

РАЗНООБРАЗИЕ ЭТОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ АКУСТИЧЕСКИХ КОММУНИКАЦИЙ НАСЕКОМЫХ

© 2017 г. Е.К. Еськов

Российский государственный аграрный заочный университет,
143900, Балашиха Московской области, ул. Ю. Фучика, 1

E-mail: ekeskov@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.07.16 г.

После доработки 06.08.16 г.

Прослежены способы генерации и восприятия акустических сигналов связи в разных филогенетических ветвях насекомых. Рассмотрены средства, способствующие обеспечению соответствия типов акустической связи экологической ситуации и физиологическому состоянию насекомых. Анализируется развитие акустических коммуникаций насекомых как средства адаптации к среде их обитания.

Ключевые слова: насекомые, акустическая коммуникация, генерация и восприятие акустических сигналов связи, помехоустойчивость, экологическая ситуация, физиологическое состояние.

В системе пространственной ориентации и связи между насекомыми значительное место занимает акустическая сигнализация. Она широко используется в брачный период, обеспечивая повышение вероятности встречи особей противоположного пола и снижая затраты энергии и времени на их сближение. Это особенно важно для видов, которые ведут сумеречный и/или ночной образ жизни. Призывные сигналы обладают обычно выраженной видовой специфичностью, чем обеспечивается усиление репродуктивной изоляции у близких видов [1–4]. Некоторые отличия в структуре сигналов могут выступать также в роли этологических, межрасовых и популяционных барьеров [2,5]. Этим ускоряются процессы внутривидовой дифференциации и видообразования.

У социальных насекомых (термитов, муравьев, пчел, ос и шмелей) разнообразная сигнализация используется для оповещения членов своих семей об опасности. Сигналы стимулируют различные защитные реакции [2]. У муравьев-листорезов *Atta cephalotes* используются акустические сигналы бедствия. Их генерируют муравьи, оказавшиеся под обвалившимся грунтом. Эти сигналы привлекают муравьев, находящихся на поверхности, и они начинают откапывать особей, засыпанных грунтом [6]. Активизацией локомоций и генерацией акустических сигналов агрессии реагируют на проникновение в жилище или его разорение термиты [7,8], муравьи-древоточцы [2,9,10], садовые муравьи [11] и шмели [12]. Подобно этому, для защиты своих территорий акустические сигналы

агрессии используются сверчками [13], цикадами [4] и жуками [14].

Наиболее совершенной акустической связью пользуются все виды пчел рода *Apis* [5,15–17] в системе трофической мобилизации. Для этого генерируют пульсирующие звуковые сигналы в процессе исполнения так называемых танцев при продвижении по траектории, связанной с направлением к источнику корма или к другим целям полетов [18–20]. От активности пчел-танцовщиц зависит эффективность использования пчелиными семьями трофических ресурсов [21,22]. Расстояние, преодолеваемое пчелами от указываемого источника корма до жилища, оценивается ими по энергетическим затратам крыльевой мускулатуры и транспонируется на длительность пульсирующего звукового сигнала [20]. Посредством искусственного увеличения его длительности в исследованиях, выполненных на медоносной пчеле *Apis mellifera* [23], установлено, что, по меньшей мере, этот вид пчелиных кодирует информацию о расстоянии до цели полета в продолжительности циклов пульсирующих звуков, генерируемых пчелами-танцовщицами.

Соответственно способам генерации и восприятия акустических сигналов наземные насекомые используют в качестве линий акустического канала связи опорный субстрат или воздушную среду. С этим связаны различия и специфичность средств, используемых насекомыми для обеспечения надежности связи в различных биологических ситуациях и изменяющихся экологических условиях в типичной среде обитания.

ОПОРНЫЙ СУБСТРАТ КАК ЛИНИЯ АКУСТИЧЕСКОГО КАНАЛА СВЯЗИ

Генерация сигналов связи. Специфические способы генерации звуков насекомыми при использовании опорного субстрата ограничиваются преимущественно двумя механизмами воздействия на него. Один из них связан с трением по субстрату какой-либо частью тела или ударами по нему. При трении звук возникает в результате возбуждения вибраций поверхности, неровности которой создают препятствия движущейся по ней части тела насекомого. Поэтому с шероховатостью (неровностью) поверхности сопряжена генерация звука. Этого не требуется для генерации звуков ударами по опорному субстрату.

Ударные сигналы. Ударная сигнализация широко используется в коммуникациях одиночно живущих видов насекомых. Многие из них пользуются этим в брачный период. Использование ударной сигнализации особям противоположного пола ограничивается локализацией на одной поверхности или контактирующих поверхностях. Например, самки бурой рисовой цикадки (*Nilaparvata lugens* Stal.) для привлечения самцов стучат брюшком по поверхности листьев риса. Самцы реагируют на эти сигналы самок и приближаются к ним, если находятся на листьях одного растения. Сигнализирующая самка, находящаяся на другом растении, не привлекает самца, если растения не соприкасаются. Но ударные сигналы самок возбуждают и привлекают самцов при соприкосновении растений [24].

Самцы вислкрылых (*Sialidae*) для привлечения самок наряду с брюшком стучат по опорному субстрату крыльями, чем интенсифицируют вибрационное воздействие на потенциального полового партнера. Самцы *S. lutarria* генерируют вибрации субстрата в течение всего периода сближения с самками, а *S. fuliginosa* – только в его начальных фазах [25], чем достигается усиление межвидовой изоляции.

Подобно вислкрылым некоторые представители семейства полужесткокрылых (Hemiptera) сигнальные удары брюшком нередко усиливают ударами крыльев. Это используется конкурирующими самцами и самками, не готовыми к спариванию. Межвидовая дифференциация сигналов выражается в различиях по временной структуре. У клопов *Carpocoris fuscispinus* и *Picroterus bidens* частота следования ударов по опорному субстрату в сигналах агрессии различается примерно в пять раз [26]. Но спектральная структура этих сигналов, зависящая от резонансных свойств веточек и побегов древесных растений, на которых находятся насекомые [27], не может использоваться в качестве средства связи и межвидовой изоляции

Ударная сигнализация используется многими видами эусоциальных насекомых для оповещения об опасности. Давно известно, что потревоженные термиты стучат по субстрату мандибулами или брюшком. Это активизирует рабочих особей и стимулирует их уходить вглубь термитника, а солдаты ударами по опорному субстрату обычно продолжают оповещать об опасности [8,28,29]. Обладая некоторой упорядоченностью, частота следования ударных сигналов у термитов имеет межвидовые различия. Потревоженный термит *Zootermopsis angustieollis* наносит в течение 1 с примерно по 2 [8], а *Macrotermes natalensis* – по 10–20 ударов по опорному субстрату [30].

Ударами по опорному субстрату термиты активизируют большие группы насекомых, находящихся в термитнике или за его пределами. Прогрессивное увеличение численности термитов, вовлекаемых в ударную сигнализацию, достигается ответным реагированием каждого из них на воспринимаемые вибрационные импульсы опорного субстрата. Но ответную сигнализацию стимулируют вибрационные импульсы, частота следования которых варьирует в определенных пределах. Например, *Zootermopsis nevadensis* активно реагирует на искусственно генерируемые синусоидальные импульсы частотой от 10 до 5000 Гц, следующие с интервалами от 10 до 300 мс [31].

Ударная сигнализация, сходная с термитами, известна у разных видов муравьев *Camponotus*, *Polyrhachis*, *Lasius* и др. [2,11,28,32,33]. Как и у термитов, у муравьев ударная сигнализация используется для оповещения об опасности, а частота следования ударов по субстрату обладает определенной упорядоченностью. Сигнал опасности муравья-древоточца (*Camponotus ligniperda*) включает в среднем по три ударных импульса, следующих с частотой 55 ± 5 Гц. Спектр сигналов, распространяющихся по опорному субстрату и воздушной среде, зависит от свойств субстрата (рис. 1). Удары по картону генерируют интенсивные звуковые колебания частотой от 0,2 до 1 кГц [2], а по древесине – от 3 до 6 кГц [33].

У социальных видов Hymenoptera наряду с акустическими сигналами известны специфические локомоции, имеющие отношение к внутривидовым связям. В частности, взрослые осы при возвращении в гнездо иногда генерируют вибрации сот ударами брюшка. Шершни *Vespa orientalis* совершают по три удара, следующие с интервалами от 0,15 до 0,3 с [32]. Вибрации сот, генерируемые этими ударами, вероятнее всего, не влияют на поведение взрослых особей, но служат сигналом для голодных личинок. Они активизируются, выделяют из ротового отверстия жидкость, которую слизывают взрос-

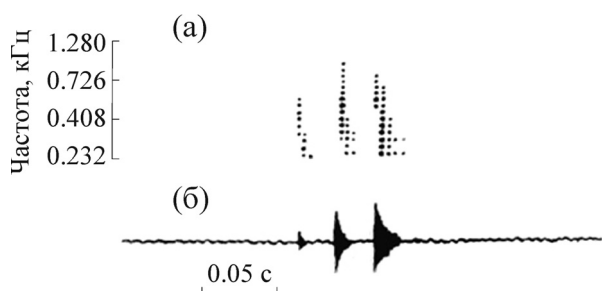


Рис. 1. Ударный сигнал тревоги муравья-древоточца *Camponotus herculeanus*: (а) – динамический спектр, (б) – осциллограмма.

лые особи, вступая в трофический контакт с личинками.

Непосредственного сигнального значения не имеет так называемая «тряска» рабочих пчел, широко распространенная в периоды, благоприятные для полетов, и особенно в периоды, предшествующие социотомии. Тряска выражается в том, что некоторая часть одних пчел, опираясь передними ногами на тело других рабочих особей, совершает брюшком по 5–6 колебаний в дорсо-вентральной плоскости [34,35]. Тряской достигается активизация пчел, которые до начала переселения (вылета из жилища) находились в пассивном состоянии. Наряду с этим в период подготовки к социотомии некоторые пчелы, находящиеся на маточниках, время от времени совершают колебательные движения брюшком [36]. Порождаемые этим вибрации маточника, вероятно, способствуют перемешиванию находящегося в нем корма и стимуляции его потребления развивающейся маткой.

Трение о субстрат. Вибрации опорного субстрата, сопутствующие многим процессам жизнедеятельности насекомых, обычно не обладают строгой упорядоченностью и не используются ими в коммуникациях. Сигнальное значение имеют у бумажных ос (*Vespidae*) вибрации, генерируемые личинками, находящимися в ячейках сот. Этим сигналом личинка привлекает взрослую особь, которая вступает с личинкой в трофический контакт [2,37].

Призывные сигналы личинки ос генерируют трением мандибул о стенки ячейки. Для этого личинки втягиваются внутрь ячеек. В течение каждого периода втягивания в ячейку и трения мандибулами о ее стенку генерируется пакет звуковых импульсов [32,38,39]. Частота их следования у лесных ос *Dohhovespula silvestris* и шершней *Vespa crabro* колеблется от 40 до 110 Гц [2].

Временная структура вибраций сот, генерируемых личинками, зависит от архитектуры внутренних поверхностей ячеек. Упорядоченность следования импульсов возрастает соответственно

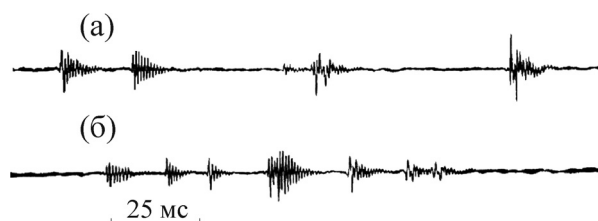


Рис. 2. Вибрации, генерируемые личинкой оси *Dohhovespula silvestris*: (а) – личинка трется мандибулами о стенку ячейки, (б) – о писчую бумагу.

выравненности поверхности ячейки. На это указывают результаты регистрации звуков, генерируемых личинками при трении мандибулами о стенки ячеек или писчую бумагу, вставленную в ячейки. В частности, у одной и той же личинки при трении о стенку ячейки паузы между импульсами составляли в среднем 21 ± 2 мс, а по бумаге – 13 ± 1 мс (рис. 2). Соответственно этому коэффициент вариации продолжительности пауз уменьшался с 76 до 24%.

В процессе развития личинки бумажных ос увеличиваются в размере, динамика которого имеет межвидовые различия. Однако временная структура сигналов у личинок разных возрастов и видов не имеет существенных различий. Во всяком случае, длительность сигналов личинок средних и старших возрастов, последние из которых больше первых в два–три раза, не имеет достоверных различий. Более того, не обнаружено различий между сигналами личинок лесных ос и шершней, которые значительно отличаются по размерам тела (таблица). Этим сигналы личинок выделяются среди множества других неупорядоченных вибраций сот, сопутствующим процессам жизнедеятельности осиных семей (передвижению по сотам взрослых ос, прогрызание крышечек ячеек особями, достигающими стадии имаго, чистка освобожденных ячеек и др.).

Личинки, скребущие по стенкам ячеек, генерируют звуки, распространяющиеся по сотам и окружающему воздушному пространству. Спектральная структура этих звуков зависит от размеров и конструкции гнезда (рис. 3). Например, в естественном гнезде, образованном тремя сотами (соты находились один над другим и соединялись перемычками), в спектре звуков, генерируемых одной личинкой, находившейся в соте диаметром около 2 см, выделялись интенсивные составляющие в диапазонах 150–650 и 1000–1300 Гц. При этом составляющая из первого диапазона превосходила по интенсивности составляющую из второго диапазона на $7 \pm 0,9$ дБ. После отделения от гнездовой конструкции двух сот диаметром 7 и 10 см частота интенсивных спектральных составляющих звуков, генерируемых той же ли-

Временная структура сигналов личинок лесных ос *Dolichovespula sylvestris* и шершней *Vespa crabro*

Параметры сигналов	Личинки лесных ос		Личинки шершней	
	среднего	старшего	среднего	старшего
	возраста		возраста	
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
Длительность, мс	166 ± 16	170 ± 9	153 ± 10	139 ± 10
Количество импульсов в пакете	11,4 ± 0,8	10,3 ± 0,9	10,4 ± 0,9	9 ± 0,8
Частота следования импульсов, Гц	63 ± 4	54 ± 5	71,4 ± 4	65 ± 2

чинкой, возросла до $1,2 \pm 0,15$ кГц [2]. Высокая вариабельность спектральной структуры звуковых колебаний, распространяющихся по сотам, изменяющаяся в зависимости от размеров гнездовой конструкции, исключает возможность дифференциации вибрационных сигналов, генерируемых разными личинками.

Звуковые аппараты. Акустические сигналы, генерированные специализированными звуковыми аппаратами, наряду с возбуждением колебаний воздуха воздействуют на окружающие твердые физические тела. От их свойств зависят частота и интенсивность возникающих колебаний. Вероятность использования в системе связи специализированных звуковых аппаратов зависит от образа жизни насекомых и экологической ситуации. Через опорные субстраты в экстремальных ситуациях передают сигналы связи муравьи-листорезы *Atta cephalotes* и матки медоносной пчелы *Apis mellifera*. Эти насекомые об-

ладают разными способами генерации акустических сигналов, которые к тому же существенно отличаются по информационной нагрузке.

Муравьи-листорезы, подобно многим другим видам муравьев, пользуются фрикционным способом генерации акустических сигналов. В их генерации используется ребристое поле, расположенное на четвертом брюшном тергите, и заостренный участок (зубец) стебелька, соединяющего грудной и брюшные отделы. Проскальзывания зубца по ребристому полю происходят при подъеме и опускании брюшка, чем порождаются периоды генерации вибраций. Возникающие акустические колебания, распространяющиеся в воздушной среде, характеризуются интенсивными составляющими в диапазоне 20–60 кГц. На расстоянии 1 см от насекомого интенсивность сигнала достигает 70 дБ [6]. Вибрации, распространяющиеся по опорному субстрату, используются муравьями, оказавшимися под слоем осыпавшегося грунта. При прохождении через рыхлый грунт ослабление сигнала составляет около 6 дБ на 1 см грунта, чему сопутствует изменение спектральной структуры колебаний. В результате поглощения высокочастотных составляющих колебания, достигающие поверхности грунта, понижаются до 1–5 кГц [40,41].

Муравьи, засыпанные грунтом, наряду с вибрационными сигналами, выделяют пахучие вещества. Это привлекает муравьев, находящихся на поверхности грунта, к особям, которые терпят бедствие. Муравьи, выполняющие функцию спасателей, в первую очередь откапывают большие группы членов своих семей, находящиеся на небольшой глубине, что обуславливается относительно высокой интенсивностью вибраций, достигающих поверхности грунта. Пахучие выделения при прочих равных условиях обладают меньшей привлекательностью для муравьев-спасателей. Это установлено опытами, в которых муравьев, терпящих бедствие, лишали возможности выделять пахучие вещества или генерировать вибрации [41].

Восприятие вибраций опорного субстрата. Специализированные рецепторы колебаний

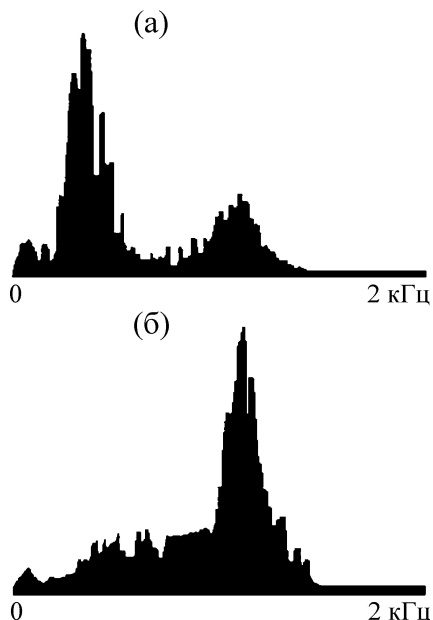


Рис. 3. Частотно-амплитудные спектры сигнала личинки лесной оси: (а) – личинка находится в ячейке одного из трех сот диаметром 5, 8 и 12 см, соединенных естественными перемиками; (б) – личинка находится в одном соте диаметром 2 см.

опорного субстрата насекомых – субгенуальные органы – размещаются под коленными сочленениями всех трех пар ног. Микроструктура субгенуального органа впервые была описана [42] у трутня медоносной пчелы в начале XX в. По строению субгенуальные органы у разных видов насекомых имеют сходное строение, а по функционированию – напоминают принцип действия акселерометра [43].

Чувствительные клетки (сколопидии) субгенуальных органов совмещают в себе функции преобразователей и рецепторов колебаний опорного субстрата. Сколопидии прикрепляются в субгенуме в двух точках – вверху и сбоку. Свободный край, противоположный боковому прикреплению, под действием силы тяжести веерообразно разворачивается. Наличие свободно подвешенных клеток способствует усилению эффекта их деформации (растяжения и сжатия) под действием сил инерции.

Несмотря на сходство в строении и функционировании субгенуальные органы у разных видов насекомых существенно отличаются по частотной характеристике чувствительности к колебаниям опорного субстрата. Это связано в основном с резонансными свойствами субгенуальных органов. При этом масса ног не имеет существенного значения [44].

Низкой чувствительностью к колебаниям опорного субстрата отличаются мясная муха (*Calliphora erythrocephala*). Она реагирует на колебания частотой около 300 Гц, амплитуда которых достигает $1,7 \cdot 10^{-2}$ мм [45]. Медоносная пчела *A. mellifera* обладает максимальной чувствительностью к колебаниям амплитудой $13 \cdot 10^{-5}$ мм на частоте около 2,5 кГц. Примерно на этой же частоте чувствительность шершня *V. crabro* ниже, чем у пчелы в 2,6–2,8 раза [46]. Электроответ субгенуального органа термита *Z. angusticollis* регистрируется на частотах 1,1–1,2 кГц под действием колебаний, достигающих $1 \cdot 10^{-2}$ мм [8]. Сверчок *Gryllus campestris* реагирует на колебания частотой 2 кГц амплитудой $1 \cdot 10^{-7}$ мм, а кузнечик *Decticus verrucivorus* – соответственно 1,5 кГц и $3,6 \cdot 10^{-8}$ мм. Относительно высокой чувствительностью к вибрациям опорного субстрата обладает таракан *Pepriplaneta americana*. У него максимальная чувствительность на частоте 1,4 кГц составляет $4 \cdot 10^{-9}$ мм [43].

Дальность передачи вибрационных сигналов по опорному субстрату определяется его резонансными свойствами, от чего зависит затухание колебаний. У муравьев в естественной среде при благоприятных экологических условиях восприятие вибрационных сигналов ограничивается несколькими десятками сантиметров, у цикадок *Delphacidae* – примерно до 1 м [47] и до 2 м у кузнечиков *Tettigonia* [48].

У социальных насекомых, обитающих в наземных гнездах, вибрационные сигналы связи распространяются по всему гнезду или его части. У маток медоносной пчелы высокая вероятность связи обеспечивается в пределах одного из сот гнезда, на котором находится сигнализирующая матка. Конструкция расплодной зоны осинового гнезда, представленной обычно несколькими ярусами сот, соединенных перемычками, способствует распространению вибраций, генерируемых личинками, по всему гнезду [2].

ВОЗДУШНЫЙ КАНАЛ АКУСТИЧЕСКОЙ СВЯЗИ

Специализированные акустические аппараты. У разных видов насекомых звуковые аппараты отличаются по строению и локализации на теле. Широкое распространение у насекомых имеет генерация вибраций трением (фрикций) разных частей тела друг о друга. Некоторые виды генерируют высокочастотные колебания соударением крыльев. На вибрации специализированных мембран основано функционирование звуковых аппаратов, преобразующую энергию сокращения мышц в акустическую энергию. Для генерации низкочастотных звуков известно использование летательных аппаратов.

Фрикционные механизмы. Акустический аппарат фрикционного действия обычно включает в себя два специализированных экзокутикулярных образования. Одно из них чаще всего представляет собой ребристое или бороздчатое поле, другое – заостренный вырост или край какого-либо внешнего органа. Трение этих структур порождает импульсные вибрации экзоскелета. Они имеют максимальную амплитуду в резонирующих зонах, жестко соединенных с трущимися структурами.

Временная структура сигнала (количество импульсов, их длительность, частота следования) зависит от структуры ребристого поля на одной части тела и скорости трения по нему заостренного выроста другой его части. У большинства саранчовых (*Acridoidea*) ребристые поля, представленные бугорками или заостренными выростами, располагаются на внутренних сторонах третьих пар ног, реже – на надкрыльях. Независимо от локализации ребристых полей, звук генерируется при подъеме и опускании ног, трущихся о надкрылья. Только крылья участвуют в генерации звуков кузнечиковых (*Tettigonoidea*). У них на внутренней стороне одного из надкрылий (левого) находится зазубренная жилка, трущаяся при генерации звуков о внутренний край другого надкрылья. У сверчковых (*Grylloidea*) ребристое поле находится на внутренней стороне анальной жилки на правой элите, а заостренный кант – на левой [1,49,50].

Временная структура звуков, генерируемых фрикционными аппаратами, зависит от структуры ребристого поля и скорости перемещения по нему заостренного выроста. Число ребрышек на ребристых полях разных видов насекомых, пользующихся фрикционными механизмами генерации звуков, изменяется в широких пределах. Например, у разных видов сверчков (*Gryllidae*) число ребрышек варьирует от 6 до 485 при высоком постоянстве у каждого вида [51].

Спектр сигналов определяется преимущественно резонансными свойствами участков крыльев или надкрылий. У кузнечиковых резонируют тонкие участки крыльев, представляющие собой мембраны, у сверчков – лировидные части надкрылий [1,50]. Одни виды кузнечиковых (*Homorocoryphus* и *Tettigonia*) генерируют акустические сигналы с интенсивными составляющими в диапазоне от 8 до 10–15 [52], другие – от 13–18 до 25–66 кГц [53–55]. У сверчковых в спектрах акустических сигналов доминируют составляющие частотой от 2–4 [52] до 4,7–7,2 [4], у саранчовых – от 0,3–8 до 0,5–50 кГц [1,53].

Тимбальные органы. Склеротизированные выпуклые мембраны (жесткие хитиновые пластинки), прогибаемые специализированными мощными мышцами, образуют так называемые «тимбальные» звуковые аппараты цикад (*Cicadidae*). Парные мембраны локализуются на нижней стороне первого брюшного сегмента. От внутренней полости тела мембраны отделяются воздушными мешками, усиливающими интенсивность звуков. Тимбальным аппаратом генерации звука пользуются также некоторые представители семейства щитников (*Pentatomidae*), медведиц (*Arctiidae*) и лжеперстянок (*Ctenuchidae*) [1,4,56].

У разных видов цикад тимбальные мембраны сокращаются поочередно или синхронно. Поочередным сокращением мембран обеспечивается двукратное увеличение частоты следования пакетов импульсов [4]. Синхронное сокращение мышц, обнаруженное у австралийских цикад, способствует увеличению интенсивности сигнала [57].

Частотно-амплитудная структура звуков, генерируемых тимбальными мембранами, зависит от их резонансных свойств и частоты прогибания. Частотное положение энергетического максимума в спектре сигнала определяется преимущественно частотой вибраций мембран. На интенсивность и спектр звука оказывают влияние резонансные свойства воздушных полостей, примыкающих к мембранам [58]. У некоторых видов цикад, например цикады *Cystosoma saundersii*, пению сопутствует растяжение брюшка. Это влияет на повышение интенсивности звука и понижение его частоты [59]. У многих видов

цикад мембраны имеют ребра жесткости. Прогибанию каждого из них сопутствует генерация одного затухающего звукового импульса. Частота следования импульсов зависит от скорости сокращения мышц [4,56].

Певчие или настоящие цикады (*Cicadidae*) в различных биологических ситуациях генерируют звуки с интенсивными составляющими в диапазоне от 0,8 до 16 кГц [4,59–61]. У разных видов цикад спектры призывных звуковых сигналов существенно различаются (рис. 4), что способствует межвидовой изоляции.

У видов цикад, тимбальные мембраны которых имеют ребра жесткости, при прогибании и возвращении в исходное состояние каждого из них генерируются вибрации разной частоты. При последовательном прогибании трех ребер у *C. saundersii* генерируются звуки частотой 1,05, 0,87 и 0,83 кГц, а при распрямлении – от 1,6 до 1,9 кГц [58].

Интенсивность звуков у цикад варьирует в пределах 90–100 дБ [4]. Наибольшей интенсивностью отличаются звуки «угрозы», генерируемые при нападении на них хищников, что, вероятно, получило развитие в процессе совершенствования этологических способов самосохранения [62]. Пузыревидные утолщения у основания передних крыльев бабочки-совки *Amyna natalis*, прогибаясь подобно тимбальным мембранам цикад, генерируют ультразвуковые сигналы частотой от 60 до 80 кГц. Их интенсивность на расстоянии 10 см от насекомого достигает 102 дБ [63].

Летательные аппараты. Летющие насекомые генерируют звуки взмахами крыльев. Частотой их взмахов определяются интенсивные составляющие в частотно-амплитудном спектре звуков, сопутствующих полету. Наряду с этим летательный аппарат может использоваться для генерации специфических звуков, не связанных с полетом. Широкими возможностями для генерации низкочастотных звуков обладает летательный аппарат медоносной пчелы и других видов рода *Apis*.

Функционирование звукового аппарата пчелы основано на вибрации двумя парами летательных мышц непрямого действия полусферического скутума мезоторакса и упруго сочлененного с ним скутеллума. Крылья выполняют функцию резонаторов, усиливающих передаваемые им вибрации торакса. Максимальные по интенсивности спектральные составляющие звуков, сопутствующих различным процессам жизнедеятельности пчел, укладываются в диапазоне 70–700 Гц. Энергетический максимум занимает обычно одну узкую полосу, реже звуковой спектр включает две или три интенсивных составляющих [64,65].

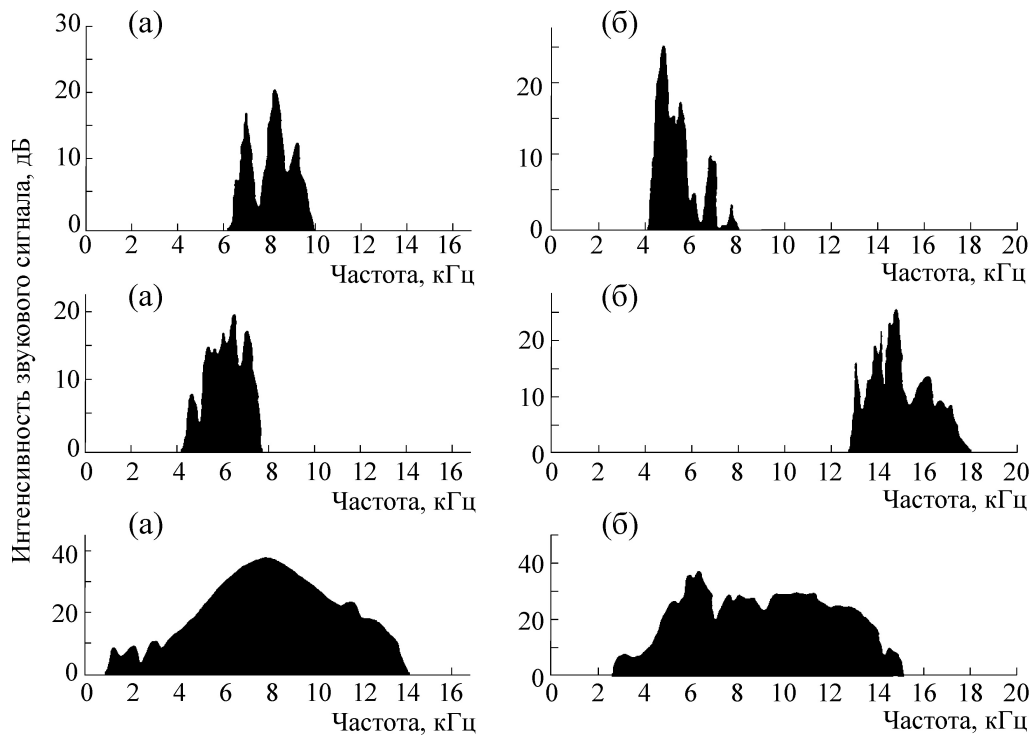


Рис. 4. Спектры призывных звуковых сигналов цикад: (а) – *Cicadatra atra*, (б) – *Cicada orni*, (в) – *Tibicen plebejus*, (г) – *Cicadetta dimissa*, (д) – *Tibicina intermedia*, (е) – *Paharia zevara*. По оси абсцисс – частота звука, кГц, по оси ординат – уровни интенсивности, дБ [4].

Рецепторы акустических колебаний воздушной среды. Восприятие акустических колебаний, распространяющихся через воздух, основано на использовании преобразователей сжатий и разрежений воздуха в механические колебания. В качестве первичных преобразователей акустических колебаний насекомые используют волоски или мембраны. Соответственно этому фонорецепторы представляют собой трихоидные сенсиллы или тимпанальные органы. Вибрации волосков или мембран воздействуют на окончания рецепторных клеток, генерирующих нервные импульсы в форме потенциалов действия. В их количестве и частоте следования кодируется частотно-амплитудно-временная структура сигналов, возбуждающих вибрации первичных преобразователей акустических сигналов.

Трихоидные сенсиллы. Механическая структура трихоидных сенсилл представлена обычно пустотелым выростом кутикулы, подвижно сочлененным с покровами тела. Наличие сочлененной мембраны обеспечивает возвращение отклоненного волоска в исходное состояние. Вибрации основания волоска деформируют связанный с ним отросток нейрона, генерирующего потенциалы действия [65].

Локализуясь на разных частях тела насекомых, трихоидные сенсиллы выполняют преимущественно функцию тактильных рецепторов [66–68]. Функцию ветрочувствительных рецеп-

торов выполняют трихоидные сенсиллы, расположенные на голове саранчи *Locusta migratoria* [1], а также на церках тараканов и прямокрылых [69–71]. Тактильные и ветрочувствительные трихоидные сенсиллы генерируют урежающиеся электрические колебания в течение отклонения волоска на некоторый угол любой силой (воздействием воздушного потока, прикосновением к твердому субстрату и др.) и в течение некоторого времени, пока волосок остается в отклоненном состоянии [71,72]. Этим исключается возможность дифференциации сенсиллами такого типа отклонений волосков под действием звука, воздушного потока или тактильных контактов с окружающими объектами.

К типичным рецепторам звуковых колебаний воздуха относятся быстроадаптирующиеся трихоидные сенсиллы, обнаруженные у медоносной пчелы [2,65,73]. Волоски располагаются на голове пчелы между фасеточными глазами и затылочным швом. Основание каждого волоска, размещающегося в кутикулярной капсуле, прикрепляется к ней и удерживается в равновесном состоянии посредством сочлененной мембраны.

Угол отклонения волоска от положения равновесия возрастает с увеличением интенсивности звука и зависит от его частоты. Высоко-частотная граница звуковых колебаний интенсивностью до 80 дБ, отклоняющих волосок на

1°, находится в диапазоне 200–400 Гц. Низкочастотный резонансный максимум волосков приходится на 125–180 Гц. В этой частотной области они отклоняются на 1° под действием звуков интенсивностью около 64 дБ.

На звуки, вибрирующие волосок, нейрон отвечает генерацией потенциалов действия и незатухающими колебаниями, повторяющими звуковую волну, что имеет конвергентное сходство с микрофонным эффектом улитки млекопитающих [74,75]. Различиями волосков по резонансным свойствам обуславливается частотная дифференциация сигналов равной интенсивности и длительности. Например, рецепторы, волоски которых занимают по своим резонансным свойствам некоторое промежуточное положение между высоко- и низкочастотными, реагируют уменьшением количества импульсов в ответе от $7,2 \pm 0,41$ до $2,2 \pm 0,20$ на повышение частоты звукового воздействия длительностью 100 мс от 150 до 350 Гц.

Время адаптации рецептора связано с интенсивностью и временной структурой звукового сигнала. К непрерывным звуковым колебаниям частотой 200–300 Гц при интенсивности 75 дБ рецептор адаптируется за 0,6–1,0 с. С увеличением интенсивности звука до 85 дБ или его подачи в импульсном режиме время адаптации рецептора возрастает в два–три раза.

На механическое отгибание волоска нейрон генерирует разряд импульсов. Их количество зависит от угловой скорости и конечной величины угла отклонения волоска. При отклонении волоска на 15–20° со скоростью примерно 100°/с рецептор генерирует $9 \pm 0,5$ импульсов. С увеличением угла отклонения до 30–40° количество импульсов возрастает до $20 \pm 1,1$. Но фиксация волоска в любом положении, отличающемся от исходного (равновесного), не стимулирует нервную клетку генерировать потенциалы действия.

Тимпанальные органы. В качестве первичных преобразователей акустических колебаний воздуха в механические колебания в тимпанальных органах используются тонкие мембраны, находящиеся в натянутом состоянии. Натяжение мембран обеспечивается участками трахей или утолщениями кутикулы, обрамляющими мембраны. У саранчевых к тимпанальным мембранам непосредственно примыкают дендриты рецепторных клеток (сколонидии), а у кузнечиков и сверчков – через трахейный ствол, проходящий вдоль голеней передних ног. У цикад, саранчевых и некоторых видов бабочек тимпанальные органы локализованы в брюшном или грудном отделах [3,4,76–80].

Частотная дискриминация акустических сигналов у саранчи *Locusta migratoria* обеспечивается разными резонансными свойствами тимпанальной мембраны. Ее жесткие и тонкие уча-

стки резонируют на частотах от 15 до 20 кГц, а относительно толстые и мягкие – от 4 до 6 кГц. Этот низкочастотный диапазон совпадает с областью интенсивных составляющих в призывных сигналах, генерируемых в брачный период самцами. У певчих цикад тимпанальные органы обладают максимальной чувствительностью к интенсивным частотным составляющим в спектрах призывных сигналов [4,81]. Этим обеспечивается надежная связь при минимальных затратах энергии на сигнализацию.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ

Сигнализирующие насекомые, используя различные механизмы генерации акустических сигналов, чаще всего находятся на различных субстратах (почве, растительных объектах и др.), реже – в воздухе. От этого зависит энергия звуковых колебаний, распространяющихся по воздуху и/или опорным субстратам. Акустические колебания, генерируемые специализированными звуковыми аппаратами, распространяются преимущественно воздушным путем и лишь частично передаются опорным субстратам, на которых находятся сигнализирующие насекомые. Опорные субстраты выполняют функцию основных каналов связи при использовании насекомыми ударного или фрикционного механизмов генерации звуковых колебаний. Воздушная среда и опорный субстрат соответственно их физическим свойствам различаются по распространению акустических колебаний, а надежность их восприятия насекомыми подвержена влиянию изменяющейся экологической ситуации.

Опорный субстрат. Скорость распространения и затухание звуковых колебаний в почве зависит от ее плотности и влажности. В рыхлом песке пустынь скорость распространения звука составляет около 40 м/с, в плотных почвах – варьирует от 1000 до 3000 м/с, а затухание возрастает с повышением его частоты. В сыром грунте коэффициент затухания звуковых колебаний частотой 2 кГц составляет около 6 дБ/см. Уплотнение опорных субстратов способствует увеличению дальности связи за счет уменьшения поглощения звуковых колебаний [82].

По скорости и дальности распространения звуковых колебаний ветки деревьев превосходят грунт. От конфигурации веток зависит амплитуда ударных сигналов. Скорость распространения звука частотой 2 кГц по веткам деревьев в зависимости от их плотности варьирует от 40 до 100 м/с [80]. Затухание колебаний частотой 4–5 кГц в древесине (сосне и буке) составляет примерно 2 дБ/см [83]. Поэтому древесная растительность как канал акустической связи су-

шественно превосходит грунты по дальности распространения сообщений.

Затухание колебаний субстрата, по которому стучат термиты, зависит от его резонансных свойств. У термитов *Macrotermes natalensis*, надземные постройки которых достигают в диаметре нескольких метров, вибрационные импульсы, распространяясь со скоростью 1,3 м/с, затухают на расстоянии 0,4 м от сигнализирующего насекомого. Но наличие в термитнике большого количества особей, реагирующих ответными ударами по субстрату на воспринимаемые вибрационные импульсы, обеспечивает распространение информации об опасности по всему термитнику [30]. Если термиты оказались в опасности на субстрате, слабо проводящем вибрации, например на гниющей древесине, надежное оповещение об опасности обеспечивается ударами мандибул по телу особей, находящимися в непосредственной близости [28].

Призывные сигналы личинок бумажных ос, скребущих по стенкам ячеек, распространяются по всем сотам, образующим внутреннюю конструкцию осинового гнезда. Вибрации, сходные по частотно-амплитудному спектру, генерируют взрослые осы, перемещающиеся по сотам. На фоне этих помех сигналы личинок выделяются по временной структуре, отличающейся относительно высоким постоянством по длительности и упорядоченности пакетов импульсов (см. таблицу). Независимо от возраста у видов ос, личинки которых различаются по величине в два–три раза, длительность каждого из генерируемых ими пакетов импульсов не выходит за пределы 130–180 мс [2].

Интенсивные вибрации сот возникают при перегреве осинового гнезда, стимулирующего взрослых ос взмахами крыльев интенсифицировать воздухообмен внутригнездового пространства с внешней средой. Сопутствующие этому звуки с интенсивными составляющим в диапазонах 100–170 и 275–370 Гц возбуждают вибрации сот [2,39]. Но эти вибрации находятся за пределами максимальной чувствительности субгенуальных органов, приходящихся у бумажных ос примерно на 1,5 кГц. С понижением частоты до 0,2–0,3 кГц чувствительность рецепторов вибраций опорного субстрата уменьшается более чем в 50 раз [46].

У медоносной пчелы опорный субстрат (соты, стенки жилища и др.) используют конкурирующие матки в период социотомии. Для обнаружения и локализации своих соперниц матки используют специфические акустические сигналы (пение), включающие от 6 до 20 импульсов длительностью от 0,25 до 1,5 с. Наибольшей длительностью отличается, как правило, первый импульс, иногда первые два–три импульса. Длительность пауз между импульса-

ми варьирует от 0,15–0,25 с. Частотное положение участков концентрации спектральной энергии непостоянно и может изменяться как внутри импульсов, так и от импульса к импульсу. У маток, как и у рабочих пчел, звук генерируется посредством вибраций летательными мышцами непрямого действия экзоскелета грудного отдела [64].

Сигналы перекликающихся маток всегда отличаются по спектральной структуре. Так, если у матки, начавшей пение, интенсивные спектральные составляющие находятся в диапазоне 350–450 Гц, то максимум энергии в ответной песне ее соперницы они приходятся на область 230–300 Гц. Возможен также противоположный порядок изменения частот звуков перекликающимися матками. В тех случаях, когда к двум перекликающимся маткам подключается третья матка, интенсивные составляющие ее песни смещаются на более высокочастотную область по отношению к их положению в спектрах песен первых двух маток.

На частотное положение участков концентрации спектральной энергии в песне матки могут влиять звуковые помехи, интенсивные составляющие которых находятся в том же диапазоне [65]. Например, значительные изменения в спектре сигнала происходят под действием изменяющейся по интенсивности помехи с максимумом энергии в области 185–225 Гц. Спектральные составляющие помехи могут частично перекрываться при соотношении сигнал/шум не менее 7–8 дБ. В таких условиях интенсивные составляющие сигнала укладываются в диапазоне от 210 до 290 Гц. При уменьшении различия между интенсивностью сигнала и помехи до 2–3 дБ пик интенсивности в песне матки смещается на 283–366 Гц. Если помеха достигает или немного превосходит пик интенсивности сигнала, он смещается на высокочастотную область более чем на 100 Гц по отношению к исходному положению.

Несмотря на то что сигнал, распространяющийся по воздуху, обладает высокой интенсивностью, перекличку маток возбуждают только колебания, распространяющиеся через опорный субстрат (сот или стенки жилища). Поэтому поющие матки всегда всегда прижимаются тораком к опорному субстрату. Амплитуда и частота вибраций сотов попадает в полосу чувствительности виброрецепторов (субгенуальных органов) медоносной пчелы [5,46,84].

Сигнальная роль звуков, генерируемых матками, подтверждается тем, что они отвечают ответным пением на воспроизведение или имитацию их песен [5,85]. В случае имитации сигнала наибольшей эффективностью обладают чистые тона частотой от 600 до 2000 Гц. При этом важно, чтобы временная структура ими-

тируемого сигнала соответствовала временной структуре песни матки. Однако имитируемые сигналы обладают меньшей эффективностью по сравнению с естественным пением маток. На воспроизведение их песни матки, находящиеся в улье или других условиях, отвечают обычно на 1–3, а на имитацию – на 7–9 полных циклов сигнала [39].

Рабочие пчелы и матки по-разному реагируют на воспроизведение их пения виброизлучателем, контактирующим с сотом. Матки возбуждаются и направляются к месту соприкосновения виброизлучателя с поверхностью сотов. В отличие от этого, рабочие особи резко останавливаются («замирают») в периоды генерации каждого импульса песни матки. Подобно этому, пчелы реагируют на вибрации сот частотой 1000 ± 500 Гц [5]. Торможение двигательной активности пчел в периоды пения маток способствует снижению акустических помех связи и устранению препятствий на пути их сближения.

Воздушная среда. Звуковые волны, распространяясь в воздушной среде и поглощаясь ею, теряют энергию. Потери энергии звуковой волны прямо пропорциональны квадрату ее частоты. Соответственно этому повышение частоты звука с 0,1 до 1 и 10 кГц его поглощение возрастает в 100 и 10000 раз. Поглощение ультразвука частотой 50 кГц в спокойном воздухе составляет 2 дБ/м. Наличие в воздухе паров воды или твердых частиц способствует ослаблению звуковых колебаний. Ветер выступает в качестве одной из помех акустической связи. Если ветер дует в направлении, противоположном распространению звуковой волны, скорость звука уменьшается, а затухание возрастает [86]. Порывы ветра заглушают звуковые сигналы. Вероятно, по этой причине при порывах ветра цикадовые приостанавливают акустические коммуникации [87].

Густая травянистая растительность искажает временную и спектральную структуру сигналов, генерируемых насекомыми. Наряду с этим происходит ослабление и уменьшение дальности распространения звуков [4,88]. В плотной растительности особенно ослабляются высокочастотные сигналы. Поэтому для обеспечения надежности высокочастотных составляющих в сигналах связи кузнечики *Canocephalus* стремятся сигнализировать, находясь на верхушках растений [88]. Подобно этому самки сверчков *Gryllus campestris*, занимающие обычно в травянистых сообществах нижний ярус, в брачный период обычно забираются на растения, чем достигается увеличение дальности акустической связи [4]. Повышение расстояния над землей до 1 м обеспечивает примерно четыре-

надцатикратное увеличение дальности распространения сигналов связи у сверчков [89].

С суточной динамикой уменьшения интенсивности звуковых помех связана активизация акустической связи у саранчи *Bullacris membracioides* в ночные часы. Это способствует увеличению дальности восприятия сигналов связи, генерируемых самцами, примерно на порядок [90]. Некоторые виды австралийских кузнечиков (*Tettigonioidea* sp.) затухание высокочастотных составляющих травянистой растительностью компенсируют перекрытием слуховой трахеи, функционирование которой смещает чувствительность слуховой системы на высокие частоты. Этим достигается повышение чувствительности к низкочастотным составляющим сигналов [91].

Повышению надежности связи способствуют приспособления, используемые некоторыми насекомыми для повышения интенсивности генерируемых ими акустических сигналов. Например, у медведок *Gryllotalpa* усиление звука достигается горнообразным расширением выхода из норы [92]. Древесные сверчки *Oecanthus* в качестве резонаторов, усиливающих генерируемые ими звуки, используют сближенные листья. Между ними поющие сверчки помещают вибрирующие крылья [93].

В коммуникациях медоносной пчелы *Apis mellifera* используется относительно слабый по интенсивности пульсирующий звуковой сигнал, не имеющий по своему информационному значению аналогов у других животных. Уникальность этого сигнала связи, генерируемого летательным аппаратом [64], заключается в его использовании для передачи информации о расстоянии до цели, имеющей биологически важное значение для пчелиной семьи [2]. В длительности этого пульсирующего сигнала (сигнал дальности) пчелы в процессе исполнения стереотипных динамических поз (танцев) кодируют информацию о расстоянии до обнаруженной цели (рис. 5).

Относительно невысокая интенсивность сигнала необходима и достаточна для ближней связи между танцующей пчелой-сигнальщицей и мобилизуемыми ею пчелами. Они, перемещаясь за пчелой-сигнальщицей, находятся в непосредственной близости от нее. Обычно расстояние между сигнальщицей и окружающими ее пчелами не превышает 3–5 мм. На таком расстоянии интенсивность сигнала превышает звуки, сопутствующие разным процессам жизнедеятельности пчелиной семьи (звуковой шум) на 5–17 дБ [23].

Наиболее интенсивные спектральные составляющие шума пчелиной семьи связаны с активной аэрацией гнезда, для чего пчелы машут крыльями. Частота этих звуков, изменяю-

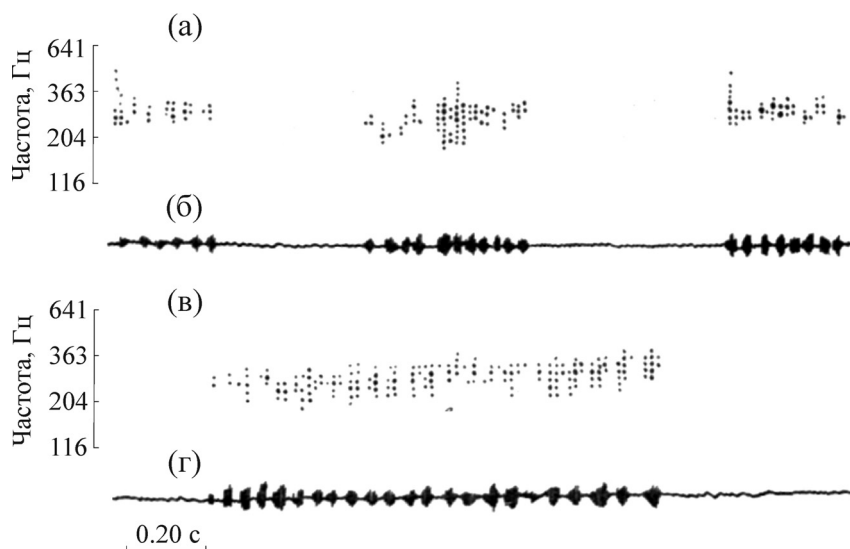


Рис. 5. Динамические спектры (а, в) и осциллограммы сигналов, используемых пчелами для указания цели полета (б, г) на расстоянии 30 (а, б) и 200 м от улья (в, г) [5].

щихся от 90 до 160 Гц, находится в прямой зависимости от температуры и содержания в улье диоксида углерода. Второй спектральный максимум шума, связанный с генерацией пчелами тепла, ограничивается 210–290 Гц. При возбуждении пчел в спектре шума возрастает интенсивность составляющих в диапазоне 450–500 Гц [2].

Пчелы сигнальщицы корректируют частоту генерируемых ими звуков под влиянием звуковых помех, что зависит от их интенсивности и спектральной структуры [23,65]. Диапазоны сигнальных звуков и помех в основном совпадают при различиях по их интенсивностям, достигающим 15–17 дБ. Уменьшению соотношения сигнал/шум сопутствует повышение частоты сигнала, генерируемого танцовщицей пчелой. При соотношении сигнал/шум на уровне 3–6 дБ частота сигнала возрастает примерно на 50 Гц. По мере сближения по интенсивностям шума и сигнала происходит смещение спектральных составляющих сигнала на область, наиболее свободную от звуковых помех. Повышению надежности связи между сигнальщицей и мобилизуемыми ею пчелами способствует также многократное повторение сигнала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Помехоустойчивость и связанная с нею надежность акустической сигнализации достигается у насекомых разными средствами, зависящими от образа жизни, функционирования звуковых аппаратов и органов слуха. В эволюции акустической связи насекомых широкое распространение получило использование опорного субстрата в качестве акустического канала свя-

зи. Этому благоприятствует распространение вибраций по твердым субстратам при механическом воздействии на них самими насекомыми, другими животными, растительными объектами или воздушными потоками.

Использование вибраций опорного субстрата для слежения за состоянием окружающей среды и коммуникаций с особями своего вида сопряжено с возникновением и развитием механорецепции. Она, по-видимому, зародилась на самых начальных фазах формирования класса насекомых и совершенствовалась как средство ориентации в процессе их адаптации к наземному образу жизни, регуляции внутри- и межвидовых отношений. Естественный отбор благоприятствовал повышению чувствительности рецепторов колебаний опорного субстрата в диапазоне частот, используемых для связи и пространственной ориентации. Этим достигалось повышение надежности внутривидовых коммуникаций и безопасности жизни в естественной среде вместе со своими паразитами и хищниками.

Наличие рецепторов колебаний опорного субстрата обеспечивало возможность коммуникаций и ориентации в окружающей среде, минуя приобретение специализированных звуковых аппаратов. Для локализации и дистанционного контакта с особями противоположного пола областелям виброрецепторов было необходимо и достаточно приобретать и совершенствовать инстинкты упорядоченного механического воздействия на субстрат. С закреплением в филогенезе инстинктов упорядоченного механического воздействия на субстрат (частоты следования ударов или продолжительности периодов трения о субстрат) и контроля временных параметров виб-

рационных импульсов возростала надежность связи. На этой основе развивались средства этологической изоляции у близких видов.

Сигнализация, основанная на использовании опорного субстрата, обладая простотой реализации, характеризуется ограниченными возможностями для кодирования акустической информации. Ударный способ сигнализации позволяет манипулировать лишь числом и/или частотой ударов по субстрату, при трении – только продолжительностью периода трения. Независимо от способов воздействия на опорные субстраты, дальность распространения по ним звуковых колебаний обуславливается физическими свойствами этих субстратов, которые зависят в той или иной мере от изменений состояния природной среды (влажности почвы, резонансных свойств растительных объектов, изменяющихся в годичных циклах роста, изменении гнездовых конструкций и т.п.). Высокая вариабельность резонансных свойств опорных субстратов исключает кодирование передаваемой по ним информации в спектральной структуре, чем ограничивается объем передаваемой информации и мобильность связи. Прослеживаемая в некоторых филогенетических ветвях насекомых высокая чувствительность субгенуальных органов обеспечивает их обладателям восприятие сигналов, находящихся на значительном удалении от источников их генерации. Но высокой избирательной чувствительностью рецепторов колебаний субстрата ограничивается диапазон воспринимаемых колебаний и вероятность связи в изменяющихся природных условиях.

Совершенствование акустических коммуникаций насекомых происходило в процессе приспособления к использованию в качестве акустического канала связи воздушной среды. Развитие акустической связи в этом направлении сопряжено с приобретением специализированных звуковых аппаратов и фонорецепторов. Конвергентно в разных филогенетических ветвях класса насекомых получили развитие специализированные звуковые аппараты, функционирующие по принципу трения или соударения специфических экзокутикулярных структур, расположенных на разных отделах тела насекомых и их локомоторных органах.

Для восприятия акустических колебаний, распространяющихся по воздуху, используются фонорецепторы, отличающиеся по локализации на теле, но сходные по принципу функционирования. Сходство основано на использовании многими видами насекомых в качестве первичных преобразователей акустических колебаний тонких кутикулярных мембран, находящихся в натянутом состоянии. Натяжение обеспечивается специализированными структурами или органами, не имеющими по первичной (основной)

функции отношения к фонорецепции. Колебания мембран под действием звуковых волн возбуждают нервные клетки. Они контактируют с мембранами непосредственно или через промежуточные структуры.

К высокоспециализированным акустическим рецепторам относятся тимпанальные органы. Они, вероятно, независимо возникли и давно известны в разных отрядах Homoptera, Orthoptera и Lepidoptera, а недавно обнаружены у одного из представителей Diptera – у мухитахины (*Ormia ochracea*). Эти насекомые, паразитирующие на сверчках, обнаруживают свои жертвы по звукам, используемым в коммуникациях сверчков [94]. В отличие от этого некоторые насекомые, генерируя ультразвуковые сигналы, защищаются от нападения летучих мышей [95,96]. Это отражает многообразие использования акустической сигнализации в межвидовых отношениях насекомых с другими животными.

Прослеживаемая в разных филогенетических ветвях класса насекомых специализация механизмов генерации и восприятия акустических сигналов, поддерживалась естественным отбором, поскольку этим обеспечивалось повышение надежности связи. Наряду с этим, в филогенетически молодых ветвях эволюции насекомых, к которым относятся пчелы рода *Apis*, в развитии акустических коммуникаций преобладает использование мультифункциональности. У них в генерации звуков получило развитие в качестве дополнительной функции использование летального аппарата. Его основные морфологические структуры используются для генерации звуков с широко изменяющейся спектрально-временной структурой.

Для восприятия низкочастотных звуковых сигналов у пчел получили развитие быстроадаптирующиеся трихоидные сенсиллы. Ими обеспечивается ближняя связь, что необходимо для мобильного взаимодействия в густонаселенном пчелином жилище на фоне звуковых помех, соизмеримых с интенсивными составляющими сигналов. Надежность связи достигается коррекцией спектральной структуры звуков, генерируемых пчелами-сигнальщицами под влиянием помех. Немаловажное значение имеет также пульсирующая структура сигналов, различающихся по длительности в зависимости от их информационной нагрузки. Некоторая защита акустических коммуникаций у пчел обеспечивается тем, что они живут в укрытиях (дуплах деревьев, расщелинах скал или ульях, изготовляемых из дерева или его синтетических заменителей), обладающих звукоизоляционными свойствами.

У медоносной пчелы использование воздушной среды в качестве акустического канала связи,

вероятно, эволюционировало сопряженно с развитием социальности, обеспечивавшей превращение пчельной семьи в эволюционирующую биологическую единицу. Естественный отбор пчелиных семей благоприятствовал приобретению рабочими пчелами мобильной внутригнездовой связи, обеспечивающей взаимодействие в ограниченном гнездовом пространстве с высокой плотностью населения. Для обеспечения ближней связи не требовалось усиления акустических сигналов, но повышение объема передаваемой ими информации достигалось дифференциацией по частотно-амплитудно-временной структуре. Несмотря на сложность акустической сигнализации, используемой в коммуникациях пчел, она реализуется на безусловно рефлекторном уровне. Поэтому пчелы индифферентно относятся к посторонним звуковым сигналам, распространяющимся по воздуху.

Реагирование рабочих особей торможением двигательной активности на слабые вибрации опорного субстрата, генерируемые перекликающимися матками, связано с наличием субгенуальных органов. Их происхождение не имеет отношения к социальности, но специфическое функционирование сопряжено с развитием внутрисемейных отношений, в которых филогенетически возрастало физиологическое доминирование овулирующей половозрелой самки [97]. При этом пчелы не утратили активного реагирования на интенсивные неупорядоченные вибрации жилища. Они, ассоциируясь с нападением врагов и грабителей, стимулируют у пчел резкое повышение локомоций и защитные реакции.

Независимо от образа жизни насекомых, способов генерации и восприятия акустических сигналов, средствами акустической сигнализации и ориентации достигается повышение адаптации к среде обитания. Использование акустической сигнализации обеспечивается мобильностью регуляции большого комплекса внутривидовых отношений, снижаются затраты энергии и времени на реализацию биологически важного взаимодействия. На изменчивости структуры акустических сигналов связи базируются микроэволюционные преобразования. Развитие внутри- и межвидовых дифференцировок по акустическому принципу наиболее существенно в условиях симпатрического видообразования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Р. Т. Haskell, *Insect sounds* (Witherby, London, 1961).
2. Е. К. Еськов, *Акустическая сигнализация общественных насекомых* (Наука, М., 1979).
3. Р. Д. Жантиев, *Биоакустика насекомых* (МГУ, М., 1981).
4. А. В. Попов, *Акустическое поведение и слух насекомых* (Наука, Л., 1985).
5. Е. К. Еськов, *Этология медоносной пчелы* (Колос, М., 1992).
6. Н. Markl, *Zeit. Vergl. Physiol.* **60**, 103 (1968).
7. Р. Е. Howse, *Experientia* **18**, 457 (1962).
8. Р. Е. Howse, *J. Ins. Physiol.* **10**, 409 (1964).
9. E. Goungle, *Bull. Soc. Entomol. France.* **7**, 168 (1900).
10. П. И. Мариковский, *Энтомол. обозрение* **37** (3), 557 (1958).
11. Е. К. Еськов, *Зоол. журн.* **52**, 709 (1973).
12. Е. К. Еськов, *Пчеловодство* (6), 12 (1973).
13. R. D. Alexander, in *Animal sounds and communication* (Acad. Press. Washington, 1960), pp. 38–92.
14. G. A. Swaby and J. A. Rudinsky, *Zeit. Ang. Entomol.* **81**, 421 (1976).
15. R. Boch, *Zeit. vergl. Physiol.* **40**, 289 (1957).
16. K. von Frisch, *Tranzsprache und Oriehrtung der Bienen.* Springer-Verlag (Berlin, Heidelberg, New-York, 1965).
17. M. Lindauer, *Communication among social bees* (Harvard Univ. Press Cambridge, Mass, 1971).
18. Н. Esch, *Zeit. Vergl. Physiol.* **65**, 1 (1961).
19. А. М. Wenner, *Anim. Behav.* **10**, 79 (1962).
20. Е. К. Еськов, *Журн. общ. биологии* **33**, 217 (1972).
21. С. Thom, *J. Exp. Biol.* **206**, 2111 (2003).
22. J. C. Biesmeijer and T. D. Seeley, *Ecol. and Sociobiol.* **59**, 133 (2005).
23. Е. К. Еськов, *Проблемы передачи информации* **8**, 83 (1972).
24. I. Toshilide, *Appl. Entomol. Zool.* **11** (1), 8 (1976).
25. R. Rupprecht, *J. Insect. Physiol.* **21** (2), 305 (1975).
26. Л. С. Шестаков, *Зоол. журн.* **87** (1), 36 (2008).
27. E. Wasmann, *Tijdschrift voor Entomol.* **23**, 27 (1980).
28. К. Эшерих, *Термиты или белые муравьи. Биологический этюд* (Изд. А.Ф. Девриена, СПб, 1910).
29. А. Е. Emerson, *Communication among termites* (Trans. IV Intern. Congr. Ithaca. 1929), pp. 722–727.
30. F. A. Hager and W. H. Kirchner, *Journ. Experimental Biol.* **216**, 3249 (2013).
31. J. Tautz, I. Broecker, and W. Kirchner, *Vibrational communication in the damp wood termite Zootermopsis nevadensis* (*Proc. 8th Intern. Meeting on Insect Sound and Vibration*) (Pommersfelden, 1992), p. 72.
32. J. Ishay and J. Schwarz, *Insect. Soc.* **12**, 383 (1965).
33. Н. Markl and S. Fuchs, *Zeit. Vergl. Physiol.* **76**, 204 (1972).
34. М. Г. Гайдак, в кн. *Пчела и улей*, под ред. Т. И. Губиной (Колос, М., 1969), сс. 80–148.
35. Т. D. Seeley, A. Weidenmuller, and S. Kuhnholz, *Ethology* **104** (1), 10 (1998).
36. S. Painter-Kurt and S. S. Schneider, *Ethology* **104** (6), 475 (1998).
37. L. Schaudinischky and J. Ishay, *J. Acoust. Soc. Amer.* **44**, 1290 (1968).
38. J. Ishay and E. M. Landau, *Nature* **237**, 286 (1972).
39. Е. К. Еськов, *Журн. общ. биологии* **34**, 861 (1973).
40. Н. Markl, *Science* **149**, 1392 (1965).
41. Н. Markl, *Zeit. Vergl. Physiol.* **57**, 299 (1967).
42. N. E. Mc Indo, *J. Comp. Neuril.* **34**, 173 (1922).
43. Н. Achnorbus, *Zeit. Vergl. Physiol.* **71**, 14 (1971).
44. M. J. Dambach, *Comp. Physiol.* **79 A**, 281 (1972).
45. W. Shneider, *Zeit. Vergl. Physiol.* **32**, 287 (1950).
46. Н. Autrum and W. Schneider, *Zeit. Vergl. Physiol.* **31** (1), 77 (1948).

47. T. Ichikawa, *Appl. Entomol. Zool.* **11**, 8 (1976).
48. A. Keuper and R. Kuhne, *Behav. Processes* **8**, 125 (1983).
49. A. Michelsen and H. Nocke, *Adv. Insect. Physiol.* **10**, 249 (1974).
50. H. Nocke, *Zeit. Vergl. Physiol.* **74**, 272 (1971).
51. T. J. Walker and T. C. Carlysle, *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **4**, 151 (1975).
52. Р. Д. Жантиев и Н. Н. Дубровин, *Зоол. журн.* **56**, 38 (1977).
53. B. Dumortier, in *Acoustic behaviour of animals*, Ed. by R. G. Busnel (Amsterdam, 1963), pp. 346–373.
54. D. T. Gwynne, *Can. Entomol.* **109**, 237 (1977).
55. T. P. Benko and M. Perc, *J. Biosci.* **32**, 797 (2007).
56. J. H. Fullard and M. B. Fernton, *Can. J. Zool.* **55**, 1213 (1977).
57. D. Young, *J. Aust. Ent. Soc.* **11**, 237 (1972).
58. H. C. Bennet-Clark and D. Young, *J. Exp. Biol.* **201**, 701 (1998).
59. H. C. Bennet-Clark, *J. Exp. Biol.* **202**, 3347 (1999).
60. J. W. S. Pringle, *J. Exp. Biol.* **31**, 525 (1954).
61. D. Young, *J. Vergl. Physiol.* **79**, 343 (1972).
62. R. L. Smith and W. M. Langley, *Southwest. Natur.* **23**, 187 (1978).
63. H. Klaus-Gerhard and A. Roland, *Bioacoustics* **5**, 89 (1993).
64. Е. К. Еськов, *Биофизика* **14**, 158 (1969).
65. Е. К. Еськов, *Биофизика* **58** (6), 1051 (2013).
66. D. I. Wallis, *J. Insect. Physiol.* **41**, 577 (1962).
67. В. П. Тыщенко, *Основы физиологии насекомых* (Изд-во ЛГУ, Л., 1977), Ч. 2.
68. U. Thurm, *Science* **145**, 1063 (1964).
70. Г. И. Рожкова и Н. А. Полищук, *Журн. эволюц. биохимии и физиологии* **14**, 385 (1978).
71. В. Л. Сви́дерский, *Основы нейрофизиологии насекомых* (Наука, Л., 1980).
72. Е. Д. Петровская, Г. И. Рожкова и В. С. Токарева, *Биофизика* **15**, 1112 (1970).
73. Е. К. Еськов, *Биофизика* **20** (4), 646 (1975).
74. Г. В. Гершуни, *Успехи соврем. биологии* (3), 371 (1937).
75. Я. А. Альтман, *Слуховая система* (Наука, Л., 1990).
76. E. G. Gray, *Philosoph. Trans. Roy. Soc. Lond.* **243**, 75 (1960).
77. M. Perez and R. D. Zhantiev, *J. Insect. Physiol.* **22**, 1267 (1976).
78. K. Michel, *Zeit. Morphol. Tiere* **5**, 565 (1974).
79. R. Schumacher, *Zool. Anz. Jena* **201**, 323 (1978).
80. J. M. Doolan and D. Young, *Biol. Sci.* **291**, 525 (1981).
81. D. Young and K. G. Hill, *J. Comp. Physiol.* **117**, 23 (1977).
82. G. S. Boyan, *J. Comp. Physiol.* **140A**, 81 (1980).
83. H. Markl, *Fortschr. Zool.* **21**, 100 (1973).
84. H. F. Little, *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **55**, 82 (1962).
85. A. M. Wenner, *Science* **138**, 446 (1962).
86. М. А. Исакович, *Общая акустика* (Наука, М. 1973).
87. D. Yu. Tishechkin, *Russ. Entomol. J.* **16**, 39 (2007).
88. A. Michelsen and O. N. Larsen, in *Sonic and ultrasonic communication in bush crickets. VI Intern. Meeting on insect sound and vibration* (Polytechnic, London, 1982), pp. 17–18.
89. R. C. Paul and T. J. Walker, *J. Comp. Physiol.* **132A**, 217 (1979).
90. M. J. Van Staaden and R. Heiner, *J. Exp. Biol.* **200**, 2597 (1997).
91. R. Heiner, *Trans. Roy. Soc. Lond.* **340**, 179 (1993).
92. T. G. Forest, *Florida Entomologist* **65**, 33 (1982).
93. A. Moiseff, G. Pollack, and R. R. Hoy, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **75**, 4052 (1978).
94. D. Robert, M. P. Read, and R. R. Hoy, *Cell and Tissue Res.* **275**, 63 (1994).
95. D. C. Dunning and K. D. Roeder, *Science* **147**, 173 (1965).
96. Д. Н. Лапшин и Д. Д. Воронцов, *Зоол. журн.* **86**, 1452 (2007).
97. Е. К. Еськов, *Журн. эволюц. биохимии и физиологии* **50**, 321 (2014).
98. Е. К. Еськов, *Эволюция, экология и этология медоносной пчелы* (Инфра-М, М. 2016).

Diversity of Ethologo-Physiological Mechanisms of Acoustic Communications in Insects

E.K. Eskov

Russian State Agricultural Correspondence University, ul. Yu. Fuchika 1, Balashicha, Moscow Region, 143900 Russia

Mechanisms of generation and the perception of sound signaling in different phylogenetic branches of insects were investigated. Means, which ensure matching of sound signaling to the environmental conditions and physiological state of insects, were considered. Evolution of acoustic communication in insects as means of adaptation to their surrounding medium was analyzed.

Key words: insects, acoustic communication, generation and perception of sound signaling, antijamming, ecological situation, physiological state