

Акустические сигналы кузнечиков трибы *Pholidopterini* (*Orthoptera: Tettigoniidae*) восточной Европы и Кавказа

О.С. Корсуновская

Acoustic signals of bush-crickets of the tribe *Pholidopterini* (*Orthoptera: Tettigoniidae*) of the Eastern Europe and the Caucasus

O.S. Korsunovskaya

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, Кафедра энтомологии, Ленинские горы 12, стр. 1, Москва 119234, Россия. E-mail: korsuno@mail.ru

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Entomology, Leninskie Gory 12, bld. 1, Moscow 119234, Russia.

Резюме. Приведены данные о строении звукового аппарата, временных и частотных параметрах акустических призывных сигналов 9 видов из 4 родов трибы *Pholidopterini* (*Tettigoniidae*), обитающих в России и на сопредельных территориях. Впервые описаны звуковой сигнал и некоторые детали строения *Pholidoptera augustae* Tarbinsky, 1940, а также сигнал *Parapholidoptera georgiae* Massa, Buzzetti et Fontana, 2009, обнаруженного на Северном Кавказе. Изменен таксономический статус бывшего подвида *Pholidoptera pustulipes* ssp. *jailensis* Miram, 1927 на *Pholidoptera pustulipes* forma *jailensis* **stat. nov.** Обсуждаются возможные причины индивидуальной изменчивости временной структуры акустических сигналов.

Ключевые слова. *Orthoptera*, *Tettigoniidae*, *Pholidopterini*, акустический призывный сигнал, стридуляционная жилка, индивидуальная изменчивость.

Summary. Data on the structure of the sound apparatus, temporal and frequency parameters of acoustic calling signals of nine species from four genera of the tribe *Pholidopterini* (*Tettigoniidae*), living in Russia and adjacent territories, are presented. The sound signal and some details of the body structure of *Pholidoptera augustae* Tarbinsky, 1940 as well as the signal of *Parapholidoptera georgiae* Massa, Buzzetti et Fontana, 2009, found in the North Caucasus, are described for the first time. The taxonomic status of the former subspecies *Pholidoptera pustulipes* ssp. *jailensis* Miram, 1927 has been changed for *Pholidoptera pustulipes* forma *jailensis* **stat. nov.** Possible reasons for the individual variability of the temporal structure of acoustic signals are discussed.

Key words. *Orthoptera*, *Tettigoniidae*, *Pholidopterini*, acoustic calling song, pars stridens, individual variability.

https://doi.org/10.47640/1605-7678_2023_94_73

Введение

Триба *Pholidopterini* объединяет 121 вид из 9 родов (Cigliano et al., 2023), для которых характерно большое разнообразие морфологических признаков. Распределение последних среди таксонов

может указывать на высокий уровень гомоплазии и сетчатую эволюцию трибы (Chiplak et al., 2021). В последней работе были также представлены результаты молекулярно-генетического анализа Pholidopterini, которые позволили высказать предположение об одном медленном и двух быстрых периодах эволюционной радиации трибы. Использование еще одного класса признаков, а именно акустических сигналов, возможно, будет полезным для более полной реконструкции эволюционного сценария Pholidopterini и облегчит видовую идентификацию.

В настоящей работе мы восполняем пробелы в изучении призывных акустических сигналов кузнечиков из нескольких родов трибы, а именно приводим данные о звуках восточноевропейских видов с широкими ареалами, что дает возможность оценить географическую изменчивость временных параметров этих сигналов.

Материал и методы

Материал. Ниже приведен список видов Pholidopterini, использованных в биоакустической работе, а также географических точек, в которых они были собраны.

Pholidoptera griseoptera (De Geer, 1773) – РОССИЯ: Москва, IX.1994 (О. Корсуновская); АВСТРИЯ: г. Грац, IX.1994 (О. Корсуновская); УКРАИНА: Закарпатье, окр. г. Рахова, 22.VII.1997 (В. Веденина).

Ph. frivaldskyi (Herman, 1871) – РОССИЯ: Курская обл., Центрально-черноземный заповедник, VI.1970 (Н. Дубровин); там же, VI.1996 (А. Тимохов); там же, 10–13.VII.2014 (А. Бенедиктов, А. Михайленко).

Ph. pustulipes (Motschulsky, 1846) – РОССИЯ: Крым, окр. Ялты, Ай-Петринская яйла, VIII.1969; там же, 25.VII.1997 (Р. Жангиев); Крым, окр. Коктебеля, 30.VIII.1997 (О. Корсуновская); Краснодарский край, окр. Новоросийска, 1–8.VI.2018 (Ф. Мартыновченко).

Ph. transsylvanica (Fischer, 1853) – УКРАИНА: Закарпатье, окр. г. Рахова, 22.VII.1997 (В. Веденина).

Ph. augustae Tarbinsky, 1940 – АЗЕРБАЙДЖАН: Ленкоранский р-н, п. Лерик, VI.1987 (Р. Жангиев).

Aparapholidoptera distincta (Uvarov, 1921) – АРМЕНИЯ: окр. г. Дилижана, 29.IX.2018 (О. Корсуновская).

Parapholidoptera georgiae Massa, Buzzetti et Fontana, 2009 – РОССИЯ: Чеченская Республика, Терский хребет в окр. г. Грозного, VII.1986 (Д. Тишечкин); Ставропольский край, окр. г. Пятигорска, ЮВ от горы Машук, 12–14.VIII.1996 (А. Бенедиктов).

Psorodonotus venosus (Fischer von Waldheim, 1839) – РОССИЯ: Северная Осетия, окр. г. Цей, Цейский заповедник, VIII.1985 (Д. Тишечкин).

P. specularis (Fischer von Waldheim, 1839) – АБХАЗИЯ: южная часть Гагрского хребта, ЮЗ отроги горы Зонт, урочище Бамбонаш, 2050 м н.у.м., 30.VII.2006 (В. Савицкий).

Методы. Акустические сигналы кузнечиков записывались при контролируемой температуре на магнитную ленту с помощью усовершенствованного в биоакустической лаборатории кафедры энтомологии МГУ магнитофона «Юпитер-202 Стерео» (нелинейность частотной характеристики ± 1 дБ в диапазоне 2–70 кГц) при скорости 38 см/с, или непосредственно после усиления такие сигналы подавались на автономный аналого-цифровой преобразователь (L-305 или E 14–440 фирмы L-card, Россия). Звуковые сигналы оцифровывали с частотой дискретизации 30303, 58864, 142857 и 200000 Гц, используя ПО L-Graph (L-card, Россия) или PowerGraph (ООО «ДИСофт», Россия), после чего полученные цифровые записи обрабатывали на компьютере в программах Turbolab (MDZ Bühner & Partner, ФРГ) и/или PowerGraph 3.3. Регистрация акустических сигналов проводилась с помощью ¼-дюймовых микрофонов (без защитных колпачков) 4135 фирмы Bruel and Kjaer (Дания) или 301 RFT (ГДР) и измерительных усилителей 2604 или 2607 (Bruel and Kjaer) и 00017 (RFT). Микрофоны устанавливались в 5–10 см от поющего насекомого. Температура при записи звуков составляла 21–26 °С.

Фотографии насекомых и деталей их строения были получены с помощью фотоустановки, состоящей из цифровой камеры Canon EOS 6D с объективом Canon MP-E65 и сканирующих электронных микроскопов JEOL/EO или JSM-6380 (Япония).

Терминология для обозначения фрагментов временного рисунка акустических сигналов приводится по Дубровину и Жангиеву (1970): *пульс* – звук, возникающий при однократном сдвигании надкрылий; *интерпульс* – звук, сопровождающий раздвигание надкрылий; *щелчок* – амплитудный

всплеск, соответствующий удару плектрума (plectrum – острый верхний костальный край правого надкрылья) по единичному зубчику стридуляционной жилки (pars stridens) при движении надкрылий; *серия* – периодически повторяющаяся группа пульсов; *фраза* – ритмично организованная последовательность серий.

Результаты и обсуждение

Триба Pholidopterini

Pholidoptera griseoptera – широко распространенный вид с ареалом от Атлантического побережья Европы до Кавказа. На севере он доходит до юга Финляндии. Эти кузнечики обитают на лугах с густой травянистой растительностью и на лесных опушках. На площади в несколько квадратных метров может одновременно находиться несколько акустически взаимодействующих самцов. Как правило, совместное пение выражается в альтернации – чередовании сигналов разных особей, вследствие чего ритм совместного пения ускоряется. Это, по-видимому, облегчает нахождение самкой в биотопе конспецифических особей.

Призывные сигналы представляют собой серии из 3 пульсов (рис. 1, 1), издаваемые одиночным самцом нерегулярно и часто с большими интервалами. Длительность серий (при 20 °C) составляет около 110 мс. Длительность пульсов нарастает к концу серии с 20 до 35 мс. Первый пульс в серии существенно меньше по амплитуде 2-го и 3-го. Частота повторения пульсов – около 25 с⁻¹. Интерпульсы низкоамплитудные или отсутствуют. Частота щелчков во второй половине заключительных пульсов уменьшается в 1.5–2.5 раза. Частотный спектр сигналов расположен в диапазоне от 0 до 60–70 кГц и содержит 3 пика в области 12–15 кГц, 32–35 кГц и около 45 кГц (рис. 2, 1).

Стридуляционная жилка (рис. 3, 1) содержит около 90 зубчиков (n = 1, здесь и далее n – число исследованных экземпляров); ближайшая к анальному краю надкрылья часть этой жилки с мелкими и беспорядочно расположенными шипиками.

Pholidoptera frivaldszkyi – вид описан из Трансильвании (Румыния), встречается в Западной Европе, а также в Чехии, Боснии и Герцеговине. В Восточной Европе обитает в центрально-черноземном регионе России. Кузнечики предпочитают луговые биотопы с высокой растительностью.

Временные параметры призывных звуков этого кузнечика существенно отличаются от аналогичных сигналов других представителей рода *Pholidoptera*. Они издаются в виде нерегулярных или, реже, регулярных фраз из 2-пульсовых серий (рис. 1, 2), частота повторения которых при 25 °C составляет 16–18 с⁻¹. Серии состоят из продолжительных (по сравнению с другими видами рода) пульсов, каждому из которых предшествует высокоамплитудный интерпульс. Длительность пульсов к концу фразы нарастает. Второй пульс серии в заключительной части фразы длится 80–100 мс и приблизительно втрое продолжительнее первого (рис. 1, 3, 4). Доминирующие частоты в спектрах призывного сигнала располагаются в ультразвуковом диапазоне в области 45–50 кГц. Однако в звуковой части спектра также есть максимум в области 15 кГц, но амплитуда его существенно ниже (рис. 2, 2).

Стридуляционная жилка (рис. 3, 2) содержит 155 зубчиков (n = 1), уменьшающихся в размерах по мере приближения к анальному краю надкрылья. Кроме того, расположение зубчиков в этой части данной жилки становится более плотным.

Pholidoptera pustulipes встречается в Крыму и на Кавказе. Он существует в двух размерных формах, трактуемых с 1969 г. как подвиды (Harz, 1969): *Ph. pustulipes pustulipes* и *Ph. pustulipes jailensis*. Второй подвид, описанный Э.Ф. Мирам в 1927 г. как «*morpha jailensis*», отличается от номинативного почти вдвое меньшими размерами. Кроме того, надкрылья самца немного в большей степени выдаются из-под переднеспинки, чем у более крупного подвида (рис. 4, 1, 5). Как *Ph. p. pustulipes*, так и *Ph. p. jailensis* сосуществуют на южном берегу Крыма. В коллекциях ЗИН РАН, Зоологического музея и кафедры энтомологии МГУ имеются экземпляры, собранные на южном берегу полуострова от окр. Ялты до Кикенеиза и окр. Севастополя. Меньшие размеры характерны исключительно для кузнечиков с высокогорных плато (яйл): с яйлы Кикенеиза (типовая местность, высота – более 600 м н.у.м.) и с яйлы Ай-Петри (свыше 1100 м н.у.м. близ пос. Алупка). Растительность крымских горных плато горно-луговая-степная, сходная с растительностью альпийских лугов.

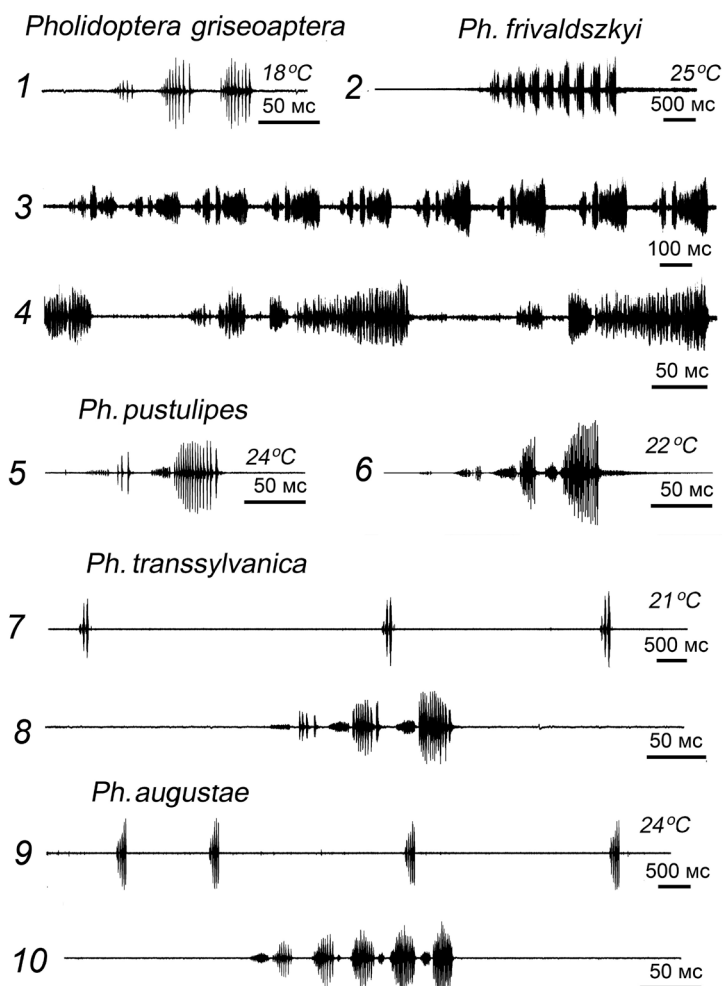


Рис. 1. Осциллограммы призывных акустических сигналов кузнечиков рода *Pholidoptera*: 1 – *Ph. griseoptera*, 2–4 – *Ph. frivaldszkyi*, 5 – *Ph. pustulipes* (Крым, Ай-Петринская яйла), 6 – *Ph. pustulipes* (окр. Новороссийска), 7, 8 – *Ph. transsylvanica*, 9, 10 – *Ph. augustae*.

Примечание. Для каждого вида приведена температура при записи. Несколько осциллограмм, относящихся к одному виду, получены при разных скоростях развертки.

Сравнение морфологических признаков кузнечиков обоих подвидов (рис. 3, 3–5; 4, 1–4 и 5–9) и звуковых сигналов *Ph. p. pustulipes* из окрестностей Севастополя и Новороссийска (рис. 1, 6), а также *Ph. p. jailensis* с Ай-Петринской яйлы (рис. 1, 5) не выявило различий, указывающих на то, что они заслуживают подвидового ранга. Поэтому мы полагаем, что *Ph. pustulipes jailensis* является лишь экологической формой – *Ph. pustulipes forma jailensis stat. nov.*, как, по-видимому, и предполагала Э.Ф. Мирам.

Так, обе формы издают серии с низкой частотой повторения (один раз в 10–15 с). Они состоят из 2–4 пульсов нарастающей амплитуды, которым предшествуют интерпульсы (рис. 1, 5, 6). Длительность пульсов существенно меняется от начала к концу серии: например, от 1–3 до 30–35 мс (рис. 1, 5; Дубровин, Жантеев, 1970). Интерпульсы также увеличиваются по продолжительности к концу серии, но не более, чем в 1.5–2.0 раза. Составляющие максимальных амплитуд в частотных спектрах призывных звуков лежат в области 10, 18 и 25–28 кГц (рис. 2, 3). Доминирующий максимум может быть как в звуковом, так и в ультразвуковом диапазоне.

Стридуляционная жилка (рис. 3, 3–5) снабжена 122–123 зубчиками (самцы из Севастополя и окр. Новороссийска, n = 2; рис. 3, 3, 4) или 113–117 зубчиками (самцы с яйлы Ай-Петри – f. *jailensis*, n = 2; рис. 3, 5).

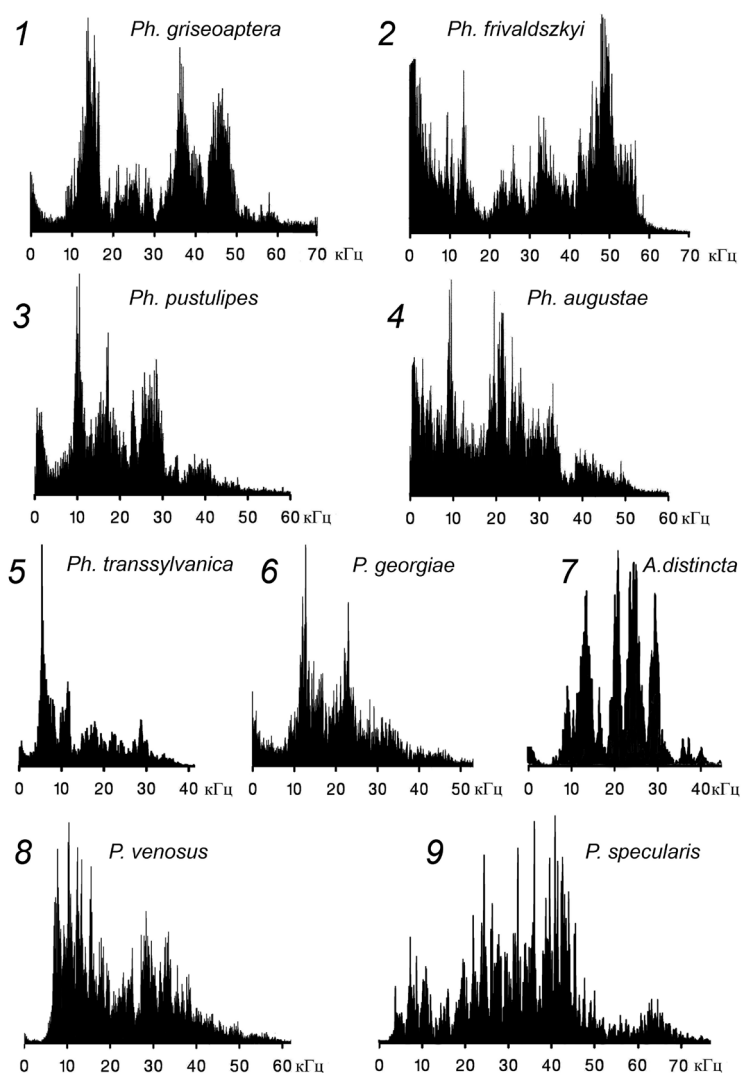


Рис. 2. Частотные спектры в линейном масштабе призывных сигналов кузнециков трибы Pholidopterini: 1 – *Pholidoptera griseoptera*, 2 – *Ph. frivaldszkyi*, 3 – *Ph. pustulipes* (Южный берег Крыма, Ай-Петринская яйла), 4 – *Ph. augustae*, 5 – *Ph. transsylvanica*, 6 – *Parapholidoptera georgiae*, 7 – *Aparapholidoptera distincta*, 8 – *Psorodonotus venosus*, 9 – *P. specularis*.

Pholidoptera transsylvanica – западноевропейский вид, восточная часть ареала которого доходит до Закарпатья. Самцы издают редкие 3-пульсовые серии из пульсов нарастающей длительности (при 21 °C от нескольких мс до 30–35 мс) и амплитуды. Каждому из них предшествует интерпульс, продолжительность которого относительно постоянна на протяжении серии. Пульсы образованы хорошо различимыми дискретными щелчками (рис. 1, 7, 8). Частота повторения пульсов в серии около 20 с⁻¹. Частотные спектры содержат несколько убывающих по амплитуде максимумов в диапазоне до 40 кГц. Доминирующие частоты лежат в области 8 кГц (рис. 2, 5).

Стридуляционная жилка (n = 1) несет 122 зубчика, наиболее крупные из которых расположены в ее средней части. Их число на единицу длины возрастает к костальному краю надкрылья (рис. 3, 6).

Pholidoptera augustae – вид был описан С.П. Тарбинским (1940) из окр. Ленкорани в Азербайджане и известен также из немногих ближайших местонахождений (Азербайджан: Зувант, Лерик). В настоящей статье впервые приводятся изображения стридуляционной жилки (рис. 3, 7) и титилляторов (рис. 4, 10), а также описывается призывный сигнал самца.

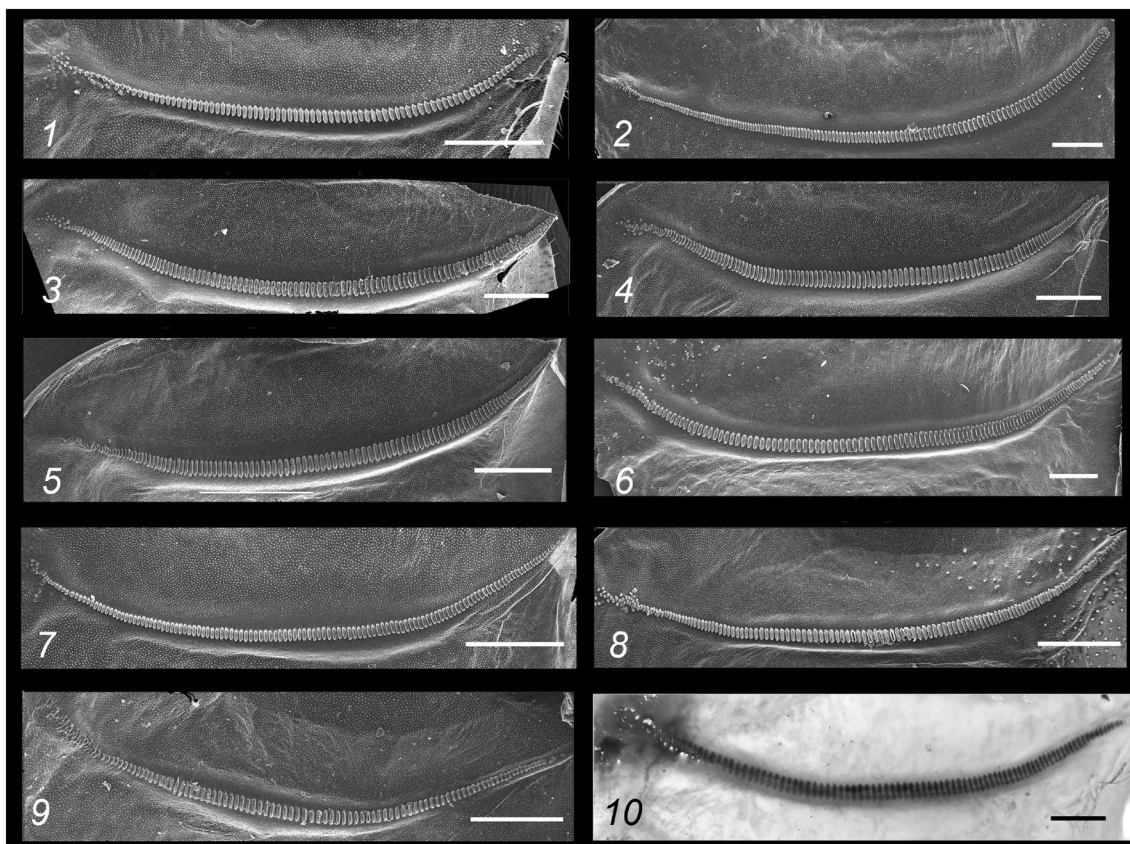


Рис. 3. Микрофотографии стридуляционных жилок левого надкрылья самцов кузнечиков трибы Pholidopterini: 1 – *Pholidoptera griseoptera* (Москва), 2 – *Ph. frivaldszkyi*, 3 – *Ph. pustulipes* (Крым, окр. Севастополя), 4 – *Ph. pustulipes* (окр. Новороссийска), 5 – *Ph. pustulipes* (Крым, Ай-Петринская яйла), 6 – *Ph. transsylvanica*, 7 – *Ph. augustae*, 8 – *Parapholidoptera georgiae*, 9 – *Aparapholidoptera distincta*, 10 – *Psorodonotus specularis*. Масштаб – 500 мкм.

Ph. augustae издает призывные звуки в виде сравнительно редко ($0.3\text{--}0.8\text{ с}^{-1}$) повторяющихся серий из 5 пульсов, которые, начиная со 2-го, имеют приблизительно равную амплитуду. Длительность пульсов в серии варьирует от 5 до 18 мс, частота их повторения – около 40 с^{-1} , длительность серий – 100–120 мс (рис. 1, 9, 10). Частотный спектр имеет два максимума – в области 10 и 20–22 кГц (рис. 2, 4).

Стридуляционная жилка ($n = 1$) снабжена 124 зубчиками. Ближайшая к анальному краю надкрылья часть этой жилки несет группу мелких шипиков (рис. 3, 7).

Parapholidoptera georgiae распространена от Северного Кавказа до Турции (типовая местность – Мцхета в Грузии). Для территории России этот вид указывается впервые. Он обнаружен в окрестностях Пятигорска и Грозного.

Сигналы северокавказских кузнечиков из окрестностей Грозного представляют собой последовательности из 5–8 пульсов с нарастающей ко второй трети серии амплитудой (рис. 5, 3, 4). Длительность пульсов (при температуре $22\text{ }^{\circ}\text{C}$) меняется на протяжении серии от 5 мс в начале до 20–35 мс к середине серии. Частота их повторения сокращается с 50 с^{-1} в начале серии до 40 с^{-1} в ее конце. Интерпульсы хорошо выражены. Серии повторяются относительно регулярно, но с низкой частотой: $0.2\text{--}0.3\text{ с}^{-1}$. Их длительность колеблется от 250 до 350 мс в зависимости от числа пульсов, входящих в их состав. В частотном спектре (рис. 2, 6) имеется два максимума: доминирующий (12–15 кГц) находится в звуковом диапазоне, а второй с меньшей амплитудой смещен в ультразвуковую область (20–25 кГц).

Стридуляционная жилка ($n = 1$) содержит 121 зубчик, самые крупные из которых находятся в ее середине. У анального края надкрылья линейный ряд шипиков нарушается и завершается большой группой мелких беспорядочно расположенных шипиков (рис. 3, 8).

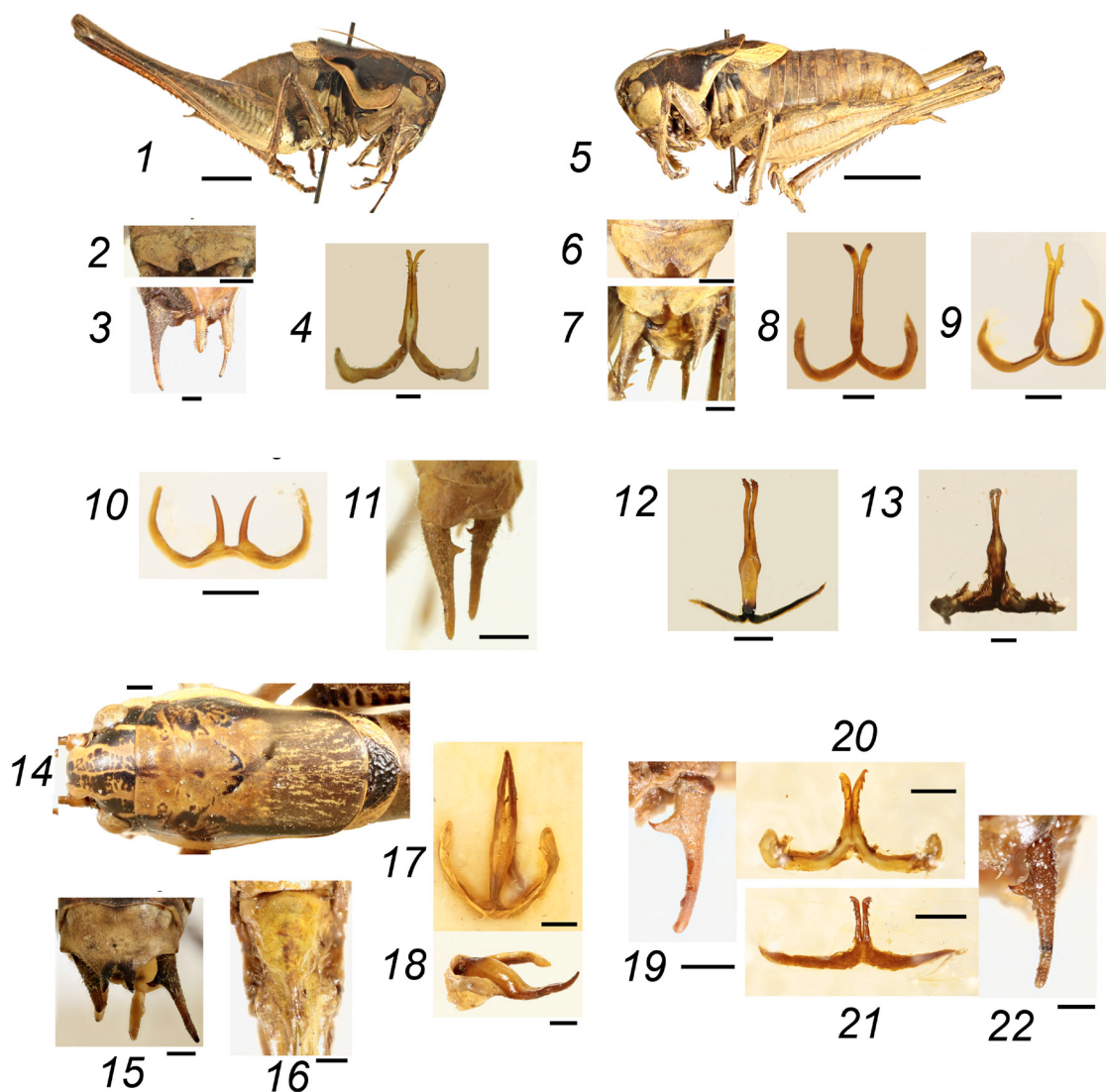


Рис. 4. Внешний вид и детали строения кузнечиков трибы Pholidopterini: 1–4 – *Pholidoptera pustulipes* (Крым, окр. Севастополя): 1 – внешний вид самца, 2 – анальная пластинка самца, 3 – церки самца, 4 – титилляторы сверху; 5–9 – *Ph. pustulipes* f. *jailensis*: 5 – внешний вид самца (Крым, Ай-Петринская яйла), 6 – анальная пластинка самца (голотип с Кикенезской яйлы), 7 – церки самца (Крым, Ай-Петринская яйла), 8 – титилляторы голотипа, 9 – титилляторы самца (Ай-Петринская яйла); 10, 11 – *Ph. augustae*: 10 – титилляторы, 11 – церки самца; 12, 13 – титилляторы самцов *Aparapholidoptera distincta*: 12 – экземпляр из Армении (Дилижан), 13 – синтип; 14–18 – детали строения *Parapholidoptera georgiae*: 14 – переднеспинка самца, 15 – церк самца, 16 – субгенитальная пластинка самки, 17 – титилляторы сверху, 18 – титилляторы сбоку; 19–22 – детали строения самцов *Psorodonotus*: 19 – церк самца *P. venosus*, 20 – титилляторы *P. venosus*, 21 – титилляторы *P. specularis*, 22 – церк самца *P. specularis*. Масштаб: 1 и 5 – 5.0 мм; остальные рисунки – 1.0 мм.

Сигнал этого кузнечика очень сходен с призывными звуками *P. noxia* (Ramme). Однако последний, в отличие от *P. georgiae*, продуцирует сигнал, состоящий из двух частей: коротких серий из 8–10 пульсов (как у *P. georgiae*) и длительных фраз, образованных 3-пульсовыми сериями (Massa et al., 2009).

***Aparapholidoptera distincta*.** Определение данного вида основывалось на сравнении с типовым экземпляром и материалами М.В. Столярова (1983) и Б. Чиплака (Çiplak, 2000). Титилляторы экземпляра из Дилижана (рис. 4, 12) были сходны с таковыми синтипа (рис. 4, 13) и турецких кузнечиков (Çiplak, 2000: fig. 14).

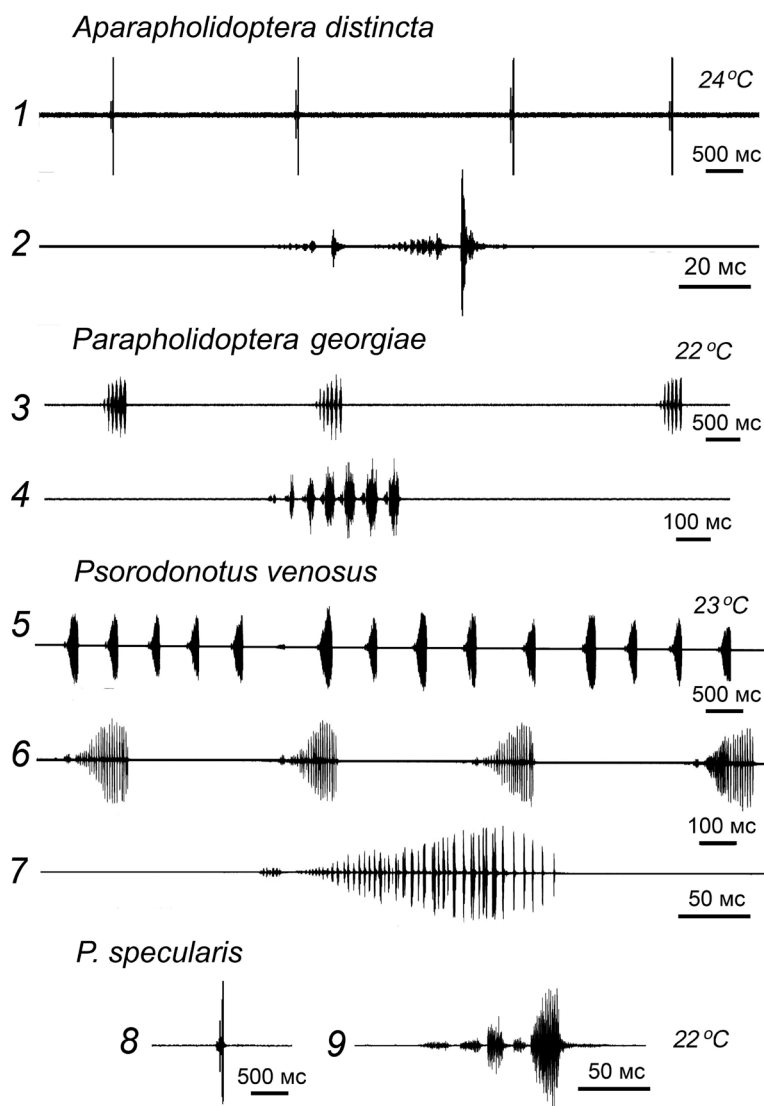


Рис. 5. Осциллограммы призывных акустических сигналов кузнечиков трибы Pholidopterini: 1, 2 – *Aparapholidoptera distincta*, 3, 4 – *Parapholidoptera georgiae*, 5–7 – *Psorodonotus venosus*, 8, 9 – *P. specularis*.

Примечание. Для каждого вида приведена температура при записи. Несколько осциллограмм, относящихся к одному виду, получены при разных скоростях развертки.

Нам удалось зарегистрировать пение лишь одного самца. В природе он сидел на низком кусте шиповника, где также находилась самка *Metrioptera roeselii* (Hagenbach). Он издавал 2-пульсовые серии длительностью 60 мс, которые следовали с частотой 1.5 с^{-1} (при 24°C). Каждому пульсу предшествовал интерпульс. Первый пульс в серии был существенно меньше по амплитуде, чем второй. Их длительность также различалась и составляла у первого пульса 2–3 мс, у второго – около 10–15 мс. Частота повторения пульсов в сериях – около 15 с^{-1} . В некоторых сериях слабо различимы начальные щелчки, предшествующие первому интерпульсу. По данным К.-Г. Хеллера, зарегистрировавшего пение кузнечика этого вида в Турции (Эрзерум), самец на протяжении серии раскрывает и закрывает надкрылья трижды, но первые движения почти беззвучны (Heller, 2006). Спектр сигнала расположен в полосе от 5 до 45 кГц и содержит несколько пиков приблизительно равной амплитуды в области 15 и 20–30 кГц.

Стридуляционная жилка ($n = 1$; рис. 3, 9) содержит 90 зубчиков, ряд которых у анального края надкрылья переходит в группу расположенных в несколько рядов мелких шипиков.

Под *Psorodonotus* Brunner von Wattenwyl, 1861

Этот род обычно помещался в трибу *Platycleidini*, но недавно по молекулярным данным был переведен в *Pholidopterini* (Çiplak et al., 2021). В нашей работе мы приводим данные о призывных сигналах *P. venosus* и *P. specularis* без указания подвидов. Для возможности их дальнейшей идентификации некоторые морфологические признаки представлены на рис. 4, 19–22.

Psorodonotus venosus распространен в горах Северного и Большого Кавказа, в Закавказье (Азербайджан и Армения), на севере и востоке Турции (Столяров, 1983; Kaş et al., 2013).

Самцы этого вида продуцируют последовательность серий, состоящих из одного высокоамплитудного продолжительного пульса, которому предшествует низкоамплитудный короткий интерпульс (рис. 5, 5–7). Изредка перед интерпульсом заметны очень слабые щелчки, которые свидетельствуют о дополнительных, возможно, неполных и коротких циклах движений надкрылий. Длительность серий (при 23 °C) лежит в пределах 180–200 мс, частота их следования – 1.4–1.8 с⁻¹. Длительность высокоамплитудного пульса составляет около 140 мс. Частотный спектр занимает диапазон от 5 до 60 кГц (рис. 2, 8), в нем имеется два максимума: доминирующий – в области 8–12 кГц, а также меньшей амплитуды – около 30–35 кГц.

Сигналы кузнечиков из Северной Осетии по временному рисунку серий и длительности пульса наиболее похожи на сигналы *P. venosus* из популяций близ Агри и Артвина в северо-восточной Турции (Kaş et al., 2013).

Psorodonotus specularis обитает на Кавказе и в Турции. Призывный сигнал этих кузнечиков представляет собой последовательность фраз из двухпульсовых серий, каждая из которых состоит из высокоамплитудных пульсов и предшествующих им более коротких и меньших по амплитуде интерпульсов. Перед первым интерпульсом имеется еще сравнимая с ним по интенсивности звуковая посылка (рис. 5, 9). В некоторых сериях низкоамплитудные звуковые послышки и второй интерпульс могут отсутствовать, тогда длительность серии существенно сокращается. Такой временной паттерн, по-видимому, является результатом еще одного цикла движений надкрылий в начале серии, причем сдвигание надкрылий либо осуществляется беззвучно, либо, что более вероятно, их раздвигание первоначально происходит в два этапа. Более полное представление о работе звукового аппарата кузнечиков рода *Psorodonotus* можно будет получить только после регистрации движений надкрылий синхронно с издаваемым насекомым звуком. Длительность серии из 5 элементов при 22 °C составляет около 90–100 мс, частота их следования – около одной в секунду. Продолжительность заключительного в серии пульса – 20–30 мс. Эти показатели в целом соответствуют структуре и временным параметрам сигнала *P. specularis specularis* из турецких популяций (Kaş et al., 2014).

В частотных спектрах выделяется несколько максимумов как в звуковом, так и в ультразвуковом диапазонах: в областях 5–10, 25, 40 и 65 кГц. Доминирующие частоты сосредоточены около 40 кГц (рис. 2, 9).

Стридуляционная жилка (n = 1) содержит 88 линейно расположенных зубчиков и группу мелких шипиков у анального края надкрылья (последние шипики не образуют упорядоченного ряда; рис. 3, 10).

Заключение

Анализ известных акустических призывных сигналов кузнечиков трибы *Pholidopterini* свидетельствует о том, что они издают достаточно простые по временному рисунку сигналы. Как правило, это серии из нескольких (чаще немногих) пульсов. У единичных видов (например, у *P. specularis*) они сгруппированы в повторяющиеся фразы. Обычно одиночные самцы издают свои сигналы редко и нерегулярно, однако, при наличии нескольких кузнечиков на небольшой территории они начинают активно акустически взаимодействовать – синхронно петь или чередовать свои сигналы. По-видимому, это облегчает самке локализацию сообщества самцов того же вида, а при приближении к нему – их опознание.

Видовую идентификацию по временному рисунку звуковых сигналов у данных насекомых по большей части проводить затруднительно. Причина этого заключается в его сходстве у разных

видов и в достаточно высоком уровне внутривидовой изменчивости сигнала. Так, например, *Pholidoptera griseoptera*, *Ph. pustulipes* и *Ph. transsylvanica* издают 3-пульсовые серии с доминирующими частотами в спектре в области 8–12 кГц. При этом на юге европейской части России и на Кавказе *Ph. griseoptera* обитает в одних и тех же биотопах совместно с *Ph. pustulipes*, а в Карпатах – с *Ph. transsylvanica*. В Закавказье сходные сигналы издают *Pholidoptera augustae*, *Parapholidoptera noxia* (серии) и *P. georgiae* (Massa et al., 2009; наши данные). Внутривидовая и, в частности, индивидуальная изменчивость сигнала проявляется в разном числе пульсов в сериях у многих исследованных видов. Очевидно, это обусловлено разной степенью раскрытия надкрылий в начале серий. Если они открываются и закрываются не полностью, такое движение сопровождается более слабым, чем в конце серии, звуком или вообще осуществляется беззвучно. В связи с этим, можно предположить, что для репродуктивной изоляции между видами этого рода могут существовать какие-то дополнительные изолирующие механизмы, что требует специального изучения биологии размножения в этой группе насекомых.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность В.Ю. Савицкому, А.А. Бенедиктову, В.Ю. Ведениной, А.В. Тимохову, Д.Ю. Тишечкину, Ф.А. Мартыновченко и Р.Д. Жантиеву за предоставление живых насекомых для биоакустических исследований, а также А.В. Горохову за возможность работы с коллекцией прямокрылых Зоологического института РАН и конструктивную дискуссию. Работа выполнена в рамках научной темы государственных заданий МГУ № 121032300064-0.

Литература

- Дубровин Н.Н., Жантиев Р.Д. 1970. Звуковые сигналы кузнечиков сем. Tettigoniidae (Orthoptera). *Зоологический журнал*, 49(7): 1001–1013.
- Столяров М.В. 1983. Новые данные о прямокрылых (Orthoptera) Кавказа и Турции. *Энтомологическое обозрение*, 62(3): 501–511.
- Тарбинский С. П. 1940. *Прыгающие прямокрылые насекомые Азербайджанской ССР*. М.-Л.: Издательство АН СССР. 245 с.
- Cigliano M.M., Braun H., Eades D.C., Otte D. 2023. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. <http://Orthoptera.SpeciesFile.org> (accessed 1 May 2023).
- Çiplak B. 2000. Systematic and phylogeny of *Parapholidoptera* (Orthoptera: Tettigoniidae: Tettigoniinae). *Systematic Entomology*, 25: 411–436. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2000.00112.x>
- Çiplak B., Yahyaoglu O., Uluar O. (2020) 2021. Revisiting Pholidopterini (Orthoptera, Tettigoniidae): Rapid radiation causes homoplasy and phylogenetic instability. *Zoologica Scripta*, 50(2): 225–240. <https://doi.org/10.1111/zsc.12463>
- Harz K. 1969. *Die Orthopteren Europas*. I. The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publishers. 749 S. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-2511-8>
- Heller K.-G. 2006. Song evolution and speciation in bushcrickets. In: Drosopoulos S., Claridge M.F. (Eds). *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. Boca Raton etc.: Taylor & Francis: 137–151.
- Kaya S., Chobanov D., Çiplak B. 2014. Review of *Psorodonotus specularis* group (Orthoptera, Tettigoniidae, Tettigoniinae): two new species from North-east Anatolia. *Zootaxa*, 3895(3): 367–400. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3895.3.3>
- Kaya S., Korkmaz E. M., Çiplak B. 2013. *Psorodonotus venosus* group (Orthoptera, Tettigoniidae; Tettigoniinae): Geometric morphometry revealed two new species in the group. *Zootaxa*, 3750(1): 37–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3750.1.3>
- Massa B., Buzzetti F.M., Fontana P. 2009. New and little known species of the genus *Parapholidoptera* Maran (Insecta, Orthoptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 56(2): 243–249. <https://doi.org/10.1002/mmnd.200900021>