

УДК 595.728:591.582.2

**ЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ И РАСПОЗНАВАНИЕ  
ПРИЗЫВНОГО СИГНАЛА У КУЗНЕЧИКА  
*ISOPHYA GRACILIS* MIR.  
(ORTHOPTERA, PHANEROPTERIDAE)**

О.С. Корсуновская

Самцы кузнечика *Isophya gracilis* Mir. издают призывный сигнал, состоящий из двух пульсов длительностью 46–70 мс (в среднем 59 мс, SD = 13,7) и 128 мс (SD = 10,6) соответственно. Пауза между ними продолжается 138–209 мс (в среднем 160 мс, SD = 32) (Ставропольская популяция, запись при 26°C). Самки отвечают на конспецифический сигнал (КС) самца короткими щелчками после окончания второго пульса КС. В этологических экспериментах изучали фонотаксис и звуковые ответы самок при стимуляции моделями КС с изменяемыми временными параметрами. Было показано, что однокомпонентные сигналы, длительность которых вдвое превышает соответствующий параметр второго пульса КС, или модели КС, в которых второй пульс вдвое превышает по длительности второй пульс естественного сигнала, не вызывают фонотаксиса. Другие модели КС вызывают фонокинетическую реакцию самок, но ее длительность превышает таковую при стимуляции КС. Стимулы, представленные только первыми пульсами КС или первым пульсом КС и вторым, еще более коротким (20 мс) пульсом, как правило, не вызывают фоноответа самок. Предполагается, что распознавание КС в центральной нервной системе самок *I. gracilis* основывается на временной и(или) пространственной суммации возбуждения и активности тормозных элементов, которые активируются пульсами большей, чем в КС, длительности. Последние могут срабатывать либо с временной задержкой, либо как off-элементы, в результате чего подавляется ответная реакция самки.

**Ключевые слова:** прямокрылые, кузнечики, *Isophya gracilis*, звуковые сигналы, акустическое поведение, распознавание.

Древнесредиземноморский род *Isophya* (Phaneropteridae) включает около 80 видов, распространенных преимущественно в Центральной и Южной Европе и на Кавказе. Необходимость тщательного исследования звуковых сигналов обусловлена сложностью дискриминации этих кузнечиков по морфологическим признакам. У представителей рода *Isophya* акустические сигналы издают как самцы (призывные звуки), так и самки (ответные сигналы). Сигналы самцов изученных видов, обитающих в Восточной Европе и на Кавказе, представлены одним пульсом – звуковой посылкой, возникающей при полном сдвигании надкрылий, либо состоят из двух компонентов: двух пульсов, пульса и щелчков (одиночного или серии).

Самцы *Isophya gracilis* Mir., распространенной в Предкавказье и на Северном Кавказе, продуцируют призывный сигнал в виде двух пульсов разной длительности (рис. 1). Самки отвечают самцам одним или несколькими щелчками с задержкой относительно окончания второго пульса. В результате экспериментов на

*I. modesta rossica* (Жантiev, Дубровин, 1977; Жантiev, Корсуновская, 1986) было установлено, что для опознания конспецифического сигнала достаточно только первого пульса. Самка выходит к самцу, не издавая, однако, ответных сигналов. Ее звуковой ответ запускается вторым компонентом призывного сигнала самца. Подобная специализация разных частей сложного акустического сигнала известна также у представителей североамериканских и австралийских родов листовых кузнечиков (Spooner, 1964, 1995; Bailey, Field, 2000; Walker et al., 2003; Walker, 2004).

Цель нашей работы состояла в выяснении информативного значения временных параметров призывного сигнала *I. gracilis* при его опознании самками.

#### Материал и методы

Самцы и самки *Isophya gracilis* Mir. для поведенческих экспериментов и аудиозаписи были собраны в Ставрополе, окрестностях Крымска и в Цейском заповеднике (Северная Осе-

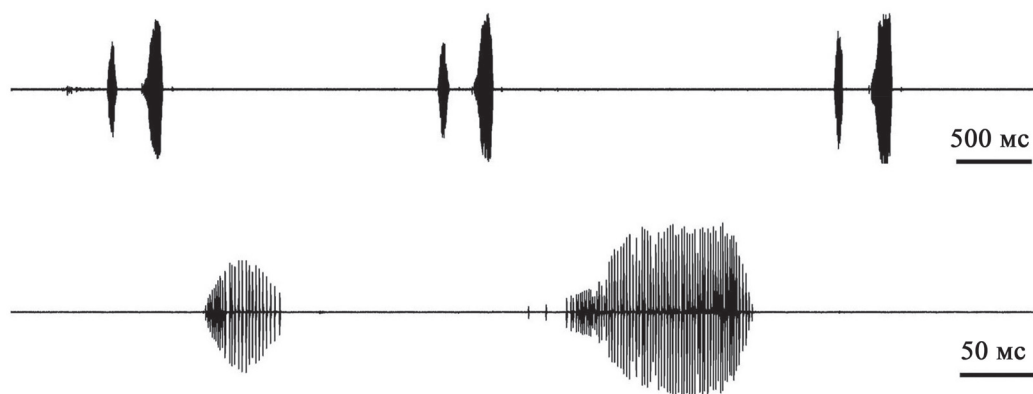


Рис. 1. Осциллограммы призывного сигнала самца из окрестностей Крымска при разных скоростях развертки (температура при записи 25°C)

тия). Звуки самцов регистрировали с помощью микрофона «4135» фирмы «Bruel&Kjaer» или «МК-301» фирмы «RFT» и усилителей «2604» («Bruel&Kjaer») и «000017» («RFT»). Микрофон устанавливали в 10 см от поющего самца. Цифровые записи осуществляли с помощью АЦП L305 и L 14-440 фирмы «L-card» (Россия) (частота дискретизации 58 864, 14 2857 и 100 000 Гц). Обработку сигналов и результатов этологических опытов проводили на компьютере в программах CoolEdit Pro, MiniAnalysis и Origin 6.0.

При изучении фонотаксиса использовали сетчатый садок 30×30×150 см, разделенный подъемными перегородками на 3 камеры длиной 60, 30 и 60 см. Насекомых помещали в среднюю камеру (30×30×30 см), где находился букет травянистых растений в качестве источника корма и убежища. У одного из торцов садка устанавливали громкоговоритель, через который транслировали записи конспецифических призывных сигналов и их моделей, сформированных в программе CoolEdit Pro. После того как перегородки были убраны, насекомые получали возможность двигаться вдоль продольной оси садка. Кузнечикам один раз в 2–3 с предъявляли звуковой сигнал и регистрировали их ответную реакцию – как звуковую, так и локомоторную. Интенсивность звука, измеренная у выхода из центральной камеры садка, составляла 100 дБ, что соответствовало интенсивности призывного сигнала самца на расстоянии 10 см.

В качестве моделей использовали следующие сигналы:

- 1) конспецифический сигнал (КС) с длительностью первого пульса 50 мс, второго пульса 140 мс, интервала между ними 190 мс;
- 2) только первый пульс КС;
- 3) два пульса, первый из которых и межпуль-

совый интервал соответствуют КС, второй пульс укорочен (20 мс);

4) один пульс, длительность которого вдвое (270 мс) превышает длительность второго пульса КС;

5) два пульса (длительность которых соответствует продолжительности первого пульса КС), разделенные увеличенным вдвое по сравнению с КС интервалом (394 мс);

6) два пульса с длительностью, соответствующей длительности первого пульса КС, разделенные таким же интервалом как в КС;

7) только второй пульс КС;

8) два пульса, длительность первого из которых соответствует длительности первого пульса КС, а второго – удвоенной длительности второго пульса КС (270 мс); длительность интервала между ними равна соответствующему параметру КС;

9) два вторых пульса КС, разделенные интервалом, равным по длительности соответствующему параметру КС.

При выполнении работы было использовано 12 особей кубанской изофии, запись звуков производилась при температуре 23–26°C, поведенческие эксперименты – при 25°C.

## Результаты и обсуждение

### Фонотаксис самок

Призывный сигнал у самцов из разных популяций несколько различается. Так, у насекомых из окрестностей Крымска при 25°C длительность первого, второго пульсов и интервала между ними составляет в среднем 50 мс (SD = 13,2), 128 мс (SD = 12,9) и 202 мс (SD = 22,7) соответственно, длительность данных параметров при 26°C у ставропольских особей составляла от 46 до 70 мс (среднее значение 59 мс, SD = 13,7),

128 мс (SD = 10,6) и 138–209 мс (среднее значение 160 мс, SD = 32) соответственно. Доминирующая частота в спектре ~18 кГц.

КС и все тестовые модели, за исключением четвертой и восьмой, вызывают фонотаксис самок, однако их эффективность различна. При предъявлении КС и моделей из двух первых пульсов, один из которых может быть укорочен, или из первых пульсов, разделенных удвоенным интервалом (модели 3, 5, 6), к источнику сигнала идут все самки, причем минимальное зарегистрированное время в пути увеличивается по сравнению с аналогичным параметром при предъявлении КС незначительно (24, 32 и 17 с соответственно).

При стимуляции моделями, представленными либо только первым, либо только вторым пульсом КС, фонотаксис регистрируется не у всех реактивных самок, при этом время в пути до источника может превышать 2 мин. Сходная картина наблюдается и при предъявлении модели, состоящей из двух вторых пульсов КС: фонотаксис демонстрируют не все самки, а время, затрачиваемое для достижения источника звукового сигнала, увеличивается как минимум до 50 с.

### Звуковые ответы самок

Как было указано ранее, самка *Isophya modesta rossica*, услышав КС самца, выходит ему навстречу и, приблизившись к нему на такое расстояние, чтобы стал слышен более тихий второй компонент сигнала, начинает отвечать ему. После этого самец, установив с ней акустический контакт, также начинает двигаться в ее сторону (Жантеев, Дубровин, 1977). У *I. gracilis* интенсивность обоих компонентов КС одинакова, поэтому самка одновременно начинает издавать ответные щелчки и двигаться к самцу. Для того чтобы выяснить, какой именно элемент сигнала стимулирует фонотаксис самки, мы провели эксперименты с моделями, в которых по очереди исключали первый и второй компоненты сигнала и меняли длительность его структурных элементов. В результате были получены данные, обобщенные на рис. 2.

Оказалось, что только первый (короткий) пульс КС, так же как и модель из двух пульсов, второй из которых короче первого по длительности, как правило, не вызывают ответа самок. Более эффективными оказываются модели,

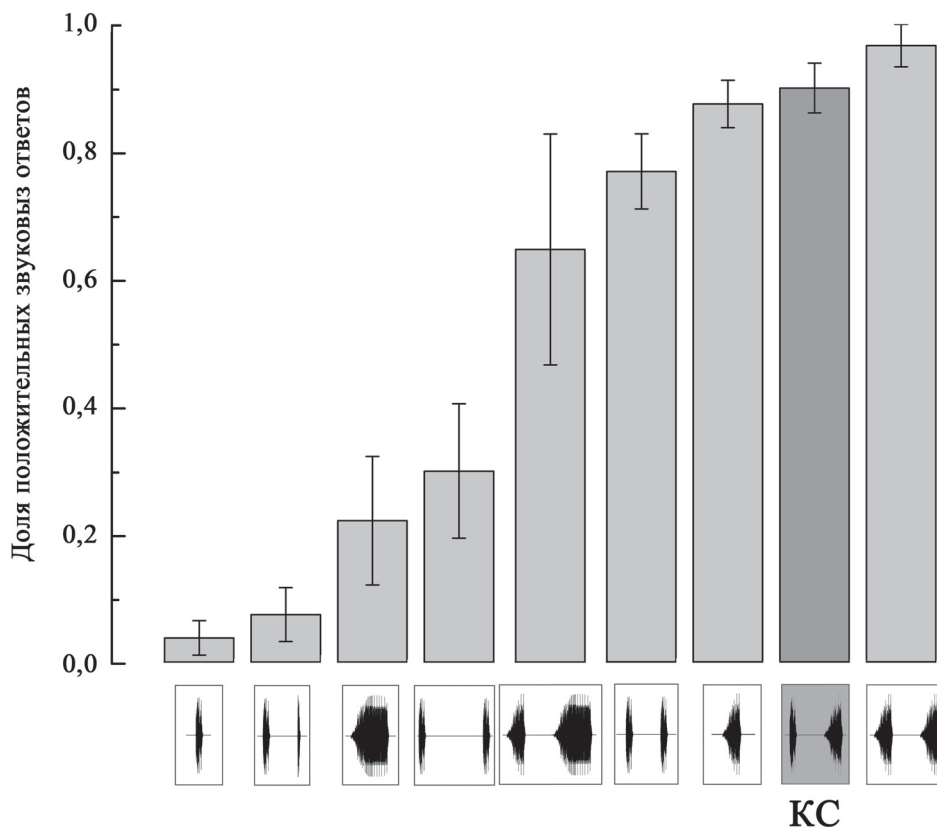


Рис. 2. Звуковые ответы трех самок на призывный сигнал (КС) и его модели. Вертикальные отрезки на колонках – ошибки средней (число предъявлений стимула не менее 20)

представленные продолжительным одиночным пульсом (вдвое длиннее второго пульса КС), и двухкомпонентные сигналы, состоящие из звуковых посылок с длительностью первого пульса КС, но разделенные удвоенным по сравнению с КС интервалом. Однако среднее число ответов в этих случаях не превышает 30–45% от соответствующего показателя при предъявлении КС. Только второй пульс и сигналы из двух одинаковых пульсов, соответствующих по длительности либо первому, либо второму пульсу КС, разделенные интервалом видоспецифической длительности, вызывают ответ самок так же эффективно, как и КС. Самки при стимуляции двухкомпонентными моделями с длительными пульсами могут отвечать как на вторую в сигнале, так и (реже) на каждую звуковую посылку.

Анализ эффективности моделей КС показывает следующее.

1. Для запуска звукового ответа самки необходима достаточно длительная акустическая стимуляция. Продолжительности одного первого пульса КС недостаточно для запуска фонореакции. Опыты с изменением длительности тестовой звуковой модели свидетельствуют о том, что необходимая и достаточная продолжительность одиночного пульса составляет 80–90 мс.

2. Однокомпонентные сигналы, длительность которых существенно (в наших опытах вдвое) превышает соответствующий параметр второго пульса КС, неэффективны.

3. Тестовые двухкомпонентные сигналы даже с увеличенным межпульсовым интервалом более эффективны, чем однокомпонентные, но только в том случае, если длительность второго пульса более 20 мс. Увеличение межпульсового интервала снижает эффективность модели.

4. Двухкомпонентная модель, в которой длительность первого пульса и межпульсового интервала соответствуют КС, а второй пульс вдвое продолжительнее второго пульса КС, не вызывает фонотаксиса, что указывает, вероятно, на определенный диапазон длительностей структурных элементов сигнала, за пределами которого модель не опознается самкой как КС.

5. Предъявление только второго, двух вторых или первого и второго пульсов, соответствующих по длительности КС, с увеличенным интервалом вызывает ответы в 90–100% случаев.

Результаты экспериментов по изучению фонотаксиса свидетельствуют о сравнительно низкой избирательности фонокинетической реакции самок. Для эффективной коммуникации важны все параметры призывного сигнала самца, на что указывает снижение числа звуковых ответов самки при изменении временных параметров его структурных элементов.

Различия в фоноответах на модели с изменяемыми параметрами указывают на то, что для запуска поведенческой реакции необходима некая «эффективная длительность» сигнала, которой может обладать как первый пульс в однокомпонентной модели, так и сумма длительностей двух последовательных пульсов в двухкомпонентных тестовых сигналах. Отсутствие ответа или резкое снижение доли положительных реакций на модель с укороченными пульсами указывает на существование временной и(или) пространственной суммации возбуждения, приводящей в конечном итоге к срабатыванию звукового аппарата самки. В свою очередь отсутствие локомоторной реакции и снижение доли звуковых ответов на сигналы с существенно увеличенной продолжительностью пульсов предполагает наличие тормозного элемента, который срабатывает либо с временной задержкой, либо как off-элемент, в результате чего подавляется ответная реакция самки.

В природных биотопах вместе с *Isophya gracilis* могут обитать другие представители *Phaneropteridae*, а именно *Poecilimon similis* или *P. scythicus*, издающие серии, состоящие из 2–3 одинаковых пульсов длительностью около 350 и 500 мс, разделенных паузой в 250–300 мс или 1,5–2,0 с соответственно. Другой симпатрический вид *Poecilimon* – *P. schmidtii* – продуцирует призывный сигнал в виде коротких щелчков (Zhantiev, Korsunovskaya, 2005), длительность которых явно недостаточна для запуска звукового ответа самки *I. gracilis*. Таким образом, наличие временной или пространственной суммации и активность специфического тормозного элемента в системе распознавания *I. gracilis* позволяют исключить или, по крайней мере, снизить вероятность ошибки в процессе акустической коммуникации.

Автор благодарит профессора Р.Д. Жантиева за ценные советы при подготовке рукописи, Д.Н. Лапшина, А.Н. Семенова и Д.Ю. Тишечкина за сбор живых насекомых.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (Russian Science Foundation), грант № 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., Дубровин Н.Н. Звуковая сигнализация кузнечиков рода *Isophya* W.-W. (Orthoptera, Tettigoniidae) // Зоол. журн. 1977. Т. 56. С. 38–51.
- Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С. Звуковая коммуникация листовых кузнечиков (Tettigoniidae, Phaneropterinae) европейской части СССР // Зоол. журн. 1986. Т. 65. С. 1151–1163
- Bailey W.J., Field G. Acoustic satellite behaviour in the Australian bushcricket *Elephantodeta nobilis* (Phaneropterinae, Tettigoniidae Orthoptera) // Animal Behavior. 2000. Vol. 59. P. 361–369.
- Spooner J.D. The texas bush crickets - its sounds and their significance // Animal Behavior. 1964. Vol. 12. P. 235–244.
- Spooner J.D. Pair-forming phonotactic strategies of phaneropterine katyids (Tettigoniidae: Phaneropterinae) // J. Orthoptera Research. 1995. Vol. 4. P. 127–129.
- Walker T. J. The *uhleri* group of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): extraordinarily complex songs and new species // J. Orthoptera Research. 2004. Vol. 13. P. 169–183.
- Walker T.J., Forrest T.G., Spooner J.D. The *rotundifolia* complex of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): songs reveal new species // Annals of Entomological Society of America. 2003. Vol. 96. P. 433–447
- Zhantiev R.D., Korsunovskaya O.S. 2005. Acoustic signals of the bushcrickets of tribe Barbitistini (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae) from eastern Europe and Caucasus. I. *Poecilimon* Fisch., *Isoimon* B.-Bienko // Russian Entomological Journal. Vol. 14. P. 101–111.

Поступила в редакцию 14.04.15

**SOUND COMMUNICATION AND RECOGNITION OF THE CALLING SONG IN BUSH-CRICKET *ISOPHYA GRACILIS* MIR. (ORTHOPTERA, PHANEROPTERIDAE)**

*O.S. Korsunovskaya*

Males of bush-cricket *Isophya gracilis* Mir. produce calling song (CS) consisting of two syllables (pulses) of 46–70 ms (mean 59 ms, SD = 13.7) and 128 ms (SD = 10.6) respectively. Pauses between them last 138–209 ms (mean 160 ms, SD = 32) (Stavropol population, recording at 26°C). Females respond to male call by short clicks after the end of the second syllable. In behavioral experiments the female phonotaxis and sound reply were studied when duration of diverse components of the calling song were changed. It was shown that the single long pulse of double duration of the second pulse of CS or model of CS where the second pulse is twice the duration of corresponding unit in CS do not elicit phonotaxis. Other models of male song elicit positive phonotaxis but its duration exceeds that which occurs during stimulation by natural calling song. Stimuli containing only one first pulse or two pulses the first of them is as the first pulse of CS and the second one is shorter than the first in CS are no or low effective to elicit the sound reply of females. It is assumed that the recognition of the CS in the central nervous system of *I. gracilis* females is based on temporal and/or spatial summation of excitation and activity of inhibitory units. The last ones are activated by pulses which duration exceeds corresponding parameter of CS. These elements can operate with temporal delay or as off-elements and so suppress female reaction.

**Key words:** Orthoptera, bush-crickets, *Isophya gracilis*, sound signals, acoustic behavior, recognition.

**Сведения об авторе:** Корсуновская Ольга Сергеевна – ст. науч. сотр. кафедры энтомологии Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, докт. биол. наук, доцент (korsuno@mail.ru).