

УДК 595.745 : 591.582

© 1994 В. Д. ИВАНОВ

## ВИБРАЦИОННАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ РУЧЕЙНИКОВ (INSECTA, TRICHOPTERA)<sup>1</sup>

Вибрационные сигналы ручейников, обнаруженные у взрослых насекомых, представляют собой удары брюшком, поскребывания субстрата при помощи особых стернальных выступов, удары крыльями по субстрату, а также вибрации тела (тремуляция). Сигналы были записаны у представителей 13 семейств, которые относились к различным эволюционным линиям Trichoptera. Вибрационная коммуникация и сопутствующие ей стернальные выросты брюшка присущи примитивным ручейникам и входят в основной план строения рассматриваемого отряда. В ходе эволюции у ручейников происходят утрата вибрационных сигналов или переход от вибраций, производимых при помощи брюшка, к ударам крыльями по субстрату и к тремуляции. Обсуждаются коммуникационное значение вибрационных сигналов и возможные пути их эволюции.

### ВВЕДЕНИЕ

Ручейники (Trichoptera) составляют сравнительно небольшой (около 10 тысяч видов) отряд насекомых с полным превращением, родственный чешуекрылым (Lepidoptera) и объединяемый вместе с ними в рамках таксона Amphimesenoptera, который в свою очередь входит составной частью в надотряд Mecopteroidea. Таким образом, помимо чешуекрылых наиболее родственными ручейникам отрядами оказываются двукрылые (Diptera), скорпионницы (Mecoptera) и блохи (Aphaniptera). Сетчатокрылообразные (Neuropteroidea), по-видимому, представляют собой ближайших родственников мекоптероидов (Hennig, 1981).

Среди мекоптероидных насекомых коммуникация наиболее подробно изучена у чешуекрылых в связи с большим практическим значением этого отряда. Основным способом коммуникации Lepidoptera служит распространение феромонных сигналов; обычно эти химические вещества выделяются самками, но у ряда видов — также и самцами (Krasnoff, Roelofs, 1990; Landlot, Heath, 1990). Кроме химических, у чешуекрылых известны и акустические сигналы. Так, у огнесвообразных (Pyraloidea) происходят обмен феромонными сигналами и стимуляция выделения феромона при помощи ультразвука (Spangler, 1985, 1987; Surlykke, Gogala, 1986). Известны особые структуры на брюшке, груди, ногах и крыльях Noctuoidea и Pyraloidea, предназначенные для производства звуковых сигналов (Hannemann, 1956; Surlykke, Gogala, 1986; Dall'Asta, 1988). Акустические сигналы не обнаружены у низших (монотризных) чешуекрылых и вполне вероятно их независимое появление в отдельных надсемействах высших Ditrysia. Кроме химических и акустических, некоторые чешуекрылые, включая примитивных Micropterigidae, используют визуальные стимулы (Козлов, 1985).

Двукрылые также хорошо используют феромоны; кроме того, у них встречаются и вибрационные сигналы, производимые при помощи крыльев (Bennet-Clark, Ewing, 1967). Хорошо известны акустические сигналы, используемые комарами (Chironomidae, Culicidae) при роении (Downes, 1969).

Половая коммуникация скорпионниц изучена недостаточно, но и у них обнаружены вибрационные сигналы (Rupprecht, 1974). Самец, призывая самку, способен совершать вибрации крыльями и всем телом (тремуляция), при этом колебания тела передаются через ноги и распространяются по субстрату, стимулируя поисковую активность других особей. Тремуляция у обоих полов *Panorpa alpina* и Ramb., *P. germanica* L. и *P. communis* L. совершается с частотой 100—200 Гц и лишена четкой амплитудно-частотной структуры. Иногда отмечались удары концом брюшка по субстрату с частотой 2—8 Гц и длительностью серии 1—2 с. Вероятно, помимо вибрационных, у скорпионниц используются и феромонные сигналы.

<sup>1</sup> Статья В. Д. Иванова начинается цикл публикаций, основанных на докладах IV симпозиума по ручейникам (в рамках СНГ), прошедшего в Москве в сентябре 1993 г.

Среди сетчатокрылых вибрационные сигналы описаны у златоглазок (Chrysopidae). Самцы совершают ритмичные удары концом брюшка по субстрату, что служит для опознания и привлечения особей своего вида (Henry, 1980). Кроме того, у златоглазок отмечены ритмичные высокочастотные серии колебаний брюшка, способствующие обнаружению полового партнера (Henry, Johnson, 1989). Вислокрылки (Megaloptera, Sialidae), также относящиеся к сетчатокрылообразным, используют как тремуляцию тела, так и удары брюшка по субстрату (Rupprecht, 1975). Таким образом, среди родственных ручейникам отрядов широко представлены различные типы вибрационно-акустических сигналов.

Исследования коммуникации ручейников начались сравнительно недавно (Kelner-Pillault, 1960). Было показано, что самцы этих насекомых привлекаются химическими веществами, выделяемыми вентральными железами, открывающимися на V стерните брюшка (Wood, Resh, 1984; Resh, Wood, 1985; Solem, Petersson, 1987; Resh et al., 1987). В настоящее время известен химический состав секрета этих желез у нескольких видов (Ansteeg, Dettner, 1991). Кроме половых, стернальные железы самцов могут продуцировать и агрегационные феромоны (Valeur et al., 1990). Широкое распространение стернальных желез у ручейников свидетельствует, что феромонные сигналы служат обычным способом коммуникации у данного отряда. Тем не менее в экспериментах с *Goera pilosa* F., *Polycentropus flavomaculatus* Pict., *Halesus radiatus* Curt., *Potamophylax cingulatus* Steph. привлечение самцов экстрактами стернальных желез самок не было обнаружено (Solem, Petersson, 1987). Кроме феромонов, ручейники могут использовать зрительные стимулы, как демонстрируя специфические позы (Solem, 1976; Erman, 1984), так и наблюдая при роении характерные полет и окраску особей (Petersson, Solem, 1987; Ivanov, 1993). Роение может сочетаться с выделением агрегационных феромонов (Valeur et al., 1990).

У *Parthina linea* Den. (Odontoceridae) описаны взмахи крыльев перед спариванием, когда самец не взлетал с субстрата; какие-либо акустические сигналы при этом не были отмечены (Erman, 1984). *Phryganea bipunctata* Retz. и *Agrypnia obsoleta* Hag. (Phryganeidae) могут шуршать поднятыми вверх крыльями во время активного перемещения по прибрежной растительности в вечернее время (Solem, 1976); роль данного типа поведения неясна.

Многие виды из разных семейств ручейников имеют особые стернальные выросты на брюшке (рис. 1), роль которых до последнего времени оставалась загадочной. Исследование брачного поведения ручейников в лабораторных условиях позволило установить наличие у них вибрационной коммуникации, осуществляемой при помощи стернальных выступов (Ivanov, Rupprecht, 1992, 1993; Ivanov, 1993). Широкое распространение у ручейников особых стернальных структур, служащих в качестве молоточков при создании вибраций, позволяет считать вибрационную коммуникацию достаточно типичной для данного отряда.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в 1991 г. в Университете им. Гутенберга (Майнц, ФРГ) и в 1992—1993 гг. в С.-Петербургском университете. Для исследований были использованы взрослые особи — как собранные в природе, так и выведенные из куколок в лаборатории. Изучали следующие виды (звездочкой помечены те из них, с которыми проводили работы в Германии): *Rhyacophila nubila* Zett., *Rh. aquitanica* McL \* (Phyacophilidae); *Agapetus fuscipes* Curt. \* (Glossosomatidae);

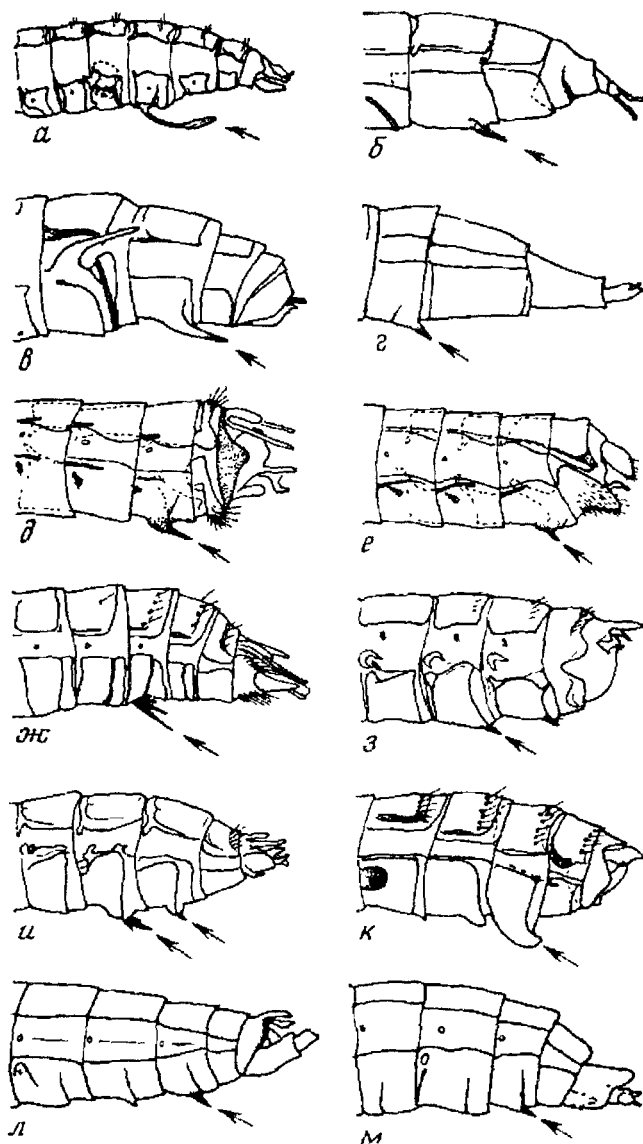


Рис. 1. Стернальные выросты (обозначены стрелками) на брюшке ручейников, вид сбоку: а, б — *Agapetus fuscipes*, в, г — *Ptilocolepus granulatus*, д, е — *Beraea pullata*, ж, з — *Goera pilosa*; и — *Silo pallipes*; к — *Brachycentrus subnubilus*; л, м — *Rhyacophila nubila* (а, в, д, ж, и, к, л — самцы; б, г, з, м — самки)

*Ptilocolepus granulatus* Pict. \*, *Hydroptila angulata* Mos. \*, *Agraylea multipunctata* Curt. (Hydroptilidae); *Philopotamus montanus* Don. \*, *Philopotamus ludificatus* McL. \*, *Wormaldia mediana* McL. \*, *W. subnigra* McL. \* (Philopotamidae); *Holocentropus picicornis* Steph. \*, *Neureclipsis bimaculata* L. (Polycentropodidae); *Lype phaeopa* Steph. (Psychomyiidae); *Hydropsyche angustipennis* Curt., *H. conlu-bernalis* McL. \* (Hydropsychidae); *Apatania fimbriata* Pict. \* (Apataniidae); *Drusus annulatus* Steph. \*, *Parachiona picicornis* Pict. (Limnephilidae); *Brachycentrus subnubilus* Curt. (Brachycentridae); *Goera pilosa* F., *Silo pallipes* F. (Goeridae); *Phryganea bipunctata* Retz., *Oligostomis reticulata* L. (Phryganeidae); *Lepidostoma hirtum* F., *Crunoecia irrorata* Curt. \* (Lepidostomatidae); *Notidobia ciliaris* L. (Sericostomatidae); *Beraea pullata* Curt. (Beracidae).

Насекомых помещали в экспериментальные камеры объемом 8—180 см<sup>3</sup>, покрытые прозрачными крышками. Использовали камеры, сделанные из разных сортов бумаги (ватман, меловая калька), целлофана и пластиковой сетки. Целлофановые камеры малого объема были предназначены для мелких Hydroptilidae. Материалы с различными резонансными свойствами, применявшиеся в экспериментах, дали возможность оценить зависимость поведения и коммуникации от типа субстрата. Экспериментальная камера была установлена на микрофоне, который воспринимал вибрации ее стенок, передаваемые через воздушный промежуток между дном камеры и мембраной микрофона. Такой метод широко применялся ранее в исследованиях коммуникации скорпионниц, вислокрылок и веснянок (Rupprecht, 1969, 1974, 1975, 1982), он позволяет получить сравнимые результаты. К недостаткам данного способа регистрации сигналов

относится непрямая передача колебаний на воспринимающее устройство (мембрану микрофона), что может привести к искажению тонкой внутренней структуры сигнала. Внутренняя структура отдельных вибрационных импульсов во многом определяется резонансными свойствами субстрата. Изучение влияния субстратных характеристик на форму сигнала не входило в задачи исследования, однако при использовании различных материалов было установлено, что продуцируемые в разных условиях сигналы не имеют принципиальных структурных различий, хотя их амплитуда может варьировать.

Усиленный аппаратурой сигнал микрофона записывали на магнитофонной ленте и изучали в дальнейшем при помощи осциллографов НР 1201А и С1-79, а также регистратора сигналов Philips oscilloscript Pt 5104. Изменяя скорость движения ленты использовавшихся магнитофонов (УНЕР 4400, АСC АS 5504, Снежить 208, Комета 209) и скорость развертки осциллографа, получили требуемое замедление изучаемых процессов. Представленные в статье осциллограммы выполнены при помощи осциллографа С1-79. Числовые данные по сериям импульсов получены при обработке осциллограмм путем измерения расстояний между отдельными импульсами с последующим вычислением среднего интервала между импульсами в серии и далее на этой основе среднего интервала для данного вида и средней частоты следования импульсов или серий в сигнале.

Высокая температура в помещении лаборатории Университета им. Гутенберга (до 34° С) вынуждала использовать полупроводниковое охлаждающее устройство. Эксперименты, проводимые в России, не требовали дополнительного охлаждения камеры, поскольку диапазон температуры в помещении не выходил за пределы интервала от 20 до 30° С, что обеспечивало нормальную жизнедеятельность ручейников. Большая часть результатов была получена при температуре воздуха в экспериментальной камере 24—28° С. Освещение и нагрев насекомых проводили при помощи ламп накаливания мощностью 60 Вт; приближая или удаляя лампу, меняли освещенность и температуру в камере. Влажность регулировали нанесением капель воды на стенки, крышу и дно камеры, а в отдельных случаях и распылением воды. Одновременно с записью вибраций проводили визуальную регистрацию поведенческих актов.

В некоторых экспериментах для исследования деталей поведения были использованы насекомые, обездвиженные в результате теплового шока, но еще живые и привлекательные для половых партнеров. Именно таким способом удалось определить половую принадлежность сложных прекопуляционных сигналов *Agapetus fuscipes* Curt.

Данное исследование было частично поддержано Немецкой службой академического обмена (DAAD) и Международным научным фондом. Автор выражает сердечную признательность проф. д-ру Р. Руппрехту, который был вдохновителем начальных этапов работы и много сделал для успешного выполнения исследований на базе Университета им. Гутенберга в Майнце. Материалы данной публикации были представлены на IV симпозиуме СНГ по ручейникам (Москва, 1993 г.).

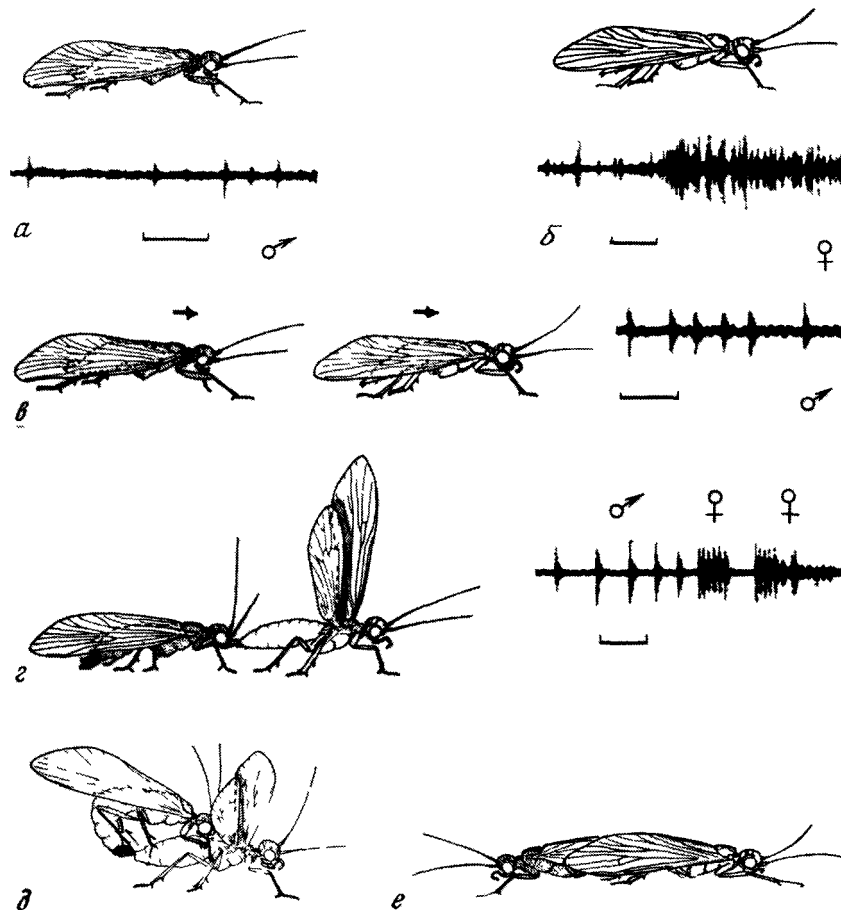


Рис 2 Брачное поведение и вибрационные сигналы *Agapetus fuscipes* а — пробежки и спонтанные ударные сигналы самца, б — пробежки и спонтанные фрикционные сигналы самки, в — преследование самки самцом и прекопуляционные сигналы, г — остановка, демонстрация поднятых крыльев и ударные сигналы самки, д — начало копуляции, е — поза копулирующей пары после разворота Масштаб на осциллограммах 0,1 с

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Наиболее сложная картина вибрационных сигналов обнаружена у *Agapetus fuscipes* (Ivanov, 1993; Ivanov, Rupprecht, 1993). Самцы этого вида имеют длинные изогнутые выросты на VI стерните брюшка (рис. 1, а), а у самки стернит данного сегмента несет короткий острый выступ (рис. 1, б). Самцы могут спонтанно ударять брюшком по субстрату, что приводит к возникновению коротких вибрационных импульсов. Самки чертят острым концом стернального выступа по субстрату и создают длительные шумовые сигналы. Активность такого рода проявляется насекомыми достаточно спонтанно, в том числе и при отсутствии полового партнера (рис. 2, а, б). Интервалы между спонтанными сигналами обоих полов и продолжительность сигналов самок очень переменны. Материал с пониженными резонансными свойствами (пластиковая сетка) вызывал усиление локомоторной активности: насекомые прыгали и летали в камере, количество спонтанных коммуникационных сигналов при этом было резко снижено, копуляция не наблюдалась.

Встреча полов у данного вида сопровождается специфическим набором вибрационных сигналов, приуроченных к начальным этапам ухаживания (рис. 2, в, г). Поведенческий стереотип ухаживания начинается с преследования самки самцом. Догоняя самку, самец издает серию

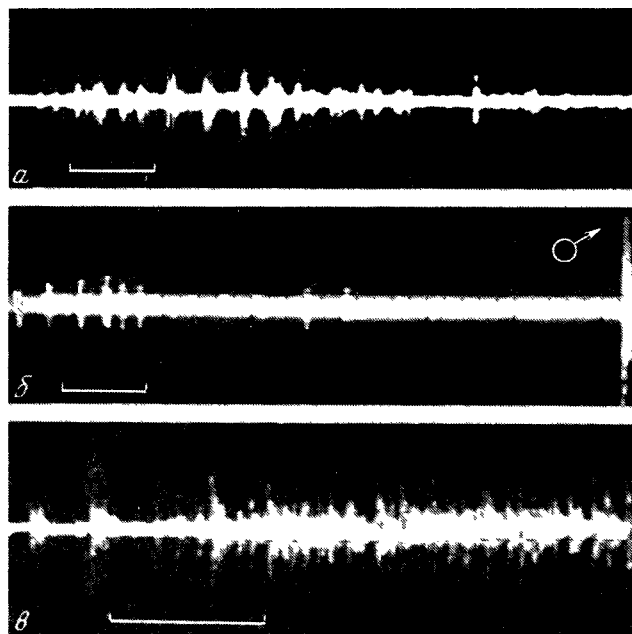


Рис. 3. Вибрационные сигналы ручейников: *a* — сигналы агрессии самца *Agapetus fuscipes* (отмечены прямоугольниками) на фоне вибраций субстрата, производимых ногами при беге, *б* — *Ptilocolepus granulatus*, самка (слева) и одиночный удар самца (справа); *в* — *Philopotamus ludificatus*, самка. Масштаб 0,1 с.

регулярных вибрационных сигналов. Интервал между отдельными ударами брюшка при этом в среднем составляет  $0,083 \pm 0,005$  с, что соответствует средней частоте 12 Гц (22—25° С). В конце серии сигналов интервал между отдельными импульсами уменьшается: средняя геометрическая отношений средних длительностей трех первых интервалов между импульсами серии к средним длительностям трех последних интервалов составляет  $1,25 \pm 0,16$  ( $n=12$ ).

Самка останавливается и отвечает сериями щелчков со средней частотой следования импульсов в серии  $70 \pm 4$  Гц. Затем самка поднимает вверх и раскрывает крылья, а самец влезает на спину самки или, в других случаях, заходит сбоку. Далее самец изгибает брюшко и приступает к копуляции, после введения половых придатков в тело самки происходит разворот копулирующей пары головами в разные стороны. Самец может иногда копулировать с неподвижной самкой без обмена вибрационными сигналами, но поиск ее в этом случае, видимо, затруднен: наблюдались всего две такие попытки, включая одну с обездвиженной и в силу этого не отвечавшей самкой, что составляет 10% от зарегистрированных случаев ухаживания. Копуляция протекает успешно лишь с правильно ориентированной самкой: лежащее на боку обездвиженное насекомое сохраняет привлекательность, но введение мужского копулятивного органа и последующий разворот оказывается невозможными. После искусственного прерывания копуляции нормальной пары насекомые на время снижают активность. Отмечено разведение крыльев самца в стороны, сопровождающее вибрационные сигналы при попытках копуляции с иммобилизованной самкой.

Кроме брачного поведения, были отмечены агрессивные действия самцов *A. fuscipes* против самцов своего вида. Атакующее насекомое сначала энергично бегало по субстрату с полураскрытыми крыльями и вибрирующим брюшком. Эти передвижения нередко сопровождалось особыми пульсирующими шумами со средней частотой следования серий импульсов  $36 \pm 3$  Гц, более громкими, чем обычные звуки бега, но в то же время с амплитудой гораздо меньшей, чем прекопуляционные сигналы (рис. 3, *a*). Далее доминирующий самец нападал на своих собратьев, толкая их ногами и головой. Подвергающееся атаке насекомое обычно отбегало в сторону, нередко поднимая крылья и имитируя тем самым прекопуляционную позу самки; в последнем случае атаки прекращались.

У *Ptilocolepus granulatus* (Hydroptilidae) оба пола снабжены стермальными выростами (рис. 1, *в*, *г*), сходными с таковыми у *A. fuscipes* (Glossosomatidae); внешне оба вида также похожи, однако стереотип поведения у *P. granulatus* иной: самец в экспериментах издавал редкие одиночные щелчки с интервалами около 2 с (рис. 3, *б*) и преследовал самку, помахивая полураскрытыми крыльями и иногда кружась на месте. В опытах по взаимодействию обоих видов была отмечена высокая агрессивная активность *A. fuscipes* в отношении

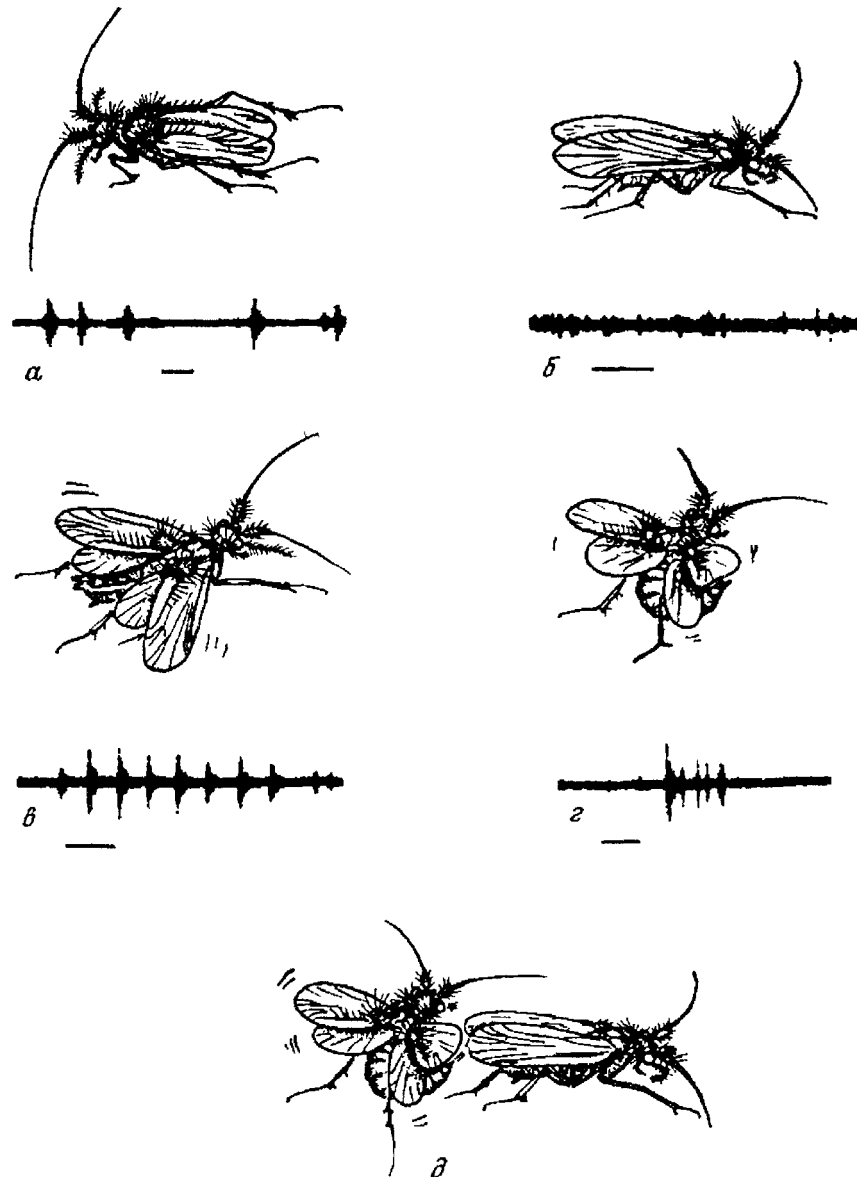


Рис 4 Брачное поведение и вибрационные сигналы *Beraea pullata* а — пробежки и спонтанные нерегулярные удары самца, б — пробежки и спонтанные фрикционные сигналы самки, в — регулярные ударные сигналы и движения крыльев самца перед спариванием, г — хлопки крыльями по субстрату перед спариванием, д — начало копуляции Масштаб 0,1 с

самцов *P. granulatus*. Активный самец *A. fuscipes* неоднократно демонстрировал серии атак на *P. granulatus*, последний в ответ разводил крылья в стороны, как перед копуляцией, не поднимая их вверх. Межвидовая агрессивность в данном случае была ярче выражена, чем внутривидовая. У прочих исследованных *Hydroptilidae* были отмечены слабые ударные сигналы на пределе чувствительности регистрирующей аппаратуры.

У *Beraea pullata* (Beraeidae) была зарегистрирована последовательность действий в брачном поведении, примерно соответствующая таковой *A. fuscipes*. Самцы этого вида издают слабые спонтанные нерегулярные вибрации со средней частотой импульсов в коротких сериях  $12 \pm 1$  Гц при помощи стернальных шипов VI сегмента (рис. 1, д, 4, а). Самки способны производить продолжительные шумовые вибрационные сигналы со средней частотой следования высокочастотных пульсов  $26 \pm 2$  Гц, царапая субстрат острой стернальной иглой VII сегмента брюшка (рис. 1, е, 4, б). Приближаясь к самке, самец полураскрывает передние крылья, машет ими и продуцирует серию особых высокоамплитудных прекопуляционных вибраций со средней частотой следования сигналов  $16,3 \pm 0,4$  Гц (рис. 4, в), ударяя брюшком по субстрату, после чего приступает к спариванию. Иногда регистрируются удары крыльев по субстрату (рис. 4, г). В

отдельных случаях копуляция происходит сразу после контакта полов без стереотипа ухаживания, но такое поведение наблюдалось лишь единожды. Агрессивное поведение не было обнаружено. Во время спаривания самец все время вибрирует крыльями; при контакте полов без крыловых вибраций самка тут же отбегает в сторону.

Самцы *Goera pilosa* F. (Goeridae) имеют гребень крепких шипов на V стерните брюшка (рис. 1, ж) и способны вибрировать брюшком как сидя на месте, так и во время движения по субстрату, создавая шумовой фон за счет постоянных ударов (рис. 5, а) со средней частотой  $13,1 \pm 0,6$  Гц. Самки этого вида обладают способностью продуцировать сигналы в виде «скрежета» (рис. 5, б), проводя острым выступом брюшка (рис. 1, з) по субстрату. Перед копуляцией самец издает серию пульсирующих вибраций со средней частотой  $79,4 \pm 1,4$  Гц (рис. 5, в) и сразу после этого приступает к спариванию. Спонтанные сигналы самцов у *Silo pallipes* F.— другого вида из того же семейства — имеют вид кратковременных нерегулярных вибрационных серий и всегда создаются на бегу (рис. 5, г). Брюшко самцов у этого вида снабжено выростами на VI и VI сегментах (рис. 1, и). К сожалению, копуляцию у данного вида наблюдать не удалось из-за отсутствия активных самок.

Самцы *Brachycentrus subnubilus* (Brachycentridae) имеют повышенную внутривидовую агрессивность. Весьма характерные сигналы производятся только самцами путем ритмичных ударов вентральным выступом VII стернита брюшка по субстрату (рис. 1, к; 5, д). В каждой серии ударов амплитуда вибраций сначала нарастает, потом уменьшается. Средняя частота следования сигналов в серии составляет  $28,9 \pm 0,3$  Гц. Как правило, в группе самцов спонтанная активность одного насекомого вызывает аналогичные ответы сородичей. В целом создается иллюзия «разговора» насекомых при помощи трелей. Время от времени то один то другой самец после серии вибрационных сигналов атакует соседа, толкая его ногами и ударяя головой. Перед копуляцией самец может издавать серию таких же ударных сигналов.

Представителей семейства Rhyacophilidae традиционно относят к числу наиболее примитивных из современных ручейников. Оба пола у исследованных видов снабжены небольшими стерральными шипами на VI (самки) и VII (самцы) сегментах (рис. 1, л, м). К сожалению, в экспериментах не удалось создать условий, обеспечивающих копуляцию. Была зарегистрирована лишь спонтанная вибрационная активность. У самцов отмечены кратковременные поскребывания или частые удары, у самок наблюдались преимущественно продолжительные царапаний субстрата стерральными игловидными выступами и время от времени кратковременные сигналы, похожие на удары.



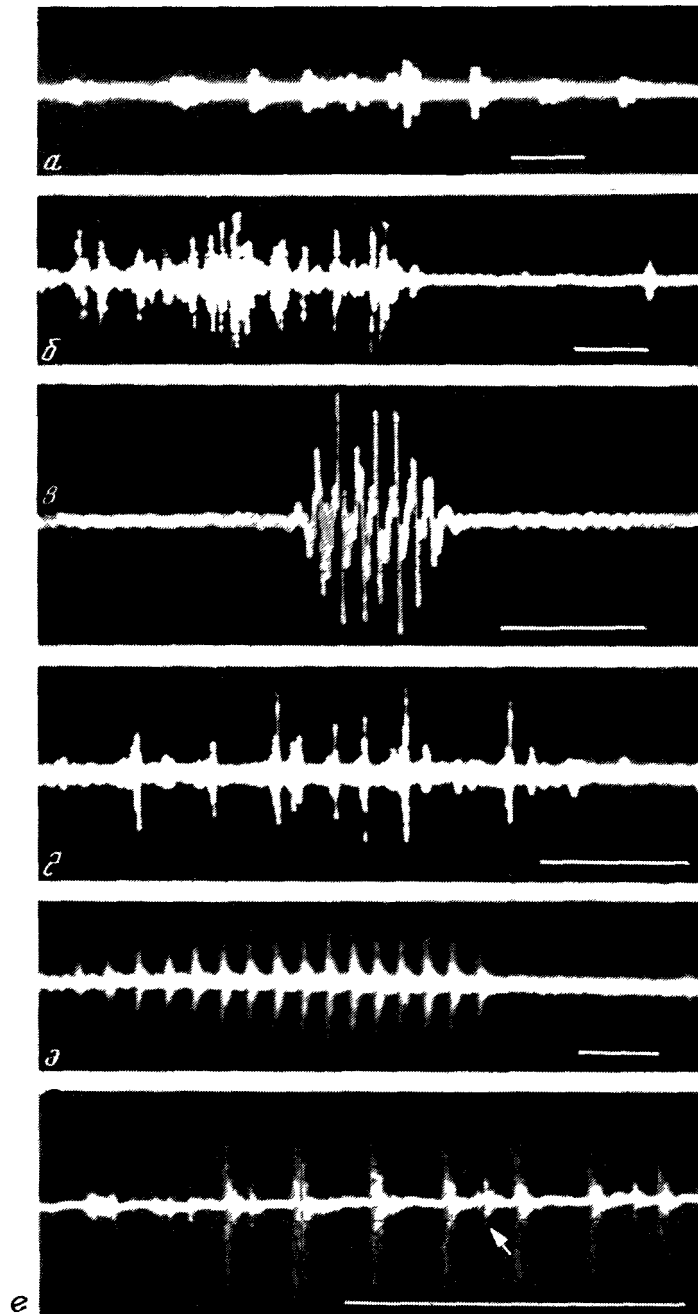


Рис. 5. Вибрационные сигналы ручейников: *a* — *Goera pilosa*, спонтанные сигналы самца; *б* — *G. pilosa*, фрикционные сигналы самки; *в* — *G. pilosa*, прекопуляционный сигнал самца; *г* — *Silo pallipes*, спонтанный сигнал самца; *д* — *Brachycentrus subnubilus*, агрессивный сигнал самца; *е* — *Lype phaeopa*, вибрационные сигналы самца, производимые брюшком (стрелка) и крыльями перед копуляцией. Масштаб 0,1 с

У Philopotamidae была отмечена спонтанная вибрационная сигнализация самок, аналогичная таковой у самок Glossosomatidae, но имеющая большую амплитуду: особи филопотамид более крупные, чем *A. fuscipes*. Стернальные игловидные структуры VII сегмента брюшка, царапая по субстрату, производят резкие скребущие звуки (рис. 3, *в*). Вибрационные сигналы самцов не обнаружены. В экспериментах после длительных периодов вибрационной активности самок, сопровождавшихся перемещением самцов по экспериментальной камере, самец приближался к самке сзади, вскакивал ей на спину и немедленно приступал к копуляции.

Единственный изучавшийся вид Psychomyiidae (*Lype phaeopa*) имеет особый способ создания вибраций: самец перед копуляцией бьет крыльями по субстрату со средней частотой  $48,9 \pm 0,2$  Гц, находясь на месте или медленно приближаясь к самке и вибрируя всем телом. В отдельные моменты брюшко также, по-видимому, ударяет стернальной поверхностью по субстрату, и на осциллограммах регистрируются дополнительные импульсы (рис. 5, *е*). Не прекращая ударов крыльями, самец подгибает брюшко и приступает к копуляции. Частота взмахов

крыльев в прекопуляционном поведении превышает ту, что наблюдалась в закрепленном полете этого вида (37 Гц: Иванов, 1985а).

Оригинальный тип вибраций обнаружен у обоих изученных видов Hydropsychidae. В норме оба пола не создают специальных шумов или вибраций. Перед спариванием самец преследует и догоняет самку, взбирается ей на спину и приступает к копуляции. В случае неудачной попытки самец, не слезая с самки, начинает тремулрировать, ударяя всем телом по дорсальной поверхности самки. После одной-трех серий тремуляционных «встрясок» самец предпринимает новую попытку копуляции, за которой могут следовать очередные тремуляционные серии. Структура регистрируемых вибраций субстрата в этом случае нерегулярна и явно вторична, поскольку удары производятся самцом непосредственно по телу самки.

Ручейники семейства Phryganeidae создают повышенный шумовой фон при передвижении по субстрату. Отчасти такие вибрационные эффекты могут объясняться значительными размерами этих насекомых. Кроме того, отмечено своеобразие «походки»: у разных видов данного семейства наблюдается перемещение ног по субстрату без полного отрыва лапки от его поверхности, при этом во время движения коготки зацепляются за субстрат и, поскребывая, создают вибрации. Наряду с этим у самцов отмечены колебания брюшка, большей частью не создающие каких-либо сигналов. Лишь иногда брюшко касалось субстрата, и регистрировались нерегулярные удары. Стереотипные подъемы крыльев самцов при копуляции не были отмечены, хотя в отдельные моменты борьбы за самку один из нескольких самцов может приподнимать свои крылья. Самка перед копуляцией также может приподнимать свои крылья, давая доступ к копулятивным органам. Самки *Phryganea bipunctata* малоподвижны. Обычно самцы этого вида перед копуляцией придвигают свою голову вплотную к средней части брюшка самки, где открываются феромонные железы, затем изгибают брюшко и устанавливают контакт с женскими генитальными структурами, после чего происходит посткопуляционный разворот. У *Oligostomis reticulata* самец перед копуляцией влезает на движущуюся самку и копулирует на ходу; у самок этого вида отмечены более регулярные сигналы, производимые ударами брюшка по субстрату, чем у *Ph. bipunctata*.

Данные по семействам Limnephilidae, Apataniidae и Sericostomatidae отрывочны. Во всех трех семействах были обнаружены признаки наличия вибраций, специально создаваемых насекомыми, однако функции этих сигналов неясны. У *Parachiona picicornis* обнаружены слабые нерегулярные удары брюшком по субстрату в поведении обоих полов. Кроме того, самец перед копуляцией раскрывает крылья и машет ими, хлопая по субстрату. Брюшко у *P. picicornis*, как и у

Phryganeidae, все время колеблется при перемещениях насекомых, но лишь иногда касается субстрата и производит вибрационные сигналы. Тесты с обездвиженными самками не выявили у этого вида особых тремуляций или прекопуляционных сигналов. Одиночные ударные импульсы отмечены в поведении изолированной самки *Drusus annulatus*, у *Apatania fimbriata* наблюдались колебания брюшка и крыльев и слабые удары крыльями по субстрату, производимые самцом в присутствии искусственно обездвиженной самки, а у *Notidobia ciliaris* самки постукивали или (иногда) с шуршанием проводили на бегу концом брюшка по субстрату. Вибрационные сигналы среди исследованных в экспериментах видов Lepidostomatidae и Polycentropodidae не были обнаружены.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление данных по вибрационным сигналам ручейников с филогенетической схемой отряда (рис. 6) показывает широкое распространение виброкоммуникации у представителей разных эволюционных ветвей. Безусловно, исследована лишь малая часть видов данного отряда. Стернальные выступы известны, помимо отмеченных выше случаев, также у Hydrobiosidae, примитивных Lepidostomatidae, некоторых Limnephilidae и Uenoidae, оставшихся за рамками данного исследования. Даже в пределах одного семейства, например, Glossosomatidae, Brachycentridae или Hydrobiosidae форма стернальных выступов может меняться от вида к виду. Кроме того, некоторые из рассмотренных примеров демонстрируют возможность создания вибраций за счет особых механизмов помимо стернальных молоточков: ни тремуляция, ни вибрации, создаваемые крыльями, не требуют особых морфологических приспособлений.

Основной и наиболее древней системой создания вибрационных сигналов у ручейников следует признать стернальные молоточки: именно такие сигнальные структуры распространены наиболее широко и имеются у примитивных представителей обоих современных подотрядов.

Исходно различия между этими структурами у самцов и самок, по-видимому, были не столько морфологическими, сколько функциональными и заключались в разных способах использования внешне сходных отростков: самцы преимущественно ударяли по субстрату, в то время как самки царапали его. Возможно, молоточки возникли в виде нескольких сериально гомологичных образований на IV—VIII сегментах брюшка (у самок некоторых видов *Limnephilus* из группы *borealis* имеются стернальные выступы V сегмента), но в эволюции сохранились преимущественно выступы VI и VII сегментов. Эти структуры располагаются по соседству с отверстиями стернальных желез V сегмента, продуцирующих феромоны. Такое расположение структур, ответственных за вибро- и хемокоммуникацию, может свидетельствовать в пользу исходной сопряженности этих процессов.

Значение вибрационных сигналов не всегда очевидно. Основным способом дистантной коммуникации у ручейников служат феромоны самок. Были не раз отмечены усиленные движения антенн насекомых во время и после спонтанных вибрационных сигналов противоположного пола. Не исключено, что вибрации субстрата стимулируют поисковую активность и способствуют секреции феромонов. Аналогичные случаи взаимодействия феромонных и акустических сигналов отмечены у чешуекрылых (Spangler, 1985, 1987; Trematerra, 1990).

Адаптивный смысл включения поискового поведения при помощи вибрационных сигналов может заключаться в экономии ресурсов, затрачиваемых на поиск, и в повышении эффективности оплодотворения, поскольку подавляется поиск в отсутствие рецептивного партнера. Включение или стимуляция феромонной секреции по сигналу извне может служить средством для экономии феромонов и дает соответствующий выигрыш в ресурсах энергии и вещества у насекомого. Следует подчеркнуть, что имаго как ручейников, так и огневок с акустической сигнализацией обычно не питаются и экономия ресурсов играет для них ключевую роль.

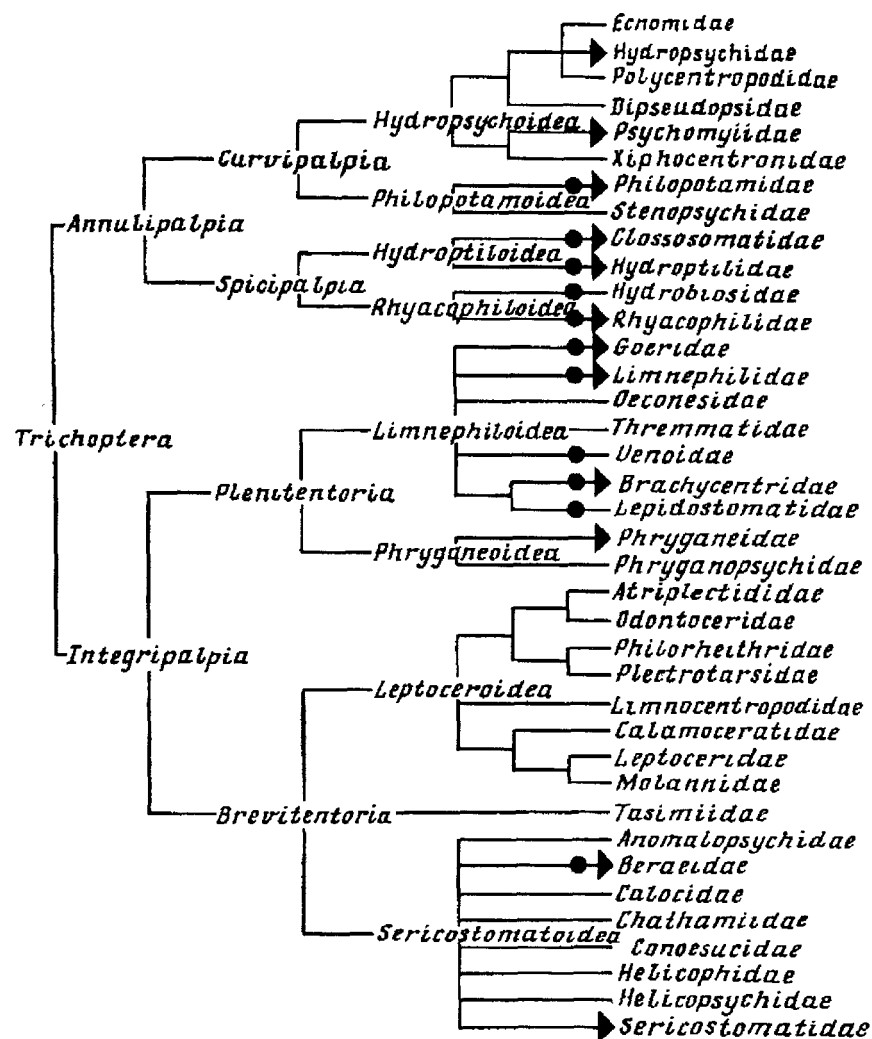


Рис. 6. Филогенетическая схема отряда ручейников (по Weaver, Morse, 1986); треугольниками отмечены семейства, где обнаружены вибрационные сигналы, кружками — семейства, представители которых обладают

стернальными молоточками

Ведущий функцией прекопулятивных сигналов самцов, скорее всего, служит остановка движущейся самки перед началом копуляции, подготовка ее к спариванию и удержание на месте при прикосновениях. Ответные вибрационные сигналы самки могут подтверждать ее готовность и стимулировать самца, как это наблюдалось в опытах с обездвиженным самцом *A. fuscipes*. Случайные контакты насекомых без предварительной подготовки обычно вызывают реакцию избегания, в то время как после обмена прекопуляционными сигналами самка совершает необходимые подготовительные действия и остается на месте во время манипуляций самца.

Феромоны ручейников ядовиты для беспозвоночных (Ansteeg, Dettner, 1991). Вибрационные сигналы могли бы служить для отключения опасной для противоположного пола феромонной секреции (Ivanov, 1993). Еще одной предполагаемой функцией вибрационных сигналов может служить дублирование феромонной коммуникации в скоплениях. У ручейников наблюдаются повышенные плотности популяций вследствие концентрации насекомых у мест выплода и агрегационных явлений. Несмотря на теоретическую эффективность агрегации в отношении надежности оплодотворения (Courtney, Anderson, 1986), поиск готового к спариванию партнера в рассеянных скоплениях затруднен по причине нарушения феромонной коммуникации. Отдельные феромонные облака при высокой плотности популяции перекрываются, градиент концентрации веществ исчезает и поиск вне пределов прямой видимости нарушается.

Одним из выходов из затруднения такого рода может служить вибрационная коммуникация в скоплениях. Особенно эффективен этот тип коммуникации в «одномерном пространстве»: на стеблях и тонких ветвях растений, где насекомое может лишь приближаться или удаляться от источника сигнала, двигаясь вдоль стебля. Обследуя ветви одну за другой, насекомое может установить наличие готового к спариванию партнера на том или ином участке растения и легко его обнаружить при движении к источнику сигнала. Пример такого поискового поведения демонстрируют вислокрылки *Sialis lutaria* L. и *S. fuliginosa* Pict. (Rupprecht, 1975), которые перелетают с ветви на ветвь и за время короткого обследования убеждаются в наличии активно вибрирующего партнера.

Использование материалов с разными резонансными свойствами в экспериментах с ручейниками показало, что насекомые уменьшают интенсивность сигнализации на субстратах, плохо проводящих и подавляющих вибрационные сигналы. Усиление полета в камере из пластиковой сетки свидетельствует в пользу попыток ручейников переместиться на другие субстраты.

Вибрационная коммуникация в «двумерном пространстве» — на камнях, широких листьях, толстых стволах или на почве — более затруднена по сравнению с «одномерным» миром стеблей, поскольку насекомые в этом случае должны локализовать источник сигнала на плоскости. Наиболее надежным способом обнаружения партнера могло бы служить определение направления на источник сигнала с нескольких точек. Неизвестно, могут ли ручейники использовать данный способ, требующий развития ассоциативных центров мозга и появление стереотипов движения. Подходящими поведенческими стереотипами обладают лишь виды семейства Hydroptilidae, которым свойственно кружение на поверхности предметов в своеобразных танцах (Шиц, 1915; Ivanov, 1992). Какие-либо специализированные органы виброрецепции у ручейников пока не обнаружены. Данные по поведению ручейников показывают, что поисковое поведение сопровождается узнаванием обычно лишь в том случае, когда самец приближается к самке сзади или сбоку-сзади. По-видимому, виброкоммуникационные системы большинства видов рассчитаны на «одномерное» пространство стеблей, обеспечивая поиск среди густой растительности. Вместе с тем лабораторные исследования систем поиска удобнее проводить именно в двумерных экспериментальных пространствах, поскольку слишком быстрое обнаружение полового партнера влечет за собой мгновенную копуляцию и наблюдатель упускает существенные особенности изучаемых процессов.

Исследование коммуникации при участии иммобилизованных или не готовых к копуляции половых партнеров имеет значение для выявления особенностей поведенческого репертуара, обычно скрытых при нормальной половой активности. Возможно, тремуляция у Hydroptilidae и *A. fimbriata* зарезервирована на случай трудностей в спаривании. Большинство случаев поиска и ухаживания не предполагают дополнительной стимуляции партнера, но при затруднениях насекомое «вспоминает» о наличии древней виброкоммуникационной системы. Характерно, что в норме спаривание *A. fimbriata* (J. O. Solem, T. Solem, 1991) и видов рода *Hydropsyche* происходит без вибраций и самец приступает к копуляции сразу после контакта с самкой.

Некоторые из наблюдавшихся сигналов могут вообще не восприниматься противоположным полом. В качестве аналога может служить наличие у некоторых чешуекрылых древней мужской феромонной системы коммуникации, утратившей функциональный смысл (Krasnoff, Roelofs, 1990). У ручейников такими сигналами могут оказаться нерегулярные вибрации Phryganeidae и Limnephilidae.

Сравнение с другими отрядами насекомых показывает, что вибрационные сигналы ручейников представляют собой, вероятно, дериват древней архаичной коммуникационной системы. Место воздействия на субстрат, расположенное у ручейников на VI—VII стернитах, смещено вперед по сравнению с другими отрядами, использующими молоточки VII—IX сегментов. Стернальные выступы ручейников, как правило, расположены на ложных поперечных швах стернитов — хитиновых утолщениях, обычно пересекающих II—VII стерниты. Эти ложные швы специфичны для ручейников и, видимо, входят в основной план строения отряда.

Наиболее близкие аналоги виброкоммуникации ручейников, включая возникновение особых молоточков на VII—IX стернитах (Stewart, Maketon, 1991), обнаруживаются не среди Holometabola, а у веснянок (Plecoptera). Вибрационные сигналы веснянок упорядочены во времени и служат для сегрегации видов (Rupprecht, 1969, 1982). Тремуляция обнаружена у веснянок рода *Siphonoperla* (Chloroperlidae); в некоторых случаях поведение этих веснянок можно интерпретировать как внутривидовую агрессию самцов, сопровождаемую особыми вибрационными сигналами (Rupprecht, 1981).

Следует отметить, что у веснянки *Isogenus nubecula* Newm. в неопубликованных исследованиях автора зарегистрированы непрерывные спонтанные вибрационные сигналы, имеющие характер частых слабых ударов брюшком по субстрату и производящиеся во время движения, что напоминает спонтанную вибросигнализацию ручейников *G. pilosa*. Веснянки изучавшегося вида демонстрировали агрегационное поведение как в природе, так и в лаборатории, образуя группы соприкасающихся насекомых. Наряду с постоянными спонтанными сигналами, присущими обоим полам, у *I. nubecula* есть и специфические регулярные призывные ударные сигналы.

Большинство сигналов веснянок относится к фрикционному и ударному типам и производится брюшком при помощи соответствующих стернальных структур. Таким образом, виброкоммуникационные системы ручейников и веснянок демонстрируют принципиальное сходство. Не исключено, что ручейники сохранили и модифицировали систему вибрационной коммуникации, доставшуюся им в наследство от предковых групп Hemimetabola.

Сравнение имеющихся данных показывает, что сложная виброкоммуникационная система ручейников испытывая редукцию как в пределах основных эволюционных линий, так и в ходе эволюции отдельных семейств — таких, как Lepidostomatidae, где стернальные выросты есть у примитивной *Martynomyia tripartita* Mart. Исходная система стернальных выростов может замещаться новыми структурами, используемыми для поддержания прежней функции. Так, среди Brachycentridae виды рода *Micrasema* имеют архаичные стернальные выросты VI сегмента, а у *Brachycentrus* возникает «мозоль» на VII стерните брюшка. Основная тенденция у кольчатощупиковых ручейников проявляется в утрате вибрационных сигналов.

Редукция вибрационной коммуникации наблюдается уже у членов примитивного семейства Philopolamidae, где соответствующие сигналы и структуры в первую очередь исчезают у самцов. Следует подчеркнуть, что такого рода редукции наблюдаются в тех линиях эволюции, где прогрессивное развитие получает роение (Иванов, 1985). По-видимому, роевое поведение способствует агрегации особей и функционально заменяет вибрационную коммуникацию. Кроме того, перемещение большей и самой активной части популяции в воздушную среду делает бессмысленным поиск полового партнера на субстрате при помощи вибрационных сигналов. Коммуникационная система при исчезновении вибраций и переходе к роению становится более простой и в то же время более специализированной. Дублирование коммуникационных функций у примитивных представителей ручейников может быть связано с малой надежностью каждого отдельно взятого коммуникационного канала, что устраняется при специализации поведения.

Принципы, в соответствии с которыми построена коммуникационная система ручейников, в настоящее время известны лишь в самых общих чертах (Ivanov, 1993). К нерешенным проблемам относятся вопросы тонкого взаимодействия вибрационных и феромонных стимулов, видоспецифичность вибрационных сигналов и возможность их участия в видовой изоляции у ручейников, наличие особых органов восприятия вибраций субстрата, время возникновения виброкоммуникации и появления соответствующих структур у предковых групп ручейников. Тем

не менее, можно считать, что наличие специфической виброкоммуникационной системы входит в архетип отряда ручейников и данный тип коммуникации был присущ их непосредственным предкам.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В. Д., 1985. Поведение ручейников в полете//Латв. энтомолог. Вып. 28. С. 85—94.— 1985 а. Сравнительный анализ кинематики крыльев ручейников (Trichoptera)//Энтомолог. обзор. Т. 64. № 2. С. 273—284.
- Козлов М. В., 1985. Прекопуляционное поведение низших чешуекрылых (Lepidoptera)//Энтомолог. обзор. Т. 64. № 3. С. 493—505.
- Шуц В. М., 1915. Список ручейников (Trichoptera) окрестностей Бородинской биологической станции оз. Селигер//Тр. Бородинск. биол. ст. Т. 4, № 1. С. 126—132.
- Ansteeg O., Dettner K., 1991. Chemistry and possible biological significance of secretions from a gland discharging at the 5th abdominal sternite of adult caddisflies (Trichoptera)//Entomol. Gener., V. 15. № 4. P. 303—312.
- Bennet-Clark H. C., Ewing A. W., 1967. Stimuli provided by courtship of male *Drosophila melanogaster*//Nature. V. 215. № 5101. P. 669—671.
- Courtney S. P., Anderson K., 1986. Behaviour around encounter sites//Behav. Ecol. and Sociobiol. V. 19. № 4. P. 241—248.
- Dall'Asta U., 1988. The tymbal organs of the Lymantriidae (Lepidoptera)//Nota lepidopterolog. V. 11. № 3. P. 169—176.
- Downes J. A., 1969. The swarming and mating flight of Diptera//Annu. Rev. Entomol. V. 14. P. 271—298.
- Erman N., 1984. The mating behaviour of *Parthina linea* (Odontoceridae), a caddisfly of springs and seeps//Proc. 4th Int. Symp. on Trichoptera/J. Morse (ed.). The Hague: Junk. P. 131—136.
- Hannemann H.-J., 1956. Über ptero-tarsale Stridulation und einige andere der Lauterzeugung bei Lepidopteren//Deutsche Entomol. Ztschr. N. F. Bd. 3. Hft. 1. S. 14—27.
- Hennig W., 1981. Insect phylogeny. Chichester: J. Wiley & sons. P. 1—514.
- Henry C. S., 1980. The importance of low-frequency, substrate-borne sounds in lacewing communication (Neuroptera: Chrysopidae)//Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 73. № 6. P. 617—621.
- Henry C. S., Johnson J. B., 1989. Sexual singing in a nonchrysoperlan green lacewing, *Chrysopiella minima* Banks (Neuroptera: Chrysopidae)//Canad. J. Zool. V. 67. № 6. P. 1439—1446.
- Ivanov V. D., 1992. New species of Glossosomatidae and Hydroptilidae (Trichoptera) from Pamir, Hissar and Tianshan Mountains//Aquatic Insects. V. 14. № 4. P. 223—241.
- Ivanov V. D., Rupperecht R., 1992. Vibrational signals in the behaviour of adult caddisflies (Trichoptera)// 7th Int. Sympos. on Trichoptera, Umea, Sweden. Abstracts. P. 16.— Substrate vibration for communication in adult *Agapetus fusipes* (Trichoptera: Glossosomatidae)//Proc. 7th Int. Sympos. on Trichoptera. Ch. Otto (ed.). Leiden: Backhuys Publ. P. 273—278.
- Kelner-Pillau I. S., 1960. Biologie, ecologie d'*Enoicyla pusilla* Burm. (Trichopteres Limnophilidae)//Ann. Biol. T. 36. Fasc. 1—2. P. 51—99.
- Krasnoff S. B., Roelofs W. L., 1990. Evolutionary trends in the male pheromone systems of arctiid moths: evidence from studies of courtship in *Phragmatobia fuliginosa* and *Pyrrhartia Isabella* (Lepidoptera: Arctiidae)//Zool. J. Linn. Soc. V. 99. № 4. P. 319—338.
- Landlot P. J., Heath R. R., 1990. Sexual role reversal in mate-finding strategies of the cabbage looper moth//Science. V. 249. № 4972. P. 1026—1028.
- Petersson E., Solem J. O., 1987. Male mate recognition in Leptoceridae//Proc. 5th Int. Symp. on Trichoptera/M. Bournaud, H. Tachet (eds.). The Hague: Junk. P. 157—160.
- Resh V. H., Jackson J. K., Wood J. R., 1987. Technique for demonstrating sex pheromones in Trichoptera//Proc. 5th Int. Symp. on Trichoptera/M. Bournaud, H. Tachet (eds.). The Hague: Junk. P. 161—165.
- Resh V. H., Wood J. R., 1985. Site of sex pheromone production in 3 species of Trichoptera//Aquatic insects. V. 7. № 2. P. 65—71.
- Rupperecht R., 1969. Zur Artsspezifität der Trommelsignale der Plecopteren (Insecta)//Oikos. V. 20. № 1. S. 26—33.— 1974. Vibrationsignale bei der Paarung von *Panorpa* (Mecoptera/ Insecta)//Experientia. Bd. 30. S. 340—341.— 1975. Die Kommunikation von *Sialis* (Megaloptera) durch Vibrationsignale// J. Insect Physiol. V. 21. P. 305—320.— 1981. A new system of communication within Plecoptera and a signal with a new significance//Biology of Inland Waters. V. 2. P. 19—43.— 1982. Drumming signals of Danish Plecoptera//Aquatic insects. V. 4. № 2. P. 93—103.
- Solem J. O., 1976. Studies on the behaviour of adults of *Phryganea bipunctata* and *Agrypnia obsoleta* (Trichoptera)//Norv. J. Entomol. V. 23. P. 23—28.
- Solem J. O., Petersson E., 1987. Demonstration of female sex pheromones and adult behaviour in *Molanna angustata* (Trichoptera: Molannidae)//Entomol. Gener. V. 12. № 2/3. P. 115—118.
- Solem J. O., Solem T., 1991. Mate location and pre-mating behaviour in *Apatania fimbriata* Pictet (Trichoptera, Limnephilidae)//Aquatic Insects. V. 13. № 1. P. 1—8.
- Spangler H. G., 1985. Sound production and communication by the greater wax moth (Lepidoptera:

- Pyralidae)//Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 78. № 1. P. 54—61.— 1987. Acoustically mediated pheromone release in *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae)//J. Insect Physiol. V. 33. № 7. P. 465—468.
- Stewart K. W., Maketon M., 1991. Structures used by Nearctic stoneflies (Plecoptera) for drumming, and their relationship to behavioural pattern diversity//Aquatic Insects. V. 13. N9 1. P. 33—53.
- Surlykke A., Gogala M., 1986. Stridulation and hearing in the noctuid moth *Thecophora fovea* (Tr.)// J. Compar. Physiol. V. A 159. № 2. P. 267—273.
- Trematerra P., 1990. On the behaviour and communication systems involved in pair formation in *Corcyra cephalonica* (Stainlon) (Lepidoptera Galleriidae)//Ethol. Ecol. and Evol. V. 2. № 3. P. 330.
- Valeur R., Lufstedt C., Hanssen B., Petersson E., 1990. Existence and functions of pheromones in the caddisflies *Hydropsyche angustipennis* and *Rhyacophlla fasciata*//Abstracts of papers, Conference on Insect Ecology. August 12—19, 1990, Tabor, CSFR. P. 26.
- Weaver J. S., Morse J. C., 1986. Evolution of feeding and casemaking behaviour in Trichoptera//J. N. Amer. Benthol. Soc. V. 5. № 2. P. 150—158. Wood J. R., Resh V. H., 1984. A demonstration of sex pheromones in caddisflies (Trichoptera)//J. Chem. Ecol. V. 10. P. 171—175.

*С.-Петербургский государственный университет*  
*Поступила в редакцию 22 февраля 1994 г*

**V. D. IVANOV**  
**THE VIBRATORY SIGNALLING OF CADDIS FLIES (INSECTA, TRICHOPTERA)**

*State University of St.-Petersburg, Russia*

**Summary**

The vibratory signals were revealed in caddis flies of 13 species. The most frequent are percussive and fricative signals produced by the sternal processes of the 6th and the 7th abdominal segments. The most complicated combinations of signals were observed in Glossosomatidae. These of Goeridae, Beraeidae and Hydroptilidae are somewhat more simple. Spontaneous signals of males and females and precopulatory signals were studied. The vibratory communication and the sternal processes touching the substrate under producing the signals are a part of the general structure of caddis flies. In Psychomyiidae and some other families the flapping by wings against a substrate was observed. The vibration of entire body of a male sitting upon a female before copulation was observed in Hydropsychidae. The functional significance and evolution of vibratory signalling are discussed.