

УДК 595.727:591.157

(с) 1994г. А.В.ПРИСНЫЙ

**ОКРАСКА И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ У ТЕТРИГИД (ORTHOPTERA, TETRIGYDAE)**

Палеарктические тетригиды в целом весьма однообразны по морфологическим признакам. В то же время, их окраска отличается широкой изменчивостью и в характеристиках группы для ее описания обычно употребляется выражение: "преобладание землистых тонов". Для отдельных видов известен высокий уровень полиморфности рисунка передне-спинки. Отмечается также высокая степень криптической окраски этих насекомых (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Авакян, 1968; Подгорная, 1983). Действительно, шероховатая скульптура поверхности кутикулы в сочетании с окраской от светло-серой и соломенно-желтой до темно-бурой делают тетригид плохо заметными на поверхности почвы, где они обитают, однако, о функциональной стороне покровительственного типа окраски, как и о механизмах его формирования в локальных популяциях прямокрылых, существует больше предположений, чем аргументированных заключений.

Основным материалом для проведенных исследований служили природные популяции и коллекционные выборки тетрикса тонкоусого (*Tetrix tenuicornis* Sahlb.). Для получения сравнительных характеристик использованы выборочные сборы по короткоусому (*T. bipunctata* L.), узкому (*T. subulata* L.) и вдавленному (*T. depressa* Bris.) тетриксам. Полевые и лабораторные наблюдения и эксперименты проведены преимущественно в Белгороде и его ближайших окрестностях в 1985-89 годах. В коллекционный материал вошли выборки из Белгородской и Харьковской областей, Ставропольского края и Армении.

**ОКРАСКА ТЕТРИГИД**

Весь диапазон окрасок у вышеуказанных видов тетриксов определяется кутикулярным меланином (непрерывный ряд от светло-серого до черного, иногда с красноватым оттенком), гиподермальными биливердином (цвета близкие к коричневому), птерином (белый и желтоватый) и, возможно, оммохромом (черный) (Fuzeau-Breusch, 1972). В наиболее общих чертах окраска может представлять серию поперечных перевязей или продольных полос на верхней стороне тела, быть однородной, крапчатой или пятнистой. Тональность окраски верхней стороны тела переменнее, чем нижней и на темных субстратах особи могут окрашиваться по принципу "противотени". Для мезофильных, в соответствующих зонах, тетриксов узкого и вдавленного характерно более светлое окрашивание верха и более темное - низа. Бока тела чаще

имеют промежуточную тональность окраски. Тетрикс короткоусый в большинстве случаев имеет однородную темно-коричневую окраску. Условия обитания этого опушечного криптобионта однообразнее как по окраске субстрата, так и по гидротермическим характеристикам. Наибольшим постоянством отличается окраска тела у политопного мезофила тетрикса тонкоусого. В окрестностях Белгорода он встречается на широком диапазоне почвенных разностей - от меловых обнажений со скудной растительностью до черноземов с густым травяным покровом.

Тетриксы обитают на поверхности почвы и поэтому наибольшая функциональная нагрузка ложится на головную капсулу переднеспинку и внешнюю поверхность задних бедер. Именно с окраской и скульптурой этих открытых участков покровов связаны внутривидовая и межвидовая коммуникация и терморегуляция. Анализ закономерностей окрашивания покровов требует параллельного рассмотрения внешней и внутренней морфологии.

Головная капсула. Кутикула слабо шероховатая с высокими киями, покрыта сравнительно редкими светлыми зернышками. Цвет темени, обычно, не отличается от цвета прозоны переднеспинки. Лоб, щеки и виски окрашиваются более или менее однородно, а наличник и верхняя губа чаще имеют темный мелкопятнистый рисунок. Затемнена бывает и верхняя часть висков, где ко внутренней поверхности кутикулы прикрепляются приводящие жевательные мышцы.

Переднеспинка. Сейчас общепринято выделение в пределах переднеспинки прозоны и метазоны, разграничиваемых задней поперечной бороздой. Представляется более обоснованным терминами "прозона" и "метазона" обозначать переднюю и заднюю кутикулярные складки, отграниченные соответственно сзади и впереди передней и задней поперечными бороздами. Передний пластинчатый вырост переднеспинки прикрывает сверху и с боков затылочную часть головы, а задний - средне- и заднеспинку, основания надкрыльев, крылья и верхнюю сторону брюшка. Нижние (внутренние) кутикулярные пластинки выростов, в отличие от верхних, эластичны, прозрачны, однородны по толщине, не имеют пигментов и выраженных скульптурных образований. Между поперечными бороздами заключена мезозона переднеспинки по протяженности соответствующая собственно полости переднегруди. Здесь изнутри у кутикулярных складок прикрепляются мышцы головы и передних конечностей (рис. 1). По боковым киям проводится граница между диском и боковыми лопастями переднеспинки.

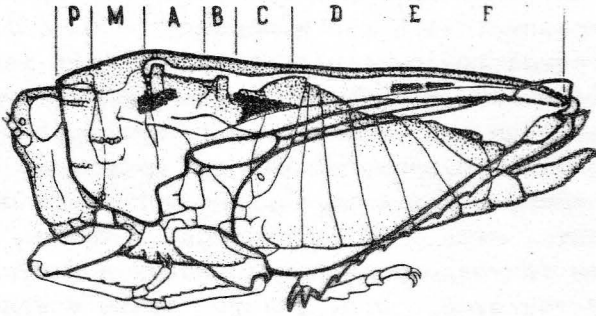
В пределах диска прозоны с каждой стороны от срединного кия выделяются два участка (обозначение участков по зонам - в соответствии с рисунком 2): P1, прилегающий к внутреннему кию, у темноокрашенных особей тетрикса узкого может быть белым или коричневым, а у тонкоусого, короткоусого и вдавленного в нашем материале - всегда коричневый; P4, прилегающий к внешнему кию, у тетриксов узкого и тонкоусого - белый или коричневый, а у короткоусого и

сдавленного - коричневым. Боковые лопасти в прозоне лишь у темных особей тетрикса узкого могут быть белыми; у тонкоусого они светлые в случаях светлого окрашивания, по меньшей мере, передней половины тела. У остальных видов в имеющихся выборках боковые лопасти всегда темные: коричневые или бурые.

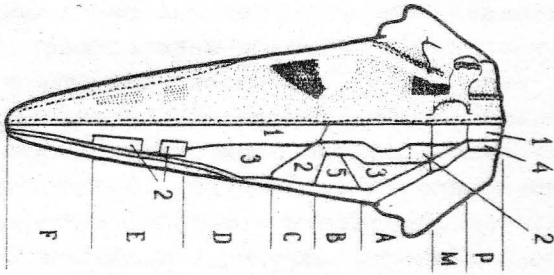
Диск мезозоны включает три участка: прилежащие к срединному (M1) и боковому (M4) килям и промежуточный (M2). Внутренний участок у тетрикса тонкоусого окрашивается так же как и в прозоне, у узкого - белый или коричневый, но не обязательно сходный с расположенным впереди, а у двух других видов он всегда коричневый или бурый. Окрашивание внешнего участка мезозоны, как правило, у всех рассматриваемых видов сходно с внешним участком прозоны. Промежуточный участок лишь у отдельных особей тетрикса узкого может быть светлым при темном окрашивании боковых лопастей, у светлоокрашенных особей тонкоусого этот участок почти всегда светлый. В остальных случаях он бурый или черный. Здесь ко внутренней поверхности присоединяются терго-коксовые мышцы переднегруды. В пределах метазоны участки, прилежащие к срединному килю (A1-F1), окрашиваются гиподермальными пигментами в бурые тона или белый цвет, или же кутикулярным меланином у однотонно серых особей. Снаружи от них расположены участки A2-C2, интенсивно окрашивающиеся в черный цвет меланином и оммохромом или в черно-бурый с замещением оммохрома биливердином, или же без участия гиподермальных пигментов в серые тона. На внутренней стороне этих участков прикрепляются терго-коксовые мышцы средне- и заднегруды. Участок B5, расположенный перед C2, может окрашиваться или в "фоновые" цвета, или в белый, или же быть недоокрашенным. Наконец, в задней части метазоны могут развиваться два или более черных пятен (E2), аналогичных предыдущим, под которыми расположена вершина брюшка.

Развитие каждого из вариантов окраски в выделенных участках (1-5), независимо от зоны (P-F), сопровождается развитием определенного типа микроскульптуры кутикулы (рис.3). Так, мелкозернистая гладкая и мелкозернистая бугорчатая с пигментированными зернами диаметром 20-30 мкм характерны для участков 3 и, в меньшей степени, - 2, 1 и 5; зернистая гладкая и бугорчатая с непигментированными зернами диаметром 30-50 мкм - для участков 1 и 3, 5, 2; гладкая с неокрашенными сливающимися зернами диаметром 70-100 мкм - для участков 5; килевая структура - цепочки тесно сближенных зерен - формирует все кили переднеспинки; столбчатая структура, образованная интенсивно меланизированными столбиками диаметром около 5 мкм, встречается только на участках - 2 в случае развития здесь черных пятен. Примечательно, что сходные сочетания окраски и скульптуры наблюдаются на надкрыльях крылатых настоящих саранчовых из групп ксерофилов и открытых геофилов.

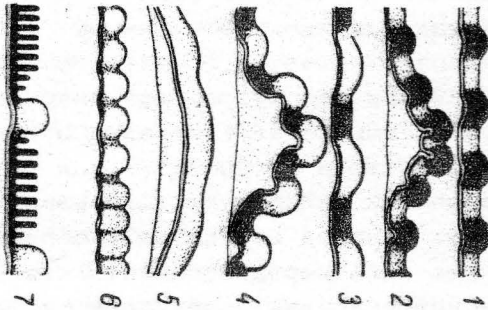
Согласно классическим представлениям, одна из важнейших функ-



1



2



3

ций окраски "покровительственного" типа - создание маскирующего эффекта как способа защиты от хищников с цветным зрением, прежде всего птиц. В числе основных механизмов формирования такого типа окраски предполагается эффект выедания некриптических особей. В рамках данного исследования получены три группы фактов, позволяющие усомниться в действительности указанного механизма, по крайней мере применительно к тетригидам. Во-первых, уже личинки младших возрастов, при изменчивости тональности окраски от 3 до 9 балла (по 10-балльной шкале), имеют индекс криптичности (ИК), то есть отношение баллов тональности окраски покровов и субстрата, близкий к единице. Во-вторых, криптические микропопуляции тетрикса тонкоусого с редким 3-им баллом окраски существуют и в тех биотопах, где насекомоядные позвоночные животные почти отсутствуют. В-третьих, при максимальных значениях плотности микропопуляций тетрикса тонкоусого не более 10 особей на кв. м и потенциальной изменчивости ИК от 0,3 до 3,0, количество частиц, соизмеримых с размерами тела особей этого вида (3-10мм) и с таким же диапазоном ИК, на почвах 3-9 баллов тональности, в среднем, по разным значениям индекса, составляют от 16 до 560 на кв.м. При этом, плотность частиц с ИК 0,3-0,9 превышает в каждом случае 200шт. на кв.м с максимумом на 0,5, а частиц с ИК больше 1,1 не достигает 125 шт. на кв.м с минимумом на 2,7. Размещаемые на таких площадках разноокрашенные тетриксы, оказываются незаметными при беглом осмотре поверхности почвы, но все они могут быть сравнительно легко обнаружены когда зона поиска (поле зрения) уменьшается примерно до 0,1 кв.м. На черно-белых снимках, наоборот, даже при меньшей зоне поиска сделать это бывает

---

Рис.1. Расположение выростов переднеспинки по отношению к другим частям тела у тетрикса тонкоусого (зоны диска переднеспинки (P-F) проецируются: прозона (P) - на голову; мезозона (M) - на внутренние органы, расположенные в полости переднегруди; метазона - на среднеспинку (A), заднеспинку (B и C), брюшные тергиты и придатки брюшка (D,E,F).

Рис.2. Схема окрашивания диска переднеспинки у тетриксов (P-F - зоны диска переднеспинки; 1-5 - поля диска переднеспинки).

Рис.3. Типы микроскульптуры и меланизации кутикулы и сопутствующие им гиподермальные пигменты у тетригид (1,2 - мелкозернистая гладкая (1) и бугорчатая (2) - в гиподерме биливердин или пигмент отсутствует; 3-5 - зернистая гладкая (3) и бугорчатая (4), крупнозернистая гладкая (5) - в гиподерме биливердин или птерин; 6 - килевая - в гиподерме птерин или пигмент отсутствует; 7 - столбчатая - в гиподерме оммохром или биливердин).

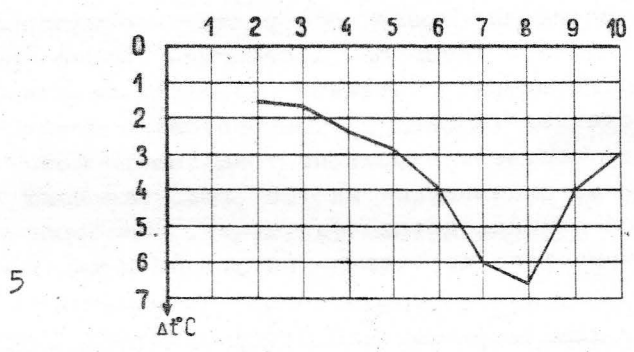
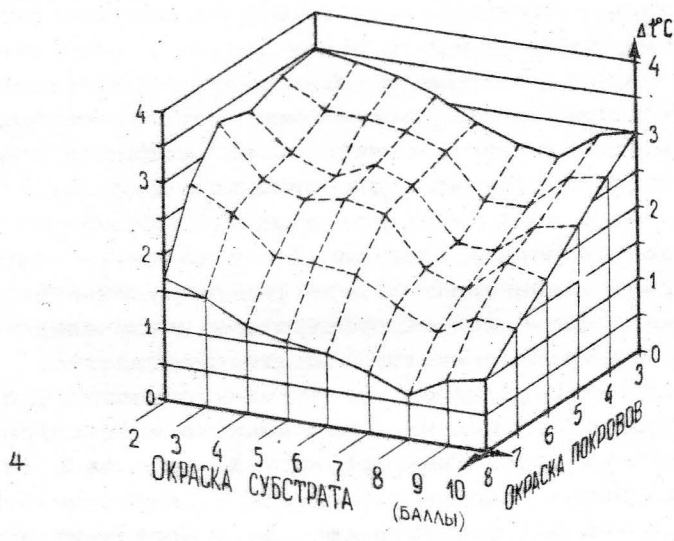
весьма затруднительным. Видимо, криптицизм как явление следует рассматривать не в плане механизма прямой защиты от хищников с цветным зрением, но скорее в плане психологии зрительного восприятия человека. Сказанное, впрочем, не исключает значения, например, птиц как фактора, способствующего поддержанию некоторого оптимального типа окраски покровов в популяции жертвы. Настоящее исследование и представляет собой попытку выяснить физиологический смысл совпадения тональности окраски покровов и субстрата у саранчовых на примере одного из политопных видов тетригид - тетрика тонкоусого.

#### НЕКОТОРЫЕ ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КУТИКУЛЫ ТЕТРИГИД

Известно, что пигментация кутикулы у насекомых имеет важное значение для пассивной терморегуляции. обстоятельный обзор публикаций по этой проблеме дан Р.С. Ушатинской (1987). В то же время ведущее положение в терморегуляции собственно окраски покровов, как и соотношения цвета покровов и окружающего фона, подвергались сомнениям (Шванвич, 1949; Gynn, 1942). Неясным остается соотношение в используемом экзогенном тепле теплового действия света и нагреваемого субстрата. В связи со сказанным, представлялось важным оценить роль кутикулы как преобразователя энергии света в тепловую энергию.

В лабораторных экспериментах изучались светопроницаемость и теплопродукция разноокрашенных покровов тетрика тонкоусого при их освещении. Искусственными источниками света создавалась освещенность в 50000 и 6000 люкс, что соответствует уровню освещенности, создаваемой солнечным светом при отражении его от мела (3 балл) и чернозема (8 балл). Площадь светового пятна на кутикуле ограничивалась диафрагмой и составляла 0,5 и 1,0 кв.мм, чем обеспечивалось дифференцированное снятие характеристик с разных участков изолированных фрагментов покровов и предотвращался нагрев оборудования. Фоновая освещенность не превышала 100 люкс. Температура воздуха поддерживалась на уровне 17-18 градусов. Уровень освещенности измерялся кремниевым фотоэлементом. Изменения температуры в экспериментах регистрировались термостолбиком и отдельной нихром-константановой термопарой. Снятие показаний производилось с включенного в схему гальванометра М1032. Чувствительность датчиков составляла 10 люкс и 0,025 градусов.

Установлено, что одноцветная кутикула 3 балла тональности пропускает 4,5-10% света, нагреваясь при этом на 0,15-0,25 градусов выше фоновой температуры. Кутикула 8 балла пропускает света в два раза больше (9-20%) и нагревается в два раза сильнее (0,25-0,50 градусов). Для разноокрашенных участков кутикулы одной и той же переднеспинки с белой перевязью и черными пятнами светопроницаемость и нагревание также неодинаковы: на участке светлой перевязи (3 балл) светопроницаемость 14-30%, нагрев - 0,12-0,27



градусов; на участках черных пятен со столбчатой кутикулой - 2-10% и 0,87-1,0 градусов (что равнозначно нагреву термопары при ее прямом освещении); на коричневом "фоне" (5 балл) - 9-25% и 0,20-0,50 градусов. Вариации значений связаны с изменениями в рамках эксперимента освещенности и размера светового пятна. Потери тепла не учитывались.

Освещенность, создаваемая рассеянным светом, на уровне поверхности почвы на меловых обнажениях и на черноземе отличается почти на порядок. Поэтому следует ожидать нагрева светлых особей на светлом субстрате большего, чем темных особей на темном субстрате в условиях естественного освещения. Подтверждение этому получено в эксперименте с нагреванием разноокрашенных - от 3 до 8 балла - сухих тел тетрикса тонкоусого на градиенте условно ненагреваемого субстрата (бумага тонированная тушью) от 2 до 10 балла. Здесь нагрев тел с ИК=1 уменьшается от 3,4 градуса в варианте 3/3 до 0,6 градуса в варианте 8/8 (рис.4). В качестве общих закономерностей выступают увеличение нагрева тел при уменьшении степени их пигментации на одном и том же субстрате и увеличение нагрева одних и тех же тел при отклонении тональности субстрата от 8-го балла. Эколого-физиологический смысл указанных зависимостей становится понятнее при сопоставлении их с закономерностями нагрева при освещении естественных почвенных разностей: от мела до чернозема. Здесь при увеличении тональности от 3 к 8 баллам температура почвы растёт от 1,7 до 6,5 градусов (рис.5). Поскольку в эксперименте использовалась сухая почва, то увеличение балла ее тональности до 10 требовало подмешивания древесного угля, что и привело к уменьшению ее нагрева до 3,0 градусов. Освещение разноокрашенных тел тетрикса на естественных почвенных разностях показало совпадение уровня нагрева светлых (3 балл - 2,0 градуса) и темных (8 балл - 2,1 градуса) на соответствующих по тональности фонах. При этом, температура светлых оказывается на 1,5 градуса выше температуры почвы, на которой они находятся, а темных, наоборот, ниже на 2,7 градуса. Повторение того же эксперимента, но с частичным погруже-

---

Рис.4 - Изменения температуры сухих разноокрашенных тел тетрикса тонкоусого при освещении их на бумажном фоне различной тональности (от светло-серого - 2 балл до черного - 10 балл) в течение 10 сек. (освещенность 6000 люкс, фоновая температура 18 градусов).

Рис.5. Изменения температуры почв разной тональности окраски (2-10 баллов) при экспозиции на свету (6000 люкс) в течение 1 мин. (фоновая температура 18 градусов).



нием тел тетриков в почву, показало дополнительное повышение температуры светлых на 0,3-0,4 градуса, а темных - на 0,9-1,0 градуса. Характерно, что светлоокрашенные тела на темном субстрате нагревались сильнее, чем темные на 1,2 градуса, а темные на светлом - еще слабее, чем светлые - на 0,5-0,7 градусов. Наконец, отмечено, что при освещении тел через светофильтры (КС 13, ОС 13, ЖС 18, ЗС 1, СС 2, ФС 6) на светлой почве нагрев их в соответствующих фильтрах участках спектра практически одинаковый, а на темной почве нагрев существенно выше в красной части спектра. Такие данные позволяют предположить, что светлый и темный типы окраски у тетрика тонкоусого определяют различные механизмы прогрета: первый - большей частью связан с видимыми лучами прямого и рассеянного света, а второй - с тепловыми лучами света и нагретой почвы.

#### КРИПТИЧНОСТЬ И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

В районе проведения исследований субстраты представлены широким диапазоном окраски (цвета и тональности) и структуры. Тональность окраски определялась по 10-балльной шкале с помощью карточек дозированной закраски. Аналогично определялась и тональность окраски покровов тетриков. За крайние варианты приняты: 1 - чистый писчий мел; 10 - древесный уголь. Естественные почвенные различия и покровы тетриков имеют одинаковый диапазон тональности окраски: от 3 до 8 балла, хотя изредка встречаются особи 2 и 9 баллов, что соответствует в реальных условиях сухим обнажениям мела и влажному чернозему. Характерными для местообитаний тетрика тонкоусого являются пятнистые субстраты, например, мохово-травянистый (7 балл), фрагментарный покров меловых (3 балл) или песчаных (4 балл) участков.

Как показывают выборки по 15-20 особей, в микропопуляциях тетрика тонкоусого в разных местообитаниях и в разное время сохраняется высокий уровень криптической: ИК варьирует от 0,96 до 1,0 на почвах 3-8 баллов с марта по сентябрь. В то же время доля особей с расчленяющим типом окраски существенно ниже в ранневесенних выборках и в выборках со светлых почв, т.е. в условиях с разреженным или несформировавшимся растительным покровом и, следовательно, большим уровнем и равномерностью освещенности поверхности почвы.

Согласно наблюдениям, уже личинки 1-3 возрастов (в августе-сентябре) придерживаются "своего" фона. При испугивании их на пятнистом субстрате, они в течение 1-2 минут прыжками и переползанием передвигаются до тех пор, пока не достигнут его. Можно полагать, что здесь имеет место активный выбор субстрата по тональности.

В солнечную погоду светлые особи, перенесенные на горячий темный участок почвы, ищут тень, а темные особи на мелу почти всегда остаются на солнце. Если солнце закрывается облаком, светлые особи заползают в углубления почвы или перемещаются на более

темные микроучастки, а темные - обычно, слегка закапываются или же заползают в углубления и трещины почвы. При перегреве на открытой, лишенной растительности, освещенной солнцем площадке, и светлые, и темные особи непрерывно прыгают. В вечерние часы, когда солнце склоняется к горизонту, тетрикссы закапываются в почву: в мае-июне уже после 19 часов они вообще не обнаруживаются на поверхности и выходят снова только утром, после 9 часов. Регулярное закапывание обуславливает налипание пылевидных почвенных частиц на кутикулу. Поэтому часто оказывается, что светлые особи на мелу имеют собственную окраску, например, не 3-го, а 4-5-го балла, что, тем не менее, все-таки должно обеспечивать лучший нагрев их в солнечных лучах на прохладном субстрате из-за теплового переизлучения лучше нагреваемой сухой минеральной пыли при одновременном снижении светопроницаемости покровов в условиях большей освещенности. Одновременно, запыление черных пятен со столбчатой скульптурой уменьшает их теплопродукцию.

Может ли окраска покровов изменяться в течение индивидуальной жизни тетрикссов? Кутикулярный меланин по мере накопления вызывает потемнение окраски - это процесс постепенный, но во время линьки кутикула обесцвечивается скачкообразно. Развитие гиподермальных пигментов идет также постепенно, но в определенных участках покровов вид пигмента определяется альтернативно и, видимо, на генетической основе. Быстрые изменения окраски наблюдаются при изменении влажности в местообитании: увеличение влажности вызывает потемнение покровов и наоборот. Физиологические изменения тональности окраски достигают почти 1 балла в течение нескольких минут, а онтогенетические - 1-2 баллов на каждом из возрастов.

Среди механизмов, участвующих в развитии криптического эффекта на уровне микропопуляций, прежде всего обозначим следующие:

1. Преимущественная гибель контрастирующих с фоном особей от регулярно действующего биотического фактора, например, хищников с "цветным" зрением;

2. Преимущественная смертность контрастирующих с фоном особей от насекомоядных и патогенных организмов из-за нарушения активности, вызванного сбоем в терморегуляции;

3. Преимущественное размножение особей, способных эффективно регулировать температуру своего тела, а следовательно, постоянно активных и достигающих зрелости в оптимальные сроки;

4. Способность к онтогенетическому и физиологическому изменению окраски;

5. Высокий уровень полиморфизма по окраске в сочетании со способностью особей к активному выбору соответствующего по окраске субстрата.

Применительно к популяциям тетрикса тонкоусого, серьезные возражения встречает лишь первый из названных механизмов. Например, в меловом карьере площадью более 20 га обитает немногочисленная, но устойчивая микропопуляция "белой" морфы (3-й балл). Из насекомых хищников с "цветным" зрением здесь в июле кормится зук-галстучник. В этот период на цветущих растениях в массе появляются крупные антофильные двукрылые и бабочки. Они составляют основную корм зуйка, в погадках которого, кроме того, обнаружены остатки жулици и сенокосцев. Активные же фазы тетрикса в середине лета в карьере не встречаются: взрослые заканчивают откладку яиц и погибают в июне, а личинки отрождаются в августе.

Следует ли на основании сказанного считать, что у тетрикса терморегуляция - одна из основных функций окраски? Утвердительным ответом на вопрос могли бы послужить случаи активного нарушения криптической тетриксами в неблагоприятном фототермическом режиме. Были поставлены эксперименты по свободному выбору фона в различных условиях освещения. Использовались "ненагреваемые" бумажные контрастные субстраты (белый-черный) и градиент "нагреваемого" субстрата (мел-чернозем) в ограниченном пространстве.

На контрастном бумажном фоне, предварительно охлажденные до 4 градусов, тетрикси двух групп окраски (3-5 и 6-8 баллов) сначала в течение 12-15 минут прогреваются на белом фоне, затем перемещаются на черный, остывают, распределяются по участкам фона: светлые - на белом, темные - на черном, через 3-4 минуты снова перемещаются на белый, прогреваются 5-6 минут и вновь перемещаются на черный участок. Выключение "греющей" лампы провоцирует перемещение тетрикса на белый фон и практически без остановок хаотическое движение с более или менее равномерным распределением по всей площадке. Повторение условий эксперимента сопровождается полным повторением схемы поведения. Не влияет на поведение и периодическое поворачивание площадки на 180 градусов. При освещении только белой половины площадки на ней остаются светлые тетрикси, а темные - перемещаются на черную. Если же освещается только черное поле, то через некоторое время здесь собираются и темные и светлые особи.

В эксперименте по поведению тетрикса на естественных почвенных разностях на площадке диаметром около 30 см из мела и чернозема был подобран градиент тональности от 1 до 9 баллов. В пределах этой площадки обозначено три зоны: светлая - 1-3 балла; средняя - 4-6 баллов; темная - 7-9 баллов. Тональность окраски в группе тетрикса (9 особей) - от 2-го до 8-го балла.

Предварительно охлажденные тетрикси размещены в одну линию в центре средней зоны. Согреваясь под солнечными лучами, они в течение 2-3 минут распределяются по всей средней зоне. Затенение площадки вызывает быстрое их перемещение в темную зону, где особи темной группы (7-8 балл) закапываются в почву, оставляя открытой

верхнюю сторону тела. Новое освещение площадки, после непродолжительного периода согревания особей и прогрева почвы, приводит к обратному движению: сначала к концентрации в средней зоне, а в дальнейшем к общему смещению в светлую сторону.

Величину отклонений индекса криптической от единицы в процессе терморегуляционных перемещений оценивали в аналогичном эксперименте. Предварительно охлажденных тетриков распределили по зонам в контрастном отношении к фону. Значения ИК составили: в светлой зоне - 2,7; в средней - 0,8; в темной - 0,4. По мере согревания в солнечных лучах и тепловом излучении почвы тетрики занимают "свои" зоны и их ИК выравниваются: 1,0; 0,9; 0,9. Затенение площадки вызывает общее смещение особей на более темные ее участки и, соответственно, уменьшение значений ИК: в светлой зоне тетриков нет; в средней - 0,7; в темной - 0,8. Через несколько минут после устранения тени начинается обратное перемещение тетриков на более светлые участки. Через 5 минут значения ИК по зонам составляли 1,3, 1,1 и 0,9, через 10 минут - 1,2, 1,5 и 1,1, а через 20 минут они соответствуют исходным - 1,0, 0,9 и 0,9.

Поведенческие эксперименты однозначно подтверждают выводы из физических: на одном и том же субстрате светлые особи нагреваются сильнее, чем темные; одинаково окрашенные особи сильнее нагреваются на более темном субстрате (при равных прочих условиях). Для терморегуляции тетриков важны светоотражательная способность и нагревание в солнечных лучах почвы или иного субстрата в местах их обитания. Отклонения от закономерности (при постоянной освещенности сильнее нагревается более темный субстрат) легко компенсируются способностью к развитию "теплотворных" черных пятен и "теплозащитных" белых пятен, перевязей и полос.

На светлых почвах, а это большей частью меловые обнажения, растительность, как правило, разреженная, что резко увеличивает освещенность при слабом нагреве самого субстрата. Поэтому здесь терморегуляция базируется, в первую очередь, на использовании суммарного светового потока. На темных почвах (черноземах) с низким коэффициентом отражения света и, обычно, густым травостоем на первый план выступает использование длинноволновых лучей, испускаемых нагретым субстратом, и красной части спектра солнечного света. Дифференциация прогрева отдельных частей тела достигается разнообразием окраски и микроскульптуры отдельных участков покровов.

Основными механизмами использования экзогенного тепла для достижения температурного комфорта у тетригид, как следует из приведенных результатов исследований, являются морфофизиологический и эко-этологический. Они включают в себя: развитие определенного варианта окраски и скульптуры покровов в онтогенезе; физиологические "оперативные" изменения окраски; изменения окраски и скульптуры покровов при налипании на них пылевидных частиц субстрата; переме-

щения по отношению к уровню освещенности и температуры субстрата; заползание на выступающие предметы; охлаждающие прыжки. Покровительственное соотношение тональности окраски покровов и субстрата обеспечивает температурный комфорт в некоторых типичных условиях обитания, но оно не является обязательным и постоянным в меняющихся условиях.

#### Список литературы

Авакян Г.Д. Строение саранчовых. Биология и экология. Семейство *Tetrigidae*//Фауна Армянской ССР. Насекомые прямокрылые. Саранчовые. -Ереван, 1968. -С. 17-30.

Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Введение. Семейство *Tetrigidae*//Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. -М.-Л., 1951. -Ч.1. -С.5-131, 270-288.

Подгорная Л.И. Прямокрылые насекомые семейства *Tetrigidae* (*Orthoptera*) фауны СССР. -Л.: Наука, 1983. -95с.

Ушатиная Р.С. Терморегуляция в классе насекомых//Вопросы экологической физиологии насекомых. -М.: Наука, 1987. -С.5-46.

Шванвич Б.Н. Значение окраски для насекомых//Курс общей энтомологии. -М.-Л.: Советская наука, 1949. -С.451-467.

Fuzeau-Breash S. Pigments and color changes//Ann. Rev. Entomol. -1972. -V.17. -P.403-424.

Gunn D.L. Body temperature in poikilothermal animals//Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. -1942. -V.17. -P.293-314.

Белгородский государственный  
педагогический институт

A.V.PRISNIY

#### COLOURING AND TEMPERATURE CONTROL OF REPRESENTATIVES OF THE TETRIGYDAE FAMILY (ORTHOPTERA)

*Bjelgorod State Teachers Training Institute, Russia*

#### S u m m a r y

As a result of the investigation of colouring and temperature control of representatives of the *Tetrigidae* family it was found out that a protective correlation of the colouring hue of the cover and substrate ensures temperature comfort in some typical habitats, but they are not obligatory or constant when the conditions of habitation are changing.