного вида издают вибрационный сигнал ухаживания ритмическим потиранием конечностей. В наших опытах подобных поведенческих реакций во время ухаживания насекомые не демонстрировали. Возможно, это обусловлено физиологическим состоянием имаго или различием условий содержания и записи. Вероятно, в определенных условиях зрелая самка может приступить к копуляции без дополнительной стимуляции, но не следует исключать и возможное различие акустического репертуара у особей из разных популяций.

Troilus luridus

Зарегистрированы сигналы 4 самцов, издаваемые в присутствии самки или в одиночестве (рис. 2, 1–4). Сигнал представлен серией вибрационных посылок. Длительность серии варьирует от 15 до 20 с. Средняя длительность пульсов 221,5 мс, период повторения пульсов варьирует в наших записях от 118 до 256 мс (среднее значение 247,7 мс). На сонограмме видно, что спектр сигнала линейчатый, представленный двумя гармониками (рис. 2, 4). Частота 1-й и 2-й гармоник соответственно варьируют в пределах 85–140 и 185–240 Гц. При эмиссии сигнала самец, в отличие от представителей предыдущего вида, не приподнимается, а прижимается к субстрату. После генерации сигнала самка подходит к самцу, ощупывает его антеннами, затем следует копуляция. Это позволяет предположить, что данный сигнал является призывным (издается, когда самка находится вне зоны видимости самца). Во время эмиссии сигнала самец заметно вибрирует брюшком. Несколько самцов, помещенных на одно растение, не демонстрировали конкурентного поведения.

Zicrona caerulea

Записаны сигналы 8 самцов. Зарегистрированный сигнал представлен относительно продолжительными вибрационными посылками, следующими с нерегулярными интервалами (рис. 2, 5–6). Средняя длительность посылки составляет 1,98 с. На сонограмме видно, что спектр сигнала линейчатый, представленный тремя гармониками (рис. 2, 6). Частота 1-й, 2-й и 3-й гармоник соответственно варьируют в пределах: 90–130, 200–280 и 320–360 Гц. По нашему предположению, этот сигнал является призывным. Во всех случаях самцы проявляли акустическую активность на новом растении, где до этого не присутствовали конспецифические особи.

Обычно насекомые перемещаются по растению, периодически издавая сигналы, при встрече ощупывают друг друга антеннами и передними лапками. Самец, помещенный на новое растение, начинает издавать сигнал в случае, если поблизости нет других особей. Самцы могут петь поочередно, однако после этого все особи остаются на

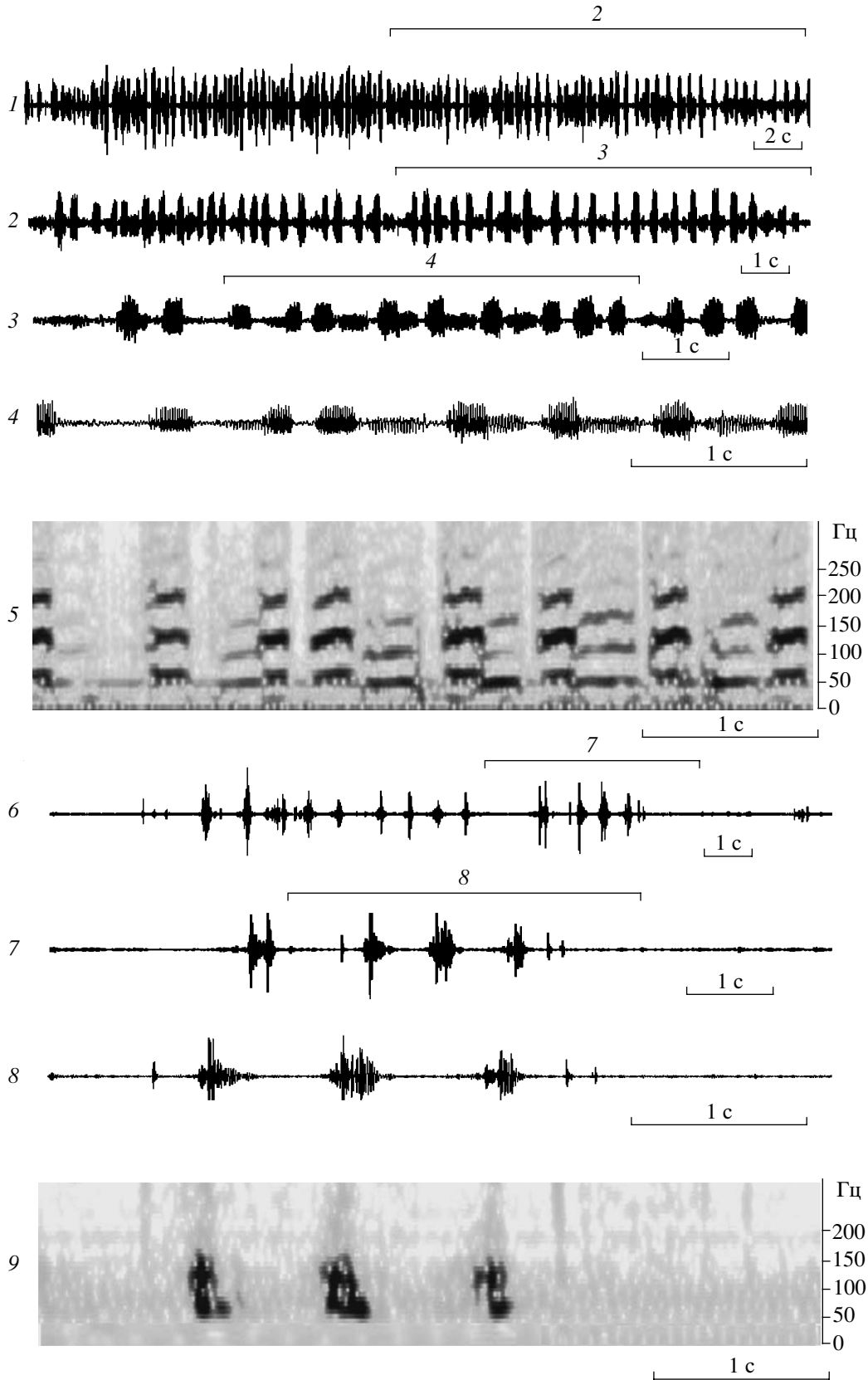


Рис. 1. Осциллограммы (1–4, 6–8) и сонограммы (5, 9) вибрационных сигналов клопов подсемейства Asorinae: 1–5 – конкурентные сигналы самцов *Picromerus bidens*, 6–9 – призывный сигнал самца *Arma custos*. Фрагменты сигналов, обозначенные цифрами 2–4 и 7–8, представлены в увеличенном виде под соответствующими номерами.

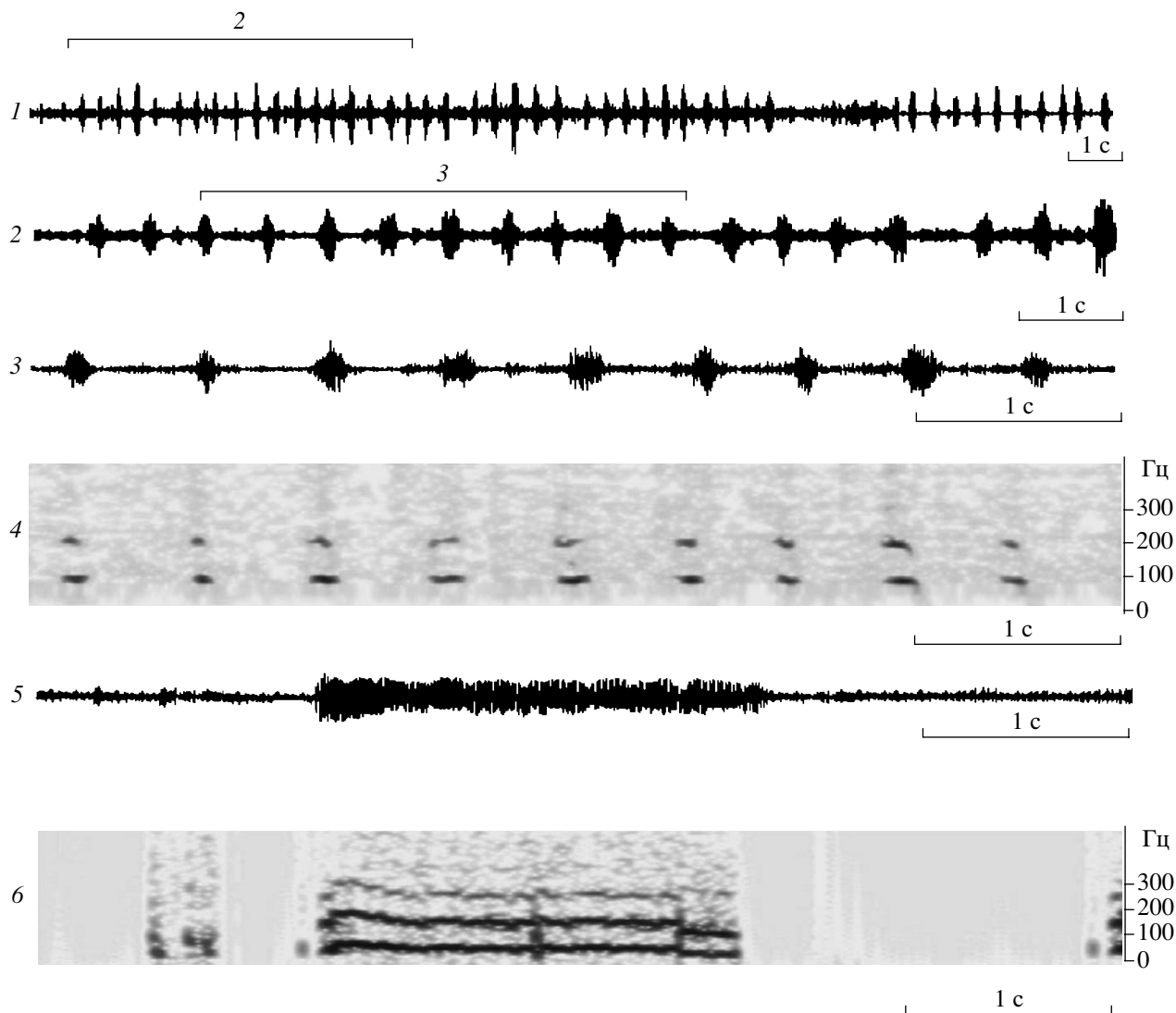


Рис. 2. Осциллограммы (1–3, 5) и сонограммы (4, 6) призывных вибрационных сигналов клопов подсемейства Asopinae: 1–4 – *Troilus luridus*, 5–6 – *Zicrona caerulea*. Фрагменты сигналов, обозначенные цифрами 2–3, представлены в увеличенном виде на осциллограммах под соответствующими номерами.

растении. При эмиссии сигнала насекомые обычно неподвижны. Сигнал издается самцами и в присутствии самок, после чего может следовать копуляция. Следует отметить, что самцы не производят сигналов, когда на растении находятся насекомые другого вида, в том числе кормовой объект.

Arma custos

Сигнал самца представляет собой короткие одиночные вибрационные посылки с сильно варьирующим периодом повторения длительность которых в наших записях составляет от 223 до 412 мс (рис. 1, 6–9). Спектр сигнала шумовой и занимает диапазон от 50 до 200 Гц. Во время эмиссии сигнала насекомое перемещается по расте-

нию, интенсивно ощупывая его антеннами. Вероятно, данный сигнал является призывным.

Кроме того, во время работы в природе в окрестностях Пущино-на-Оке (Московская обл., Серпуховской р-н) нам удалось наблюдать, как самец *Rhacognatus punctatus* L., находясь перед самкой, приподнимался на вытянутых конечностях над субстратом, при этом подрагивая брюшком. При аналогичном поведении у *T. luridus* регистрировали тихие одиночные вибрационные сигналы с нечеткой амплитудно-временной структурой.

ОБСУЖДЕНИЕ

У некоторых видов Asopinae амплитудно-временной рисунок сигналов обладает ярко выражен-

ной видоспецифичностью (например, *P. bidens* – рис. 1, 1–4 и *Z. caerulea* – рис. 2, 5–6). С другой стороны, конкурентные сигналы *P. bidens* и *T. luridus* (рис. 1, 1–4 и рис. 2, 1–4) имеют сходный план временной структуры и различаются лишь на статистическом уровне.

Известно, что стебель растения представляет собой частотный фильтр с крайне сложной и нелинейной характеристикой (Michelsen et al., 1982). В связи с этим спектр сигнала зависит от физических характеристик конкретного побега, на котором находятся насекомые, и от взаимного расположения поющей особи и вибродатчика. Иллюстрацией может служить сонограмма сигналов двух особей *P. bidens* (рис. 1, 5). Как видно из рисунка, пики в чередующихся сигналах разных самцов значительно смещены относительно друг друга, так как насекомые находились на разном расстоянии от адаптера. Таким образом, наиболее надежным отличительным признаком частотной структуры сигнала является общая форма спектра (шумовой или линейчатый), в то время как положение и соотношение амплитуды отдельных пиков в нем может варьировать. Кроме рассмотренных выше сигналов, все виды издают тихие одиночные вибрационные посылки трением голеней передних ног о хоботок и голенями средних и задних ног о стерниты брюшка. Такие посылки имеют шумовой спектр и на сонограмме не отличимы от вибраций, вызываемых перемещением насекомого по субстрату. Их амплитудно-временной рисунок не имеет видоспецифичных признаков. Можно предположить, что они не выполняют функции коммуникационных сигналов, а являются шумами, сопровождающими механическую активность насекомых, в связи с чем осциллограммы и сонограммы этих посылок мы здесь не приводим.

Таким образом, зарегистрированные у представителей Asorinae вибрационные сигналы можно отнести к трем функциональным типам: конкурентные сигналы самцов, призывные сигналы самцов (вероятно, в некоторых случаях являющиеся и сигналами ухаживания), одиночные вибрационные посылки, функция которых окончательно не выяснена. Конкурентный сигнал самца в ряде случаев, возможно, одновременно выполняет функции призывного. По нашим наблюдениям, у *Picromerus bidens* и *P. conformis* H.-S. репродуктивное поведение не сопровождается вибрационной коммуникацией. Следует подчеркнуть, что для видов рассматриваемого подсемейства характерно малое количество типов сигналов по сравнению с другими Pentatomidae, у которых, помимо перечисленных выше, были описаны территориальные сигналы самцов и призывные сигналы самок. Возможно, это связано с особенностями экологии (все представители подсемейства – хищники) и использованием феромонной коммуникации,

наряду с виброакустической. Это предположение подтверждается и тем, что во всех случаях насекомые издавали сигналы только при наличии на растении конспецифических особей или непосредственно после помещения на стебель растения.

При колебаниях субстрата, вызванных другими факторами (перемещением кормового объекта или манипуляциями экспериментатора), насекомые прекращали эмиссию сигнала. Логично предположить, что сравнительно ограниченное использование вибрационной коммуникации и замирание на месте при колебаниях субстрата, вероятно, связано с тем, что все Asorinae – хищники, и вибрационные сигналы могут демаскировать их перед потенциальной жертвой. Это подтверждается данными о том, что в других группах насекомых (Hymenoptera) паразитоид может искать жертву, ориентируясь по колебаниям субстрата, а жертва воспринимать его сигналы (Casas, Magal, 2006).

В отличие от изученных нами Pentatominae, Asorinae не используют для внутривидовой коммуникации вибрационные сигналы, продуцируемые с помощью крыльев. Также в поведении насекомых отсутствовали демонстрационные реакции с использованием крыльев.

Личинки *Z. caerulea* и *P. bidens* в большинстве случаев просто сидят неподвижно или перемещаются по субстрату, но при встрече с конспецифической особью расходятся, не издавая вибрационных сигналов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность заведующему кафедрой энтомологии Биологического факультета МГУ, проф. Р.Д. Жантиеву за внимание к работе на всех ее этапах, а также сотрудникам кафедры О.С. Корсуновской за содействие в поисках литературы, Д.Ю. Тишечкину за критический просмотр рукописи и ряд замечаний, А.А. Бенедиктову за всестороннюю помощь и поддержку. Также автор благодарит докт. Мету Вирант-Доберлет (Dr. Meta Virant-Doberlet, Department of Invertebrate Physiology, National Institute of Biology, Ljubljana, Slovenia) за любезно присланные электронные версии статей по вибрационной коммуникации клопов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Casas J., Magal C., 2006. Mutual eavesdropping through vibrations in a host-parasitoid interaction: from plant biomechanics to behavioural ecology // *Insects sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. P. 263–271.
- Gogala M., 1984. Vibration producing structures and songs of terrestrial Heteroptera as systematic character // *Biol. Vestn.* T. 32. P. 19–36. – 1985. Vibrational songs of land bugs and their production // *Acoustic and vibrational*

- communication in insects: Proceedings from the XVII. International Congress of Entomology held at the University of Hamburg, August 1984. P. 143–150. – 2006. Vibratory signals produced by Heteroptera – Pentatomomorpha and Cimicomorpha // Insects sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. P. 276–295.
- McDonald F.J.D., 1979. The male abdominal strigil of *Uncinula tau* (Hemiptera, Pentatomidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 72. P. 448–449.
- Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traude D., 1982. Plants as transmission channels for insect vibrational song // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 11. P. 269–281.
- Renou M., Miklas N., Čokl A., Doberlet M.V. Songs and pheromone interplay in sexual P-111 communication in *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // <http://www.lnb.cnrs-mrs.fr/FRENCH/activ/ISCE/posters100-124/poster100-124.html>
- Čokl A., Gogala M., Blazevic A., 1978. Principles of sound recognition in three Pentatomidae bug species (Heteroptera) // Biol. Vestn. T. 26. P. 81–94.
- Čokl A., Virant-Dobelret M., 2003. Communication with substrate-borne signals in small plant-dwelling insects // Annu. Rev. Entomol. V. 48. P. 29–50.

ON STUDIES OF VIBRATORY SIGNALS IN PENTATOMID BUGS (HETEROPTERA, ASOPINAE) FROM EUROPEAN RUSSIA

L. S. Shestakov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia
e-mail: zicrona@yandex.ru

Vibratory signals of four Asopinae (Pentatomidae) species from the European part of Russia are described for the first time. The signals of adult specimens are divided into three types: male rivalry signals, male calling signals, and low-amplitude solitary signals with unclear function. The latter are similar in different species and without species specific features. Oscillograms and sonograms of vibratory signals for all species are given.