
КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 595.773.4:591.582

ПЕРВАЯ РЕГИСТРАЦИЯ ВИБРАЦИОННЫХ СИГНАЛОВ У МУХ РОДА *Meromyza* (DIPTERA, CHLOROPIDAE)

© 2022 г. А. А. Яцук*, @, Л. С. Шестаков**

*ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**ФГБУН Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,
Большой Каретный пер., 19, Москва, 127051 Россия

@E-mail: sasha_djedi@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2021 г.

После доработки 10.12.2021 г.

Принята к публикации 10.01.2022 г.

В статье приводится первое описание вибрационных сигналов самок двух видов злаковых мух рода *Meromyza*. Длительность сигнала самок *Meromyza saltatrix* составляет 0.153 ± 0.06 с, частотный диапазон — от 229 до 650 Гц. Длительность сигнала самок *Meromyza femorata* составляет, в среднем, 0.142 ± 0.12 с, частотный диапазон — от 183 до 368 Гц. Зарегистрированные сигналы мух рода *Meromyza* отличаются от известных сигналов мух из соседних родов и семейств.

Ключевые слова: Chloropidae, *Meromyza*, прекопуляционное поведение, вибрационные сигналы

DOI: 10.31857/S1026347022040163

Акустические и вибрационные сигналы часто являются неотъемлемым элементом брачного поведения, одним из механизмов прекопуляционной межвидовой изоляции и важным фактором полового отбора (Тишечкин, Веденина, 2016). У двукрылых обнаружены следующие типы сигналов: звуки, передаваемые с помощью воздушной среды, производимые вибрацией крыльев или других придатков; звуки, передаваемые с помощью вибрации субстрата (Kanmiya, 2006).

Насекомые могут использовать различные субстраты для коммуникации. Одним из основных субстратов для коммуникации являются растения (Michelsen *et al.*, 1982; Coccoft, Rodriguez, 2005.). Считается, что сигналы насекомых оптимально приспособлены к тому типу субстрата, на котором осуществляется коммуникация (Coccoft, Rodriguez, 2005).

Для короткоусых двукрылых известно, что вибрационная коммуникация является частью видоспецифичного прекопуляционного поведения у представителей семейств Drosophilidae (Hoy *et al.*, 1988, Mazzoni *et al.*, 2013), Agromyzidae (Ge *et al.*, 2019), Tephritidae (Webb *et al.*, 1983) и Chloropidae (Kanmiya, 1990; Kanmiya, 2006.).

Настоящая работа посвящена изучению вибрационной коммуникации у мух рода *Meromyza* (Meigen, 1830), которые представляются хорошим

модельным объектом для исследования механизмов межвидовой изоляции, благодаря высокой изученности эволюционных и филогенетических взаимоотношений между видами (Яцук, 2019), а также из-за наличия развитой системы вибрационных сигналов у представителей близких родов (Kanmiya, 1990; Kanmiya, 2006). Род *Meromyza* относится к семейству Chloropidae, которое является на открытых стациях едва ли не самой массовой группой двукрылых (Нарчук, 1987). Имаго меромиз приурочены к открытым стациям с низким травостоем, где одновременно встречается несколько разных видов (Лескова, 1953, Пантелева, 1989). Использование одинаковых биоценозов разными видами предполагает существование механизмов репродуктивной изоляции на пре-, копулятивном и посткопулятивном уровнях, не связанных с экологическими или географическими преградами. Одним из таких механизмов могут быть видоспецифичные вибрационные сигналы, как это было установлено для хлоропид рода *Calamocosis* (Enderlein, 1911) (Kanmiya, 2006) и *Lipara* (Meigen, 1830) (Kanmiya, 1990).

Цель данной работы заключается в проверке предположения об использовании меромизами вибрационных сигналов при прекопуляционном поведении и предварительной оценке возможно-

Таблица 1. Параметры вибрационных сигналов и вибрационных колебаний ($X_{\text{ср}} \pm X_{\text{ст. откл}}$) у *M. saltatrix* и *M. femorata*

Параметр	Прекапуляционный сигнал самок <i>M. saltatrix</i>	Прекапуляционный сигнал самок <i>M. femorata</i>	Вибрационные колебания при прыжках самцов <i>M. femorata</i>	Тремуляция брюшка во время копуляции <i>M. femorata</i>
Длительность сигнала (с)	0.153 ± 0.06	0.142 ± 0.12	0.28 ± 0.07	0.296 ± 0.026
Диапазон частот (Гц)	229–650	183–368	292–602	420–700
Преобладающая частота (Гц)	Начальная часть сигнала 645 ± 0.08 ; Остальная часть сигнала 240 ± 10.6	Начальная часть сигнала 306 ± 58 ; остальная часть сигнала 239 ± 54	380 ± 84	621.25 ± 18
Период повторения (с)	1.13 ± 0.13	2.24 ± 0.59	—	13.58 ± 21.76

сти их использования для идентификации видов рода *Meromyza*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили записи вибрационных сигналов видов *Meromyza femorata* (Macquart, 1835) (записано 6 особей), сделанные в июле 2019 г., и *Meromyza saltatrix* (L., 1761) (записано 3 особи), сделанные в июне 2020 г., в Москве (координаты места сбора: 55.7120206, 37.5878901). Были зарегистрированы прекопуляционные сигналы самок. Самцы во время конспецифических взаимодействий явных сигналов не издавали, при встрече с рецептивной самкой сразу пытались копулировать. У вида *M. femorata* был зарегистрирован сигнал, издаваемый в процессе копуляции. У самцов этого вида были дополнительно записаны вибрационные колебания, создаваемые ими при прыжках.

Эксперименты проводили при температуре 19–24°C. Именно этот диапазон температур наиболее оптимален для нормальной активности мериомиз (Nishijima, 1960).

Вибрационные сигналы регистрировали с помощью монофонического пьезокристаллического адаптера ГЗК-661. Калибровку оборудования проводили с помощью лазерного вибрметра PDV 100 (“Polytec”, Germany) и вибростенда 4810 (Bruel & Kjaer). Подобная методика записи вибрационных сигналов в полевых условиях является одной из наиболее распространенных, и описана в работах Шестакова (2015) и Тишечкина (Tishechkin, 2015). Во время записи сигналов мухи

находились в широкой пластиковой пробирке объемом 50 мл и диаметром 3 см, закрытой бумажной мембраной, через которую были просунуты свежие соломины злаков. Адаптер ГЗК-661 был присоединен к соломинам. Одновременно с записью вибрационных сигналов велось визуальное наблюдение за поведением исследуемых мух. Во время эксперимента в пробирке находилось от 5 до 10 особей, среди которых было не менее двух самок и не менее двух самцов, поскольку определить готовность к спариванию у конкретной особи не представлялось возможным.

Анализ и измерение параметров сигналов осуществляли с использованием программы CoolEdit Pro (“Syntrillium software corporation”, США).

Статистическую обработку данных (критерий Стьюдента) проводили в программах Microsoft Office Excel 2007 (“Microsoft Corporation”, США) и Statistica 10 (“StatSoft, Inc.”, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У самок *M. saltatrix* и *M. femorata* обнаружены вибрационные сигналы, издаваемые при контактах с самцами перед копуляцией. Данные сигналы производились тремулацией брюшка. Во время эмиссии сигнала самка трясет брюшком, не касаясь субстрата. Длительность сигнала самок *M. saltatrix* составляет, в среднем, 0.153 с, спектр сигнала шумовой, частотный диапазон — от 229 до 650 Гц. Длительность сигнала самок *M. femorata* составляет, в среднем, 0.142 с, спектр сигнала так же шумовой, частотный диапазон — от 183 до 368 Гц. Подробные параметры длительностей

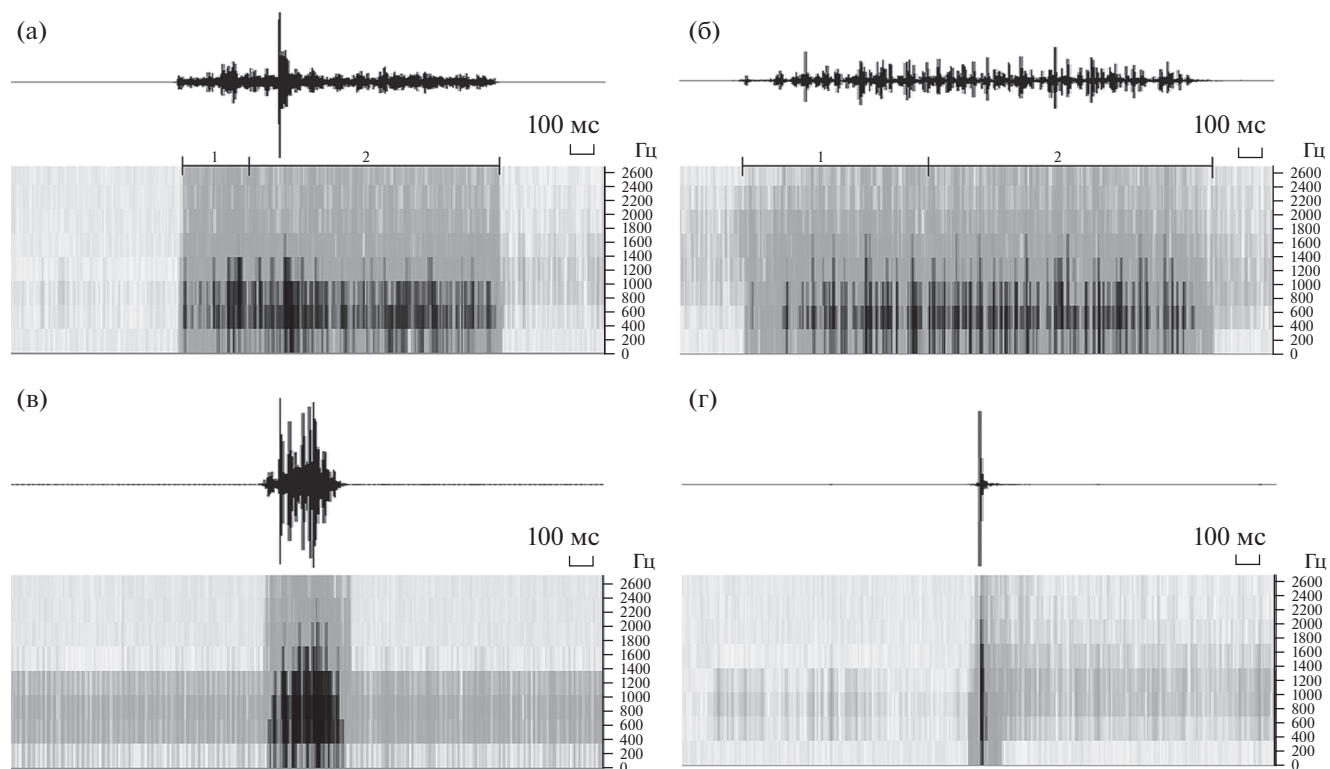


Рис. 1. Осциллограммы и сонограммы зарегистрированных сигналов и вибрационных колебаний меромиз: прекопуляционный сигнал самок *M. saltatrix* (а), *M. femorata* (б), тремуляция брюшка во время копуляции *M. femorata* (в), вибрационные колебания во время прыжка самца *M. femorata* (г); 1 — начальная часть сигнала, 2 — остальная часть сигнала.

пульса, частоты, периода повторения для записанных сигналов указаны в таблице 1. Сонограммы и осциллограммы для сигналов приведены на рис. 1.

Частотный диапазон сигнала самок *M. saltatrix* шире, чем у сигнала самок *M. femorata*. Внутри этих сигналов можно выделить начальную часть и остальную по заметному изменению преобладающей частоты. Преобладающая частота начальной части сигнала у самок *M. saltatrix* составляет 645 Гц, а остальной части — 240 Гц. У самок *M. femorata* преобладающая частота начальной части сигнала составляет 306 Гц, а остальной части — 239 Гц. Критерий Стьюдента показал достоверные отличия начальной части сигнала самок *M. femorata* от *M. saltatrix* ($t_{st} = 10.12$; $df = 4$; $p = 0.000$). При этом уровень внутривидовой изменчивости записанных сигналов не превышает межвидовых различий.

Согласно нашим наблюдениям, меромизы при передвижении часто используют прыжки, которые представляют собой резкое перемещение вперед на большое расстояние за счет быстрого разгибания задних ног. Вибрации, создаваемые прыжками, могут быть частью прекопуляционно-

го поведения. У самки *M. femorata* перед копуляцией наблюдается снижение двигательной активности и расправление крыльев, в то время как самец перемещается с места на место вокруг нее в т. ч. и с помощью прыжков. Параметры вибрационных колебаний, создаваемых самцами во время прыжков, представлены в таблице. Как только самка издает сигнал, самец приземляется на нее сверху и начинается процесс копуляции. Между замиранием самки и началом копуляции проходит 18 ± 2 с. Во время копуляции мухи могут перемещаться по субстрату и могут совершать прыжки, иногда останавливаясь на месте. Периодически самец начинает особенно интенсивно двигать брюшком (тремуляция брюшка во время копуляции). Частотный диапазон тремуляции брюшка во время копуляции у *M. femorata* составляет 420–700 Гц. Подробные параметры сигнала указаны в таблице. Сонограмма и осциллограмма приведены на рис. 1. Процесс копуляции продолжается 13 ± 0.4 мин. Интересно отметить, что издавать сигналы и копулировать мухи начинали только при ярком солнечном освещении.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мы предполагаем, что у меромиз сигналы самок могут нести информационную функцию при распознавании конспецифичного полового партнера и являются частью ритуала ухаживания. Поскольку сигналов самцов при конспецифических взаимодействиях не зарегистрировано, можно предположить, что сигналы такого типа сохранились в процессе эволюции только у самок. Косвенным подтверждением этой гипотезы является то, что у представителей близкого к меромизам рода *Lipara* (Meigen, 1830) сигналы самцов весьма вариабельны и сильно различаются между географическими популяциями, в то время как сигналы самок практически не подвержены географической изменчивости и более надежны в качестве видоспецифичных признаков при различении близких таксонов (Kanmiya, 1990). Эти данные говорят о том, что сигналы самок злаковых мух потенциально могут быть использованы как таксономический признак при идентификации видов. Зарегистрированные нами сигналы самок двух видов меромиз подтверждают это предположение, так как они достоверно различаются по частотным параметрам. В свою очередь, самцы могут использовать другие типы сигналов (визуальные, химические и т.д.) в процессе ухаживания. Так, у видов *Drosophila persimilis* (Dobzhansky, Epling, 1944) и *D. pseudoobscura* (Frolova, 1929) помимо вибрационных и тактильных сигналов используются визуальные сигналы (Hernández, Fabre, 2016).

У представителей некоторых групп двукрылых, близких к роду *Meromyza*, известны вибрационные сигналы самок, которые играют важную роль во внутривидовой коммуникации. Так, у представителей рода *Calamoncosis* (Enderlein, 1911), чьи личинки по морфологии и биологии близки к меромизам (Нарчук, 1987), сигналы самок состоят из нескольких предварительных колебаний с последующей одиночной непрерывной вибрацией (Kanmiya, 2006), в то время как спектр сигнала самок меромиз шумовой. У вида *Lipara lucens* (Meigen, 1830) (также близкого к роду *Meromyza*) после выхода из галлов самки остаются малоподвижными, а самцы перемещаются между стеблями в поисках партнерши для спаривания, издавая при этом сигнал, состоящий из двух фраз (Kanmiya, 1990). Сигналы самок *L. lucens* по своей частоте отличаются от сигналов самок рода *Meromyza*. По тем же параметрам отличается от них и *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926), представитель соседнего семейства Agromyzidae (Ge et al., 2019). Теоретически, все эти отличия могут обеспечивать успешную одновременную коммуника-

цию этих видов в одном биотопе, где встречаются кормовые растения всех перечисленных групп мух.

Различия преобладающих частот начальной части сигналов самок *M. femorata* и самок *M. saltatrix* могут быть обусловлены совпадением фенологии этих видов. Лёт имаго *M. saltatrix* идет с мая до начала августа, а *M. femorata* — с июля по август. При этом данные виды способны населять одни и те же биотопы (Федосеева, 1961).

Прыжки также могут являться частью прекопуляционного поведения. Триба Meromyzini, в которую входит род *Meromyza*, отличается от других групп семейства Chloropidae утолщенными бедрышками задних ног, позволяющими такой способ перемещения (Нарчук, 1987).

Тремудация брюшка самцов *M. femorata* во время копуляции возможно связана с выделением феромонов, с тактильным стимулом к продолжению копуляции, а также с передачей спермы, как, например, предполагается для копулятивных сигналов самок некоторых видов *Drosophila* (Fallen, 1823) (Kerwin, Philipsborn, 2020).

Отсутствие у самцов выраженных призывных вибрационных сигналов можно объяснить тем, что для некоторых групп двукрылых известны такие поведенческие особенности как скопления в особых “местах встречи”, которые позволяют обеспечить возможность использования систем прекопуляционной коммуникации ближнего действия. Например, самцы видов рода *Anastrepha* (Schiner, 1868) (Diptera, Tephritidae) образуют скопления на вершинах деревьев (Arita, Kaneshiro, 1989). Известно, что меромизы предпочитают более низкую и редкую растительность (Лескова, 1953; Hughes, 1955), что может являться специальным местом встречи у самок и самцов меромиз. Ранее, в работах Лесковой (1953) и Hughes (1955) была выдвинута гипотеза о том, что приуроченность меромиз к низкому травостою связана с хорошей освещенностью внутри растительности. В этом случае можно ожидать наличия важных визуальных сигналов в ритуале ухаживания. Известно, что вибрации с частотой от 100 до 500 Гц распространяются по растениям с минимальными потерями энергии (Michelsen et al., 1982; Cokl, Virant-Doberlet, 2003), однако междоузлия гасят сигнал (Cokl, Virant-Doberlet, 2003), что может вынуждать меромиз скапливаться для поиска партнера на участках с низкой травой для максимально эффективной передачи вибрационных сигналов. Можно предположить, что в ритуале ухаживания меромиз есть как вибрационные сигналы, так и визуальные, а низкая хорошо освещенная расти-

тельность обеспечивает наилучшие условия для прекопуляционной коммуникации.

Для меромиз известно, что на стадии копуляции межвидовая изоляция обеспечивается за счет морфологических различий полового аппарата самцов (Яцук, Сафонкин, 2018). Мы предполагаем, что вибрационная коммуникация является важной частью видоспецифичного прекопуляционного поведения мух рода *Meromyza*. Возможно, зарегистрированный нами сигнал самок необходим самцам для продолжения ритуала ухаживания, или данные сигналы несут функцию сообщения самцу о готовности самки к копуляции.

С практической точки зрения, сигналы самок меромиз похожи между собой, что ограничивает возможности их использования в качестве маркера, определяющего видовую принадлежность исследуемых мух.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лескова А.Я. Некоторые биологические особенности злаковой мухи меромизы — *Meromyza saltatrix* L. // Тр. Белорус. с.-х. академии. 1953. Т. 19. С. 44–53.
- Нарчук Э.П. Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae), их система, эволюция и связь с растениями. Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Пантелеева Н.Ю. Злаковые мухи (Diptera; Chloropidae) Центрального Черноземья (фауна, некоторые экологические особенности): Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: 1989. 20 с.
- Тишечкин Д.Ю., Веденина В.Ю. Акустические сигналы насекомых: репродуктивный барьер и таксономический признак // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 11. С. 1240–1276.
- Федосеева Л.И. К экологии злаковых мух *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) в Московской области // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 8. С. 1205–1213.
- Шестаков Л.С. Сравнительный анализ вибрационных сигналов 16 видов клопов—щитников семейства Pentatomidae (Heteroptera) // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 3. С. 320–335.
- Яцук А.А., Сафонкин А.Ф. Закономерности изменения формы постгонитов мух рода *Meromyza* (Diptera: Chloropidae) // Журн. общей биологии. 2018. Т. 79. № 1. С. 18–27.
- Яцук А.А. Морфологическое и генетическое разнообразие злаковых мух рода *Meromyza* (Meigen, 1830) (Diptera, Chloropidae): Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: 2019. 25 с.
- Arita L.H., Kaneshiro K.Y. Sexual selection and lek behavior in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) // Pacific Science. 1989. V. 43. № 2. P. 135–143. <http://doi.org/handle.net/10125/1210>
- Cocroft R.B., Rodriguez R.L. The behadoivioral ecology of insect vibrational communication // BioScience. 2005. V. 55. № 7. P. 323–334.
- Cokl A., Virant–Doberlet M. Communication with substrate–borne signals in small plant–dwelling insects // Annu. Rev. Entomol. 2003. V. 48. P. 29–50. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112605>
- Ge J., Wei J., Zhang D., Hu C., Zheng D., Kang L. Pea leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) uses vibrational duets for efficient sexual communication // Insect Science. 2019. V. 26. P. 510–522. <https://doi.org/10.1111/1744–7917.12598>
- Hernández M.V., Fabre C.C.G. The elaborate postural display of courting *Drosophila persimilis* flies produces substrate–borne vibratory signals // J. Insect. Behav. 2016. V. 29. P. 578–590. <https://doi.org/10.1007/s10905-016-9579-8>
- Hoy R.R., Hoikkala A., Kaneshiro K. Hawaiian courtship songs: evolutionary innovation in communication signals of *Drosophila* // Science. 1988. V. 240. № 4849. P. 217–219. <https://doi.org/10.1126/science.3127882>
- Hughes R.D. The influence of the prevailing weather on the numbers of *Meromyza variegata* Meigen (Diptera, Chloropidae) caught with a sweepnet // J. Anim. Ecol. 1955. V. 24. № 2. P. 324–335.
- Kanmiya K. Acoustic properties and geographic variation in the vibratory courtship signals of the european chloropid fly, *Lipara lucens* (Meigen) (Diptera, Chloropidae) // J. Ethology. 1990. V. 8. P. 105–119.
- Kanmiya K. Signals in Diptera // Insect sounds and communication / Eds Drosopoulos S., Claridge M. F.; New York: Taylor & Francis Group, 2006. P. 381–396.
- Kerwin P., von Philipsborn A.C. Copulation song in *Drosophila*: Do females sing to change male ejaculate allocation and incite postcopulatory mate choice? // Bio-Essays. 2020. V. 42. № 11. <https://doi.org/10.1002/bies.202000109>
- Mazzoni V., Anfora G., Virant–Doberlet M. Substrate vibrations during courtship in three *Drosophila* species // PLoS ONE. 2013. V. 8. № 11. P. e80708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080708>
- Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traue D. Plants as transmission channels for insect vibrational songs // Behav. Ecol. Sociobiol. 1982. V. 11. P. 269–281.
- Nishijima Y. Studies of the barley stem maggot, *Meromyza saltatrix* (Linné), with special reference to the ecological aspects // J. faculty agricult. Hokkaido univers. 1960. V. 51. Pt. 2. P. 382–449.
- Tishechkin D. Yu. Speciation in Macropsinae leafhoppers (Homoptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae) — the role of acoustic signal divergence and host plant shifts // Rus. Entomolog. J. 2015. V. 24. № 1. P. 7–16.
- Webb J.C., Calkins C.O., Chambers D.L., Schwienbacher W., Russ K. Acoustical aspects of behavior of Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*: analysis and identification of courtship sounds // Entom. Exper. Applicata. 1983. V. 33. № 1. P. 1–8.

The First Data of Vibration Signals in Flies of the Genus *Meromyza* (Diptera, Chloropidae)

A. A. Yatsuk^{1, #} and L. S. Shestakov²

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninskij prosp., 33, Moscow, 119071 Russia

² Institute for Information Transmission Problems RAS, Bolshoy Karetny per., 19, Moscow, 127051 Russia

[#]e-mail: sasha_djedi@mail.ru

This paper discusses vibration communication in representatives of the genus *Meromyza*. The vibration signals frequency range of *Meromyza saltatrix* (L., 1761) females is 229 to 650 Hz with a pulse length of 0.153 ± 0.06 s and the frequency range of *Meromyza femorata* (Macquart, 1835) females signals is 183 to 368 Hz with a pulse length of 0.142 ± 0.12 s. The recorded *Meromyza* flies signals differ from the signals of flies from close genera and families.

Keywords: Chloropidae, *Meromyza*, precopulative behavior, vibrational communication