

THE ORIGIN AND EVOLUTION OF THE ACOUSTIC COMMUNICATIONS OF INSECTS

E. K. ESKOV

The mechanism of generation and perception of acoustic signals by insects is presented. The comparative analysis of reliability of acoustic communications in dependence on means of its realization is given. The role of specialization and multifunctionality in phylogeny of acoustic communication of insects is outlined.

Описаны механизмы генерации и восприятия акустических сигналов насекомыми. Проведен сравнительный анализ надежности акустической связи в зависимости от средств ее реализации. Проанализирована роль специализации и мультифункциональности в филогенезе акустических коммуникаций насекомых.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ АКУСТИЧЕСКОЙ СВЯЗИ У НАСЕКОМЫХ

Е. К. ЕСЬКОВ

Академия пчеловодства, Рыбное Рязанской обл.

ВВЕДЕНИЕ

Класс насекомых выделяется в животном мире наибольшим разнообразием жизненных форм. На долю насекомых приходится около 70% общего видового состава животного мира. Обилию видов насекомых соответствует многообразие их адаптаций к разнообразным условиям среды, отличающимся по температуре, освещенности, влажности, газовому составу воздуха и т.п. Насекомые не имеют себе равных по разнообразию режимов питания и форм взаимоотношений с другими животными, растениями и микроорганизмами.

Эволюция человека проходила в тесном взаимодействии с насекомыми. Изначально врагами человека были только паразитирующие насекомые, позже ими стали вредители продуктов и построек. Со временем люди научились извлекать из насекомых пользу. Не менее 7 тыс. лет известно добывание пчелиного меда, и около 5 тыс. лет назад было освоено разведение тутового шелкопряда для получения шелка. Современная экологическая концепция отношения к насекомым базируется на разработке технологий, способствующих ограничению их вредного воздействия на здоровье человека, агроценозы, постройки, продукты и другие сферы его интересов при интенсификации полезных результатов жизненных процессов [1, 2]. Успешное решение этих задач находится в прямой зависимости от достигнутый в изучении биологии насекомых. Немаловажное значение для разработки средств контроля за состоянием и управления поведением насекомых имеет изучение используемых ими принципов пространственной ориентации и функционирования коммуникаций.

В системе пространственной ориентации и связи между насекомыми значительное место занимает акустическая сигнализация. Она широко используется в брачный период, обеспечивая повышение вероятности встречи особей противоположного пола и снижая затраты энергии и времени на их сближение. Это имеет особо важное значение для видов, которые ведут сумеречный и/или ночной образ жизни. Призывные сигналы обладают обычно выраженной видовой специфичностью, чем обеспечивается усиление репродуктивной изоляции у близких видов [2, 3]. Некоторые отличия в структуре сигналов могут выступать также в роли межрасовых

и популяционных барьеров [3–5]. Этим ускоряются процессы внутривидовой дифференциации и видообразования.

У социальных насекомых (термитов, муравьев, пчел, ос и шмелей) разнообразная сигнализация используется для оповещения членов своих семей об опасности. Сигналы стимулируют различные защитные реакции [3]. У муравьев-листорезов обнаружено использование акустических сигналов, которые выполняют роль призыва о помощи. Такие сигналы генерируют муравьи, оказавшиеся под обвалившимся муравейником, что нередко случается у муравьев-листорезов, обитающих в условиях влажного тропического климата. Сигналы стимулируют муравьев, находящихся на поверхности, раскапывать обвалившийся грунт и спасать членов семьи, теряющих бедствие.

Посредством акустических сигналов возможна регуляция внутривидовых иерархических отношений. Указанную функцию выполняет пение у некоторых видов сверчков. Поэтому в случае утраты слуха сверчком, занимающим подчиненное положение, он становится зачинщиком столкновений с представителями своей группировки. Акустическая мимикрия обнаружена у тараканов, генерирующих звуки, которые не могут использоваться самими насекомыми, так как не воспринимаются ими. Но сходство этих звуков со звуками грызунов, охотящихся на тараканов, способствует повышению их безопасности. Она достигается акустической дезориентацией грызунов.

Пульсирующими звуковыми сигналами пчелы пользуются для указания членам их семьи расстояния до обнаруженного источника корма. Информация о расстоянии кодируется в количестве импульсов и продолжительности периода их генерации. Преодолеваемое пчелами расстояние от источника корма до жилища оценивается по энергетическим затратам крыловой мускулатуры на полет [4–6]. Столь совершенная форма акустической связи уникальна в мире животных и не имеет аналогов даже у высокоорганизованных млекопитающих.

ГЕНЕРАЦИЯ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ

В царстве животных насекомые и рыбы отличаются наибольшим многообразием механизмов генерации акустических сигналов. При этом у рыб используются преимущественно органы, основная функция которых не имеет прямого отношения к генерации звуков, например: плавники, позвоночник, плавательный пузырь и т.п. В отличие от рыб у насекомых генерация акустических сигналов обеспечивается большим разнообразием специализированных структур. Они отличаются по строению и локализации на теле насекомых.

Воздействие на опорный субстрат. К простейшим способам генерации звуков относится использова-

ние твердого опорного субстрата. Чаще всего насекомые стучат или скребут по субстрату. Ударным механизмом генерации звуков пользуются для оповещения об опасности термиты. Они стучат мандибулами и/или брюшком. Сходный механизм генерации звуков обнаружен у садовых муравьев и жуков-часовщиков. Эти жуки получили свое прозвище за ритмические постукивания по древесине, напоминающие тиканье часов.

Стенки ячеек сот используют для генерации звуков личинки бумажных ос. Звук генерируется в то время, когда личинка, втягиваясь в ячейку, скребет о ее стенку широко раскрытыми мандибулами. Этот звуковой сигнал голодные личинки подают для привлечения к себе взрослых ос [4].

Трение специализированных участков экзоскелета. Генерация акустических сигналов посредством трения (фрикции) специфических экзокутикулярных образований, расположенных на теле, имеет наибольшее распространение у насекомых [3]. Акустический аппарат фрикционного действия обычно включает в себя два специализированных экзокутикулярных образования. Одно из них чаще всего представляет собой ребристое или бороздчатое поле, другое – заостренный вырост или край какого-либо внешнего органа. Трение этих структур порождает импульсные вибрации экзоскелета. Они имеют максимальную амплитуду в зонах, жестко соединенных с трущимися структурами.

Временная структура сигнала (количество импульсов, их длительность, частота следования) зависит от скорости трения. Спектр сигналов (частотно-амплитудная характеристика) определяется резонансными свойствами структур экзоскелета, колебания которых возбуждаются в процессе функционирования звуковых аппаратов.

Фрикционные аппараты могут локализоваться на самых различных участках тела, от чего зависит их количество у насекомого. Обладание одним акустическим аппаратом наиболее вероятно в случае его локализации на непарном органе или при использовании единственного парного органа. По одному звуковому аппарату имеют полевые сверчки [2]. На одном из их надкрылий находится ребристое поле, на другом – скребок. Звук генерируется в периоды сведения приподнятых надкрылий (рис. 1, VIII).

По одному, реже по два акустических аппарата обнаружено на брюшных сегментах примерно у половины изученных видов муравьев. У многих из них заостренный вырост локализуется на третьем дорсальном сегменте брюшка, входящем в состав стебелька (органа, обеспечивающего подвижное сочленение брюшка с грудью), а ребристое поле – на четвертом (рис. 1, I). У некоторых видов муравьев сходный аппарат имеется также на вентральной части брюшка. Эти звуковые аппараты функционируют при подъеме и опускании брюшка [3, 4].

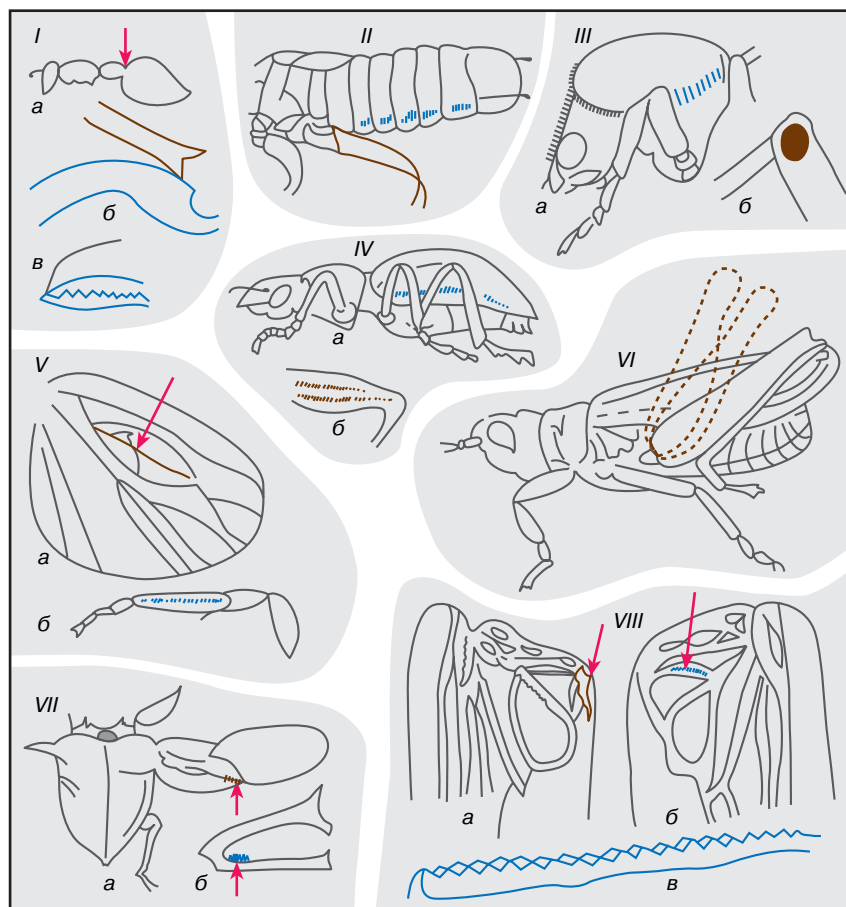


Рис. 1. Звуковые аппараты фрикционного типа: I – местоположение (а) и увеличенные фрагменты (б, в) звукового аппарата муравья-листореза; II – зазубренные участки на 3–7 сегментах брюшка личинки *Eriophlebia superstes*; III – ребристое поле (а) на переднегруди термита и внутренний участок ноги (б), трущийся об это поле; IV – ребристое поле на боковой поверхности брюшка жука (а) и внутренняя сторона задней ноги (б); V – заостренная жилка на крыле (а, показана стрелкой) и ребристое поле на задней ноге (б); VI – генерация звука саранчей; VII – трущиеся участки (показаны стрелками) на крыле и элитрах (а, б) жука; VIII – трущиеся участки надкрылий (а, б – показаны стрелками) у сверчка (в – фрагмент ребристого поля)

Парные звуковые аппараты имеют многие виды насекомых, использующих в качестве фрикционирующих органов ноги (рис. 1, II–VI). На них, чаще всего на голенях, локализуются ребристые поля или заостренные выросты. У саранчовых ребристые поля, находящиеся на третьей паре голеней ног, трутся о заостренные края крыльев (рис. 1, VI). У многих видов жуков и некоторых личинок ребристые поля расположены на брюшных или грудных отделах, а заостренные выросты – на задних ногах (рис. 1, II, IV). У некоторых термитов ребристые поля локализуются по бокам грудного отдела. По ним трутся заостренные выросты, расположенные на передних ногах. Некоторые жуки генерируют акустические сигналы трением специализированных участков крыльев о расположенные над ними поверхности элитр (рис. 1, VII).

Вибрации мембран. Склеротизированные выпуклые тимбальные мембраны (жесткие хитиновые

пластинки), прогибаемые специализированными мощными мышцами, образуют звуковые аппараты у цикад. Парные мембраны локализуются на нижней стороне первого брюшного сегмента. От внутренней полости мембраны отделяются воздушными мешками.

Структура звуков, генерируемых тимбальными мембранами, зависит от их резонансных свойств и частоты прогибания. У многих видов цикад мембрана имеет ребра жесткости (рис. 5, IV, б). Прогибанию каждого из них сопутствует генерация одного затухающего звукового импульса. Частота следования импульсов зависит от скорости сокращения мышц. Частотное положение энергетического максимума в спектре сигнала определяется преимущественно частотой колебаний мембраны. Некоторое влияние на спектр звука оказывают резонансные свойства воздушных полостей, примыкающих к мембранам. У большинства цикад тимбальные

мышцы сокращаются поочередно. Этим обеспечивается двукратное увеличение частоты следования пакетов импульсов, генерируемых насекомыми. Синхронное сокращение мышц, обнаруженное у австралийских цикад, способствует некоторому увеличению интенсивности сигнала.

Использование летательных аппаратов. Звуки, генерируемые летящими насекомыми, нередко имеют для них важное сигнальное значение. Широкие возможности использования летательных аппаратов для генерации специальных сигналов обнаружены у представителей надсемейства пчелиных [4, 5]. При изучении медоносной пчелы было установлено, что механизм генерации звуков функционирует на основе вибраций экзоскелета грудного отдела, которые возникают при сокращении летательных мышц. Положение энергетических максимумов в спектре звуков зависит от частоты сокращения мышц. Возбуждаемые ими вибрации экзоскелета грудного отдела передаются крыльям. Они усиливают интенсивность колебаний, совпадающих с резонансными частотами крыльев. В тех случаях, когда насекомое машет крыльями, например в полете, основная частота звуков определяется частотой взмахов крыльев.

ВОСПРИЯТИЕ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ

У наземных насекомых в качестве линий акустического канала связи используются воздушная среда и/или твердый опорный субстрат. Соответственно этому насекомые пользуются разными рецепторами. Они отличаются морфологически и функционально.

Рецепторы звуковых колебаний воздуха

Быстроадаптирующиеся трихидные (волосковые) сенсиллы. Рецепторы низкочастотных акустических и электрических колебаний, у которых в качестве первичного преобразователя используются волоски, впервые были обнаружены у пчел [6]. Волоски локализируются по бокам головы между фасеточными глазами и затылочным швом. Длина волосков, покрытых остевидными шипами, равна в среднем 640 мкм, диаметр у основания около 10 мкм.

Волосок удерживается в равновесном состоянии посредством сочленованной мембраны. Она соединяет (сочленяет) основание волоска со входом в кутикулярную полость. Через нее к основанию волоска подходит дендрит рецепторной клетки, представляющей собой биполярный нейрон. Каждый волосок иннервируется одним нейроном. Его длина около 23 мкм, диаметр 9 мкм (рис. 2).

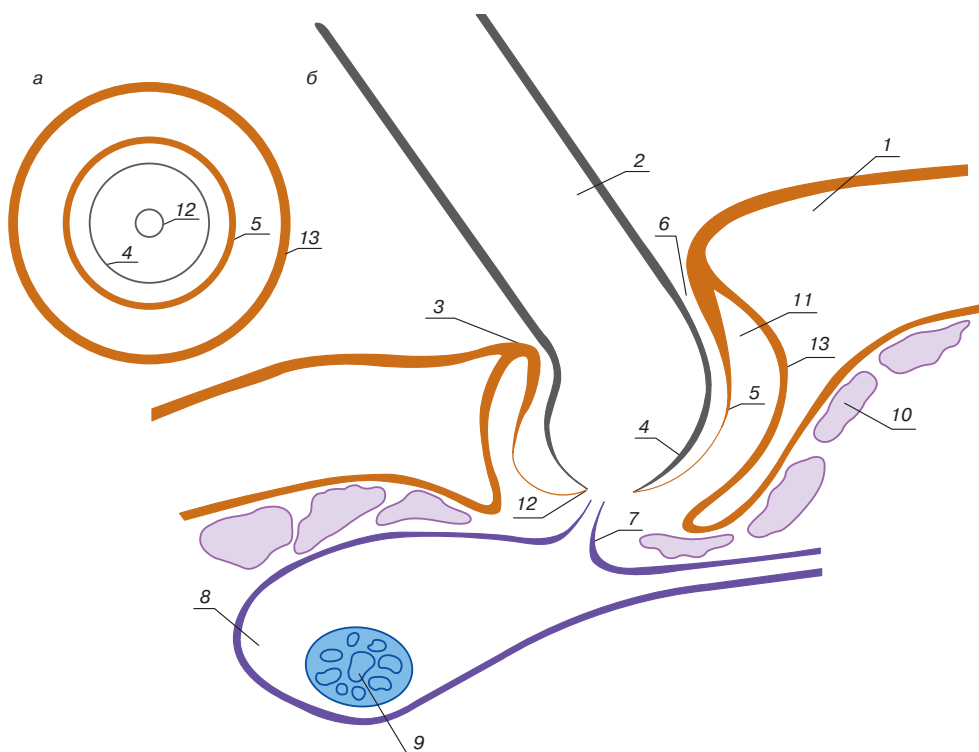


Рис. 2. Микроструктура фонорецептора медоносной пчелы: а – поперечный срез через центральную часть кутикулярной капсулы; б – продольный срез: 1 – кутикула, 2 – проксимальная часть волоска, 3 – шейка, 4 – основание, 5 – сочленованная мембрана, 6 – вход в кутикулярную капсулу, 7 – дендрит, 8 – тело нейрона, 9 – ядро, 10 – сопутствующие клетки, 11 – полость капсулы, 12 – внутриволосковый канал, 13 – стенка капсулы

Угол отклонения волоска, колеблющегося под действием звука, зависит от его интенсивности и частоты. На частоте 300 ± 10 Гц волосок отклоняется на 1° под действием звука интенсивностью 80 дБ. Такое же отклонение волоска под действием звука частотой 150 ± 25 Гц происходит, когда его интенсивность достигает 65 дБ. Электрические колебания частотой от 50 до 500 Гц отклоняют волосок в среднем на $0,2^\circ$ при напряженности 5 кВ/м, на 1° — при 25 кВ/м и на 5° — при 50 кВ/м.

На маятникообразные колебания волоска, деформирующие окончание дендрита, нейрон отвечает генерацией нервных импульсов (потенциалов действия). Их количество и частота следования возрастают с увеличением амплитуды колебаний волоска. Вместе с потенциалами действия генерируются незатухающие электрические колебания, совпадающие с частотой вибраций волоска (рис. 3). Весьма вероятно, что отмеченные электрические колебания, связанные с амплитудой отклонений волоска, имеют отношение к возбуждению нейрона и генерации им потенциалов действия [5, 6]. Продолжительность действия акустического или электрического сигнала, отклоняющего волосок, кодируется в количестве и частоте следования потенциалов действия. При прочих равных условиях под влиянием увеличения продолжительности колебаний волоска в 10 раз количество потенциалов действия, генерируемых нейроном, возрастает в среднем в 6 раз [6].

На прикосновение к волоску, отклоняющему его от положения равновесия, нейрон отвечает генерацией потенциалов действия. Они генерируются только в то время, когда происходит отклонение во-

лоска от положения равновесия и/или возвращение его в исходное положение (рис. 4). Отклоненный волосок не генерирует потенциалы действия. Этим быстроадаптирующиеся сенсиллы отличаются от гравитационных трихоидных сенсилл у пчел и ветрочувствительных рецепторов у саранчи.

Тимпанальные органы. Специализированные фонорецепторы — тимпанальные органы обнаружены у многих видов насекомых, не имеющих таксономического родства. Филогенетической отдаленности насекомых соответствует увеличение отличий в строении тимпанальных органов. Их функциональное и морфологическое сходство выражается в использовании в качестве первичных преобразователей звуковых колебаний так называемых тимпанальных мембран (с этим связано название органов). Они представляют собой тонкие участки кутикулы, находящиеся в натянутом состоянии. Натяжение обеспечивается участками трахей, примыкающих к мембранам, или утолщениями кутикулы. Они обрамляют мембраны [7].

Строение и локализация тимпанальных органов выступают в качестве таксономических признаков. У сверчков и кузнечиков тимпанальные органы локализируются в голених передней пары ног (рис. 5, I–III). В месте локализации слухового органа голень расширяется и имеет по два щелевидных отверстия (рис. 5, I, II, a). Они находятся перед мембраной, которая плотно прижимается к разветвлению ножной трахеи (рис. 5, III). Вдоль нее размещаются чувствительные клетки (рис. 5, III, в). Они раздражаются вибрациями трахеи, возникающими под

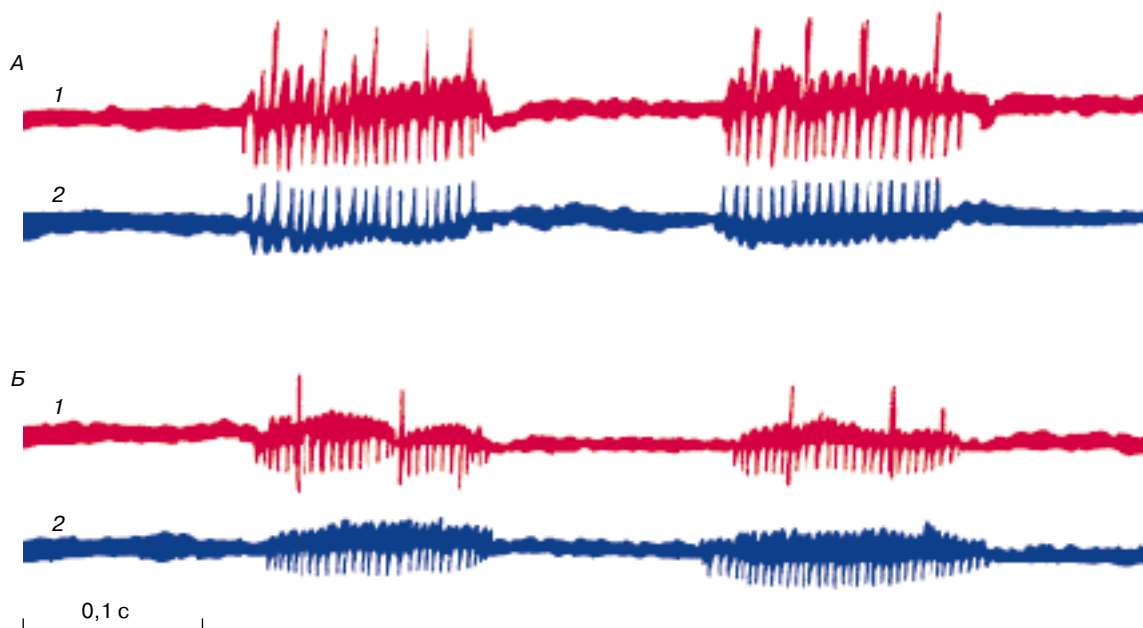


Рис. 3. Электроответы (1) одной и той же трихоидной сенсиллы на звуки (2), отличающиеся по частоте

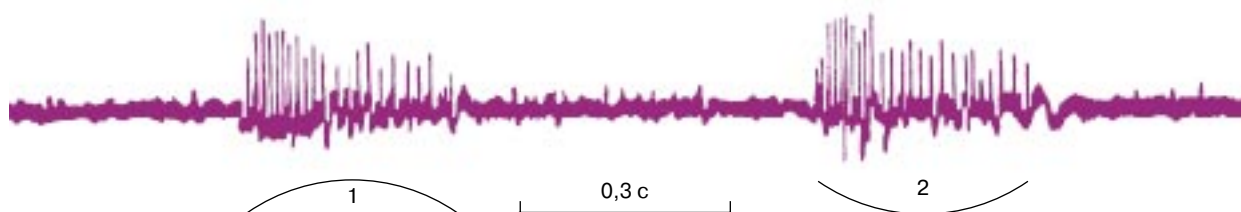


Рис. 4. Электроответы на однократное отклонение волоска (1) и возвращение его в исходное положение (2)

действием акустических колебаний тимпанальной мембраны.

У цикад, саранчовых и некоторых видов бабочек тимпанальные органы локализируются в брюшном или грудном отделах. Тимпанальные мембраны цикад, размещающиеся вместе с тимпальными мембранами в передней части брюшка, представляют собой очень тонкие хитиновые пленки (рис. 5, IV, V, а). С внешней стороны мембраны защищаются толстыми складками экзоскелета и волосками. С внутренней стороны к мембранам примыкают стенки воздушных мешков. Воздушными мешками и специальными мышцами поддерживается натяжение мембран. Звуковые колебания мембран передаются сколопидиям (рис. 5, V, в). Они локализируются в хи-

тиновых капсулах, выступающих по бокам брюшного отдела цикады (рис. 5, V, б). Сходное строение имеют слуховые органы саранчовых и бабочек из семейства совок.

Чувствительность тимпанальных органов зависит от акустических свойств мембран. Как правило, максимум чувствительности слуховых органов приходится на диапазон интенсивных составляющих в спектрах акустических сигналов, используемых насекомыми. Это является следствием сопряженной эволюции механизмов генерации и восприятия акустических сигналов, что имеет всеобщее распространение у животных. За счет совпадения интенсивных составляющих в спектрах генерируемых сигналов с диапазонами максимальной чувствительности

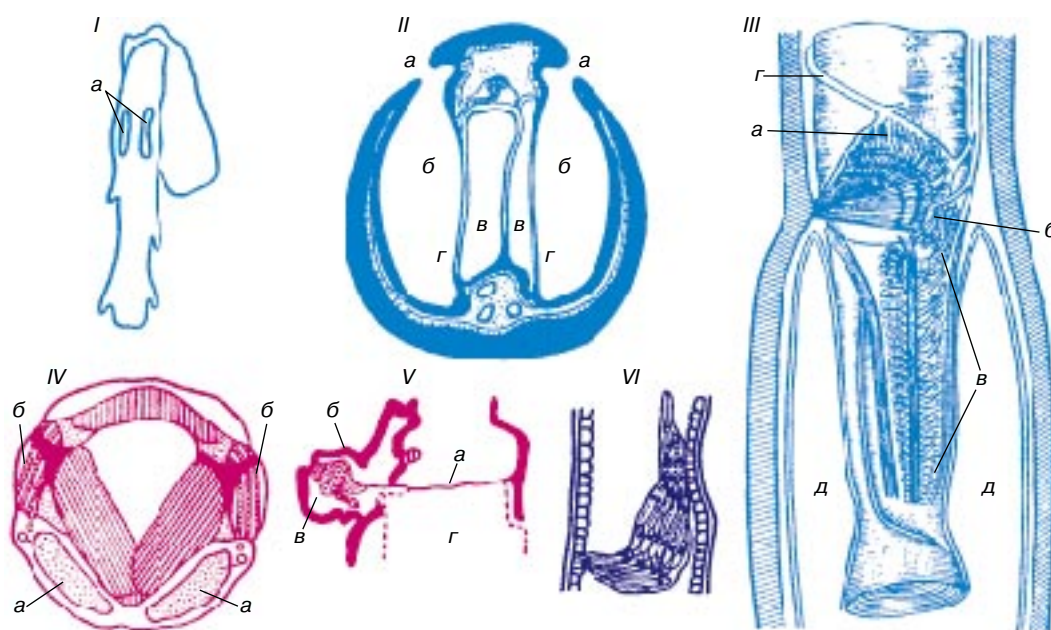


Рис. 5. Разновидности рецепторов акустических колебаний: I–III – фонорецептор кузнечика: I – местоположение на ноге (а – щелевидные отверстия); II – поперечный разрез (а – щелевидные отверстия, б – тимпанальные полости, в – трахейные полости, г – тимпанальные мембраны); III – продольный разрез (а – субгенуальный орган, б – промежуточный орган, в – слуховой гребень, г – субгенуальный нерв; д – тимпанальные полости); IV, V – тимпанальный орган цикады: IV – местоположение (а – тимпанальные мембраны, б – тимпальные мембраны); V – строение (а – тимпанальная мембрана, б – слуховая капсула, в – сколопидии, г – полость воздушного мешка); VI – субгенуальный орган муравья

слуховых органов обеспечивается надежная связь при минимальных затратах энергии на сигнализацию.

Рецепторы колебаний опорного субстрата

Субгенуальные органы. Специализированные органы, воспринимающие колебания опорного субстрата, были обнаружены Мас Индо в 1922 году. Эти органы локализируются в верхней части голени, непосредственно под коленным сочленением (субгенумом). За такую локализацию они получили название субгенуальных органов.

Чувствительные клетки (сколопидии) субгенуальных органов совмещают в себе функции преобразователей и рецепторов колебаний опорного субстрата. Сколопидии прикрепляются в субгенуме в двух точках: вверху и сбоку. Свободный край, противоположный боковому прикреплению, под действием силы тяжести веерообразно разворачивается (рис. 5, VI). Наличие свободно подвешенных клеток способствует усилению эффекта их деформации (растяжения и сжатия) под действием сил инерции.

Несмотря на сходство в строении и функционировании субгенуальных органов, они у разных видов насекомых существенно отличаются по чувствительности к колебаниям опорного субстрата. Самая низкая виброчувствительность обнаружена у мух-пчеловидок, самая высокая — у тараканов. У первых максимум чувствительности находится на частоте около 200 Гц, у вторых — 1400 Гц, а воспринимаемая минимальная амплитуда колебаний на указанных частотах равняется соответственно 6590 и 0,004 нм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Средствами акустической связи достигается повышение адаптации к среде обитания. Использование акустической сигнализации обеспечивается оперативность регуляции большого комплекса внутривидовых отношений, снижаются затраты энергии и времени на реализацию биологически важного взаимодействия. На изменчивости в структуре акустических сигналов связи базируются филогенетические преобразования. Групповая консолидация на основе сходства сигнальных средств связи наряду с их изолирующей функцией способствует ускорению микроэволюционных преобразований. Развитие внутри- и межвидовых дифференцировок по акустическому принципу наиболее существенно в условиях симпатрического видообразования.

В различных филогенетических ветвях насекомых широкое распространение получило использование опорного субстрата в качестве акустического канала связи. Этому, очевидно, предшествовало возникновение виброрецепции. Она, по-видимому, зародилась на самых начальных фазах формирова-

ния класса насекомых и совершенствовалась как средство ориентации в процессе их адаптации к наземному образу жизни. Естественный отбор благоприятствовал повышению надежности функционирования и чувствительности виброрецепторов, так как этим достигалась лучшая защита от врагов и хищников, приближение которых во многих биологических ситуациях порождает усиление колебаний твердой опоры. Наличие высокочувствительных виброрецепторов послужило предпосылкой для возникновения акустической связи, минуя затраты на образование специализированных звуковых аппаратов. Обладателям виброрецепторов, используемых исходно в системе пространственной ориентации, было необходимо и достаточно сформировать инстинкты упорядоченного механического воздействия на субстрат в соответствии с биологической ситуацией. Совершенствование этой связи сопряжено с повышением стереотипности вибрационных сигналов и адекватности реагирования на них.

Сигнализация, основанная на использовании опорного субстрата для генерации и передачи звуковых колебаний, обладает высокой эволюционной пластичностью. Она детерминируется возможностями быстрых преобразований поведенческих адаптаций под влиянием изменений условий среды обитания и/или образа жизни. Однако объем информации, передаваемой посредством воздействия на опорный субстрат, имеет значительные ограничения по принципам ее кодирования. Оно возможно лишь в продолжительности воздействия на опору, в количестве и частоте следования вибрационных импульсов. Отличия по спектральной структуре сигналов не могут иметь информационного значения из-за высокой изменчивости резонансных свойств природных субстратов. Изменчивость их физических свойств порождается преимущественно нестабильностью метеорологических условий, влияющих на насыщение водой или высушивание, уплотнение или разрыхление и т.п. Это не только препятствует использованию спектрального кодирования информации, но и снижает надежность связи. В некоторых ситуациях применение опорного субстрата в качестве акустического канала связи ограничивается или полностью исключается. По указанным причинам невозможно повышение надежности связи по субстрату за счет развития селективной чувствительности к узкому спектральному диапазону сигнальных звуковых колебаний.

Ограниченные возможности повышения надежности и экономичности связи при использовании опорного субстрата побуждали развитие независимых от него механизмов генерации и передачи акустических сигналов. Конвергентно в разных филогенетических ветвях класса насекомых получили развитие специализированные звуковые аппараты, функционирующие по принципу трения или соударения дополнительных экзокутикулярных структур, расположенных на теле насекомых и их

локомоторных органах. Для восприятия акустических колебаний, распространяющихся по воздуху, используются фонорецепторы, отличающиеся по локализации на теле, но сходные по принципу функционирования. Сходство основано на использовании в качестве первичных преобразователей акустических колебаний тонких кутикулярных мембран, находящихся в натянутом состоянии. Натяжение обеспечивается специализированными структурами или органами, не имеющими по первичной (основной) функции отношения к фонорецепции. Колебания мембран под действием звуковых волн возбуждают нервные клетки. Они контактируют с мембранами непосредственно или через промежуточные структуры. Минимизация энергозатрат на связь и повышение ее надежности достигается прогрессирующим сближением диапазонов генерируемых и воспринимаемых акустических колебаний.

Поскольку система акустической связи независимо от уровня ее организации наследственно запрограммирована [3, 5], то отбор благоприятствовал стабилизации механизмов генерации и восприятия акустических сигналов. Этим обеспечивалось повышение надежности внутривидовых акустических коммуникаций. Индивидуальные отличия по структуре сигналов снижают эффективность связи, увеличивая затраты времени и энергии на реализацию акустического взаимодействия. Однако возникновение групповых отличий выступает в качестве изолирующего фактора, ускоряющего становление внутривидовых дифференцировок.

Развитие акустической сигнализации в направлении возрастающей специализации, конкретные воплощения которой отличаются в разных филогенетических ветвях класса насекомых, обеспечило им высокую надежность связи. Наряду с этим в филогенетически молодых ветвях насекомых в развитии акустических коммуникаций доминирует принцип мультифункциональности. У бурно прогрессирующих представителей надсемейства пчелиных генерация звука развивалась как дополнительная функция летального аппарата. Его основные морфологические структуры используются для генерации звуков с широко изменяющейся спектрально-временной структурой. Такими возмож-

ностями не обладают даже самые совершенные звуковые аппараты насекомых, сформировавшиеся в процессе их специализации.

Для восприятия низкочастотных сигналов у пчел получили развитие быстроадаптирующиеся трихоидные сенсиллы. Они обеспечивают близкую связь, что необходимо для быстрого взаимодействия в густонаселенном пчелином жилище. Повышению надежности внутривидовых коммуникаций способствует восприятие трихоидными сенсиллами низкочастотных электрических колебаний. Они генерируются вместе со звуками летальным аппаратом и другими локомоторными органами. Акустическая система связи у пчел позволяет им передать большой объем информации за счет возможности кодирования во временной структуре (длительность, количество и частота следования звуковых импульсов) и частотно-амплитудном спектре. Пчелами используется также частотно-амплитудно-временное кодирование звуковых сигналов, чем повышаются их помехоустойчивость и надежность связи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Морозов В. Занимательная биоакустика. М.: Знание, 1987. 208 с.
2. Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1981. 256 с.
3. Еськов Е.К. Акустическая сигнализация общественных насекомых. М.: Наука, 1979. 209 с.
4. Еськов Е.К. Акустическая сигнализация насекомых. М.: Знание, 1979. 63 с. (Сер. биол.; № 2).
5. Еськов Е.К. Этология медоносной пчелы. М.: Колос, 1992. 336 с.
6. Еськов Е.К. Фонорецепторы медоносной пчелы // Биофизика. 1975. Т. 20. С. 646–651.
7. Попов А.В. Акустические поведение и слух насекомых. Л.: Наука, 1985. 256 с.

* * *

Евгений Константинович Еськов, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки и техники РФ, академик и почетный член Нью-Йоркской академии наук, зав. кафедрой экологии Академии пчеловодства (г. Рыбное, Рязанской обл.). Автор более 300 научных работ, в том числе шести монографий.