

УДК 595.753:591.5

## ВИБРАЦИОННЫЕ ПОМЕХИ В СТЕБЛЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА АКУСТИЧЕСКУЮ КОММУНИКАЦИЮ ЦИКАДОВЫХ И ЛИСТОБЛОШЕК (НОМОПТЕРА, AUCHENORRHYNCHA И PSYLLINEA)

© 2012 г. Д. Ю. Тишечкин

Биологический факультет Московского государственного университета  
им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия  
e-mail: [macropsis@yandex.ru](mailto:macropsis@yandex.ru)

Поступила в редакцию 21.11.2011 г.

В естественных условиях исследованы шумы, возникающие в стеблях растений под действием дождя, ветра и при механической активности насекомых. Ветер и осадки могут быть источниками высокоамплитудных помех, занимающих частотный диапазон до 3–4 кГц и полностью заглушающих вибрационные сигналы мелких равнокрылых. В связи с этим при ветре цикадовые и листоблошки издают сигналы только в короткие периоды между его порывами, а в районах, где сильный ветер не утихает в течение большей части суток, концентрируются в защищенных от него местах (сухих руслах, ложбинах и других понижениях рельефа). Особи разных видов, находящиеся на одном или соседних стеблях, обычно поют в паузах между гетероспецифическими сигналами, т. е. реагируют на них так же, как и на помехи, вызываемые ветром. Низкоамплитудные колебания, сопровождающие движения насекомых, не способны оказать существенного влияния на вибрационную коммуникацию равнокрылых.

*Ключевые слова:* равнокрылые, Homoptera, Auchenorrhyncha, Psyllinea, вибрационная коммуникация, вибрационные сигналы, помехи.

Основной задачей биоакустики насекомых всегда было изучение акустических сигналов как таковых и их описание при помощи осциллограмм, сонограмм или другими методами. В связи с этим на практике главной целью было получение высококачественной, “чистой” записи, не содержащей посторонних шумов, или подавление этих шумов с помощью фильтров в процессе обработки материала. Тот факт, что сами насекомые в естественной обстановке вынуждены выделять полезный сигнал из разного рода помех, обычно не принимали во внимание. Как правило, упускали из вида и то обстоятельство, что помехи могут являться одним из факторов, определяющих физические характеристики сигнала (Polajnar, Šokl, 2008).

Кроме того, долгое время объектами биоакустики были лишь насекомые, издающие звуки, т.е. колебания, распространяющиеся в воздушной среде; в первую очередь, это представители отряда прямокрылых (Orthoptera) и певчие цикады (Homoptera, Cicadidae). Только в последние два десятилетия стало очевидно, что эти группы — исключение в классе насекомых, а большинство видов других таксонов использует для коммуникации вибрационные сигналы, передающиеся через твердый субстрат (Cocroft, Rodríguez, 2005).

До настоящего времени виброакустика насекомых остается почти исключительно лабораторной наукой, поскольку для регистрации низкоамплитудных вибрационных сигналов обычно используется громоздкая аппаратура, непригодная для полевых исследований. В связи с этим на сегодняшний день имеется лишь несколько работ, посвященных изучению вибрационных помех. Круг их потенциальных источников сравнительно невелик: в природе это ветер, атмосферные осадки, механическая и акустическая активность животных, а в некоторых случаях — громкие звуки, способные вызвать колебания в твердых телах (Saxena, Kumar, 1980; Cocroft, Rodríguez, 2005). Очевидно, что имитация помех в лаборатории (шума ветра — с помощью потока воздуха от вентилятора, дождя — при помощи капель жидкости из пипетки) не позволяет во всей полноте воссоздать естественную ситуацию и может дать искаженное представление о физических характеристиках шумов и их влиянии на коммуникацию насекомых.

Исследование вызываемых абиотическими и биотическими факторами помех в листьях банана и агавы было проведено в рамках всестороннего изучения вибрационной коммуникации пауков рода *Cupiennius* (Araneae, Tenuipalpia) (Barth et al., 1988). Колебания, индуцируемые ветром, как

оказалось, имеют крайне низкую частоту: основные пики в их частотном спектре располагаются в области порядка 10 Гц, а его верхняя граница достигает 50 Гц. Лишь при значительном усилении сигнала в нём удается выявить частоты до 200 Гц. Капли дождя вызывают вибрации на более высоких частотах — приблизительно до 250 Гц. Колебания, возникающие при механической активности насекомых (в рассматриваемой работе — при перемещении таракана по листу), имеют широкополосные шумовые спектры с верхней границей около 900 Гц и максимумами в диапазоне 400–700 Гц. В то же время некоторые насекомые, являющиеся потенциальными жертвами пауков, могут передвигаться почти бесшумно и не вызывают у них характерной реакции настораживания, как при появлении добычи.

Анализ вибраций в побегах двух видов деревьев при скорости ветра 1–2 м/с также показал, что основная энергия помех сосредоточена в диапазоне до 20–30 Гц и резко уменьшается с повышением частоты (Cocroft, Rodríguez, 2005). Авторы, однако, подчеркивают, что и в диапазоне 100–1000 Гц, используемом большинством насекомых для вибрационной коммуникации, амплитуда помех может оказаться достаточно высокой, чтобы заглушить их сигналы.

Как выяснилось позднее в ходе наших исследований (Tishechkin, 2007), в условиях европейской России в спектрах помех, вызываемых ветром в стеблях растений, всегда присутствуют значительные по амплитуде высокочастотные составляющие, например, дополнительные пики в области 2–4 кГц. В результате частотные диапазоны, занимаемые помехами и сигналами мелких насекомых, полностью перекрываются. Вероятно, такие различия в результатах связаны с тем, что предшествующие исследователи регистрировали колебания преимущественно в одиночных листьях или побегах, тогда как в густом травостое все стебли контактируют друг с другом, и высокочастотные вибрации в них возникают не под действием ветра как такового, а при трении и соударении частей растений. Практически тот же частотный диапазон занимают колебания, возникающие при механической активности насекомых.

Одним из основных источников вибрационных помех в природе является ветер, поэтому самцы цикадовых издают сигналы преимущественно во время коротких пауз между его порывами (Tishechkin, 2007; McNett et al., 2010). На примере одного из видов американских горбаток (*Auchenorrhyncha*, Membracidae) было показано, что самки менее охотно отвечают на сигналы самца при уменьшении соотношения сигнал/шум. Кроме того, в местности, где сила ветра закономерно меняется в течение суток, время максимальной акустической активности этих насеко-

мых приходится на период затишья (McNett et al., 2010).

К сожалению, упомянутые выше исследования проводились в основном на немногих модельных видах членистоногих и растений, причем отчасти, в лабораторных условиях (McNett et al., 2010). Для того чтобы выяснить, носят ли выявленные закономерности общий характер или представляют собой лишь частный случай, необходимо изучение других видов в природе в разных ландшафтах. В настоящей работе приведены результаты полевых исследований вибрационных помех в сообществах травянистых растений в центральных районах европейской России.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Для регистрации слабых вибрационных сигналов в стеблях растений использовали пьезокристаллический адаптер (головку звукоснимателя от проигрывателя для виниловых дисков) ГЗП-311. Сигнал с адаптера подавали на микрофонный вход магнитооптического рекордера Sony Walkman MZ-RH910 через согласующий усилитель, сходный по схеме с предварительными усилителями, применяемыми в электрофонах с пьезоэлектрическими звукоснимателями. Во избежание амплитудных искажений на рекордере использовали только ручной режим регулировки уровня записи.

Данные о видах растений и насекомых, местах работы и условиях записи сигналов, представленных на иллюстрациях, приведены в таблице. Все записи в Московской обл. сделаны в природе автором, сигналы *Symphypygia repetekia* Kusun. (*Auchenorrhyncha*, Cicadellidae) в Астраханской обл. записаны в лабораторных условиях Н.А. Бурак. При работе в полевых условиях адаптер располагали на земле так, чтобы его игла касалась выбранного растения; за счет этого влияние привносимой на стебель дополнительной массы было минимальным. Поскольку в густом травостое все растения соприкасаются во многих точках, контакт стебля с адаптером не изменял естественную ситуацию.

Насекомых, собранных непосредственно перед началом записи в том же биотопе, выпускали на растение, к которому был подсоединен адаптер. Часть особей сразу улетала, но некоторые оставались на выбранном для эксперимента или соседних стеблях и вскоре начинали издавать вибрационные сигналы. Кроме того, нередко попутно удавалось зарегистрировать сигналы других видов, живущих в данном биотопе и случайно оказавшихся поблизости.

Для анализа записей использовали ПК, оснащенный аналого-цифровым преобразователем L-305 (L-Card Ltd, Москва) и соответствующим программным обеспечением.

Места сбора материала, исследованные виды растений и равнокрылых и условия записи сигналов

№ п/п	Место записи	Виды растений и условия записи	Виды насекомых и температура во время записи
1	Московская обл., Воскресенский р-н, окрестности пос. Белоозерский	<i>Ribes rubrum</i> L. (Grossulariaceae), <i>Mentha</i> sp. (Lamiaceae) <i>Plantago major</i> L. (Plantaginaceae); полное безветрие, слабый дождь	Нет
2	Около 60 км севернее Астрахани, окрестности пос. Досанг, барханные пески	<i>Calligonum aphyllum</i> Guerke (Polygonaceae), запись в лаборатории	<i>Symphypyga repetekia</i> Kusn. (Auchenorrhyncha, Cicadellidae), 33–35°C
3	Московская обл., Серпуховской р-н, пойма Оки в окрестностях дер. Лужки	<i>Artemisia vulgaris</i> L. (Asteraceae), растение высотой 18 см среди низкорослых злаков, соприкасающихся с ним листьями; при ветре вершина растения колеблется с амплитудой до 5 мм, кроме того, непрерывный шумовой фон создают передвигающиеся по почве муравьи	<i>Bactericera calcarata</i> Schaeff. (Psyllinea, Triozidae), 33°C
4	Московская обл., Воскресенский р-н, окрестности пос. Белоозерский	<i>Anethum graveolens</i> L. (Apiaceae), одиночное растение высотой 80 см; при ветре вершина стебля раскачивается с амплитудой до 4–5 см	<i>Papilio machaon</i> L. (Lepidoptera, Papilionidae), гусеница на высоте 65 см от почвы и самец <i>Aphrophora alni</i> (Fall.) (Auchenorrhyncha, Aphrophoridae), сидящий на том же стебле на высоте 30 см от почвы, 27–28°C
5	Московская обл., Серпуховской р-н, пойма р. Ока в окрестностях г. Пушино-на-Оке	Не определенный вид злака (Poaceae), заросли 20–25 см высотой, растения соприкасаются во многих точках; при ветре вершины стеблей и листьев колеблются с амплитудой 1.5–2.0 см	<i>Graphocraerus ventralis</i> (Fall.) (Auchenorrhyncha, Cicadellidae), 22–25°C
6	Московская обл., Воскресенский р-н, окрестности пос. Белоозерский	<i>Poa annua</i> L. (Poaceae) и <i>Trifolium repens</i> L. (Fabaceae), смешанные густые заросли высотой около 10 см, растения соприкасаются во многих точках; при ветре вершины стеблей и листьев колеблются с амплитудой 0.5–1.0 см	<i>Eupelax cuspidata</i> (F.) и <i>Doratura stylata</i> (Boh.) (Auchenorrhyncha, Cicadellidae), 35°C
7	Московская обл., Серпуховской р-н, пойма р. Ока в окрестностях дер. Лужки	<i>Artemisia abrotanum</i> L. (Asteraceae), одиночное растение высотой 27 см, не касающееся других стеблей; при ветре вершины побегов и листьев колеблются с амплитудой 0.5–1.0 см	<i>Craspedolepta alevtinae</i> Andr. (Psyllinea, Aphalaridae), 34–36°C
8	Московская обл., Воскресенский р-н, окрестности пос. Белоозерский, пойма Москвы-реки	<i>Achillea millefolium</i> L. (Asteraceae), стебель высотой 42 см среди зарослей низкорослых злаков (средняя высота около 15 см), растения соприкасаются во многих точках; при ветре вершина стебля колеблется с амплитудой 0.5–1.0 см	<i>Craspedolepta nervosa</i> (Först.) (Psyllinea, Aphalaridae) и не определенный вид Delphacidae (Auchenorrhyncha), 30°C

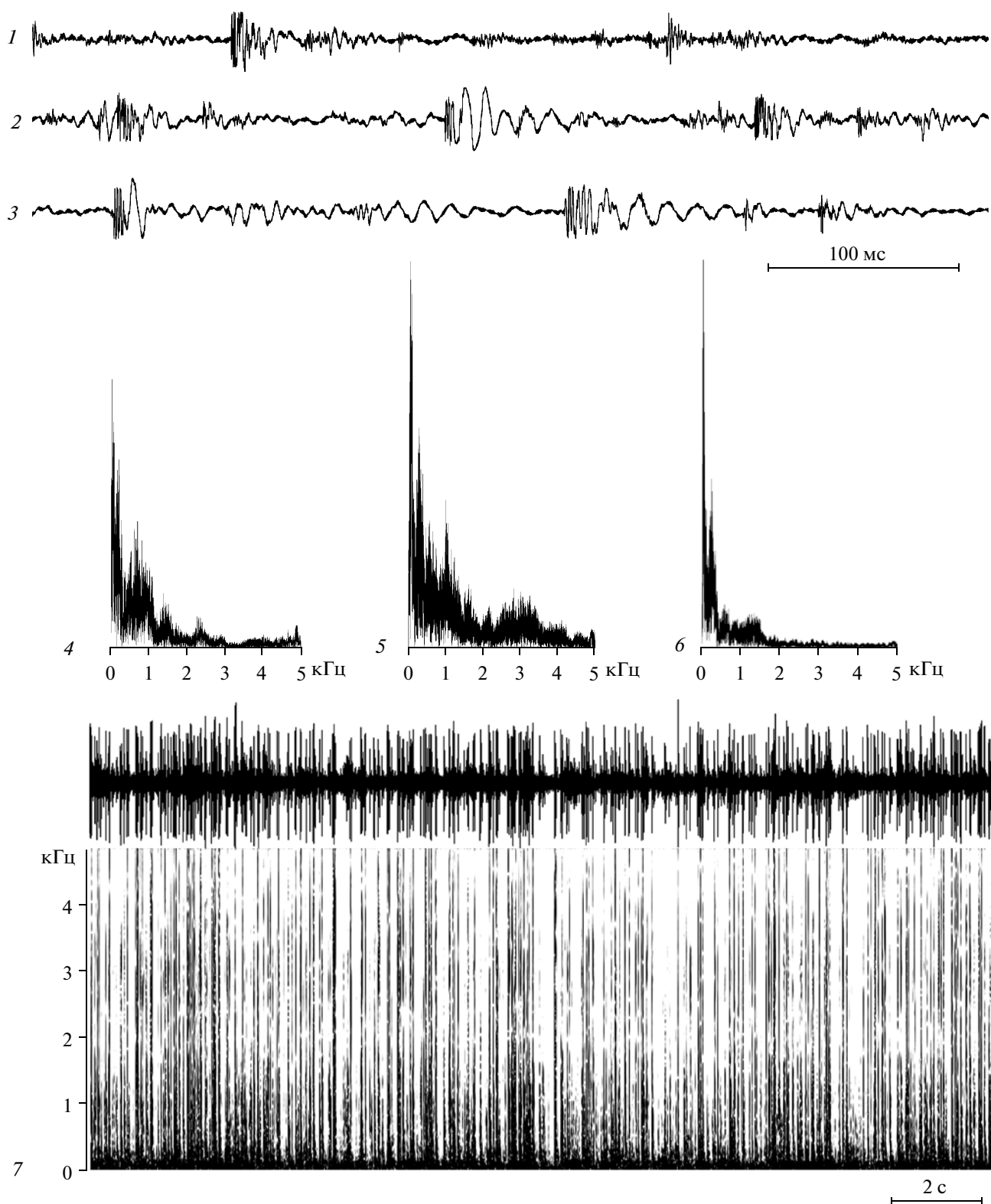
Калибровку виброрегистрирующей аппаратуры не производили, поэтому масштаб по оси амплитуды на графиках частотных спектров (по вертикали на рис. 1, 4–6 и по горизонтали на рис. 3, 1, вставки а и б) не указан.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

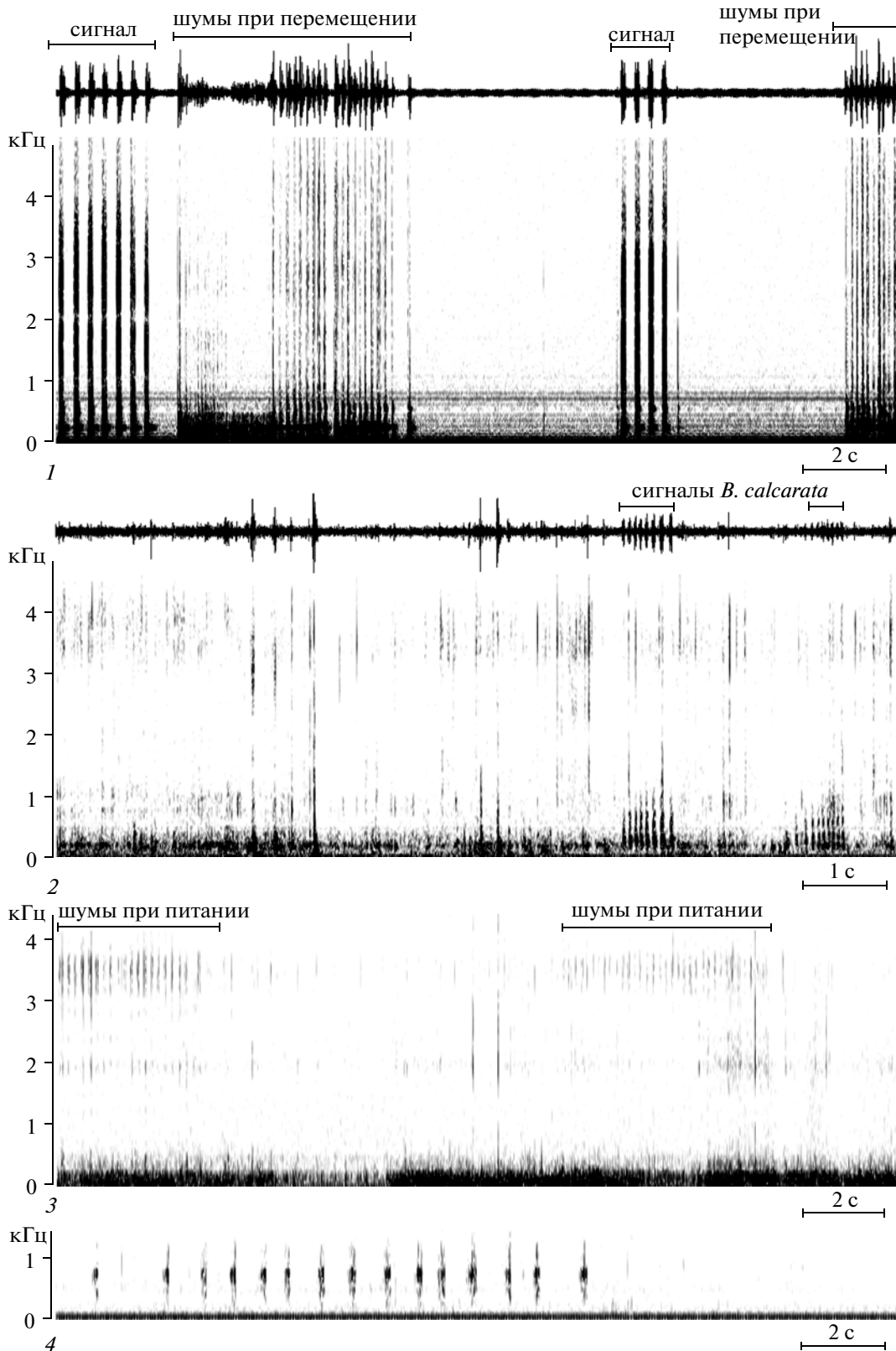
### Помехи, вызываемые атмосферными осадками

Лабораторное исследование колебаний в листе яблони при падении на него небольшого метал-

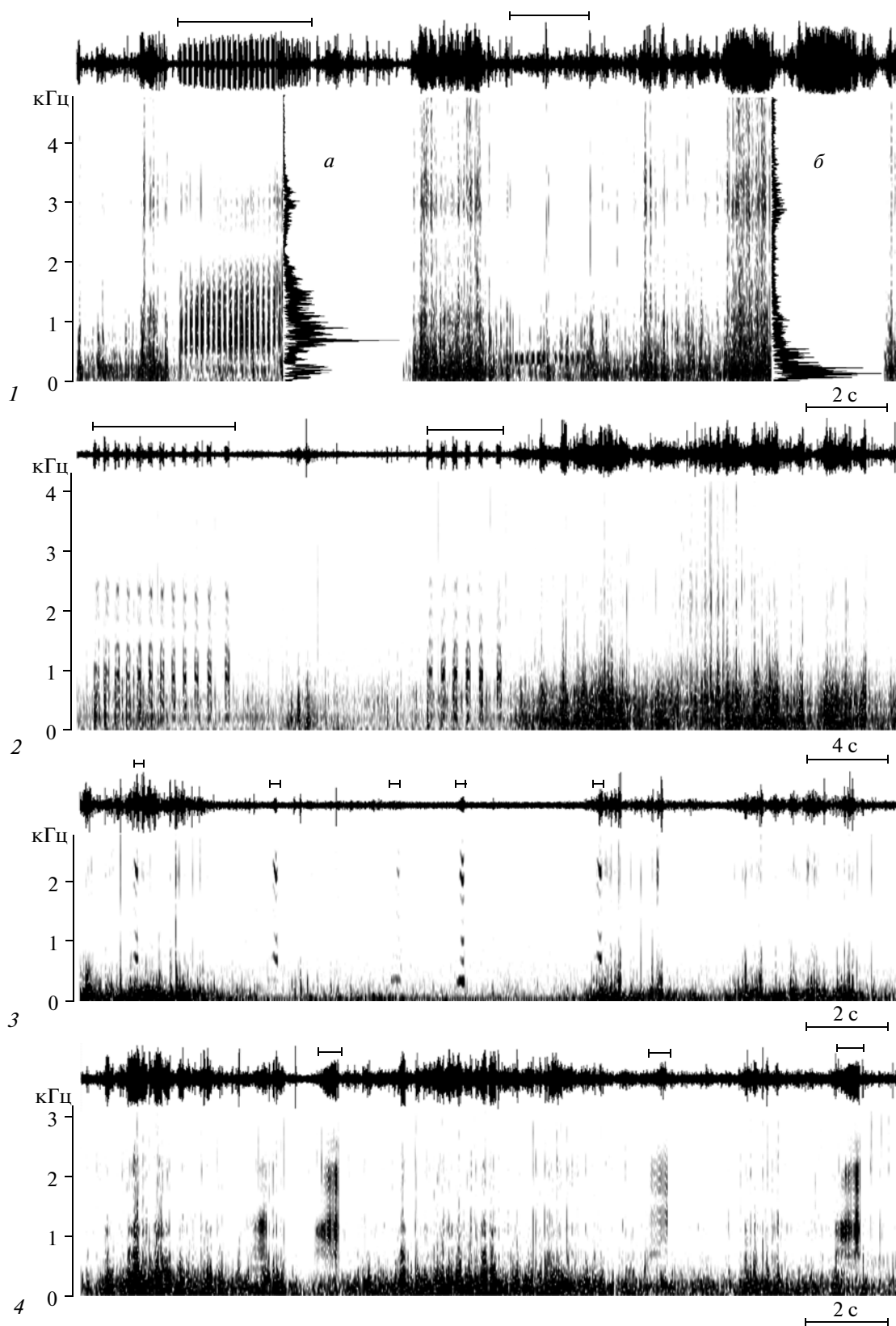
лического шарика или капель жидкости из пипетки, было проведено коллективом европейских авторов (Casas et al., 1998). Оказалось, что возникающий при этом вибрационный “всплеск” имеет типичную для удара форму: для него характерны крутой передний и пологий задний фронты, а также снижение частоты от начала к концу колебательного процесса. Принципиальных различий между вибрациями, вызываемыми падением капель воды, твердого тела и сающимися на лист мелкими насекомыми (одним из видов Eulophidae, Hymenoptera) выявлено не было.



**Рис. 1.** Колебания, возникающие в стеблях и листьях растений при падении на них каплей дождя: 1–3 – осциллограммы (1 – *Ribes rubrum*, 2 – *Plantago major*, 3 – *Mentha sp.*); 4–6 – графики частотных спектров, масштаб по вертикальной оси линейный, в каждом случае для анализа использован фрагмент записи продолжительностью 0,5 с (4 – *Ribes rubrum*, 5 – *Plantago major*, 6 – *Mentha sp.*); 7 – осциллограмма и сонограмма в одном масштабе, *Plantago major*.



**Рис. 2.** Вибрационные шумы, возникающие в стеблях растений при механической активности насекомых, и призывные сигналы равнокрылых: 1 – *Symphypuga repetekia*, сигналы самца, чередующиеся с шумами, возникающими при его перемещении по стеблю; 2 – *Bactericera calcarata*, сигналы самцов на фоне шумов, возникающих при перемещении муравьев рядом с растением, на котором находятся поющие насекомые; 3 – шумы при питании гусеницы *Papilio machaon*; 4 – призывный сигнал *Aphrophoraalni*. 1–2 – осциллограмма и сонограмма в одном масштабе, 3–4 – сонограмма.



**Рис. 3.** Вибрационные сигналы равнокрылых на фоне помех, возникающих в стеблях растений при воздействии ветра: 1 – призывные сигналы *Graphocraerus ventralis* и шумы при умеренном ветре, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; на вставках *a* и *б* на сонограмме представлены графики частотных спектров фрагментов записи длительностью 0.5 с, непосредственно предшествующих вставкам, масштаб по горизонтальной оси линейный; 2 – призывные сигналы *Eupelix cuspidata* и шумы при умеренном ветре, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; 3 – то же, *Craspedolepta alevtinae*; 4 – то же, *C. nervosa*. Сигналы насекомых помечены горизонтальными линиями над осциллограммами.

В естественных условиях мы зарегистрировали колебания, возникающие в стеблях красной смородины (*Ribes rubrum* L., Grossulariaceae), мяты (*Mentha* sp., Lamiaceae) и в черешке листа подорожника большого (*Plantago major* L., Plantaginaceae) при умеренном дожде (таблица, № 1). Колебания при падении на лист отдельных капель в целом не отличаются от зарегистрированных в лаборатории, хотя их форма более разнообразна, чем в стандартизированных условиях лабораторного эксперимента (рис. 1, 1–3). Частотные спектры колебаний в стеблях подорожника и смородины занимают полосу, как минимум, до 4–5 кГц (рис. 1, 4–5), в стебле мяты – приблизительно до 2 кГц (рис. 1, б). Известно, что в субстратах, имеющих меньший коэффициент упругости, высокочастотная составляющая колебаний затухает сильнее, чем в более упругих (Michelsen et al., 1982). Можно предположить, что наблюдаемые различия связаны именно с разной упругостью побегов исследованных растений: в сравнительно “мягком” стебле мяты высокие частоты угасают быстрее, чем в более жестких листьях и побегах смородины и подорожника.

Как было показано ранее, даже низкоамплитудные по сравнению с ударами капель вибрационные сигналы мелких цикадовых (Auchenorrhyncha, Cicadellidae и Delphacidae) в естественных условиях способны распространяться с растения на растение при контакте как надземных частей, так и корней (Tishechkin, 2011). Поэтому во время дождя в каждой конкретной точке стебля удается зарегистрировать колебания, возникающие при попадании капель на все другие части этого побега и на соприкасающиеся с ним соседние растения. В результате удары капель следуют один за другим и сливаются в сплошной непрерывный шум, на фоне которого вибрационные сигналы, по всей вероятности, будут практически не различимы (рис. 1, 7). В умеренной зоне осадки летом обычно сопровождаются снижением температуры и, соответственно, активности насекомых, поэтому дождь как источник акустических помех, возможно, и не играет в подобных условиях существенной роли. В то же время, в зоне влажных тропических лесов он может оказывать значительное влияние на вибрационную коммуникацию мелких насекомых.

### Шумы, вызываемые механической активностью насекомых

Известно, что при регистрации вибрационных сигналов цикадовых или листоблошек хорошо слышны также шумы, сопровождающие их механическую активность – перемещение, чистку покровов и т. п. Например, если поющее насекомое передвигается по растению, возникающие при этом колебания по амплитуде могут быть сопоставимы с коммуникационными сигналами и занимают тот же частотный диапазон; в качестве иллюстрации можно привести запись призывных сигналов и шумов при перемещении самца *Symphypuga repetekia* Kusn. (Auchenorrhyncha, Cicadellidae) (рис. 2, 1; № 2 в таблице). В естественных условиях при высокой численности насекомых, например, поблизости от муравьиных гнезд, подобные шумы могут звучать практически непрерывно.

Исследования в природе показали, что в случае, если насекомые передвигаются по земле рядом с растением, на котором находится поющая особь, или по соседним побегам, возникающие при их движениях помехи не способны заглушить ее вибрационные сигналы. Например, при регистрации сигналов находящихся на стебле полыни листоблошек *Bactericera calcarata* Schaef. (Psyllinae, Triozidae) шумы ползающих поблизости муравьев образовывали почти постоянный фон. Верхняя граница его частотного диапазона достигала 4.5 кГц, нижнюю определить не удалось, так как полоса частот до 500 Гц была занята шумом ветра (рис. 2, 2; № 3 в таблице). Тем не менее сигналы листоблошек на записи легко различимы на слух и отчетливо выделяются на сонограмме. Это вполне закономерно, так как муравьи сходны по размерам с мелкими равнокрылыми, и создаваемые ими помехи не могут значительно превышать по амплитуде коммуникационные сигналы.

Гусеницы многих чешуекрылых значительно превосходят мелких цикадовых и листоблошек по массе тела. В связи с этим можно было бы ожидать, что колебания, вызываемые их механической активностью, должны иметь достаточно высокую амплитуду и полностью заглушать сигналы равнокрылых. Однако эксперименты в естественных условиях не подтверждают это предположение.

Мы исследовали шумы, сопровождающие питание и движения гусениц махаона (*Papilio machaon* L., Lepidoptera, Papilionidae) последнего воз-

раста, имеющих длину около 3.5 см, на растении укропа (*Anethum graveolens* L., Apiaceae; № 4 в таблице). Короткие амплитудные всплески, возникающие при ритмичных движениях их челюстей во время питания, занимают диапазон приблизительно от 2 до 4 кГц и обычно бывают плохо различимы на сонограммах (рис. 2, 3). Зарегистрировать шумы при перемещении гусеницы по растению не удалось из-за недостаточной чувствительности аппаратуры. Записанные при том же усилении сигналы случайно оказавшейся на этом же стебле пенницы *Aphrophora alni* (Fall.) (Auchenorrhyncha, Aphrophoridae), длина тела которой составляла 0.8 см, имели заметно более высокую амплитуду (рис. 2, 4; № 4 в таблице).

Частотные характеристики растений крайне нелинейны, а равномерного ослабления сигнала с увеличением расстояния до его источника в их стеблях не происходит (Michelsen et al., 1982). По этой причине сравнение амплитуды колебаний, генерируемых разными особями, в естественных условиях практически невозможно даже при наличии калиброванной аппаратуры. Тем не менее, учитывая значительные различия в размерах и массе тела исследованных насекомых, можно предположить, что гусеницы чешуекрылых обладают повышенной “акустической незаметностью” по сравнению с цикадовыми.

На то, что некоторые насекомые-фитофаги способны двигаться почти бесшумно, указывает Барт с соавторами (Barth et al., 1988). Известно также, что паразитические перепончатокрылые при поиске хозяев ориентируются по вибрационным шумам, сопровождающим их механическую активность, а те, в свою очередь, перестают двигаться и питаться при появлении паразитоида на растении (Casas, Magal, 2006). Вероятно, такое снижение уровня шумов, сопровождающих жизнедеятельность гусениц, делает их менее уязвимыми для естественных врагов. Поэтому, несмотря на то что гусеницы нередко достигают на растениях значительной численности и питаются в течение большей части времени, их движения вряд ли могут быть значимым источником вибрационных помех для мелких равнокрылых.

#### Влияние вызываемых ветром помех на вибрационную коммуникацию равнокрылых

Колебания, возникающие под действием ветра в стеблях и листьях растений, занимают ту же полосу частот, что и вибрационные сигналы, то есть диапазон с верхней границей не менее 3–4 кГц (рис. 3, 1; № 5 в таблице). При сильном ветре такие шумы могут полностью заглушать сигналы насекомых. Возникает вопрос: каким же образом равнокрылые используют вибрационную коммуникацию в открытых ландшафтах, например, в степной или пустынной зонах, где полный штиль

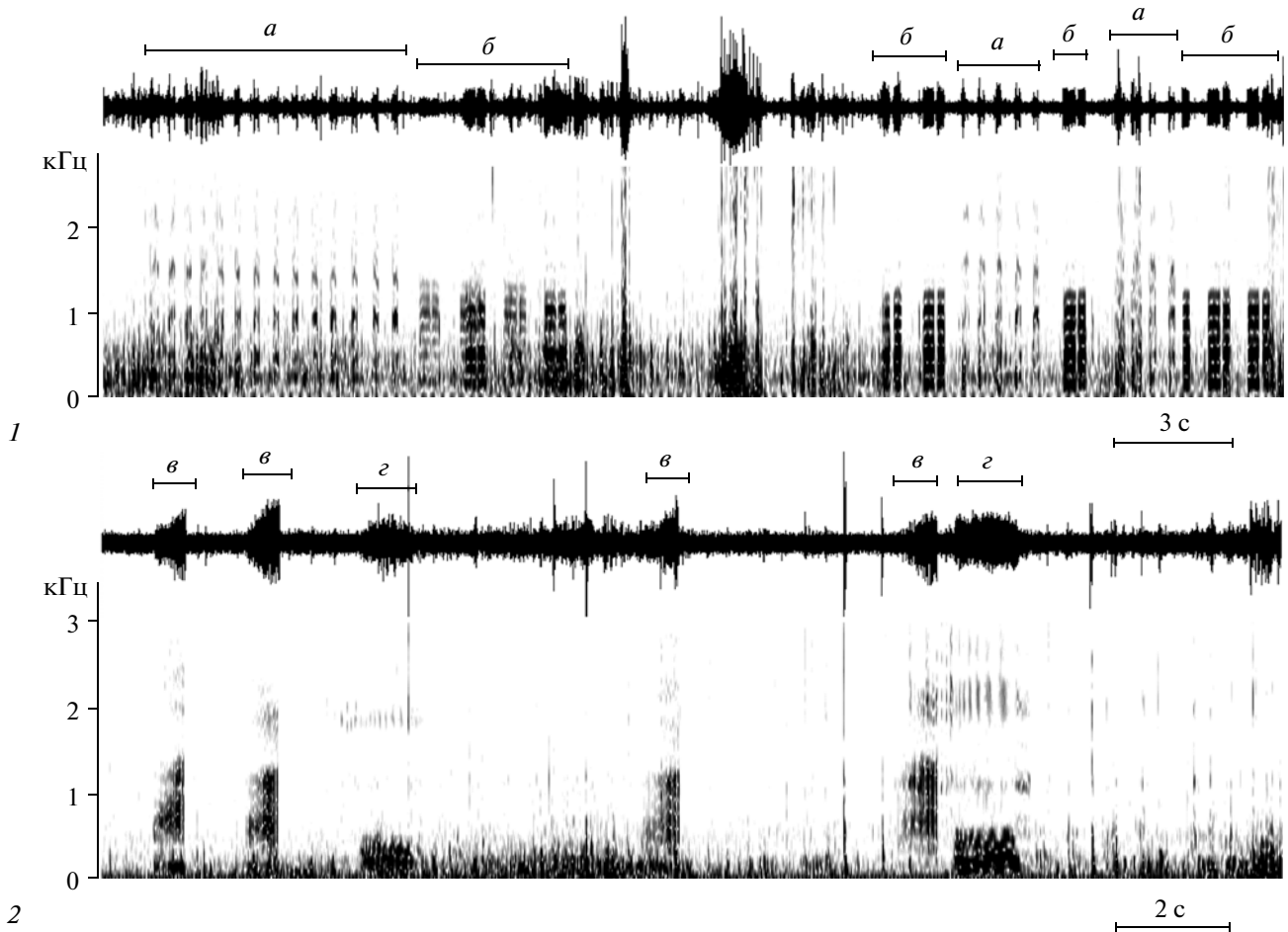
бывает в основном лишь в утренние и вечерние часы?

Эксперименты с записью сигналов в природе показали, что усредненная скорость ветра, определяемая анемометром, практически никак не соотносится с уровнем шумов, регистрируемом на конкретном побеге. Во-первых, наиболее сильные и высокочастотные помехи возникают, как уже говорилось, при соударении и трении частей растений друг о друга, поэтому их интенсивность среди разреженной растительности существенно ниже, чем в густом травостое. Во-вторых, любое незначительное понижение рельефа способно обеспечить защиту от ветра, особенно если речь идет о травянистых растениях. В-третьих, наконец, даже при сильном ветре в условиях европейской России на одном определенном стебле практически никогда не удается зарегистрировать непрерывный шумовой фон, сохраняющийся на высоком уровне в течение более 10–15 мин. Периоды помех непременно чередуются с паузами между порывами ветра, когда амплитуда шумов становится ненамного выше, чем в лабораторных условиях.

В экспериментах с тремя видами цикадовых (*Graphocraerus ventralis* (Fall.), *Eupelix cuspidata* (F.) и *Doratura stylata* (Boh.), Auchenorrhyncha, Cicadellidae; № 5–6 в таблице) и двумя видами листоблошек (*Craspedolepta alevitinae* Andr. и *C. nervosa* (Först.), Psyllinea, Aphalaridae; № 7–8 в таблице) наблюдалась сходная картина. Обычно помехи от налетевшего порыва ветра заглушали все сигналы, и на несколько десятков секунд или даже минут коммуникация становилась невозможной. Особи, которые пели непосредственно перед началом порыва, почти сразу же замолкали. Однако как только наступал период затишья, они вновь начинали издавать вибрационные сигналы, “вставляя” их таким образом в паузы между шумами (рис. 3). Регистрировать случаи сколько-нибудь значительного перекрытия сигналов и сильных помех нам не приходилось. Аналогичное поведение ранее было описано у *Criomorphus albomarginatus* (Curtis, 1833) (Delphacidae; Tishechkin, 2007) и у одного из видов Membracidae (McNett et al., 2010).

Наши данные касаются сигналов с шумовыми частотными спектрами, характерных для большинства равнокрылых. Однако у некоторых цикадовых описаны сигналы с линейчатым спектром; на осциллограммах при большой скорости развертки колебания в них имеют вид правильной синусоиды (Tishechkin, 2001, 2007). Как полагают Кокрофт и Родригез (Cocroft, Rodríguez, 2005), продолжительные тональные сигналы должны лучше выделяться на фоне непрерывных помех, в связи с чем они могут давать преимущество в условиях повышенного шумового фона. По всей видимости, это верно, но нужно заметить, что такие сигналы издают виды, живущие в самых раз-





**Рис. 4.** Вибрационные сигналы разных видов равнокрылых, поющих попеременно поблизости друг от друга; сигналы помечены над осциллограммами горизонтальными линиями с соответствующими буквенными индексами: 1 – *Eupelix cuspidata* (а) и *Doratura stylata* (б), осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; 2 – то же, *Craspedolepta nebulosa* (в) и не определенный вид Delphacidae (г).

нообразных природных условиях, например, представители Typhlocybinæ и Paralimnini (Auchenorrhyncha, Cicadellidae; Tishechkin, 2001, 2007a). При этом в одних биотопах с ними сосуществуют и формы, издающие широкополосные шумовые сигналы.

Другим возможным способом избегания помех для мелких насекомых может быть обитание в защищенных от ветра местах (Tishechkin, 2007). Наши наблюдения в Баргузинской котловине (Бурятия), где из-за разницы давлений над акваторией Байкала и окружающими хребтами сильный ветер дует практически непрерывно, подтвердили это предположение. В остепненной части котловины цикадовых удавалось обнаружить лишь в понижениях рельефа: западинах, сухих руслах и т.п. На ровных участках степи и пойменных лугов, несмотря на хорошо развитую и практически не нарушенную растительность, они отсутствовали или их численность была ничтожной – не

более 1–2 экз. на 60 взмахов при укусе стандартным энтомологическим сачком.

Таким образом, в районах, где ветер не утихает в течение большей части суток, вибрационная коммуникация в открытых биотопах становится практически невозможной, и это может стать одним из факторов, влияющих на численность насекомых и их распределение на местности.

#### Реакция равнокрылых на вибрационные сигналы симпатрических видов

При работе в естественных условиях нередко удается зарегистрировать сигналы не только исследуемого вида, но и других насекомых, случайно оказавшихся рядом с растением, на котором производится запись. Кроме того, в некоторых экспериментах мы специально выпускали на одно растение особей двух видов, чтобы исследовать их реакцию на сигналы друг друга. Поскольку низкоамплитудные колебания достаточно лег-

ко передаются с растения на растение при физическом контакте (Tishechkin, 2011), можно полагать, что ситуация, когда на одном стебле хорошо слышны сигналы нескольких видов, представляет собой в природе обычное явление.

Мы исследовали акустические взаимодействия находящихся на одной группе растений особей *E. cuspidata* и *D. stylata* (таблица, № 6); при этом также удалось записать сигналы поющего неподалеку самца *Lepyronia coleoptrata* (L.) (Auchenorrhyncha, Aphrophoridae). Кроме того, во время записи в природе сигналов листоблошек *C. nervosa* нам неоднократно приходилось регистрировать сигналы различных видов цикадовых, находящихся на том же или соседних стеблях (№ 8 в таблице). Поскольку не все такие особи были отловлены, их определение до вида в ряде случаев оказалось невозможным. В описанной ситуации насекомые разных видов всегда пели поочередно; сколько-либо значительного наложения одного сигнала на другой отмечено не было (рис. 4).

Известно, что многие животные, использующие акустическую коммуникацию, избегают перекрывания своих сигналов с песнями соседей (см. например, Ficken et al., 1974). Подобное явление в группах конспецифических особей обычно рассматривают как пример кооперации (Greenfield, 1994). Однако, реакция равнокрылых на гетероспецифические сигналы ничем не отличается от реакции на шумы ветра, поскольку каждая особь поет во время пауз между сигналами другого вида. Таким образом, для цикадовых и листоблошек сигналы симпатрических форм представляют собой такие же помехи, как и колебания, вызываемые абиотическими факторами.

Известно, что, несмотря на различия в структуре сигналов, разные виды могут создавать столь значительные помехи друг для друга, что это вынуждает их расходиться по времени акустической активности в течение суток или по срокам развития (Wolda, 1993; Tishechkin, 2010). У двух живущих на барбарисе (*Berberis* spp., Berberidaceae) близких видов рода *Macropsis* (Auchenorrhyncha, Cicadellidae) описан также случай викаривания, очевидно, связанного с конкуренцией за каналы вибрационной коммуникации (Тишечкин, 2012). Все это позволяет заключить, что сигналы симпатрических видов для мелких равнокрылых могут быть одним из основных источников акустических помех наряду с шумами, вызываемыми ветром и осадками.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарю студентку кафедры энтомологии биологического факультета МГУ Н.А. Бурлак за предоставление сделанных в Нижнем Поволжье записей сигналов *Symphyruga repetekia*.

Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ (10-04-00275-а) и государственной программы “Развитие научного потенциала Высшей школы” (РНП.2.1.1.3267 “Экосистемные функции, механизмы воспроизводства и эволюция биологического разнообразия”).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Тишечкин Д.Ю., 2012. Систематика и биология цикадок рода *Macropsis* (Homoptera, Cicadellidae, Macropsinae), трофически связанных с барбарисом (*Berberis* spp., Berberidaceae) // Зоол. журн. Т. 91. № 2. С. 163–174.
- Barth F.G., Bleckmann H., Bohnenberger J., Seyfarth E.-A., 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae). II. On the vibratory environment of a wandering spider // Oecologia. V. 77. № 2. P. 194–201.
- Casas J., Bacher S., Tautz J., Meyhöfer R., Pierre D., 1998. Leaf vibrations and air movements in a leafminer-parasitoid system // Biological Control. V. 11. P. 147–153.
- Casas J., Magal C., 2006. Mutual eavesdropping through vibrations in a host-parasitoid interaction: from plant biomechanics to behavioural ecology // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. Boca Raton, L., N.Y.: CRC Press, Taylor and Francis Group. P. 263–271.
- Cocroft R.B., Rodríguez R.L., 2005. The behavioral ecology of insect vibrational communication // BioScience. V. 55. № 4. P. 323–334.
- Ficken R.W., Ficken M.S., Hailman J.P., 1974. Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds // Science. V. 183. P. 762–763.
- Greenfield M.D., 1994. Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions // Annual Rev. Ecol. Syst. V. 25. P. 97–126.
- 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.
- 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.
- Polajnar J., Čokl A., 2008. The effect of noise on sexual behaviour of the southern green stink bug *Nezara viridula* // Bul. of Insectology. V. 61. № 1. P. 181–182.
- 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.
- Tishechkin D. Yu., 2001. Vibrational communication in Cicadellinae sensu lato and Typhlocybinae leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) with notes on classification of higher taxa // Russian Entomol. J. V. 9. № 4 (for 2000). P. 283–314. — 2007. Background noises in vibratory communication channels of Homoptera (Cicadinea and Psyllinea) // Russian Entomol. J. V. 16. № 1. P. 39–46. — 2007a. Similar calling signals in different species of leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae): an example of Paralimnini // Russian Entomol. J. V. 16. № 3. P. 265–272. — 2010. Acoustic signals in the com-

munities of Bryodemini (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae): segregation of communication channels through the temporal divergence of acoustic activity peaks and the emergence of the dusk chorus // *Russian Entomol. J.* V. 19. № 4. P. 257–265. – 2011. Do different species of grass-dwelling small Auchenorrhyncha (Homoptera) have private vibrational communication

channels? // *Russian Entomol. J.* V. 20. № 2. P. 135–139.

*Wolda H.*, 1993. Diel and seasonal patterns of mating calls in some neotropical cicadas. Acoustic interference? // *Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen.* V. 96. № 3. P. 369–381.

## VIBRATIONAL BACKGROUND NOISES IN HERBACEOUS PLANTS AND THEIR IMPACT ON ACOUSTIC COMMUNICATION OF SMALL AUCHENORRHYNCHA AND PSYLLINEA (HOMOPTERA)

**D. Yu. Tishechkin**

*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia  
e-mail: macropsis@yandex.ru*

Vibrations induced in plant stems by raindrops, wind and mechanical activity of insects were studied under natural conditions. Wind and rain can induce high-frequency vibrations occupying the range up to 3–4 kHz and jamming insect signals completely. For this reason, small Homoptera as a rule produce their signals only during the gaps between wind rushes. In the regions where strong wind blows during the most part of a day they dwell mainly in the places protected from the wind (dry river-beds, hollows and other depressions). Individuals of different species occurring on the same or neighbouring plants usually sing alternately, i.e. demonstrate the same reaction to each other's signals as to wind-induced noises. Low-amplitude vibrations resulting from insect movements have no considerable impact on vibrational communication of Homoptera.