

Новые данные по акустической коммуникации и половому поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран

New data on acoustic communication and sexual behaviour of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) from semi-deserts and deserts of Russia and adjacent countries

В.Ю. Савицкий, А.Ю. Лекарев
V.Yu. Savitsky, A.Yu. Lekarev

Московский государственный университет, Биологический факультет, кафедра энтомологии, Москва 119992, Россия.
E-mail: svy@gnet.ru

Moscow State University, Biology Faculty, Department of entomology, Moscow 119992, Russia.

KEY WORDS: grasshoppers, Orthoptera, Acridoidea, acoustic communication, sexual behaviour.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: саранчовые, Orthoptera, Acridoidea, акустическая коммуникация, половое поведение.

ABSTRACT: Amplitude-temporal patterns of acoustic signals of *Asiotmethis muricatus* (Pall.), *A. zacharjini* (B.-Bien.), *Dericorys tibialis* (Pall.), *Truxalis eximia* Eich., *Ochrilidia hebetata kazaka* (Tarb.), *Mecostethus alliaceus* (Germ.) and *Hyalorrhhipis clausi* (Kitt.) and also acoustic repertoires of *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* Vor. и *Chorthippus macrocerus purpuratus* Vor. are described for the first time. Acoustic signals of *Stenobothrus fischeri* (Ev.), *Chorthippus maritimus* Mistsh., *Ch. mollis* (Ch.), *Ch. parallelus* (Zett.), *Ch. dichrous* (Ev.), *Ch. karelini* (Uv.), *Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.), *Stethophyma grossum* (L.), *Aiolopus thalassinus* (F.) and *Bryodema gebleri* (F.-W.) from before nonstudied populations are described. Some features of acoustic and sexual behaviour of *Oedaleus decorus* (Germ.), *Oedipoda caerulescens* (L.), *Sphingonotus rubescens* (Walk.) and some other species are noted. A comparative analysis of the acoustic and sexual behaviour of studied species of grasshoppers was performed.

РЕЗЮМЕ: Впервые описаны амплитудно-временные параметры акустических сигналов *Asiotmethis muricatus* (Pall.), *A. zacharjini* (B.-Bien.), *Dericorys tibialis* (Pall.), *Truxalis eximia* Eich., *Ochrilidia hebetata kazaka* (Tarb.), *Mecostethus alliaceus* (Germ.) и *Hyalorrhhipis clausi* (Kitt.), а также акустические репертуары *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* Vor. и *Chorthippus macrocerus purpuratus* Vor. Описаны акустические сигналы *Stenobothrus fischeri* (Ev.), *Chorthippus maritimus* Mistsh., *Ch. mollis* (Ch.), *Ch. parallelus* (Zett.), *Ch. dichrous* (Ev.), *Ch. karelini* (Uv.), *Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.), *Stethophyma grossum* (L.), *Aiolopus thalassinus* (F.) и *Bryodema gebleri* (F.-W.) из ранее не изучавшихся популяций.

Описаны некоторые особенности акустического и полового поведения *Oedaleus decorus* (Germ.), *Oedipoda caerulescens* (L.), *Sphingonotus rubescens* (Walk.) и ряда других видов. Проведен сравнительный анализ акустического и полового поведения изученных видов саранчовых.

Введение

До недавнего времени акустическая коммуникация и особенности полового поведения саранчовых, населяющих полупустыни и пустыни Восточной Европы и Азии, оставались практически неизученными. Лишь в последние годы опубликован целый ряд статей, отчасти восполняющих этот пробел в наших знаниях [Бухвалова, Жантиев, 1993; Бухвалова, 1998; Bukhvalova & Vedenina, 1999; Vedenina & Bukhvalova, 2001; Савицкий, 2000, 2002, 2005, 2007]. В настоящей работе впервые описываются амплитудно-временные параметры акустических сигналов *Asiotmethis muricatus* (Pallas, 1771), *A. zacharjini* (Bey-Bienko, 1926), *Dericorys tibialis* (Pallas, 1773), *Truxalis eximia* Eichwald, 1830, *Ochrilidia hebetata kazaka* (Tarbinsky, 1926), *Mecostethus alliaceus* (Germar, 1817) и *Hyalorrhhipis clausi* (Kittary, 1849). Кроме того, впервые изучены акустические репертуары *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* Vorontsovsky, 1928 и *Chorthippus macrocerus purpuratus* Vorontsovsky, 1928, а также — акустические сигналы *Stenobothrus fischeri* (Eversmann, 1848), *Chorthippus maritimus* Mistshenko, 1951, *Ch. mollis* (Charpentier, 1825), *Ch. parallelus* (Zetterstedt, 1821), *Ch. dichrous* (Eversmann, 1859), *Ch. karelini* (Uvarov, 1910), *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer-Waldheim, 1846), *Stethophyma grossum* (Linnaeus,

1758), *Aiolopus thalassinus* (Fabricius, 1781) и *Bryodema gebleri* (Fischer-Waldheim, 1846) из ранее не изучавшихся популяций. Помимо этого в работу включены результаты полевых наблюдений за акустическим и половым поведением *Oedaleus decorus* (Germar, 1817), *Oedipoda caerulescens* (Linnaeus, 1758), *Sphingonotus rubescens* (Walker, 1870) и ряда других видов. Заключительная часть статьи содержит сравнительный анализ акустического и полового поведения изученных видов саранчовых.

Материал и методы

Основным материалом для настоящей работы послужили наблюдения акустической коммуникации и полового поведения саранчовых, а также записи их звуковых сигналов, сделанные в следующих географических пунктах:

- 1) г. Волгоград и его окрестности в районе станции Сарепта, 1.VII.1998 (далее Сарепта);
- 2) западнее г. Волгоград, окрестности пос. Водный, Песчаная балка, 3.VIII.1996 (далее Песчаная балка);
- 3) граница Волгоградской и Уральской обл., окрестности поселков Вишнёвка и Джаныбек, 15.VII–5.VIII.1998 (далее Джаныбек);
- 4) северо-восток Астраханской обл., окрестности оз. Баскунчак и горы Большой Богдо, 17.VII–7.VIII.1995, 1–7.VII.1996 и 24–28.VII.1996 (далее Баскунчак);
- 5) юго-восток Астраханской обл., окрестности станции Досанг, 8–21.VII.1996 (далее Досанг);
- 6) юго-запад Астраханской обл., окрестности станции Басинская, бэровские бугры, 4–10.VII.1998 (далее Басинская);
- 7) Восточный Казахстан, северо-восточнее оз. Зайсан, южное подножье Курчумского хребта, 600 м над ур. м., каменистая полупустыня, 16.VI.2001 (далее Курчумский хребет);
- 8) Туркмения, окрестности пос. Душак, 05.V.1995 (далее Туркмения).

Методика изучения акустического поведения саранчовых подробно описана ранее [Савицкий, 2000]. Как правило, для регистрации сигналов саранчовых помещали в марлевые садки. Акустические сигналы *A. muricatus*, *A. zacharjini*, *D. tibialis*, *O. h. kazaka*, *B. gebleri* и *H. clausi* были записаны нами во время наблюдений за поведением этих видов в естественных условиях.

Сигналы регистрировали с помощью микрофонов МД 382 и МКЭ-15А (диапазон воспринимаемых частот 80 Гц–12,5 КГц и 50 Гц–15 КГц, соответственно) и записывали на магнитофоны “Электроника-302-1” и “Электроника М-401С” (диапазон воспринимаемых частот 63 Гц–10 КГц и 63 Гц–12,5 КГц, соответственно). Анализ амплитудно-временных параметров сигналов производили на компьютере, оснащённом аналого-цифровым преобразователем.

Описания сигналов и особенностей акустического и полового поведения саранчовых

Для обозначения разных типов сигналов акустического репертуара саранчовых и при описании их временных параметров использована терминология, принятая нами ранее [Савицкий, 2000, 2002, 2007]. В описаниях сигналов употребляется сокращение ИПС — период повторения серий. Термины “сигнал” и “песня” используются как синонимы. Сигналы и их элементы (фразы, серии, пульсы и щелчки), издаваемые с помощью крыльев и путём феморо-тегминальной (*Gomphocerinae* и *Acridinae*) или тегмино-феморальной (*Oedipodinae*) стридуляции, обозначаются соответственно крыловыми и стридуляционными. В ряде случаев мы приводим лишь словесное описание сигналов, так как необходимые записи сделать не удалось.

При сравнении наших результатов с данными других исследователей по возможности упоминаются все публикации отечественных авторов, в которых приведены сведения об акустических сигналах рассматриваемого вида. Исчерпывающую библиографию работ зарубежных авторов, включающих сведения об амплитудно-временных параметрах сигналов и их осциллограммы, содержит обобщающая сводка Рэгга и Рейнолдса [Ragge & Reynolds, 1998], поэтому, как правило, мы ограничиваемся ссылкой только на этот источник.

Семейство Pamphagidae

Подсемейство Thrinchinae

Триба Thrinchini

Особенности акустической коммуникации и полового поведения саранчовых трибы Thrinchini изучены пока ещё недостаточно. Известно, что характерные звуки в полёте издаёт *Asiotmethis muricatus* [Мориц, 1915; Бей-Биенко, 1932, 1951; Зайцев, 1979], *Prionotropis flexuosa* Serville, 1838 [Uvarov, 1943, 1966] и *Atrichotmethis semenovi* Zubovsky, 1889 [Токгаев, 1973]. Однако, амплитудно-временные параметры подобных звуков до сих пор не были охарактеризованы. Долгое время не вполне ясным оставалось и функциональное значение этих сигналов [Uvarov, 1943]. Наблюдения Зайцева [1979] и авторов настоящей работы показали, что звуки, издаваемые самцом *A. muricatus* в полёте, являются призывной песней. Ниже мы описываем сигналы двух видов рода *Asiotmethis* Uvarov, 1943 и особенности полового поведения *A. muricatus*.

Asiotmethis muricatus (Pallas, 1771)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 3 сигнала 3 самцов из Баскунчака (записи при температуре 42–44°C). Поведение 1 самца наблюдали в присутствии самки.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 1–6) — это фраза, издаваемая в полёте, напоминающая на слух треск. Записанные нами фразы имели продолжительность

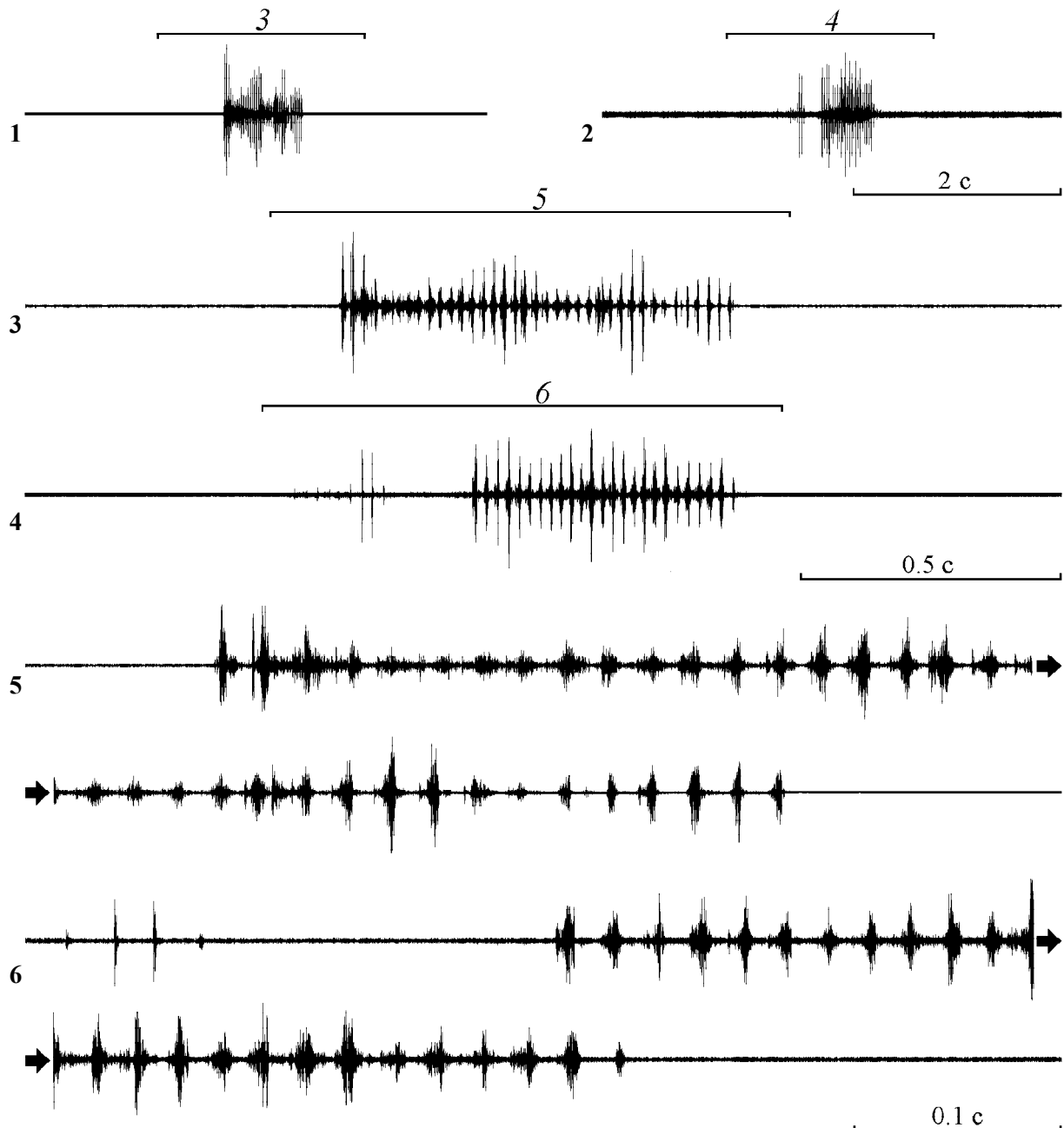


Рис. 1–6. Осциллограммы призывных сигналов двух самцов *Asiotmethis muricatus* из Баскунчака (записи при температуре около 40–45°C); 3–6 — фрагменты осциллограмм 1–2 при больших скоростях развёртки.

Figs 1–6. Oscillograms of the calling songs of two males of *Asiotmethis muricatus* from Baskunchak (recordings at 40–45°C); 3–6 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 1–2.

0,5–0,75 с и состояли из 25–38 пульсов. В природе мы слышали и более длинные сигналы. Пульсы продолжительностью 5–15 мс следовали с частотой 40–50 в секунду. Иногда перед пульсом ясно различим короткий, низкоамплитудный щелчок.

ОТВЕТНЫЙ СИГНАЛ САМКИ на слух похож на призывный сигнал самца.

СИГНАЛЫ ПРОТЕСТА — это шипящие звуки, издаваемые самцами и самками в случае опасности путём трения оснований расставленных бёдер об орга-

ны Краусса [Порчинский, 1895; Бей-Биенко, 1951]. Подобные сигналы нами не были зарегистрированы.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. *A. muricatus* населяет ксерофитные биотопы. В окрестностях Баскунчака этот вид наиболее обычен в ассоциациях белопопынной и чернопопынной формаций, где предпочитает участки с глинистой почвой и разреженной растительностью, например, сусликовины и окружающую их территорию. Самец издаёт призывный сигнал

обычно в момент завершения полёта. При этом он перелетает на расстояние до нескольких десятков метров или взлетает по крутой спирали вверх и приземляется примерно в то же место, с которого взлетел. Зайцев [1979], наблюдавший этот вид в Северном Казахстане, также указывает, что звук, издаваемый самцом во время полёта, играет роль в привлечении самки. После приземления самец обычно перемещается с участков голой земли в кусты или поляны и иногда залезает на приземные части этих растений. Между перелётами он нередко перебегает с места на место и проходит по земле более 1 м. В этот момент он часто останавливается и сидит неподвижно с разогнутыми в коленях задними и почти выпрямленными передними и средними ногами. Перед полётом самец выбирается на участок голой земли и принимает позу с согнутыми в коленях задними ногами. Полеты, сопровождающиеся изданием сигналов, самец совершает нерегулярно; иногда, видимо, они вызваны перелётами соседних самцов. Об особом функциональном значении таких полётов свидетельствует тот факт, что часто (например, при вспугивании) самцы перелетают с места на место, не издавая каких-либо звуков. Характерно и следующее наблюдение. После того, как один из самцов издал призывный сигнал, к нему с таким же треском подлетела самка. После этого во время коротких перелётов самец и самка издали ещё по одному крыловому сигналу, а затем началась копуляция, на протяжении которой обе особи не издавали каких-либо звуков. Спаривание продолжалось не менее получаса. По наблюдениям Морица [1915] продолжительность копуляции у *A. muricatus* достигает нескольких часов.

Asiotmethis zacharjini (Bey-Bienko, 1926)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 6 сигналов 4 самцов с Курчумского хребта (записи при температуре около 40°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 7–15) — как и у *A. muricatus*, фраза, издаваемая в полёте, на слух напоминающая треск. Записанные нами фразы имели продолжительность 0,5–5 с и включали до 185 пульсов. Пульсы продолжительностью 10–20 мс следовали с частотой 35–40 в секунду.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы издавали призывные сигналы во время перелётов с одного места на другое.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Призывные сигналы *A. zacharjini* и *A. muricatus* имеют почти одинаковую амплитудно-временную структуру, но записанные нами сигналы *A. zacharjini* характеризуются в среднем большей продолжительностью пульсов и меньшей частотой их следования. Последнее, вероятнее всего, объясняется разной температурой воздуха во время записи песен этих видов. Таким образом, имеющие неперекрывающиеся ареалы *A. zacharjini* и *A. muricatus* в областях своего распространения занимают сходные акустические ниши.

Семейство Catantopidae

Подсемейство Dericorythinae

Триба Dericorythini

Dericorys tibialis (Pallas, 1773)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 2 сигнала 2 самцов из Баскунчака (записи при температуре 42–45°C). Поведение 1 самца наблюдали в присутствии самки.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 16–18) — это фраза, издаваемая в полёте. Записанные фразы имели продолжительность 0,9–1,2 с и включали около 10 пар пульсов, следующих с интервалами 190–215 мс. В каждой паре пульсов первый — низко-, а второй — высокоамплитудный. Продолжительность пары пульсов составляет 15–25 мс.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. В окрестностях Баскунчака *D. tibialis* наиболее обычен в сообществах с доминированием или участием итсегека (*Anabasis aphylla* L.). Самец издаёт призывный сигнал во время перелётов между кустиками итсегека, расположенными на расстоянии одного или нескольких метров друг от друга. После завершения полёта самец некоторое время сидит неподвижно, а затем выбирает удобную для взлёта веточку и снова перелетает, издавая звуки. Как и в случае с *A. muricatus*, об особом функциональном значении таких полётов свидетельствует тот факт, что самцы часто совершают перелёты, не издавая каких-либо звуков. После того, как один из самцов *D. tibialis* издал очередной призывный сигнал, к нему бесшумно подлетела самка, а затем началась копуляция, во время которой обе особи не издавали каких-либо звуков. Спаривание продолжалось более получаса.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Можно предположить, что некоторые другие виды подсемейства Dericorythinae также способны издавать звуки в полёте. Так Дирш [Dirsh, 1961] указывает, что один из видов этого подсемейства имеет стридуляционный аппарат, представленный утолщенной частью субкостального поля заднего крыла. Отметим также, что согласно наблюдениям Бей-Биенко [1948], самцы *Dericorys annulata roseipennis* (Redtenbacher, 1889), сидя на ветках саксаула, время от времени издают короткие трескучие звуки. К сожалению, способ издавания и функциональное значение этих звуков Г.Я. Бей-Биенко не описывает.

Семейство Acrididae

Подсемейство Acridinae

Триба Acridini

Acrida oxyccephala (Pallas, 1771)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. В окрестностях Баскунчака и Досанга мы неоднократно наблюдали, как самцы *A. oxyccephala* во

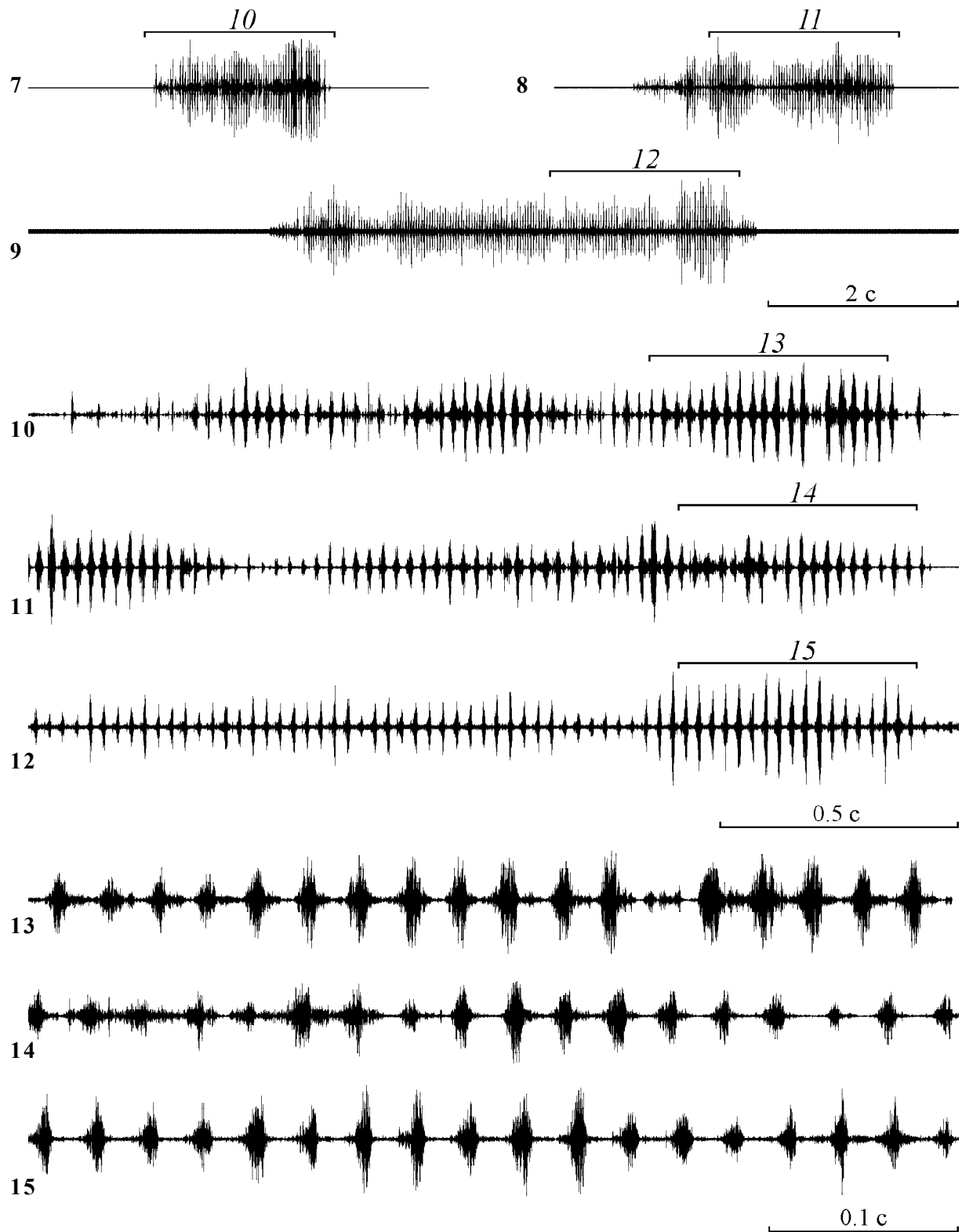


Рис. 7–15. Осциллограммы призывных сигналов трёх самцов *Asiotmethis zacharjini* с Курчумского хребта (записи при температуре около 40°C): 10–15 — фрагменты осциллограмм 7–9 при больших скоростях развёртки.

Figs 7–15. Oscillograms of the calling songs of three males of *Asiotmethis zacharjini* from Kurchumsky Mt. Range (recordings at 40°C): 10–15 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 7–9.

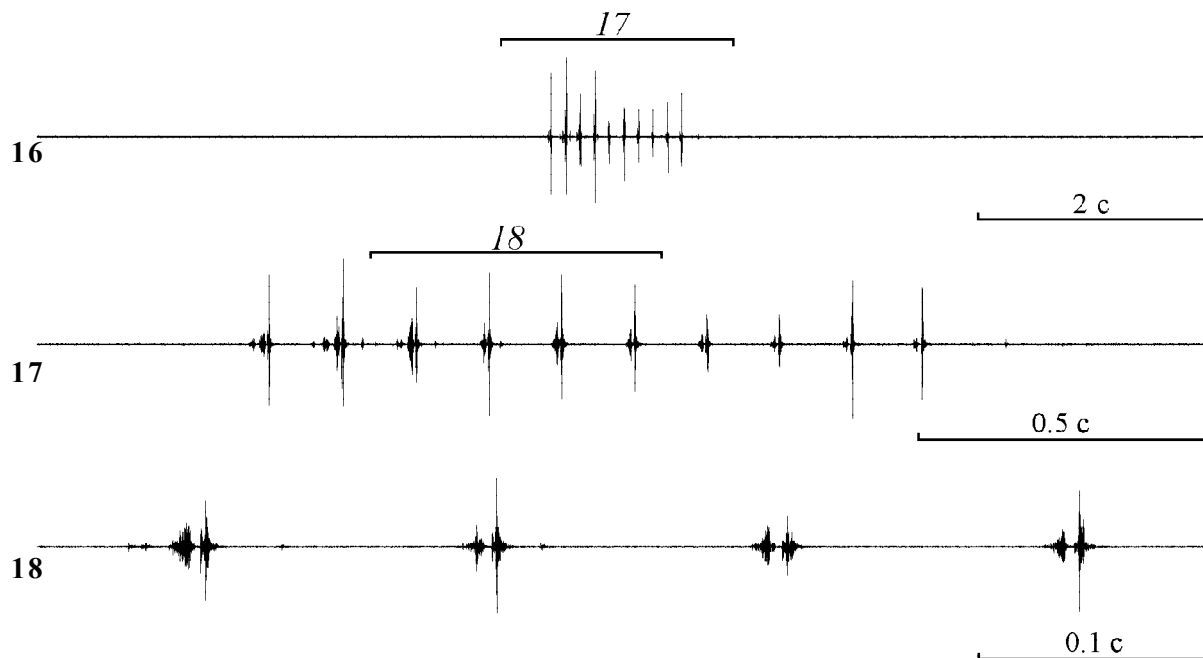


Рис. 16–18. Осциллограммы призывного сигнала самца *Dericorys tibialis* из Баскунчака (запись при температуре 42°C): 17–18 — фрагменты осциллограммы 16 при больших скоростях развертки.

Figs 16–18. Oscillograms of the calling song of the male of *Dericorys tibialis* from Baskunchak (recordings at 42°C): 17–18 — faster oscillograms of the indicated part of the song shown in Fig. 16.

время некоторых перелётов спонтанно издавали специфические звуки. Эти сигналы представляли собой последовательности коротких и довольно тихих однотипных посылок, следующих друг за другом с заметно меньшей частотой, чем пары пульсов в призывных сигналах *D. tibialis*. Тихие сигналы в полёте издают и самцы других видов рода *Acrida* Linnaeus, 1758 [Uvarov, 1966; Jago, 1996]. Видимо, такие звуки играют определённую роль в половом поведении этих видов, однако, их точное функциональное значение не установлено.

Truxalis eximia Eichwald, 1830

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 13 сигналов 2 самцов из Туркмении (записи при температуре 40°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 19–28) — фраза длительностью 3,0–7,2 с, состоящая из 7–19 серий. Иногда призывный сигнал включает две фразы, следующие друг за другом с интервалом около 2 с. ППС составляет 250–800 мс и, как правило, значительно увеличивается в последней трети сигнала. Амплитуда серий резко нарастает в начале фразы, далее остаётся более или менее постоянной. Интервалы между сериями увеличиваются к концу фразы. Серия состоит из 5–8 дискретных пульсов, первый из них обычно низкоамплитудный, амплитуда остальных примерно одинакова.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самец издаёт призывный сигнал, находясь на земле, реже — сидя на стеблях растений. Издав одну или несколько песен подряд на одном месте, самец передвигается или перелетает на другое.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные песни *T. nasuta* (Linnaeus, 1758) [Garcia et al., 1997] и *T. siamensis* Dirsh, 1950 [Ingrisch, 1993]. Сравнение амплитудно-временных параметров сигналов трёх видов рода *Truxalis* Fabricius, 1775 показало, что призывные песни *T. eximia* и *T. nasuta* не различаются, а сигналы *T. siamensis* хорошо отличаются от песен *T. eximia* и *T. nasuta* более короткими фразами, меньшим числом пульсов в составе серий и в среднем меньшими значениями ППС (табл.). В связи с этим уместно отметить, что рассматриваемые виды рода *Truxalis* распространены аллопатрично. При этом *T. eximia* и *T. nasuta* морфологически очень близки и относятся к видовой группе *T. nasuta*, а *T. siamensis* морфологически хорошо отличается от них и наиболее близок к видам группы *T. grandis* [Dirsh, 1950].

Подсемейство **Gomphocerinae**

Триба **Stenobothrini**

Stenobothrus fischeri (Eversmann, 1848)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 13 сигналов 2 самцов из Сарепты и Джаныбека (записи при температуре 30–40°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 29–30, 32–34, 36–38) — фраза длительностью 3,6–4,7 с, состоящая из 34–48 серий. ППС составляет 83–130 мс, продолжительность первой серии — 49–64 мс, последней — 94–127 мс. Амплитуда серий в начале сигнала нарастает постепенно, далее остаётся более или менее постоянной. Интервалы между сериями короткие, хоро-

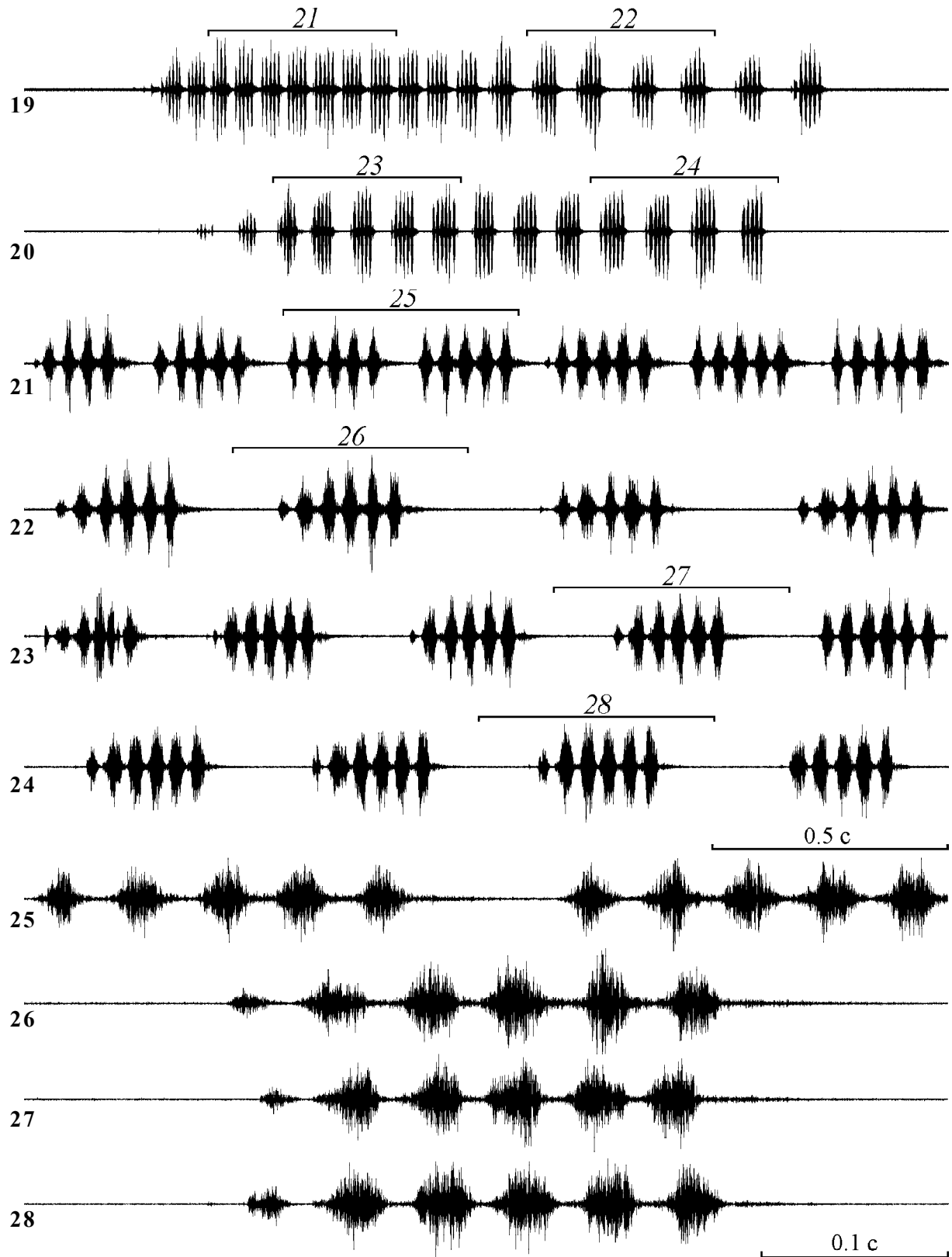


Рис. 19–28. Осциллограммы призывных сигналов двух самцов *Truxalis eximia* из Туркмении (записи при температуре 40°C): 21–28 — фрагменты осциллограмм 19–20 при больших скоростях развёртки.

Figs 19–28. Oscillograms of the calling songs of two males of *Truxalis eximia* from Turkmenia (recordings at 40°C): 21–28 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 19–20.

Таблица. Временные параметры призывных сигналов саранчовых рода *Truxalis*
Table. Temporal parameters of calling songs of grasshoppers of the genus *Truxalis*

Вид	Продолжительность фразы, с	Количество серий во фразе	Период повторения серий, мс	Число пульсов в составе серии	Источник данных
<i>T. nasuta</i>	2.5–12.3	7–29	350–1000*	6–8*	Garcia et al., 1997
<i>T. eximia</i>	3–7.2	7–19	250–800	5–8	наши данные
<i>T. siamensis</i>	1.3–2.5	6–14	125–313	3–4	Ingrisch, 1993

Примечание. Звёздочкой отмечены значения параметров, не указанные в работе испанских авторов [Garcia et al., 1997]. Они определены нами самостоятельно на основе осциллограммы сигнала *T. nasuta* и сведений о частоте следования серий во фразах этого вида, приведённых в цитируемой статье.

Remarks. Star marks indicate that parameters were not given in the work of Garcia et al. [1997]. They were calculated by the author, based on the oscillogram of the song of *T. nasuta* and the data on the repetition rate of echemes in songs this species were given in the cited reference.

шо выражены. Серия включает 5–6 пульсов, первый — более продолжительный. Как правило, наиболее высокоамплитудные — первые два пульса в составе серии.

КОНКУРЕНТНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 31, 35, 39) представляет собой сильно укороченную модификацию призывного сигнала. Записанный сигнал имел продолжительность 1,05 с и включал 10 серий. ППС как в призывном сигнале.

СИГНАЛ УХАЖИВАНИЯ (Рис. 40–47). Записанный нами сигнал — фраза продолжительностью 8,0 с, состоящая из 88 серий. ППС составляет 81–104 мс. Амплитуда серий в начале сигнала нарастает постепенно, далее остаётся более или менее постоянной. Первая треть сигнала включает серии по амплитудно-временным параметрам подобные сериям призывного сигнала. Примерно в начале второй трети фразы они трансформируются в серии, состоящие из четырёх пульсов. Первый пульс в составе таких серий — высоко-, а последний — низкоамплитудный и более короткий, чем предыдущие. Полный сигнал ухаживания *S. fischeri*, по-видимому, включает также отдельные пульсы или серии, следующие с частотой 1–2 в секунду перед началом основной фразы песни [Ragge & Reynolds, 1998; Waeber, 1989].

СИГНАЛЫ ПРОТЕСТА (Рис. 48, 49) — короткие фразы, включающие высокоамплитудный пульс продолжительностью около 15 мс и несколько щелчков, следующих примерно через 120 мс после пульса.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы издают призывные сигналы, сидя на растениях. Поют довольно редко. Записанный нами сигнал ухаживания самец издал спонтанно, находясь в этот момент в садке с самцами других видов.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные песни и сигналы ухаживания *S. fischeri* из Южной Франции [Ragge & Reynolds, 1998], Югославии и Турции [Waeber, 1989]. Ампли-

тудно-временные параметры сигналов *S. fischeri* из Нижнего Поволжья в целом соответствуют таковым в сигналах *S. fischeri* из Франции. Сравнение наших данных с результатами Г. Вебера [Waeber, 1989] затруднено по причине недостаточного качества осциллограмм сигналов, приведённых в цитируемой работе.

Stenobothrus eurasius Zubovsky, 1898

S. eurasius hyalosuperficies Vorontsovsky, 1928.

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 34 сигнала 3 самцов и 1 самки из Баскунчака (записи при температуре 29–39°C). Поведение 2 самцов наблюдали в присутствии самок.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 50–51, 54–55, 57–58) издаётся в результате трепетания крыльев в момент, когда самец сидит на одном месте. Включает от 1 до 18 фраз, следующих друг за другом с нерегулярными интервалами продолжительностью от 1 до 6,5 с. Длительность фразы составляет от 230 мс до 10 с. Она состоит из 10–700 пар пульсов, первый из которых, как правило, низкоамплитудный. Пары пульсов следуют с частотой 65–90 в секунду. В заключительной части продолжительных фраз частота их повторения заметно уменьшается.

ОТВЕТНЫЙ СИГНАЛ САМКИ (Рис. 52–53, 56, 59) похож на призывный сигнал самца. Включает до 10 фраз продолжительностью 0,8–2,0 с. Фраза состоит из 46–82 пар пульсов, следующих с частотой около 60 в секунду. Первый пульс пары обычно такой же амплитуды как второй, реже — более высокоамплитудный.

СИГНАЛ УХАЖИВАНИЯ (Рис. 60–69) включает очень тихие стридуляционные серии, которые иногда чередуются с крыловыми фразами и отдельными стридуляционными пульсами. Стридуляционные серии имеют длительность 0,3–2,2 с и включают от 2 до 8 продолжительных пульсов (обычно 3–5), период повторения которых составляет 60–180 мс. Иногда в про-

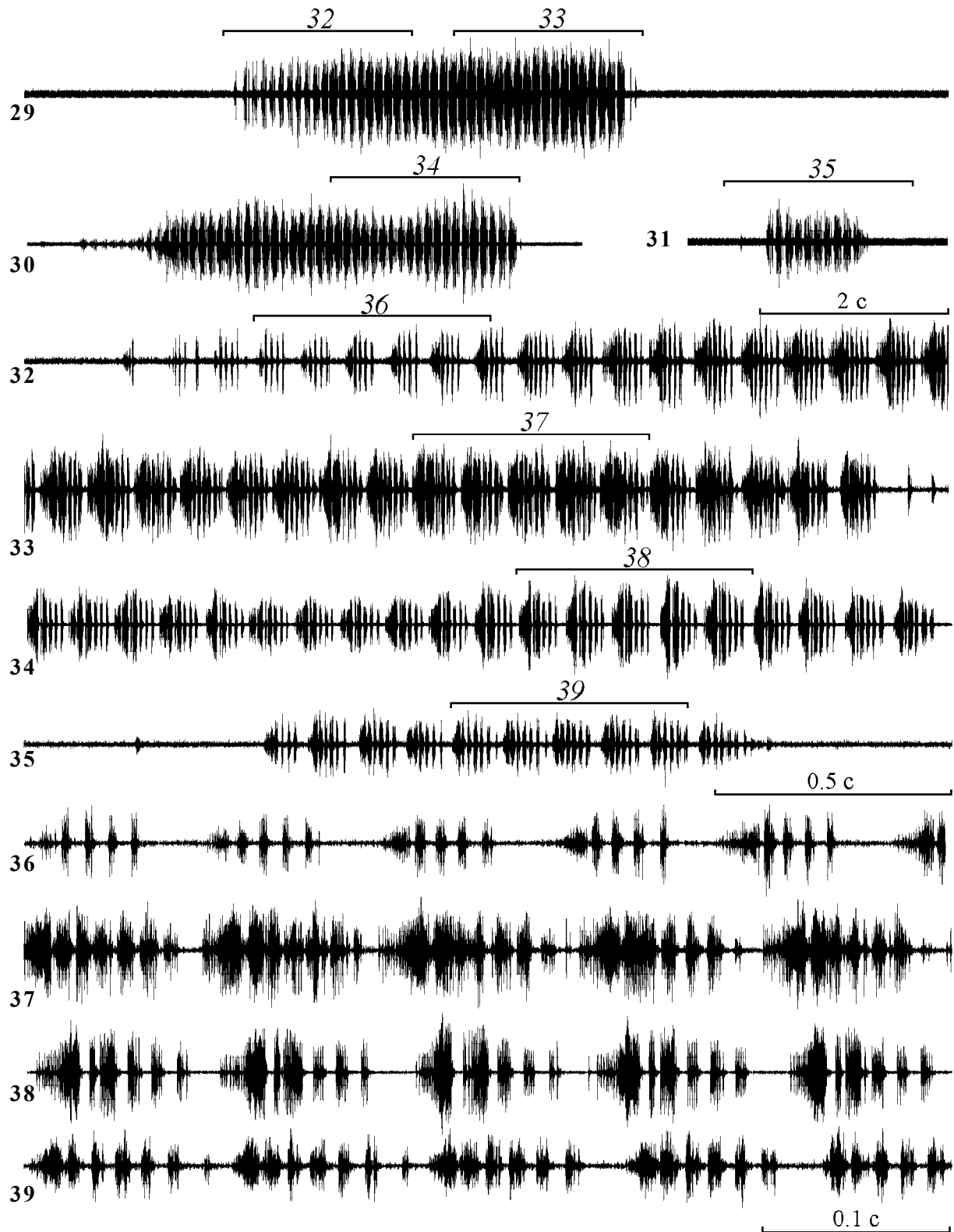


Рис. 29–39. Осциллограммы призывных (29–30, 32–34, 36–38) и конкурентного (31, 35, 39) сигналов двух самцов *Stenobothrus fischeri* из Джаныбека (29, 31) и Сарепты (30) (29, 31 — запись при температуре 35°C; 30 — при 35–40°C); 32–39 — фрагменты осциллограмм 29–31 при больших скоростях развертки.

Figs 29–39. Oscillograms of the calling songs (29–30, 32–34, 36–38) and rivalry song (31) of two males of *Stenobothrus fischeri* from Dzhanybek (29, 31) and Sarepta (30) (29, 31 — recordings at 40°C; 30 — recording at 35–40°C); 32–39 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 29–31.

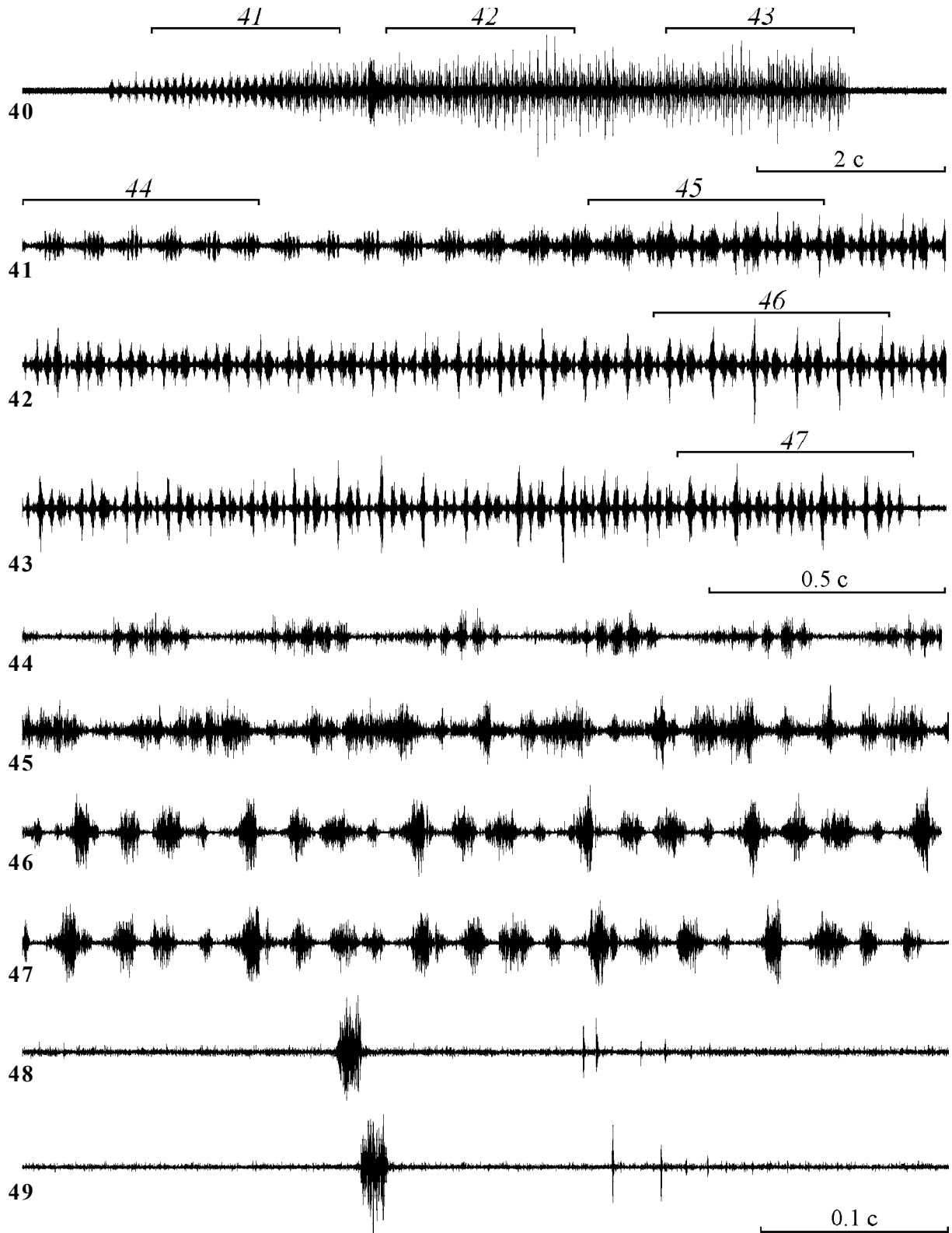


Рис. 40-49. Осциллограммы сигнала ухаживания (40-47) и сигналов протеста (48-49) самца *Stenobothrus fischeri* из Джаныбека (40 — запись при температуре 35-40°C; 48-49 — при 35°C); 41-47 — фрагменты осциллограммы 40 при больших скоростях развёртки.

Figs 40-49. Oscillograms of the courtship song (40-47) and protest songs (48-49) of the male of *Stenobothrus fischeri* from Dzhanybek (40 — recording at 40°C; 48-49 — recordings at 35-40°C); 41-47 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Fig. 40.

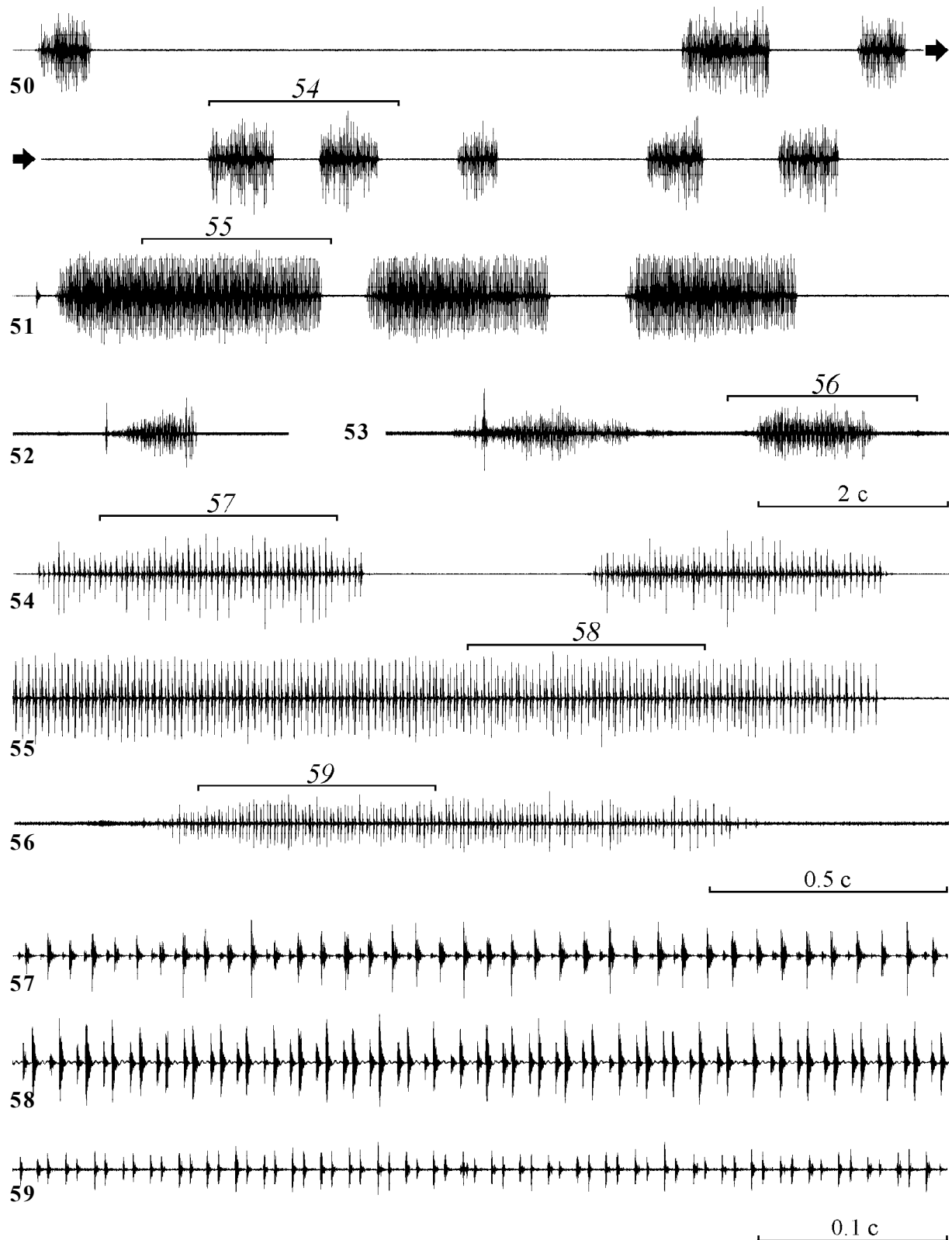


Рис. 50–59. Осциллограммы призывных сигналов двух самцов (50–51, 54–55, 57–58) и ответных сигналов самки (52–53, 56, 59) *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* из Баскунчака (50 — запись при температуре 39°C; 51 — при 34°C; 52–53 — при 38°C); 54–59 — фрагменты осциллограмм 50–53 при больших скоростях развёртки.

Figs 50–59. Oscillograms of the calling songs of two males (50–51, 54–55, 57–58) and response songs of the female (52–53, 56, 59) of *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* Vor. from Baskunchak (50 — recording at 39°C; 51 — recording at 34°C; 52–53 — recordings at 38°C); 54–59 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 50–53.

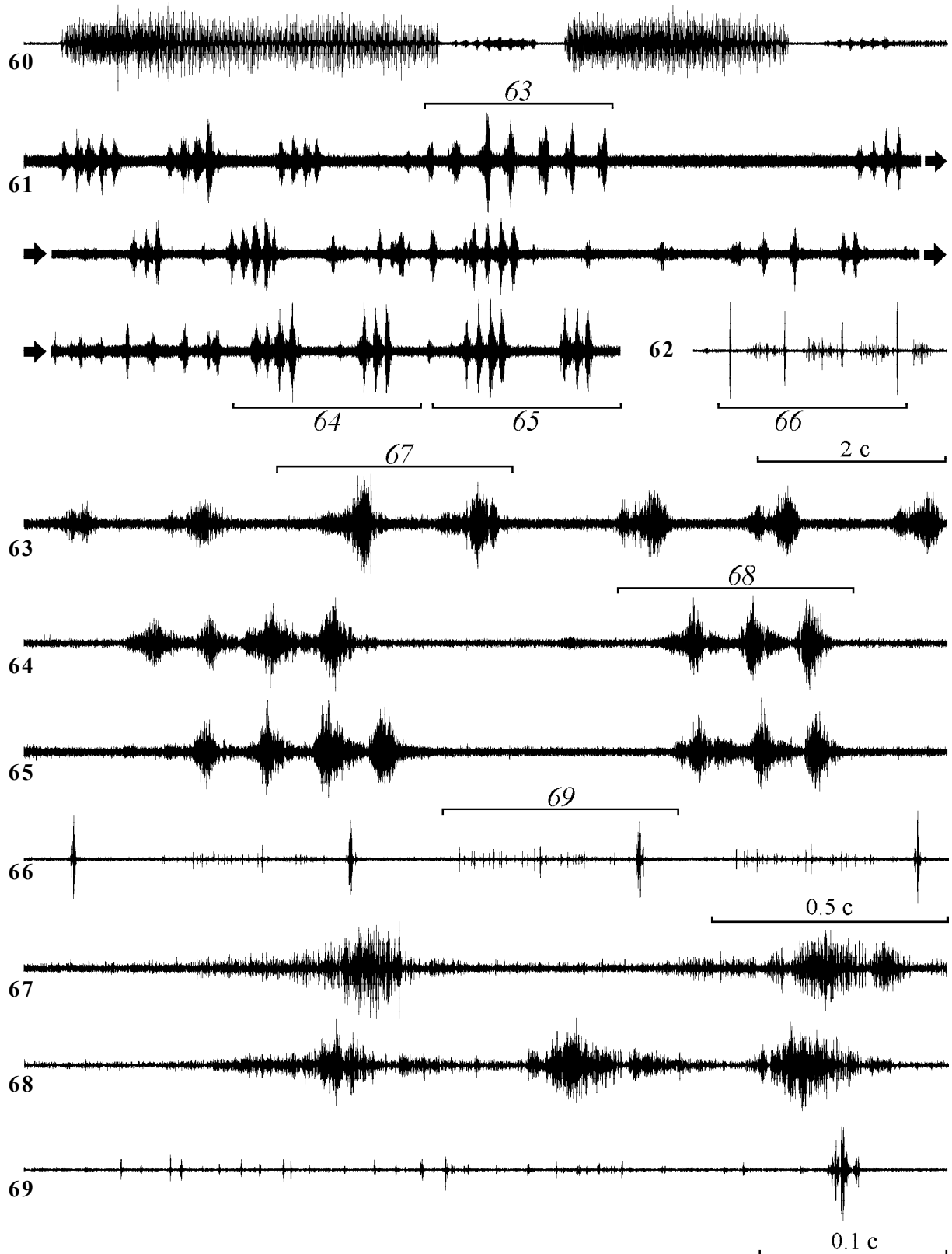


Рис. 60–69. Осциллограммы сигнала ухаживания самца *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* из Баскунчака (60 — запись при температуре 29°C; 61–62 — при 38°C); 63–69 — фрагменты осциллограмм 60–62 при больших скоростях развёртки.

Figs 60–69. Oscillograms of the courtship song of the male of *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* from Baskunchak (60 — recording at 29°C; 61–62 — recordings at 38°C); 63–69 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 60–62.

цессе ухаживания самец издаёт тибно-тегминальным путём короткие высокоамплитудные пульсы, которые чередуются с несгруппированными в пульсы низкоамплитудными щелчками, производимыми феморо-тегминальным способом (Рис. 62).

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самец издаёт призывную песню, сидя на растении. В этот момент его задние ноги могут быть разогнуты в коленях. После каждого сигнала самец активно перемещается по садку, а в естественных условиях перелетает или перепрыгивает на новое место и через некоторое время снова издаёт призывный сигнал. В присутствии самки самец начинает издавать сигнал ухаживания. В одном из опытов самец безуспешно ухаживал за самкой более часа. В садок к другому самцу была помещена явно рецептивная самка, которая перед этим активно издавала ответные сигналы из своего садка. В этом случае ухаживание длилось всего около 5 минут, после чего началась копуляция, продолжавшаяся более 90 минут.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Призывные сигналы самцов *S. eurasius hyalosuperficies* из Баскунчака не отличаются от описанной ранее призывной песни самца этого подвида из восточной части Саратовской обл. [Bukhvalova & Vedenina, 1999]. Сигналы балканских подвигов *S. eurasius croaticus* Ramme, 1933 и *S. eurasius macedonicus* Willemse, 1974, как и песни *S. fischeri*, представляют собой сравнительно продолжительные фразы, издаваемые путём феморо-тегминальной стридуляции [Waeber, 1989], и, тем самым, принципиально отличаются от песен *S. eurasius hyalosuperficies*. Такие различия как в способе издавания сигналов, так и в их амплитудно-временной структуре безусловно свидетельствуют, что балканские подвиды *S. eurasius* и *S. eurasius hyalosuperficies* в действительности принадлежат к разным видам рода *Stenobothrus*. К сожалению, до сих пор отсутствуют достоверные сведения об особенностях акустической коммуникации номинативного подвида, описанного по материалам из Западной Сибири и распространённого в степях востока европейской части России, Казахстана, Сибири и Забайкалья. Лишь в статье Муравьёвой [1978] мы нашли указание, что на Юго-Восточном Алтае самцы *S. eurasius eurasius* во время ухаживания за самками усиленно стридулируют. Если же самка не готова к спариванию и отбрасывает самца задними ногами, то он начинает стрекотать ещё более активно. Однако в этой работе отсутствуют какие-либо сведения о том, что самцы *S. eurasius eurasius* издают крыловые сигналы. Это даёт основание полагать, что *S. eurasius hyalosuperficies* является самостоятельным видом, а не подвидом *S. eurasius*. В пользу этого говорит и наличие определённых морфологических различий между *S. eurasius eurasius* и *S. eurasius hyalosuperficies*. Однако, для убедительного обоснования такого предположения необходимы дополнительные морфологические и биоакустические исследования на материале из восточноевропейских и азиатских популяций *S. eurasius*.

Сигналы с помощью крыльев издают также *S. sviridenkoi* Ramme, 1930 [Авакян, 1968], *S. rubicundulus* Kruseman et Jeekel, 1967 и *S. cotticus* Kruseman et Jeekel, 1967 [Harz, 1975; Waeber, 1989; Ragge, Reynolds, 1998 и др.]. Наиболее детально изучены акустическое поведение и амплитудно-временные параметры сигналов *S. rubicundulus* [Waeber, 1989; Ragge & Reynolds, 1998 и др.]. В отличие от призывных сигналов *S. eurasius hyalosuperficies* призывные песни *S. rubicundulus* могут включать фразы трёх типов: стридуляционные, крыловые и смешанные. Крыловые фразы самец может издавать в полёте или сидя на земле, тогда как смешанные фразы — только сидя на земле. Они состоят из двух частей, первая из которых, стридуляционная, постепенно сменяется трепетанием крыльев. Крыловые фразы *S. rubicundulus* имеют продолжительность 4–10 с и состоят из пульсов, следующих с частотой 55–85 в секунду [Ragge & Reynolds, 1998].

Триба Gomphocerini

Chorthippus maritimus Mistshenko, 1951

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 102 сигнала 11 самцов из Джаныбека, Баскунчака и Досанга (записи при температуре 30–40°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 70–81) — одна–две, реже три или четыре фразы, следующие друг за другом с интервалом 0,4–3,7 с (иногда до 4,5 с). Фраза длительностью 0,6–6,1 с состоит из 6–48 серий. Если сигнал включает несколько фраз, то почти всегда первая из них продолжительнее последующих. ППС составляет 80–180 мс (обычно 100–150 мс), продолжительность первой серии — 16–135 мс, а последней — 23–167 мс. Амплитуда серий постепенно возрастает в первой трети фразы, далее обычно остаётся постоянной. Интервалы между сериями короткие, часто плохо выражены. Амплитуда серии нарастает постепенно, в её низкоамплитудной части границы между пульсами не выражены, а в высокоамплитудной — обычно хорошо различимы 4 пульса. ППС, как правило, несколько увеличивается к концу фразы.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВРЕМЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ПРИЗЫВНЫХ СИГНАЛОВ. Как показывают исследования Бухваловой [1998] и наши собственные наблюдения в Нижнем Поволжье, на Северном и Западном Кавказе, в Армении и Туркмении фразы призывных сигналов *Ch. maritimus* у особей из южных популяций в среднем более продолжительные и в отдельных случаях могут достигать 30 с и более. Эта закономерность сохраняется и в пределах Нижнего Поволжья. Так, в окрестностях Джаныбека самцы *Ch. maritimus* издают фразы длительностью 0,6–3,5 с, включающие 6–29 серий. При этом около 80% фраз (77 из 96) включают не более 15 серий. В окрестностях Баскунчака самцы этого вида издают фразы длительностью 0,65–6,1 с, состоящие из 8–48 серий, причём около 77% фраз (43 из 56) включают более 15 серий. Кроме того, более половины призывных сигналов (30 из 49 — 61%) самцов *Ch. maritimus* из Джаныбека

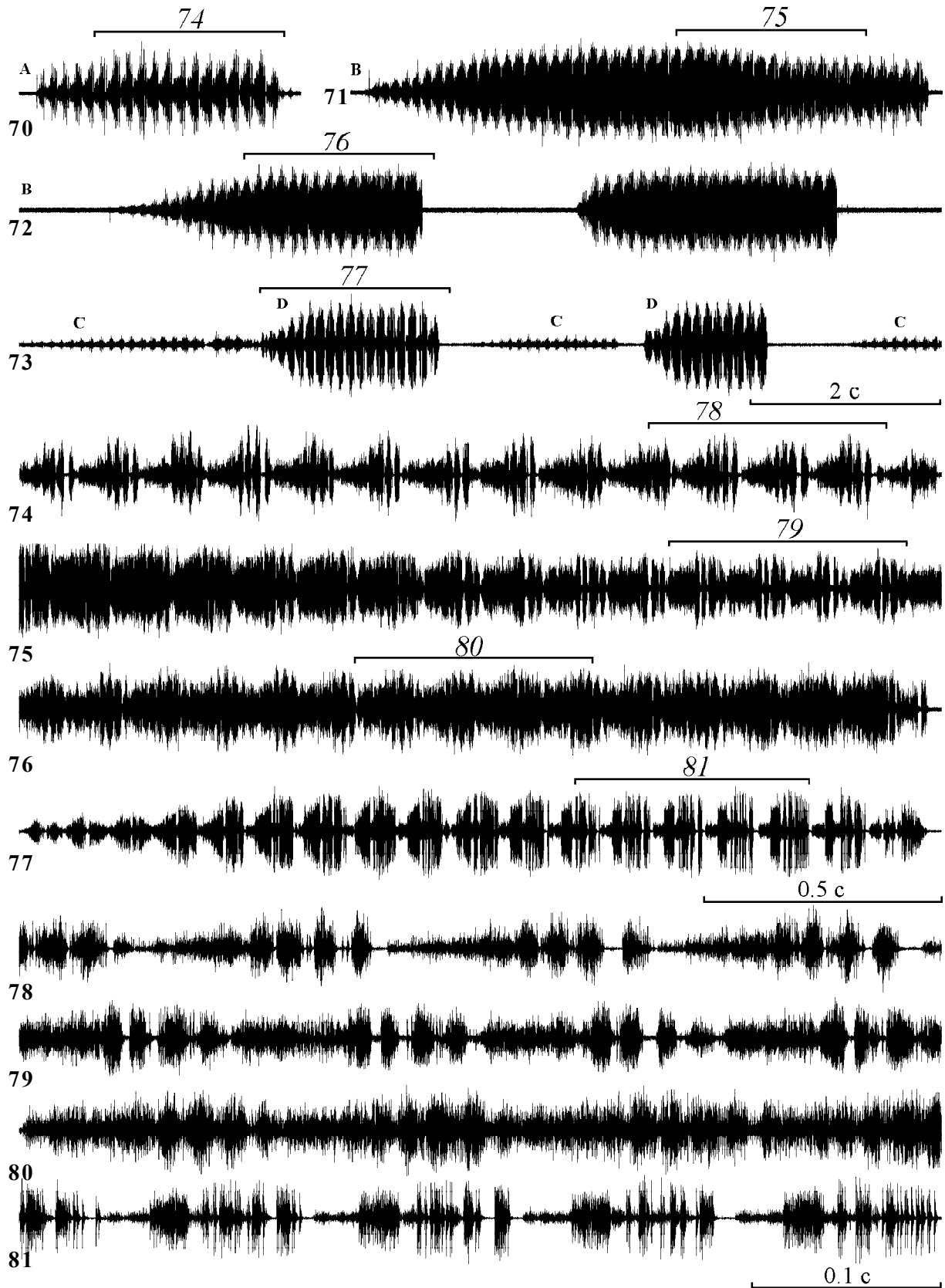


Рис. 70–81. Осциллограммы призывных сигналов четырёх самцов (A–D) *Chorthippus maritimus* из Баскунчака (70, 73 — записи при температуре 35°C; 71–72 — при 30°C); 74–81 — фрагменты осциллограмм 70–73 при больших скоростях развёртки.

Figs 70–81. Oscillograms of the calling songs of four males (A–D) of *Chorthippus maritimus* from Baskunchak (70, 73 — recordings at 35°C; 71–72 — recordings at 30°C); 74–81 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 70–73.

включали от 2 до 4 фраз. Напротив, большая часть сигналов, издаваемых самцами из Баскунчака, включали всего одну фразу (46 из 49 — 94%). Призывные сигналы самца из Досанга включали одну фразу продолжительностью 2,6–4,3 с, состоящую из 20–38 серий. Отметим также, что из нескольких фраз состоят, как правило, спонтанно издаваемые призывные сигналы, а песни, издаваемые самцами в ответ на сигналы других особей, обычно состоят из одной фразы (32 случая из 33) даже у самцов из Джаныбека.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы акустически очень активны, поют часто, сидя на земле или на растениях. Как правило, самцы *Ch. maritimus* издают сигналы с нерегулярными интервалами длительностью от полминуты до нескольких минут, наиболее активные особи иногда сокращают промежутки между песнями до 15–20 с. Самцы часто отвечают на сигналы других особей своего вида. Переключка двух самцов обычно включает 2–3 взаимных ответа (Рис. 73), часто в неё вступают ещё несколько особей. Нередко самцы *Ch. maritimus* отвечают на призывные сигналы самцов других видов саранчовых, прерывая их пение. Наблюдаются индивидуальные отличия в особенностях акустического поведения разных самцов *Ch. maritimus*. Так, все 10 спонтанных призывных сигналов одного самца из Джаныбека включали по 3–4 короткие фразы. Остальные 4 изученных самца этого вида из Джаныбека в большинстве случаев спонтанно издавали призывные песни, включающие 2 фразы (17 случаев из 22), и реже песни, состоящие из одной или трёх фраз (3 и 2 случая, соответственно).

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные сигналы *Ch. maritimus* из Крыма, Ростовской и Саратовской обл., окрестностей Волгограда, Северной Осетии, Туркмении, Юго-Восточного Казахстана, Иркутской и Амурской обл. и Южного Приморья [Сычѳв и др., 1989; Бухвалова, 1993; Бухвалова, Жантѳев, 1993; Бухвалова, 1998; Бенедиктов, 2005]. Как отмечалось выше, средняя продолжительность фраз в сигналах самцов *Ch. maritimus* из разных популяций может значительно варьировать. Вместе с тем, сравнение наших данных с результатами других авторов позволяет считать, что внутренняя структура серий и характер её изменчивости по существу одинаковы во всех изученных популяциях *Ch. maritimus*.

Chorthippus mollis (Charpentier, 1825)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 54 сигнала 8 самцов из Песчаной балки, Джаныбека и Баскунчака (записи при температуре 30–40°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 82–90) — фраза длительностью 6–35,5 с, состоящая из 15–85 серий. Фраза всегда включает основную более продолжительную часть, состоящую из 14–82 серий с постепенно нарастающей амплитудой, разделѳнных очень короткими интервалами. Более половины призывных сигналов (23 из 38) содержат дополнительную часть из 1–8 серий с постепенно уменьшающейся амплитудой, раз-

делѳнных интервалами продолжительностью 35–470 мс. ППС в основной части фразы составляет 250–560 мс (очень редко до 640 мс), продолжительность первой серии — 250–450 мс, последней — 190–580 мс. Длительность серий в дополнительной части составляет 180–500 мс. В составе серии 10–25 пар пульсов, амплитуда которых постепенно возрастает к её середине, а затем постепенно снижается к её концу. При этом высокоамплитудные пульсы чередуются с низкоамплитудными. В основной части фразы в начале каждой серии имеется высокоамплитудный пульс, в сериях дополнительной части такой пульс отсутствует или слабо выражен. ППС и число пульсов в составе серии постепенно возрастают к концу основной части. Длительность серий дополнительной части фразы уменьшается к концу сигнала.

КОНКУРЕНТНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 92–97) — фраза длительностью 0,75–7,2 с, состоящая из 2–19 серий с почти одинаковой амплитудой. ППС составляет 205–470 мс, продолжительность первой серии — 205–435 мс, последней — 170–405 мс. Чередование низко- и высокоамплитудных пульсов в составе серий часто плохо выражено.

ОТВЕТНЫЙ СИГНАЛ САМКИ. Описан Якобсом [Jacobs, 1953].

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самец издаѳт призывные сигналы, находясь на растении, реже сидя на земле; поѳт не часто: интервалы между отдельными фразами обычно составляют несколько минут и более. Некоторые самцы почти всегда издают фразы, содержащие дополнительную часть, сигналы других обычно содержат только основную часть фразы. Согласно нашим наблюдениям, самцы *Ch. mollis*, в отличие от *Ch. maritimus*, редко сразу же отвечают на призывные сигналы других особей. Обычно самец начинает свою песню лишь спустя некоторое время после завершения призывного сигнала другой особи. Иногда они издают конкурентные сигналы (Рис. 91) в ответ на сигналы самца своего, реже другого вида (Рис. 91). Один из изученных нами самцов *Ch. mollis* на протяжении всего периода наблюдений (около 10 часов) издавал только конкурентные сигналы.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные сигналы *Ch. mollis* из Курской обл. [Веденина, Жантѳев, 1990], Ростовской обл. и Северной Осетии [Бухвалова, 1993; Бухвалова, Жантѳев, 1993], Тувы [Бенедиктов, 2005], а также из Испании, Германии, Австрии, Швейцарии и других стран Западной Европы [Ingrisch, 1995; Ragge & Reynolds, 1998 и др.]. Амплитудно-временные параметры призывных сигналов *Ch. mollis* из Нижнего Поволжья хорошо соответствуют таковым в сигналах самцов этого вида из других изученных популяций.

Chorthippus macrocerus purpuratus Vorontsovsky, 1928

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 49 сигналов 7 самцов из Песчаной балки, Джаныбека и Досанга (записи при температуре 30–39°C). Поведение 1 самца наблюдали в присутствии самки.

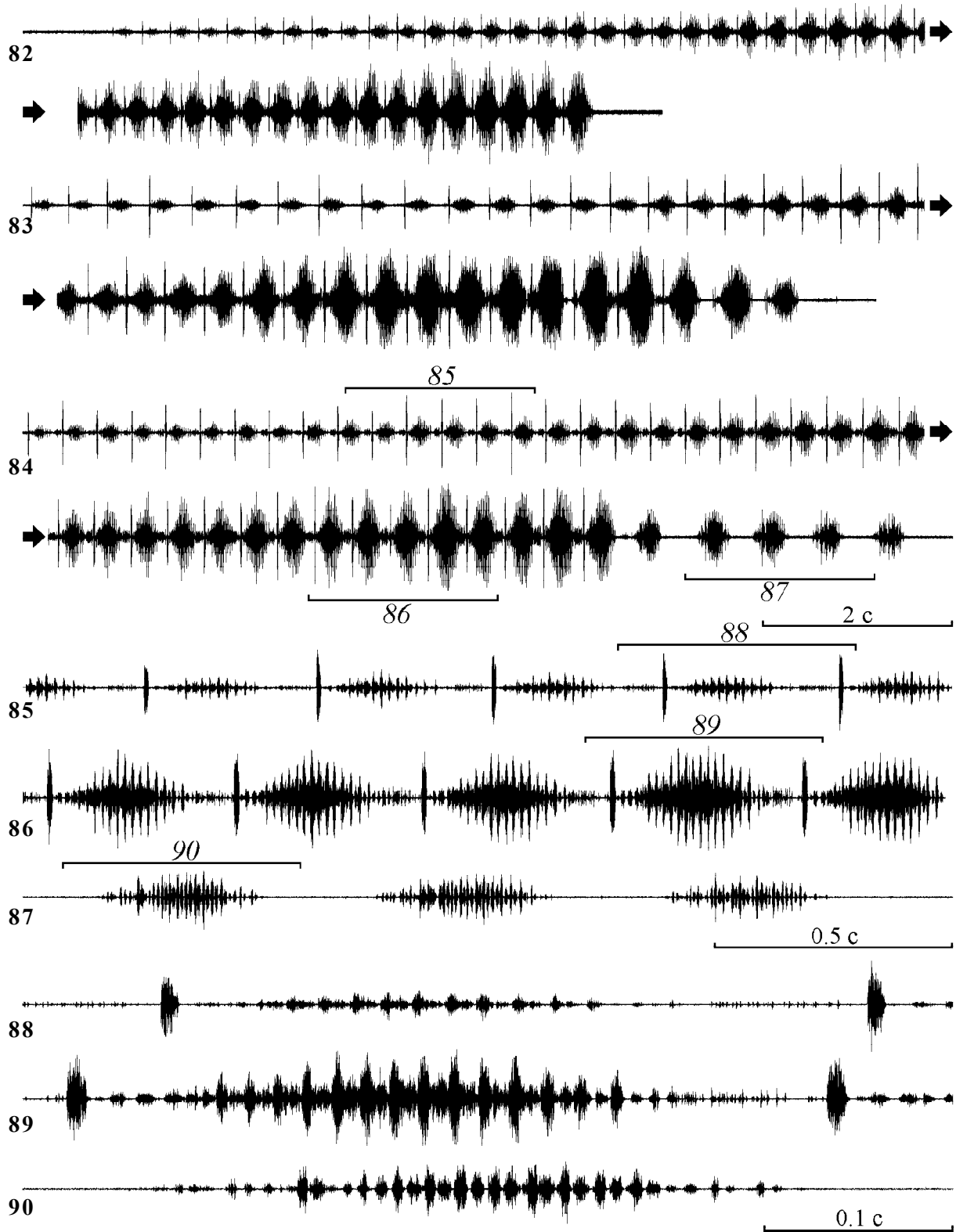


Рис. 82–90. Осциллограммы призывных сигналов трёх самцов *Chorthippus mollis* из Песчаной Балки (82) и Баскунчака (83–84) (82–83 — записи при температуре 30°C; 84 — при 35°C); 85–90 — фрагменты осциллограмм 82–84 при больших скоростях развертки.

Figs 82–90. Oscillograms of the calling songs of three males of *Chorthippus mollis* from Peschanaya Balka (82) and Baskunchak (83–84) (82–83 — recordings at 30°C; 84 — recording at 35°C); 85–90 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 82–84.

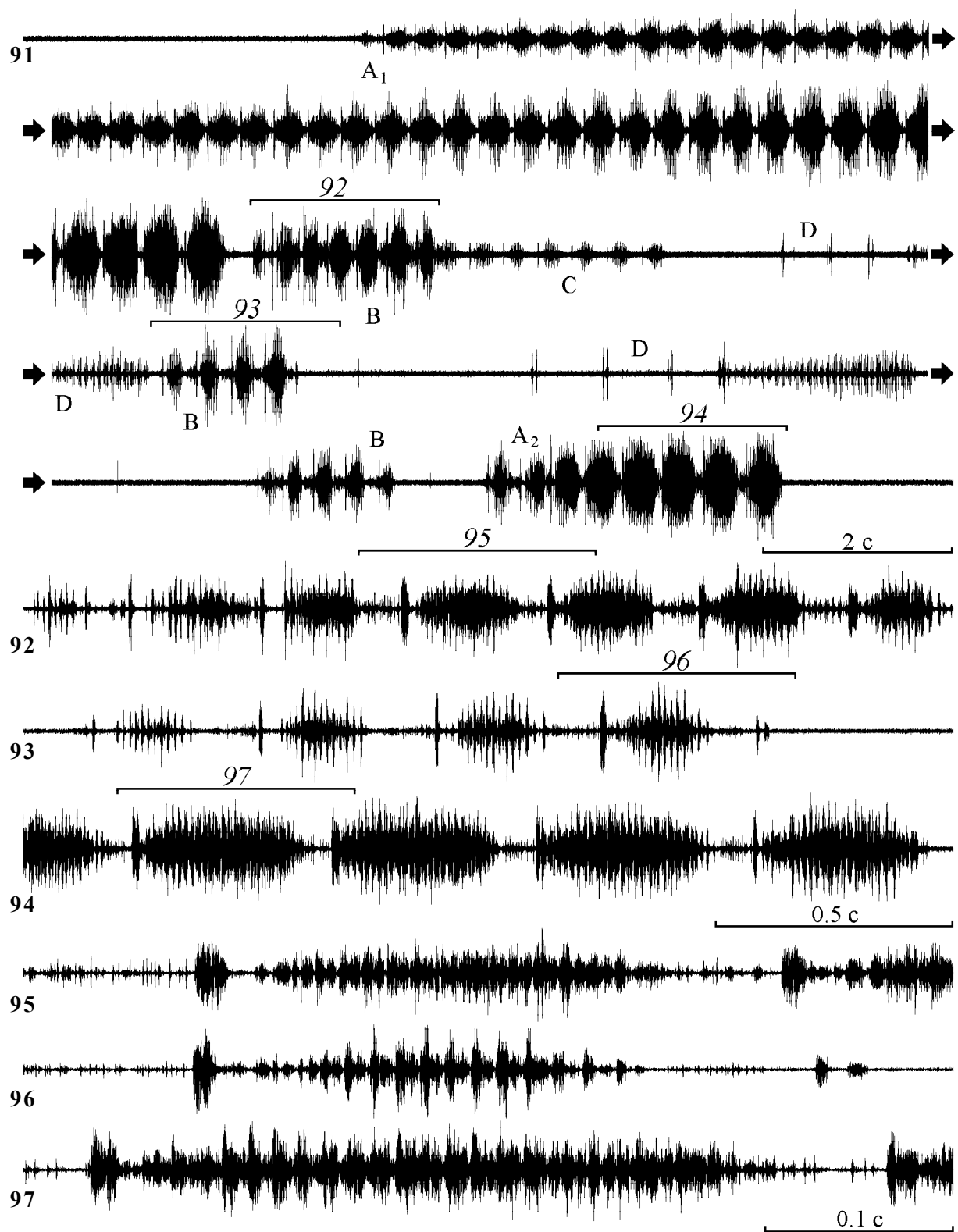


Рис. 91–97. Осциллограммы призывных (A₁, D) и конкурентных сигналов (A₂, B, C) трёх самцов *Chorthippus mollis* (A, B, C) и самца *Eremippus simplex* (D) из Джаныбека (запись при температуре 38°C): 92–97 — фрагменты осциллограммы 91 при больших скоростях развертки.

Figs 91–97. Oscillograms of the calling songs (A₁, D) and rivalry songs (A₂, B, C) of three males of *Chorthippus mollis* (A, B, C) and the male *Eremippus simplex* (D) from Dzhanlybek (recording at 38°C): 92–97 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Fig. 91.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 98–100, 102–104, 107–108) — фраза длительностью 2,9–17,5 с (обычно 4–8 с), включающая от 17 до 74 серий. ППС составляет 150–270 мс, продолжительность первой серии — 45–260 мс, последней — 38–260 мс. Амплитуда серий нарастает в начале сигнала, далее остаётся постоянной. Интервалы между сериями почти не выражены. Серия состоит из примерно одинаковых по продолжительности низкоамплитудной и высокоамплитудной частей. В составе второй высокоамплитудной части хорошо различимы 7–15 дискретных пульсов, амплитуда которых сначала возрастает, а затем снижается. ППС обычно заметно уменьшается к концу фразы, реже остаётся почти постоянным на всём её протяжении.

СИГНАЛ УХАЖИВАНИЯ (Рис. 111–119) состоит из нескольких групп коротких фраз и длинной фразы, похожей на призывную песню. Фразы следуют друг за другом с нерегулярными интервалами продолжительностью от 0,2 до 8,5 с. Короткие фразы длительностью 350–670 мс состоят из 3–6 серий, в высокоамплитудной части которых отдельные пульсы почти на различимы. ППС составляет 70–140 мс, продолжительность последней серии — 100–230 мс. Длинные фразы продолжительностью 5,5–13,5 с состоят из 23–50 серий, подобных сериям призывного сигнала. ППС в таких фразах составляет 185–300 мс, продолжительность первой серии — 95–275 мс, последней — 225–250 мс. В отличие от призывного сигнала ППС на протяжении длинной фразы сигнала ухаживания заметно возрастает, поэтому на слух она напоминает сигнал *Ch. mollis*.

СИГНАЛ ПРОТЕСТА (Рис. 101, 105–106, 109–110) включает от 3 до 7 фраз, следующих друг за другом с нерегулярными интервалами продолжительностью 240–630 мс (реже до 2,5 с и более). Фраза состоит из 2–8 серий (обычно из 2–4), иногда из 1 серии, подобных сериям призывного сигнала. ППС составляет 125–205 мс (редко до 230 мс).

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы поют, сидя на земле или на растениях. Обычно они издадут призывные сигналы нерегулярно с интервалами в несколько минут и более, иногда самец издаёт подряд несколько фраз, которые следуют с интервалом в 20–60 с. После окончания очередной призывной песни самец обычно перемещается на новое место. Сигналы протеста самцы издавали в садках, реагируя на активные перемещения и приближение самцов других видов или в случаях, когда за самцами *Ch. macrocerus purpuratus* пытались начать ухаживание самцы других видов. В присутствии самки самец неоднократно выполнял ритуал ухаживания. Приближаясь к ней,

он несколько раз подряд издавал группы коротких фраз, а иногда и отдельные короткие фразы. Непосредственно вблизи от неё он исполнял длинную фразу. Сразу по её окончании самец подходил или подбегал к самке, залезал ей на спину и пытался начать копуляцию. В нашем случае самка оказалась нерцептивной и каждый раз отвергала ухаживания самца, поэтому спаривание мы не наблюдали. Самец после каждой неудачной попытки начать копуляцию снова начинал издавать короткие фразы и повторял полный ритуал ухаживания. Отметим, что спаривание *Ch. macrocerus purpuratus* после подобного ухаживания самца мы наблюдали в опыте с особями из Дагестана.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные сигналы *Ch. macrocerus purpuratus* из Молдавии, Херсонской, Полтавской, Харьковской, Луганской, Курской и Ростовской областей, окрестностей Волгограда и Северной Осетии [Веденина, Жантiev, 1990; Бухвалова, Жантiev, 1993; Vedenina & Bukhvalova, 2001]. Амплитудно-временные параметры призывных сигналов *Ch. macrocerus purpuratus* из Нижнего Поволжья соответствуют таковым в сигналах самцов этого вида из других изученных популяций.

Chorthippus parallelus (Zetterstedt, 1821)

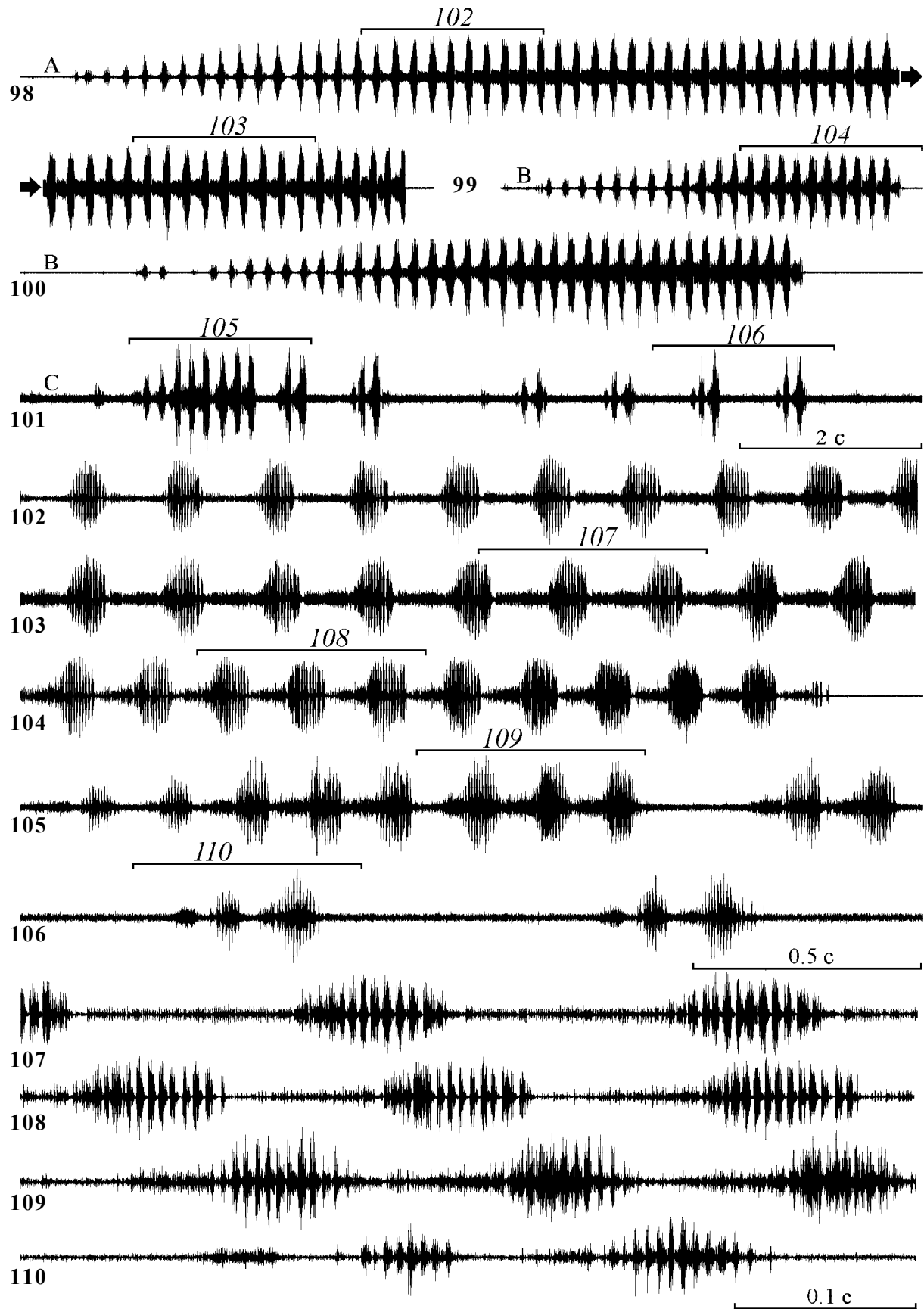
МАТЕРИАЛ. Проанализированы 13 сигналов 2 самцов из Баскунчака и Досанга (записи при температуре 29–39°C). Поведение 2 самцов наблюдали в присутствии самок.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 120–123, 125–127) включает до 60 и более фраз (обычно 10–20), которые следуют с регулярными интервалами. Фраза состоит из 9–19 серий с постепенно нарастающей амплитудой. Интервалы между сериями короткие, хорошо выраженные. Амплитуда серии нарастает постепенно, в её высокоамплитудной части хорошо различимы 1–3 дискретных пульса и отдельные щелчки. Значения ППС, длительности фраз и интервалов между ними сильно зависят от температуры. В сигналах самца из Досанга, записанных при температуре 29°C, длительность фраз составила — 1,7–3,2 с, интервалов между ними — 5,5–7,3 с, ППС — 145–240 мс, продолжительность первой серии — 55–230 мс, а последней — 155–230 мс. В сигналах самца из Баскунчака, записанных при температуре 37–39°C, длительность фраз составила — 1,0–1,7 с, интервалов между ними — 3,3–6,3 с, ППС — 95–145 мс, продолжительность первой серии — 40–140 мс, последней — 85–140 мс.

КОНКУРЕНТНЫЙ СИГНАЛ. Описан Рэггом и Рейнолдсом [Ragge & Reynolds, 1998].

Рис. 98–110. Осциллограммы призывных сигналов двух самцов *Chorthippus macrocerus purpuratus* (А, В) из Песчаной Балки и сигналов протеста самца *Ch. macrocerus purpuratus* (С) из Джаныбека (98 — запись при температуре 37–38°C; 99–100 — при 39°C; 101 — при 35°C); 102–110 — фрагменты осциллограмм 98–101 при больших скоростях развертки.

Figs 98–110. Oscillograms of the calling songs of two males of *Chorthippus macrocerus purpuratus* (A, B) from Peschanaya Balka and protest songs of the male of *Ch. macrocerus purpuratus* (C) from Dzhanybek (98 — recording at 37–38°C; 99–100 — recordings at 39°C; 101 — recording at 35°C); 102–110 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 98–101.



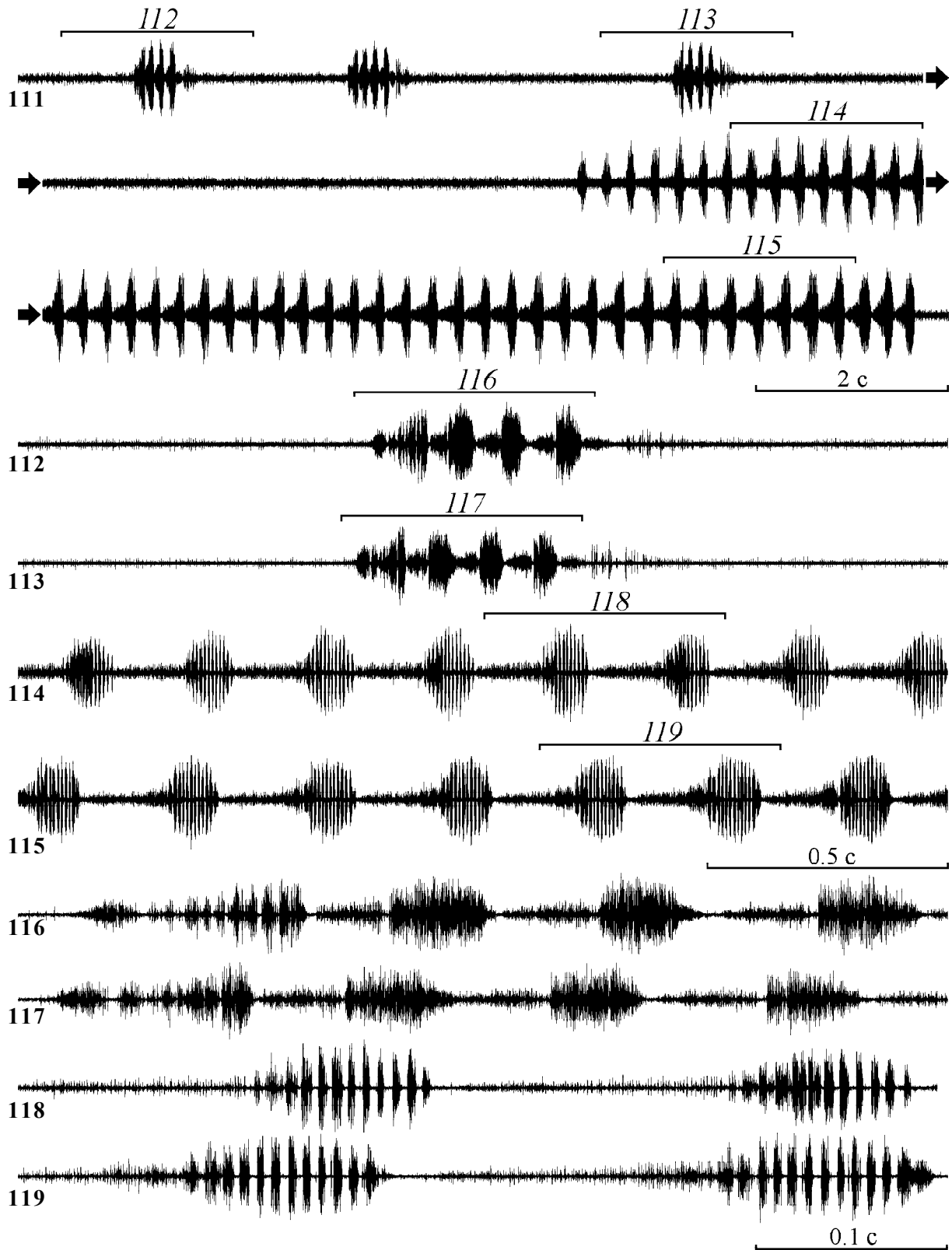


Рис. 111–119. Осциллограммы сигнала ухаживания самца *Chorthippus macrocerus purpuratus* из Досанга (запись при температуре 33°C): 112–119 — фрагменты осциллограммы 111 при больших скоростях развёртки.

Figs 111–119. Oscillograms of the courtship song of the male of *Chorthippus macrocerus purpuratus* from Dosang (recording at 33°C): 112–119 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Fig. 111.

ОТВЕТНЫЙ СИГНАЛ САМКИ. Описан Якобсом [Jacobs, 1953].

ПРЕКОПУЛЯЦИОННЫЙ СИГНАЛ (Рис. 124, 128) длительностью около 0,8 с состоит из двух серий. Высокоамплитудная часть серии длительностью около 100 мс включает 5–6 дискретных пульсов, разделённых интервалами в 10–15 мс.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы поют, сидя на растениях. В присутствии самки самец продолжал периодически издавать обычный призывный сигнал, затем приблизился к ней, издал прекопуляционный сигнал и попытался залезть на спину самке. Однако, самка была нерцептивной и отвергла ухаживания самца, поэтому спаривание мы не наблюдали. После первой неудачной попытки начать копуляцию самец прекратил ухаживание за самкой.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные сигналы *Ch. parallelus* из Курской обл. [Веденина, Жангиев, 1990], Ростовской обл. и Северной Осетии [Бухвалова, Жангиев, 1993], с Алтая [Бенедиктов, 2005], а также из Англии, Франции, Германии и других стран Западной Европы [Ragge & Reynolds, 1998 и др.]. Амплитудно-временные параметры призывных сигналов *Ch. parallelus* из Нижнего Поволжья хорошо соответствуют таковым в сигналах самцов этого вида из других изученных популяций.

Chorthippus karelini (Uvarov, 1910)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 40 сигналов 8 самцов из Джаныбека, Баскунчака и Досанга (записи при температуре 33–40°C). Поведение 2 самцов наблюдали в присутствии самок.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 129–139) включает от 2 до 6 фраз, следующих друг за другом с интервалами в 1,5–5 с, реже сигнал состоит лишь из одной фразы (4 случая из 32). Фраза длительностью 260–540 мс (лишь две фразы из 75 имели продолжительность 795 и 996 мс, соответственно) состоит из одной серии. В составе серии от 21 до 45 пульсов, при этом обычно выражено чередование низко- и высокоамплитудных пульсов. Первые 4–11 (обычно 4–6) пульсов отделены от остальной части серии участком с низкоамплитудными или реже следующими пульсами.

СИГНАЛ УХАЖИВАНИЯ (Рис. 140–150) — продолжительная песня, включающая чередующиеся в определённом порядке части, имеющие разную амплитудно-временную структуру. Следуя Хелверсену [Helversen, 1986], мы обозначаем эти части сигнала как АВ-, А- и С-фаза. Сигнал ухаживания начинается с АВ-фазы, которая непрерывно издаётся в течение 1–10 минут и более. На протяжении этой фазы идёт чередование А- и В-элементов, различающихся частотой повторения пульсов: В-элемент имеет примерно вдвое меньшую частоту их повторения, чем А-элемент. Период повторения А- и В-элементов составляет около 1,1 с. АВ-фаза периодически сменяется циклом, включающем одну А-фазу и две-три С-фазы (1С, 2С и 3С). А-фаза длительностью 6–10,2 с

на всём протяжении имеет одинаковую частоту повторения пульсов. С-фазы длительностью 2,6–3,2 с включают группы из 15–25 высокоамплитудных пульсов продолжительностью 205–290 мс. Обычно в составе цикла только две С-фазы, 3С-фаза отмечена лишь один раз. По окончании С-фаз самец либо снова начинает издавать АВ-фазу, либо завершает песню.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы поют, сидя на растениях, призывные сигналы издают довольно редко. В присутствии самок они начинали издавать сигнал ухаживания, а после его завершения сразу же пытались приступить к копуляции. Однако, все самки, подсаживаемые в садок к самцам, оказались нерцептивными, поэтому они отвергали ухаживания самцов. Несмотря на это, самцы ухаживали за ними на протяжении всего периода наблюдений (более 6 часов). При этом они почти непрерывно издавали сигнал ухаживания и периодически безуспешно пытались начать спаривание.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. *Ch. karelini* принадлежит к видам группы *Ch. albomarginatus*. По данным Хелверсена [Helversen, 1986], сигналы ухаживания западнопалеарктических видов этой группы характеризуются высокой видоспецифичностью, а их призывные песни практически не различаются. Ранее были описаны сигналы ухаживания *Ch. karelini* из Северо-Восточной Турции [Helversen, 1986] и с Алтая [Бенедиктов, 2005]. Амплитудно-временные параметры сигналов ухаживания *Ch. karelini* из этих регионов соответствуют таковым в изученных нами песнях ухаживания *Ch. karelini* из Нижнего Поволжья.

Chorthippus dichrous (Eversmann, 1859)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 87 сигналов 14 самцов и 2 самок из Джаныбека, Баскунчака, Досанга и Басинской (записи при температуре 33–40°C). Поведение 2 самцов наблюдали в присутствии самок.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 151–162) включает от 2 до 10 фраз, следующих друг за другом с интервалами продолжительностью от 1 до 2,2 с, редко до 5,2 с. Интервал между фразами обычно несколько увеличивается к концу сигнала. Фраза длительностью 380–980 мс включает 7–16 серий, имеющих почти одинаковую амплитуду. Первые 1–2 серии в среднем более продолжительные и состоят из 2–6 дискретных пульсов, их ППС составляет 60–105 мс. Все последующие серии фразы более короткие, отдельные пульсы в их заполнении не различимы, их ППС составляет 45–75 мс, продолжительность последней серии — 35–77 мс. Подобные различия в амплитудно-временной структуре серий объясняются тем, что во время издавания фразы задние ноги самца сперва движутся синхронно, а затем асинхронно [Stumpner & Helversen, 1994]. Кроме того, во время синхронных движений нога опускается с короткими остановками, а во время асинхронных движений — плавно. Благодаря этому даже в сигналах

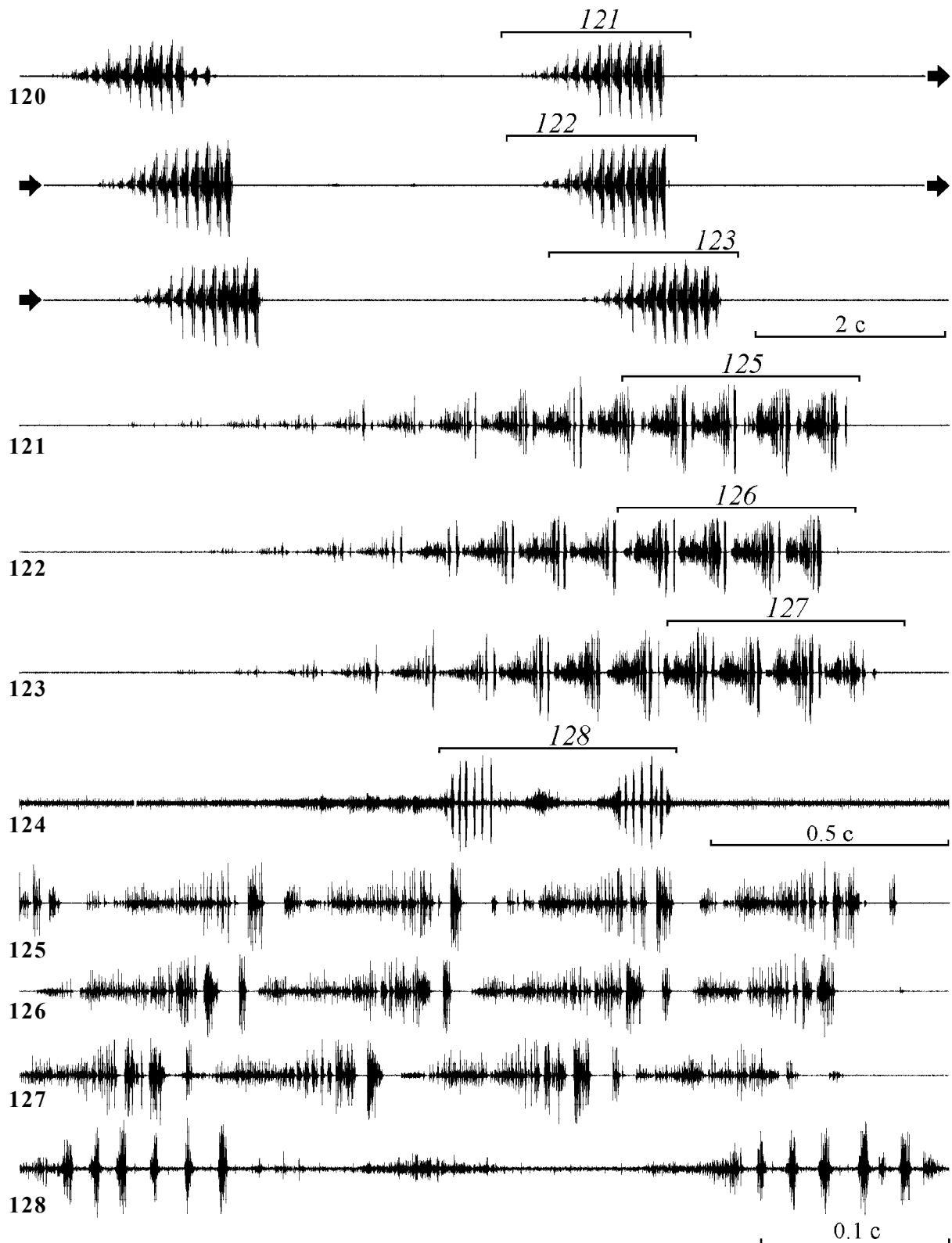


Рис. 120–128. Осциллограммы призывного (120) и прекопуляционного (124) сигналов самца *Chorthippus parallelus* из Баскунчака (записи при температуре 38°C): 121–123, 125–128 — фрагменты осциллограмм 120 и 124 при больших скоростях развёртки.

Figs 120–128. Oscillograms of the calling song (120) and the jumping on song (124) of the male of *Chorthippus parallelus* from Baskunchak (recordings at 38°C): 121–123, 125–128 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Figs 120 and 124.

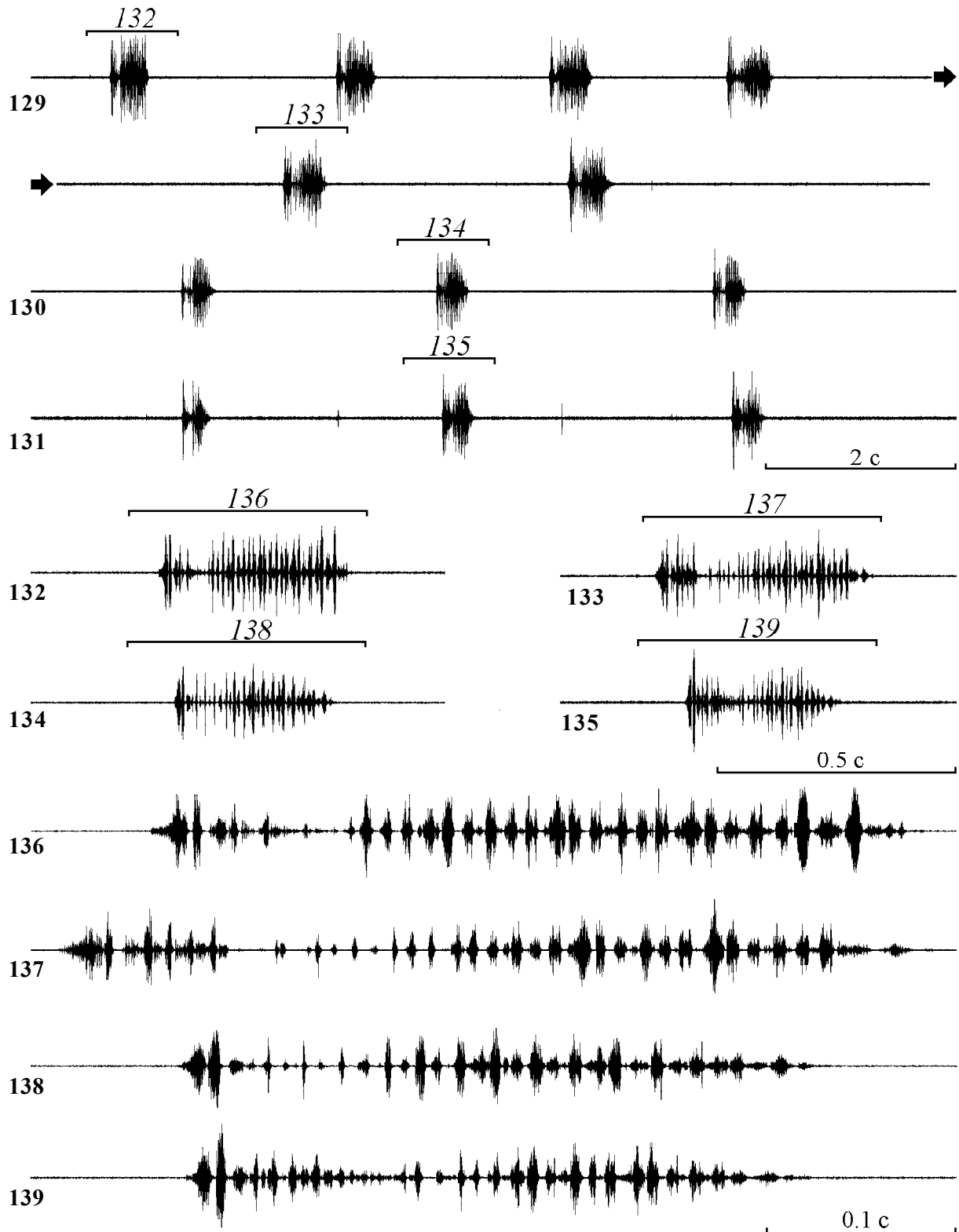


Рис. 129–139. Осциллограммы призывных сигналов трёх самцов *Chorthippus karelini* из Баскунчака (129) и Досанга (130–131) (129 — запись при температуре 35°C; 130–131 — при 33°C); 132–139 — фрагменты осциллограмм 129–131 при больших скоростях развёртки.

Figs 129–139. Oscillograms of the calling songs of three males of *Chorthippus karelini* from Baskunchak (129) and Dosang (130–131) (129 — recording at 35°C; 130–131 — recordings at 33°C); 132–139 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 129–131.

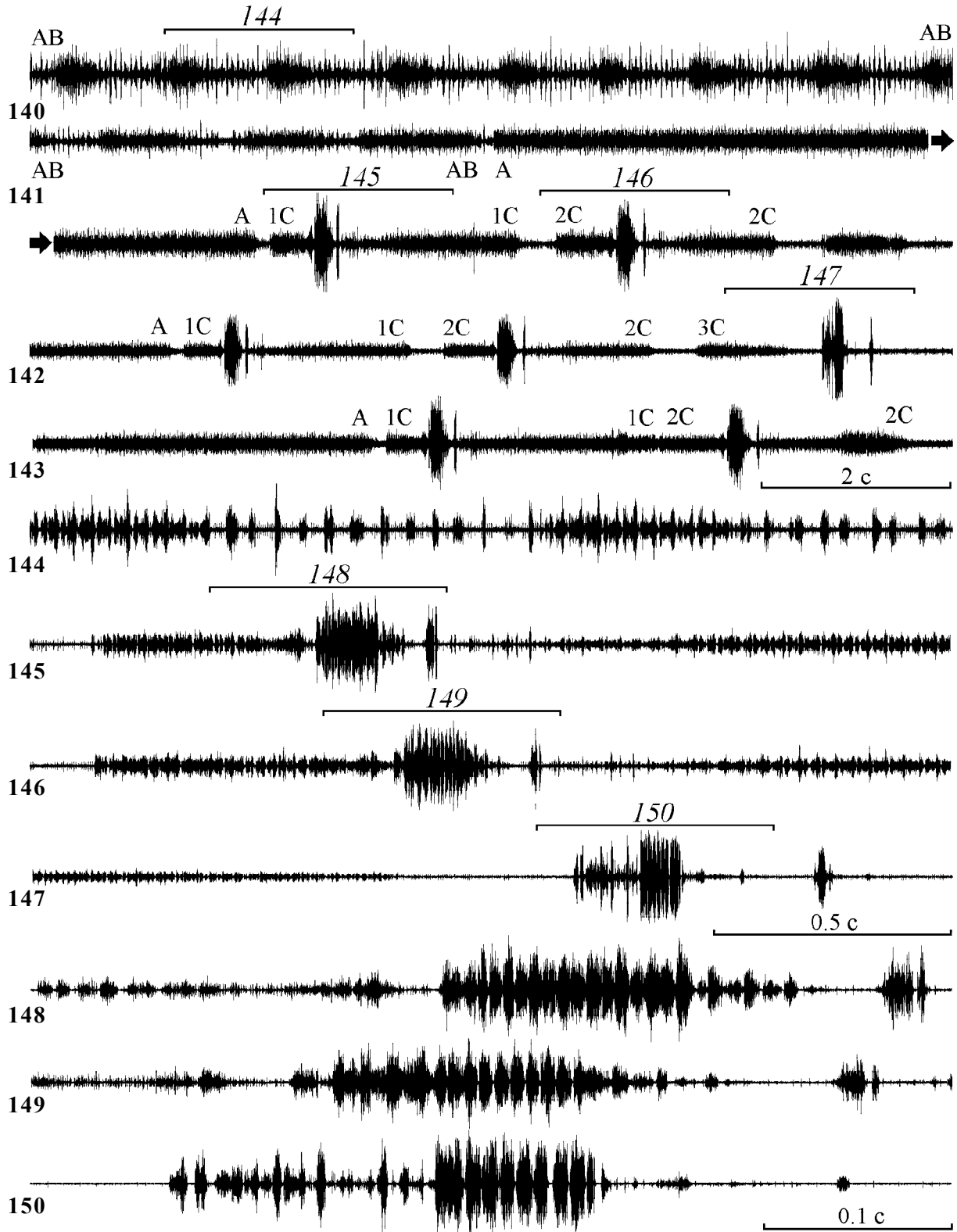


Рис. 140–150. Осциллограммы основных элементов сигнала ухаживания самца *Chorthippus karelini* из Досанга (запись при температуре 36°C): 144–150 — фрагменты осциллограмм 140–143 при больших скоростях развёртки; АВ, А, 1С, 2С и 3С — обозначения начала и конца разных фаз сигнала ухаживания (пояснения в тексте).

Figs 140–150. Oscillograms of the courtship song of the male of *Chorthippus karelini* from Dosang (recording at 36°C): 144–150 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 140–143; АВ, А, 1С, 2С и 3С — parts of the courtship song.

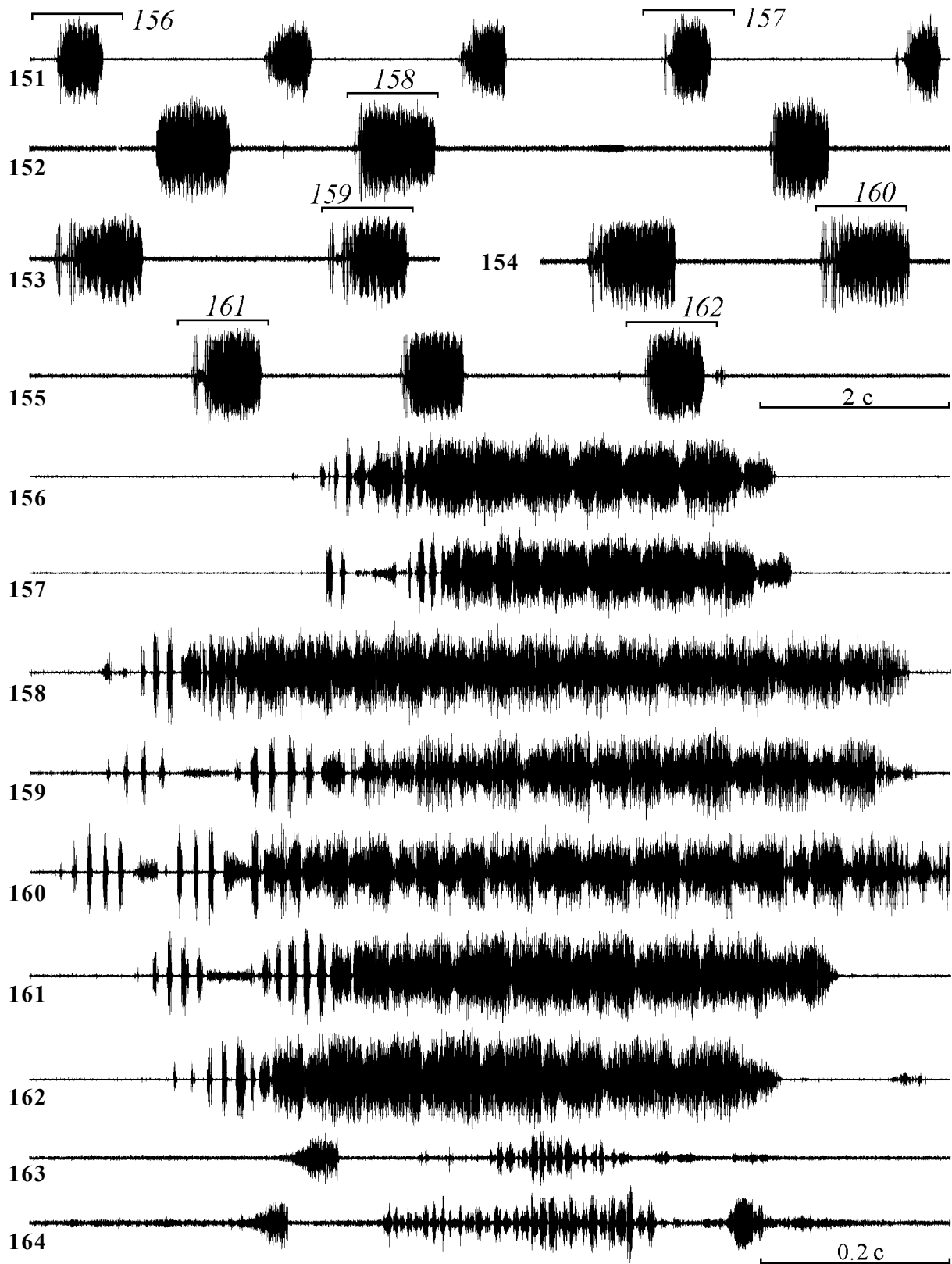


Рис. 151-164. Осциллограммы призывных сигналов пяти самцов *Chorthippus dichrous* из Баскунчака (151-155) и сигналов протеста самки *Ch. dichrous* (163-164) из Досанга (151-155 — записи при температуре 34-35°C; 163-164 — при 33°C); 156-162 — фрагменты осциллограмм 151-155 при больших скоростях развёртки.

Figs 151-164. Oscillograms of the calling songs of five males of *Chorthippus dichrous* from Baskunchak (151-155) and protest songs of the female *Ch. dichrous* (163-164) from Dosang (151-155 — recordings at 34-35°C; 163-164 — recordings at 33°C); 156-162 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 151-155.

самца, имеющего только одну заднюю ногу, сохраняется видоспецифическая амплитудно-временная структура фразы.

КОНКУРЕНТНЫЙ СИГНАЛ И ОТВЕТНЫЙ СИГНАЛ САМКИ описаны Стумпнером и Хелверсеном [Stumpner & Helversen, 1994].

СИГНАЛ ПРОТЕСТА САМКИ (Рис. 163, 164) — фраза длительностью 450–900 мс. В начале фразы следует высокоамплитудный пульс продолжительностью 50–85 мс, который отделён интервалом в 70–370 мс от её второй части, обычно состоящей из 20–45 дискретных пульсов разной амплитуды. Иногда фраза заканчивается продолжительным пульсом или её вторая часть включает всего 2 пульса.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы поют, находясь на растениях. Они издают призывные сигналы примерно раз в 5–10 минут, иногда чаще, и после каждой песни обычно перемещаются на новое место. Иногда самцы поочередно отвечают друг другу фразами призывной песни. В присутствии самки самец начинает издавать призывный сигнал каждые 1–2 минуты, сидя на одном месте. Затем он приближается к ней и начинает издавать песню, которая включает от 20 до 100 фраз, не отличающихся по амплитудно-временным параметрам от фраз призывного сигнала. После окончания такой песни самец либо пытается залезть на спину самки и начать копуляцию, либо через некоторое время начинает снова исполнять такой же продолжительный сигнал. В наших опытах самки оказались нерцептивными и каждый раз отвергали ухаживания самцов. Если самец пытался начать спаривание, самка отталкивала его задними ногами, издавая при этом сигнал протеста. После каждой неудачной попытки начать копуляцию самцы оставались рядом с самками и продолжали настойчиво ухаживать за ними на протяжении всего периода наблюдений (1,5 и 2 часа в разных опытах). По наблюдениям Комаровой [1974] спаривание *Ch. dichrous* часто начинается без предварительного ритуала ухаживания, а продолжительность копуляции составляет 25–90 минут.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные сигналы *Ch. dichrous* из Одесской, Херсонской, Полтавской, Днепропетровской, Луганской и Ростовской областей, из окрестностей Волгограда и Оренбурга [Комарова, Дубровин, 1973; Бухвалова, Жантеев, 1993; Vedenina & Bukhvalova, 2001], а также из Австрии [Ragge & Reynolds, 1998], Италии и Западной Турции [Stumpner & Helversen, 1994]. Амплитудно-временные параметры призывных сигналов *Ch. dichrous* из Нижнего Поволжья соответствуют таковым в сигналах самцов этого вида из других изученных популяций.

Euchorthippus pulvinatus (Fischer-Waldheim, 1846)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 13 сигналов 4 самцов из Джаныбека и Баскунчака (записи при температуре 30–35°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 165–174) включает до 50 и более фраз, следующих друг за другом с интервалами продолжительностью от 0,3 до 1,9 с, редко до 3,5 с. Фраза длительностью 135–620 мс состоит из 4–11 серий с постепенно нарастающей амплитудой. Интервалы между сериями короткие, обычно хорошо различимы. ППС составляет 33–57 мс, продолжительность первой серии — 7–57 мс, последней — 9–61 мс. Амплитуда серии нарастает постепенно. В высокоамплитудной части серии обычно хорошо различимы 1–5 дискретных пульсов. На протяжении фразы продолжительность низкоамплитудной части серии уменьшается, а число дискретных пульсов в составе серии увеличивается. Продолжительность фраз, их амплитуда и число серий в их составе постепенно увеличиваются к концу сигнала, а интервалы между фразами уменьшаются или остаются более или менее постоянными.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы поют, сидя на растениях. Закончив песню, самец обычно перемещается на новое место. Иногда разные самцы поочередно отвечают друг другу фразами призывного сигнала.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны призывные сигналы номинативного подвиды *E. pulvinatus* из Македонии [Ragge & Reynolds, 1998], Херсонской, Харьковской, Ростовской, Саратовской и Оренбургской областей, а также из Северной Осетии и Юго-Восточного Казахстана [Бухвалова, Жантеев, 1993; Bukhvalova & Vedenina, 1999]. Амплитудно-временные параметры призывных сигналов *E. pulvinatus pulvinatus* из Нижнего Поволжья соответствуют таковым в сигналах самцов этого подвиды из других изученных популяций.

Триба *Ochrilidini*

Ochrilidia hebetata kazaka (Tarbinsky, 1926)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 2 сигнала 1 самца из Досанга (записи при температуре 39°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 175–183) — фраза длительностью до 25 с и более. Записанные сигналы состояли из 48 и 110 серий. Амплитуда серий на протяжении фразы закономерно не изменяется. Интервалы между сериями продолжительные. ППС составляет 175–290 мс. Серия начинается высокоамплитудными пульсами, границы между которыми сглажены, после короткого интервала следует более продолжительная низкоамплитудная часть серии. В начале одного из сигналов самец издал короткие фразы, состоящие из 4–9 серий, ППС которых составляет всего 40–115 мс. Несколько таких укороченных серий имеются и в основной части призывной песни.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. *O. hebetata kazaka* населяет слабо закреплённые участки среди барханных песков. Имаго и личинки держатся в дерновинах селина (*Stipagrostis pennata* (Trin.) de Winter). Самец поёт, сидя в глубине дерновины. Призывный сигнал он издаёт нерегулярно, пре-

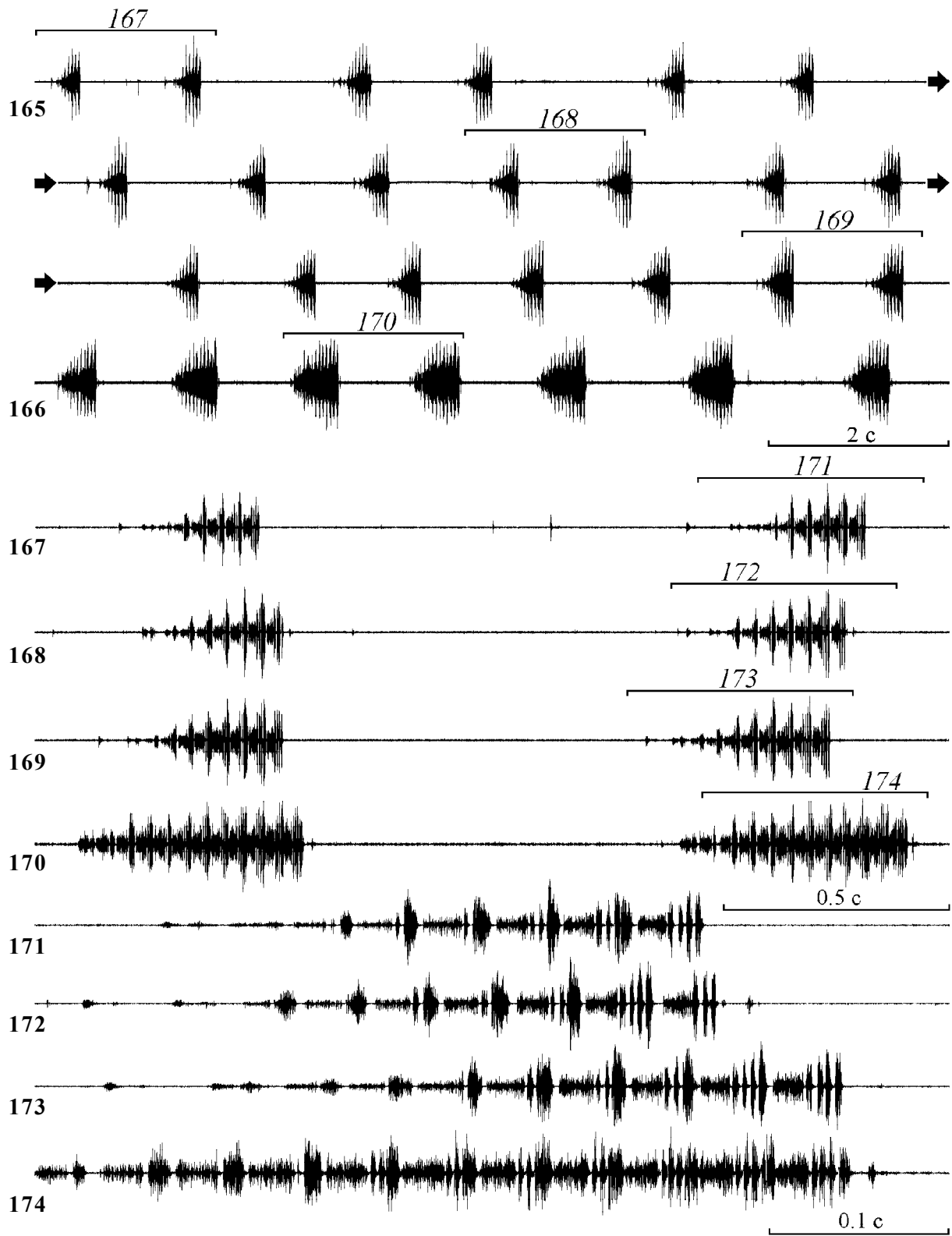


Рис. 165–174. Осциллограммы призывных сигналов двух самцов *Euchorthippus pulvinatus* из Баскунчака (165 — запись при температуре 35°C; 166 — при 30°C); 167–174 — фрагменты осциллограмм 165–166 при больших скоростях развёртки.

Figs 165–174. Oscillograms of the calling songs of two males of *Euchorthippus pulvinatus* from Baskunchak (165 — recording at 35°C; 166 — recording at 30°C); 167–174 — faster oscillograms of the indicated parts of the songs shown in Figs 165–166.

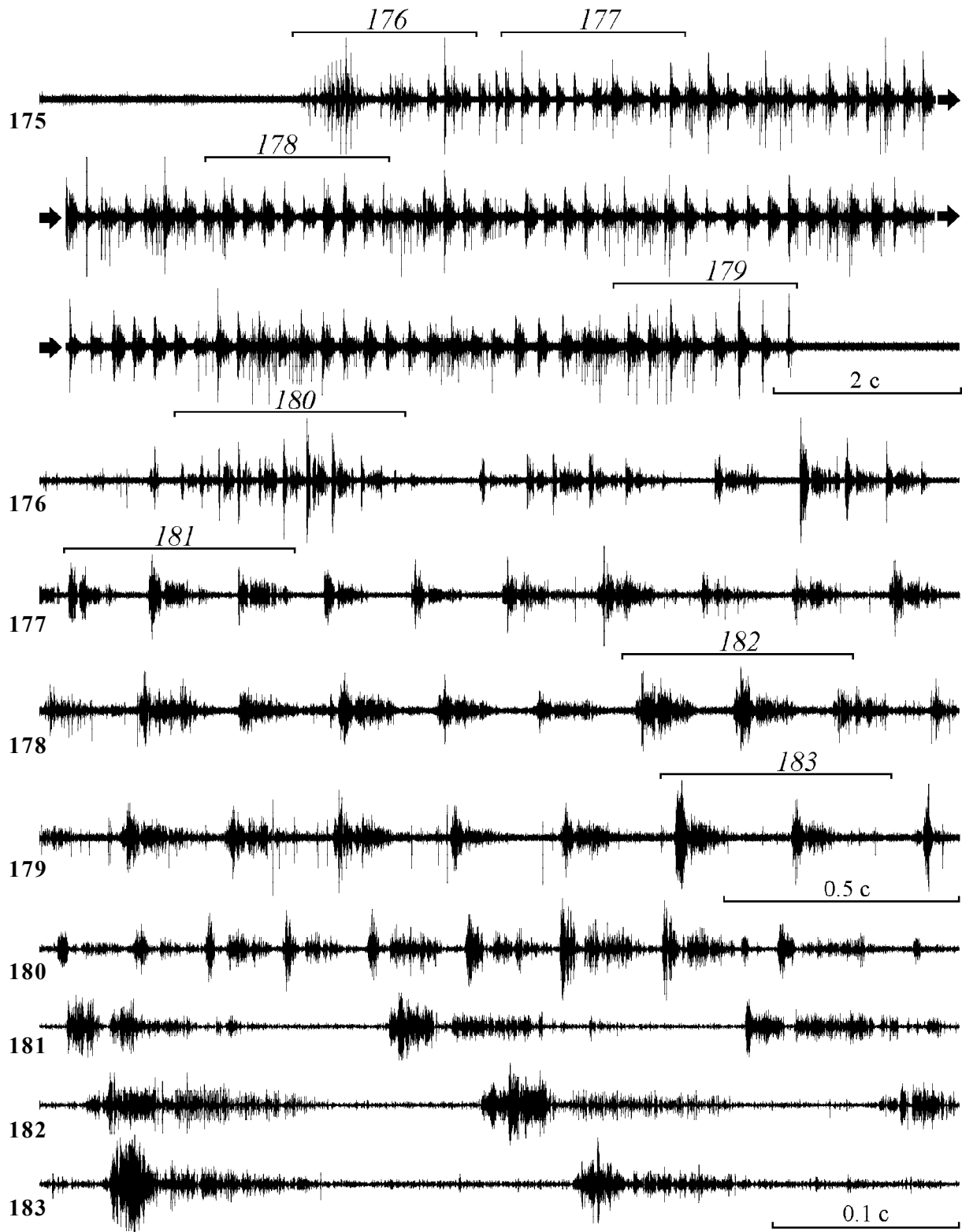


Рис. 175–183. Осциллограммы призывного сигнала самца *Ochridia hebetata kazaka* из Досанга (запись при температуре 39°C): 176–183 — фрагменты осциллограммы 175 при больших скоростях развёртки.

Figs 175–183. Oscillograms of the calling song of the male of *Ochridia hebetata kazaka* from Dosang (recording at 39°C): 176–183 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Fig. 175.

имущественно в те моменты, когда стихает почти постоянно дующий ветер. В отдельной дерновине сели на мы находили только одного самца. Иногда рядом с поющим самцом мы находили и самку.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. До сих пор сигналы представителей рода *Ochridia* Stal не были изучены. Согласно Джего [Jago, 1969] морфологически этот род близок к известным только из Юго-Восточной Азии родам *Dhimbana* Henry, 1940 и *Paragonista* Willemse, 1932. В литературе описаны призывные сигналы *Dhimbana castanea* Ingrisch, 1993 и *Paragonista hyalina* Ingrisch, 1989 из Таиланда [Ingrisch, 1993]. Призывный сигнал всех трёх рассматриваемых видов — длительная фраза, состоящая из большого числа серий, однако, продолжительность, скважность и амплитудно-временной рисунок серий сигналов этих видов хорошо различаются. В частности, сигналы *O. hebetata kazaka* состоят из серий, которые начинаются высокоамплитудным пульсом, а в сигналах *D. castanea* и *P. hyalina* серии, напротив, заканчиваются таким пульсом.

Подсемейство **Oedipodinae**

Триба **Parapleurini**

Stethophyma grossum (Linnaeus, 1758)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 10 сигналов 2 самцов и 1 самки из Досанга (записи при температуре 28–29°C). Поведение обоих самцов наблюдали в присутствии самок.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 184, 187, 190) состоит из 5–7 пульсов длительностью 6–8 мс, следующих друг за другом с интервалами продолжительностью 0,8–1,3 с (иногда до 3 с). Сигнал издаётся путём тиббио-тегминальной стридуляции.

ОТВЕТНЫЙ СИГНАЛ САМКИ (Рис. 185, 188, 191) такой же как и призывная песня самца.

СИГНАЛ УХАЖИВАНИЯ (Рис. 186, 189, 192–193) включает до 30 и более пульсов длительностью 40–80 мс, следующих друг за другом с интервалами в 0,2–2 с. Сигнал издаётся путём тегмино-феморальной стридуляции.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы и самки *S. grossum* издают сигналы, сидя на растениях. Самцы издают призывные сигналы один раз в 2–4 минуты или реже. В садках в присутствии самок они продолжали издавать призывную песню. Одна из самок отвечала на сигналы самца. Приблизившись к самке, самец издавал один или два сигнала ухаживания. После окончания сигнала ухаживания или завершая издавать его, самец залезал на спину самки, и пара приступала к спариванию. В наших опытах продолжительность копуляции составила 50–60 минут. Рэгг и Рейнолдс [Ragge & Reynolds, 1998] указывают, что в присутствии самки самец *S. grossum* издаёт более продолжительные призывные сигналы, включающие до 20 тиббио-тегминальных пульсов.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. В литературе описаны призывные песни *S. grossum* из разных стран

Западной Европы [Ragge & Reynolds, 1998 и др.]. Амплитудно-временные параметры призывных сигналов *S. grossum* из Нижнего Поволжья соответствующим в сигналах самцов этого вида из других изученных популяций.

Mecostethus alliaceus (Germar, 1817)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 9 сигналов 1 самца из Басинской (записи при температуре 35°C). Поведение самца наблюдали в присутствии самки.

СИГНАЛ УХАЖИВАНИЯ (?) — фраза длительностью 0,6–1 с, состоящая из 6–9 серий, амплитуда которых обычно возрастает к концу фразы (Рис. 194–202). Интервалы между сериями хорошо выражены. ППС составляет 95–150 мс, продолжительность первой серии — 60–110 мс, последней — 60–115 мс. Серия начинается высокоамплитудным пульсом, после короткого интервала следует более продолжительная низкоамплитудная часть серии. Сигнал издаётся путём тегмино-феморальной стридуляции.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. В садке самец издавал сигналы как спонтанно, так и ухаживая за самкой. Иногда он издавал несколько фраз подряд, которые следовали с интервалом в 6–15 с. В течение полураса самец безуспешно ухаживал за самкой, после чего мы были вынуждены прекратить опыт. За время наблюдений он ни разу не попытался начать спаривание, но целенаправленно преследовал самку, периодически издавая описанные выше сигналы. Таким образом, точное функциональное значение зарегистрированных нами сигналов остаётся не вполне ясным. Отметим также, что согласно наблюдениям Якобса [Jacobs, 1953], самцы *M. alliaceus* издают стридуляционные сигналы, ухаживая за самками.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. От описанных в литературе сигналов других видов подсемейства Oedipodinae, издаваемых тегмино-феморальным путём, изученные нами сигналы *M. alliaceus* хорошо отличаются характерной амплитудно-временной структурой серий. Примечательно, что внутренняя структура серий в сигналах *M. alliaceus* (Рис. 200–202) очень похожа на таковую в призывной песне *Ochridia hebetata kazaka*, издаваемой феморо-тегминальным путем (Рис. 181–183).

Триба **Epacromiini**

Aiolopus thalassinus (Fabricius, 1781)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 2 сигнала 1 самца из Досанга (записи при температуре 34°C). Поведение самца наблюдали в присутствии самки.

ПРЕКОПУЛЯЦИОННЫЙ СИГНАЛ (?) длительностью до 10 с состоит из коротких пульсов разной амплитуды, которые следуют друг за другом с нерегулярными интервалами (Рис. 203–205). Сигнал издаётся путём тиббио-тегминальной стридуляции.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самец, находившийся в садке в одиночестве, в течение нескольких часов не издавал никаких звуков. Через некоторое время после того,

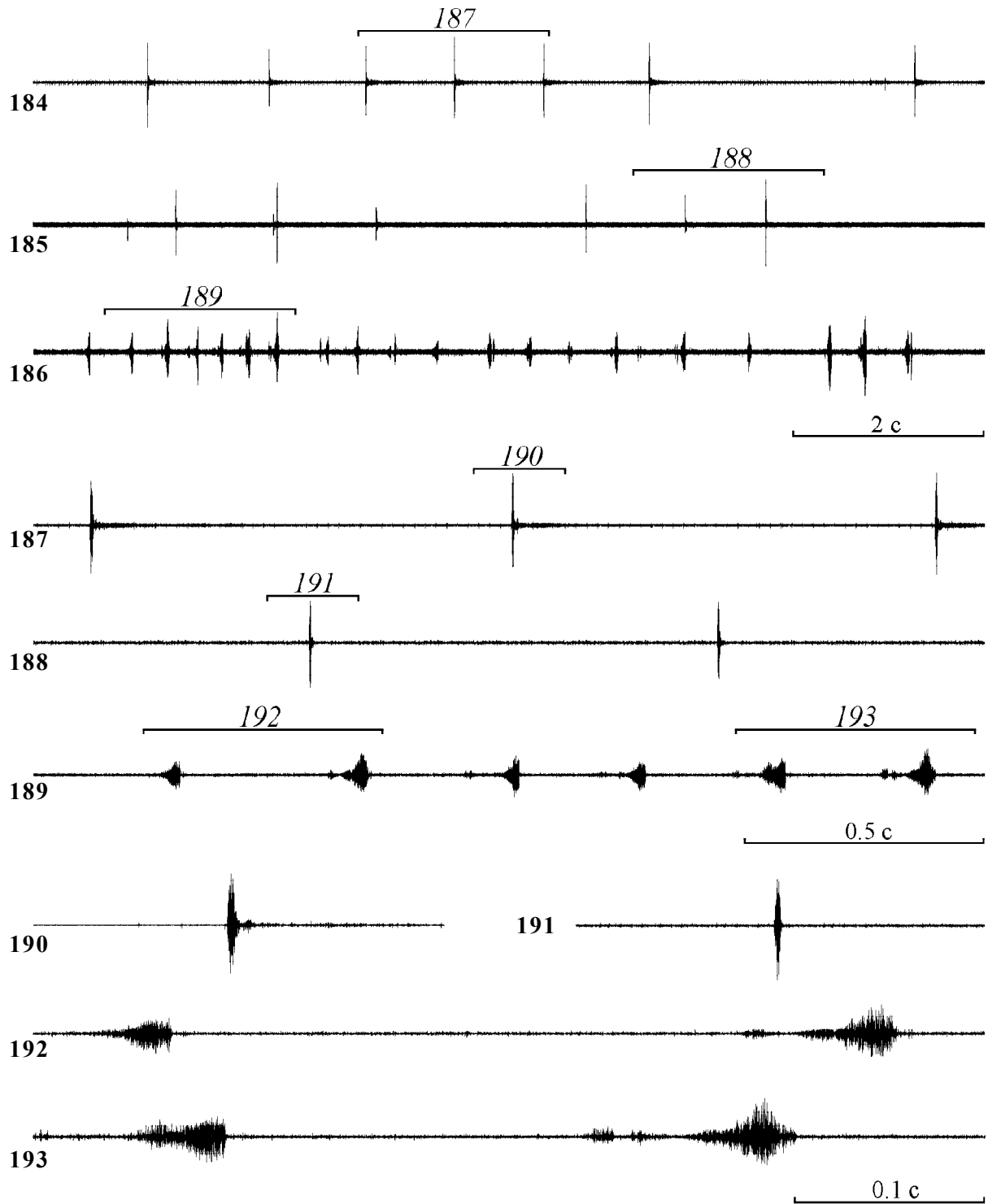


Рис. 184–193. Осциллограммы призывного сигнала (1) и сигнала ухаживания (3) самца *Stethophyma grossum* и ответного сигнала самки (2) *S. grossum* из Досанга (записи при температуре 29°C): 187–193 — фрагменты осциллограмм 184–186 при больших скоростях развёртки.

Figs 184–193. Oscillograms of the calling song (1) and the courtship song (3) of the male of *Stethophyma grossum* and the response song of the female (2) of *S. grossum* from Dosang (recording at 29°C): 187–193 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Figs 184–186.

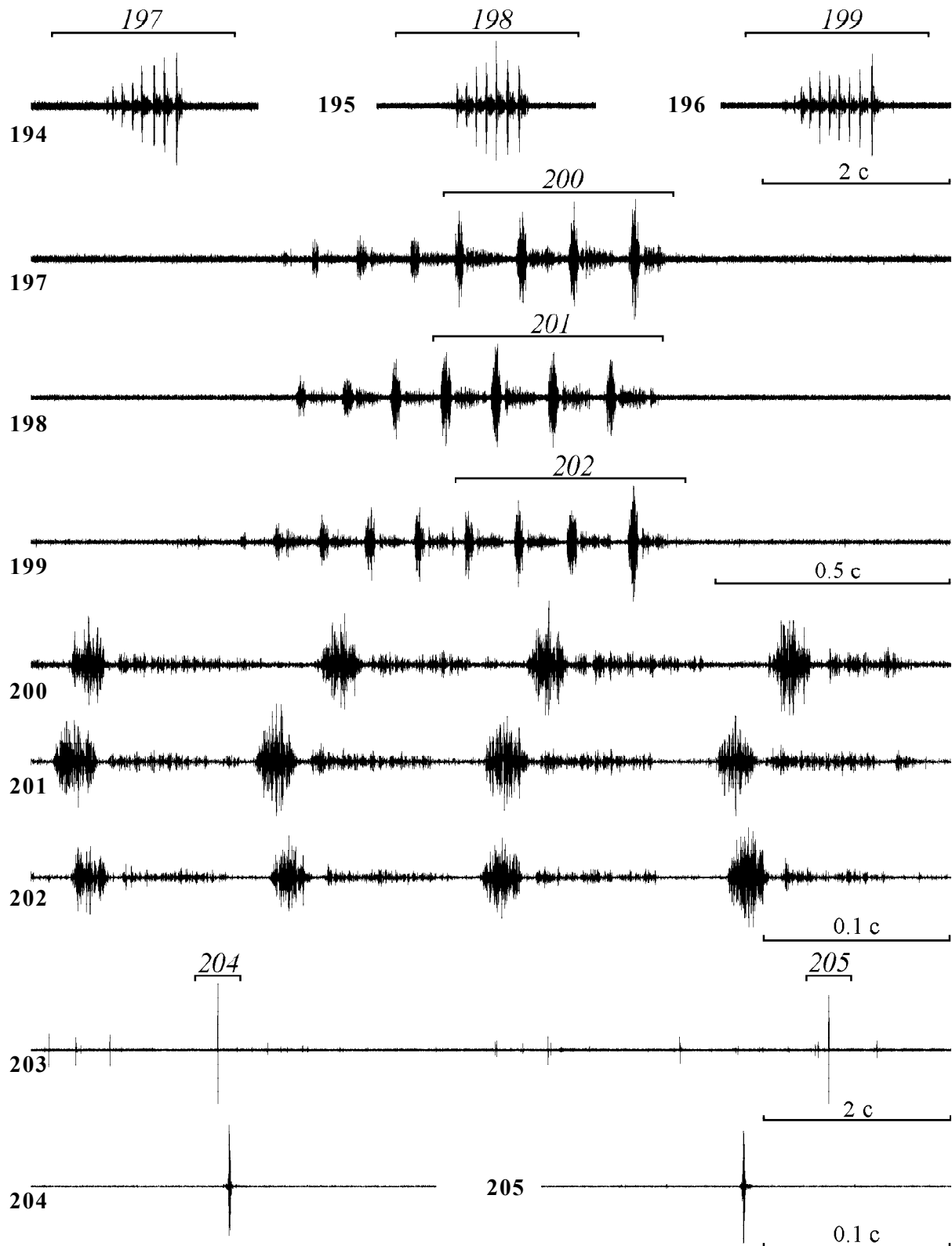


Рис. 194–205. Осциллограммы сигналов ухаживания (?) самца *Mecostethus alliaceus* (194–196) из Басинской и прекопуляционного сигнала (?) самца *Aiolopus thalassinus* (203) из Досанга (записи при температуре 34–35°C); 197–202, 204–205 — фрагменты осциллограмм 194–196 и 203 при больших скоростях развёртки.

Figs 194–205. Oscillograms of the courtship songs (?) of the male of *Mecostethus alliaceus* (194–196) from Basinskaya and the jumping on song (?) of the male of *Aiolopus thalassinus* (203) from Dosang (recordings at 34–35°C); 197–202, 204–205 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Figs 194–196 and 203.

как в этот садок была посажена самка, он приблизился к ней, издал описанный выше сигнал, залез на её спину, и пара приступила к спариванию. Копуляция была прервана нами. Почти сразу после этого самец опять издал рядом с самкой подобный сигнал, и пара снова приступила к спариванию. Продолжительность копуляции составила около часа. Согласно наблюдениям Якобса [Jacobs, 1953], ухаживая за самками, самцы *A. thalassinus* издают стридуляционные сигналы. Записанные нами сигналы, по-видимому, являются прекопуляционными.

Триба *Locustini*

Oedaleus decorus (Germar, 1817)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Согласно нашим наблюдениям в окрестностях Баскунчака и Басинской самцы *Oe. decorus* издают несколько типов акустических сигналов. В жаркие часы дня во время спонтанных перелётов на расстоянии до 10 м они производят характерные «тукающие» звуки: короткие пульсы, следующие друг за другом с продолжительными интервалами. На слух эти звуки напоминают крыловые сигналы *Dericorys tibialis*. Ранее эту особенность поведения самцов *Oe. decorus* отмечал Мориц [1915]. Иногда несколько самцов издают такие звуки поочередно. Находясь на земле, самцы издают два типа хорошо различающихся на слух стридуляционных сигналов, которые, судя по всему, являются конкурентными песнями и сигналами ухаживания. По данным Иванова [1934], спаривание *Oe. decorus* продолжается более 1 часа.

Pyrgodera armata Fischer-Waldheim, 1846

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. В Армении в окрестностях Еревана мы несколько раз наблюдали как самцы *P. armata* во время спонтанных перелётов на расстоянии до 20 м издавали «тукающие» звуки, которые на слух были очень похожи на крыловые сигналы *Oedaleus decorus*.

Триба *Oedipodini*

Oedipoda caerulescens (Linnaeus, 1758)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы *Oe. caerulescens* издают стридуляционные сигналы, ухаживая за самками и переключаясь друг с другом. Сигнал ухаживания представляет собой серии продолжительностью около 200–300 мс, состоящие из 8–12 однотипных пульсов и следующие друг за другом с интервалами в несколько секунд [Kleukers et al., 1997]. По данным ряда авторов самцы *Oe. caerulescens* издают специфические звуки в полёте [Якобсон, 1905; Jacobs, 1953 и др.], а в присутствии других самцов стучат задними лапками о почву [Faber, 1953; Jacobs, 1953]. По наблюдениям Хубера [Huber, 1950] в период спаривания самки становятся заметными для самцов во время полёта, когда раскрываются их ярко окрашенные крылья. Самцы следуют за взлетающими самками. После полёта партнеры обнаруживают друг друга

при помощи резких «мигающих» движений задних ног, благодаря которым они демонстрируют яркую окраску внутренних сторон задних бёдер. Подобное поведение *Oe. caerulescens* мы наблюдали в окрестностях Джаныбека и Досанга. Отметим, что самцы, ухаживавшие за самками, наряду с беззвучными «мигающими» движениями задних ног периодически издавали стридуляционные сигналы.

Oedipoda miniata (Pallas, 1771)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. В окрестностях Баскунчака и Досанга мы наблюдали, что самцы *Oe. miniata* издают стридуляционные сигналы, отвечая друг другу и ухаживая за самками. Судя по всему, имеют место и демонстрационные полёты самцов и самок.

Триба *Bryodemini*

Bryodemagebleri (Fischer-Waldheim, 1846)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 15 сигналов 3 самцов с Курчумского хребта (записи при температуре около 40°C).

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (?) — это фраза, издаваемая в полёте (Рис. 206–214). Записанные фразы имели продолжительность 1,5–8 с и включали до 150 пульсов. Продолжительность пульсов составила 10–20 мс, следовавших с частотой 15–20 в секунду.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Самцы *B. gebleri* издают описанный выше сигнал во время спонтанных перелётов. Часто, но далеко не всегда, они издают такие же звуки и во время перелётов после вспугиваний.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны крыловые сигналы самцов *B. gebleri* из Южной Тувы [Бенедиктов, 1998]. Они не имеют каких-либо существенных отличий от записанных нами сигналов *B. gebleri* из Восточного Казахстана.

Триба *Sphingonotini*

Sphingonotus rubescens (Walker, 1870)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Акустическое поведение самцов *S. rubescens* наблюдали в окрестностях Басинской. Они издавали два типа стридуляционных сигналов. Самцы, находящиеся в непосредственной близости или недалеко (0,5–1 м) друг от друга, поочередно издают конкурентные сигналы, что иногда создаёт впечатление хорового пения. Ухаживая за самкой, самец издаёт другой хорошо отличающийся на слух сигнал. По мнению Блэнда [Bland, 1985] сигналы этого типа являются призывными, так как он наблюдал, что самцы издают их и в отсутствие самок. Кроме того, Блэнд отмечает, что самцы и иногда самки *S. rubescens* издают сигналы в полёте. Их функциональное значение неясно, так как самцы издают такие звуки не только спонтанно, но и при вспугивании и во время перелётов на более близкие расстояния к самкам или другим самцам своего вида. Продолжительность копуляции *S. rubescens* составляет около 1 часа [Johnsen, 1972].

Sphingonotus coerulipes Uvarov, 1922

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. Акустическое поведение самцов *S. coerulipes* наблюдали в окрестностях Баскунчака. Как и у *S. rubescens*, они издавали два типа хорошо различающихся на слух стридуляционных сигналов. Самцы, находящиеся вблизи друг от друга, издают конкурентные сигналы. Другой тип сигнала самец издаёт, ухаживая за самкой.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ранее были описаны особенности акустического и полового по-

ведения *S. coerulans* (Linnaeus, 1767), таксономически наиболее близкого к *S. coerulipes*. Согласно наблюдениям Фабера [Faber, 1953] и Якобса [Jacobs, 1953] самцы *S. coerulans* издают стридуляционным путем конкурентные песни и сигналы ухаживания. Самцы западно-средиземноморского подвида *S. coerulans corsicus* Chopard, 1923 также издают два типа стридуляционных сигналов, хорошо различающихся амплитудно-временными параметрами [García et al., 1997]: сигналы ухаживания и так назы-

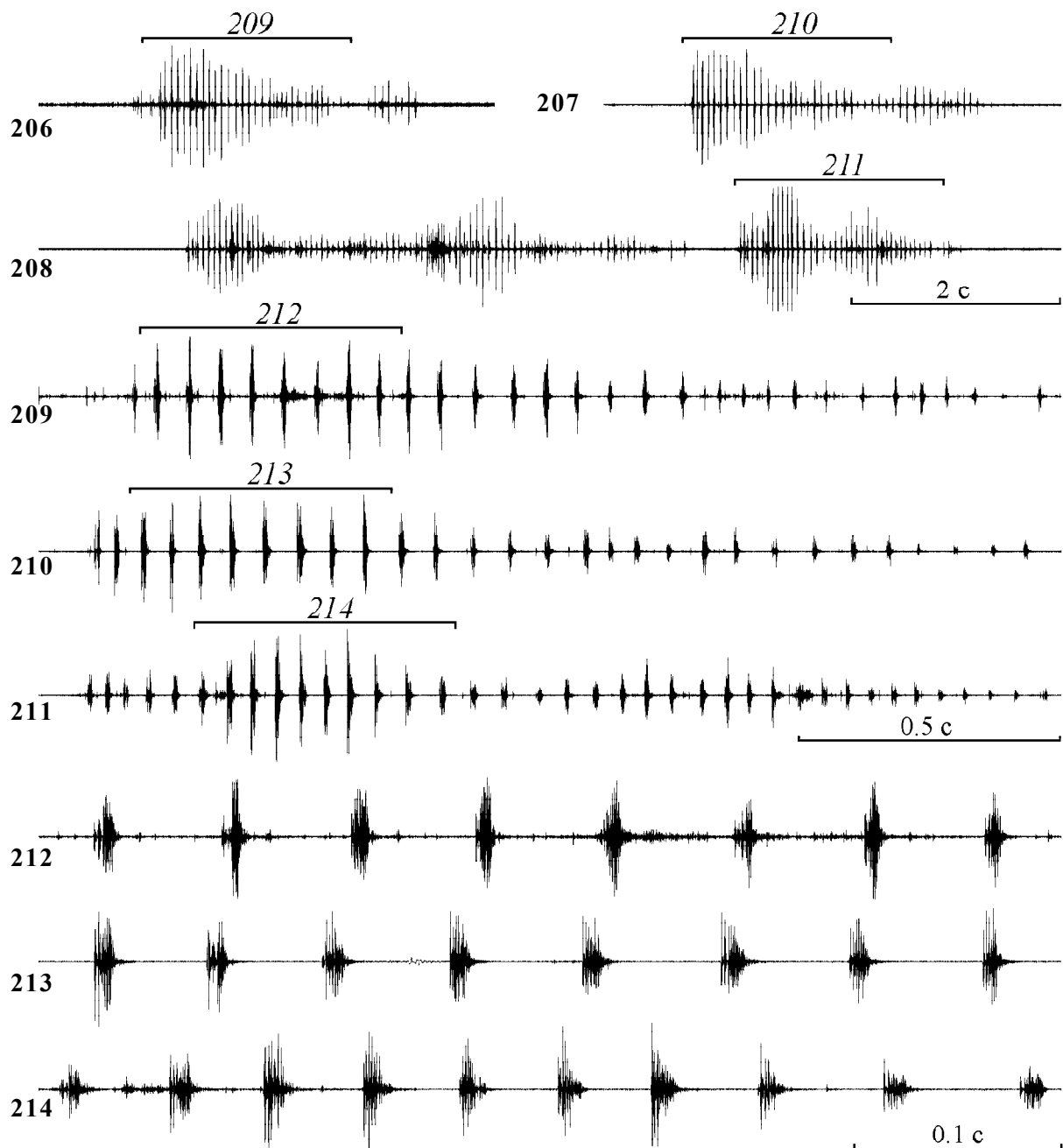


Рис. 206–214. Осциллограммы призывных сигналов (?) трех самцов *Bryodemis gebleri* с Курчумского хребта (записи при температуре около 40°C): 209–214 — фрагменты осциллограмм 206–208 при больших скоростях развёртки.

Figs 206–214. Oscillograms of the calling songs of three males of *Bryodemis gebleri* from Kurchumsky Mt. Range (recordings at 40°C): 209–214 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Figs 206–208.

ваемые хоровые песни (chorus songs). Последние, по нашему мнению, функционально соответствуют тем сигналам, которые мы и немецкие исследователи называем конкурентными. Кроме того, отметим, что согласно имеющимся наблюдениям *S. coeruleans*, как и *S. coerulipes*, не издаёт сигналы с помощью крыльев.

Sphingonotus eurasius Mistshenko, 1936

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. В окрестностях Баскунчака мы несколько раз наблюдали, как находящиеся вблизи друг от друга самцы *S. eurasius* издают стридуляционным путем короткие, видимо, конкурентные сигналы.

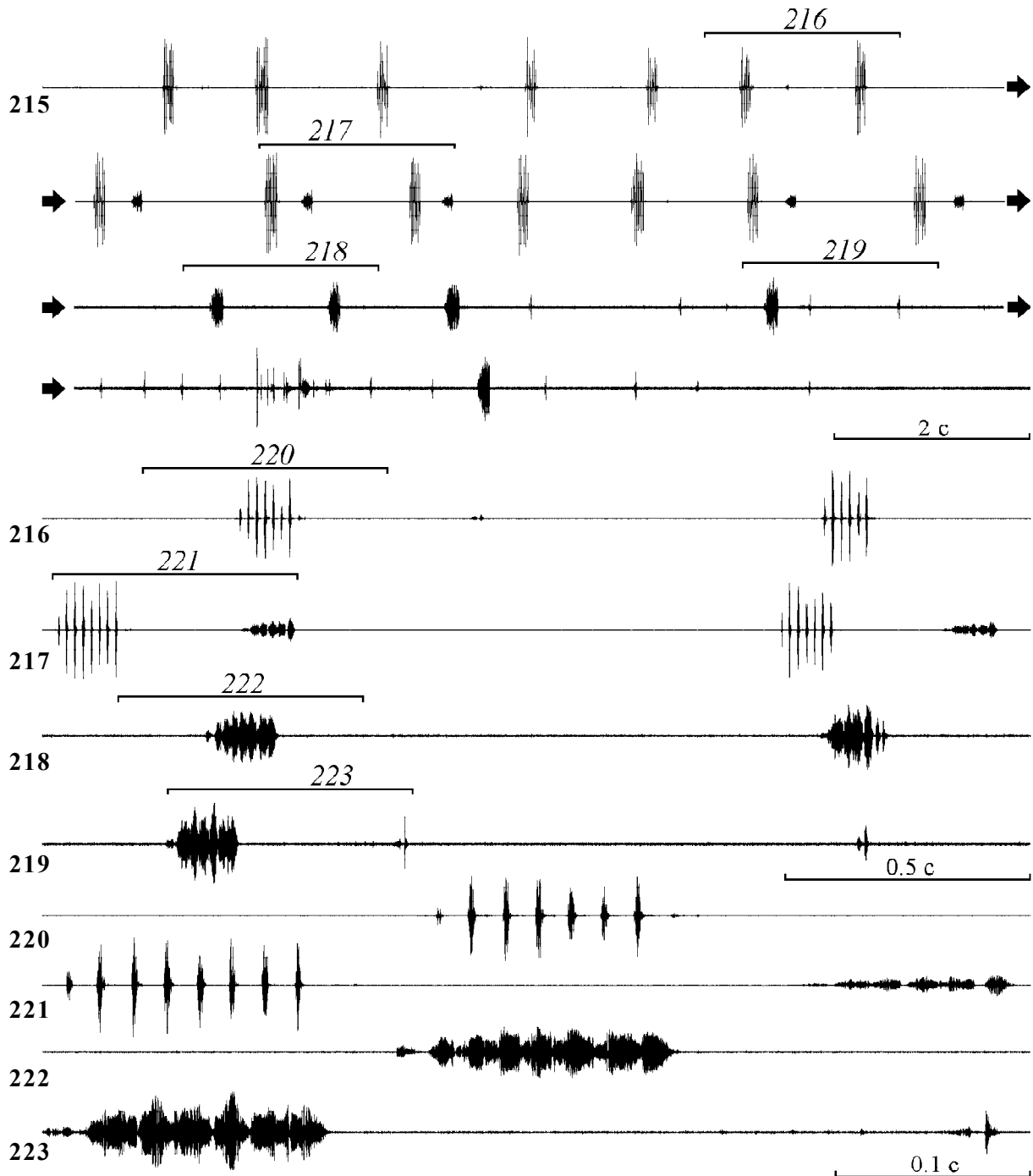


Рис. 215–223. Осциллограммы призывного сигнала самца *Hyalorrhapis clausi* из Досанга (запись при температуре около 39°C): 216–223 — фрагменты осциллограммы 215 при больших скоростях развёртки.

Figs 215–223. Oscillograms of the calling song of the male of *Hyalorrhapis clausi* from Dosang (recording at 39°C): 216–223 — faster oscillograms of the indicated parts of the song shown in Fig. 215.

Sphingoderus carinatus (Saussure, 1888)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. В окрестностях Досанга мы наблюдали, как самцы *S. carinatus*, ухаживая за самками, издавали короткие и очень тихие стридуляционные сигналы.

Leptopternis gracilis (Eversmann, 1848)

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ. В окрестностях Досанга мы несколько раз наблюдали, как самцы *L. gracilis* во время полёта издают редкие, довольно тихие «тукающие» звуки (см. *Oe. decorus*). При вспугивании перелетающие самцы *L. gracilis* не издавали таких звуков.

Hyalorrhypis clausi (Kittary, 1849)

МАТЕРИАЛ. Проанализированы 4 сигнала 3 самцов из Досанга (записи при температуре 39°C). Поведение 1 самца наблюдали в присутствии самки.

ПРИЗЫВНЫЙ СИГНАЛ (Рис. 215–223) длительностью до полутора минут и более включает следующие в определенном порядке крыловые серии (Рис. 216), стридуляционные серии (Рис. 218) и короткие пульсы, издаваемые тибιο-тегминальным способом (Рис. 219). Крыловые серии издаются в результате раскрытия крыльев во время подпрыгивания самца вверх на несколько сантиметров. Стридуляционные серии и короткие пульсы издаются в моменты, когда самец находится на песке. Основная часть сигнала состоит из крыловых и стридуляционных серий. Сначала самец издаёт только крыловые серии, а затем крыловые в сочетании со стридуляционными (Рис. 217). Наиболее продолжительные песни содержат дополнительную часть, включающую стридуляционные серии и короткие пульсы. Записанные нами сигналы включали до 45 крыловых и 15–20 стридуляционных серий. Интервалы между крыловыми сериями составляют от 0,7 до 3,3 с. Крыловая серия имеет длительность 80–150 мс и состоит из 5–9 дискретных пульсов разной амплитуды. Период повторения пульсов составляет 14–19 мс. В основной части сигнала стридуляционные серии следуют за крыловыми с интервалом в 150–350 мс. В дополнительной части сигнала, когда крыловые серии уже не издаются, стридуляционные серии следуют с нерегулярными интервалами, а в промежутках между ними самец издаёт короткие пульсы. Стридуляционная серия имеет длительность 95–160 мс и состоит из 5–8 пульсов, границы между которыми иногда сглажены. На слух крыловые серии напоминают треск, а стридуляционные — свист.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОГО И ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ. Типичными местообитаниями *H. clausi* являются незакрепленные пески, в том числе и барханы. Самцы, издающие призывные сигналы, держатся на участках, практически лишённых растительности. После исполнения очередного сигнала самец обычно перелетает на небольшое расстояние и на новом месте начинает новую песню. Издав несколько сигналов, самец надолго замолкает. Иногда самцы, находящиеся на расстоянии несколь-

ких метров друг от друга, поют по очереди, что создает впечатление брачного тока. К одному из самцов, после того как он издал призывный сигнал, подошла самка, и пара сразу приступила к спариванию. Продолжительность копуляции составила около 40 минут.

Обсуждение

Известно около 15 способов, с помощью которых саранчовые могут издавать звуки. Детальный обзор большинства этих механизмов сделан Уваровым [Uvarov, 1966]. Некоторые из них являются специфическими для определенных групп саранчовых: подсемейств, триб, иногда родов. Другие встречаются у представителей разных филогенетических линий Acridoidea.

Изученные нами виды издавали акустические сигналы четырьмя способами: путём феморо-тегминальной, тегмино-феморальной и тибιο-тегминальной стридуляции, а также с помощью крыльев. Феморо-тегминальная стридуляция свойственна только видам подсемейств Gomphocerinae и Acridinae. Тегмино-феморальной способ звукоизлучения характерен только для представителей подсемейства Oedipodinae. Издавание звуков с помощью крыльев наиболее широко распространено среди Oedipodinae, но, как и тибιο-тегминальная стридуляция, встречается у видов разных подсемейств и семейств Acridoidea. В настоящей статье описаны крыловые сигналы саранчовых из семейств Pamphagidae (*A. muricatus*, *A. zacharjini*) и Catantopidae (*D. tibialis*), подсемейств Gomphocerinae (*S. eurasius hyalosuperficies*) и Oedipodinae (*B. gebleri*, *H. clausi*). Кроме того, по нашим наблюдениям, характерные звуки в полёте издают *Oe. decorus*, *P. armata*, *S. rubescens*, *S. carinatus*, *L. gracilis*, а также *A. oxycephala*. Из изученных нами саранчовых тибιο-тегминальным путём издавали звуки *S. eurasius hyalosuperficies*, *S. grossum*, *A. thalassinus* и *H. clausi*.

Благодаря существованию в пределах Acridoidea как группоспецифических, так и негруппоспецифических механизмов звукоизлучения, многие виды саранчовых способны издавать акустические сигналы несколькими способами. Так, многие Oedipodinae издают сигналы с помощью крыльев и путём тегмино-феморальной стридуляции, а *S. grossum* — тибιο-тегминальным и тегмино-феморальным путём. При этом сигналы, продуцируемые разными способами, как правило, имеют и разное функциональное значение. Однако, в отдельных случаях несколькими способами могут издаваться разные части одной песни. Например, во многих призывных песнях *S. rubicundulus* стридуляционные серии постепенно сменяются группами пульсов, издаваемых с помощью крыльев, а сигналы ухаживания *S. eurasius hyalosuperficies* и призывные песни *H. clausi* включают не только крыловые и стридуляционные серии, но и отдельные тибιο-тегминальные пульсы.

Звуки, издаваемые тибно-тегинальным путём, характеризуются наиболее простой ритмической организацией. Как правило, их единственным или основным элементом являются периодически повторяющиеся короткие высокоамплитудные пульсы (Рис. 66, 184–185, 203, 219: вторая и третья звуковые посылки).

Амплитудно-временная структура крыловых сигналов также довольно проста. Они представляют собой отдельные (Рис. 3–4, 10–12, 17, 206–208) или следующие друг за другом (Рис. 50–51, 215) фразы, образованные более или менее однотипными пульсами или парами пульсов. При этом крыловые сигналы разных видов хорошо различаются периодичностью повторения фраз, продолжительностью фраз и пульсов, числом пульсов в составе фраз и частотой их повторения [см. также: Otte, 1970; Бенедиктов, 1998].

Наиболее сложную амплитудно-временную структуру имеют сигналы, издаваемые феморо-тегинальным путём. Их ритмическая организация может включать до четырёх уровней, соответствующих щелчкам, пульсам, сериям и фразам [Савицкий, 2000, 2007]. Благодаря этому, с одной стороны, существует множество хорошо различающихся типов призывных сигналов у разных видов или групп видов Gomphocerinae [Бухвалова, Жантiev, 1993; Савицкий, 2007]. С другой стороны, имеется возможность формирования на основе одного механизма звукоизлучения богатого внутривидового акустического репертуара, который, у самцов некоторых видов Gomphocerinae включает до четырёх типов песен (например, у *S. fischeri* и *Ramburiella turcomana* (Fischer-Waldheim, 1833) [Савицкий, 2002]).

Сопоставление наших данных с результатами других авторов [Garcia et al., 1997; Kleukers et al., 1997; Бенедиктов, 1998 и др.] показывает, что в сигналах Oedipodinae, издаваемых тегмино-феморальным способом, можно выделить до трёх ритмических уровней, но отдельные щелчки в составе их пульсов обычно не различимы. По сравнению с песнями Gomphocerinae они имеют более простую и гораздо менее разнообразную амплитудно-временную структуру. В целом же тегмино-феморальные сигналы характеризуются более низким уровнем видоспецифичности и, возможно, поэтому в акустическом репертуаре Oedipodinae они обычно играют роль сигналов ухаживания или конкуретных песен и не имеют функции призывных сигналов.

Как мы уже отмечали ранее [Савицкий, 2002], различия в сложности сигналов, издаваемых тегмино-феморальным и феморо-тегинальным способами, видимо, определяются следующим. Расположенные на ложной срединной жилке стридуляционные бугорки Oedipodinae являются простыми кутикулярными выростами, а стридуляционные шипики внутренней стороны бедра Gomphocerinae — видоизменёнными трихонидными сенсиллами [Uvarov, 1966]. Это означает, что Gomphocerinae, в отличие от Oedipodinae (а также и других саранчовых), во время стридуляции должны быть способны контролиро-

вать выполнение программы движения ног благодаря обработке сенсорной информации, идущей в центральную нервную систему от нервных элементов стридуляционных шипиков. Отметим, что имеются физиологические данные, подтверждающие эту точку зрения [Hustert et al., 1999]. Наличие подобной обратной связи, видимо, и обеспечивает тонкую координацию движений задних ног, что, в свою очередь, делает возможным формирование сложной и разнообразной амплитудно-временной структуры сигналов Gomphocerinae. Таким образом, среди Acridoidea наиболее совершенный механизм звукоизлучения имеют виды подсемейства Gomphocerinae. Поэтому эти саранчовые обладают и наиболее развитой среди Acridoidea системой акустической связи, способной обеспечить встречу полов только на основе фонотаксиса.

Сопоставляя особенности акустического и полового поведения изученных нами и другими авторами видов, можно выделить два основных типа стратегий полового поведения акустически активных саранчовых.

В первом случае половые партнеры находят друг друга благодаря сочетанию акустического и демонстрационного поведения, то есть встречу полов обеспечивают и акустические, и зрительные стимулы, имеющие важное значение, как на дальних дистанциях между самцами и самками, так и при их непосредственном сближении. При этом особенно характерны демонстрационные полёты, часто сопровождающиеся издаванием видоспецифических призывных сигналов. Во время ухаживания за самками, то есть уже в непосредственной близости от них, самцы обычно также издадут видоспецифические сигналы и совершают «мигающие» движения задними ногами, демонстрируя при этом их внутренние ярко окрашенные поверхности. Виды с подобной стратегией полового поведения населяют ландшафты с более или менее разреженным растительным покровом, что обеспечивает возможность восприятия зрительных стимулов на значительных расстояниях. Как правило, это крупные, хорошо летающие саранчовые, имеющие выраженную видоспецифическую сигнальную окраску, в частности, ярко окрашенные крылья и внутренние стороны задних бёдер. Отсутствие яркой сигнальной окраски компенсируется эффектными демонстрационными движениями во время издавания призывного сигнала, как например у *H. clausi*. Рассмотренный тип стратегии полового поведения характерен для акустически активных видов подсемейства Thrinchinae (*A. muricatus*, *A. zacharjini* и др.), для некоторых представителей семейства Catantopidae (например, *D. tibialis*), для большинства видов подсемейства Oedipodinae и, по видимому, для некоторых видов подсемейства Acridinae.

Во втором случае встреча разных полов происходит прежде всего благодаря акустической коммуникации. Визуальные стимулы в этом случае имеют значение только при непосредственном сбли-

жении самцов и самок. Во время ухаживания за самками самцы издают видоспецифические, иногда весьма продолжительные и сложные, сигналы (например, самцы *Ch. karelini*, *Myrmeleotettix pallidus* (Brunner-Wattenwyl, 1882) [Савицкий, 2005] и др.). Лишь у некоторых видов самцы, издавая сигнал ухаживания, совершают особые видоспецифические движения усиков, ног и брюшка. Относящиеся к этой группе саранчовые имеют мелкие, средние или крупные размеры тела и часто совершенно лишены какой-либо сигнальной окраски. Многие виды плохо летают или не летают вовсе, так как имеют укороченные крылья. Отсутствие видоспецифического демонстрационного поведения во время издавания призывных сигналов компенсируется совершенством акустической системы связи этих саранчовых. Благодаря тому, что самцы и самки способны находить друг друга только с помощью фонотаксиса, эти саранчовые могут населять биотопы с очень густым растительным покровом, где использование зрительных стимулов как на дальних, так и на ближних расстояниях неэффективно. Вместе с тем, такие саранчовые могут образовывать многовидовые сообщества и в местообитаниях с разреженным растительным покровом. Подобная стратегия полового поведения в первую очередь характерна для видов подсемейства Gomphocerinae, а также, для отдельных представителей других подсемейств саранчовых (например, для *S. grossum*).

Выделенные типы стратегий полового поведения акустически активных саранчовых характеризуют его наиболее обычные, широко распространённые варианты. Некоторые саранчовые сочетают в своем половом поведении особенности обеих рассмотренных стратегий, например *S. rubicundulus* и *S. eurasius hyalosuperficies*, способные издавать крыловые сигналы, и, по-видимому, виды рода *Truxalis*, имеющие ярко окрашенные крылья. Кроме того, в пределах основных типов стратегий полового поведения саранчовых можно выделить варианты, различающиеся характером демонстрационного поведения или составом акустического репертуара видов. Так, самцы *H. clausi* издают крыловые сигналы, подпрыгивая вверх всего на несколько сантиметров, а *A. muricatus*, *A. zacharjini*, *D. tibialis* и многие виды подсемейства Oedipodinae — в полёте. Самцы многих видов Gomphocerinae издают только призывные сигналы, а акустический репертуар самцов других видов этого подсемейства может включать от двух до четырёх типов сигналов [Савицкий, 2000, 2002, 2005].

БЛАГОДАРНОСТИ. Авторы выражают искреннюю благодарность М.Ю. Савицкому и А.Г. Копчинскому (Москва) за помощь в сборе материала, а также Е.В. Комарову (Волгоград), Г.В. Линдеману и М.Л. Сиземской (Москва) за помощь в организации полевых исследований.

Исследования авторов были поддержаны РФФИ (04-04-48189) и Программой "Развитие научного потенциала высшей школы" (РНП.2.1.1.7167).

Литература

- Авакян Г.Д. 1968. Саранчовые Армении // Фауна Армянской ССР. Насекомые прямокрылые. Ереван: изд-во АН АрмССР. С.1–218.
- Бей-Биенко Г.Я. 1932. Руководство по учету саранчевых. Л.: изд-во УСУ ОБВ. С.1–192.
- Бей-Биенко Г.Я. 1948. Новые и характерные для ландшафтов пустынной зоны саранчевые (Orthoptera, Acrididae) из Юго-Восточного Казахстана // Изв. АН Казахской ССР. Сер. зоол. Вып.8. С.186–195.
- Бей-Биенко Г.Я. 1951. Введение // В кн.: Г.Я. Бей-Биенко, Л.Л. Мищенко. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Определит. по фауне СССР. Вып.40, Часть 1, М.–Л.: изд-во АН СССР. С.5–82.
- Бенедиктов А.А. 1998. К систематике палеарктических представителей саранчовых трибы Bryodemini (Orthoptera, Acrididae) // Зоол. журн. Т.77. No.7. С.788–799.
- Бенедиктов А.А. 2005. Фауна и акустические сигналы саранчовых рода *Chorthippus* Fieb. (Orthoptera, Acrididae) южной Сибири // Труды РЭО. С.–П. Т.76. С.118–130.
- Бухвалова М.А. 1993. Акустические сигналы и морфологические особенности некоторых коньков рода *Chorthippus* группы *Ch. biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) России и сопредельных территорий // Зоол. журн. Т.72. Вып.5. С.55–65.
- Бухвалова М.А. 1998. Новые данные по систематике *Chorthippus* группы *biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) из России и сопредельных территорий // Зоол. журнал. Т.77. No.10. С.1128–1136.
- Бухвалова М.А., Жантеев Р.Д. 1993. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоол. журн. Т.72. Вып.9. С.47–62.
- Веденина В.В., Жантеев Р.Д. 1990. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоол. журн. Т.69. Вып.2. С.36–44.
- Зайцев А.И. 1979. Морфо-адаптивная и морфологическая характеристика *Asiotmethis muricatus muricatus* Pall. (Orthoptera, Acridoidea) // В кн.: Фауна и экология беспозвоночных. М.: изд-во МПГИ. С.97–106.
- Иванов Е.Н. 1934. К биологии и экологии чернополой саранчи (*Oedaleus decorus* Germ.) // В кн.: Саранчовые Средней Азии. М. — Ташкент: Саогиз. С.113–123.
- Комарова Г.Ф. 1974. Биология южного лугового конька (*Chorthippus dichrous* Ev.); Orthoptera: Acrididae) в условиях поlynно-дерновинно-злаковых степей (Херсонская обл.) // В кн.: Фауна и экология животных. М.: изд-во МПГИ им. В.И. Ленина. С.80–94.
- Комарова Г.Ф., Дубровин Н.Н. 1973. Сравнительное изучение звуковых сигналов двух близких видов коньков *Chorthippus dorsatus* Zett. и *Ch. dichrous* Ev. (Orthoptera, Acrididae) // Журн. общ. биол. Т.34. No.4. С.571–574.
- Мориц Л. 1915. Биологические наблюдения над саранчевыми в Тургайской области. Петроград: изд-во Любит. природы. С.1–31.
- Муравьёва В.М. 1978. Репродуктивное поведение и ку-бышки саранчовых разных жизненных форм горно-котловинных степей Юго-Восточного Алтая // В кн.: Вопросы экологии. Вид, популяция, сообщество. Новосибирск, изд-во Новосибирского гос. ун-та. С.116–128.
- Порчинский И.А. 1895. О кобылках, повреждающих посевы и травы в губерниях Пермской, Тобольской и Оренбургской. Паразиты кобылок (окончание). — Степная или русская кобылка. СПб: изд-во Деп. Землед. С.1–32.
- Савицкий В.Ю. 2000. Акустические сигналы, особенности экологии и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни // Зоол. журнал. Т.79. No.10. С.1168–1184.
- Савицкий В.Ю. 2002. Акустическая коммуникация, распространение и экология саранчовых рода *Ramburiella* (Orthoptera, Acrididae) России и Закавказья и некоторые проблемы таксономии трибы Arcypterini // Зоол. журнал. Т.81. Вып.1. С.13–28.

- Савицкий В.Ю. 2005. Новые данные по акустической коммуникации саранчовых родов *Omocestus* Bol. и *Myrmeleotettix* Bol. (Orthoptera, Acrididae) юга европейской части России и их таксономическое значение // Труды РЭО. С.-П. Т.76. С.92–117.
- Савицкий В.Ю., 2007. Новые данные по акустической коммуникации и экологии саранчовых родов *Eremippus* и *Doclostaurus* (Orthoptera, Acrididae) и замечания о значении данных биоакустики в надвидовой систематике подсемейства Gomphocerinae // Зоол. журнал. Т.86. (в печати)
- Сычёв М.М., Максимова Т.Н., Пастухов В.М. 1989. Видовая самостоятельность южного изменчивого конька *Chorthippus biguttulus meridionalis* (Orthoptera, Acrididae) из Туркмении и особенности его экологической дифференциации // Зоол. журн. Т.68. Вып.8. С.48–56.
- Токгаев Т. 1973. Фауна и экология саранчовых Туркмении. Ашхабад: изд-во "БЫЛЫМ". С.1–220.
- Якобсон Г.Г. 1905. Саранчовые // В кн.: Якобсон Г.Г., Бианки В.А. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб.: изд-во А.Ф. Девриена. С.72–90,162–320.
- Bland R.G. 1985. Field behavior and sound production by the grasshopper *Sphingonotus rubescens* (Orthoptera: Acrididae) on the Tenerife, Canary Islands // Ent. News. Vol.96. No.1, P.37–42.
- Bukhvalova M.A., Vedenina V.Yu. 1999. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 1. New recordings of the calling songs of grasshoppers from Russia and adjacent countries // Russian Entomol. J. Vol.7(1998). No.3–4. P.109–125.
- Dirsh V.M. 1950. Revision of the group Truxales (Orthoptera, Acrididae) // Eos. Tomo extr. P.119–247.
- Dirsh V.M. 1961. A preliminary revision of the families and subfamilies of Acridoidea (Orthoptera, Insecta) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Ser. entomol. Vol.10, No.9. P.351–419.
- Faber A. 1953. Laut- und Gebardensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler). Teil I. Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihren Funktionen. Stuttgart: Staat. Mus. Naturkunde. S.1–198.
- Garcia M.D., Clemente M.E., Hernandez A. & Pressa J.J. 1997. First data on communicative behaviour of three mediterranean grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // J. Orth. Res. No.6. P.113–116.
- Helversen O. von 1986. Courtship song and taxonomy of Grasshoppers in the *Chorthippus albomarginatus*-group (Orthoptera, Acrididae) // Zool. Jahrb. Svst. Vol.113. P.319–342.
- Harz K. 1975. Die Orthopteren Europas. The Orthoptera of Europe. II. // Series Entomologica. Vol. 11. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. P.1–939.
- Huber W. 1952. Das Paarungsverhalten von *Oedipoda caeruleascens* (Orthoptera, Acrididae) // Mitt. Schweiz. Ent. Ges. Bd.25. No.2. S.97–106.
- Hustert R., Lodde E. & Gnatzy W. 1999. Mechanosensory pegs constitute stridulatory files in grasshoppers // J. Comp. Neurology. Vol.410. P.444–456.
- Ingrisch S., 1993. Taxonomy and stridulation of the Gomphocerinae and Truxalinae of Thailand (Orthoptera, Acrididae) // Revue Suisse de Zoologie. Bd.100, No.4. S.929–947.
- Ingrisch S. 1995. Evolution of the *Chorthippus biguttulus* group (Orthoptera, Acrididae) in the Alps, based on morphology and stridulation // Revue Suisse de Zoologie. Bd.102. No.2. S.475–535.
- Jacobs W. 1953. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken // Zeitschrift für Tierpsychologie. Beiheft 1. S.1–228.
- Jago N.D. 1969. A revision of the systematics and taxonomy of certain North American Gomphocerine grasshoppers (Gomphocerinae, Acrididae, Orthoptera) // Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia. Vol.121. No.7. P.229–335.
- Jago N.D. 1996. Song, sex and synonymy: the Palaearctic genus *Acrida* Linnaeus (Orthoptera, Acrididae, Acridinae) and synonymy of the subfamily Truxalinae under the subfamily Acridinae // J. Orthoptera Research. No.5. P.125–129.
- Kleukers R., Nieuwerkerken E. van, Ode B., Willemse L. & Wingerden W. van 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). Nederlandse fauna I. Leiden: National Natuurhistorisch Museum & Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. S.1–416.
- Otte D. 1970. A comparative study of communicative behavior in grasshoppers // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. No.141, P.1–168.
- Ragge D.R. & Reynolds W.J. 1998. The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe. London: Harley Books, Colchester & The Natural History Museum. P.1–591.
- Stumpner A. & Helversen O. von 1994. Song production and song recognition in a group of sibling grasshopper species (*Chorthippus dorsatus*, *Ch. dichrous* and *Ch. loratus*: Orthoptera, Acrididae) // Bioacoustics. Vol.6. P.1–23.
- Uvarov B.P. 1943. The tribe Thrinchini of the subfamily Pamphaginae, and the interrelations of the acridid subfamilies (Orthoptera) // Trans. R. Ent. Soc. London. Vol. 93. Pt.1. P.1–72.
- Uvarov B.P. 1966. Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol.1, Cambridge: The Cambridge University Press. P.1–481.
- Vedenina V.Yu. & Bukhvalova M.A. 2001. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities // Russian Entomol. J. Vol.10. No.2. P.93–123.
- Waeber G. 1989. Gesang und taxonomie der europäischen *Stenobothrus*- und *Omocestus*-Arten [Orthoptera, Acrididae]. Erlangen: Friedrich-Alexander-Universität. S.I–IV. 1–156. (неопубликованная Diplomarbeit).