

*На правах рукописи*

**ШЕСТАКОВ**  
**Лев Сергеевич**

**ВИБРАЦИОННАЯ КОММУНИКАЦИЯ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ  
СЕМЕЙСТВА PENTATOMIDAE (HETEROPTERA)  
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

**03.00.09 – энтомология**

**АВТОРЕФЕРАТ**  
**диссертации на соискание ученой степени**  
**кандидата биологических наук**

**Москва**  
**2008**

Работа выполнена на кафедре энтомологии Биологического факультета  
Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук  
**Тишечкин Дмитрий Юрьевич**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук  
профессор  
**Голуб Виктор Борисович**  
(Воронежский государственный университет)

кандидат биологических наук  
**Попов Юрий Александрович**  
(Палеонтологический Институт РАН)

**Ведущая организация:**

**Зоологический Институт РАН**

Защита состоится «16» марта 2009 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании  
диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном  
университете имени М. В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские  
горы, МГУ, д. 1, стр. 12, Биологический факультет, ауд. М-1.  
Факс: (495) 939-4309

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического  
факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан «12» февраля 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Л. И. Барсова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** В настоящее время не вызывает сомнений, что вибрационная коммуникация развита у представителей многих отрядов насекомых. По мнению ряда авторов, именно этот способ акустической коммуникации является у насекомых преобладающим (Claridge, Drosopoulos, 2006).

В то же время, большинство существующих методик регистрации низкоамплитудных колебаний в твердых субстратах применимо исключительно в лабораторных условиях. Это заставляет исследователей ограничиваться в своей работе узким набором видов, которые можно легко собрать в природе или содержать в культуре. Подобный подход не позволяет составить адекватное представление о структуре сигналов и системы коммуникации в изучаемой группе в целом, а также делает крайне затруднительным проведение сравнительного анализа сигналов разных форм в таксономических и эволюционных исследованиях.

До настоящего времени исследование вибрационной коммуникации полужесткокрылых проводилось только зарубежными авторами. Большинство работ на эту тему выполнено на нескольких модельных видах, наиболее популярным из которых является *Nezara viridula* L. (Pentatomidae). В связи с этим до настоящего времени оставалось неизвестным, насколько широко распространена вибрационная коммуникация в различных семействах Heteroptera. На основании имеющихся фрагментарных данных было невозможно составить общее представление о структуре системы коммуникации, частотных и амплитудно-временных характеристиках сигналов, наборе их функциональных типов в разных таксонах Pentatomidae. Оставались неизученными возможности использования биоакустических признаков в систематике этой группы для различения криптических видов и выяснения таксономического статуса сомнительных форм видового ранга.

Актуальность исследования обусловлена также тем, что многие Pentatomidae являются экономически значимыми вредителями культурных растений (Heather et. al., 2002), а хищные представители семейства используются

в качестве агентов биологического метода борьбы с вредными насекомыми. Таким образом, расширение представлений о вибрационной сигнализации клопов-щитников носит не только теоретический интерес, но, в перспективе, и практический характер.

**Цель и задачи исследования.** Целью диссертации стало сравнительное исследование вибрационных сигналов клопов семейства Pentatomidae на примере представителей фауны европейской России, а также сравнение их сигналов и системы коммуникации с таковыми представителей близких семейств. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Зарегистрировать вибрационные сигналы представителей разных таксонов семейства Pentatomidae, а также видов из близких семейств Pentatomoidea: Coreidae, Cydnidae, Scutelleridae, Acanthosomatidae. Провести амплитудно-временной и частотный анализ полученных записей.

- Сравнить репертуар вибрационных сигналов представителей разных таксономических групп.

- Изучить влияние различных факторов на эмиссию сигналов, а именно: колебаний субстрата, паразитов, возраста и физиологического состояния особи.

- Оценить возможности использования сигналов в систематике Pentatomidae в качестве признака для различения близких таксонов. По возможности выявить наиболее надежные диагностические признаки в структуре сигналов.

- Изучить индивидуальную и географическую изменчивость сигналов.

**Научная новизна.** Работа представляет собой первое всестороннее сравнительное исследование вибрационных сигналов 32 видов полужесткокрылых из 6 семейств Pentatomomorpha.

Впервые изучены сигналы и связанное с ними поведение 21 вида из семейств: Pentatomidae (17 видов), Acanthosomatidae (2 вида), Cydnidae (1 вид) и Coreidae (1 вид), приведены осциллограммы и сонограммы сигналов.

Проведено первое исследование закономерностей разделения каналов вибрационной коммуникации у симпатрических видов полужесткокрылых.

Впервые у клопов описаны крыловые сигналы и сигналы протеста.

Изучено влияние вызываемых ветром и другими факторами вибрационных помех, температуры воздуха, возраста и физиологического состояния насекомых, а также паразитов на эмиссию сигналов.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Работа вносит вклад в изучение коммуникации, механизмов издавания вибрационных сигналов, факторов, влияющих на их эмиссию, изменчивости сигналов Heteroptera. Усовершенствование методики регистрации вибрационных сигналов полужесткокрылых открывает возможности их широкомасштабного сравнительного изучения, в том числе, для целей систематики. Материалы исследования могут найти применение в курсах общей энтомологии и экологии, читаемых в высших учебных заведениях, а также в практике защиты растений при разработке методов управления поведением насекомых.

**Апробация работы.** Результаты исследований представлены на Всероссийских конференциях студентов и аспирантов: XII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2005» (Москва, 2005), XIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006» (Москва, 2006), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2007» (Москва, 2007), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2008» (Москва, 2008), а также на заседании каф. энтомологии биологического факультета МГУ в декабре 2008 г. и на семинаре в Институте проблем передачи информации РАН в январе 2009 г.

**Публикации.** Материалы диссертации опубликованы в 8 научных работах, из которых: 3 – статьи из списка журналов, рекомендованных ВАК, 1 – статья в сборнике, 4 – тезисы докладов.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 109 страницах, иллюстрирована 50 рисунками и 8 таблицами. Текст работы состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Последний содержит 90 названий, в том числе 76 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор приносит глубокую благодарность заведующему кафедрой энтомологии д-ру биол. наук, проф. Р.Д. Жантиеву за внимание к работе, д-ру биол. наук, профессору С.Ю. Чайке и канд. биол. наук В.Ю.

Савицкому (каф. энтомологии МГУ) за критические замечания и ценные советы по тексту рукописи, д-ру биол. наук О.С. Корсуновской (каф. энтомологии МГУ) за ценные замечания и консультации, к.б.н. Ю.А. Попову (ПИН РАН) за помощь в определении представителей рода *Carpocoris*, заведующему досангским отделением Астраханской противочумной станции В. П. Булычеву за предоставление возможности работать на станции, Dr. Meta Virant-Doberlet (Department of Entomology, National Institute of Biology, Ljubliana, Slovenia), Dr. Raúl Laumann (Laboratorio de Bioecologia e Semioquimicos de Insectos Nucle Tematico de Controle Biologico Embara Recuros Geneticos e Biotecnologia, Brasilia) и Dr. A. Cokl (Department of Entomology, National Institute of Biology, Ljubliana, Slovenia) за предоставленные электронные версии работ и сотрудничество, А.А. Бенедиктову (каф. энтомологии) за всестороннюю помощь и поддержку на начальных этапах работы. Особую признательность автор выражает своему научному руководителю научному сотруднику кафедры энтомологии биологического факультета МГУ канд. биол. наук Д. Ю. Тишечкину за поддержку и помощь на всех этапах работы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

Долгое время объектами биоакустики насекомых были виды, издающие звуковые сигналы, распространяющиеся по воздуху. Изучение вибрационных сигналов началось значительно позднее. Первые данные об акустических сигналах полужесткокрылых были опубликованы в конце 70-х годов XX столетия (McDonald, 1979). Вскоре появились обзорные работы, в которых на основании изучения нескольких видов Pentatomidae делаются выводы относительно семейства в целом (Gogala, 1984).

Основная часть исследований по коммуникации наземных Heteroptera выполнена на одном модельном объекте – *Nezara viridula* L., не обитающем на территории России. Однако, имеющиеся данные заставляют предполагать, что и большинство других представителей данного семейства обладают хорошо развитой вибрационной сигнализацией.

На сегодняшний день изучены сигналы всего около 20 видов Pentatomidae, причем для половины из них есть лишь данные о существовании у них акустической коммуникации, а описания сигналов в литературе отсутствуют.

В настоящее время у наземных Heteroptera известно несколько механизмов эмиссии сигналов. По мнению иностранных авторов, представители Coreidae, Pentatomidae и Cydnidae продуцируют вибрационные сигналы тимбалами, образованными первыми двумя тергитами брюшка, однако, экспериментально эти данные были подтверждены только на нескольких видах Cydnidae – при нанесении на тергальные пластины воска они лишались способности издавать сигналы (Gogala, 1984). Стридуляцией различных частей тела друг о друга производят сигналы Aradidae, Piesmatidae, Reduviidae, Cydnidae (Gogala, 2006). Наименее специализированный способ издавания сигналов, тремуляция, то есть вибрация частями тела без их контакта с субстратом, обнаружен у Pygrrhocoridae, Cydnidae и Pentatomidae.

Для сигналов всех изученных видов характерны основные частотные максимумы в границах 100-200 Гц. Нижняя и верхняя границы частотного диапазона у разных видов варьируют в пределах от 20-30 до 700-800 Гц.

Анатомические и функциональные особенности виброрецепторов были изучены на модельном объекте – *N. viridula*. Вибрационные рецепторы этого вида делятся на воспринимающие высокие частоты и низкие. Низкочастотные рецепторы реагируют на вибрации в диапазоне 50-100 Гц. Высокочастотные, в свою очередь, подразделяются на два типа: воспринимающие вибрации в области около 200 Гц и в диапазоне 700-1000 Гц (Šokl, Virant-Doberlet, 2003).

Свойства субстрата оказывают большое влияние на характеристики сигнала и дальность его распространения. Показано, что с минимальными потерями энергии по растениям распространяются вибрации частотой от 100-200 до 500 Гц. Кроме того, при прохождении через субстрат сигнал может претерпевать значительные частотные искажения, характер которых зависит от физических свойств конкретной ветви или побега, на котором находится насекомое (Michelsen et al., 1982).

На вибрационную коммуникацию влияют и различные помехи, возникающие при механической активности насекомых, ветре и других явлениях,

вызывающих колебания субстрата. В частности, при сильном ветре сигнал может быть полностью заглушен помехами, и коммуникация становится невозможной.

## **Глава 2. Материал и методика**

Материалом для диссертации послужили записи сигналов полужесткокрылых инфраотряда Pentatomomorpha, сделанные в период с 2003 по 2007 год в различных районах европейской России: в Московской области, Нижнем Поволжье и Заволжье, на Черноморском побережье Кавказа. Были изучены вибрационные сигналы 32 видов из семейств Pentatomidae, Scutelleridae, Acanthosomatidae, Coreidae, Pyrrhocoridae и Cydnidae.

Для регистрации колебаний использовали монофонический пьезокристаллический адаптер ГЗК-661 или ГЗП-311. К установленной в штативе головке звукоснимателя с помощью резинового кольца крепилась веточка растения таким образом, чтобы иголка пьезоэлемента, слегка пружиня, находилась с ней в постоянном контакте. Сигнал с адаптера подавали на микрофонный вход звуковой платы компьютера через самодельный согласующий усилитель, сходный по схеме с предварительными усилителями, предназначенными для использования в электрофонах с пьезоэлектрическими звукоснимателями (Чистяков, 1984). В полевых условиях для записи сигналов использовали минидисковый рекордер Sony Walkman MZ-RH910.

Установка, укомплектованная минидисковым рекордером, портативна, имеет экономичное автономное энергопитание и предназначена специально для работы в экспедиционных условиях. По этим показателям она не имеет аналогов в мире, и в этом заключается ее принципиальное преимущество по сравнению со всеми зарубежными аналогами, поскольку они способны функционировать только в специально оборудованной лаборатории и не всегда обладают достаточной чувствительностью для регистрации сигналов мелких насекомых.

Обработка и анализ сигналов производились в программе Cool Edit Pro 2.0.

Статистическая обработка данных производилась в программах MatLab 5.3 и Stadia.



### **Глава 3. Описание вибрационных сигналов клопов и поведения при их эмиссии**

Во вводной части главы даны пояснения, касающиеся терминологии элементов амплитудно-временной структуры сигналов. Далее следуют описания сигналов 32 видов полужесткокрылых, выполненные по единому плану:

1. Перечисление мест и дат сбора материала с указанием температуры во время записи и числа изученных особей каждого пола.
2. Словесное описание сигналов разных функциональных типов с указанием значений основных временных и частотных параметров (длительности элементов и интервалов между ними, а также доминирующих частот).
3. Описание поведения, сопровождающего эмиссию сигналов.

На иллюстрациях для всех видов приводятся осциллограммы сигналов на разных скоростях развертки и сонограммы (динамические спектрограммы), показывающие изменение частотного спектра сигналов во времени.

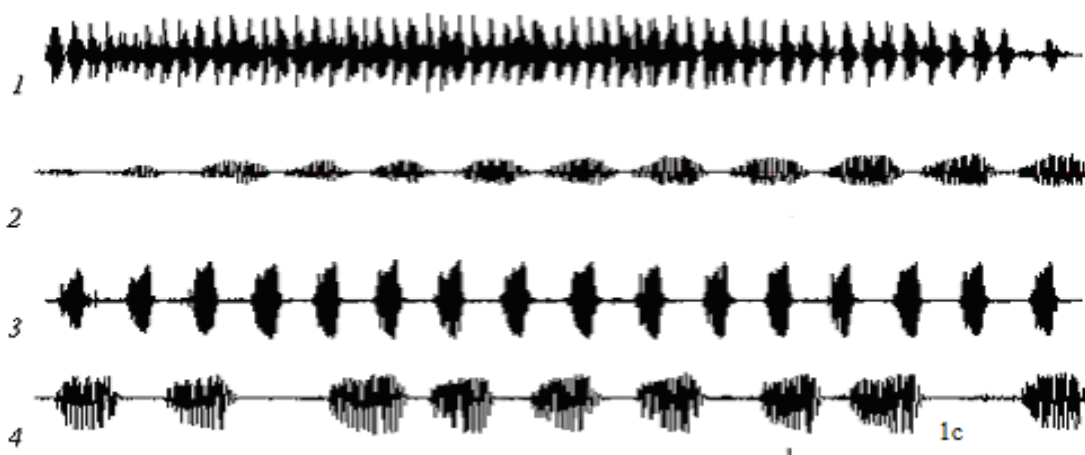
### **Глава 4. Обсуждение**

#### **4.1. Функциональные типы сигналов полужесткокрылых**

У различных представителей *Pentatomomorpha* нами были зарегистрированы следующие типы сигналов: конкурентные, призывные, сигналы ухаживания, сигналы протеста, агрегационные и крыловые сигналы.

*Конкурентные сигналы* издаются самцом при взаимодействии с конспецифическими особями своего пола. Эмиссия этих сигналов сопровождается ярко выраженным агрессивным поведением: насекомые интенсивно ощупывают друг друга антеннами и передними конечностями, пытаются сбросить противника со стебля, в результате чего на растении остается только один самец.

Сигналы представляют собой серии вибрационных посылок со стабильным периодом повторения (рис. 1). Частотный спектр большинства изученных сигналов линейчатый, занимающий диапазон от 40-70 до 400 Гц, с одним или двумя – тремя максимумами в области 70-200 Гц.

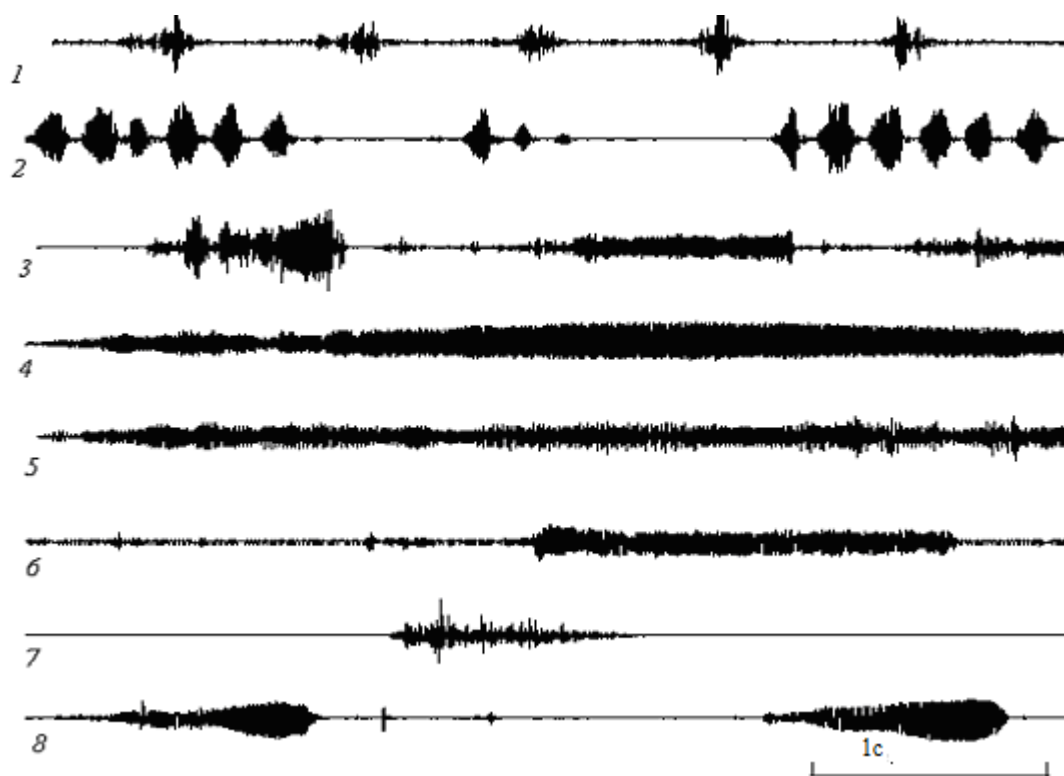


**Рис. 1.** Осциллограммы конкурентных сигналов клопов: 1 - *Carpocoris fuscispinus*, 2 - *Carpocoris purpuriepenis*, 3- *Aelia acuminata*, 4 - *Picromerus bidens*.

*Призывные сигналы* (рис. 2) издаются готовым к копуляции одиночным самцом для привлечения особей противоположного пола. Самец более активно издает сигналы на растении, где незадолго до этого находилась конспецифическая самка. Во время эмиссии сигнала насекомые остаются неподвижными.

Сигналы этого типа представляют собой одиночные вибрационные посылки различной длительности, реже – серии из 4-6 посылок. Интервалы между посылками, как и длительность самих посылок, могут значительно варьировать даже у одной особи. Частотный спектр изученных сигналов может быть как шумовым, так и линейчатым и занимает диапазон от 20-50 Гц до 600 Гц, с двумя – тремя максимумами в области 70-200 Гц.

У некоторых видов (*Zicrona caerulea*, *Graphosoma lineatum*, *Eurydema oleracea*, *Chlorochroa pinicola*, *Ch. juniperina* и др.) призывный сигнал также выполняет функции сигнала ухаживания, поскольку издается как одиночным самцом, так и самцом, находящимся рядом с самкой, причем, после эмиссии сигнала самец нередко предпринимает попытку копуляции. Таким образом сигналы могут являться полифункциональными.

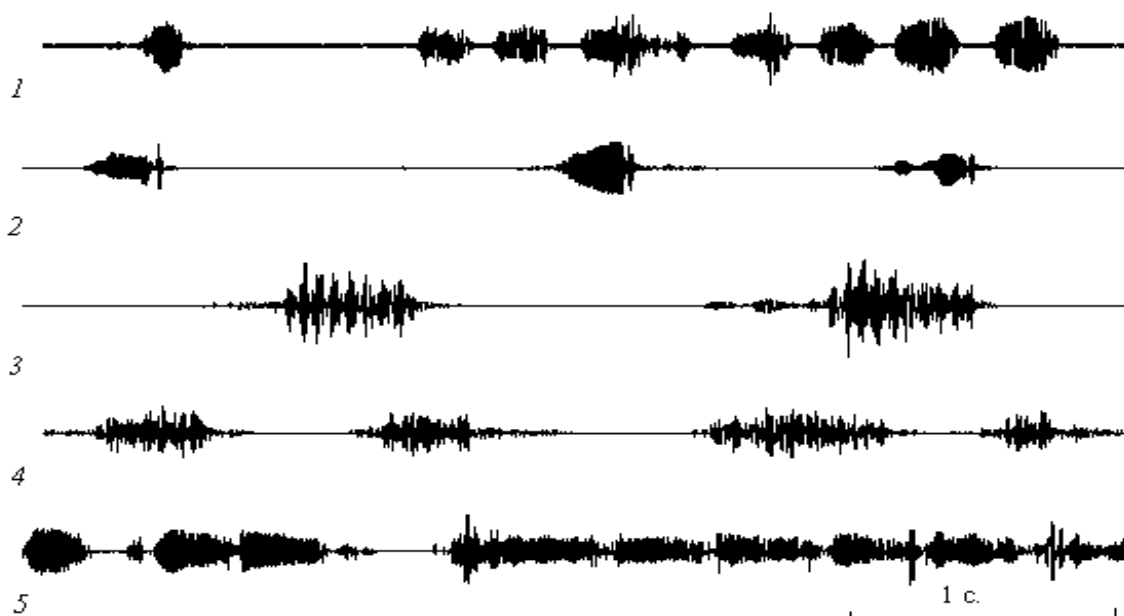


**Рис. 2.** Осциллограммы призывных сигналов клопов: 1- *Stibaropus henkei*, 2 - *Palomena prasina*, 3 - *Graphosoma lineatum*, 4 - *Chlorochroa pinicola*, 5 - *Eurydema oleracea*, 6 - *Zicrona caerulea*. 7 - *Tritomegas bicolor*, 8- *Pentatoma rufipes*.

*Агрегационные сигналы.* Сигналы этого типа обнаружены нами только у одного вида - *Spathocera laticornis* (Coreidae). По функциональному значению они близки к призывным, но служат для образования группы особей, а не пары. В отличие от типичных призывных сигналов, агрегационные сигналы издают как самцы, так и самки, после чего насекомые собираются в группу, в которой уже не демонстрируют акустической активности. Если насекомое удалить из группы и поместить отдельно, оно снова начинает издавать данный сигнал. Следует отметить, что представителей данного вида мы всегда находили в природе скоплениями по 6-10 и более особей. Сигналы этого типа представляют собой одиночные вибрационные послышки. Частотный спектр агрегационных сигналов шумовой и занимает диапазон от 20-50 Гц до 400 Гц.

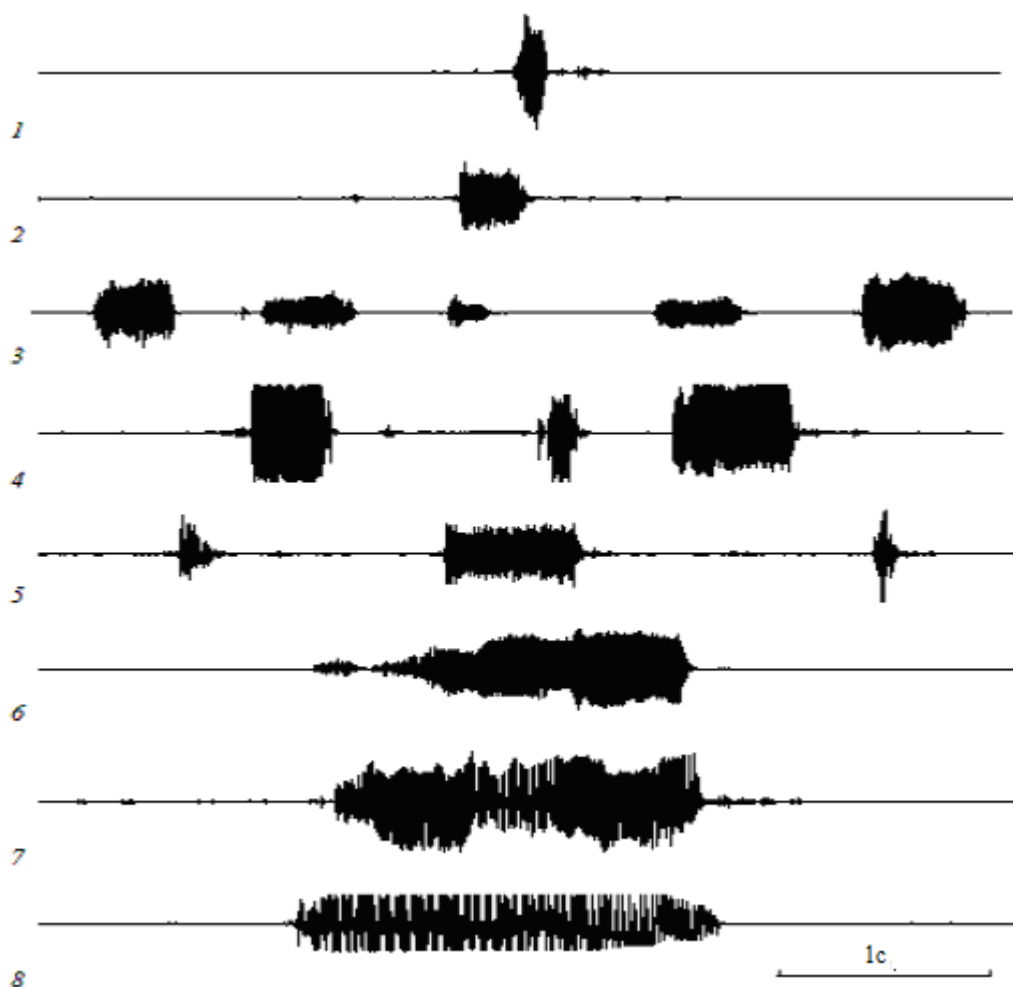
*Сигналы ухаживания* (рис. 3). Издаются самцами, находящимися рядом с самкой, непосредственно перед попыткой копуляции. Во время эмиссии сигнала самец перемещается вокруг самки и ощупывает ее антеннами; самка в этот

момент, как правило, остается неподвижной. Сигналы могут состоять как из одиночных вибрационных посылок, издаваемых тремуляцией брюшка, так и из нескольких компонентов, продуцируемых при помощи вибрации и ударов брюшка. Частотный спектр сигналов может быть как шумовым, так и линейчатым и занимает диапазон от 20-400 Гц до 600 Гц, с одним – тремя максимумами в области 20-200 Гц.



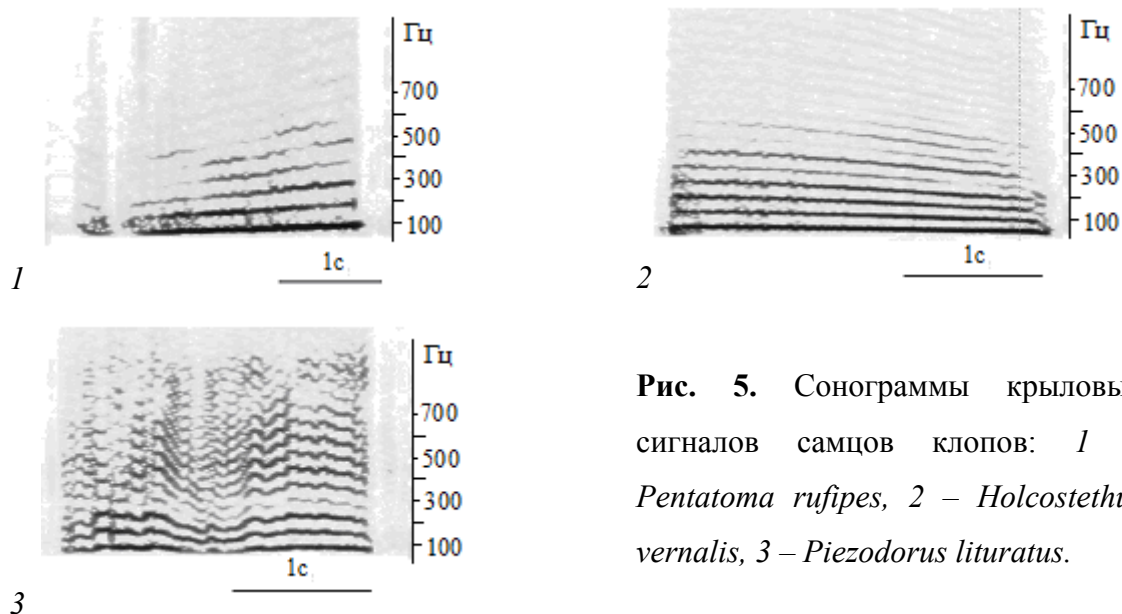
**Рис. 3.** Осциллограммы сигналов ухаживания клопов: 1 - *Carpocoris fuscispinus*, 2 - *Aelia acuminata*, 3 - *Palomena prasina*, 4 - *Eurygaster testudinarius*, 5 - *Coreus marginatus*.

Следующую группу образуют так называемые *крыловые сигналы*, генерируемые за счет вибрации крыльев (рис. 4). Они издаются самцами в присутствии других самцов и могут предшествовать конкурентным сигналам. Ранее издаваемые в аналогичной ситуации так называемые «предконкурентные сигналы» были известны только у некоторых цикадовых; у полужесткокрылых они описаны впервые. Сигналы представляют собой вибрационные посылки с сильно варьирующим периодом повторения. Частотный спектр изученных сигналов линейчатый с множеством гармоник в диапазоне от 70 до 700-800 Гц, иногда достигает границы 1,5 кГц.



**Рис. 4.** Осциллограммы крыловых сигналов самцов клопов: 1 - *Troilus luridus*, 2 - *Carpocoris fuscispinus*, 3 - *Elasmucha grisea*, 4 – *Palomena viridissima*, 5 - *Dolycoris baccarum*, 6 - *Pentatoma rufipes*, 7 - *Piezodorus lituratus*, 8 - *Holcostethus vernalis*.

Близкие по амплитудно-временной структуре крыловые сигналы разных видов могут хорошо различаться по характеру частотной модуляции. Так, например, осциллограммы сигналов – *Pentatoma rufipes*, *Holcostethus vernalis*, и *Piezodorus lituratus* (рис. 4, 6-8) большей частью сходны между собой, тогда как их сонограммы видоспецифичны (рис. 5).



**Рис. 5.** Сонограммы крыловых сигналов самцов клещей: 1 – *Pentatoma rufipes*, 2 – *Holcostethus vernalis*, 3 – *Piezodorus lituratus*.

Сигналы протеста (рис. 6) издаются нерцептивной самкой в ответ на попытки ухаживания самца. Сигналы продуцируются скользящими ударами нижней поверхности брюшка из стороны в сторону о субстрат и представляют собой вибрационные послышки неопределенной длительности с шумовым спектром, занимающим диапазон от 20 до 400-500 Гц.



**Рис. 6.** Осциллограмма ударного сигнала протеста самки *Pentatoma rufipes*.

Наиболее разнообразен репертуар вибрационных сигналов у Pentatomidae. Он включает в себя конкурентные, крыловые, призывные сигналы, сигналы ухаживания и протеста. У Scutelleridae и Coreidae обнаружены призывные сигналы и сигналы ухаживания. У Acanthosomatidae зарегистрированы только крыловые сигналы самцов, у Cydnidae - призывные сигналы.

Среди изученных нами Pentatomidae наиболее богатым репертуаром вибрационных сигналов обладают Pentatominae. У них нами были зарегистрированы сигналы следующих типов: конкурентные, крыловые, призывные, сигналы ухаживания и протеста.

В то же время, некоторые виды из этого подсемейства (*Chlorochroa pinicola*, *Ch. juniperina*, *Eurydema oleracea*) по числу функциональных типов сигналов

сходны с представителями Podopinae. У них обнаружены только призывные сигналы самцов. Сходство между ними наблюдается и в структуре сигналов. Призывные сигналы этих видов представляют собой относительно продолжительные вибрационные посылки с линейчатым спектром. Подобные сигналы издает и представитель Asopinae - *Zicrona caerulea* L.

Другие Asopinae издают вибрационные сигналы двух типов: конкурентные сигналы и призывные сигналы самцов. В наших экспериментах представители этого подсемейства издавали сигналы только при наличии на растении конспецифических особей. При колебаниях субстрата, вызванных перемещением кормового объекта или манипуляциями экспериментатора, насекомые прекращали эмиссию сигнала.

В отличие от Pentatominae, Asopinae не используют для внутривидовой коммуникации крыловые сигналы. Также в поведении насекомых отсутствовали демонстрационные реакции с использованием крыльев.

Изученные нами представители Coreidae резко различаются по структуре системы коммуникации. У *Coreus marginatus* зарегистрированы сигналы двух типов: призывные и сигналы ухаживания. Также у данного вида в природе наблюдали демонстрационные реакции с использованием крыльев, сопровождавшиеся звуковыми сигналами. В целом акустическое поведение данного вида сходно с таковым Pentatominae. В отличие от *C. marginatus*, у *S. laticornis* зарегистрированы лишь агрегационные сигналы, причем издают их не только самцы, но и самки.

Сходные типы сигналов самцов и поведение при их эмиссии наблюдается и у видов из семейства Scutelleridae. У представителей Cydnidae нами зарегистрированы лишь призывные сигналы, издаваемые при помощи тремулляции. Acanthosomatidae издают только связанные с конкурентным поведением крыловые сигналы.

Таким образом, среди изученных нами представителей разных таксонов наиболее развитой вибрационной сигнализацией обладают Pentatomidae. При этом репертуар сигналов может различаться у представителей одного подсемейства, но всегда сходен у видов одного рода.

## 4.2. Механизмы эмиссии сигналов Pentatomomorpha

У изученных представителей разных семейств нами обнаружены различные способы эмиссии вибрационных сигналов. По мнению иностранных авторов (Gogala, 2006), основными органами эмиссии вибрационных сигналов у клопов являются тергальные тимбалы, образованные первыми двумя тергитами брюшка, однако экспериментально эти данные были подтверждены лишь на нескольких видах Cydnidae.

В наших экспериментах представители Pentatomidae (*Carpocoris fuscispinus*, *G. lineatum*, *Palomena prasina*) и Coreidae (*C. marginatus*) при покрытии первых двух тергитов брюшка тонким слоем стеарина не лишались способности издавать вибрационные сигналы. Необходимо отметить, что амплитудно-временной рисунок сигнала при этом не претерпевал изменений. Таким образом, вопрос о тимбальном механизме эмиссии сигналов у большинства видов клопов следует считать открытым.

Следующий механизм эмиссии вибрационных сигналов – тремюляционный. Сигналы производятся как при тремюляции отдельных частей тела насекомого, так и путем тремюляции всего тела. Тремюляция всем телом обнаружена нами у Cydnidae и Pyrrhocoridae, а брюшком – у Pentatomidae.

Ударный механизм эмиссии сигналов обнаружен нами у самок большинства изученных видов Pentatomidae. Сигналы производятся ударами брюшком о субстрат из стороны в сторону.

Некоторые Pentatomidae, Acanthosomatidae и Coreidae издают сигналы с помощью вибрации крыльев.

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 неотличимы от вибраций, вызываемых перемещением насекомого по субстрату, а их амплитудно-временной рисунок не имеет видоспецифичных признаков. Можно сделать вывод, что эти колебания не несут функции коммуникационных сигналов, а являются шумами, сопровождающими механическую активность насекомых.



### **4.3. Изменчивость амплитудно-временных характеристик сигналов**

В первой части раздела обсуждаются возможности использования разных параметров сигналов в систематике полужесткокрылых.

В зависимости от репертуара и структуры сигналов изученные нами виды можно разделить на две группы. Первую из них образуют виды, издающие полифункциональные продолжительные монотонные посылки (*Ch. pinicola*, *Ch. juniperina*, *Eu. ornata*, *Eu. oleracea*, *G. lineatum*, *G. semipunctatum*). Единственным видоспецифическим амплитудно-временным параметром подобных сигналов является их длительность.

Вторую группу составляют виды, издающие сигналы нескольких типов, например, представители родов *Carpocoris* и *Aelia*. Их сигналы имеют достаточно сложную и стабильную амплитудно-временную структуру и нередко состоят из ритмически повторяющихся элементов. В этом случае в качестве таксономического признака может быть использована как длительность самих посылок, так и период их повторения или продолжительность интервалов между ними. При этом у ряда видов видоспецифическими признаками обладают не только призывные сигналы, служащие для распознавания особи своего вида, но и сигналы других типов, в частности, конкурентные (рис. 1).

Сравнение сигналов разных особей из одной географической точки показало, что наиболее стабильным параметром сигнала является длительность посылки. Различия между сигналами особей из разных районов Московской области и из удаленных друг от друга популяций (например, из Московской обл. и Нижнего Поволжья) имеют один и тот же порядок. Таким образом, с увеличением расстояния между географическими точками степень различий между сигналами не меняется, то есть географической изменчивости сигналов полужесткокрылых выявить не удастся. Сходные данные получены и на других насекомых, в частности, на саранчовых, у которых структура сигнала может оставаться неизменной на протяжении многих сотен и даже тысяч километров ареала (Vedenina, Bukhvalova, 2001).

### **4.4. Сравнительный анализ вибрационных сигналов близких видов**

В настоящее время характеристики звуковых и вибрационных сигналов широко используются в систематике для различения близких видов в различных

группах насекомых, причем в некоторых случаях они являются единственным надежным видовым признаком. Однако в последние годы появляется все больше данных о том, что сигналы разных видов могут быть сходны по амплитудно-временным и частотным характеристикам. Обычно такие виды аллопатричны или встречаются в разных биотопах, что позволяет им избегать конкуренции за каналы акустической связи (Bukvalova, 2006). У насекомых, использующих вибрационную коммуникацию, виды, издающие сходные сигналы, могут встречаться и в одном биотопе, если они питаются на разных растениях и не вступают в акустический контакт (Tishechkin, 2006).

Для выяснения закономерностей разделения каналов вибрационной коммуникации у полужесткокрылых нами был проведен сравнительный анализ сигналов в нескольких группах близких видов.

Первую из них образуют представители рода *Carpocoris*. Виды этого рода внешне трудноразличимы, и единственным надежным признаком для их определения является строение гениталий самцов. Они обладают значительной экологической пластичностью и часто встречаются совместно в одном биотопе и даже на одном растении, то есть потенциально могут воспринимать сигналы друг друга. Сигналы трех изученных видов различаются по длительности, и даже крайние значения этого параметра у них не перекрываются. Различия ярко выражены и в частотной структуре сигналов. Так например, в сигнале *C. fuscispinus* отчетливо выделяются три гармоники, а в сигнале *C. pudicus* – только одна.

Аналогичные результаты получены также для *Graphosoma lineatum* и *G. semipunctatum*, которые могут встречаться совместно в некоторых частях ареала. При сходстве амплитудно-временного рисунка сигналов их частотные параметры сильно различаются: у *G. lineatum* спектр сигнала линейчатый с хорошо выраженными тремя гармониками, а у *G. semipunctatum* – шумовой.

Если у представителей предыдущих родов наблюдаются лишь различия в структуре сигналов, то у видов рода *Eurydema* сильно различается не только длительность сигналов, но и поведение при их эмиссии. У *E. ornata* эмиссия сигналов сопровождается сложным комплексом поведенческих реакций,

например демонстрацией крыльев. Особи *E. oleracea* во время эмиссии сигнала остаются неподвижными.

Таким образом, сигналы видов, потенциально вступающих в акустический контакт, различаются по амплитудно-временным и/или по частотным характеристикам, что позволяет использовать особенности их структуры в систематике в качестве диагностического признака. Кроме того, иногда наблюдаются межвидовые различия в поведении, сопровождающем эмиссию сигналов.

В отличие от видов, рассмотренных выше, представители рода *Chlorochroa* могут встречаться в одном биотопе, но при этом являются монофагами: *Ch. pinicola* питается на *Pinus sylvestris*, а *Ch. juniperina* – на *Juniperus communis*. В наших опытах насекомые издавали сигналы только на своем кормовом растении, а растения других видов сразу покидали. Сигналы этих видов сходны по частотным характеристикам, а их единственное различие состоит в том, что средняя длительность вибрационной посылки у *Ch. pinicola* составляет 3,2 с, а у *Ch. juniperina* – 1,3 с.

В то же время, сигналы обоих видов представляют собой монотонные посылки без выраженной амплитудно-временной модуляции, сходные по основной частоте. Очевидно, что при наложении подобных сигналов друг на друга они могут полностью сливаться. Таким образом, при совместном обитании этих видов на одном растении распознавание конспецифического сигнала было бы крайне затруднено. Теоретически, более сильно это будет препятствовать коммуникации *Ch. juniperina*, так как его сигнал имеет меньшую продолжительность и может быть полностью заглушен более длительным сигналом *Ch. pinicola*.

Показано, что в других группах животных (птицы, бесхвостые амфибии) симпатрические виды, издающие сходные по физическим характеристикам сигналы, предпочитают разные станции или различаются по времени акустической активности. При использовании вибрационных сигналов акустическая активность видов, обитающих в одном биотопе, может совпадать во времени, при условии, что эти виды поют на разных субстратах, в частности, на разных кормовых растениях.

По нашему мнению, это явление представляет собой еще один пример разделения каналов связи в сообществах насекомых, использующих акустическую коммуникацию.

#### **4.5. Влияние различных факторов на акустическую активность клопов**

На акустическую активность Heteroptera оказывают влияние различные факторы: температура воздуха, возраст и физиологическое состояние особи, колебания субстрата. Кроме того, наши наблюдения показывают, что у некоторых видов клопов наибольшая акустическая активность наблюдается в начале теплого сезона (май-июнь) и в конце (конец августа-сентябрь). Лишь некоторые виды, например, *Gr. lineatum*, сохраняют акустическую активность на протяжении всего сезона.

В наших исследованиях большинство записей сделано при температуре 18-25 °С, причем наибольшая акустическая активность наблюдалась при температуре 22-24 °С. При более низких температурах насекомые сигналов не издавали, лишь при перемещении по субстрату и потираниях конечностями у них регистрировали тихие одиночные вибрационные послышки.

Акустическую активность не демонстрируют недавно перелинявшие на имаго особи. Так у *G. lineatum*, *C. marginatus*, *P. prasina* и *E. oleracea* вибрационные сигналы регистрировали не ранее, чем через восемь часов после имагинальной линьки.

После копуляции акустическая активность снижается, а иногда и совсем пропадает у представителей обоих полов. Например, самцы *C. fuscispinus* после копуляции не проявляют акустической активности в течении шести - восьми часов, а самки издают только сигнал протеста при попытках ухаживания со стороны самцов и повторно спариваются не ранее, чем через два - четыре дня.

Показано, что колебания субстрата, вызываемые различными факторами, могут оказывать существенное влияние на эмиссию вибрационных сигналов. Наиболее ярко это выражено у Asopinae. Все изученные нами представители этого подсемейства прекращали эмиссию сигнала при любых посторонних колебаниях субстрата, даже при перемещении по нему другой особи своего вида. Вероятно, это связано с тем, что все виды данного подсемейства – хищники, и их

сигналы могут демаскировать их перед потенциальной жертвой. Явление «взаимного подслушивания» описано и у представителей других групп насекомых; например, у Hymenoptera паразитоид может искать жертву, ориентируясь по колебаниям субстрата, а жертва – воспринимать его сигналы (Casas, Christelle, 2006).

В отличие от Asopinae, представители Pentatominae и Podopinae могут продолжать эмиссию сигнала при достаточно сильных колебаниях субстрата, почти полностью заглушающих сигнал.

При этом, у особей *E. ornata* из разных популяций были выявлены различия в реакции на помехи, вызываемые ветром. Запись сигналов этого вида велась в полевых условиях. Самцы, собранные на Черноморском побережье Краснодарского края на обдуваемых ветром склонах, прекращали эмиссию сигналов при любых колебаниях субстрата, вызванных ветром. При этом они замирали и прижимались к стеблю даже при слабом ветре, помехи от которого не перекрывали шумов, вызываемых перемещением насекомых по субстрату. В то же время, особи этого вида из Саратовской области пели и при наличии ветра.

Известно, что другие насекомые, использующие вибрационную коммуникацию, например, цикадовые, при порывах ветра сигналов не издают и поют только в периоды затишья (Tishechkin, 2007). Возможно, в данном случае наблюдается сходная ситуация: при ветре насекомые замолкают, так как существует вероятность, что период затишья закончился. В другой популяции, расположенной в местности, где сильный ветер, как правило, отсутствует, насекомые на такие помехи не реагируют.

На примере *Coreus marginatus* показано, что личинки паразитических двукрылых (Diptera, Tachinidae) не оказывают влияния на акустическую активность полужесткокрылых. Различий в частотной и амплитудно-временной структуре вибрационных сигналов здоровых и зараженных особей также выявлено не было.

## Выводы

1. Впервые проведено сравнительное исследование вибрационных сигналов 32 видов полужесткокрылых, принадлежащих к семействам Pentatomidae, Cydnidae, Acanthosomatidae, Scutelleridae, Coreidae и Pyrrhocoridae. Сигналы 21 вида описаны впервые.

2. Все изученные виды используют вибрационные сигналы для внутривидовой коммуникации, причем сигналы издают как самцы, так и самки.

3. Все сигналы изученных видов Pentatomidae и представителей близких семейств характеризуются полосой частот от 20 до 1500 Гц. Частотные спектры сигналов могут быть как шумовыми, так и линейчатыми.

4. Сигналы большинства близких видов обладают видоспецифическими частотными и амплитудно-временными характеристиками, что позволяет успешно использовать их в диагностических целях. Сходные по амплитудно-временной структуре сигналы разных видов могут хорошо различаться по характеру частотной модуляции.

5. Репертуар вибрационных сигналов у представителей разных видов различен и может включать от одного до трех типов сигналов. Наибольшее число типов сигналов обнаружено у представителей подсемейства Pentatominae. Впервые у клопов описаны крыловые сигналы и сигналы протеста.

6. Показано, что сигналы симпатрических видов, встречающихся на одном кормовом растении, всегда различаются по физическим параметрам, в то время как у форм, связанных с разными кормовыми растениями, то есть не вступающими в акустический контакт друг с другом, они могут не иметь четких различий.

7. У изученных видов полужесткокрылых не было выявлено географической изменчивости сигналов.

8. Колебания субстрата, вызванные ветром, механической активностью других особей и прочими факторами, могут оказывать существенное влияние на акустическую активность некоторых видов полужесткокрылых.

9. Особи *Coreus marginatus* (Coreidae), зараженные паразитическими двукрылыми семейства Tachinidae, сохраняют акустическую активность. Их сигналы практически не отличаются по амплитудно-временному рисунку от сигналов здоровых особей.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

- 1. Шестаков Л. С., 2005.** Виброакустическая сигнализация клопов-щитников (Heteroptera, Pentatomomorpha) // Биотехнология – охране окружающей среды. М.: Графикон – принт. С. 564-565.
- 2. Шестаков Л. С., 2005.** Вибрационная коммуникация клопов-щитников инфраотряда Pentatomomorpha // Тезисы докладов XII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2005». М.: МАКС Пресс. С. 257.
- 3. Шестаков Л. С., 2006.** Виброакустическая коммуникация полужесткокрылых подотряда Pentatomomorpha европейской части России // Тезисы докладов XIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006». М.: МАКС Пресс. С. 251.
- 4. Шестаков Л. С., 2007.** Сравнительный анализ репертуара вибрационных сигналов клопов-щитников семейства Pentatomidae (Heteroptera) // Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2007». Тезисы докладов. М.: МАКС Пресс. С. 93.
- 5. Шестаков Л. С., 2008.** Новые данные о вибрационной коммуникации клопов-щитников Pentatomomorpha (Heteroptera) европейской части России // Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2008». Тезисы докладов. М.: МАКС Пресс. С. 108.
- 6. Шестаков Л.С., 2008.** К изучению вибрационных сигналов клопов-щитников (Heteroptera, Asopinae) европейской части России // Зоол. ж. Т. 87. № 1. С. 36-41.
- 7. Шестаков Л.С., 2009.** Вибрационные сигналы двух видов полужесткокрылых сем. Coreidae (Heteroptera) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 53-54.
- 8. Shestakov L. S., 2008.** Studies of vibratory signals in pentatomid bugs (Heteroptera, Asopinae) from European Russia // Entomological Review. Vol. 88. No. 1. P. 20–25.