

Jerzy M. GUTOWSKI  
Zakład Lasów Naturalnych Instytutu Badawczego Leśnictwa,  
17-230 Białowieża  
e-mail: jgutowsk@las.ibl.bialowieza.pl

## WYDAWANIE DŹWIĘKÓW PRZEZ OWADY

SOUND EMISSIONS IN INSECTS

Wykład habilitacyjny

**Abstract.** *The paper presents the frame of sound emission organ. Different methods of sound generation (by vibration of membranes, by friction of differentiated parts – stridulation, by percussion on the substratum, by expulsion of a fluids, by vibration of appendages) in insects – including immature stages – were also described. Physical and biological parameters of these sounds and factors which condition these sounds were characterised. The relationship between the presence of stridulatory organ and insect systematic, and the hypotheses of generation of sound emission were presented. The importance of sound emission especially in the best singers (Gryllidae, Tettigonidae, Acrididae) was described. Different kinds of songs emitted by insects such as calling song, congregational song, pre-mating songs, rival's songs, disturbance song and protest song were characterised. Sound emissions by insects is a common phenomenon. There is a lot of different framed and different localised on insect body organs used for sound emission. Sound emission helps insects to frighten away rivals of their own species in female competition, to group individuals (in danger, near the food etc.) and to call individuals of different sex during courtship.*

**Key words:** *insects, morphology, sound emission, stridulation, acoustic behaviour.*

# 1. WPROWADZENIE

## 1.1. Postawienie problemu

Celem artykułu jest ukazanie dziedziny wiedzy, która bada zagadnienia wydawania dźwięków przez owady. Owady są dominującą grupą organizmów współczesnego świata i mają ogromne znaczenie w gospodarce leśnej. Stanowią 3/4 wszystkich gatunków zwierząt żyjących na Ziemi. Poznano dotąd ponad 1 mln gatunków owadów, a szacuje się, że może ich być wielokrotnie więcej. Co roku opisuje się setki nowych, i to nie tylko z mało poznanych obszarów tropikalnych, ale również ze strefy umiarkowanej. Niniejszy artykuł jest próbą odpowiedzi na następujące pytania: czy owady w ogóle wydają jakieś dźwięki? czy wszystkie owady? a może tylko nieliczne, jak pasikoniki, cykady i świerszcze, a inne są nieme? jak to robią?

Należałoby się zastanowić, czy emisja dźwięków jest tylko przypadkowa, a one same do niczego nie służą i są tylko ubocznym efektem ewolucji, czy też mają określone cele? Jeżeli odpowiedź na to ostatnie pytanie będzie pozytywna, to jakie? Czy dźwięki te służą do:

- odstraszenia drapieżców (w tym owadów, pajaków, ptaków, ssaków i człowieka),
- porozumiewania się osobników między sobą,
- nawiązywania kontaktu z odmienną płcią,
- odstraszenia rywali własnego gatunku w czasie zalotów,
- innych jeszcze celów – jakich?

Niniejszy artykuł oparto przede wszystkim na pracach DUMORTIER'a (1963, 1963a, 1963b).

## 1.2. Definicje

Dźwięk – zaburzenia falowe w ośrodku sprężystym, gazowym, ciekłym i stałym zdolne do wywołania wrażenia słuchowego, a także wrażenie słuchowe wywołane tym zjawiskiem. Dźwięk to zachodzące z odpowiednią częstością zmiany ciśnienia, na które reaguje organ słuchu. Słyszalne dla ucha ludzkiego ciśnienie akustyczne: 20  $\mu$ Pa - 20 Pa (0-140 dB), częstość: 16÷20 kHz.

Parametry dźwięku: ciśnienie akustyczne, częstość, amplituda, natężenie, barwa dźwięku, itd.

Głos – dźwięk wydawany przez ssaki i człowieka wskutek drgania strun głosowych w krtani, a także dźwięk wydawany przez ptaki, powstający wskutek drgań krtani dolnej.

Strydulacja (*stridulatio*) – wydawanie dźwięków przez pocieranie dwóch powierzchni, spotykane u owadów i innych bezkręgowców.

Dźwiękowe narządy – narządy służące do wytwarzania dźwięków; narządy strydulacyjne, a także drgające błony dźwiękowe (u cykad) poruszane mięśniami i rezonatory wzmacniające dźwięk. Inne sposoby wydawania dźwięków łączą się z lotem (np. terkot niektórych prostoskrzydłych). Dźwiękowe narządy występują zwykle u samców, ale posiadają je również samice, a nawet larwy i poczwarki niektórych gatunków.

### 1.3. Przegląd piśmiennictwa

Badania nad strydulacją prowadzono od dość dawna, jednak dopiero nowoczesna technika umożliwiła znaczący postęp w poznaniu zarówno morfologii narządów strydulacyjnych, jak i parametrów dźwięku. W Polsce jedynie kilka osób w całej historii badań entomologicznych zajmowało się tym problemem. KÉLER (1922) opisał aparat dźwiękowy u cetyńca większego, a NUNBERG (1950) i MICHALSKI (1961) prowadzili badania nad tym narządem u kornika sześćożębego. Ten ostatni zajął się niedawno również strydulacją u gatunków z rodzaju *Scolytus* Geoffroy (MICHALSKI 1996). Pewne informacje na temat zachowań strydulacyjnych u ryjkowca chowacza czterożębego zawarte są w pracy KOZŁOWSKIEGO (1991). Ponadto SZADZIEWSKI (1984) opisał narząd strydulacyjny u kopalnych muchówek (z bursztynu bałtyckiego, eocen). O wydawaniu dźwięków przez owady pisał również w popularnym ujęciu SZMIDT (1951). Niedawno ukazała się interesująca przeglądowa publikacja GÓRSKIEJ (1997), dotycząca wydawania dźwięków przez świerszcze i pasikoniki oraz interakcji z pasożytującymi na nich muchówkami. Krótkie wzmianki na ten temat zawierają też prace innych polskich autorów, m.in.: GRABOWSKI (1996), GRZEGORZEK (1996), KRZECZKOWSKI (1997), ŁABĘDZKI, SZMIDT (1987), STARZYK (1996).

Jednym z pierwszych badaczy zajmujących się dźwiękami owadów był żyjący w XII wieku Bolstatt (SZMIDT 1951). Istnieje bardzo obszerne, ale rozproszone piśmiennictwo na ten temat, dotyczące najczęściej wąskich zagadnień lub grup taksonomicznych. Próby syntezy tych informacji podejmowano kilkakrotnie, począwszy od końca XIX wieku (m.in. SWINTON 1881; GAHAN 1900; DUDICH 1920, 1921, 1921a, 1922; HASKELL 1961; TUXEN 1967; BAILEY 1991). Jednym z najlepszych podsumowań wiedzy na ten temat są opracowania DUMORTIER'a (1963, 1963a, 1963b). Bibliografię dotyczącą tego problemu zebrali M. FRINGS i H. FRINGS (1960).

Zastosowanie elektronicznego mikroskopu skaningowego oraz bardzo czułej aparatury rejestrującej dźwięki owadów, a także wykorzystanie komputerów do przetwarzania uzyskanych danych, pozwoliło w ostatnich latach na otrzymanie szeregu nowych informacji w tej dziedzinie. Szczególnie interesujące są prace

ukazujące możliwości zastosowania uzyskanej wiedzy do rozstrzygnięcia problemów ewolucji owadów, do budowania nowoczesnej systematyki (np. BREIDBACH 1986, 1988; PÉRICART, POLHEMUS 1990, REID 1995; SCHMITT 1985, 1991).

## 2. EMISJA DŹWIĘKÓW PRZEZ OWADY I EKOLOGICZNE ZNACZENIE STRYDULACJI

### 2.1. Wstęp

Na początku należy stwierdzić, że owady wydają dźwięki. Powszechnie znane są odgłosy wydawane przez koniki polne, cykady i świerszcze (na suchych, ciepłych łąkach). Różne dźwięki, dochodzące do nas z otoczenia nie są często kojarzone z owadami. Bywają one czasem bardzo donośne i wszechobecne w przyrodzie, nadając swoistego kolorytu łąkom, polanom, stepom i skrajom lasu w wiosenny lub letni wieczór.

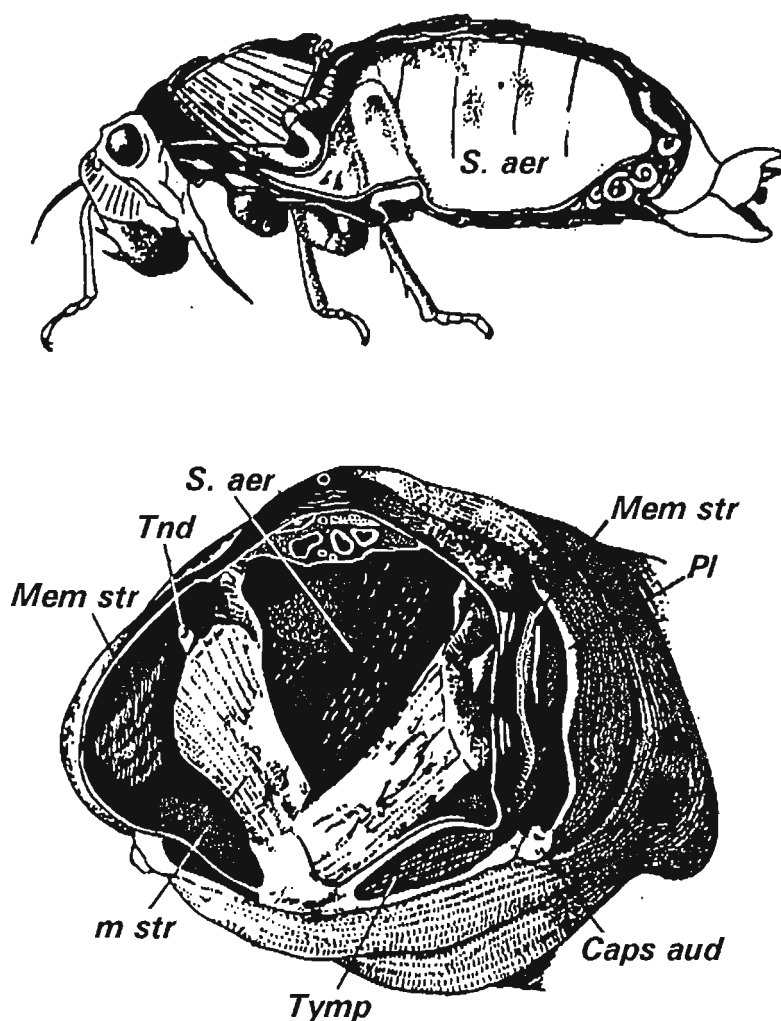
Poza podanymi przykładami, niewiele więcej może powiedzieć o dźwiękach wydawanych przez owady nawet przyrodnik. Raczej powszechne jest przekonanie, że owady (poza wymienionymi) milczą. Jednak wydawanie dźwięków przez tę grupę bezkręgowców jest powszechniejsze, niż się zdaje.

### 2.2. Sposoby powstawania dźwięków u owadów

Znanych jest 6 głównych sposobów powstawania dźwięków u owadów. Są to: drgania membran, pocieranie zróżnicowanych części ciała, bębnienie w podłoże, dźwięki związane z wydzielaniem substancji (gazów lub cieczy), wibracje przydatków i wydawanie dźwięków przez nieokreślone obszary ciała.

#### 2.2.1. Drganie membran

Jest to najwyżej uorganizowana i najbardziej skomplikowana forma emisji dźwięków wśród owadów. Znana jest jedynie u cykad *Cicadina* (*Homoptera*) i niektórych przedstawicieli motyli sówkowatych *Noctuidae*. W I segmencie odwłoka, na jego bokach, znajdują się sprężyste błony uruchomiane silnymi mięśniami. Wpuklanie i wypuklanie się tych membran powoduje powstawanie silnego dźwięku, wzmacnianego jeszcze rezonatorem, który tworzą worki powietrzne wypełniające prawie cały odwłok owada (ryc. 1).

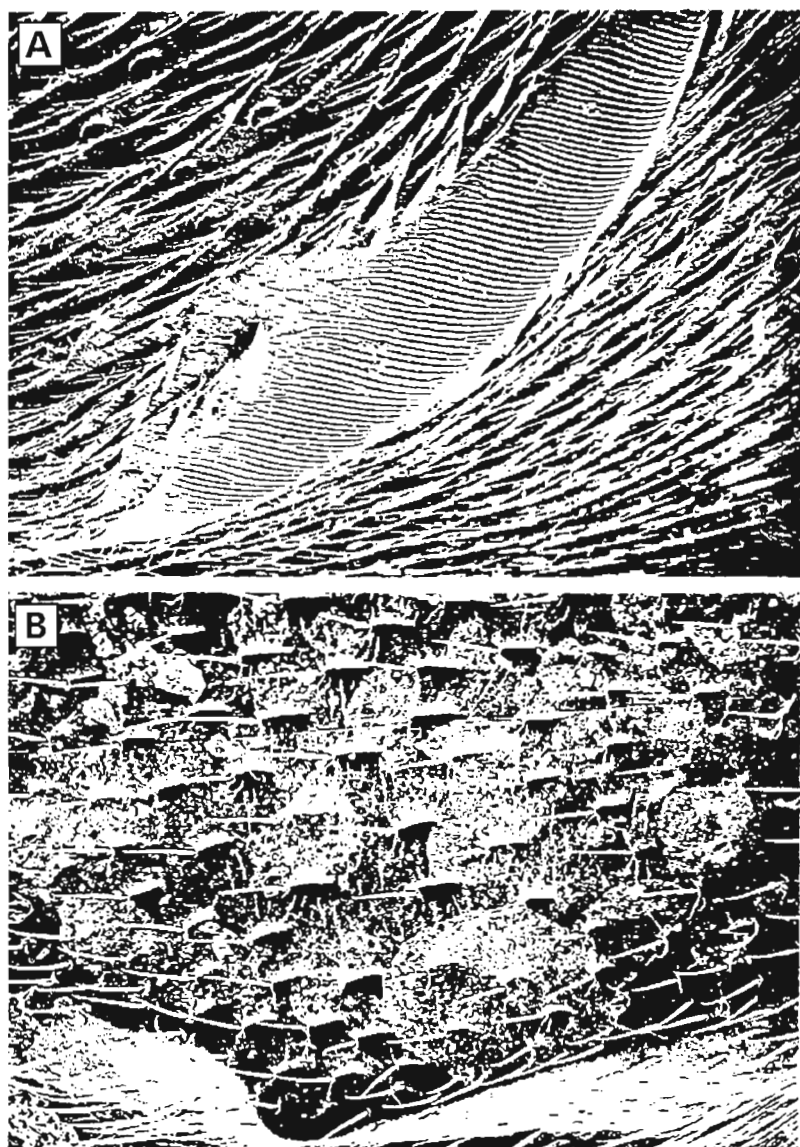


Ryc. 1. Aparat dźwiękowy piewików *Cicadidae*. A – przekrój podłużny przez ciało owada; B – otwarta część przednia odwłoka (S. aer – worek powietrzny, Mem str – błona dźwiękowa, PI – fałd przykrywający błonę dźwiękową, m str – mięśnie błony dźwiękowej, Tnd – ścięgna, Tymp – błona bębenkowa, Caps aud – puszka słuchowa) (wg Webera za SZWANWICZEM 1956)

Fig. 1. Stridulatory organ of *Cicadidae*. A – longitudinal section of the insect body; B – opened foremost part of abdomen (S aer – air sac, Mem str – membrana stridens, PI – fold covering of the tympanic membrane, m str – muscles of membrana stridens, Tnd – tendons, Tymp – tympanic membrane, Caps aud – audition capsule) (after Weber, in SZWANWICZ 1956)

### 2.2.2. Pocieranie zróżnicowanych części ciała (właściwa strydulacja)

Sposób ten jest najpowszechniejszy w świecie owadów. Organ strydulacyjny składa się z 2 podstawowych części: pars stridens (p. str.) (zwana tarełką lub pilnikiem), którą stanowi powierzchnia ciała owada pokryta różnymi szorstkimi strukturami (żeberka, zęby, rowki, grzebienie, włosy, itp.) zwykle nieruchoma oraz plectrum (pl.) inaczej skrobak, o postaci występu chitynowego, zęba, linii



Ryc. 2. Aparat strydulacyjny chrząszcza *Amblycerus eustrophoides* (Schaeff.) (Bruchidae). A – Fotografia metepisternum z mikroskopu skaningowego (SEM) ukazująca pars stridens; B – SEM środka wewnętrznej krawędzi tylnej nogi ukazująca plectrum (wg KINGSOLVER i in. 1993)

Fig. 2. Stridulatory apparatus of *Amblycerus eustrophoides* (Schaeff.) (Coleoptera: Bruchidae). A – Scanning electron micrograph (SEM) of metepisternum showing pars stridens. B – SEM of ventromesal margin of hind leg showing plectrum (after KINGSOLVER & al. 1993)



0.5 m/m

Ryc. 3. *Ehippiger ehippiger* (Fiebiger) ♂ (Orthoptera: Ehippigeridae). Podłużny przekrój przez pars stridens ukazujący pryzmatyczny kształt zębów (wg DUMORTIER 1963)

Fig. 3. *Ehippiger ehippiger* (Fiebiger) ♂ (Orthoptera: Ehippigeridae). Longitudinal section of the pars stridens showing the prismatic shape of the teeth (after DUMORTIER 1963)

zębów, itp., które drapią po pars stridens, powodując powstawanie skrzypiącego dźwięku (ryc. 2, 3). O zróżnicowaniu p. str. świadczą następujące liczby: u *Orthoptera* liczba elementów wynosi od 35 do 388, a długość p. str. – od 0,99 mm do 8,7 mm; u *Coleoptera* odpowiednio – 21-350 i 0,3-3,4 mm; u *Hymenoptera* liczba elementów wynosi od 30 do 180. Odległości między poszczególnymi elementami

są zwykle stałe. Jednak ich liczba nie jest jednakowa w ramach gatunku, np. u spuszczela domowego *Hylotrupes bajulus* (L.) wzrasta wraz z wielkością osobnika (BREIDBACH 1986 a).

Ostatnio interesujące studia nad narządami strydulacyjnymi u kózkowatych *Cerambycidae* przeprowadził niemiecki entomolog BREIDBACH (1986, 1986a, 1988). Stwierdził on, że niektóre parametry budowy p. str. są specyficzne nawet dla gatunków. Na podstawie budowy narządów strydulacyjnych próbuje on wnioskować o pokrewieństwach taksonów w ramach tej rodziny.

Przeгляд poszczególnych rodzajów narządów strydulacyjnych u wszystkich owadów przeprowadzono ze względu na umiejscowienie par stridens.

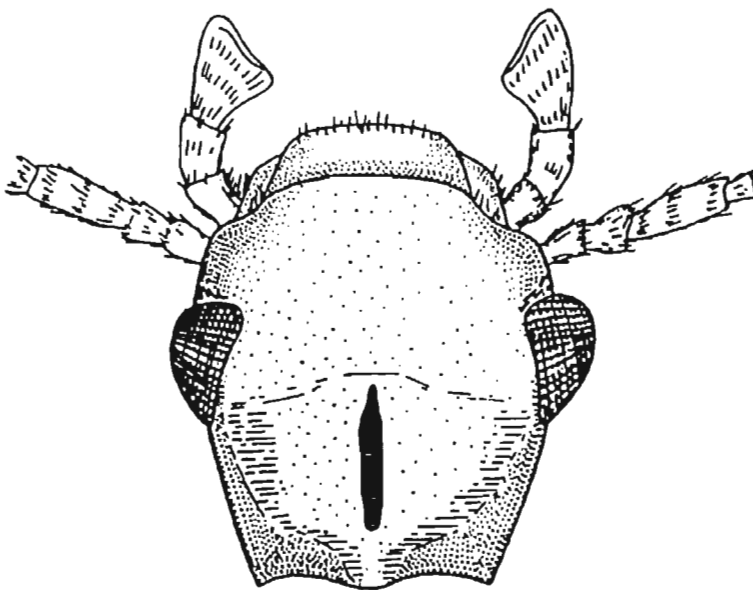
#### **Pars stridens umieszczone jest na głowie:**

– czułkowo-czułkowy sposób strydulacji. Rzadki sposób, znany u niektórych straszaków *Phasmida*; pl. i p. str. znajdują się na 3 członie czułków; -

– głaszczkowo-żuwaczkowy sposób. U niektórych prostoskrzydłych *Orthoptera*; p. str. na głaszczkach szczękowych, pl. na żuwaczkach;

– kłujkowo-stopowy sposób. U pluskwiaków z rodzaju *Corixa* Gffr.; poprzeczne bruzdy na nadustku są drapane przez ostre szczeciny na stopach;

– ciemieniowo-przedtułowiowy sposób. Znany tylko u *Coleoptera* – wiele przykładów (*Scolytidae*, *Tenebrionidae* (ryc. 4), *Nitidulidae*, *Endomychidae*, niektóre *Chrysomelidae* i in.); p. str. na ciemieniu, pl. na przedniej części przedplecza (od spodniej strony); czasem p. str. na dolnej stronie głowy (na gula) a pl. na prosternum (niektóre *Scolytidae*, *Anobiidae*, *Tenebrionidae*).

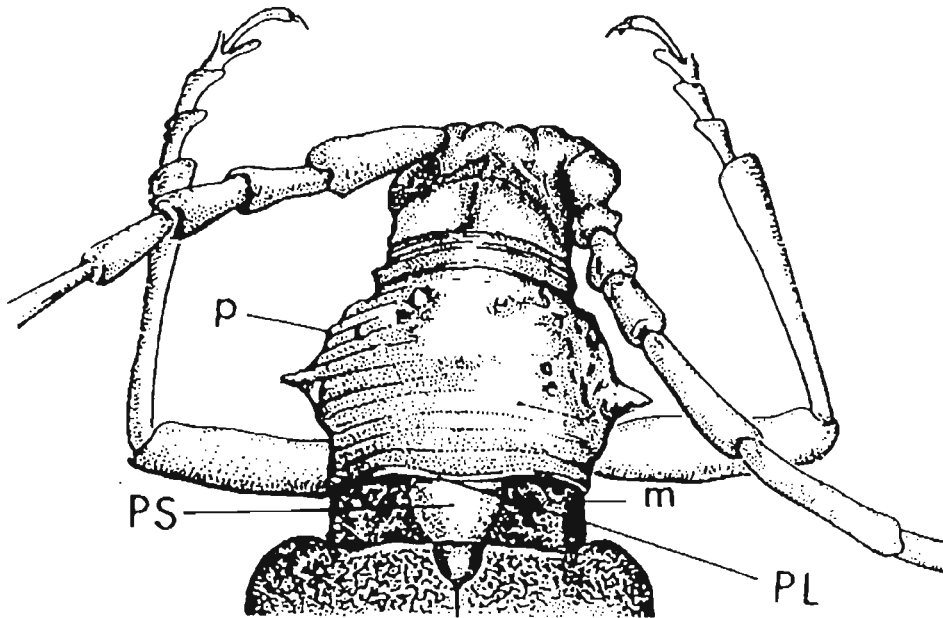


Ryc. 4. *Enoplopus velikensis* Pill. (Coleoptera: Tenebrionidae). Górna część głowy z widocznym pars stridens na ciemieniu (wg DUDICHA 1920)

Fig. 4. *Enoplopus velikensis* Pill. (Coleoptera: Tenebrionidae). Dorsal view of the head with visible the pars stridens on the vertex (after DUDICH 1920)

### Pars stridens na tułowiu:

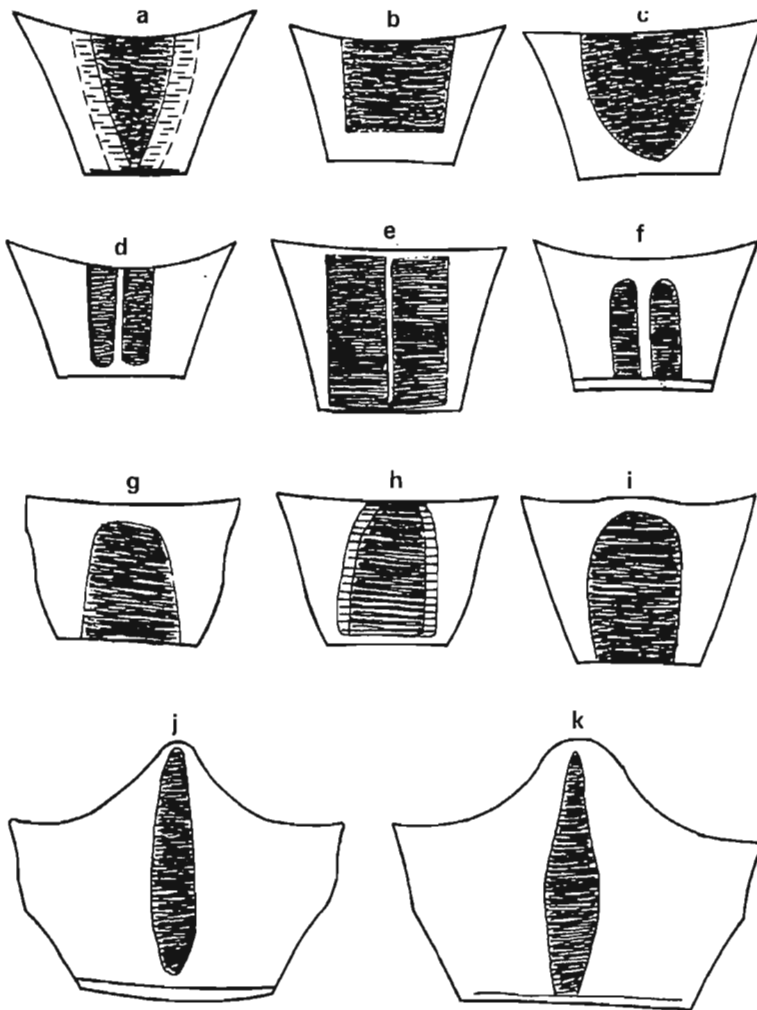
- przedpiersiowo-kłujkowy sposób. U różnych przedstawicieli *Reduviidae* i *Phymatidae* (*Heteroptera*); p. str. na przedpiersiu drapany jest przez ostry koniec kłujki;
- przedpiersiowo-śródpiersiowy sposób. U rodzaju *Serica* Mac Leay (*Melolonthidae*); na przedpiersiu jest występ (pl.), który trze o rowki p. str. usytuowane na śródpiersiu;
- przedpleczowo-udowy sposób. P. str. na boku przedplecza, pl. na końcu uda przedniej pary nóg; u niektórych *Bostrychidae* (rodzaj *Phonapate* Lesne);
- śródpleczowo-przedpleczowy sposób. Często spotykany u *Coleoptera*, głównie u *Cerambycidae* i *Chrysomelidae*; p. str. na śródpleczu, pl. na tylnej części pronotum (od dolnej strony) (ryc. 5, 6);
- zatułowiowe sposoby. Między innymi u *Arctiidae* (*Lepidoptera*) – dźwięki wydawane są podczas lotu, ale dokładny mechanizm powstawania nie jest poznany. U chrząszczy z rodziny strąkowcowatych *Bruchidae* – niedawno odkryte (KINGSOLVER i in. 1993) – p. str. na metaepisternum, a pl. na wewnętrznej powierzchni ud.



Ryc. 5. *Ergates faber* (L.) (*Coleoptera: Cerambycidae*). Głowa i przedplecze są pochylone ku dołowi aby pokazać zgrubienie śródplecza (pars stridens) (m - śródplecze, p - przedplecze, PL - plectrum, PS - pars stridens) (wg DUMORTIER 1963)

Fig. 5. *Ergates faber* (L.) (*Coleoptera: Cerambycidae*). The head and the pronotum are bent downwards to show the median swelling of the mesonotum (pars stridens) (m - mesonotum, p - pronotum, PL - plectrum, PS - pars stridens) (after DUMORTIER 1963)





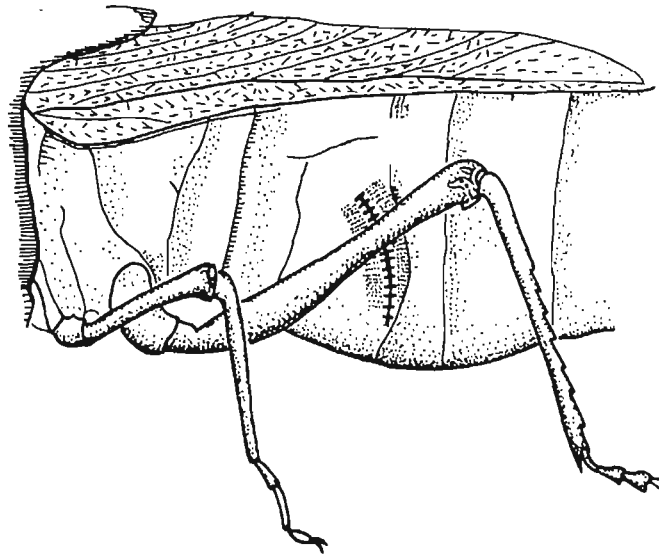
Ryc. 6. Kształt pars stridens u Cerambycidae: a – *Pyrrhidium sanguineum* (L.), b – *Phymatodes testaceus* (L.), c – *Hylotrupes bajulus* (L.), d – *Asemum striatum* (L.), e – *Saphanus piceus* (Laich.), f – *Arhopalus rusticus* (L.), g – *Clytus arietis* (L.), h – *Chlorophorus varius* (O. F. Müll.), i – *Plagionotus arcuatus* (L.), j – *Monochamus sartor* (Fabr.), k – *Morimus funereus* Muls. (wg MARCU 1930)

Fig. 6. The pars stridens shape of Cerambycidae: a – *Pyrrhidium sanguineum* (L.), b – *Phymatodes testaceus* (L.), c – *Hylotrupes bajulus* (L.), d – *Asemum striatum* (L.), e – *Saphanus piceus* (Laich.), f – *Arhopalus rusticus* (L.), g – *Clytus arietis* (L.), h – *Chlorophorus varius* (O. F. Müll.), i – *Plagionotus arcuatus* (L.), j – *Monochamus sartor* (Fabr.), k – *Morimus funereus* Muls. (after MARCU 1930)

### Pars stridens na odwłoku:

– odwłokowo-zapleczewy sposób. Znany tylko u 1 gatunku *Orthoptera*. P. str. na bokach I segmentu odwłoka pocierany jest przez małe ząbki (pl.) na tylnej krawędzi metanotum;

– odwłokowy sposób. Różne formy; m.in. u mrówek *Formicidae* – między stylikiem a dalszą częścią odwłoka (czasem są podwójne narządy strydulacyjne – u góry i u dołu odwłoka) – u *Mutillidae* (*Hymenoptera*), *Lymantriidae* (np. brudnica mniszka *Lymantria monacha* (L.)), *Noctuidae*; pocieranie struktur między poszczególnymi segmentami odwłoka;



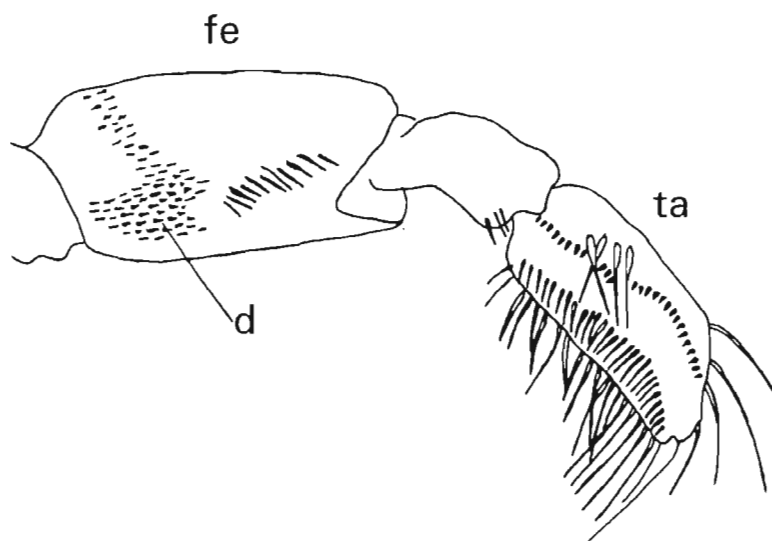
Ryc. 7. *Physemacris variolosa* L. (Orthoptera: Pneumoridae). Narząd strydulacyjny (wg DUMORTIER 1963)

Fig. 7. *Physemacris variolosa* L. (Orthoptera: Pneumoridae). Stridulatory organ (after DUMORTIER 1963)

– odwłokowo-goleniowy sposób. Kilka przypadków u *Heteroptera*, *Homoptera* (m.in. niektóre mszyce *Aphidae*) i *Orthoptera* – p. str. na jednym z segmentów odwłoka pocierany jest przez golenie tylnych nóg, na których są krótkie włoski;

– odwłokowo-udowy sposób. Na bokach odwłoka znajduje się p. str., a na wewnętrznej stronie ud - pl. – wiele *Orthoptera*, niektóre *Coleoptera* i *Heteroptera*. U *Aradidae* p. str. znajduje się na II sternicie odwłoka, a na tylnych udach pl. w postaci żeberka. Niektóre *Orthoptera* z rodziny *Pneumoridae* mają przy tym dodatkowo odwłok spełniający rolę skrzynki rezonansowej (ryc. 7). U *Cetoninae* p. str. jest na II i III sternicie odwłoka, u *Heteroceridae* – na I sternicie odwłoka;

– odwłokowo-pokrywowy sposób. P. str. znajduje się na jednym z odwłokowych tergitów w formie pojedynczego lub podwójnego bruzdkowania. Na tym samym poziomie na wewnętrznej stronie pokryw są powierzchnie z wyrostkami, zębami, żeberkami, itp. (pl.). P. str. bywa często na pygidium (*Chrysomelidae*). Dźwięki mogą być wydawane zarówno w powietrzu, jak i w wodzie (u chrząszczy wodnych). U znacznej liczby *Coleoptera* (*Hydrophilidae*, *Chrysomelidae*, *Tenebrionidae*, *Scarabaeidae*, *Geotrupidae*, *Carabidae*, *Curculionidae*, *Silphidae* i prawdopodobnie inne). Poza chrząszczami znany tylko u jednego przedstawiciela karaczanów *Blattodea*. Na przykład rohatyniec nosorożec *Oryctes nasicornis* (L.) ma p. str. na propygidium, a pl. na wewnętrznej krawędzi końca pokryw; podobnie żuki gnojowy *Geotrupes stercorarius* (L.) i leśny *G. stercorosus* (Hartm.); tym sposobem wydają też dźwięki: *Elaphrus* F. (*Carabidae*), *Cryptorrhynchus* Ill., *Gasterocercus* Lap. (*Curculionidae*), *Nicrophorus* F. (*Silphidae*), *Polyphylla Harris* (*Melolonthidae*) i inne;



Ryc. 8. *Corixa striata* L. (*Heteroptera: Corixidae*). Przednie nogi samca z ząbkowaną powierzchnią (d) na udzie (fe). Powierzchnia ta jest skrobana przez stopę (ta) przeciwnej nogi (wg v. Mitis 1936, w DUMORTIER 1963)

Fig. 8. *Corixa striata* L. (*Heteroptera: Corixidae*). Forelegs of the male with the dentated area (d) of the femur (fe). This area is scratched by the tarsus (ta) of the opposite leg (after v. Mitis 1936, in DUMORTIER 1963)

– odwłokowo-skrzydłowy sposób. Dość rzadki, p. str. na tergitech odwłoka, pl. na żyłkach skrzydeł II pary. U niektórych *Coleoptera* (*Passalidae*), *Heteroptera* (*Pentatomidae*) i *Diptera*.

#### **Pars stridens na nogach:**

– biodrowo-przedpiersiowy sposób. U *Heteroptera* (*Nepidae*) na biodrach przednich nóg p. str., a powierzchnia trąca znajduje się na wewnętrznej powierzchni z boku panewki biodrowej;

– biodrowo-zapierskiowy sposób. Typowy dla nadrodziny żukowatych *Scarabaeoidea*, występuje także u *Orthoptera*, które nie posiadają narządów strydulacyjnych na skrzydłach; na biodrach tylnych nóg są prążki (np. u *Geotrupes* Latr.), a drapie o nie tylna krawędź panewki biodrowej. Podobnie u kózki *Plagithmysus* Motsch., która posiada jeszcze 3 inne aparaty strydulacyjne;

– biodrowo-udowy sposób. U samców kilku gatunków przyłżeńców *Thysanoptera*, p. str. na zewnętrznej części z przodu bioder, pl. na krawędzi nasady ud;

– udowe sposoby. U kilku gatunków *Coleoptera* (*Caraboidea*, *Rutelidae*) i *Heteroptera* (*Corixidae*, *Notonectidae*). P. str. na udach są drapane przez inne części ciała (rys. 8);

– goleniowo-gębowy sposób. U jednego rodzaju *Heteroptera*. P. str. na goleni, a pl. na kłujce (rostrum).

### Pars stridens na skrzydłach 1 pary:

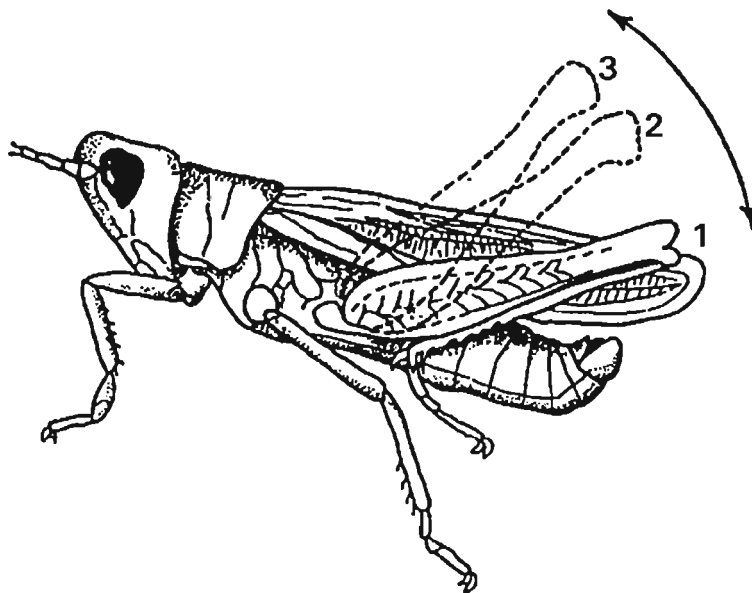
– pokrywowo-odwłokowy sposób. Dość rozprzestrzeniony wśród *Coleoptera*. P. str. na wewnętrznej powierzchni końca pokryw, pl. w postaci wyrostków, ząbków, itp., na górnej części odwłoka, zwykle na końcu – *Hygrobiidae*, *Curculionidae* (np. krytoryjek olchowiec *Cryptorhynchus lapathi* (L.), smoliki *Pissodes* spp.), *Scarabaeidae*, *Trogidae*;

– różne metody stosowane przez motyle, głównie u *Noctuidae*, np. u samców p. str. na żyłkach przedniej pary skrzydeł pocierany jest przez szczeciniastą stopę przednich nóg (także przez środkowe nogi, tylne, końce czułków). P. str. może być też pocierany przez wyrostki na tułowiu podczas lotu. Niektóre motyle wydają dźwięki przy nieobecności specjalnych strydulacyjnych narządów;

– pokrywowo-udowy sposób. Typowy dla szarańczowatych (*Acrididae*) (ryc. 9), także u niektórych chrząszczy. P. str. jest na bokach pokryw, a pl. na wewnętrznej powierzchni ud (np. u niektórych *Tenebrionidae*). Między innymi dylaż garbarz *Prionus coriarius* (L.) z rodziny kózkowatych pociera ostrym grzebieniem na tylnym udzie o zewnętrzną krawędź pokryw; u niektórych *Orthoptera* na udzie jest podłużny grzebień ząbków, które współpracują z jedną z żyłek zwaną vena radialis media (głównie samce). U szarańczy wędrownej *Locusta migratoria* L. udo ma podłużny gładki garb, za to na jednej z żyłek (vena intercalata) są drobne ząbki;

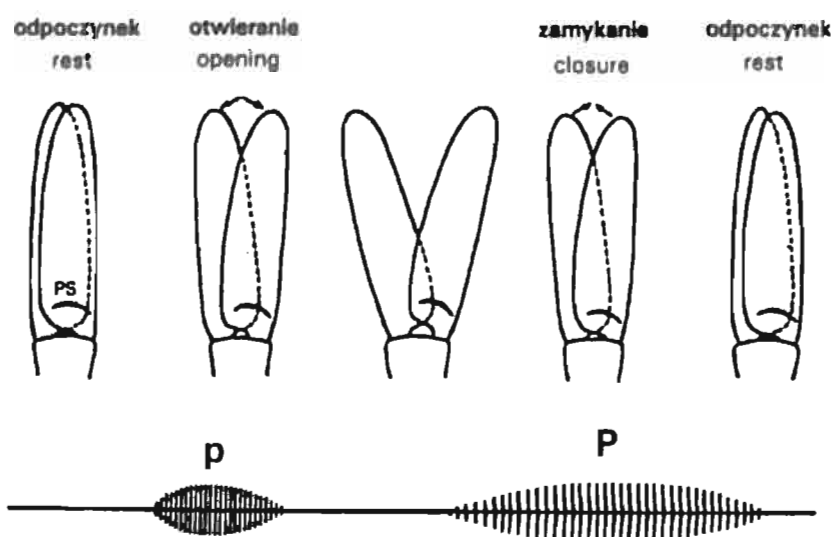
– pokrywowo-goleniowy sposób. Znany u *Acrididae* i *Pamphagidae* (*Orthoptera*);

– pokrywowo-pokrywowy sposób. Tylko u *Tettigonioidea* i *Grylloidea*. Na



Ryc. 9. Typowy ruch strydulacyjny przedstawiciela szarańczowatych *Chorthippus albomarginatus* (De Geer): 1 (odpoczynek), 2, 3, 2, 1 (wg Browna 1955, w DUMORTIER 1963a)

Fig. 9. Typical stridulatory movement of an acridid, *Chorthippus albomarginatus* (De Geer): 1 (rest), 2, 3, 2, 1 (after Brown 1955, in DUMORTIER 1963a)



Ryc. 10. Schematyczna analiza strydulacyjnego ruchu u pasikonków z oscylograficznym obrazem emitowanego wskutek tego dźwięku. P – główny ćwierk powstający przy zamykaniu pokryw, p – ćwierk powstający czasami przy otwieraniu pokryw, PS – pars stridens (wg DUMORTIER 1963a)

Fig. 10. Schematic analysis of a stridulatory movement in a *Tettigonidae* with oscillographic representation of the following sound emission. P – main pulse produced at the closure of the elytra, p – pulse sometimes produced at the opening of the elytra, PS – pars stridens (after DUMORTIER 1963a)

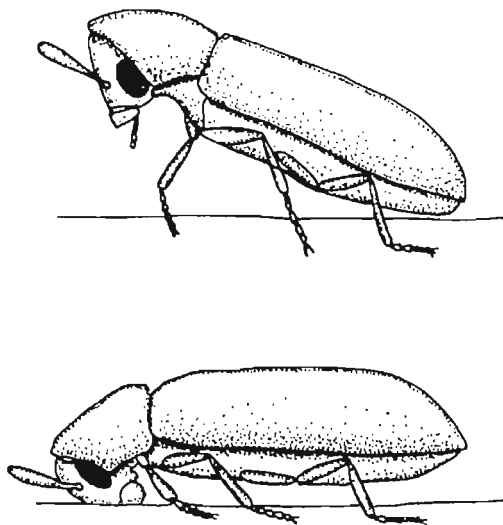
nasadowej części skrzydeł I pary na jednym skrzydle jest p. str., a na drugim pl. Podczas otwierania skrzydeł i zamykania (wibracja) następuje pocieranie i powstaje silny dźwięk (ryc. 10). U samców narządy te są silniej rozwinięte;

– skrzydłowo-pokrywowy sposób. Znany u niektórych *Coleoptera* (niektóre *Dytiscidae*, *Endomychidae*, *Erotylidae*) i *Orthoptera* (*Tridactylidae*). Na końcu pokryw, od spodu jest szorstka powierzchnia, która jest pocierana przez końcową część skrzydeł II pary (czasem trudno określić co jest p. str., a co pl.).

### 2.2.3. Bębnienie w podłożu

Emisja dźwięków poprzez bębnienie w podłożu nie wymaga najczęściej specjalnych struktur, jest jednak ważna z biologicznego punktu widzenia. Nie jest to sposób specyficzny tylko dla owadów, znany jest m. in. u myszy, królików i dzieciątów.

Wśród chrząszczy (*Coleoptera*) najbardziej znany jest przykład kołatków *Anobium pertinax* (L.), *Xestobium tessellatum* (Oliv.) i in. Ten drugi uderza głową i przedpleczem w koniec chodnika 7-8 razy na sekundę (“zegar śmierci”) (ryc. 11). U *Nothorhina punctata* (Fabr.) (*Cerambycidae* osobnik ustawia się między dwoma płytkami kory i wprawia swoje ciało w gwałtowną wibrację, uderzając w ściany szczeliny, w której siedzi. Powoduje to dźwięk przypominający ciche warczenie.



Ryc. 11. *Xestobium tessellatum* Oliv. ♀ (Coleoptera: Anobiidae). Stukający ruch głową (wg Gahan 1918, w DUMORTIER 1963)  
 Fig. 11. *Xestobium tessellatum* Oliv. ♀ (Coleoptera: Anobiidae). Tapping movement of the head (after Gahan 1918, in DUMORTIER 1963)

Gryzki (*Psocoptera*) uderzają odwłokiem (płytką subgenitalną) o podłoże, 5-6 razy na sekundę lub inaczej, w zależności od gatunku. Są to najmniejsi producenci dźwięków (2 mm długości).

Uderzanie głowami w grunt przez wojowników termitów (*Isoptera*) powoduje grupowanie się robotników. Dźwięk jest słyszalny na odległość 1-3 m.

Niektóre samce i samice szarańczowatych (*Orthoptera*) uderzają w podłoże stopami tylnych nóg w pewnej fazie ich seksualnego zachowania; temu pukaniu może towarzyszyć klasyczna strydulacja. Bębnienie odwłokiem jest rzadsze, ale też występuje u niektórych pasikoników. Wszystkie te przypadki wskazują, że sygnał, oprócz drogi powietrznej, przenoszony jest przez wibrację podłoża.

#### 2.2.4. Dźwięki związane z wydzielaniem substancji (gazu lub cieczy)

Wydzielanie powietrza z przedżołądka poprzez trąbkę u motyla trupiej główki *Acherontia atropos* (L.) powoduje powstawanie wysokiego, piszczącego dźwięku; przy wciąganiu powietrza – niskiego tonu. Niektóre *Diptera* i *Hymenoptera* wydają dźwięki wskutek wyrzucania powietrza przez przetchlinki lub otwory gruczołowe. U pewnych *Dytiscidae* powietrze jest wystrzeliwane przez pierwszą parę przetchlinek, czemu towarzyszy dźwięk. U pszczoł znane są różnorodne dźwięki (np. tkanie, tiukanie, kwakanie królowej), które powstają przez wyrzucanie powietrza przez przetchlinki podczas wibracji skrzydeł, bowiem nerwy, które kontrolują pracę mięśni skrzydeł powiązane z tymi, które są odpowiedzialne za otwieranie przetchlinek.

Wyrzucanie cieczy znane jest u *Orthoptera*, *Lepidoptera* i *Coleoptera*; np. u jednego przedstawiciela szarańczowatych wyrzucanie cieczy przez śródtułowiowe przetchlinki powoduje emisję dźwięku podobnego do zgniatania papieru; u motyli z rodziny *Arctiidae* – wydzielanie pianistej cieczy z gruczołów położonych na szczycie i bokach tułowia powoduje powstawanie ćwierkającego

dźwięku; niektóre chrząszcze (np. strzel *Brachinus* Weber z rodziny *Carabidae*) wystrzeliwiają z gruczołów analnych ciecz, zawierającą m.in. nadtlenek wodoru, która w zetknięciu z powietrzem powoduje cichą detonację.

### 2.2.5. Wibracje przydatków

U owadów występuje głównie wibracja skrzydeł, także wibracja czułek, np. u rodzaju *Phyllomorpha* Lap. (*Heteroptera*).

### 2.2.6. Wydawanie dźwięku przez nieokreślone obszary ciała owadów

Dźwięki, których mechanizm nie jest wyjaśniony albo emitowane są przez organy i regiony ciała nie przystosowane do tej roli:

– żuwaczkowe dźwięki, np. niektóre szarańczowate powodują powstawanie dźwięku końcami swoich żuwaczek,

– skrzydłowe dźwięki powstające podczas siedzenia owada, np. podczas składania i rozkładania skrzydeł u motyli (*Nymphalidae*); czasem przez wibrację skrzydeł i pokryw (np. niektóre *Acrididae*),

– skrzydłowe dźwięki emitowane podczas lotu (nie dotyczy to dźwięków pochodzących ze zwykłej wibracji skrzydeł), znane np. u niektórych *Orthoptera*, a używane jako sygnał akustyczny dla samic,

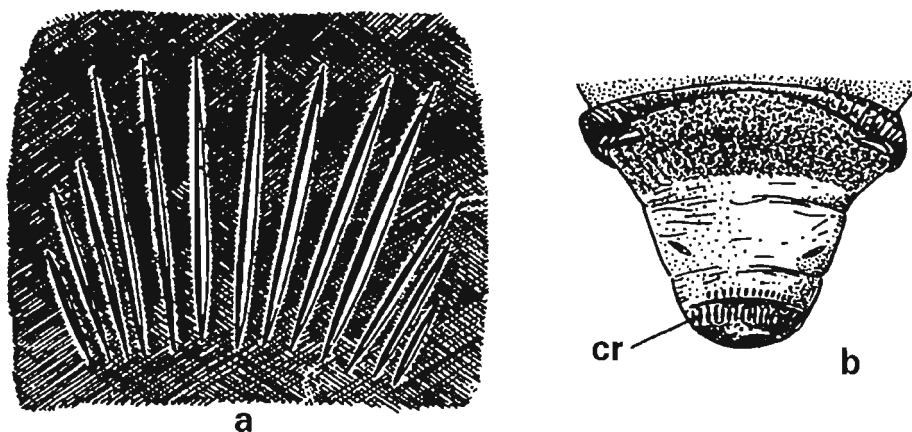
– inne, np. trzaski powstające podczas podskakiwania chrząszczy z rodziny sprężykowatych *Elateridae*.

## 2.3. Dźwięki wydawane przez stadia przedimaginalne

Wśród stawonogów dźwięki wydawane przez stadia przedimaginalne znane są tylko u owadów. Dźwięki wydają larwy, nimfy i poczwarki.

U larw *Scarabaeoidea* (*Coleoptera*) narządy strydulacyjne znajdują się na żuwaczkach oraz na maxillary stipes; u *Passalidae* i *Geotrupidae* na 3 parze nóg jest występ, który pociera o biodra środkowych nóg lub krętarz z prążkowaną powierzchnią; znane też u *Lucanidae* (*Lucanus* Scop., *Dorcus* Mac Leay, *Sinodendron* Hellw. i in.), *Dytiscidae* (*Cybister* Curt.). Stryduluje poczwarka *Oryctes rhinoceros* L. (segmenty odwłoka od I do VI mają narządy dźwiękowe), gdy jest niepokojoana. Aparat strydulacyjny zwykle jest różny u larw i imagines danego gatunku. Są gatunki, które strydulują tylko jako larwy (*Melolonthinae*, *Lucanidae*).

Interesujące, ale jeszcze nie do końca poznane jest zjawisko wydawania głośnych dźwięków przez larwy niektórych kózkowatych, np. żerdziankę Urussowa *Monochamus urussovii* (Fisch.), które autor zaobserwował w Puszczy Białowieskiej. Dźwięki te słyszalne są z odległości kilkunastu metrów i nie jest to



Ryc. 12. Narząd strydulacyjny poczwarki *Eligma hypsoides* Walk (*Lepidoptera: Noctuidae*). a – pierwsza część narządu w postaci krawędzi na wewnętrznej powierzchni kokonu, b – koniec odwłoka poczwarki z rzędem krawędzi (cr) na ostatnim segmencie (druga część narządu) (wg Hinton 1948, w DUMORTIER 1963)

Fig. 12. Pupal stridulatory organ of *Eligma hypsoides* Walk (*Lepidoptera: Noctuidae*). a – first part of the organ in the form of crests on the inner surface of the cocoon, b – end of abdomen of the pupa showing the row of crests (cr) on the last segment (second part of the organ) (after Hinton 1948, in DUMORTIER 1963)

tylko odgłos wygryzania przez larwę chodnika w drewnie. O podobnym zjawisku dla gatunku *Tetrorea cilipes* White donosi z Nowej Zelandii TOWNSEND (1959).

Szczękaniem żuwaczkami jest dość pospolite u gąsienic *Sphingidae* i *Saturniidae* (*Lepidoptera*); inne sposoby, to np. pocieranie chitynowymi zębami na końcu odwłoka o liście, którymi się odżywiają.

Poczwarki wydają dźwięki 4 sposobami:

- przez szybkie uderzenia odwłokiem w substrat do którego są przyłączone,
- przez poruszanie odwłokiem, na którego segmentach są rowki i wyrostki pocierające o siebie (np. u *Lymantria* Hübner),
- poruszanie bardzo długą trąbką po ostrym poprzecznym nacięciu na 5 segmencie odwłoka (*Hesperidae*),
- pocieranie odwłokiem uzbrojonym w specjalne grzebienie o wewnętrzne ściany kokonu, na którym są podłużne bruzdy (ryc. 12); niezwykle jest to, że gąsienica, której poczwarka będzie miała tylko pl. buduje dla siebie p. str. na kokonie.

*Orthoptera* wydają żuwaczkowe dźwięki; stwierdzono również emisję bardzo cichego dźwięku przez poruszanie tylnymi nogami w ruchu strydulacyjnym, mimo nieobecności tegoż aparatu.

Innym przykładem jest larwa jednego z gatunków ważek *Odonata*, która posiada na odwłoku grzbieto-brzusze prążki. Poruszanie odwłokiem powoduje pocieranie o tylne uda i emisję dźwięku. Z kolei poczwarka jednego z gatunków *Ichneumonidae* wydaje dźwięk słyszalny na kilka metrów. Larwa szerszenia



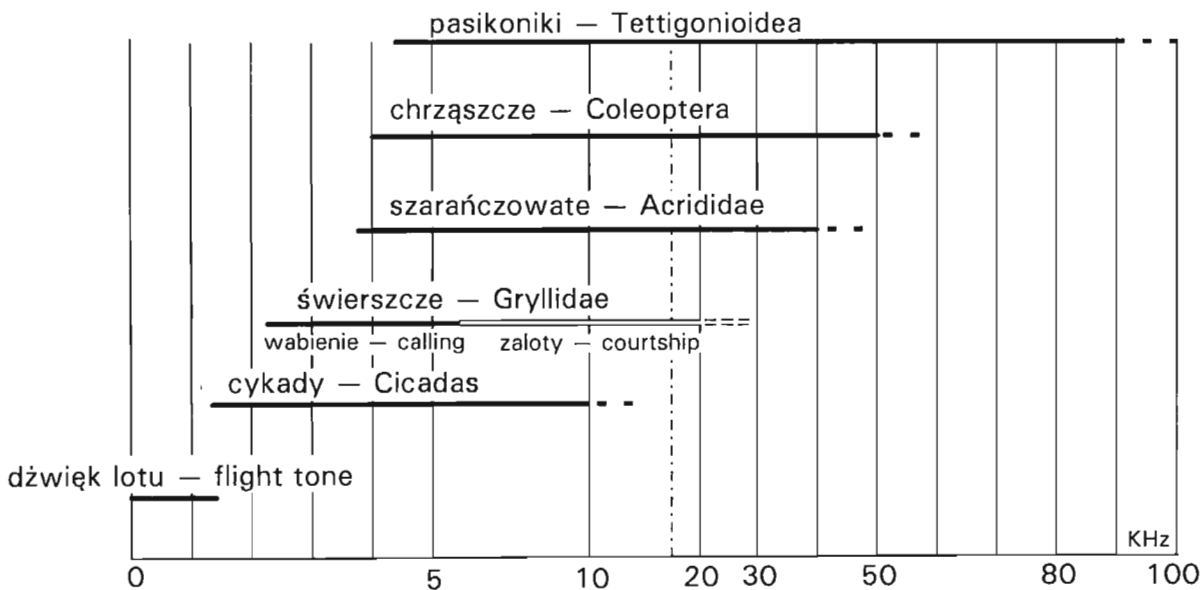
*Vespa crabro* L., gdy jest głodna, emituje dźwięk przez pocieranie części głowowej o ściany komórki, w której żyje.

## 2.4. Charakterystyka dźwięków emitowanych przez owady

### 2.4.1. Parametry fizyczne dźwięków

Częstość dźwięków wydawanych przez owady obejmuje zakres od 0 do 100 kHz (ryc. 13). Zależy to od grupy systematycznej i gatunku, a w ramach gatunku od temperatury, wieku osobnika, fazy rozwoju i behawioru (np. królowa pszczoły miodnej w stanie dziewiczym wydaje dźwięk o częstości 180 Hz, a tuż przed kopulacją 350-380 Hz). Dźwięki wielu owadów są słyszalne dla ludzkiego ucha tylko w części. Na przykład u mrówek większość gatunków wydaje ultradźwięki. Można stwierdzić, że obecność wysokich częstości wśród dźwięków emitowanych przez owady jest bardzo częsta, szerokość spektrum częstości jest bardzo duża i zmienna, a u *Orthoptera* są 3 główne typy częstości, charakterystyczne dla poszczególnych nadrodzin (*Grylloidea*, *Tettigonioidae*, *Acridoidea*).

Intensywność dźwięku (ciśnienie akustyczne) jest różna dla poszczególnych gatunków owadów. U szarańczowatych natężenie dźwięku mierzone w odległości 30 cm od owada wynosiło (w zależności od gatunku) od 30 do 50 dB, u świerszcza



Ryc. 13. Spektralna charakterystyka dźwięków owadów. Kropkowana linia wyznacza granicę pomiędzy dźwiękami i ultradźwiękami dla ludzkiego ucha (wg Dumortier 1963a)

Fig. 13. Spectral characteristics of insect sounds. The dotted line indicates the limit between sonic and ultra-sonic range for the human ear (after Dumortier 1963a)

domowego z odl. 60 cm – 47 dB, szarańczy wędrowniej w odl. 10 cm – 35 dB, pasikonika zielonego z odl. 1 m – 95 dB (a w szczycie nawet do 110 dB), co jest porównywalne do ryku lwa z odległości kilku metrów. Nie jest to czymś wyjątkowym, bowiem u wielu owadów większość energii jest włożona w dźwięk niesłyszalny dla ludzkiego ucha. U motyla trupiej główki natężenie dźwięku mierzone z odl. 5 cm wyniosło 65 dB, u niektórych cykad – 94 dB.

Modulacja amplitudy jest powszechnie znana u owadów z powodu pulsującego sposobu powstawania dźwięków. Zmiany częstości też mają miejsce, chociaż są bardziej charakterystyczne dla kręgowców.

Sygnaly przejściowe są zanikającymi dźwiękami, bardzo krótkotrwałymi, które nakładają się na sygnał główny; powstają na początku i na końcu stabilnego sygnału i przy wszelkich gwałtownych zmianach parametrów dźwięku. Są bardzo częste w przyrodzie.

#### 2.4.2. Parametry biologiczne dźwięku

Poniżej zdefiniowano podstawowe pojęcia służące do określania parametrów biologicznych dźwięku.

Puls (impuls; ang. pulse) – emisja dźwięku będąca rezultatem jednego przesunięcia plectrum po pars stridens.

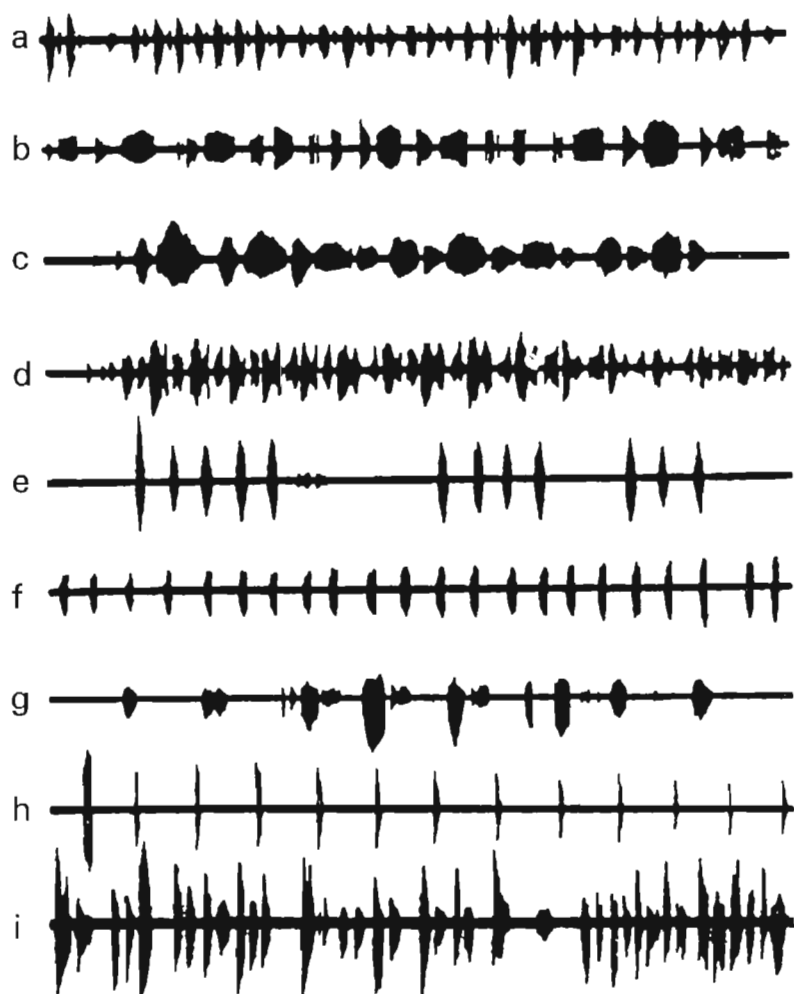
Ćwierk (cykanie; ang. chirp) – seria pulsów (powtarzanie kilkakrotnie podstawowego ruchu) połączonych ze sobą czasowo; od następnego oddzielone są wyraźną przerwą (ryc. 14).

Tempo pulsu (tętno; ang. pulse rate) – liczba pulsów na sekundę (w uregulowanej pieśni, warunkach).

Puls trwa różnie u różnych owadów, np. u *Orthoptera* od kilku ms aż do 630 ms. Ćwierk może składać się tylko z 1 pulsu, regularnie powtarzanego (częste wśród owadów), albo też ze zgrupowanych pulsów. Np. u świerszcza polnego *Gryllus campestris* L. ćwierk składa się z 3 pulsów, u turkucia podjadka *Gryllotalpa gryllotalpa* (L.) – z 20 pulsów. Czasem u niektórych gatunków pulsy nie są rozdzielone i ćwierk trwa wiele sekund, a nawet kilka minut, co nazywane jest trelem. Niektóre ćwierki trudno sklasyfikować gdyż są nieregularne, np. najpierw krótkie, później coraz dłuższe lub nieuporządkowane. Wiele owadów ma bardzo długi okres aktywności strydulacyjnej; wydatkują przy tym wiele energii. U świerszcza polnego np. w ciągu 4 h i 20 min. naliczono 42000 strydulacji; u *Lilioceris lili* (Scop.) – w ciągu 0,5 h było ponad 13,5 tys. strydulacji.

Dźwięki wydawane przez owady są bardzo różne, od cichych skrzypów, szumów, trzasków do bardzo głośnych pisków, trel i melodyjnych pieśni. Przykładowo dźwięki pewnego jawańskiego piewika porównywane są z rykiem osła, a południowo- amerykańskiego – ze świstem parowozu.

U *Orthoptera* generalnie emisja dźwięku występuje przy ruchu zamykającym; w kilku przypadkach emisja jest obserwowana przy obu kierunkach – podwójny



Ryc. 14. Oscyloskopowe ślady dźwięków zaniepokojenia różnych owadów: a – *Omophron labiatum* (Coleoptera: Carabidae), b – *Monochamus titillator*, c – *Acanthocinus nodosus*, d – *Enaphalodes rufulus* (Col.: Cerambycidae), e – *Tropisternus collaris* (Col.: Hydrophilidae), f – *Hybosorus illigeri* (Col.: Scarabaeidae), g i h – *Dasymutilla occidentalis* ♂, i – *D. lepeletieri* ♀ (Hymenoptera: Mutillidae) (wg MASTERS 1980)

Fig. 14. Oscilloscope traces of anxiety stridulations of various insects: a – *Omophron labiatum* (Coleoptera: Carabidae), b – *Monochamus titillator*, c – *Acanthocinus nodosus*, d – *Enaphalodes rufulus* (Col.: Cerambycidae), e – *Tropisternus collaris* (Col.: Hydrophilidae), f – *Hybosorus illigeri* (Col.: Scarabaeidae), g and h – *Dasymutilla occidentalis* ♂, i – *D. lepeletieri* ♀ (Hymenoptera: Mutillidae) (after MASTERS 1980)

puls u *Tettigonioides*. U *Grylloidea* prawe skrzydło nakrywa lewe, u *Tettigonioides* odwrotnie. Oba skrzydła mają p. str. i teoretycznie strydulacja byłaby możliwa przy odwrotnej pozycji. W naturalnej populacji bardzo mała liczba okazów ma odwrotną pozycję skrzydeł.

Tylko część p. str. jest efektywnie wykorzystana (zwykle około 20-50%). Oprócz fal dźwiękowych, które rozchodzą się w powietrzu, powstaje też rezonans pokryw, sygnały chwilowe itp. Wiele jest jeszcze tajemnic związanych z parametrami dźwięku.

Wzrost temperatury powoduje przyspieszenie tempa ćwierku, ale także tempa pulsów według funkcji liniowej, czasem inaczej. Jest to skutek działania prawa Van't Hoffa w mięśniach owadów poruszających aparaty strydulacyjne. Wraz z temperaturą wzrasta zwykle prędkość przesuwania pl. po p. str., a więc w konsekwencji i częstość. U jednego z przedstawicieli *Homoptera* częstość wynosi 121 Hz przy temp. 25°C, a 153 Hz przy 41°C.

## 2.5. Biologiczne aspekty narządów emitujących dźwięk

Aparaty strydulacyjne są przeważnie dodatkiem do istniejących narządów. Pl. jest zwykle umieszczone tak, aby jego mechaniczna skuteczność była jak najlepsza.

Uwzględniając przynależność systematyczną wyróżnia się u owadów trzy kategorie:

1) typowo strydulujące grupy, jak *Orthoptera* i *Homoptera*. Wszystkie nadrodziny *Orthoptera* mają narządy strydulacyjne, rodziny bez aparatów są rzadkie. Podobnie jest u *Homoptera*, szczególnie u *Auchenorrhyncha*. Obserwuje się dużą homogeniczność narządów w obrębie tych grup. U *Orthoptera* pokrywowo-pokrywowy sposób jest charakterystyczny dla nadrodzin *Tettigonioidea* i *Grylloidea*, podczas gdy pokrywowo-udowy – dla *Acridoidea*.

2) strydulujące okazjonalnie, jak *Coleoptera*. U chrząszczy nie ma już takiej stałości jak u poprzednich grup. Obserwuje się wiele lokalizacji narządów strydulacyjnych i wiele sposobów emisji dźwięków. Szacuje się, że około 10% *Coleoptera* stryduluje, tj. około 400 rodzajów (bez *Cerambycidae*, z których prawie wszystkie strydulują). Często u jednego gatunku występują 2 różne typy narządów strydulacyjnych (czasem nawet 4). Z kolei podobne narządy znajdowane są w odległych niespokrewnionych rodzinach, np. odwłokowo-pokrywowy sposób u *Tenebrionidae*, *Chrysomelidae*, *Silphidae*, *Hydrophilidae*, *Scarabaeidae*, *Carabidae* i *Curculionidae*. Bez wątplenia są to przypadki konwergencji, gdy taki sam narząd strydulacyjny i analogiczna lokalizacja występuje u różnych grup systematycznych. Generalna konkluzja jest taka, że rozmieszczenie i formy aparatów strydulacyjnych nie bardzo nawiązują do istniejącego podziału systematycznego *Coleoptera*.

3) u których obecność narządów strydulacyjnych jest czymś niezwykłym, jak u *Lepidoptera*, *Diptera* i in.

Powstanie narządów strydulacyjnych jest trudne do wyjaśnienia. Jedną z hipotez zakłada, że narządy strydulacyjne, w niektórych przynajmniej przypadkach, pierwotnie pełniły inną rolę, służyły np. do unieruchomienia pewnych przydatków, choćby skrzydeł. U rodzaju *Copris* Gffr. są specjalne przystosowania, które przytrzymują pokrywy w zamknięciu, a ponadto dodatkowo używane są do strydulacji. Geneza jest bardzo niejasna. Polimorfizm, wielokrotna lokalizacja w obrębie rodziny, nieobecność form przejściowych między poszczególnymi typami narządów strydulacyjnych, trudności w rozpoznaniu filogenetycznych powiązań – wszystko to upoważnia do stwierdzenia, że przynajmniej u chrząszczy strydulacja jest późnym nabytkiem. Ten sam efekt (emisja dźwięku) został osiągnięty różnymi sposobami nawet u blisko spokrewnionych form. W przypadku pewnego gatunku ryjkowca samice posługują się jednym typem strydulacji, a samce innym. Z drugiej strony, homogeniczność znajdowana u *Ho-*

*moptera* i *Orthoptera* przekonuje o starszym rozwoju w ewolucyjnym procesie. Niektóre fosylne dane wskazują, że aparaty strydulacyjne wykształciły się dość dawno. W górnym Paleozoiku u *Orthoptera* nie zauważa się narządów strydulacyjnych na skrzydłach, chociaż na goleniach mają już one organy słuchowe (tympanalne). Później aparat się rozwija i zajmuje prawie całe przednie skrzydła samców. W końcu w górnej Jurze znaleziono formę, która ma aparat ograniczony do nasadowego obszaru skrzydeł, tak jak ma to miejsce u współczesnych *Tettigoniaidea*.

## 2.6. Ekologiczne znaczenie emisji dźwięków

### 2.6.1. Znaczenie sygnałów akustycznych

Zasięg sygnałów akustycznych jest wyraźnie większy niż optycznych i kontaktowych, mniejszy jednak niż chemicznych. Na przykład u pasikonika *Tettigonia cantans* Fuessly sygnał dźwiękowy jest odbierany przez owada do około 20 m, u świerszcza polnego – do 10 m. Odległości te różnią się od tych przy jakich rejestruje je ucho ludzkie. Na przykład słyszalność strydulacji *Lilioceris lili* (Scop.) dla człowieka wynosi 1,5 m, największych kózkowatych – do 3 m, pasikonika zielonego *Tettigonia viridissima* L. – 107 m, świerszcza polnego – 134 m, innych *Orthoptera* – do 0,5 km. Karol Darwin usłyszał dźwięki wydawane przez cykadę na statku “Beagle” z odległości 0,5 km, gdy zbliżał się do wybrzeży Ameryki Południowej.

Efektywność sygnału dla owada jest modyfikowana przez wiatr, różnice gęstości powietrza w pobliżu gruntu i inne czynniki.

### 2.6.2. Główne typy emisji dźwięku

#### Emisja związana z zalotami i grupowaniem się owadów

Przywołująca (wabiąca) pieśń (calling song)

Dźwięk jest wytwarzany przez samce, czasem przez długie godziny (głównie *Orthoptera*). Jest odbierany przez obie płcie. Samice mogą nań odpowiedzieć lub nie; dla samców jest to próba wzajemnej oceny. Samice słuchając pieśni samców wybierają partnerów najsilniejszych, których głos jest najdonośniejszy.

Mało jest obserwacji dotyczących innych grup owadów, poza *Orthoptera* i *Homoptera*. U *Coleoptera* zaliczyć tu można przywabianie samców *Anobiidae* przez stukanie samic w podłoże, a także przywoływanie samców kozioroga bukowca *Cerambyx scopoli* Fuesslin przez strydulację samicy. Dźwięk ten wydaje też amerykański kornik *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. Znany jest u *Heteroptera* (*Notonectidae*, *Corixidae*), *Diptera* z rodzaju *Dacus* i prawdopodobnie takie znaczenie mają też sygnały emitowane przez niektóre niedźwiedziówki *Arctiidae*

podczas lotu. Chociaż nie jest to właściwa strydulacja, należy odnotować, że dźwięk powodowany przez skrzydła samic wielu gatunków komarów w czasie lotu ma także efekt wabiący dla samców.

Dźwięk wabiący jest pierwszym stadium w behawiorze seksualnym: prowadzi do spotkania samca i samicy. Kiedy osobniki są już blisko, emitowane są kolejne sekwencje pieśni. Bodźce akustyczne są oczywiście związane z innymi (wizualnymi, dotykowymi, chemicznymi) i prowadzą do kopulacji (wywołują ją).

Dźwięki przywołujące mogą być też traktowane, podobnie jak u ptaków, jako terytorialne; są one wabiące dla samic, a ostrzeżeniem dla samców. Obserwuje się (np. u pasikoników) śpiewające samce zawsze w pewnej odległości. Jeśli dystans ten zostanie zmniejszony przez jakiegoś osobnika, pieśń i zachowanie się zmieniają, wydany zostaje dźwięk rywała lub zaniepokojenia, co prowadzi do wycofania się jednego z nich. Respektowanie terytorium jest pożyteczne biologicznie, ponieważ pieśni wrogości nie mają znaczenia wabiącego dla samic i kiedy są emitowane, szanse na skojarzenie pary maleją. Taka obrona terytorium prowadzi do bardzo osiadłego życia u wielu *Orthoptera*, które w tym samym miejscu, o powierzchni nie przekraczającej 1 m<sup>2</sup>, mogą pozostawać przez wiele dni; jeden z gatunków *Oecanthidae* siedział na tym samym liściu przez kolejnych 15 nocy.

Jeżeli populacja jest bardzo gęsta sygnały mogą być słabe, bo i tak są słyszalne (szarańczowate); odwrotnie jest w rozrzedzonych populacjach (sytuacja częsta u *Tettigonidae*). Im większy dystans między samcami, tym częściej powtarzana jest pieśń przywołująca.

Grupująca (agregacyjna) pieśń (congregational song)

Różnice między poprzednim sygnałem a tym są czasem niewyraźne, niekiedy spełniają one podwójną rolę. Podstawową różnicą jest to, że agregacyjna pieśń przywabia obie płcie, poprzednia tylko samice. Sygnał ten ma szczególne znaczenie dla cykad, u których występuje w formie kolektywnej pieśni (zsynchronizowanej lub nie). Taki grupowy behawior powoduje mniejsze ryzyko hybrydyzacji i ułatwia płciom wzajemny kontakt.

Oprócz *Homoptera* pieśń agregacyjna była obserwowana tylko w kilku przypadkach, m.in. u *Orthoptera*. Stwierdzono, że samce izolowane od dźwięków innych samców, po ich usłyszeniu, zbliżają się do śpiewającego osobnika, aż do chwili, gdy nie zadziałają prawa terytorializmu. Nawet w środowisku stwarzającym możliwość rozrzedzenia samce grupują się stosunkowo blisko.

U *Passalidae* i *Silphidae* są przykłady agregacyjnego przywoływania między larwą i rodzicami; u termitów *Isoptera* uderzanie w podłoże i szczękanie żuwaczkami ma również znaczenie grupujące osobniki.

Nie jest do końca wyjaśnione, na ile rola sygnałów akustycznych jest istotna w procesie grupowania się owadów. Znane są przypadki, że strydulacja samców pobudza samice do wydzielania feromonów agregacyjnych (np. u drwalnika pask-

owanego *Trypodendron lineatum* Ol.) lub antyagregacyjnych (*Dendroctonus pseudotsugae*).

Przedkopulacyjne pieśni (premating songs)

Znane głównie u *Orthoptera* i *Homoptera*; ostatnio odkrywane coraz częściej i u innych grup systematycznych, np. u chrząszczy (m.in. spuszczał domowy). Wydawane są po wabiącym dźwięku, gdy samica zbliży się do śpiewającego samca, tuż przed kopulacją. Domena samców, ale u niektórych gatunków również i samice wydają te dźwięki. Wyróżnić można następujące rodzaje pieśni:

– zalotna pieśń (courtship song). Jest to popis samca przed samicą (u niektórych gatunków świerszczy odwrotnie). Oprócz sygnałów akustycznych dużą rolę odgrywają w zalotach sygnały dotykowe. Pieśń zalotna jest bardzo zróżnicowana pod względem częstości (przywołująca – stała). Najbardziej rozwinięty behavior zalotów stwierdzono u szarańczowatych. Pieśń ta poprzedza następną – przedkopulacyjną (jumping sound), po której następuje amplexus.

Oprócz *Orthoptera* pieśń ta jest znana u różnych cykad i pluskwiaków różnoskrzydłych.

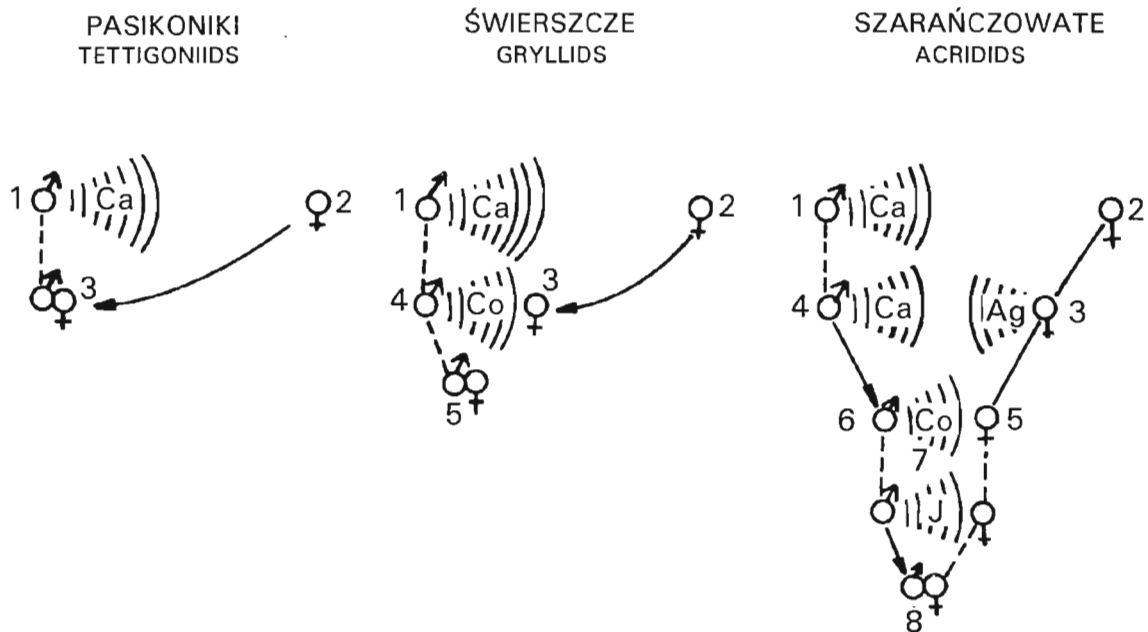
– pieśń zgody (agreement song). Dźwięk wydawany przez samice niektórych szarańczowatych (np. szarańcza wędrowna), wyrażający zgodę na kopulację. Jest wydawany w odpowiedzi na wabiącą pieśń samca lub, rzadziej, spontanicznie. U innych owadów jest to rzadkie zjawisko. Prawdopodobnie dźwięki wydawane przez niektóre niedźwiedziówki są odpowiedzią zgody samic na strydulację samców w czasie lotu.

– przedkopulacyjny dźwięk (jumping sound). Charakterystyczny dla szarańczowatych; trwa krótko, tuż przed połączeniem się samca i samicy. Bodźcem do jego wydawania są wcześniejsze pieśni i sygnały wzrokowe oraz dotykowe. U innych owadów – rzadko.

U samców szarańczowatych pieśń zalotna ma samopobudzający się efekt; wzrasta częstość i natężenie pulsów, przychodzi następna pieśń i dochodzi do kopulacji. Tylko w wyjątkowych sytuacjach samica pozwala na kopulację bez wykonania pieśni przedkopulacyjnych. Nawet jeśli samica nie jest gotowa do kopulacji, pod wpływem pieśni samca zatrzymuje się i nie odchodzi aż do końca emisji dźwięku. Sygnały akustyczne samca, i inne, muszą osiągnąć pewien poziom motywacji samicy, który sprawia, że możliwe jest skojarzenie. Rycina 15 prezentuje schematy zachowań przedkopulacyjnych u różnych grup prostoskrzydłych.

### **Emisja związana z wrogością lub postawą obronną**

Sygnały te są zwykle niejasne, trudne do rozróżnienia. Nie są spontaniczne, odpowiadają na zewnętrzne bodźce dotykowe, wizualne, akustyczne i inne.



Ryc. 15. Schematyczne przedstawienie różnych etapów seksualnego łączenia się u *Orthoptera* (Ag – pieśń zgody, Ca – pieśń wabiąca, Co – pieśń zalotna, J – przedkopulacyjna pieśń; kropkowane linie wskazują na rozwój etapu, strzałki odzwierciedlają ruch partnerów (wg DUMORTIER 1963b)

Fig. 15. Schematic representation of different stages of the sexual meeting in *Orthoptera* (Ag – agreement song, Ca – calling song, Co – courtship song, J – jumping song; dotted lines indicate the progress of the stages, arrows represent the movement of the partners) (after DUMORTIER 1963b)

#### Pieśń rywala (rival's song)

Jest emitowana naprzemiennie przez 2 osobniki, kiedy odległość między nimi jest bardzo bliska. Różni się od wabiącej tym, że jest krótsza, intensywniej się zmienia, ruch strydulacyjny jest przyspieszany wraz ze skracaniem dystansu. Pieśń rywala jest emitowana, w zależności od gatunku, w odległości od kilkunastu centymetrów do prawie 1 m. Rolą tych sygnałów jest wyznaczenie pewnego terytorium wokół każdego osobnika oraz rozpoznanie seksualne. Na przykład u jednego z gatunków samiec wydaje przedkopulacyjny dźwięk, jeśli zbliżający się osobnik okaże się samcem i odpowie pieśnią rywala, wtedy ten pierwszy wycofuje się i ponawia próbę, licząc że napotka wreszcie samicę.

#### Dźwięki zaniepokojenia (disturbance songs)

Jest to komunikacja w ramach tej samej płci. Mogą to być: dźwięki konfliktu, alarmu, ostrzegawcze, walki, gniewu, krzyk kontaktowy, trwogi, itp. Wynika to prawdopodobnie z tendencji wielu autorów do nazywania nawet pojedynczych przypadków.

Dźwięki te mają większą liczbę pulsów niż wabiące, np. wabiący – 2-3 puls, a zaniepokojenia – 25-30 pulsów. Częstość jest bardzo zmienna. U niektórych gatunków samiec zbliża się do innego osobnika i dotyka go czułkami, jeżeli jest to samiec – odpowiada dźwiękiem zaniepokojenia, jeżeli samica – dźwiękiem zalotów.



Dźwięki te mają np. miejsce, gdy samica odchodzi lub zwraca się do innego samca podczas zalotów. Wydawane są nie tylko w odpowiedzi na jakiś bodziec, ale również wtedy, gdy inny osobnik nagle zmienia swoją stałą aktywność (np. zaniechanie jakichś działań).

Niektóre samce szarańczowatych, gdy są bardzo blisko siebie albo się dotkną, wydają dźwięk kontaktu. Dźwięki ostrzegawcze wydawane są przez samce szarańczy, kiedy są niepokozone przez inne w czasie okołokopulacyjnym.

U *Tettigoniodea* dźwięki zaniepokojenia są rzadsze. Są one wydawane kiedy osobniki tej samej płci przeszkadzają sobie podczas zalotów i kopulacji. Efektem dźwięku zaniepokojenia jest ucieczka osobnika, który zaniepokoił, a zaniepokojony pozostaje na miejscu.

#### Dźwięk protestu (protest sound)

Występują dość powszechnie w świecie owadów: w niebezpieczeństwie, podczas chwytania przez wroga, w efekcie nieprzyjemnych bodźców lub rany itp. Nie są wydawane w odpowiedzi na bodźce osobników tego samego gatunku. Z prostoskrzydłych znane są tylko u *Tettigoniodea*. Szeroko rozpowszechnione u Coleoptera, np. *Cerambycidae* i *Chrysomelidae*, kiedy są chwytane lub niepokozone w inny sposób. Znany też u cykad, pluskwiaków różnoskrzydłych i motyli, np. u trupiej główki. Niektóre *Diptera* i *Hymenoptera* brzęczą w specjalny sposób, kiedy są schwytane w sieci pająka (wskutek wibracji mięśni tułowiowych). Wiele termitów uderza w takiej sytuacji głową w podłoże.

Drapieżca słysząc takie dźwięki może się zawahać, a to daje szansę na ucieczkę. Istnieje hipoteza, że dźwięk protestu może być też alarmem dla pozostałych osobników. Są również dowody, że tego rodzaju strydulacja jest efektem pewnej mimikry. Wiele owadów posiadających nieprzyjemny zapach, smak, raniące części, żądło, ma też zdolność strydulacji. Wydając ostrzegawczy dźwięk protestu informują one drapieżcę o czekających go nieprzyjemnych sensacjach, co powoduje, że niektóre gatunki nie są zjadane, np. przez ptaki. Inne owady, nie posiadając takich zabezpieczeń, wydają również podobne dźwięki, co może w pewnych okolicznościach dać im szansę przeżycia. W kilku przypadkach zostało to udowodnione eksperymentalnie (np. BAUER 1976, MASTERS 1979).

### 2.6.3. Powstanie ruchów strydulacyjnych

Na ten temat powstała hipoteza bazująca na fakcie, że ruch obronny do tyłu jednego z gatunków szarańczy powoduje strydulację. A więc początkowo był to tylko ruch obronny, a później wykształciła się dodatkowo strydulacja. U *Tettigoniodea*, *Gryllidae* i *Coleoptera* strydulacja mogła powstać na skutek rytualizacji pewnych ruchów powodujących lot. Rytualizacja niektórych ruchów u owadów jest zjawiskiem pospolitym.

Patrząc na aparaty strydulacyjne u larw zauważamy, że strydulacja u nich ma raczej charakter neutralny, a zróżnicowanie na różne rodzaje pieśni przychodzi później. Potwierdza to słynne powiedzenie Müllera, że ontogeneza rekapitułuje filogenezę.

## 2.7. Eksperymentalne studia nad behawiorem akustycznym

Na świecie prowadzono wiele badań poświęconych tej tematyce, głównie nad świerszczami.

W odpowiedzi na bodźce akustyczne osobniki różnych gatunków reagują śpiewaniem oddzielnej pieśni lub zsynchronizowaniem się. *Nothorhina punctata* wybiera tę pierwszą możliwość, podobnie *Anobiidae*. Synchronizm występuje natomiast często u cykad, niektórych pasikoników, mrówek i mszyc. Owady odpowiadają czasem na bodźce innych gatunków, a nawet na sygnały zupełnie sztuczne, co jest dość trudne do wytłumaczenia (np. stukanie długopisem w stół może stymulować kołatki do wydawania swoich dźwięków).

Jednym z ciekawych zagadnień jest tzw. fonotaksja – kierowanie się osobników do źródła lub od źródła dźwięku. To coś więcej niż fonotropizm. Samice kierują się do samca po linii prostej, mimo że sygnał zostaje przerwany do 0,5 minuty. W niektórych okolicznościach osobniki kierują się na sygnały obcego gatunku, a nawet sztuczne (muszą one mieć podobne tempo i być silniejsze od własnych).

## 2.8. Pieśni u owadów a genetyka

Dźwięki wydawane przez owady zależą od wrodzonych, genetycznych właściwości. Istnieje jednak pewna zmienność osobnicza. Zbadano zaledwie kilka przypadków hybrydów. Badania te wskazują, że strydulacja kontrolowana jest przez wiele genów. W naturze spotyka się bardzo mało mieszańców. Jednym z mechanizmów izolacyjnych między gatunkami jest dźwięk wydawany przez owady. Hybrydy, poprzez różnice w swoich pieśniach, są izolowane w naturze od innych osobników obu rodzicielskich gatunków i stąd krzyżówki te kończą się zwykle na pokoleniu  $F_1$ . W specyficznych przypadkach, gdy jest szansa na rozwój hybrydów, może to dać początek specjacji, bo tworzą się bariery izolujące w postaci odmiennej pieśni.

Dla niektórych gatunków *Acheta* Fabr. (świerszczyk) wydzielono nowe gatunki identyczne morfologicznie, ale izolowane płciowo przez swoją pieśń. Jest więcej takich przykładów. Są nawet klucze do oznaczania niektórych *Orthoptera* na podstawie dźwięków. Pieśń owadów jest w pełni wartościową cechą taksonomiczną.

## 2.9. Czynniki warunkujące pieśń i wzór behawioru socjalnego

Czynniki te podzielić można na zewnętrzne i wewnętrzne. Wśród czynników zewnętrznych wyróżniono fizyczne (temperatura, światło, wilgotność, jonizacja powietrza, itd.) i biologiczne (naturalne lub sztuczne bodźce akustyczne, węchowe, dotykowe i wzrokowe).

Czynniki wewnętrzne są bardziej złożone. Samce po kopulacji zaprzestają śpiewania na kilka godzin (*Acrididae*) lub nawet na kilka dni (inne *Orthoptera*); tracą na wadze aż do 25% (ciężar spermatoforów).

Samice mają bardziej skomplikowany behawior niż samce. Kastracja gonad u samic ma, w przeciwieństwie do samców, większy wpływ na zachowanie strydulacyjne. Procesami tymi rządzą hormony.

Rytm dobowy aktywności wynika z istnienia wewnętrznego "zegara". Na przykład owady przetrzymywane w zupełnej ciemności albo w ciągłym świetle zachowują 24-godzinny cykl aktywności strydulacyjnej. Cykl ten może być modyfikowany przez światło, które wpływa na gospodarkę hormonalną. U kozioroga dębosza *Cerambyx cerdo* L., który jest gatunkiem latającym o zmroku, dźwięk protestu podąża w ślad za dziennym rytmem. Procent reakcji wynosi od 27% (około 8 rano) do 83% (między 20 a 23 wieczorem).

## 3. PODSUMOWANIE

Podsumowując, można stwierdzić że:

1. Wydawanie dźwięków przez owady jest zjawiskiem powszechnym.
2. Do emisji dźwięków służy wiele różnorodnie zbudowanych i różnie zlokalizowanych na ciele owadów narządów dźwiękowych.
3. Strydulacja, chociaż nie do końca dobrze poznana, m.in. pomaga owadom w:
  - odstraszeniu wrogów,
  - odstraszeniu rywali własnego gatunku podczas konkurencji o samice,
  - grupowaniu się osobników (np. w obliczu niebezpieczeństwa, przy pokarmie),
  - przywabianiu osobników odmiennej płci w czasie zalotów.

Poznanie zjawiska i problemów związanych ze strydulacją u owadów może być przydatne do:

- rozwiązywania problemów pokrewnych dziedzin wiedzy (badanie pokrewieństw, odtwarzanie filogenezy, itp., które służy budowaniu naturalnej systematyki owadów),

- pogłębienia znajomości funkcjonowania ekosystemów (znaczenie sygnałów akustycznych dla innych gatunków, relacje z drapieżcami, zjawisko mimikry itp.),
- w taksonomii niektórych grup owadów (rodzaj pieśni jako wartościowa cecha taksonomiczna pomocna przy rozróżnianiu gatunków),
- sterowania populacjami niektórych gatunków (zwalczania) poprzez imitowanie odpowiednich dźwięków odstraszających, wabiących bądź zakłócających naturalny rytm rozwoju niektórych gatunków (powód na razie hipotetyczny),
- ogólnie pojętych celów poznawczych.

### *Podziękowanie.*

*Bardzo dziękuję Panu K. Sućko za pomoc w sporządzeniu rycin.*

Praca została przyjęta przez Komitet Redakcyjny 26 lutego 1997 r.

## **PIŚMIENNICTWO**

- BAILEY W. J. 1991: Acoustic behaviour of insects. An evolutionary perspective. Chapman & Hall: London, XV + 225 pp.
- BAUER T. 1976: Experimente zur biologischen Bedeutung des Stridulationverhaltens von Käfern. Z. Tierpsychol., 42: 57-65.
- BREIDBACH O. 1986: Die Bedeutung der Pars stridens in einer Rekonstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse der *Lepturinae* (Col., *Cerambycidae*). Dtsch. Ent. Z., N. F., 33, 1-2: 27-43.
- BREIDBACH O. 1986a: Studies on the stridulation of *Hylotrupes bajulus* (L.) (*Cerambycidae*, *Coleoptera*): communication through support vibration - morphology and mechanics of the signal. Behavioural Processes, 12: 169-186.
- BREIDBACH O. 1988: Zur stridulation der Bockkäfer (*Cerambycidae*, *Coleoptera*). Dtsch. Ent. Z., N. F., 35, 4-5: 417-425.
- DUDICH E. 1920: Über den Stridulationsapparat einiger Käfer. Ent. Bl., 16, 4-9: 146-161.
- DUDICH E. 1921: Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Käfer. I. Ent. Bl., 17, 7-9: 136-140.
- DUDICH E. 1921a: Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Käfer. I. Ent. Bl., 17, 10-12: 145-155.
- DUDICH E. 1922: Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Käfer. I. Ent. Bl., 18: 1-8.
- DUMORTIER B. 1963: Morphology of sound emission apparatus in *Arthropoda*. W: Acoustic behaviour of animals (Red. R.-G. Busnel), Elsevier Publ. Comp., Amsterdam - London - New York: 277-345.
- DUMORTIER B. 1963a: The physical characteristics of sound emissions in *Arthropoda*. W: Acoustic behaviour of animals (Red. R.-G. Busnel). Elsevier Publ. Comp., Amsterdam-London-New York: 346-373.
- DUMORTIER B. 1963b: Ethological and physiological study of sound emissions in *Arthropoda*. W: Acoustic behaviour of animals (Red. R.-G. Busnel). Elsevier Publ. Comp., Amsterdam-London-New York: 583-654.

- FRINGS M., FRINGS H. 1960: Sound production and sound perception by insects. A bibliography. Pensylv. State Univ. Press: 108 pp.
- GAHAN C. J. 1900: Stridulating organs in *Coleoptera*. Trans. Ent. Soc. London: 433-452.
- GÓRSKA J. 1997: Budowa i funkcja narządu tympanalnego u pasożytniczych muchówek rączycowatych (*Diptera: Tachinidae*). Wszechświat, 98, 5: 119-122.
- GRABOWSKI M. 1996: Rozrodczy i socjalny behavior grabarzy (*Nicrophorus*). Biul. Ent., 2(14), 4: 7-9.
- GRZEGORZEK M. 1996: Tajemniczy śpiewak. Przyr. Polska, 12: 11.
- HASKELL P. T. 1961: Insect sounds. Quadrangle Books, Inc.: VIII + 189 pp.
- KÉLER S. 1922: Aparat dźwiękowy u *Myelophilus piniperda* L. Rozpr. Wiad. Muz. Dziedusz., 5, 6: 128-140.
- KINGSOLVER J. M., ROMERO J. N., JOHNSON C. D. 1993: Files and scrapers: circumstantial evidence for stridulation in three species of *Amblycerus*, one new (*Coleoptera: Bruchidae*). Pan-Pacific Ent., 69, 2: 122-132.
- Kozłowski M. W. 1991: Ekologiczne aspekty zachowań płciowych chowacza czterozębnego *Ceutorhynchus quadridens* (*Coleoptera: Curculionidae*). Wyd. SGGW, Warszawa. Rozpr. Nauk. i Monogr.: 64 pp.
- KRZECZKOWSKI L. 1997: Prostoskrzydłe. Przyr. Polska, 11: 8.
- ŁABĘDZKI A., SZMIDT A. 1987: Biotechniczne metody ochrony lasu przed szkodnikami (przegląd literatury). Centr. Bibl. Roln., Warszawa: 31 + XXXV pp.
- MARCU O. 1930: Vergleichende Untersuchungen an den Stridulationsorganen der Cerambyciden. Bull. Sect. Scient. Acad. Roumaine, 13: 234-244.
- MASTERS W. M. 1979: Insect disturbance stridulation: its defensive role. Behav. Ecol. Sociobiol., 5: 187-200.
- MASTERS W. M. 1980: Insect disturbance stridulation: characterization of airborne and vibrational components of the sound. J. Comp. Physiol., A, 135, 3: 259-268.
- MICHALSKI J. 1961: Organ strydulacyjny jako drugorzędna cecha płciowa u kornika sześćożębnego, *Ips sexdentatus* Boern. (*Coleoptera, Scolytidae*). Ann. Zool., 20: 27-33.
- MICHALSKI J. 1996: Organ strydulacyjny u gatunków z rodzaju *Scolytus* Geoffroy (*Coleoptera: Scolytidae*). Prace Kom. Nauk Roln. i Leśn. PTPN, Prace z Zakresu Nauk Leśn., 82: 111-115.
- NUNBERG M. 1950: Aparat dźwiękowy u *Ips sexdentatus* Boern. (*Col. Scolytidae*). Ann. Mus. Zool. Pol., 14: 135-140 + 1 tabl.
- PÉRICART J., POLHEMUS J. T. 1990: Un appareil stridulatoire chez les *Leptopodidae* de l'Ancien Monde (*Heteroptera*). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S), 26, 1: 9-17.
- REID C. A. M. 1995: A cladistic analysis of subfamilial relationships in the *Chrysomelidae* sensu lato (*Chrysomeloidea*). W: Biology, phylogeny, and classification of *Coleoptera*. Vol. 2. Warszawa: 559-631.
- SCHMITT M. 1985: On the phylogeny of the *Criocerinae* (*Coleoptera, Chrysomelidae*). Entomography, 3: 393-401.
- SCHMITT M. 1991: Stridulatory devices of leaf beetles (*Chrysomelidae*) and other *Coleoptera*. W: Advances in coleopterology (Red. M. Zunino & al.), Barcelona: AEC: 263-280.
- STARZYK J. R. 1996: Wykorzystanie feromonów do prognozowania i zwalczania szkodników wtórnych w lasach górskich. Sylwan, 140, 1: 23-36.
- SWINTON A. H. 1881: Insect variety, its propagation and distribution. London: 326 pp.
- SZADZIEWSKI R. 1984: Niezwykłe narządy strydulacyjne u eocieńskich muchówek z rodziny *Ceratopogonidae* (*Diptera*). Wiad. Entomol., 5, 1-2: 37-40.
- SZMIDT A. 1951: Jak owady wydają dźwięki? Wszechświat, 8: 251-254.
- SZWANWICZ B. 1956. Entomologia ogólna. PWRiL Warszawa: 992 pp.
- TOWNSEND J. I. 1959: A record of sound produced by the larvae of *Tetrorea cilipes* White (*Coleoptera: Cerambycidae*). New Zealand Ent., 2, 4: 25-27.
- TUXEN S. L. 1967: Insektenstimmen. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York: IX + 156 pp.