

АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ НАСЕКОМЫХ: РЕПРОДУКТИВНЫЙ БАРЬЕР И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

© 2016 г. Д. Ю. Тишечкин¹, В. Ю. Веденина²

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

²Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва 1270521, Россия

e-mail: macropsis@yandex.ru

e-mail: vedenin@iitp.ru

Поступила в редакцию 02.03.2016 г.

У насекомых, обладающих звуковой или вибрационной коммуникацией, основным компонентом системы распознавания конспецифического полового партнера (specific mate recognition system — SMRS), как правило, являются акустические сигналы. В сообществах видов, вступающих друг с другом в акустический контакт, наблюдается разделение каналов связи — так называемых акустических ниш. В пределах одного сообщества сигналы разных видов всегда различаются по амплитудно-временным или частотным характеристикам, т.е. занимают разные акустические ниши. Однако, хотя сигналы, предназначенные для привлечения конспецифической особи, всегда являются компонентом SMRS, они не всегда представляют собой еще и межвидовой репродуктивный барьер. Формы, не вступающие в акустический контакт друг с другом за счет аллопатрии, расхождения во времени вокализации, различий в биотопической приуроченности или кормовой специализации, могут издавать сходные сигналы, существуя при этом как репродуктивно изолированные сообщества. Перед особями противоположного пола стоит задача не только распознать и локализовать конспецифическую особь, но и оценить ее индивидуальные свойства, или “качество”. У прямокрылых сигнал близкого действия (сигнал ухаживания) дает самкам больше возможностей для выбора “лучшего” самца, чем дистантный сигнал (призывный). У многих прямокрылых ухаживание включает в себя не только акустические, но и вибрационные, зрительные, химические и механические сигналы. Анализ акустических сигналов сверчков и саранчовых показал, что в среднем акустические сигналы ухаживания, во-первых, сложнее, и, во-вторых, варибельнее, чем призывные. В то же время, в силу различий в брачном поведении двух рассматриваемых групп, акустический компонент ухаживания больше используется для оценки качества самца саранчовыми, чем сверчками. Сигналы ухаживания саранчовых в среднем сложнее по амплитудно-временной структуре, чем сигналы сверчков. Кроме того, во время ухаживания самцы саранчовых генерируют не только звуковой сигнал, но и визуальный (демонстрационные движения разных частей тела). Мы считаем, что эволюция акустических сигналов саранчовых может быть обусловлена половым отбором в большей степени, чем эволюция акустических сигналов сверчков. Согласно гипотезе усиления этологической изоляции между гибридирующими видами, ассортативность скрещиваний усиливается в контактных зонах по сравнению с зонами аллопатрии, если гибриды оказываются нежизнеспособны или их приспособленность сильно ниже, чем у родительских видов. Однако наши поведенческие эксперименты, проведенные на двух группах гибридирующих видов саранчовых, не подтвердили гипотезу усиления этологической изоляции. Мы объясняем это, во-первых, тем, что уровень генетической несовместимости пока недостаточно высок между родительскими видами, чтобы такой механизм усиления начал работать, и, во-вторых, тем, что в обеих гибридных зонах гибриды могут успешно конкурировать с родительскими видами за привлечение полового партнера. Высокая конкурентоспособность гибридов, возможно, связана с привлекательностью для самок новых элементов в гибридных сигналах ухаживания. Поскольку сигналы являются основным компонентом SMRS, разделяя по ним сходные формы, мы выделяем биологические виды, исходя из критерия их репродуктивной изоляции. Акустические различия между близкими видами в большинстве случаев выражены гораздо лучше морфологических, за счет чего анализ сигналов позволяет выяснять статус сомнительных таксонов видового ранга, разграничивать виды в смеси близких трудноразличимых форм и выявлять криптические виды в тех случаях, когда морфологические исследования не дают однозначного результата. Вместе с тем, сигналы, как и любой другой признак, обладают внутривидовой изменчивостью, причем ее размах в разных группах может существенно различаться. Поэтому, прежде чем судить о статусе той или иной формы на основании сравнения сигналов, необходи-

мо выяснить, какой уровень различий в данном таксоне соответствует видовому. Кроме того, сходство сигналов не может быть доказательством конспецифичности акустически изолированных форм. С другой стороны, если сигналы таких форм отчетливо различаются, это свидетельствует об их видовой самостоятельности.

Ключевые слова: акустические сигналы, систематика, ухаживание, половой отбор, каналы связи, насекомые, криптические виды, Orthoptera, Acrididae, Gryllidae, Homoptera, Auchenorrhyncha, Psyllinea

DOI: 10.7868/S0044513416110040

В биологической концепции вида, сформулированной в своем изначальном варианте Добржанским (Dobzhansky, 1937) и Майром (1947, 1971 и пр.), авторы, трактуя вид как целостную репродуктивную систему, делают акцент на изолирующие механизмы между разными репродуктивными сообществами. Изолирующие механизмы принято делить на две категории: прекопуляционные и посткопуляционные. Прекопуляционная изоляция возникает в результате избирательного спаривания, которое может быть как побочным следствием сезонных, географических или экологических различий, так и следствием установления этологической изоляции. Майр (1974) подчеркивал, что именно этологические факторы составляют самый большой и самый важный класс изолирующих механизмов. Предложенная в середине 80-х годов прошлого столетия Патерсоном (Paterson, 1985) распознавательная концепция (the recognition species concept), напротив, сфокусирована на прекопуляционных механизмах, способствующих репродукции именно в границах вида. В общем случае такой механизм назван системой распознавания конспецифического полового партнера — specific mate recognition system (SMRS; за неимением общепринятого русского термина мы в дальнейшем будем использовать эту аббревиатуру). В разных таксонах SMRS представляет собой комплекс акустических, ольфакторных, зрительных или иных стимулов (звуковые сигналы, феромоны, брачная окраска, позы и т.п.), позволяющих конспецифическим партнерам опознать друг друга.

Изначально данная концепция была выдвинута как альтернатива майровскому “изоляционному” подходу к проблеме. Однако вскоре стало очевидно, что противоречия между изоляционной и распознавательной концепциями отнюдь не столь велики, как это хотелось видеть приверженцам последней (Боркин и др., 2004). Действительно, SMRS представляет собой аналог системы опознания “свой—чужой”, причем в биологическом контексте ключевыми являются оба слова: для готовой к размножению особи одинаково важно найти “своего”, конспецифического партнера, без которого акт размножения невозможен, и избежать “чужого”, гетероспецифического, т.к. это станет напрасной тратой жизненных ресурсов. В связи с этим в настоящее время

многие авторы рассматривают биологическую концепцию в расширенном варианте, согласно которому, виды — это группы организмов, размножающихся половым путем и имеющих единую SMRS (Claridge, 2009, 2009a). Соответственно, репродуктивная изоляция обеспечивается межвидовыми различиями в структуре SMRS. Отсюда следует, что первичным критерием вида является именно уникальность его SMRS, а все прочие межвидовые различия носят вторичный характер.

Действительно, возникновение различий в структуре SMRS между популяциями (или группами популяций) во многих случаях представляет собой первый этап формирования прекопуляционного репродуктивного барьера, что в конечном итоге может привести к разделению предковой формы на самостоятельные виды. Именно поэтому сравнительное изучение SMRS часто позволяет четко разграничивать криптические виды или сделать однозначное заключение о таксономическом статусе сомнительных форм видового ранга. С другой стороны, иногда, например, при географическом или экологической изоляции, видообразование может происходить и без формирования различий в структуре SMRS. Поэтому определение вида как группы особей (или популяций), обладающих единой SMRS, оказывается отнюдь не универсальным, так как две формы могут быть репродуктивно изолированными и даже отчетливо различаться по морфологии, но издавать сходные призывные сигналы для привлечения полового партнера.

Кроме того, в настоящее время принято различать посткопуляционную презиготическую и постзиготическую изоляцию (Cooper, Orr, 2004). Презиготическая изоляция работает на уровне образования зигот. Яйцеклетки избирательно оплодотворяются спермой конспецифических самцов, тогда как сперматозоиды гетероспецифических самцов погибают в половых путях самки, прежде чем они попадут в яйцеклетку. Как теперь показано на ряде примеров, этот криптический выбор полового партнера нередок в природе. Более того, такая изоляция может устанавливаться очень быстро. Один из примеров — гибридирующие в зоне парапатрии сверчки *Allonemobius fasciatus* (De Geer 1773) и *A. socius* (Scudder 1877), самки которых положительно реа-

гируют на кон- и гетероспецифические сигналы, несмотря на их различия. В то же время, сперма конспецифического самца достоверно предпочтительнее спермы гетероспецифика (Doherty, Howard, 1996; Howard et al., 1998). Тем не менее, у насекомых, обладающих внутривидовой звуковой или вибрационной коммуникацией, основным компонентом SMRS часто являются именно акустические сигналы.

В русскоязычной литературе существуют всего две обзорные монографии по биоакустике насекомых; обе они были изданы в начале 80-х годов прошлого столетия (Жантиев, 1981; Попов, 1985). За прошедшие десятилетия в этой области сформировались новые направления, в частности, изучение акустической коммуникации в сообществах симпатрических видов и исследование роли сигналов ухаживания и их эволюции под действием полового отбора. Существенно расширился круг исследуемых таксонов. Помимо традиционных объектов биоакустики насекомых — прямокрылых (Orthoptera) и певчих цикад (Homoptera, Cicadidae), исследованиями был охвачен целый ряд других групп, в том числе, издающих не звуковые, а вибрационные сигналы: мелкие равнокрылые (Homoptera: Auchenorrhyncha, Psyllinea и Aleo-dynea), полужесткокрылые (Heteroptera), сетчатокрылые (Neuroptera), некоторые семейства жуков (Coleoptera) и двукрылых (Diptera) и т.д. Многократно возросло число работ по систематике насекомых, выполненных с использованием акустических признаков; в некоторых группах акустический анализ прочно вошел в арсенал таксономических методов. Задача данной статьи — обзор данных по перечисленным выше темам, а именно, работ по биоакустике сообществ насекомых и по эволюции сигналов под действием полового отбора, а также рассмотрение возможностей использования акустических признаков в систематике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом для статьи послужили собственные данные авторов по сверчкам и саранчовым (Orthoptera: Gryllidae и Acrididae), издающим звуковые сигналы, распространяющиеся в воздушной среде, и равнокрылым (цикадовым и листоблошкам — Homoptera: Auchenorrhyncha и Psyllinea), акустической средой для вибрационных сигналов которых служит твердый субстрат.

Прямокрылые и листоблошки издают сигналы с помощью фрикционных звуковых органов, представляющих собой подвижно сочлененные склериты, один из которых имеет ряд зубчиков (pars stridens), а другой — острый кант или жилку (plectrum); звуковые органы цикадовых представляют собой сложно устроенный парный так называемый тимбальный аппарат (Жантиев, 1981).

У сверчков звук генерируется в результате трения одного надкрылья о другое, у саранчовых — в результате трения задних бедер о жилки надкрылий, у листоблошек — при трении костальных краев крыльев о зазубренные канты на средне- и задне-спинке (Tishechkin, 2006a).

Для описания сигналов мы используем следующую терминологию. *Пульсы* в сигналах прямокрылых генерируются в результате однократного срабатывания фрикционного органа, т.е. при смещении его подвижных элементов в одном направлении. Звуковой аппарат мелких цикадовых скрыт под крыльями, и аппаратуры, позволяющей наблюдать работу их миниатюрных тимбалов, не существует. В связи с этим, в работах по биоакустике этих насекомых пульс обычно определяют как короткий дискретный фрагмент сигнала (или последовательность колебаний), характеризующийся быстрым нарастанием и последующим спадом амплитуды, т.е. отделенный от сходных фрагментов амплитудными минимумами. Как у прямокрылых, так и у равнокрылых периодически повторяющиеся группы пульсов называют *сериями*, которые в свою очередь могут объединяться во *фразы*. *Период повторения* ритмических элементов сигнала (пульсов, серий, иногда — фраз) представляет собой временной интервал от начала одного из однотипных элементов до начала следующего.

Сигналы насекомых записывали как в полевых, так и в лабораторных условиях. Для регистрации вибрационных сигналов равнокрылых использовали пьезокристаллический адаптер (головку звукоснимателя) ГЗП-311 от проигрывателя для виниловых дисков, сигнал с которого подавали на микрофонный вход записывающего устройства через согласующий усилитель. Звуковые сигналы в полевых условиях регистрировали с помощью конденсаторных микрофонов МД-383, Spirit IM-01 или Audio-Technica ATR 25. Запись производили на магнитооптические (мини-диск-овые) рекордеры (Sony Walkman MZ-NH900, MZ-RH910 или Sharp MD-MT 190H) или модифицированный кассетный магнитофон “Электроника-302-1”. Верхняя граница воспринимаемых частот у используемой аппаратуры составляла не менее 14 кГц. Во всех случаях во избежание амплитудных искажений использовали режим ручной регулировки уровня записи.

У саранчовых в лабораторных условиях записывали не только звук, но и стридуляционные движения задних ног. Для записи стридуляционных движений использовали оптико-электронную установку, собранную в лаборатории по методике, разработанной немецкими коллегами (Helvesen, Elsner, 1977; Hedwig, 2000). Кусочки светоотражающей фольги наклеивали на наружные дистальные лопасти задних бедер самца. Две камеры были сфокусированы на освещенные кусочки фольги таким образом, что отраженные лу-

чи попадали через систему зеркал на позиционно-чувствительные фотодиоды, встроенные в фотокамеры. Световой луч, попадающий на фотодиод, конвертировался в электронный сигнал и записывался одновременно со звуком. Звуковые сигналы регистрировали с помощью микрофона Брюль и Кьер (Brüel & Kjaer 4191; диапазон воспринимаемых частот 3 Гц – 40 кГц). Запись движений ног и звуков производили одновременно. Сигналы через усилитель и самодельный АЦП поступали на компьютер. Частота оцифровки звуковых сигналов составляла 100 кГц, движений ног – 2 кГц.

Звуковые сигналы сверчков записывали в лабораторных условиях, используя ту же аппаратуру, что и для записи акустических сигналов саранчовых в лаборатории. Насекомые для экспериментов были взяты из лабораторных культур университета МакГилл (Монреаль) и Московского зоопарка.

Для записи призывных звуковых сигналов одиночного самца помещали на расстоянии 10–15 см от микрофона; для записи сигналов ухаживания к самцу подсаживали самку. Данные о местах сбора материала приведены в цитируемых работах или в тексте.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разделение каналов акустической связи или акустические ниши в сообществах насекомых: всегда ли виды различаются по сигналам?

Каждый вид, издающий коммуникационные акустические сигналы, занимает определенный канал связи – так называемую акустическую нишу. Обычно под этим понятием подразумевают комплекс физических (амплитудно-временных и частотных) параметров сигнала; этот комплекс включает в себя, в частности, наличие или отсутствие периодичности повторения элементов разного уровня (пульсов, серий и фраз), особенности их временного рисунка и, наконец, диапазон значений их длительности и периода повторения. Сочетание этих параметров обеспечивает сигналу каждого вида свое “место” в акустическом фоне биотопа, т.е. акустическую нишу, являющуюся одной из составных частей занимаемой данным видом экологической ниши в целом (Жантиев, 1981). Иначе акустическая ниша может быть определена как диапазон акустических параметров окружающей среды, в пределах которого воз-

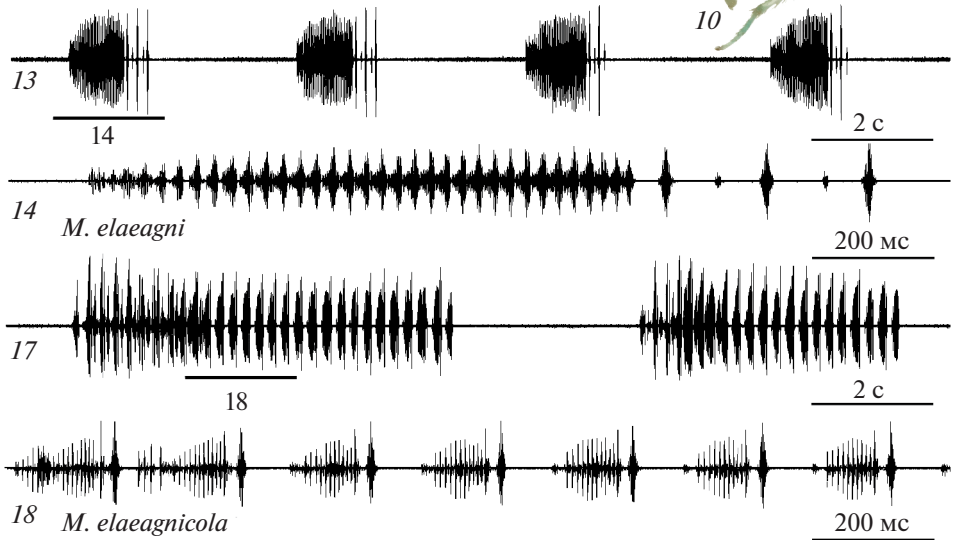
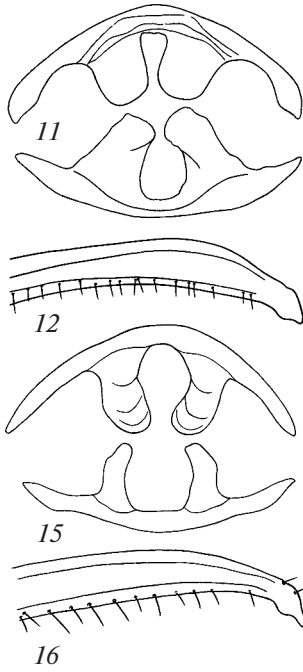
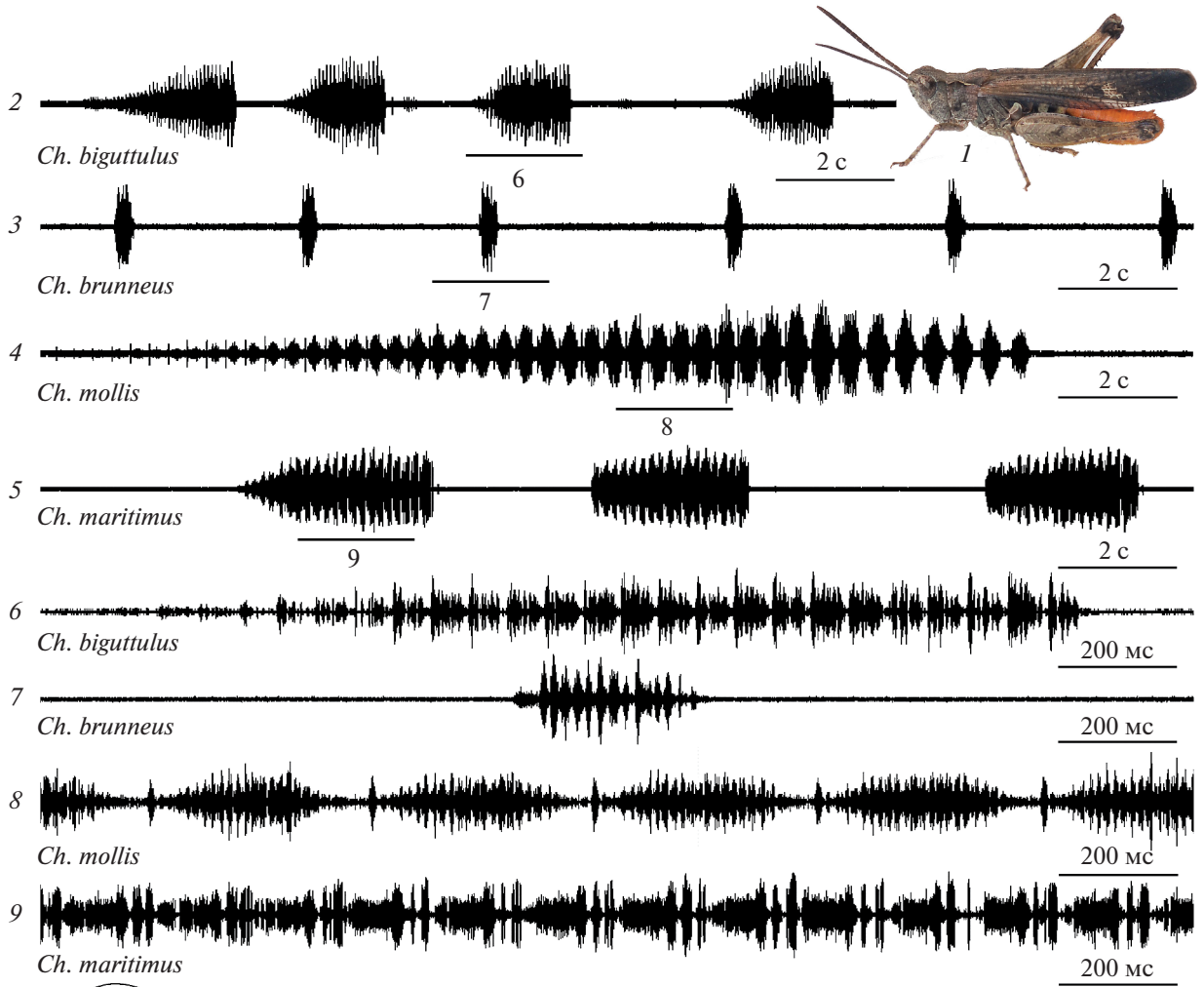
можно успешная коммуникация данного вида (Bukhvalova, 2006). При этом нужно иметь в виду, что акустические параметры среды обитания конкретного вида включают, в числе прочего, помехи биотического происхождения, т.е. сигналы симпатрических видов.

В сообществах видов, вступающих в акустический контакт, всегда наблюдается разделение акустических ниш. Это касается не только близких видов из одного рода или семейства, но и надвидовых таксонов. Например, в ходе изучения поющих насекомых и других акустически активных животных в тропическом дождевом лесу на Борнео выяснилось, что звуки, издаваемые представителями одной группы животных, обладают рядом общих черт, т.е. разные высшие таксоны имеют разный “акустический облик” (Riede, 1996). За счет этого почти всегда, не видя скрывающегося в глубине леса певца, можно определить, принадлежит ли он к млекопитающим, птицам, земноводным или к одной из групп насекомых. Среди последних по звукам легко идентифицируются сверчки (издают продолжительные сигналы с узкополосным спектром в диапазоне 4–9 кГц), кузнечики (их песни сходны с сигналами сверчков, но имеют более широкий частотный спектр, простирающийся в ультразвуковую область) и певчие цикады (сигналы содержат много высокочастотных гармоник).

У насекомых в пределах каждого таксона невысокого ранга (рода, подсемейства или семейства) разделение акустических ниш обычно происходит за счет различий в амплитудно-временном рисунке сигналов. Как правило, эти различия носят качественный характер, причем иной раз они настолько велики, что сигналы близких видов, почти неразличимых по морфологическим признакам, по временной структуре не имеют между собой ничего общего. Во многих случаях только анализ сигналов позволяет доказать, что рассматриваемые формы действительно имеют видовой статус.

Классический пример такого рода – четыре обычных вида *Chorthippus* из группы *biguttulus*: *Ch. biguttulus* (Linnaeus 1758), *Ch. brunneus* (Thunberg 1815), *Ch. mollis* (Charpentier 1825) и *Ch. maritimus* Mistshenko 1951 (Orthoptera, Acrididae). Их идентификация по морфологическим признакам крайне затруднительна, в экологическом плане они также весьма схожи и нередко встречаются в одном биотопе. В то же время, их звуковые сигналы отчетливо различаются даже на слух (рис. 1, 1–9).

Рис. 1. Различия в структуре акустических сигналов между морфологически близкими видами. 1–9 – саранчовые группы *Chorthippus biguttulus*: (1 – внешний вид, 2–9 – осциллограммы призывных сигналов; все записи сделаны в окрестностях дер. Ульянино Хвалынского р-на Саратовской обл.); 10–18 – цикадки рода *Macropsis*, живущие на *Elaeagnus angustifolia* (10–14 – *M. elaeagni*, 15–18 – *M. elaeagnicola*: 10 – внешний вид, 11, 15 – аподемы II брюшного сегмента самцов, 12, 16 – вершина стилуса, 13–14, 17–18 – осциллограммы призывных сигналов; все записи сделаны в предгорьях Западного Тянь-Шаня). Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 6–9, 14 и 18, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.



Среди цикадовых также известно немало близких видов, различающихся почти исключительно по временному рисунку призывных сигналов. Например, два живущих на лохе (*Elaeagnus angustifolia*, Elaeagnaceae) близких вида *Macropsis* – *M. elaeagni* Emelyanov 1964 и *M. elaeagnicola* Dubovsky 1966 (Homoptera, Cicadellidae) – внешне выглядят совершенно одинаково (рис. 1, 10) и отличаются друг от друга лишь мелкими деталями строения аподем II брюшного сегмента и гениталий самцов (рис. 1, 11–12 и 15–16). На равнинах и в низкогорьях Средней Азии они строго симпатричны – часто их можно собрать с одного дерева. При этом в их сигналах почти нет сходных элементов (рис. 1, 13–14 и 17–18).

Если общий план структуры сигналов у разных видов более или менее схож, различия приобретают количественный характер. Такое явление наблюдается, в частности, у саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) (Bukhvalova, 2006; Tishechkin, Bukhvalova, 2010). Их призывные сигналы можно разделить на несколько типов в зависимости от структуры фраз (короткие регулярно повторяющиеся или продолжительные одиночные) и серий (состоящие из дискретных пульсов, из слившихся пульсов и т.п.). В свою очередь, в пределах каждого типа основным видоспецифическим признаком является период повторения серий. Интересно, что другие количественные параметры, такие как число пульсов в серии, длительность фраз и интервалов между ними, по-видимому, не играют в процессе разделения акустических ниш существенной роли: они или очень вариабельны или сильно перекрываются у разных видов. В каждом сообществе саранчовых сигналы разных видов, относящиеся к одному типу, всегда различаются по периоду повторения серий. Случаев совместного существования двух видов, издающих сигналы одного типа со сходным периодом повторения серий, до сих пор не выявлено.

В качестве примера можно привести исследованное нами сообщество саранчовых в окрестностях пос. Облучье на западе Хабаровского края (Tishechkin, Bukhvalova, 2010). В его составе насчитывалось пять видов, издающих сигналы одного типа – короткие, регулярно повторяющиеся фразы, серии в которых состоят из слившихся друг с другом пульсов (рис. 2, 1–12). Сигналы всех видов четко различаются по периоду повторения серий: каждый из них занимает собственный диапазон, лишь незначительно перекрывающийся с диапазонами соседей (рис. 2, 13). При этом другие параметры сигналов у них крайне изменчивы (например, период повторения фраз у *Chorthippus intermedius* (Bey-Bienko 1926), рис. 2, 1) или практически совпадают (длительность фраз у *Ch. intermedius* и *Chrysochraon dispar major* Uvarov 1925, рис. 2, 8 и 10). Даже наличие факультатив-

ного дополнительного компонента в сигнале *Ch. intermedius* (рис. 2, 1, 7) не позволяет ему выйти за пределы акустической ниши, определяемой периодом повторения серий в основной части песни: он все равно занимает свободный диапазон на временной шкале, не перекрываясь по этому признаку с другими видами (рис. 2, 13).

Призывные сигналы мелких цикадовых в плане амплитудно-временного рисунка более сложны и разнообразны; в качестве примера можно привести подборку осциллограмм сигналов видов *Handianus* (Homoptera, Cicadellidae, Deltocephalinae; рис. 3; Tishechkin, 2000). Однако и в этой группе изредка наблюдается разделение акустических ниш по количественным параметрам – длительности элементов сигнала (в роде *Doratura*, Cicadellidae; Tishechkin, 2011b) или периоду их повторения (у пенниц из рода *Aphrophora*, Aphrophoridae; Tishechkin, 2011). Среди изученных видов рода *Doratura* два – *D. stylata* (Boheman 1847) и *D. homophyla* (Flor 1861) распространены по всей территории России. На юге Подмосковья они встречаются в одних биотопах с *D. impudica* Horvath 1897, на Северном Кавказе симпатричны с *D. exilis* Horvath 1903, в степях Тывы (Южная Сибирь) – с *D. gravis* Emeljanov 1966 и *D. lukjanovitshi* Kusnezov 1929. При сравнении осциллограмм сходство временного рисунка сигналов у всех видов прослеживается совершенно отчетливо (рис. 4, 1–6), но длительность элементов, а иногда и их число (у *D. impudica*, рис. 4, 2) видоспецифичны.

Наконец, у насекомых известны и примеры разделения акустических ниш по частоте. Показано, что у симпатрических видов Cicadellidae сигналы, сходные по амплитудно-временной структуре, могут различаться по несущей частоте или характеру частотных модуляций (Тишечкин, Бурлак, 2013). В сообществах прямокрылых сигналы некоторых видов различаются по частотным параметрам не хуже, чем по амплитудно-временным и именно за счет этого отчетливо выделяются на фоне звуков других насекомых на сонограммах (Бенедиктов, 2015).

Однако поющие насекомые могут избегать конкуренции не только за счет различий в физических характеристиках сигналов. Иногда заведомо разные виды издают сходные или даже полностью идентичные призывные сигналы, т.е. занимают одну и ту же акустическую нишу. Это возможно в тех случаях, когда они не вступают в акустический контакт друг с другом; благодаря этому сходство сигналов не мешает успешной внутривидовой коммуникации. Подобное явление наблюдается не только у аллопатрических видов, где причины акустической изоляции очевидны. Симпатрические виды тоже могут быть акустически изолированными за счет расхождения во времени вокализации, различий в биотопиче-

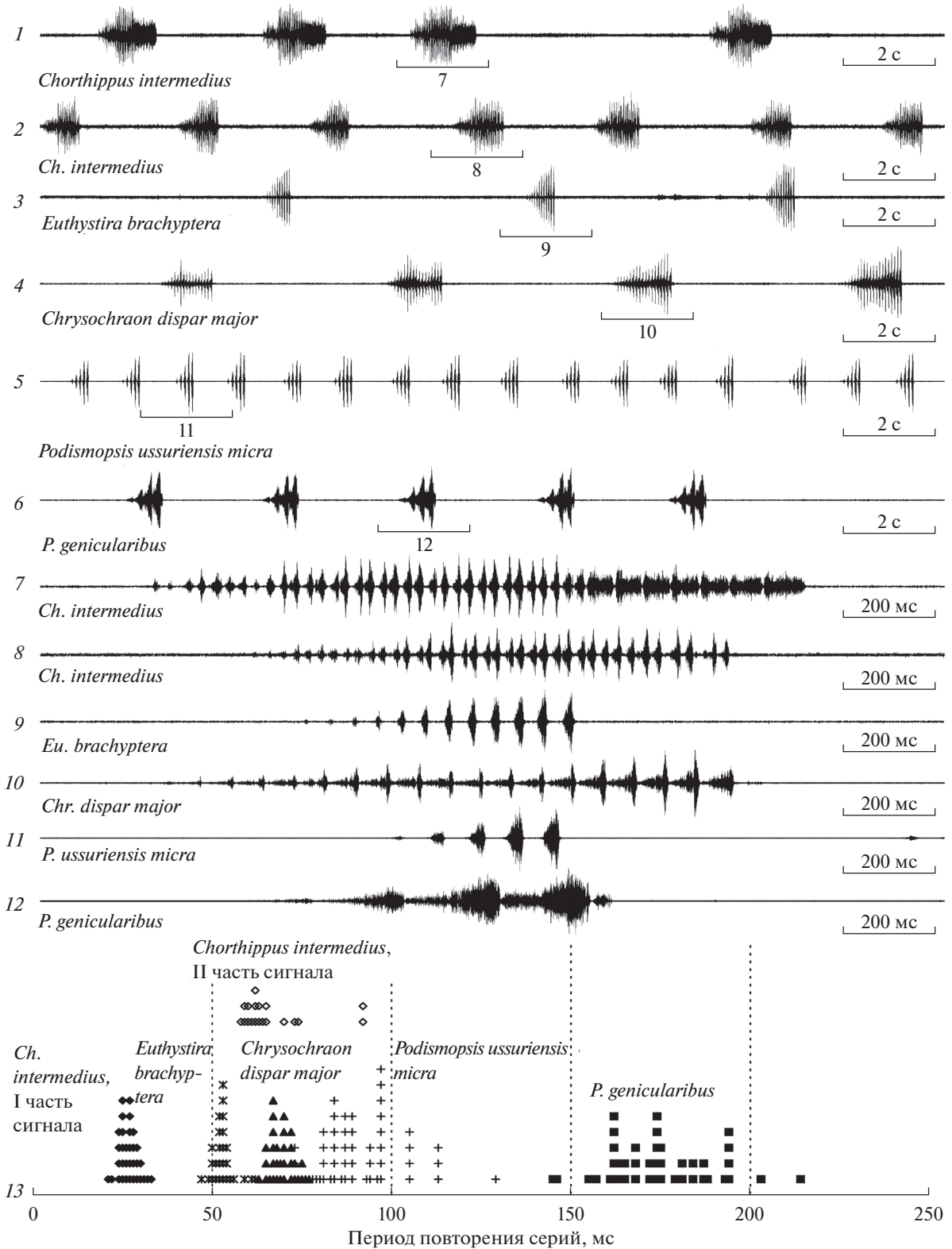


Рис. 2. Разделение акустических ниш в сообществе саранчовых подсемейства Gomphosaginae в окрестностях пос. Облучье, Хабаровский край. На рисунке представлены только виды, издающие регулярно повторяющиеся фразы, состоящие из серий, не разделенных на пульсы. 1–12 – осциллограммы сигналов, 13 – гистограммы распределения значений периода повторения серий у разных видов. Для *Chorthippus intermedius* даны осциллограммы полного (состоящего из двух частей; 1, 7) и редуцированного (2, 8) сигналов. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 7–12, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

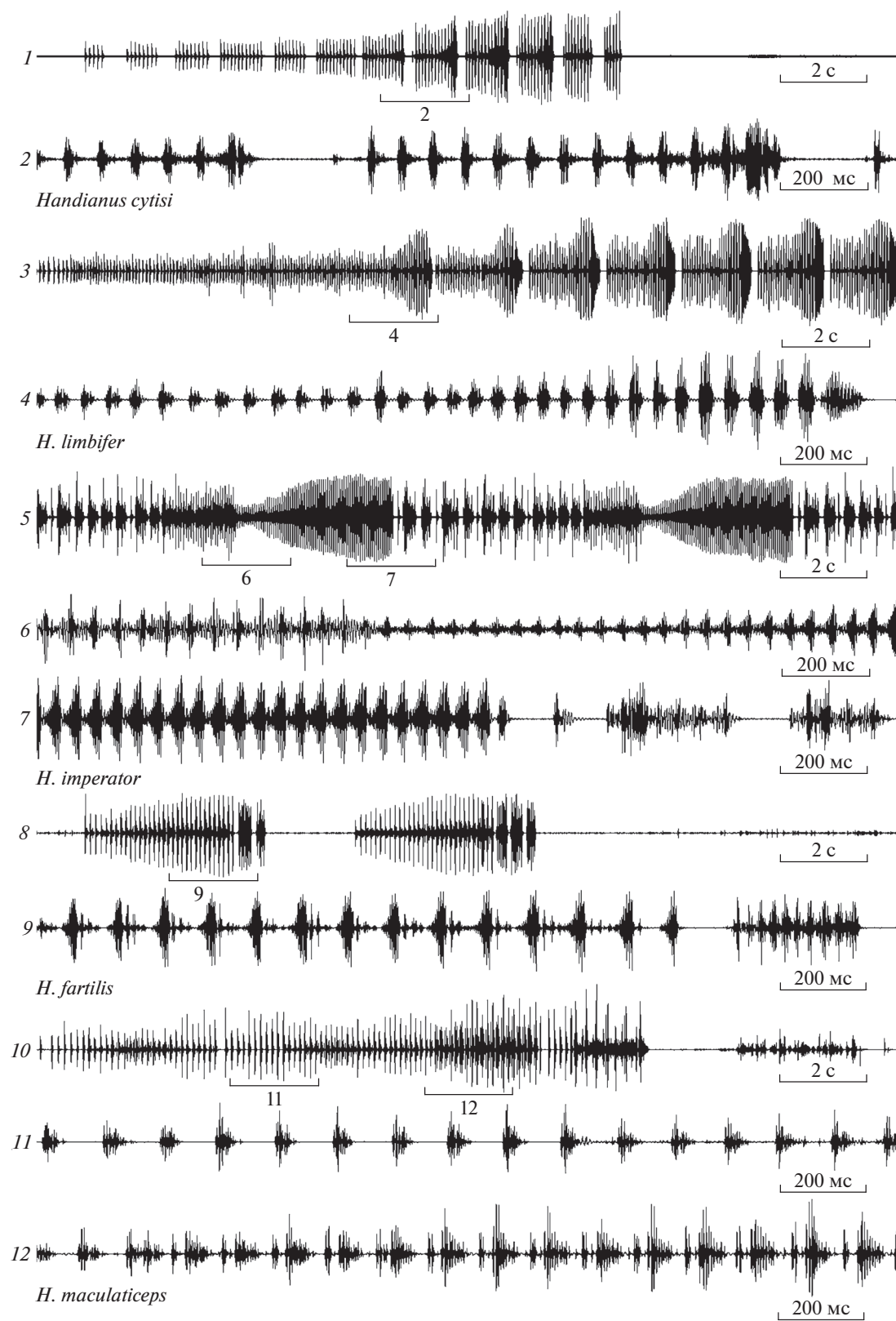


Рис. 3. Осциллограммы призывных сигналов цикадок рода *Handianus*. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 2, 4, 6–7, 9 и 11–12, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

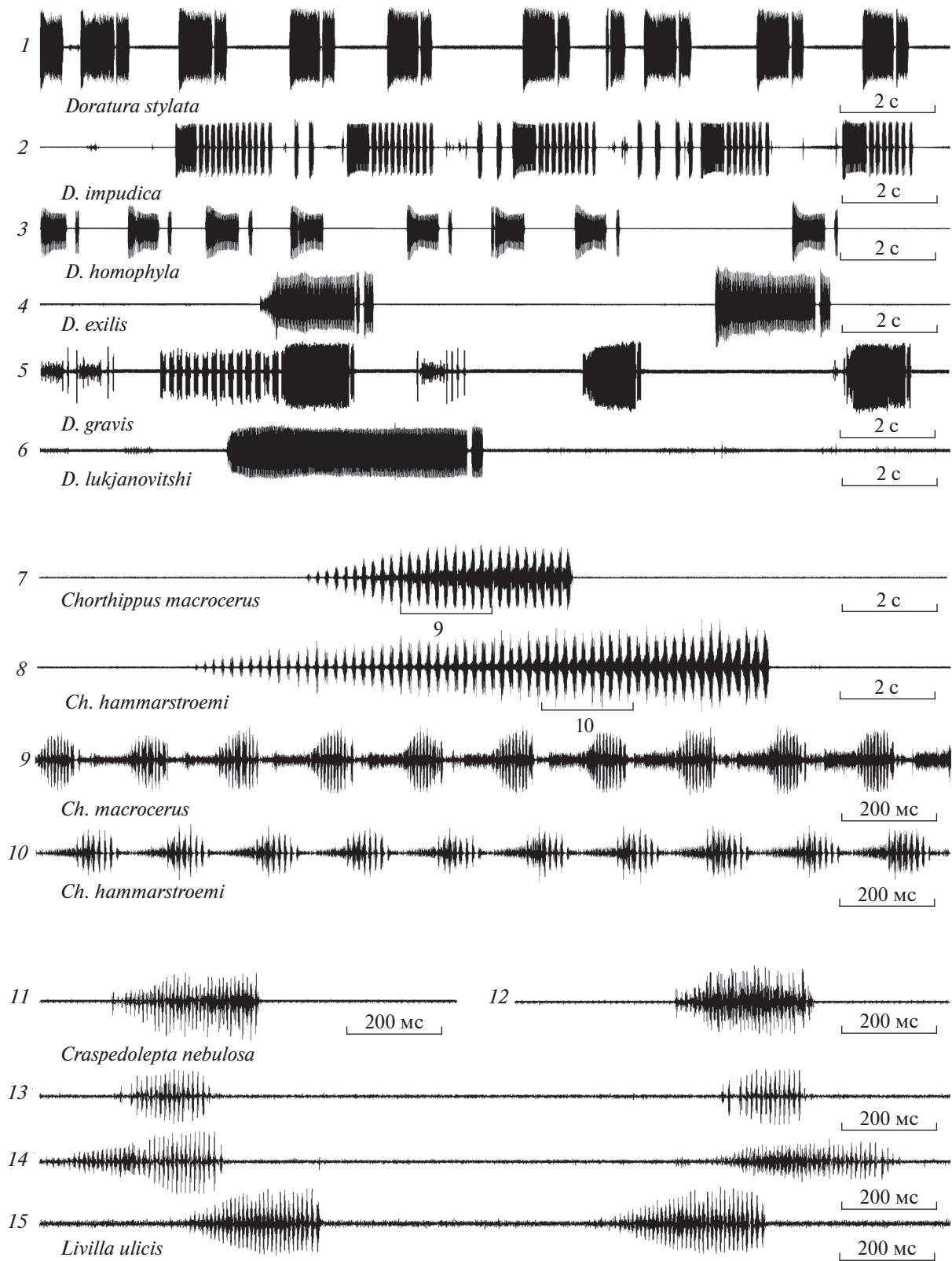


Рис. 4. 1–6 – осциллограммы призывных сигналов цикадок рода *Doratura*; 7–10 – то же, два викарирующих вида саранчовых из рода *Chorthippus*; 11–15 – то же, два формально симпатрических, но живущих в разных растительных сообществах вида листоблошек. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 9–10, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

ской приуроченности или кормовой специализации и т.п. Например, в степях Южной Сибири большинство саранчовых из трибы *Bryodemini* (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae) выполняет сопровождающиеся громкими звуковыми сигналами демонстрационные полеты в течение всего дня. Однако у *Bryodemella tuberculatum* (Fabricius 1775) наблюдаются только один-два коротких пика сумеречной активности: вечером после заката и иногда утром до восхода солнца; лишь в пасмурную погоду, когда другие виды *Bryodemini* не летают, отдельные особи могут быть активны и днем (Tishechkin, 2010). Вероятно, это связано с тем, что сигналы *B. tuberculatum* и одного из дневных видов — *Angaracris barabensis* (Pallas 1773) — на слух достаточно схожи, хотя формально и различаются по временным параметрам. Поскольку *Bryodemini* нередко достигают очень высокой численности, при массовых демонстрационных полетах их сигналы могут заглушать друг друга, даже несмотря на четкие межвидовые различия (Tishechkin, 2010).

Даже в так называемом “сумеречном хоре” — характерном для тропиков коротком всплеске акустической активности лесных обитателей перед наступлением темноты разные виды насекомых четко расходятся по времени пения несмотря на то, что период активности каждого из них иногда составляет не более получаса. Например, в лесах о-ва Борнео типичный сумеречный хор начинается с пения цикад, а строго в 18.30, когда они уже начинают замолкать, их сменяет хор медведок (Riede, 1996). Среди певчих цикад (Homoptera, Cicadidae), образующих сумеречный хор в Панаме, один вид начинает петь на закате, другой, в среднем, через 11 минут после захода солнца, а третий — примерно через 19 минут, причем к концу сезона размножения эта задержка постепенно уменьшается до 11 минут (Wolda, 1993). Такая четкая приуроченность периода пения к определенному времени находит отражение и в народных названиях: скажем, некоторые виды азиатского рода *Pomponia* (Homoptera, Cicadidae) известны у местного населения как “шестичасовые цикады” (“six o'clock cicadas”; Boulard, 2006).

Помимо того, что разделение каналов связи способствует репродуктивной изоляции, оно также позволяет избегать акустических помех. Об этом свидетельствует упомянутое выше расхождение высших таксонов (например, разных семейств насекомых) по акустическим нишам за счет различий в физических характеристиках сигналов и/или во времени вокализации (Riede, 1996). Очевидно, что скрещивание певчих цикад с медведкой в норме невозможна и без специализированных изолирующих механизмов, однако массовое пение одного вида заглушает сигналы другого, и это приводит к расхождению видов по времени активности в “сумеречном хоре”.

Иногда подобное явление наблюдается и у видов из одной таксономической группы. Примером могут служить упомянутые выше два вида *Bryodemini* (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae), один из которых, как уже говорилось, поет днем, другой — в сумерках. На осциллограммах их сигналы различаются достаточно четко, но в полевых условиях, когда звуки десятков и даже сотен особей образуют непрерывный шумовой фон, определить эти два вида по сигналам, не зная заранее, что один из них дневной, а второй — сумеречный, крайне трудно.

Известно также, что реакция мелких равнокрылых (цикадовых и листоблошек) на сигналы симпатрических видов ничем не отличается от реакции на абиотические помехи, возникающие при колебании и соударении листьев и стеблей: в естественных условиях каждая особь стремится “вставить” свои сигналы в короткие периоды тишины между песнями других видов и/или порывами ветра (Тишечкин, 2012).

На практике при изучении межвидовых акустических взаимодействий одна из основных проблем заключается в том, чтобы выяснить, действительно ли данные виды акустически изолированы или они все же могут воспринимать сигналы друг друга и, следовательно, участвуют в конкуренции за акустические ниши в пределах одного сообщества.

Если мы имеем дело с насекомыми, издающими звуковые сигналы, задача оказывается сравнительно простой. Звуковые колебания распространяются равномерно во все стороны от источника, хотя физические преграды, в первую очередь, заросли растений, могут вызывать их ослабление. Тем не менее, если виды обитают в одном биотопе и совпадают по времени активности в течение сезона и суток, они неизбежно конкурируют за каналы связи. Виды, занимающие одну и ту же акустическую нишу, всегда пространственно изолированы за счет аллопатрии или различий в экологической приуроченности.

В качестве примера аллопатрических видов со сходными сигналами можно привести два вида саранчовых — *Chorthippus macrocerus* (Fischer-Waldheim 1846) и *Ch. hammarstroemi* (Miram 1907) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). Первый из них встречается в степях европейской России и западного Казахстана, на Кавказе от предгорий до субальпийской зоны и в Закавказье. Ареал второго вида простирается от Алтая до Тихого океана, доходя на севере до Якутии, а на юге — до сопредельных районов Монголии и Китая. Столь широкое распространение свидетельствует об их высокой экологической пластичности, однако эти виды нигде не контактируют друг с другом. Возможно, это связано с тем, что их сигналы относятся к одному и тому же типу (рис. 4, 7–10) —

они представляют собой одиночные фразы, продолжительность которых варьирует в крайне широких пределах (у *Ch. macrocerus*, в среднем, от 4–5 до 15–17 с, у *Ch. hammarstroemi* от 5–6 до 20–30 с), а структура серий и период их повторения схожи (170–340 мс у *Ch. macrocerus* и 180–270 мс у *Ch. hammarstroemi*; Tishechkin, Bukhvalova, 2010).

В этом подсемействе известны и случаи биотопического викаривания. Например, *Ch. macrocerus* и *Ch. vagans* (Eversmann 1848) занимают одну и ту же акустическую нишу, но в Ростовской обл., где проводились наши исследования, первый вид встречается в степях, агроценозах и по обочинам дорог, а второй — только на полянах в лесопосадках (Tishechkin, Bukhvalova, 2010).

Вибрационные сигналы, в отличие от звуковых, распространяются только в твердом субстрате, главным образом, по стеблям и листьям растений, на которых находятся особи. Опыты с регистрацией сигналов в естественных условиях показали, что дальность коммуникации даже у мелких цикадовых и листоблошек (Homoptera: Auchenorrhyncha и Psyllinea), длина тела которых не превышает 3–4 мм, гораздо выше, чем можно было предположить. Вибрационные сигналы распространяются не только по всем ответвлениям одного побега, но могут передаваться и со стебля на стебель при соприкосновении надземных частей, через общую корневую систему и даже при контакте корней разных видов растений. Об этом свидетельствуют, во-первых, возможность записи сигнала в условиях, когда насекомое сидит на одном стебле, а вибродатчик подключен к другому, а во-вторых, реакция самцов на сигналы друг друга. У большинства насекомых пение одной особи стимулирует акустическую активность других. Именно это мы и наблюдали в экспериментах в природе: стоило одному самцу издать призывный сигнал, как особи, сидящие на соседних стеблях, соприкасающихся листьями или растущих от одного корневища, тут же начинали ему отвечать. Из этого следует, что среди насекомых, использующих вибрационную коммуникацию, даже строгие монофаги не имеют собственных, “выделенных” каналов связи. В густом травостое они неизбежно слышат сигналы всех остальных видов, живущих на других растениях из того же растительного сообщества (Tishechkin, 2011a).

В то же время, даже на небольшой площади может существовать несколько сообществ, растения из которых практически не соприкасаются друг с другом, вследствие чего передача вибрационных сигналов между ними невозможна. То же самое относится к растениям разных жизненных форм: вибрационные сигналы насекомых, живущих на деревьях, лишь случайно могут быть услышаны видами, обитающими под пологом того же леса в травяном ярусе. При этом формально такие

виды являются строго симпатрическими, поскольку они могут быть собраны в одном биотопе или при одном учете кошением на трансекте протяженностью всего в несколько десятков метров.

Например, на юге Московской обл. два вида листоблошек (Homoptera, Psyllinea) — *Craspedolepta nebulosa* (Zetterstedt 1828) (Aphalaridae) и *Livilla ulicis* Curtis 1836 (Psyllidae) — нередко встречаются практически в одной точке. Однако первый вид является монофагом иван-чая (*Chamerion angustifolium*), образующего почти чистые заросли на опушках и вырубках, в то время как второй живет на дроке (*Genista tinctoria*), растущем на сухих полянах. Сигналы этих видов практически идентичны, за исключением того, что у *L. ulicis* фразы обычно следуют с более короткими и регулярными промежутками (рис. 4, 11–15) (Tishechkin, 2006).

Таким образом, хотя сигналы, предназначенные для привлечения конспецифического полового партнера, всегда являются компонентом SMRS в понимании Патерсона, они не всегда представляют собой репродуктивный барьер в понимании Майра. У форм, не вступающих в акустический контакт друг с другом по причине аллопатрии или экологических различий, процесс видообразования может происходить и без дивергенции по признакам структуры сигналов, хотя последние при этом полностью сохраняют функции SMRS. Один из наиболее известных случаев такого рода представляют горбатки комплекса *Enchenopa binotata* (Say 1824) (Homoptera, Membracidae). Эволюция этой группы, включая роль вибрационных сигналов в видообразовании, была детально изучена американскими авторами; обзор связанных с акустической коммуникацией аспектов проблемы можно найти у Кокрофта с соавторами (Cocroft et al., 2008).

По всей вероятности, начало видообразования в этой группе положил переход предковой формы на несколько видов деревьев и кустарников из разных семейств. Как и большинство цикадовых, горбатки откладывают яйца в сделанные яйцекладом надрезы на ветвях кормовых растений. Весной сигналом для развития яиц и выхода личинок служит начало сокодвижения в стебле. Поскольку разные виды деревьев и кустарников различаются по фенологии, это привело к рассинхронизации циклов развития связанных с ними кормовых рас. За счет этого поток генов между ними резко ослаб, и каждая раса специализировалась на питании на своем кормовом растении, постепенно обособившись как самостоятельный вид. В настоящее время эта группа представляет собой комплекс криптических видов-монофагов. Надежных морфологических различий между ними выявить не удастся, в связи с чем большинство из них до сих пор формально

не описано. По временному рисунку сигналов они также практически неразличимы, однако это не препятствует их существованию в качестве биологических видов, поскольку различия в тропической специализации и, как следствие, в фенологии обеспечивают надежную репродуктивную изоляцию даже в условиях симпатрии.

У некоторых представителей группы *E. binotata* сигналы различаются по несущей частоте, причем именно этот параметр является основным видовым признаком при распознавании конспецифической песни. Зависимость частоты сигнала от физических свойств кормового растения была изучена у двух видов из этой группы: живущего на *Cercis canadensis* (Fabaceae) и на *Ptelea trifoliata* (Rutaceae). Исследование частотных характеристик тонких ветвей, черешков листьев и листовых пластинок каждого из этих двух видов показало, что как разные виды, так и разные органы одного вида растений различаются по этому признаку. При этом у горбатов, живущих на *C. canadensis*, поющие самцы концентрируются преимущественно на ветвях, а у вида, связанного с *P. trifoliata*, — на черешках листьев. Несущая частота сигналов у первого вида составляет около 140 Гц, у второго — порядка 340 Гц. Эти значения достаточно точно совпадают с максимумами частотных характеристик тех частей растений, где они обитают: более толстые ветви лучше проводят низкие частоты, а более тонкие черешки, наоборот, высокие. Это позволило предположить, что изначально различия в несущей частоте возникли как “частотная настройка” сигналов на характеристики определенного субстрата и лишь вторично стали одним из факторов репродуктивной изоляции.

Точно так же сходство сигналов у разных видов может наблюдаться и при аллопатрическом видообразовании. Например, *Macropsis flavida* Vilbaste 1980 и *M. remota* Tishetshkin 1998 (Homoptera, Cicadellidae, Macropsinae) издают практически идентичные сигналы (рис. 5, 1–4), но различаются размерами (второй заметно крупнее), небольшими деталями строения аподем II брюшного сегмента самцов и, отчасти, кормовой специализацией: первый питается на многих видах ив, второй является монофагом *Salix schwerinii* (Salicaceae). Эти формы не вступают в акустический контакт друг с другом, поскольку первая распространена в материковой части Евразии от Западной Сибири до побережья Тихого океана, а вторая достоверно известна только с о-ва Сахалин. По нашему мнению, в настоящее время они уже достигли той стадии дивергенции, на которой их можно считать самостоятельными видами, хотя очевидно, что изначально они представляли собой материковую и островную популяции единого вида, разделившегося в результате географической изоляции.

Еще более показательный случай представляют собой *Macropsidius sahlbergi* (Flor 1861) и *M. chazarianus* Logvinenko 1981 из того же подсемейства (Tishechkin, 2014). Подавляющее большинство видов рода *Macropsidius* внешне неразличимо, в связи с чем их диагностика основывается исключительно на строении гениталий самца (Тишечкин, 2006; Tishechkin, 2014). Определение большинства видов не представляет затруднений, т.к. морфологические различия между ними вполне очевидны (рис. 5, 5–6, 9–10, 13–14 и 17–18). По сигналам они также различаются достаточно легко (рис. 5, 11–12, 15–16 и 19–20), за исключением вышеупомянутой пары видов, у которых временной рисунок фраз практически идентичен (рис. 5, 7–8 и 11–12). Оба вида питаются на полынях подрода *Dracunculus* (*Artemisia*, Asteraceae), но первый из них широко распространен в лесной и степной зонах Восточной Европы, в степях Казахстана, а также известен из нескольких точек на Западном Тянь-Шане, а второй является эндемиком песчаных пустынь Северного Прикаспия от Махачкалы на западном побережье до Мангышлака на восточном. Вероятно, по причине аллопатрии структура их сигналов не подвергалась действию движущего отбора, в то время как дивергенция по морфологическим признакам зашла уже достаточно далеко (рис. 5, 5–6 и 9–10).

Тем не менее, как правило, при аллопатрическом видообразовании сигналы все-таки эволюционируют наряду с морфологическими признаками. Более того, дивергенция по сигналам может идти опережающими темпами, что приводит к появлению внешне сходных, но различающихся по сигналам форм. Поэтому даже среди географически изолированных видов случаи схождения сигналов редки; именно к таким формам относятся виды как группы особей (или популяций), отличающейся от других подобных групп структурой SMRS, неприменимо. В то же время, эти формы сохраняют репродуктивную изоляцию, т.е. как виды полностью соответствуют традиционному определению Майра.

Эволюция сигналов под действием полового отбора: исследование на примере представителей двух групп Orthoptera

Перед особями противоположного пола стоит задача не только распознать и локализовать конспецифическую особь, но и оценить ее “качество” (Andersson, 1994). Проблема выбора лучшего партнера более остро встает перед самками, поскольку самцов, готовых копулировать в данный момент, как правило, оказывается больше, чем рецептивных самок (например, Kriegbaum, 1989; Helversen, Helversen, 1994). У прямокрылых относительная стабильность и малая внутривидо-

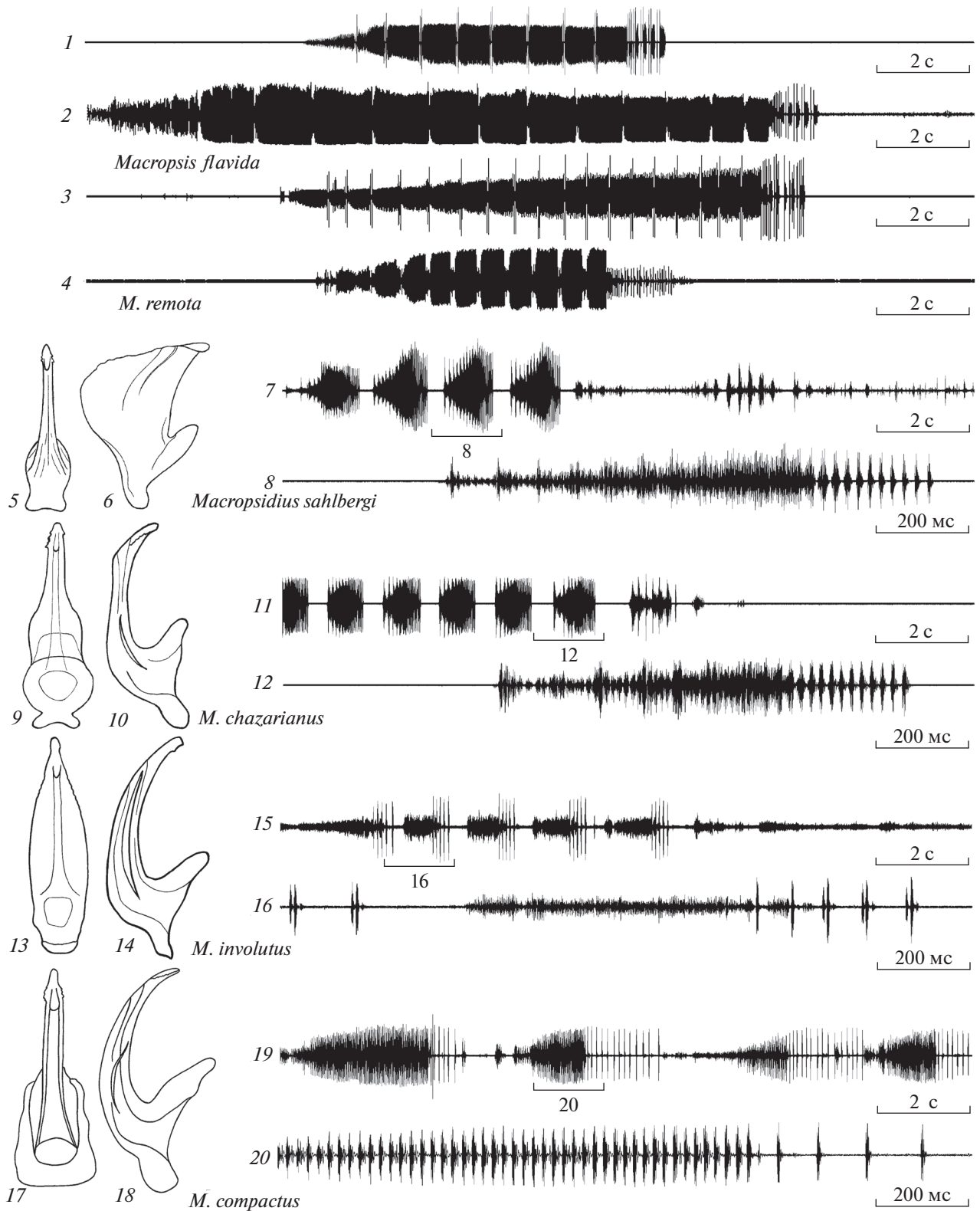


Рис. 5. Сходство акустических сигналов у аллопатрических видов. 1–4 – осциллограммы сигналов близких видов цикадок рода *Macropsis* (1 – самец из Амурской обл., 2 – самец из Южного Приморья, 3–4 – самцы с южного Сахалина); 5–20 – цикадки рода *Macropsidius*, penis сзади (5, 9, 13, 17) и сбоку (6, 10, 14, 18) и осциллограммы призывных сигналов (7–8, 11–12, 15–16, 19–20); по морфологии все четыре вида различаются одинаково четко, но у первых двух структура сигналов практически идентична (7–8 и 11–12). Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 8, 12, 16 и 20, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

вая изменчивость призывных сигналов (сигналов, издаваемых одиночным самцом) дают самкам мало возможностей для выбора “лучшего” самца. Самка может оценивать качество самца на расстоянии лишь в том отношении, что при прочих равных условиях предпочитает громко и стабильно поющих самцов, игнорируя, таким образом, больных или старых особей (Жантiev, 1981). Иная ситуация складывается, когда самец оказывается непосредственно рядом с самкой и начинает издавать другой тип сигнала — сигнал ухаживания. У разных видов прямокрылых ухаживание может включать в себя не только акустические, но и вибрационные, зрительные, химические и механические сигналы (Balakrishnan, Pollack, 1997; Веденина, 2005; Kortet, Hedrick, 2005; Heller, 2006; Finck et al., 2016). Одни параметры такого полимодального сигнала могут быть более стабильными и могут использоваться для распознавания особи своего вида, тогда как другие, отличающиеся большей вариабельностью, могут служить для оценки качества полового партнера (Веденина, 2005; Веденина, Шестаков, 2013). Вариабельный сигнал дает большую возможность самкам для выбора и самцам для соревнования, особенно при определенных стратегиях полового поведения, например при “токах” (Kirckpatrick, Ryan, 1991). Результатом соревнований могут быть различия в репродуктивном успехе, если сигналы некоторых самцов окажутся более привлекательными для большинства самок, чем сигналы других самцов (Andersson, 1994).

Согласно одной из теорий полового отбора, теории индикаторных механизмов или “хороших генов” (Zahavi, 1987; Hamilton, Zuk, 1982), заметные, бросающиеся в глаза, признаки самца предпочитается самкой потому, что эти признаки являются индикатором его качества, иначе — повышенной приспособленности, которая будет унаследована потомками. Например, звуковой сигнал, в котором один из элементов увеличен по длительности или интенсивности по сравнению с нормой, более привлекателен для самок. Одно из возможных объяснений этого феномена заключается в том, что такой сигнал требует больших энергетических затрат от самца, а потому свидетельствует о его высоком качестве (Stumpner, Helversen, 1994; Gerhardt, Huber, 2002). Если звуковой сигнал сопровождается демонстрационными движениями разных частей тела, например, взмахами антенн или конечностей, то это также энергетически более “дорого”, чем звуковой сигнал без демонстрационных движений, а потому может служить индикатором сильного и здорового полового партнера (Vedenina, Helversen, 2003, 2009). Другая, не менее распространенная теория полового отбора была предложена Фишером (Fisher, 1930, 1958). Согласно этой теории, на первом этапе в популяции появляется мутантный аллель, влияющий ли-

бо на признак самца, либо на предпочтения самок. Вначале этот аллель может быть нейтрален, и поэтому может распространяться за счет дрейфа. Но на следующих этапах самцы с этим признаком получают преимущество перед самцами, не обладающими им: самкам становится выгодно выбирать самцов с новым признаком, поскольку их сыновья унаследуют его, привлекут больше самок и оставят больше потомства. Необходимо отметить, что, несмотря на общепризнанность двух теорий, эмпирические тесты, доказывающие тот или иной механизм, очень немногочисленны.

Ниже мы хотим показать, в какой степени акустические сигналы могут эволюционировать под действием полового отбора, на примере двух групп прямокрылых: сверчков (*Gryllidae*) и саранчовых (*Acrididae*).

Сверчки обладают относительно высокой дальностью коммуникации (до 10 м) (Жантiev, 1981; Попов, 1985). Многие виды сверчков имеют собственные укрытия или норки, и самец, издающий призывный сигнал, часто сидит у входа в норку в небольшой впадине, которая способствует повышению интенсивности сигнала, действуя как отражатель звука или резонатор. У сверчков пульсы имеют синусоидальное заполнение, и поэтому частотные спектры их призывных сигналов лежат в узком частотном диапазоне, в отличие от сигналов большинства кузнечиков и саранчовых, чьи сигналы имеют широкополосные частотные спектры. Таким образом, звуковые сигналы разных видов сверчков могут различаться не только по временным, но и по частотным характеристикам (Elsner, Popov, 1978; Жантiev, 1981). Что касается временных параметров, то сигналы близкородственных видов могут различаться по длительности и периоду повторения пульсов, числу пульсов в серии, а также по тому, группируются пульсы в серии или нет, как, например, сигналы сверчков рода *Gryllus* (рис. 6, 1–3).

Самки сверчков часто летят к поющим самцам, но последние метры в основном преодолевают по земле. В процессе ухаживания самцы издают акустические сигналы, которые существенно отличаются от призывной песни не только по временным, но и по частотным параметрам. Сигнал ухаживания тише призывного, а в его частотном спектре в большей степени присутствуют высокочастотные компоненты. Как правило, у разных видов рода *Gryllus* в сигнале ухаживания можно выделить два элемента: более высокочастотные пульсы большой амплитуды (которые мы для удобства называем щелчками) и низкочастотные пульсы низкой амплитуды, которые чередуются друг с другом в характерном порядке (рис. 6, 4–9) (Жантiev, Чуканов, 1972; Nocke, 1972; Жантiev, Дубровин, 1974; Fitzpatrick, Gray, 2001; Vedenina, Pollack, 2012). Таким образом, временная

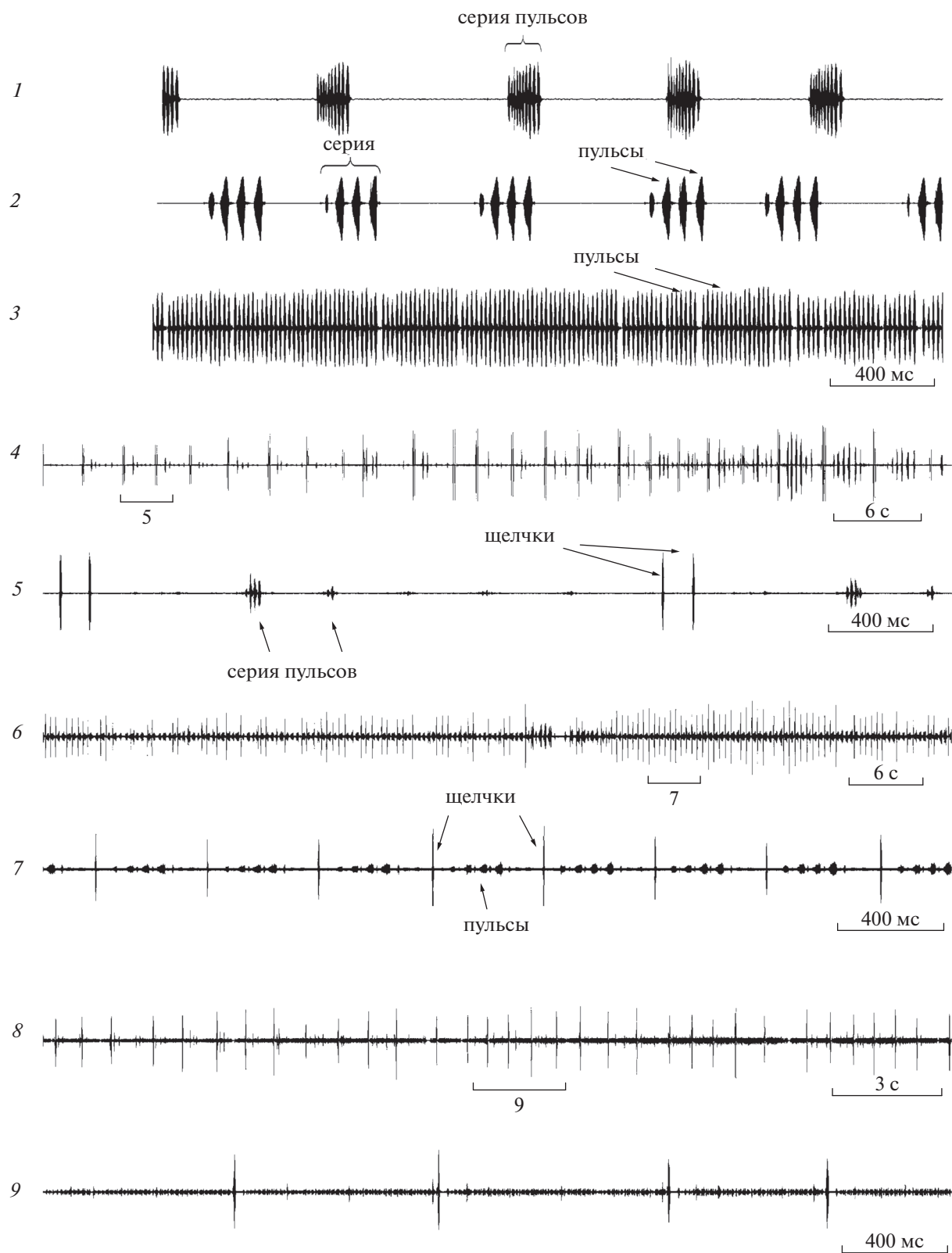


Рис. 6. Призывные сигналы (1–3) и сигналы ухаживания (4–9) трех американских видов сверчков: *Gryllus assimilis* (1, 4, 5), *G. firmus* (2, 6, 7) и *G. rubens* (3, 8, 9). Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 5, 7 и 9, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

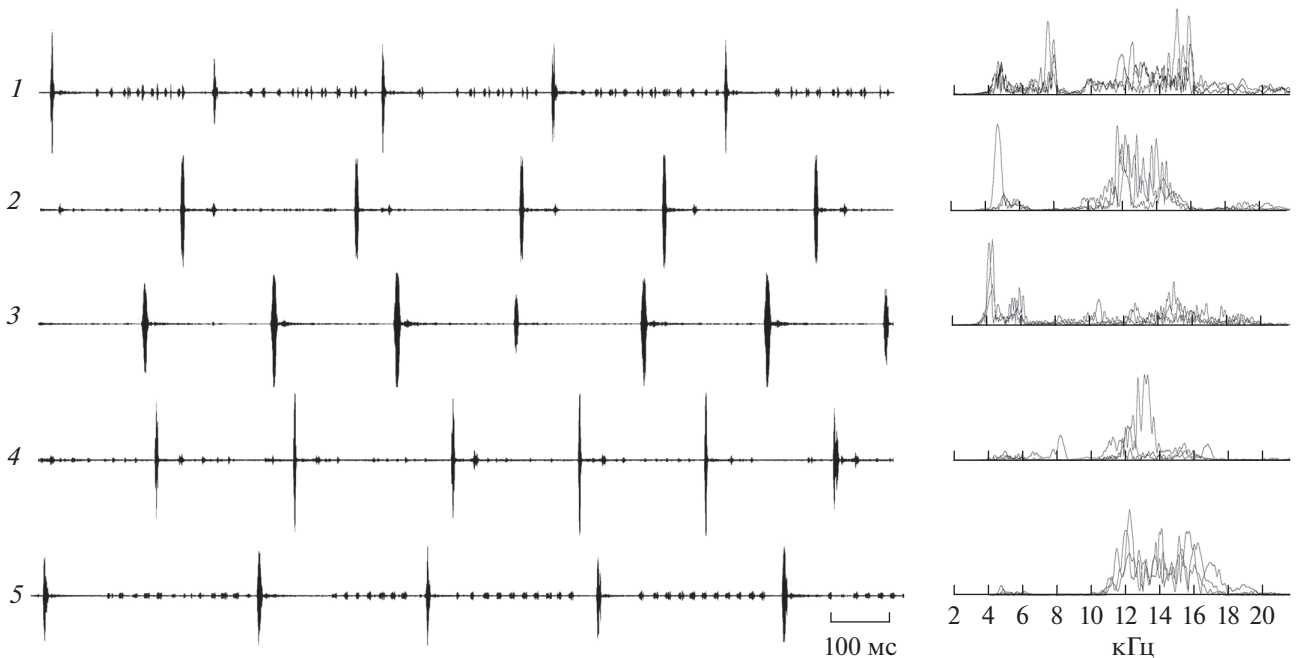


Рис. 7. Сигналы ухаживания и частотные спектры щелчков (справа) пяти самцов *Gryllus bimaculatus* (1–5). На каждом графике представлены спектры трех разных щелчков из одного сигнала.

структура сигнала ухаживания сложнее, чем структура призывного сигнала, содержащего один элемент (рис. 6, 1–3). Самец, издающий сигнал ухаживания, пятится задом к самке, которая для успешной копуляции должна заползти к нему на спину. Было показано, что именно конспецифический сигнал ухаживания необходим для запуска стереотипных действий самки, приводящих к успешной передаче сперматофора, а при изменении временной структуры модельного сигнала процент успешных копуляций достоверно снижается (Balakrishnan, Pollack, 1996; Vedenina, Pollack, 2012; Shestakov, Vedenina, 2015).

В то же время, анализ изменчивости различных параметров сигнала ухаживания у *G. bimaculatus* (De Geer 1773) (Shestakov, Vedenina, 2015) и *G. assimilis* (Fabricius 1775) (Vedenina, Pollack, 2012) показал, что одни его характеристики относительно стабильны (коэффициент вариации 6–17%), тогда как другие сильно варьируют (коэффициент вариации 20–93%). Самым изменчивым параметром у обоих видов оказалось соотношение амплитуды щелчков и пульсов, тогда как самыми стабильными были несущая частота пульсов (*G. bimaculatus*) и щелчков (*G. assimilis*). На рис. 7 показано, как могут варьировать относительная амплитуда щелчков и пульсов и частотный спектр щелчков у разных самцов *G. bimaculatus*. Предъявление самкам *G. bimaculatus* синтезированных моделей сигнала показало, что

важность разных параметров сигнала неодинакова. Стимулы со щелчками без пульсов (ст7, ст8 на рис. 8, 3, 4) оказались даже более эффективными, чем стимулы со щелчками и пульсами (ст4, ст6 на рис. 8, 1, 2). Синтезированные песни с различной несущей частотой щелчков были одинаково привлекательными для самок (рис. 8, 1, 2). Напротив, изменение длительности щелчков (рис. 8, 3, 4) снижало ответ самки до уровня отрицательного контроля (ухаживание немых самцов без проигрывания сигнала). Таким образом, изменение варибельного параметра сигнала не приводило к изменению эффективности стимула или даже повышало его эффективность, тогда как изменение стабильного параметра снижало эффективность стимула. Такая же закономерность была показана ранее для сигналов дальнего действия бесхвостых амфибий (Gerhardt, 1991; Gerhardt, Huber, 2002) и некоторых видов прямокрылых (Stumpner, Helversen, 1992; Shaw, Herlihy, 2000). Наши данные говорят о том, что это правило работает также и при коммуникации на близком расстоянии.

Следует отметить, что оценка качества полового партнера у сверчков может проводиться не только на основании акустических сигналов. Например, у стеблевых сверчков (Oecanthinae) самка, находясь на спине у самца во время копуляции, поедает секрет, выделяемый его метанотальными железами (Brown, 1999). У полевых сверчков самки поедают сперматофор, который, несмотря на

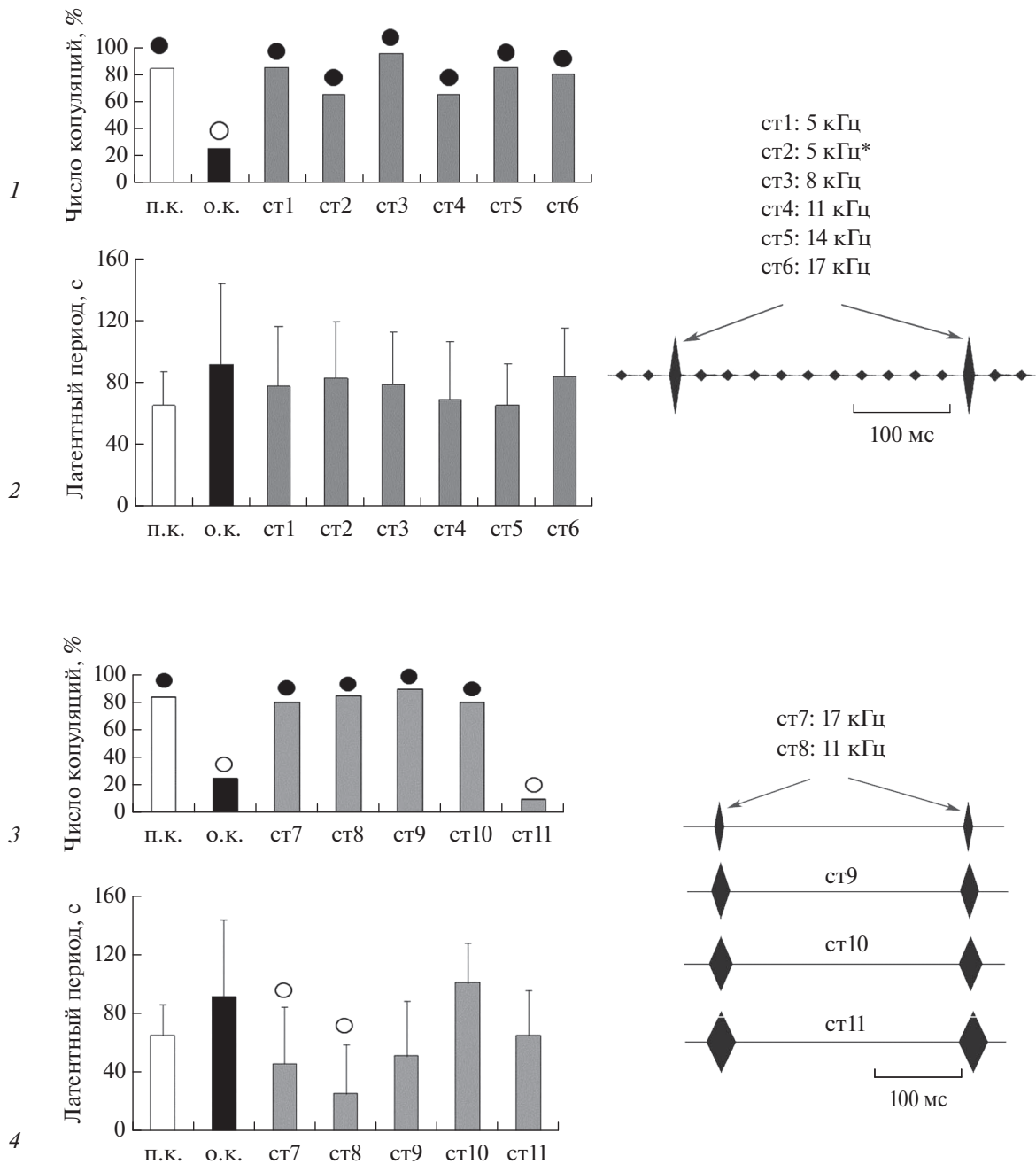


Рис. 8. Результаты предъявления самкам *Gryllus bimaculatus* синтезированных моделей сигнала ухаживания, показанных справа; 1–2 – модельные сигналы с разной несущей частотой щелчков, 3–4 – модельные сигналы с разной длительностью щелчков (длительность щелчков с несущей частотой 11 кГц варьировала от 12 до 36 мс в ст8 – ст11). Во всех сериях экспериментов, кроме серии со ст2, участвовали самки в возрасте 3–8 дней после линьки на имаго; ст2 предъявляли самкам в возрасте 14–17 дней (помечено звездочкой). Слева: число копулировавших самок (1, 3) и латентный период от начала сигнала ухаживания до копуляции (2, 4). Белые столбики обозначают результаты проигрывания естественного сигнала во время ухаживания немого самца (положительный контроль, п.к.), черные столбики – результаты ухаживания немого самца без проигрывания. Серые столбики – результаты проигрывания различных модельных сигналов во время ухаживания немого самца. Черные кружки обозначают достоверность отличий от о.к., белые кружки – достоверность отличий от п.к. ($p < 0.05$). Для латентного периода указаны среднее и стандартное отклонение ($N = 19–20$).

отсутствие питательного сперматофилакса, характерного для многих видов кузнечиков (Болдырев, 1915), все же служит одним из привлекающих факторов в процессе ухаживания.

Характерной особенностью поведения многих видов сверчков является защита своей территории, а также норки или убежища. В результате драки хозяина территории с пришельцем чаще

всего побеждает хозяин территории, хотя в целом ее исход зависит от размеров и степени агрессивности дерущихся самцов (Simmons, 1986). Было показано, что самка спаривается с победившим самцом, и одна из причин такого выбора заключается в том, что проигравшие самцы не ухаживают в присутствии победителя (Burk, 1983). С другой стороны, если самку ссаживают с одним из самцов, и каждый из них ухаживает, она чаще спаривается с самцом-доминантом, видимо, ориентируясь по запаху (Simmons, 1986; Kortet, Hedrick, 2005; Thomas, Simmons, 2009). Кроме того, самки часто предпочитают самцов-владельцев норки или убежища потому, что используют норки для откладки яиц (Alexander, 1961).

Саранчовые, наиболее активно использующие звуковую коммуникацию, относятся к подсемейству Gomphocerinae. Для них показана наименьшая дальность акустической связи: 1–3 м (Haskell, 1958; Lang, 2000). Представители Gomphocerinae стридулируют, сидя на земле или травянистых растениях, в основном на злаках. В этом случае большой помехой для распространения звука являются сильное отражение и поглощение звуковых волн растительностью и почвой. В отличие от сверчков, перед которыми стоит та же проблема, саранчовые не используют внешних конструкций для усиления интенсивности и направленности сигнала. Кроме того, сами по себе призывные сигналы Gomphocerinae отличаются более низкой интенсивностью звука, чем сигналы сверчков, и занимают широкий частотный спектр (Веденина, Жантиев, 1990; Meyer, Elsner, 1996). Отдельные представители Gomphocerinae издают звуковые сигналы не только путем феморо-тегминальной стридуляции, но также могут задействовать крыловой аппарат. Например, некоторые жилки заднего крыла *Stenobothrus rubicundus* (Germar 1817) сильно склеротизированы, и при ударе крыльев друг о друга самцы способны издавать громкий звук, причем как во время полета, так и сидя на субстрате (Elsner, Wasser, 1995).

Сигналы Gomphocerinae могут достигать большой сложности по амплитудно-временным параметрам (Bukhvalova, Vedenina, 1998; Vedenina, Bukhvalova, 2001; Ragge, Reynolds, 1998; Бухвалова, 2003; Савицкий, 2005). Это частично связано с особенностями феморо-тегминальной стридуляции. У большинства исследованных видов задние ноги движутся с определенным фазовым сдвигом, который может меняться в процессе стридуляции, и, кроме того, сам паттерн движения правой и левой ног может быть различен (Elsner, 1974; Helversen, Helversen, 1994; Веденина, 2005; Vedenina, Helversen, 2009; Веденина, Шестаков, 2013). Например, если ноги двигаются в противофазе, а звуковой пульс генерируется в результате движения ноги лишь в одном направлении, то частота повторения пульсов удваивается. Если в на-

чале фразы ноги работают в фазе, а потом начинают двигаться в противофазе, расчлененность серий на пульсы исчезает, и границы между сериями смазываются. В зависимости от положения заднего бедра в генерации звука могут быть задействованы разные стридуляционные зубчики; в этом случае неодинаковая плотность и расположение зубчиков в разных частях ряда также могут влиять на структуру песни (Веденина, 2005). Такое использование парного звукового аппарата позволяет саранчовым чрезвычайно усложнять временной паттерн сигнала.

Рецептивные самки большинства видов Gomphocerinae отвечают акустически, слыша призывный сигнал самца. Самец и самка идут друг к другу, поочередно издавая звуковые сигналы. Оказавшись рядом с самкой, самец начинает издавать сигнал ухаживания. Сигналы ухаживания самцов большинства видов, принадлежащих к трибам Chrysochraontini, Dociostaurini и Arcypterini, практически не отличаются от призывных сигналов. Различия могут быть лишь в несколько большей продолжительности сигналов ухаживания. Сигналы ухаживания многих видов из трибы Gomphocerini (видов рода *Euchorthippus*, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt 1821), *Ch. montanus* (Charpentier 1825), *Ch. macrocerus* (Fischer-Waldheim 1846) и большинства видов группы *Ch. biguttulus*) также сильно напоминают призывные сигналы (Ragge, Reynolds, 1998; Савицкий, 2000; Савицкий, Лекарев, 2007; Vedenina, Muge, 2011).

Напротив, почти у всех видов из трибы Stenobothrini сигналы ухаживания сложнее, чем призывные, и существенно отличаются от них по длительности. Как правило, их сложность заключается в том, что они содержат больше элементов, чем призывные сигналы и часто сопровождаются демонстрационными движениями. У многих видов из рода *Omocestus* начало сигнала ухаживания почти идентично призывному сигналу, который генерируется в результате простых движений ног вверх-вниз; но потом следуют дополнительные элементы, характерные только для ухаживания. Например, в сигнале ухаживания *O. minutus* (Brullé 1832) первая часть (элемент А) похожа на призывный сигнал, а вторая (элемент В) содержит более низкоамплитудные серии (рис. 9). Далее следуют прерывистые подъемы то одной, то другой ноги попеременно, причем при взмахе ноги принимают почти вертикальное положение (элемент С). Когда нога резко опускается, генерируется одиночный пульс. В конце сигнала, перед попыткой копуляции, самец генерирует обеими ногами неспецифические пульсы, сходные у разных видов. У большинства видов *Stenobothrus* сложность сигнала ухаживания также достигается за счет специфического чередования элемента призывного сигнала и других элементов, характерных только для ухаживания. Например, в сиг-

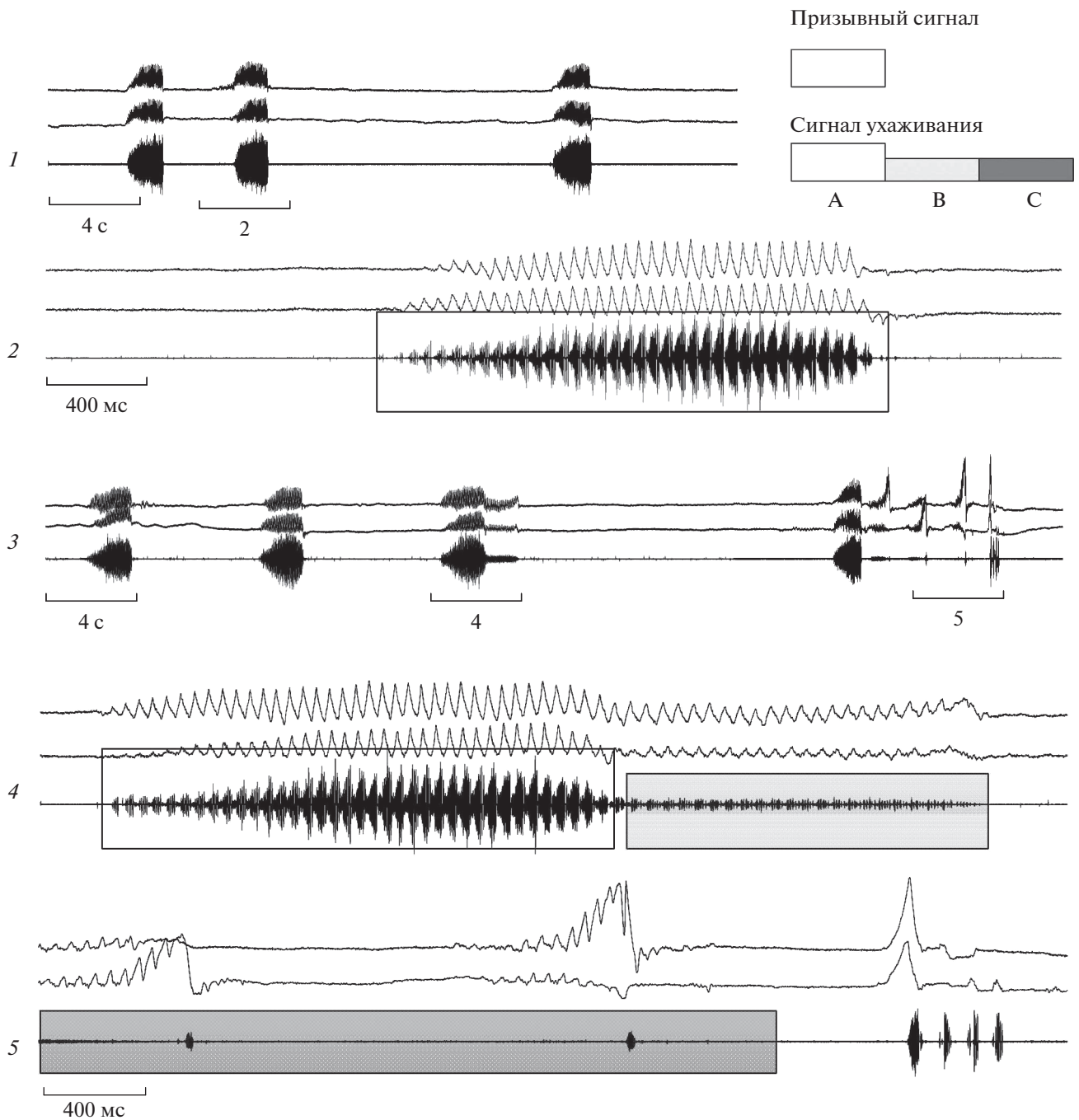


Рис. 9. Осциллограммы призывного сигнала (1, 2) и сигнала ухаживания (3–5) *Omocestus minutus* из Саратовской обл. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. Справа сверху – схемы сигналов. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 2, 4 и 5, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

нале ухаживания *S. nigromaculatus* добавляется еще два элемента, а у *S. fischeri* – три элемента, которые чередуются с элементом призывного сигнала (Веденина, Шестаков, 2013). Для видов рода *Stenobothrus* очень характерны сопутствующие процессу ухаживания визуальные демонстрации (взмахи антенн и голеней, движения брюшка),

которые сами по себе не приводят к генерации звуков.

Самцы близкородственных видов из группы *Ch. albomarginatus* (De Geer 1773) издают сложный сигнал ухаживания, в котором ни один из элементов даже не напоминает призывный сигнал. Для четырех из пяти европейских видов характер-

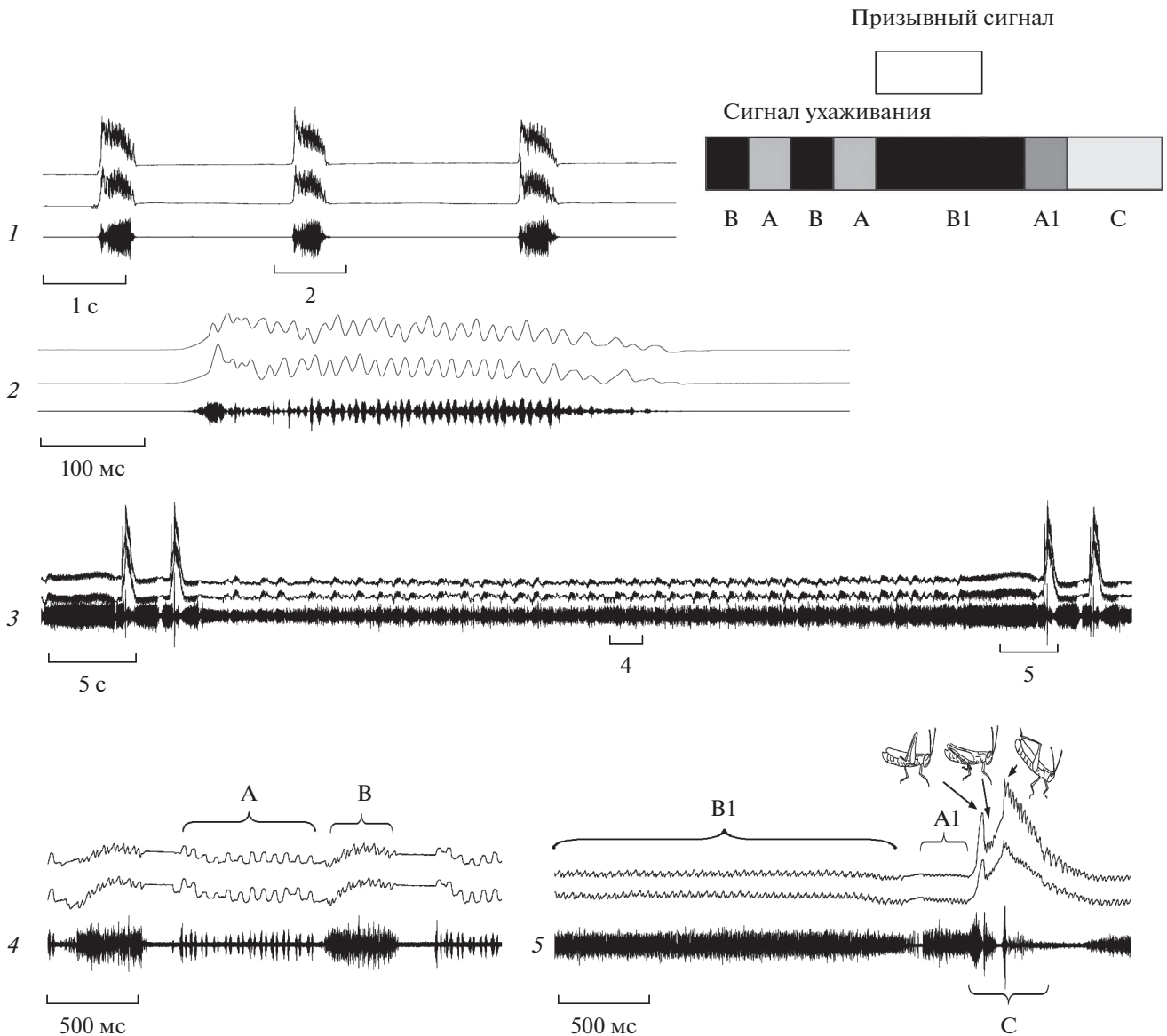


Рис. 10. Осциллограммы призывного сигнала (1, 2) и сигнала ухаживания (3–5) *Chorthippus karelini karelini* из Аскании-Нова (Украина). Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. Рисунки показывают положение задних ног и брюшка в определенные моменты ухаживания. Справа сверху – схемы сигналов. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 2, 4 и 5, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

ны демонстрационные движения в определенный момент ухаживания. Сигнал одного из видов этой группы, *Ch. karelini* (Uvarov 1910), включает в себя пять элементов (рис. 10). Ухаживание начинается с чередования элементов А и В, которые сходны по амплитуде, но различаются по длительности и периоду повторения пульсов. Элемент А издается в результате синхронных и простых движений двух ног, тогда как элемент В – в результате более сложного движения: взмахи каждой ноги сдвоены, и они работают со сдвигом фаз. После чередования А/В пар следуют продол-

жительный элемент В1 и два-три коротких элемента А1 и С. Характер движений ног во время генерации элементов В и В1 практически идентичен. Каждый элемент С сопровождается демонстрационными движениями, причем в нем можно различить две фазы: вначале происходит взмах только задними бедрами, а затем брюшком, бедрами и голеньями. После этого весь цикл повторяется.

Сравнение степени изменчивости амплитудно-временных параметров сигналов ухаживания у разных видов саранчовых подсемейства Gomphocerinae показало, что наиболее стабильными

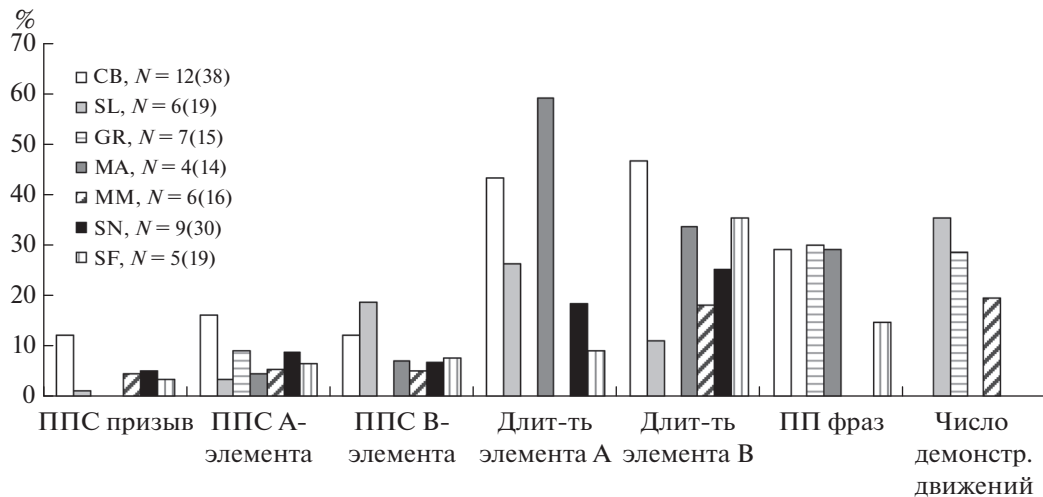


Рис. 11. Коэффициент вариации периода повторения серий (ППС) призывного сигнала и 6 параметров сигнала ухаживания (периода повторения серий А- и В-элементов, длительности элементов А и В, периода повторения фраз и числа демонстрационных движений) у семи видов саранчовых: *Chorthippus biguttulus* (CB), *Stenobothrus lineatus* (SL), *Gomphocerippus rufus* (GR), *Myrmeleotettix antennatus* (MA), *M. maculatus* (MM), *S. nigromaculatus* (SN), *S. fischeri* (SF). А-элемент сигнала ухаживания идентичен призывному сигналу. N – число записанных самцов (сигналов).

параметрами у всех исследованных видов являются период повторения серий или пульсов (коэффициент вариации ниже 20%) (Рис. 11). Таким образом, прослеживается сходство сигнала ухаживания с призывным сигналом: в призывном сигнале период повторения серии также является одним из самых стабильных параметров и считается видоспецифическим признаком (Bukhvalova, 2006; Tishechkin, Bukhvalova, 2010). Напротив, такие параметры как число серий во фразе, длительность и период повторения фраз или длительность и число разных элементов обладают более высокой изменчивостью (коэффициент вариации 20–60%). Период повторения зрительных стимулов (демонстрационных движений) также варьирует, хотя сам паттерн этих движений оказывается достаточно стереотипным. Особенно варьируют те элементы звукового сигнала, которые сопровождаются демонстрационными движениями ног, антенн, головы и т.д. Например, элемент В присутствует в сигналах одних самцов *Ch. biguttulus* и отсутствует в сигналах других (Веденина, Шестаков, 2013). Этот элемент сопровождается высоким подъемом задних ног, что, возможно, служит дополнительным зрительным стимулом для самки. Период повторения и число высокоамплитудных взмахов ног при генерации коротких пульсов у *Gomphocerippus rufus* (Linnaeus 1758) сильно варьируют даже в пределах сигнала одного самца. У *Stenobothrus fischeri* (Eversmann 1848) длительность элемента С, генерация которого сопровождается взмахами задних голеней и поворотами всем телом из стороны в сторону, также сильно варьирует, а сам элемент повторяется нерегулярно, как в пределах сигнала

одного самца, так и в сигналах разных самцов. Учитывая изменчивость этих параметров, мы предполагаем, что они могут служить для оценки индивидуальных качеств самца.

Примечательно, что период повторения серий и пульсов оказывается стабильным не только в том элементе сигнала ухаживания, который сходен с призывным сигналом, но и в других элементах, характерных только для ухаживания. Это свидетельствует в пользу того, что анализ сигналов ухаживания можно использовать при решении таксономических задач. В некоторых группах видов со сходными призывными сигналами (например, в группах *Stenobothrus rubicundus* (Germar 1817), *S. eurasius* (Zubovsky 1898), *Ch. albomarginatus*) анализ сигналов ухаживания даже необходим (Elsner, Wasser, 1995; Berger, 2008; Vedenina, Helversen, 2009). Кроме того, сравнение филогенетических реконструкций и акустических сигналов саранчовых (Vedenina, Muge, 2011) показало, что у более древних видов, как правило, призывный сигнал почти идентичен сигналу ухаживания, тогда как ухаживание, включающее в себя не только сложный акустический сигнал, но демонстрационные движения, встречается в основном среди молодых видов. У ряда близкородственных видов паттерн призывного сигнала может быть сходным и относительно простым, тогда как их сигналы ухаживания – сложными и сильно различающимися, что предполагает более быструю эволюцию сигналов ухаживания, чем призывных сигналов. Поэтому мы допускаем, что сигнал ухаживания находится под более сильным действием полового отбора, чем призывный сигнал (Веденина, 2005).

Считается, что длительное и сложное ухаживание может иметь значение в условиях высокой плотности популяции, нередко наблюдаемой у саранчовых, когда особи противоположного пола встречаются случайно, без использования призывных сигналов (Kriegbaum, 1989; Kriegbaum, Helversen, 1992). Очутившись рядом с самкой, самец ощупывает ее антеннами, и в случае, если она оказывается конспецифической, начинает ухаживать, даже не издавая призывного сигнала. Самцы некоторых видов саранчовых могут ухаживать за одной самкой длительное время (1–2 ч), периодически прерывая ухаживание и делая попытки копулировать. Для копуляции самец залезает на самку, и если она не готова копулировать, она поднимает конец брюшка так, что самец не может прикрепиться к нему, или отталкивает самца задними ногами. При этом, однако, самка может не уходить и оставаться на месте, что позволяет самцу продолжить ухаживание. Было показано, что длительный сигнал ухаживания может влиять на гормональный фон самки, ускоряя наступление рецептивной фазы (Bull, 1979; Riede, 1983). Также известно, что акустический сигнал оказывает тормозящее воздействие на локомоцию самки, поэтому она остается на месте, что позволяет самцу продолжать ухаживание. Если самка находится в так называемой полурецептивной фазе и еще не готова копулировать, то в процессе ухаживания она может быстро достигнуть этого состояния готовности.

Итак, по каким параметрам самка может оценивать качество самца? У сверчков выбор самки и успешная копуляция зависят от многих сигналов ближнего действия. К ним относятся не только сигнал ухаживания, но и исход драки самцов, наличие территории или убежища, а также “брачные подарки” (питательные вещества, которые получает самка стеблевого сверчка из рода *Oecanthus* при поедании секрета метанотальных желез или самка полевого сверчка при поедании сперматофора). Оценка качества полового партнера может проводиться по целому комплексу признаков. Полиmodalный сигнал ухаживания также, возможно, служит для этой цели. Но сравнительный анализ акустических сигналов ухаживания разных видов сверчков свидетельствует о небольшом разнообразии и невысокой степени сложности их временной структуры. С другой стороны, ухаживание полевых сверчков всегда начинается с ощупывания антеннами (Adamo, Hoy, 1994), в ходе которого определяются не только видовая и половая принадлежность, но и социальный статус особей, который устанавливается в процессе драки самцов (Simmons, 1986). На данный момент неизвестно, может ли акустический сигнал отражать социальный статус самцов.

В отличие от сверчков, оплодотворение у саранчовых происходит без передачи наружного

сперматофора; таким образом, самка не получает питательных веществ во время копуляции. У самцов саранчовых отсутствуют территориальное поведение и драки и, в отличие от сверчков, они не имеют убежищ и нор. Напротив, для саранчовых характерны скопления особей обоего пола, которые можно назвать своеобразными токами, когда несколько самцов одновременно ухаживают за самками. В этих условиях для сравнения и оценки качества полового партнера остается полиmodalный сигнал ухаживания, включающий в себя акустический и зрительный, а также, возможно, и химический компоненты. Известно, что некоторые близкородственные виды саранчовых различаются по составу углеводов кутикулы (контактных феромонов) (Tregenza et al., 2000), что, вероятно, служит дополнительным изолирующим барьером между этими видами. Экспериментально показано, что у симпатрических видов из группы *Ch. biguttulus* именно видоспецифические углеводороды могут служить стимулом для начала ухаживания (Finck et al., 2016). Тем не менее, высокая степень сложности акустического и визуального компонентов процесса ухаживания саранчовых, по всей видимости, есть результат действия полового отбора. Таким образом, эволюция акустических сигналов саранчовых может быть обусловлена половым отбором в большей степени, чем эволюция акустических сигналов сверчков.

Акустические сигналы в гибридных зонах между близкородственными видами на примере двух групп саранчовых

Если определять гибридизацию в природе как скрещивание между представителями генетически различающихся популяций (Barton, Hewitt, 1985), то этот процесс происходит практически на всех ступенях видообразования. Исключением является аллопатрическое видообразование, когда гибридизация между популяциями исключена из-за наличия географических барьеров. Написанные в последние годы обзоры по роли гибридизации в видообразовании (напр., Nosil et al., 2009; Sobel et al., 2010; Abbott et al., 2013) показывают, что гибридизация чрезвычайно широко распространена в природе, очень разнообразна по формам и в гораздо большей степени способствует видообразованию, чем это считалось ранее. С одной стороны, гибридизация может тормозить дивергенцию между популяциями, способствуя потоку генов и рекомбинации. С другой стороны, она может ускорять видообразование в результате адаптивной интрогрессии или вызывать мгновенное видообразование посредством полиплоидизации.

В контексте видообразования гибридизация может иметь несколько вариантов последствий,

которые вызывают различную степень интересов ученых. Например, гибридизация может приводить к усилению изолирующих барьеров и образованию “хороших” видов (Wu, 2001; Via, 2009). Согласно гипотезе усиления этологической изоляции между гибридирующими видами, ассоциативность скрещиваний усиливается в контактных зонах по сравнению с зонами аллопатрии, если гибриды оказываются нежизнеспособны или их приспособленность сильно ниже, чем у родительских видов (Dobzhansky, 1937, 1940). Однако убедительных эмпирических данных, подтверждающих эту гипотезу, на сегодняшний день известно немного, причем почти все они получены на насекомых. Одно из таких немногочисленных исследований было проведено на бабочках-голубянках из рода *Agrodiaetus* (Lepidoptera, Lycaenidae) (Лухтанов, 2010; Lukhtanov et al., 2005). Применяв метод сравнительной молекулярной филогенетики, авторы показали, что межвидовые различия в окраске крыльев в основном возникли в зонах вторичного контакта, а не в аллопатрии. Более того, показано, что дифференциация окраски крыльев проходила именно по этологическому (совершенствование поведенческих механизмов), а не по экологическому сценарию. Последний был отвергнут на основании того, что не было найдено значимой корреляции между экологическими параметрами (микrokлиматическими условиями и высотой местообитания над уровнем моря) и окраской крыльев.

Другой способ проверки этой гипотезы – сравнительный анализ половых предпочтений самок из аллопатрических и симпатрических популяций. Если в симпатрических популяциях удастся обнаружить более высокую избирательность, чем в аллопатрических популяциях, то это может служить подтверждением данной гипотезы. Например, у бабочек-нимфалид из рода *Heliconius* (Lepidoptera, Nymphalidae), обитающих в условиях симпатрии, реже наблюдаются межвидовые ухаживания и копуляции, чем у тех же видов, взятых из аллопатрических популяций (Jiggins et al., 2001; Naisbit et al., 2001). Подобные результаты были также получены на палочниках *Timema cristinae* (Phasmatodea, Timematidae) (Nosil et al., 2003), жуках из рода *Ochthebius* (Coleoptera, Hydraenidae) (Urbanelli, Porretta, 2008) и на разных видах дрозифил (Noor, 1995; Higgin et al., 2000).

В литературе описано немало случаев природной гибридизации между близкородственными видами саранчовых подсемейства Gomphocerinae (напр., Rague, 1976, 1984; Butlin, 1998; Bridle, Butlin, 2002; Vedenina, Helversen, 2003; Willemse et al., 2009; Vedenina et al., 2012; Вединина, 2015), однако исследование процессов усиления этологической изоляции проведено лишь в двух гибридных зонах. Одна из них – широкая (около 200 км шири-

ной) зона гибридизации между видами-двойниками *Chorthippus albomarginatus* и *Ch. oschei* на территории Украины и Молдовы (Vedenina, Helversen, 2003; Vedenina, 2011). Эти виды не только морфологически сходны, но и издают одинаковые призывные сигналы; в то же время, они хорошо различаются по сигналам ухаживания. В сигнале ухаживания *Ch. albomarginatus* можно выделить три элемента с разной временной структурой, в сигнале *Ch. oschei* – пять элементов, генерация одного из которых к тому же сопровождается демонстрационными движениями задних голеней и брюшка (Vedenina, Helversen, 2003, 2009; Вединина, 2015). Другая гибридная зона, между *Stenobothrus rubicundus* и *S. clavatus*, представляет собой узкую контактную зону на горе Томарос в северной Греции; область распространения этих видов на горе Томарос не превышает 16 км² (Vedenina et al., 2012). В отличие от представителей группы *Ch. albomarginatus*, *S. rubicundus* и *S. clavatus* не относятся к видам-двойникам, и прекрасно различаются по нескольким морфологическим признакам. Для *S. clavatus* характерны булавовидные антенны, тогда как для *S. rubicundus* – нитевидные антенны. Надкрылья и крылья двух видов хорошо различаются как по размеру, так и по жилкованию и окраске (Elsner, Wasser, 1995; Ostrowski et al., 2009). Большие различия между *S. rubicundus* и *S. clavatus* имеются также по призывным сигналам и сигналам ухаживания. Ниже в качестве примера мы приводим подробное описание сигналов ухаживания последних двух видов.

Сигнал ухаживания *S. clavatus* (рис. 12, 1–4) начинается с низкоамплитудных взмахов задними ногами; тихие серии генерируются только в результате движений ног вниз (часть I). Эта часть может продолжаться до 15 мин, после чего следует относительно короткая часть II (10–20 с), включающая в себя тот же элемент, но повторяющийся с более высокой частотой. Далее самец начинает производить высокоамплитудные взмахи ног и одновременно взмахивает булавовидными антеннами. При движении ног вверх и в начале их опускания генерируется шумоподобный пульс, в конце движения ног вниз – более высокоамплитудная серия пульсов (часть III). Далее следует часть IV, которая фактически представляет собой призывный сигнал: взмахи ног генерируют серии пульсов, подобные сериям в части III, и только в процессе прерывистого движения вниз.

Характерной особенностью акустической коммуникации *S. rubicundus* является сочетание обычной для гомфocerин феморо-тегминальной стридуляции с громкими трепетаниями крыльев; призывный сигнал, а также определенная часть сигнала ухаживания издаются в процессе такого трепетания крыльями. Подобно сигналу *S. clavatus*, сигнал ухаживания *S. rubicundus* (рис. 12, 5–8) начинается с низкоамплитудных взмахов ног, но

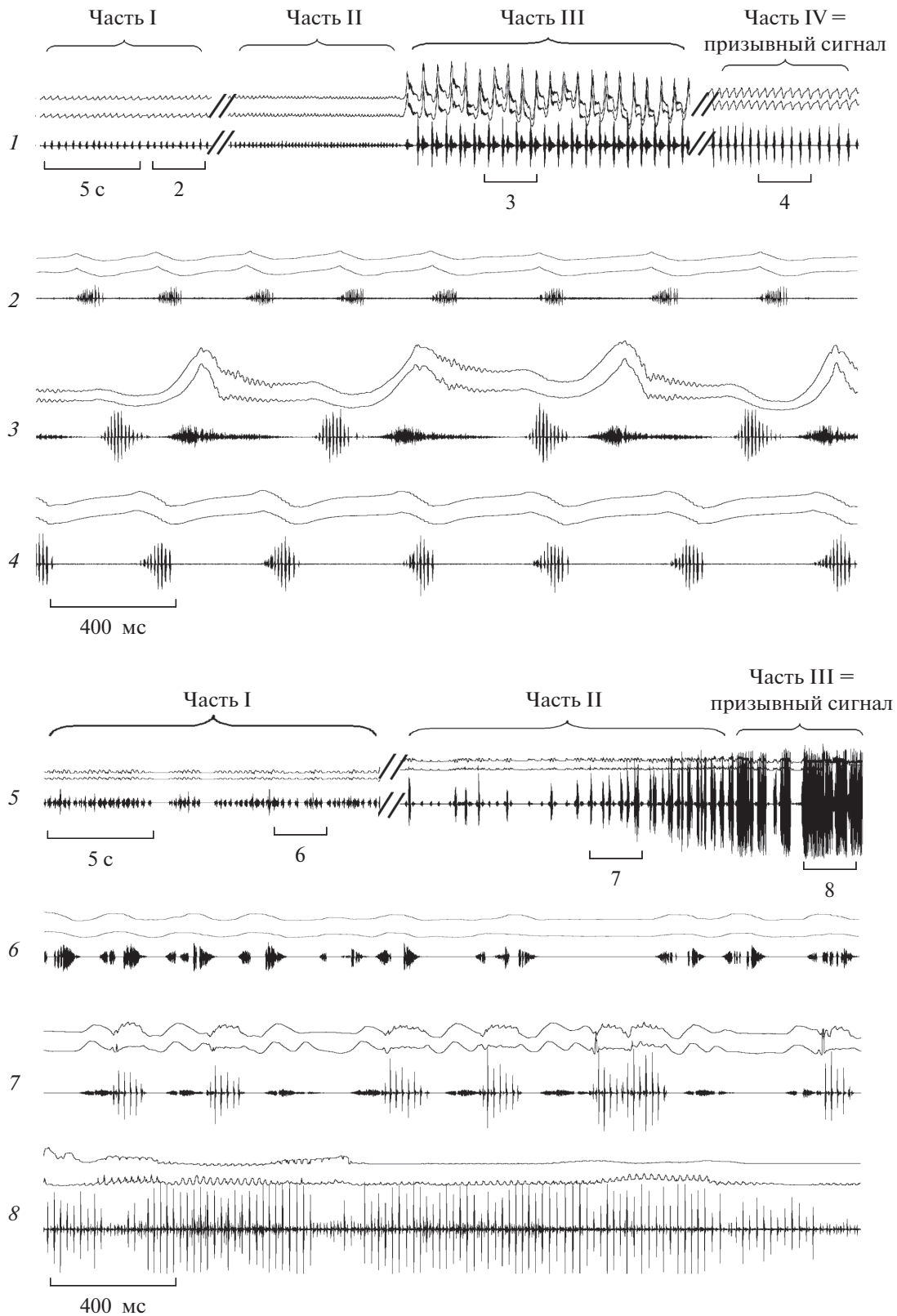


Рис. 12. Осциллограммы сигналов ухаживания *Stenobothrus clavatus* (1–4) и *S. rubicundus* (5–8). Над осциллограммами в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 2–4 и 6–8, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами. Амплитуда крыловых движений *S. rubicundus* настолько велика, что кусочки светоотражающей фольги, приклеенные к задним коленям, регулярно закрываются крыльями. В результате на осциллограммах движений ног (7, 8) видны регулярные колебания, которые могут давать ошибочное представление о движении ног, хотя на самом деле они отражают частоту движений крыльев.

в отличие от *S. clavatus*, звук издается как при подъеме, так и при опускании ног (часть I). Часть I также может продолжаться довольно долго, после чего взмахи ног начинают чередоваться с крыловыми сигналами (часть II). В результате тихие серии, состоящие из двух пульсов, начинают чередоваться с более громкими сериями из 5–8 коротких пульсов. Вначале крыловые сигналы редки, но по мере развития ухаживания они издаются все чаще и в конце части II одна – две серии простых пульсов, генерируемых ногами, чередуются со сложной серией, издаваемой крыльями. Согласно данным Эльснера и Вассера (Elsner, Wasser, 1995), звук издается при ударе крыльев одно о другое в момент их максимального подъема. Часть III сигнала ухаживания представляет собой трель пульсов, издаваемую исключительно крыльями.

Исследования предпочтений в двух группах гибридирующих видов мы проводили разными методами. В экспериментах на *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* самок одного вида помещали в садок вместе с равным числом кон- и гетероспецифических самцов; ответ самок оценивался по числу копуляций (Веденина и др., 2007). Были использованы особи из трех аллопатрических и четырех гибридных популяций. Особенность всех гибридных популяций в контактной зоне между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* заключалась в том, что в этих популяциях всегда доминировал один из родительских песенных фенотипов (Vedenina, 2011). При наличии свободного выбора между равным числом кон- и гетероспецифических самцов самки обоих видов как из аллопатрических, так и из гибридных популяций, в 80–90% случаев копулировали с самцами своего вида или самцами своего песенного фенотипа (биномиальный тест, $p < 0.005$) (рис. 13, 1–4). Мы не выявили различий между избирательностью самок из аллопатрических и гибридных популяций. Если самкам родительских видов предоставляли выбор между конспецифическими самцами и самцами лабораторных F1 гибридов, то самки двух видов различались по избирательности (рис. 13, 5, 6). Гибридные самцы не имели успеха у самок *Ch. oschei* (лишь в 10% случаев зафиксирована копуляция, $p < 0.001$), но имели успех у самок *Ch. albomarginatus*, сравнимый с успехом конспецифических самцов ($p = 0.172$). Мы также исследовали избирательность самок лабораторных гибридов (рис. 13, 7, 8). У F1 гибридных самок зафиксировано почти равное число копуляций с гибридными самцами и самцами *Ch. albomarginatus*, но достоверно меньшее число копуляций с самцами *Ch. oschei* ($p = 0.013$). У самок F2 гибридов число копуляций со всеми типами самцов было почти одинаково и достоверно не различалось между собой.

Для исследования предпочтений в группе *S. rubicundus* самкам проигрывали записанные

сигналы ухаживания через динамик, и регистрировали наличие или отсутствие звукового ответа самок (Vedenina et al., 2013). Самкам проигрывали сигналы самцов из аллопатрических популяций, сигнал самца из центра гибридной зоны и сигнал F1 гибридного самца. В отличие от гибридной зоны между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, популяции из гибридной зоны между *S. rubicundus* и *S. clavatus* можно было разделить на три группы: популяции с доминированием сигнала *S. rubicundus*, с доминированием *S. clavatus* и популяции, в которых доминировали промежуточные фенотипы. Самки *S. rubicundus* и *S. clavatus* из аллопатрических популяций демонстрировали хорошо выраженные предпочтения при проигрывании четырех типов сигнала ухаживания (критерий Краскела-Уоллиса, $p = 0.0000$), а именно, они предпочитали конспецифический сигнал всем остальным предъявляемым стимулам (критерий Манна-Уитни, $p < 0.001$) (рис. 14, 1, 2). Следует, однако, отметить относительно высокую привлекательность сигнала природного гибрида для самок *S. clavatus* (40%). Самки из гибридных популяций типа *clavatus* вели себя аналогично самкам из аллопатрической популяции (рис. 14, 3). Напротив, самки из популяций типа *rubicundus* были менее избирательны: несмотря на то, что они предпочитали отвечать на сигналы *rubicundus*, они достоверно не различали сигналы *S. rubicundus* и *S. clavatus* и сигнал природного гибрида (рис. 14, 4). Самки из центра гибридной зоны предпочитали сигналы *clavatus* и *rubicundus* гибридным сигналам (рис. 14, 5), тогда как самки F1 гибридов не выказывали достоверных предпочтений к какому-либо из четырех типов сигнала ухаживания (критерий Крускала-Уоллиса, $p = 0.12$) (рис. 14, 6).

Итак, в наших поведенческих экспериментах самки из аллопатрических популяций и из зон симпатрии демонстрировали сходную избирательность в обеих группах гибридирующих видов. Более того, самки из гибридных точек типа *rubicundus* демонстрировали даже более низкую избирательность, чем самки из аллопатрических популяций *S. rubicundus*. Таким образом, наши результаты не подтверждают теорию усиления этологической изоляции.

Считается, что усиление этологической изоляции может скорее происходить на последних ступенях видообразования, т.е. при наличии относительно высокой пост-зиготической изоляции между гибридирующими видами (Butlin, 1998). Мы считаем, что этот сценарий неприменим для исследованных нами видов. Во-первых, уровень генетической несовместимости пока недостаточно высок как между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, так и между *S. clavatus* и *S. rubicundus*, чтобы такой механизм усиления барьеров начал работать. Лабораторные скрещивания показали, что гибриды между этими видами жизнеспособны и фертиль-

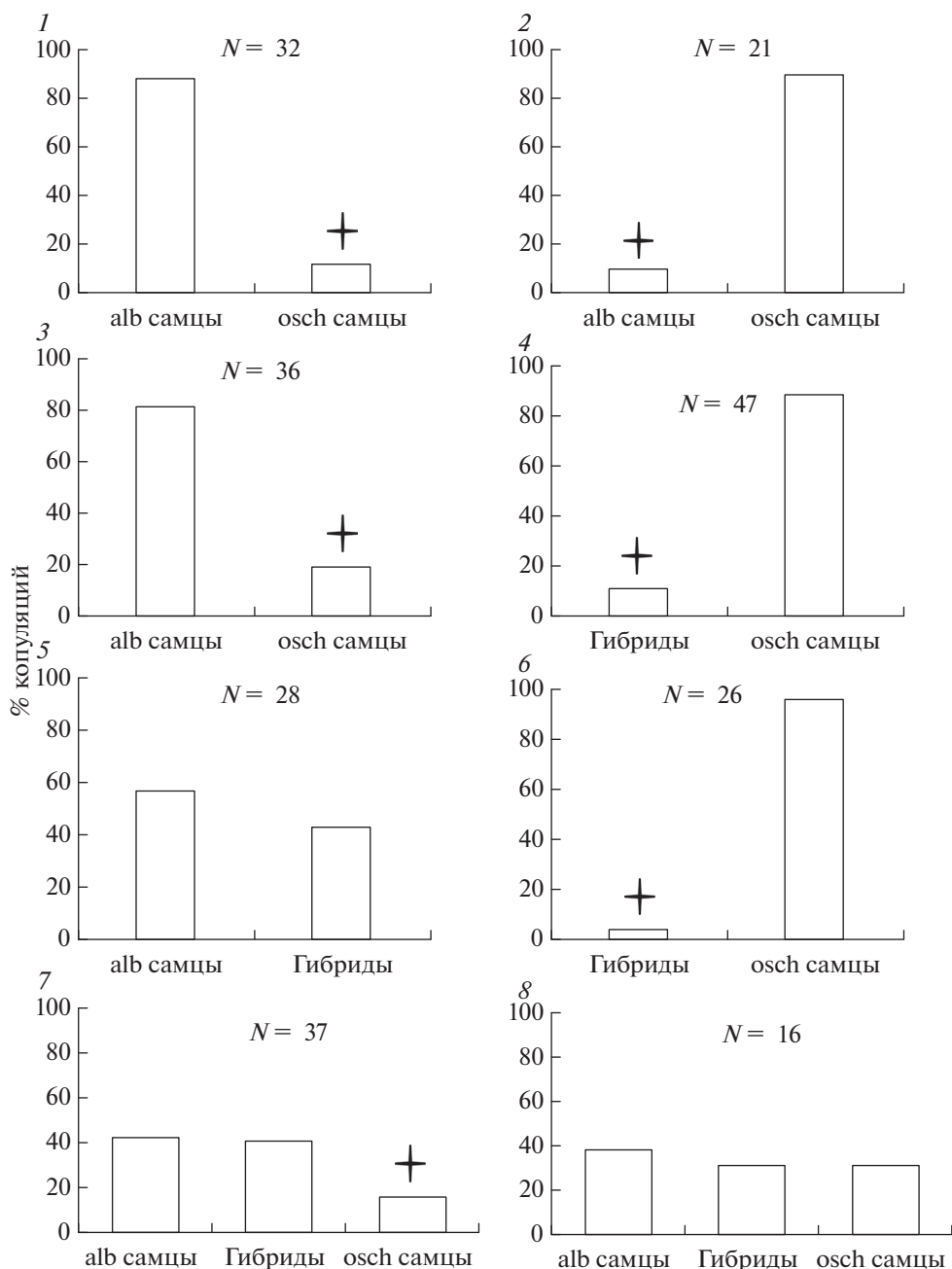


Рис. 13. Результаты поведенческих экспериментов (процент копуляций в условиях равного выбора) на самках из группы *Chorthippus albomarginatus*. 1, 5 – самки *Ch. albomarginatus* из аллопатрических популяций; 2, 6 – самки *Ch. oschei* из аллопатрических популяций; 3 – самки из гибридных биотопов типа *albomarginatus*; 4 – самки из гибридных биотопов типа *oschei*; 7 – F1 гибридные самки; 8 – F2 гибридные самки. N – число самок, участвовавших в экспериментах. Достоверность различий обозначена крестиками.

ны (Веденина и др., 2007; Vedenina et al., 2012). Кроме того, в обеих гибридных зонах гибриды могут успешно конкурировать с родительскими видами за поиск полового партнера в силу более низкой избирательности гибридных самок. Судя по нашим поведенческим экспериментам, в смешанных популяциях гибридные самки скорее найдут самцов, а потому скорее оставят потом-

ство, чем самки родительских видов. Кроме того, поскольку гибридные сигналы оказались привлекательны как для самок *Ch. albomarginatus*, так и для самок *S. clavatus*, можно допустить, что гибридные самцы также способны конкурировать с самцами этих родительских видов.

Как можно объяснить высокую привлекательность гибридных сигналов для самок родитель-

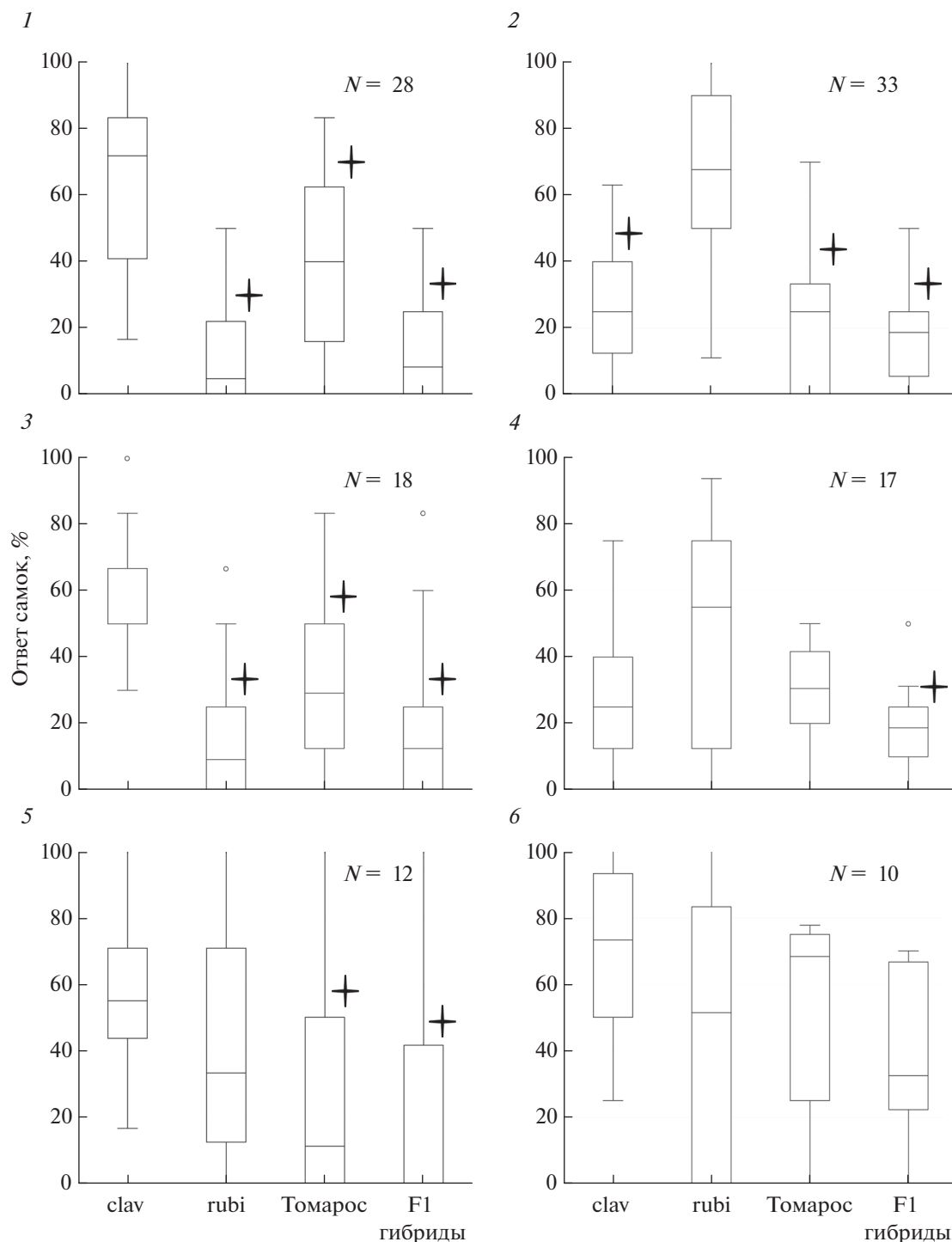


Рис. 14. Ответы самок (медианы, квантили и max–min) из группы *Stenobothrus rubicundus* на проигрывание четырех типов сигнала ухаживания: 1 – самки *S. clavatus* из аллопатрической популяции; 2 – самки *S. rubicundus* из аллопатрических популяций; 3 – самки из гибридных биотопов типа *clavatus*; 4 – самки из гибридных биотопов типа *rubicundus*; 5 – самки из гибридных биотопов промежуточного типа; 6 – F1 гибридные самки; N – число самок, участвовавших в экспериментах. Достоверность различий обозначена крестиками.

ских видов, а также низкую избирательность гибридных самок при выборе полового партнера? Мы считаем, что при трактовке наших результатов нужно учитывать полифункциональность

сигнала ухаживания и полимодальность ухаживания. В предыдущем разделе мы подчеркивали, что сигналы ухаживания гомфоцерин могут эволюционировать быстрее, чем призывные сигнала

лы, в силу того, что сигналы ухаживания могут использоваться как для распознавания вида, так и для оценки качества полового партнера. Сигналы ухаживания у изученных гибридирующих видов очень сложны по временной структуре, и, скорее всего, далеко не все элементы такого сигнала являются ключевыми признаками для распознавания конспецифика. Поскольку гибридные сигналы в обеих исследованных группах включают в себя как некоторые элементы сигналов родительских видов, так и новые элементы, можно допустить, что именно наличие последних привлекает самок. В таком случае, сигналы ухаживания могут эволюционировать под действием полового отбора. Что касается полимодальности ухаживания, то, как было сказано в предыдущем разделе, ухаживание гомфоцерин включает в себя акустический, зрительный и химический компоненты. В то же время, в экспериментах на *S. clavatus* и *S. rubicundus* самкам предъявлялся лишь акустический компонент ухаживания. Мы допускаем, что отсутствие зрительных и химических сигналов могло исказить ответы самок, т.е. степень их избирательности в эксперименте была занижена.

Почему столь редки эмпирические примеры (в особенности у позвоночных), подтверждающие механизм усиления этологических барьеров? Как правило, этот механизм исследуется на тех гибридирующих видах, которые генетически близки, поэтому приспособленность их гибридов относительно высока. Напротив, на той стадии, когда этот механизм работает, пост-зиготические барьеры настолько сильны, что факты гибридизации в природе сложно обнаружить.

Использование акустических признаков в систематике: возможности и ограничения

На протяжении многих десятилетий систематика оперировала исключительно морфологическими признаками. Это позволяло целым поколениям музейных специалистов ограничиваться изучением коллекционного материала, работая в рамках восходящей еще ко временам Карла Линнея типологической концепции вида. В середине прошлого столетия ей на смену пришла биологическая концепция (Dobzhansky, 1937; Майр, 1947, 1971), быстро занявшая доминирующие позиции. Стало очевидно, что “морфологическая” систематика не соответствует новым критериям, т.к. не всегда позволяет разграничивать биологические виды или определять таксономический статус сомнительных форм. Это заставило обратиться к другим группам признаков, в том числе, к молекулярным и этологическим, включая биоакустические. Безусловно, применение последних ограничено, поскольку далеко не все животные обладают акустической коммуникацией, не говоря

уже о том, что изучение сигналов требует работы с живыми особями. Вместе с тем, акустические признаки обладают одним существенным преимуществом: как показывают этологические эксперименты, именно различия в структуре призывных сигналов, издаваемых самцом для привлечения конспецифической самки, являются во многих группах основным прекопуляционным репродуктивным барьером. Поэтому, разделяя близкие формы по сигналам, мы разграничиваем биологические виды, исходя из критерия их репродуктивной изоляции. Молекулярная систематика, напротив, до сих пор действует преимущественно в рамках все той же типологической концепции, использующей для определения таксономического статуса степень сходства/различий по каким-либо признакам (изначально и традиционно – по морфологическим, но, в принципе, и по любым другим; Боркин и др., 2004). Однако определенный процент различий в нуклеотидном составе, например, гена COI у двух форм вовсе не означает, что они не способны в естественных условиях скрещиваться и давать плодовитое потомство, хотя и позволяет предполагать это. С другой стороны, у близкородственных видов может не быть различий по какому-либо гену, что с большой вероятностью свидетельствует об их недавней дивергенции (Vedenina, Muge, 2011).

Помимо этого, эксперименты с ретрансляцией, а также сравнение сигналов в комплексах симпатрических видов позволяют выявить параметры песни, играющие ключевую роль в ее распознавании и, следовательно, представляющие собой наиболее надежные диагностические признаки. Например, изучение реакции саранчовых подсемейства Gomphocerinae на естественные сигналы и искусственные стимулы показало, что в число таких параметров входят период повторения и внутренняя структура серий (Веденина, Жантиев, 1990; Stumpner, Helversen, 1992, 1994; Eiriksson, 1993; Dagley et al., 1994; Helversen, Helversen, 1994). Несколько позже аналогичные результаты были получены при сравнении сигналов в сообществах саранчовых: оказалось, что песни симпатрических видов, относящиеся к одному типу (продолжительные одиночные или короткие регулярно повторяющиеся), непременно различаются хотя бы по одному из этих признаков (Bukhvalova, 2006; Tishechkin, Bukhvalova, 2010).

Возможности биоакустического анализа в систематике стали очевидны уже во второй половине прошлого столетия. Оказалось, что простое сравнение осциллограмм иной раз позволяет с легкостью выделить виды в группе, где на протяжении многих десятилетий царил таксономический хаос. Среди саранчовых в качестве примера, в первую очередь, нужно назвать уже упоминавшихся выше *Chorthippus gr. biguttulus* – обычных и

многочисленных насекомых, населяющих как естественные, так и антропогенные ландшафты от Западной Европы до Дальнего Востока и от Скандинавии до юга Средней Азии (рис. 1, 1–9). До начала акустических исследований среди них было описано множество форм неясного статуса, а границы ареалов даже общепризнанных видов оставались неясными. В настоящее время значительная часть проблем в этой группе решена; в частности, показано, что на территории России и сопредельных стран она насчитывает всего пять видов, причем считавшийся транспалеарктическим *Ch. biguttulus* не проникает на восток за пределы Западной Сибири (Бухвалова, 1993, 1998; Tishechkin, Bukhvalova, 2009).

Пересмотру с использованием акустических признаков в последние годы подвергается систематика ряда родов европейских певчих цикад (Homoptera, Cicadidae) (Puissant, Sueur, 2010 и др.). Например, оказалось, что считавшаяся транспалеарктической и проникающая дальше других на север (в европейской России – до Карелии) горная цикада (*Cicadetta montana* Scopoli 1772) представляет собой целый комплекс криптических видов (Sueur, Puissant, 2007; Gogala et al., 2008).

Поскольку звуковая коммуникация насекомых изучается уже на протяжении многих десятилетий, к настоящему времени инвентаризация сигналов прямокрылых и певчих цикад во многих странах близка к завершению. Практически все таксономические и даже некоторые фаунистические данные (Puissant, Sueur, 2011) по этим группам включают осциллограммы и сонограммы сигналов, иначе большинству специалистов они представляются неубедительными.

В области виброакустики насекомых ситуация несколько иная. Осознание того факта, что виды, издающие звуковые сигналы, представляют собой в классе насекомых скорее исключение, чем правило, произошло сравнительно недавно. Вибрационная коммуникация, помимо упоминавшихся выше цикадовых и листоблошек, описана у веснянок (Plesoptera), полужесткокрылых (Hetoptera), белокрылок (Homoptera, Aleyrodinea), сетчатокрылых (Neuroptera), некоторых жесткокрылых (Coleoptera), ручейников (Trichoptera), двукрылых (Diptera), перепончатокрылых (Hymenoptera) и в ряде других групп (Drosopoulos, Claridge, 2006). Таким образом, подавляющее большинство насекомых, особенно мелких, использует для коммуникации колебания, распространяющиеся именно в твердом субстрате.

Несмотря на то, что исследование вибрационных сигналов насекомых еще только начинается, в некоторых группах их анализ уже вошел в таксономическую практику. Наиболее ярким примером среди цикадовых стал обширный род *Macropsis* (Homoptera, Cicadellidae, Macropsinae), насчи-

тывающий в Палеарктике не менее 100 видов. Однотипное строение гениталий в сочетании с широко развитым цветовым полиморфизмом, носящим иногда параллельный характер у разных видов, привело к описанию в этой группе множества форм неясного статуса. В наиболее крупных и авторитетных сводках этот род долгое время оставался единственным, по которому ключи не были полностью доведены до вида (Емельянов, 1964; Ануфриев, Емельянов, 1988). Положить конец этой таксономической путанице удалось только благодаря исследованию призывных сигналов самцов. Оказалось, что большинство видов *Macropsis* по сигналам зачастую не имеет между собой ничего общего, хотя морфологически различается лишь незначительными по сравнению с другими цикадовыми деталями строения гениталий и аподем II брюшного сегмента самцов (рис. 15). Без исследования сигналов эти различия казались совершенно недостаточными для придания той или иной форме видового статуса, к тому же в смеси видов уловить их не всегда удавалось. Одновременно, некоторые из ранее описанных форм оказались конспецифическими, поэтому в результате обработки рода в объеме фауны России и сопредельных стран число установленных новых синонимов даже несколько превысило число описанных новых видов (Tishechkin, 1999, 2002, 2015).

Сравнительное исследование сигналов в роде *Gargara* (Homoptera, Membracidae) позволило не только подтвердить видовой статус азиатского *G. mongolica* Dlabola 1965, но и выявить в степях европейской России и Южного Урала ранее незамеченный новый вид – *G. stepposa* Tishechkin 2005 (Тишечкин, 2005). Эта находка примечательна тем, что до этого в Европе было известно всего три вида Membracidae, два из которых были описаны еще Линнеем и Фабрициусом, а третий много позже завезен из Северной Америки.

Другие примеры использования акустических признаков в систематике равнокрылых можно найти в нашей недавней обзорной работе (Тишечкин, 2013). За рубежом анализ вибрационных сигналов также успешно применяется в систематике златоглазок (Neuroptera, Chrysididae) (обзор: Ненгу, 2006). В остальных перечисленных выше группах различия между сигналами разных видов, как правило, выражены не менее четко, однако таксономических работ, выполненных с использованием акустического анализа, по ним практически нет.

Работы по цикадовым и прямокрылым со всей очевидностью свидетельствуют о том, что “разрешающая способность” акустических признаков существенно выше, чем морфологических, и их применение позволяет решать целый ряд проблем.

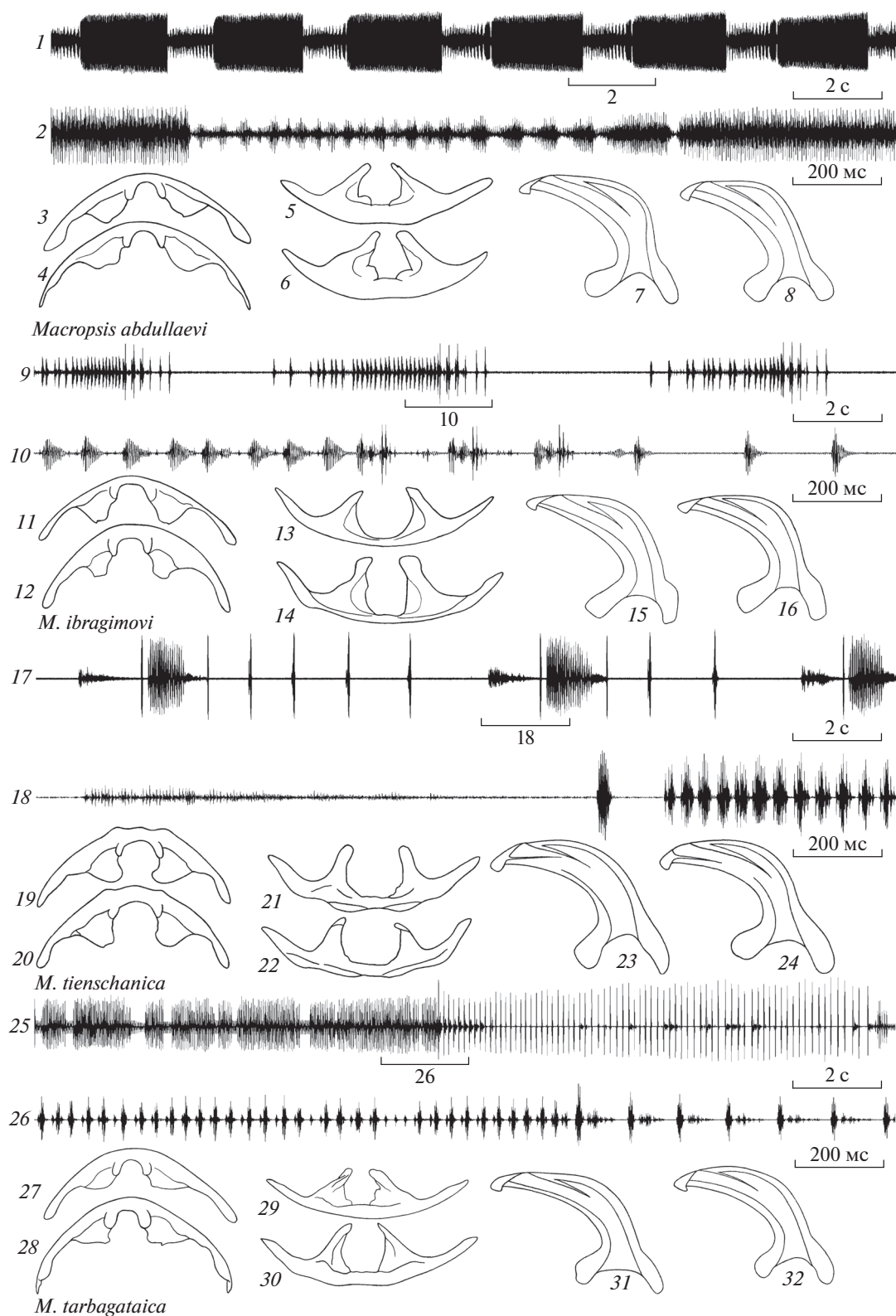


Рис. 15. Внешне неразличимые среднеазиатские виды цикадок рода *Macropsis*. 1-2, 9-10, 17-18, 25-26 — осциллограммы призывных сигналов самцов; 3-4, 11-12, 19-20, 27-28 — тергальные аподемы II брюшного сегмента самцов; 5-6, 13-14, 21-22, 29-30 — то же, стернальные аподемы; 7-8, 15-16, 23-24, 31-32 — пенис сбоку. Фрагменты сигналов, помеченные цифрами 2, 10, 18 и 26, представлены при большей скорости развертки на осциллограммах под такими же номерами.

Во-первых, во многих таксонах существуют давно известные, четко различающиеся формы, уровень морфологических различий между которыми, тем не менее, недостаточен для того, чтобы считать их “хорошими” видами. Акустический анализ дает возможность определить их статус, т.е. ответить на вопрос “виды или подвиды?”, “виды или цветковые формы?” и т.п.

Во-вторых, не менее распространен случай, когда систематик имеет дело со смесью, казалось бы, переходящих друг в друга форм. Здесь изучение сигналов позволяет разграничить биологические виды и выявить признаки, пригодные для их диагностики на коллекционном материале. Например, наши попытки идентифицировать виды рода *Hephathus* (Homoptera, Cicadellidae, Macropsinae) по строению гениталий, как это делали все предыдущие исследователи, оказались безуспешными: выяснилось, что на серийном материале ни один из морфологических признаков не работает. Однако исследование сигналов легко позволило разложить материал по видам и обнаружить межвидовые различия в окраске, что, в свою очередь, открыло возможности для работы с массовым сухим материалом и в конечном итоге привело к установлению ряда новых синонимов и пересмотру всех данных по распространению (Tishechkin, 2015a).

В-третьих, наконец, сравнение сигналов позволяет выявлять и криптические виды, идентификация которых по морфологическим признакам затруднительна или невозможна.

Тем не менее, любой систематик, впервые столкнувшийся с необходимостью применения “неморфологического” метода, неизбежно задается вопросом: насколько оправданы затраты, связанные с его освоением? Это в полной мере относится и к акустическим методикам. Действительно, еще сравнительно недавно исследование сигналов насекомых было неосуществимо без закупки целого набора специализированной дорогостоящей аппаратуры. Это существенно ограничивало возможности “попутного” использования акустических признаков наряду с морфологическими: подавляющее большинство систематиков ограничивалось морфологией, а исследование звуковых и, тем более, вибрационных сигналов оставалось прерогативой узкого круга специалистов-биоакустиков. С появлением цифровой записи ситуация коренным образом изменилась. Современные устройства (магнитооптические или минидисковые рекордеры, флеш-рекордеры и т.п.) позволяют записывать звук в формате, воспринимаемом любым ПК; перенос звукового файла с них на компьютер ничем не отличается от “перекачки” изображений с цифровой камеры. Процедура обработки записей также предельно упростилась, поскольку в настоящее время весь

комплекс анализирующей аппаратуры заменяют одна-две компьютерные программы. Кроме того, портативные записывающие устройства отличаются исключительной компактностью, поэтому даже состоящие из нескольких компонентов виброрегистрирующие установки вполне пригодны для работы на кордоне заповедника, в палатке, а при необходимости — и непосредственно в природе. Сложности с записью в природных условиях могут возникать при исследовании сигналов кузнечиков (Жантiev, 1980; Корсуновская, 2008) и широкополосных сигналов саранчовых, значительная часть спектра которых находится в области ультразвука (Веденина, Жантiev, 1990; Meyer, Elsner, 1996). Ультразвуковые частоты не воспринимаются портативными рекордерами. Это может влиять не только на частотные, но и на амплитудно-временные характеристики записанного сигнала. Например, если в сигнале ухаживания саранчового разные элементы имеют максимумы в разном частотном диапазоне (Vedenina et al., 2007; Ostrowski et al., 2009), то соотношение амплитуд этих элементов сигнала может искажаться на осциллограмме. Также невозможно использовать в полевых условиях сложные специализированные методики синхронной регистрации сигналов и работы звукового аппарата (движений звукопроизводящих структур или сокращений мускулатуры), однако для решения таксономических задач необходимость в них возникает редко, например, при анализе сложных сигналов ухаживания (Vedenina, Helversen, 2009; Веденина, Шестаков, 2013).

Интерпретация полученных результатов, как правило, также не требует специальной подготовки, т.к. в большинстве случаев сводится к качественному сравнению осциллограмм. Поэтому шутивное утверждение, будто биоакустик отличается от традиционного систематика лишь тем, что изучает морфологию осциллограмм, а не гениталий, недалеко от действительности, за тем исключением, что “морфологические различия” между осциллограммами обычно выражены гораздо лучше (см., например, осциллограммы и изображения гениталий на рис. 1, 11–18 или 6).

Однако использование акустических признаков в систематике насекомых имеет и свои ограничения. Сигналы, как и любой другой признак, эволюционируют постепенно, в связи с чем в природе можно столкнуться с формами, не полностью разошедшимися не только по морфологии, но и по сигналам. Иногда небольшие, но устойчивые различия в структуре песни наблюдаются между подвидами саранчовых (Vedenina, Bukhvalova, 2001; Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Морфологические различия между ними не настолько велики, чтобы считать их самостоятельными видами, однако и сравнение призывных сигналов не позволяет сделать однозначного вы-

вода об их статусе. Например, в группе *Chorthippus albomarginatus* (De Geer 1773) только детальное исследование сигналов ухаживания и сопровождающих их демонстрационных движений позволило убедительно доказать, что формы, считавшиеся подвидами, в действительности представляют собой виды (Vedenina, Helversen, 2009).

Помимо этого, сигналы обладают внутривидовой изменчивостью, причем ее характер в разных группах может существенно различаться (Тишечкин, 2013). В простейшем случае происходит колебание количественных параметров (длительности и периода повторения ритмических элементов сигнала) вокруг некоторого среднего значения; такое явление наблюдается у всех поющих насекомых. Иногда параметр меняется закономерно: например, период повторения серий возрастает или, наоборот, уменьшается к концу сигнала, т.е. самец начинает петь “медленнее” или “быстрее”. В предельном случае паузы между элементами сигнала увеличиваются настолько, что фраза может распадаться на отдельные, следующие с нерегулярными интервалами серии. У некоторых видов в сигналах могут присутствовать дополнительные, факультативные фрагменты, которые самец издает не всегда. Такой случай описан выше у *Ch. intermedius*: вторая часть фразы у этого вида иногда отсутствует. Обычно самец издает только полные или только сокращенные сигналы (рис. 2, 1, 7 и 2, 8), но изредка переход от одного типа к другому наблюдается на протяжении одной песни.

В разных таксонах размах изменчивости может сильно различаться: те различия, которые в одной группе могут расцениваться как межвидовые, в другой иногда наблюдаются между сигналами одной особи. Поэтому, прежде чем судить о статусе той или иной формы на основании сравнения сигналов, необходимо исследовать их изменчивость, чтобы выяснить, какой уровень различий в данном таксоне соответствует видовому.

И, наконец, в некоторых ситуациях использование акустических признаков для разграничения биологических видов в принципе невозможно. Тут мы вновь должны вспомнить о том, что призывный сигнал, будучи основным компонентом SMRS, вовсе не обязательно должен еще и выполнять изолирующую функцию. Если два вида в природе не слышат песен друг друга по причине аллопатрии, различий в экологических предпочтениях, расхождения во времени вокализации на протяжении суток или сезона и т.п., они могут издавать одинаковые сигналы, существуя при этом как репродуктивно изолированное сообщество. В связи с этим, сходство сигналов у акустически изолированных форм, например, населяющих разные острова или горные хребты, связанных с разными кормовыми растениями

или с разными биотопами, не может быть основанием для установления синонимии. С другой стороны, если сигналы таких форм отчетливо различаются, это является убедительным доказательством их видовой самостоятельности.

В заключение возникает вопрос о последствиях применения акустических признаков для стабильности системы. Не секрет, что настороженное отношение части систематиков к новым методам во многом вызвано тем, что построения, основанные на альтернативных группах признаков, нередко противоречат друг другу. В числе прочего, это относится к молекулярным данным, использование которых часто приводит к результатам, совершенно не согласующимся с традиционными представлениями.

Акустический метод уже доказал свою состоятельность в этом отношении. Результатом тотальной инвентаризации звуков прямокрылых Западной Европы стал пересмотр статуса некоторых форм, однако система в целом не претерпела серьезных изменений (Ragge, Reynolds, 1998). В систематике европейских певчих цикад большая часть таксономических перестановок коснулась проблемного рода *Cicadetta* и близких к нему малоизученных групп. Проведенное нами на протяжении последних десятилетий исследование вибрационных сигналов более 500 видов мелких цикадовых России и сопредельных стран позволило решить целый ряд проблем, но все они касались сложных в таксономическом отношении групп. О существовании в них множества трудноразличимых форм неясного статуса было известно задолго до появления биоакустики как науки. Случаев, когда однородный в морфологическом и экологическом отношении вид вдруг неожиданно разделится бы по сигналам, в нашей практике не было.

Таким образом, при использовании биологической концепции вида в ее широком понимании (т.е. включая распознавательную концепцию Патерсона) ключевыми для разграничения криптических видов и выяснения статуса сомнительных форм обычно становятся признаки, являющиеся основными компонентами SMRS. Однако во избежание таксономических ошибок необходимо учитывать, что признак, предназначенный для привлечения конспецифической особи противоположного пола, не всегда представляет собой еще и межвидовой репродуктивный барьер.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Н.А. Формозову (каф. зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова) за ряд ценных советов и замечаний по тексту рукописи.

Работа Д.Ю. Тишечкина была выполнена при поддержке РФФ (14-50-00029; сбор и обработка материала) и государственной темы № АААА-А16-116021660095-7 (подготовка рукописи). Работа В.Ю. Ведениной была выполнена при поддержке РФФИ (04-04-48883, 07-04-01698, 13-04-00376).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев Г.А., Емельянов А.Ф., 1988. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyncha) – цикадовые // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. II. Равнокрылые и полужесткокрылые. Л.: Наука. С. 12–495.
- Бенедиктов А.А., 2015. Возможности применения компьютерного анализа сумеречного акустического фона сообщества прямокрылых насекомых (Orthoptera, Tettigoniidae, Gryllidae) на примере агроценоза в восточной Болгарии // Зоологический журнал. Т. 94. № 11. С. 1268–1275.
- Болдырев В.Ф., 1915. Материалы к познанию строения сперматофор и особенностей спаривания у *Locustodea* и *Grylloidea* // Труды Русского Энтомологического Общества. Т. 41. № 6. С. 1–245.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скорин Д.В., 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал. Т. 83. № 8. С. 936–960.
- Бухвалова М.А., 1993. Акустические сигналы и морфологические особенности некоторых коньков рода *Chorthippus* группы *Ch. biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 72. № 5. С. 55–65.
- Бухвалова М.А., 1998. Новые данные по систематике *Chorthippus* группы *biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) из России и с сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 77. № 10. С. 1128–1136.
- Бухвалова М.А., 2003. Акустическая коммуникация в сообществах саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae). Автореф. на соискание уч. степ. к.б.н. М.: Изд-во МГУ. 24 с.
- Веденина В.Ю., 2005. Акустическая коммуникация и половой отбор // Журнал общей биологии. Т. 66. № 4. С. 336–345.
- Веденина В.Ю., 2015. Анализ сигналов ухаживания в двух гибридных зонах между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus* (Orthoptera, Gomphocerinae) // Зоологический журнал. Т. 94 (2). С. 1–15.
- Веденина В.Ю., Жантиев Р.Д., 1990. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоологический журнал. Т. 69. № 2. С. 36–45.
- Веденина В.Ю., Кулыгина Н.К., Панютин А.К., 2007. Изолирующие механизмы у близкородственных видов саранчовых *Chorthippus albomarginatus* и *Ch. oschei* (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. Т. 86 (5). С. 537–546.
- Веденина В.Ю., Шестаков Л.С., 2013. Стабильные и изменчивые параметры в сигналах ухаживания саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. Т. 92. № 10. С. 1203–1221.
- Емельянов А.Ф., 1964. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyncha) – цикадовые // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. С. 337–437.
- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М., изд-во Моск. ун-та. 256 с.
- Жантиев Р.Д., Дубровин Н.Н., 1974. Звуковые сигналы сверчков (Orthoptera, Oecantidae, Gryllidae) // Зоологический журнал. Т. 53. С. 345–358.
- Жантиев Р.Д., Чуканов В.С., 1972. Реакция слуховой системы сверчка *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae) на внутривидовые звуковые сигналы // Зоологический журнал. Т. 51. С. 983–993.
- Корсуновская О.С., 2008. Звуковая сигнализация кузнечиковых (Orthoptera, Tettigoniidae), сообщение 1 // Зоологический журнал. Т. 87. С. 1453–1471.
- Лухтанов В.А., 2010. Правило Добржанского и видообразование путем усиления презиготической репродуктивной изоляции в зоне вторичного контакта популяций // Журнал общей биологии. Т. 71. № 5. С. 372–385.
- Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. Изд-во иностранной литературы. 504 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. Москва: Мир. 460 с.
- Попов А.В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука. 256 с.
- Савицкий В.Ю., 2000. Акустические сигналы, особенности экологии и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни // Зоологический журнал. Т. 79. № 10. С. 1168–1184.
- Савицкий В.Ю., 2005. Новые данные по акустической коммуникации саранчовых родов юга европейской части России и их таксономическое значение // Труды Русского Энтомологического Общества. С.-П. Т. 76. С. 92–117.
- Савицкий В.Ю., Лекарев А.Ю., 2007. Новые данные по акустической коммуникации и половому поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian Entomological Journal. V. 16. № 1. P. 1–38.
- Тишечкин Д.Ю., 2005. К систематике *Gargara genistae* (Homoptera, Membracidae) и близких видов фауны России и сопредельных стран // Зоологический журнал. Т. 84. № 2. С. 172–180.
- Тишечкин Д.Ю., 2006. Цикадки рода *Macropsidius* (Homoptera, Cicadellidae) европейской части России // Зоологический журнал. Т. 85. № 4. С. 470–478.
- Тишечкин Д.Ю., 2012. Вибрационные помехи в стеблях травянистых растений и их влияние на акустическую коммуникацию цикадовых и листоблошек (Homoptera: Auchenorrhyncha и Psyllinea) // Зоологический журнал. Т. 91. № 10. С. 1179–1189.
- Тишечкин Д.Ю., 2013. Использование биоакустических признаков для различения криптических видов насекомых: возможности, ограничения, перспективы // Зоологический журнал. Т. 92. № 12. С. 1417–1436.
- Тишечкин Д.Ю., Бурлак Н.А., 2013. Тональные вибрационные сигналы цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) // Зоологический журнал. Т. 92. № 3. С. 278–299.

- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E. et al., 2013. Hybridization and speciation // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 26. P. 229–246.
- Adamo S.A., Hoy R.R., 1994. Mating behavior of the field cricket *Gryllus bimaculatus* and its dependence on social and environmental cues // *Animal Behaviour*. V. 47. P. 857–868.
- Alexander R.D., 1961. Aggressiveness, territoriality and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae) // *Behaviour*. V. 17. P. 130–223.
- Andersson M., 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton Univ. Press. 624 p.
- Balakrishnan R., Pollack G., 1996. Recognition of courtship song in the field cricket, *Teleogryllus oceanicus* // *Animal Behaviour*. V. 51. P. 353–366.
- Balakrishnan R., Pollack G., 1997. The role of antennal sensory cues in female responses to courting males in the cricket *Teleogryllus oceanicus* // *Journal of Experimental Biology*. V. 200. P. 511–522.
- Barton N.H., Hewitt G.M., 1985. Analysis of hybrid zones // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 16. P. 113–148.
- Berger D., 2008. The evolution of complex courtship songs in the genus *Stenobothrus* Fischer, 1853 (Orthoptera, Caelifera, Gomphocerinae). D. Phil. Thesis. Germany, University of Erlangen-Nuernberg. 169 p.
- Boulard M., 2006. Acoustic signals, diversity and behaviour of Cicadas (Cicadidae, Hemiptera) // *Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution*. Eds.: S. Drosopoulos, M.F. Claridge. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, London, New York. P. 331–349.
- Bridle J.R., Butlin R.K., 2002. Mating signal variation and bimodality in a mosaic hybrid zone between *Chorthippus* grasshopper species // *Evolution*. V. 56. P. 1184–1198.
- Brown W.D., 1999. Mate choice in tree crickets and their kin // *Annual Review of Entomology*. V. 44. P. 371–396.
- Bukhvalova M.A., 2006. Partitioning of acoustic transmission channels in grasshopper communities // *Insect Sounds and Communication. Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. Eds.: S. Drosopoulos, M.F. Claridge. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, London, New York. P. 199–205.
- Bukhvalova M.A., Vedenina V.Yu., 1998. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 1. New recordings of the calling songs of grasshoppers from Russia and adjacent countries // *Russian Entomological Journal*. V. 7. № 3–4. P. 109–125.
- Bull C.M., 1979. The function of complexity in the courtship of the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* // *Behaviour*. V. 69. P. 201–216.
- Burk T., 1983. Male aggression and female choice in a field cricket (*Teleogryllus oceanicus*): The importance of courtship song // *Orthopteran mating systems: Sexual competition in a diverse group of insects*. Eds. Gwynne D.T., Morris G.K. Boulder: Westwood. P. 97–119.
- Butlin R., 1998. What do hybrid zones in general, and the *Chorthippus parallelus* zone in particular, tell us about speciation? // *Endless forms – species and speciation* (Howard D.J., Berlocher S.H., eds.). New York: Oxford University Press. P. 367–378.
- Claridge M.F., 2009. Species are real biological entities // *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* (eds. F.J. Ayala and R. Arp). Wiley-Blackwell, Oxford, UK. P. 91–109.
- Claridge M.F., 2009a. Insect species – concepts and practice // *Insect Biodiversity: Science and Society* (eds R.G. Foottit and P.H. Adler). Wiley-Blackwell, Oxford, UK. P. 381–395.
- Cocroft R.B., Rodrigues R.L., Hunt R.E., 2008. Host shifts, the evolution of communication, and speciation in the *Enchenopa binotata* species complex of treehoppers // Tilmont K.J. (Ed.) *Specialization, Speciation, and Radiation—The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. University of California Press, Berkeley. Ch. 7. P. 88–100.
- Coyne J.A., Orr H.A., 2004. Speciation. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 545 p.
- Dagley J.R., Butlin R.K., Hewitt G.M., 1994. Divergence in morphology and mating signals, and assortative mating among populations of *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) // *Evolution*. V. 48. № 4. P. 1202–1210.
- Dobzhansky T., 1937. Genetics and the origin of species. N.Y.: Columbia Univ. Press. X + 364 p.
- Dobzhansky T., 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence // *Am. Nat.* V. 74. P. 312–321.
- Doherty J.A., Howard D.J., 1996. Lack of preference for conspecific calling songs in female crickets // *Animal Behaviour*. V. 51. P. 981–990.
- Drosopoulos S., Claridge M.F. (Eds.), 2006. Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, London, New York. 532 p.
- Eiriksson T., 1993. Female preference for specific pulse duration of male songs in the grasshopper, *Omocestus viridulus* // *Animal Behaviour*. V. 45. № 3. P. 471–477.
- Elsner N., 1974. Neuroethology of sound in gomphocerine grasshoppers. I. Song patterns and stridulatory movements // *Journal of Comparative Physiology*. V. 88. P. 72–102.
- Elsner N., Popov A., 1978. Neuroethology of acoustic communication // *Adv. Insect Physiol.* V. 13. P. 229–335.
- Elsner N., Wasser G., 1995. Leg and wing stridulation in various populations of the gomphocerine grasshopper *Stenobothrus rubicundus* (Germar 1817). I. Sound patterns and singing movements // *Zoology*. V. 98. P. 179–190.
- Finck J., Kuntze J., Ronacher B., 2016. Chemical cues from females trigger male courtship behaviour in grasshoppers // *Journal of Comparative Physiology*. V. 202. P. 337–345.
- Fisher R.A., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford. 272 p.
- Fisher R.A., 1958. The genetical theory of natural selection. 2nd ed. N.Y.: Dover Press. 354 p.
- Fitzpatrick M.J., Gray D.A., 2001. Divergence between the courtship songs of *Gryllus texensis* and *G. rubens* (Orthoptera: Gryllidae) // *Ethology*. V. 107. P. 1075–1086.
- Gerhardt H.C., 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria // *Animal Behaviour*. V. 42. P. 615–635.
- Gerhardt H.C., Huber F., 2002. Acoustic communication in insects and anurans. Chicago; London: Univ. of Chicago Press. 531 pp.
- Gogala M., Drosopoulos S., Trilar T., 2008. *Cicadetta montana* complex (Hemiptera: Cicadidae) in Greece – a

- new species and a new records based on bioacoustics // Dtsch. Entomol. Z. Bd. 55. № 1. S. 91–100.
- Hamilton W.D., Zuk M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? // Science. V. 218. P. 384–387.
- Haskell P.T., 1958. Insects sounds. L.: Witherby. 179 p.
- Hedwig B., 2000. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements // Journal of Neuroscience Methods. V. 100. P. 165–171.
- Heller K.-G., 2006. Song evolution and speciation in bush-crickets // Insect Sounds and Communication. Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution. Eds: S. Drosopoulos, M.F. Claridge. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, London, New York. P. 151–166.
- Helversen O. von, Elsner N., 1977. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device // Journal of Comparative Physiology. V. 122. P. 53–64.
- Helversen O. von, Helversen D. von, 1994. Forces driving co-evolution of song and song recognition in grasshoppers // Fortschritte der Zoologie. V. 39. P. 253–284.
- Henry C.S., 2006. Acoustic communication in neuropterid insects // Insect Sounds and Communication. Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution. Eds: S. Drosopoulos, M.F. Claridge. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, London, New York. P. 153–166.
- Higgie M., Chenoweth S., Blows M.W., 2000. Natural selection and the reinforcement of mate recognition // Science. V. 290. P. 519–521.
- Howard D.J., Reece M., Gregory P.G., 1998. The evolution of barriers to fertilization between closely related organisms // Endless forms – species and speciation (Eds Howard D.J., Berlocher S.H.). N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 279–288.
- Jiggins C.D., Naisbit R.E., Coe R.L., Mallet J., 2001. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry // Nature. V. 411. P. 302–305.
- Kirckpatrick M., Ryan M.J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek // Nature. V. 350. P. 33–38.
- Kortet R., Hedrick A., 2005. The scent of dominance: female field crickets use odour to predict the outcome of male competition // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 59. P. 77–83.
- Kriegbaum G., 1989. Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* // Naturwissenschaften. V. 76. P. 81–82.
- Kriegbaum G., Helversen O. von, 1992. Influence of male songs on female mating behavior in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) // Ethology. V. 91. P. 248–254.
- Lang F., 2000. Acoustic communication distances of a gomphocerine grasshopper // Bioacoustics. V. 10. P. 233–258.
- Lukhtanov V.A., Kandul N.P., Plotkin J.B., Dantchenko A.V., Haig D., Pierce N.E., 2005. Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies // Nature. V. 436. P. 385–389.
- Meyer J., Elsner N., 1996. How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species specific song spectra? // Journal of Experimental Biology. V. 199. P. 1631–1642.
- Naisbit R.E., Jiggins C.D., Mallet J., 2001. Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between *Heliconius cydno* and *Heliconius melpomene* // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 268. P. 1849–1854.
- Nocke H., 1972. Physiological aspects of sound communication in crickets (*Gryllus campestris* L.) // Journal of Comparative Physiology. V. 80. P. 141–162.
- Noor M.A., 1995. Speciation driven by natural selection in *Drosophila* // Nature. V. 375. P. 674–675.
- Nosil P., Crespi B.J., Sandoval C.P., 2003. Reproductive isolation driven by the combined effects of ecological adaptation and reinforcement // Proceedings of the Royal Society B. V. 270. P. 1911–1918.
- Nosil P., Harmon L.J., Seehausen O., 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. P. 145–156.
- Ostrowski T.D., Sradnick J., Stumpner A., Elsner N., 2009. The elaborate courtship behavior of *Stenobothrus clavatus* Willemse, 1979 (Acrididae: Gomphocerinae) // Journal of Orthoptera Research. V. 18. P. 171–182.
- Paterson H.E.H., 1985. The recognition concept of species // Species and speciation (Transvaal Museum Monograph, № 4). Ed. Vrba E.S. Pretoria. P. 21–29.
- Ragge D.R., 1976. A putative hybrid in nature between *Chorthippus brunneus* and *C. biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) // Syst. Ent. V. 1. P. 71–74.
- Ragge D.R., 1984. The Le Broc grasshopper population: further evidence of its hybrid status (Orthoptera: Acrididae) // J. Nat. Hist. V. 18. P. 921–925.
- Ragge D.R., Reynolds W.J., 1998. The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe. Harley Books, England (in association with The Natural History Museum, London). 591 p.
- Riede K., 1983. Influence of the courtship song of the acridid grasshopper *Gomphoceris rufus* L. on the female // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 14. P. 21–27.
- Riede K., 1996. Diversity of sound-producing insects in a Bornean lowland rain forest // Tropical Rainforest Research. Netherlands, Kluwer Acad. Publ. P. 77–84.
- Puissant S., Sueur J., 2010. A hotspot for Mediterranean cicadas (Insecta: Hemiptera: Cicadidae): new genera, species and songs from southern Spain // Systematics and Biodiversity. V. 8. № 4. P. 555–574.
- Puissant S., Sueur J., 2011. *Dimissalna*, a cicada genus that remained unnoticed in France (Insecta: Hemiptera: Cicadidae) // Annales de la Société entomologique de France (N.S.). T. 47. № 3–4. P. 519–523.
- Simmons L.W., 1986. Inter-male competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer) // Animal Behaviour. V. 34. P. 567–579.
- Shaw K.L., Herlihy D.P., 2000. Acoustic preference functions and song variability in the Hawaiian cricket *Laupala cerasina* // Proceedings of the Royal Society B. V. 267. P. 577–584.
- Shestakov L.S., Vedenina V.Yu., 2015. Broad selectivity for courtship song in the cricket *Gryllus bimaculatus* // Ethology. V. 121. P. 966–976.
- Sobel J.M., Chen G.F., Watt L.R., Schemske D.W., 2010. The biology of speciation // Evolution. V. 64. P. 295–315.
- Stumpner A., Helversen O. von, 1992. Recognition of a two-element song in the grasshopper *Chorthippus dorastus* (Orthoptera: Gomphocerinae) // Journal of Comparative Physiology. V. 171. P. 405–412.

- Stumpner A., Helversen O. von*, 1994. Song production and song recognition in a group of sibling grasshopper species (*Chorthippus dorsatus*, *Ch. dichrous* and *Ch. loratus*: Orthoptera: Acrididae) // *Bioacoustics*. V. 6. P. 1–23.
- Sueur J., Puissant S.*, 2007. Similar look but different song: a new *Cicadetta* species in the *montana* complex (Insecta: Hemiptera: Cicadidae) // *Zootaxa*. V. 1442. P. 55–68.
- Thomas M.L., Simmons L.W.*, 2009. Male dominance influences pheromone expression, ejaculate quality, and fertilization success in the Australian field cricket, *Teleogryllus oceanicus* // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 20. № 5. P. 1118–1124.
- Tishechkin D.Yu.*, 1999. Review of the species of the genus *Macropsis* Lewis, 1834 (Homoptera: Cicadellidae: Macropsinae) from the Russian Far East and adjacent territories of Transbaikalia // *Russian Entomological Journal*. V. 8. № 2. P. 73–113.
- Tishechkin D.Yu.*, 2000. Vibrational communication in Aphrodinae leafhoppers (Deltocephalinae auct., Homoptera: Cicadellidae) and related groups with notes on classification of higher taxa // *Russian Entomological Journal*. V. 9. № 1. P. 1–66.
- Tishechkin D.Yu.*, 2002. Review of the species of the genus *Macropsis* Lewis, 1834 (Homoptera, Cicadellidae, Macropsinae) from European Russia and adjacent territories // *Russian Entomological Journal*. V. 11. № 2. P. 123–184.
- Tishechkin D.Yu.*, 2006. Vibratory communication in Psylloidea (Homoptera) // *Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution*. Eds.: S. Drosopoulos, M.F. Claridge. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, London, New York. P. 357–363.
- Tishechkin D.Yu.*, 2006a. On the structure of stridulatory organs in jumping plant lice (Homoptera: Psyllinea) // *Russian Entomological Journal*. V. 15. № 3. P. 335–340.
- Tishechkin D.Yu.*, 2010. Acoustic signals in the communities of Bryodemini (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae): segregation of communication channels through the temporal divergence of acoustic activity peaks and the emergence of the dusk chorus // *Russian Entomological Journal*. V. 19. № 4. P. 257–265.
- Tishechkin D.Yu.*, 2011. Calling signals in sympatric species of the far-eastern *Aphrophora* (Homoptera: Auchenorrhyncha: Aphrophoridae): regularities of communication channel segregation // *Russian Entomological Journal*. V. 20. № 1. P. 57–64.
- Tishechkin D.Yu.*, 2011a. Do different species of grassdwelling small Auchenorrhyncha (Homoptera) have private vibrational communication channels? // *Russian Entomological Journal*. V. 20. № 2. P. 135–139.
- Tishechkin D.Yu.*, 2011b. Potential cues for conspecific calling signal recognition in leafhoppers of the genus *Doratura* J. Sahlb. (Homoptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Deltocephalinae) // *Russian Entomological Journal*. V. 20. № 4. P. 377–382.
- Tishechkin D.Yu.*, 2014. Review of species of the genus *Macropsis* Ribaut, 1952 (Homoptera: Cicadellidae: Macropsinae) of Russia and adjacent territories // *Russian Entomological Journal*. V. 23. № 3. P. 155–167.
- Tishechkin D.Yu.*, 2015. Taxonomic study of Central Asian species of the genus *Macropsis* Lewis, 1836 (Homoptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Macropsinae). III: Descriptions of two new willow-dwelling species, new synonym, annotated check-list, and key to species // *Zootaxa*. V. 3985. № 1. P. 31–52.
- Tishechkin D.Yu.*, 2015a. Contributions to the study of the genus *Hephathus* Ribaut, 1952 (Homoptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Macropsinae) of Russia and adjacent countries // *Zootaxa*. V. 3999. № 4. P. 537–548.
- Tishechkin D.Yu., Bukhvalova M.A.*, 2009. New data on calling signals of Gomphocerinae grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) from South Siberia and the Russian Far East // *Russian Entomological Journal*. V. 18. № 1. P. 25–46.
- Tishechkin D.Yu., Bukhvalova M.A.*, 2010. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches // *Russian Entomological Journal*. V. 18 (for 2009). № 3. P. 165–188.
- Tregenza T., Pritchard V.L., Butlin R.K.*, 2000. Patterns of trait divergence between populations of the meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus* // *Evolution*. V. 54. P. 574–585.
- Urbanelli S., Porretta D.*, 2008. Evidence of reinforcement of premating isolation between two species of the genus *Ochthebius* (Coleoptera: Hydraenidae) // *Evolution*. V. 62. P. 1520–1527.
- Vedenina V.*, 2011. Variation in complex courtship traits across a hybrid zone between the grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus* group // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 102. P. 275–291.
- Vedenina V.Yu., Bukhvalova M.A.*, 2001. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities // *Russian Entomological Journal*. V. 10. № 2. P. 93–123.
- Vedenina V., Fähsing S., Sradnick J., Klöpfel A., Elsner N.*, 2013. A narrow hybrid zone between the grasshoppers *Stenobothrus clavatus* and *S. rubicundus* (Orthoptera: Gomphocerinae): female preferences for courtship songs // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 108. P. 834–843.
- Vedenina V.Yu., Helversen O. von*, 2003. Complex courtship in a bimodal grasshopper hybrid zone // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 54. P. 44–54.
- Vedenina V.Yu., Helversen O. von*, 2009. A re-examination of the taxonomy of the *Chorthippus albomarginatus* group in Europe on the basis of song and morphology (Orthoptera: Acrididae) // *Tijdschrift voor Entomologie*. V. 152. P. 65–97.
- Vedenina V., Mugue N.*, 2011. Speciation in gomphocerine grasshoppers: molecular phylogeny versus bioacoustics and courtship behavior // *Journal of Orthoptera Research*. V. 20. № 1. P. 109–125.
- Vedenina V.Y., Panyutin A.K., Helversen O. von*, 2007. The unusual inheritance pattern of the courtship songs in closely related grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus*-group (Orthoptera: Gomphocerinae) // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 20. P. 260–277.
- Vedenina V.Y., Pollack G.S.*, 2012. Recognition of variable courtship song in the field cricket *Gryllus assimilis* // *Journal of Experimental Biology*. V. 215. P. 2210–2219.
- Vedenina V., Sradnick J., Klöpfel A., Elsner N.*, 2012. A narrow hybrid zone between the grasshoppers *Stenobothrus clavatus* and *S. rubicundus*: courtship song analysis // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 107. P. 383–397.
- Via S.*, 2009. Natural selection in action during speciation // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 16. P. R872–R873.

- Wolda H.*, 1993. Diel and seasonal patterns of mating calls in some Neotropical Cicadas. Acoustic interference? // Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. V. 96. № 3. P. 369–381.
- Willemsse F., Helversen O. von, Odé B.*, 2009. A review of *Chorthippus* species with angled pronotal lateral keels from Greece with special reference to transitional populations between some Peloponnesian taxa (Orthoptera, Acrididae) // Zoologische Mededelingen. V. 83. P. 319–507.
- Wu C.-I.*, 2001. The genic view of the process of speciation // Journal of Evolutionary Biology. V. 14. P. 851–865.
- Zahavi A.*, 1987. The theory of signal selection and some of its implications // Proc. of international symposium on biology and evolution. Bari: Adriatica Editrice. P. 305–325.

ACOUSTIC SIGNALS IN INSECTS: A REPRODUCTIVE BARRIER AND A TAXONOMIC CHARACTER

D. Yu. Tishechkin¹, V. Yu. Vedenina²

¹*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234 Russia*

e-mail: macropsis@yandex.ru

²*Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow 127994, Russia*

e-mail: vedenin@iitp.ru

In singing insects, the song is an important component of the specific mate recognition system (SMRS). In communities of sympatric singing species, there is a partitioning of communication channels, the so-called “acoustic niches”. Within one community, the songs of different species always differ in temporal or frequency characters, i.e. occupy different acoustic niches. However, conspecific songs do not always act as an interspecific reproductive barrier, despite always being a SMRS component. The species that do not communicate acoustically due to either allopatry or a different timing of vocalization, or inhabiting different biotopes, or unmatched food specializations can sing similar songs, thus forming reproductively isolated communities. Individuals of the opposite sex not only need to recognize a conspecific mate, but also have to evaluate its “quality”. A close-range signal (courtship song) provides more opportunities for a choice of the “best” male than does a distant signal (calling song). In many species of Orthoptera, courtship includes not only acoustic, but also vibration, visual, chemical and mechanical signals. An analysis of cricket songs showed that, on average, the courtship songs are more elaborate and more variable than the calling songs. At the same time, due to the difference in mating behaviour between grasshoppers and crickets, the acoustic component of courtship is used for an evaluation of mate quality to a greater extent in the former than it is in the latter group. Courtship songs of grasshoppers are generally more elaborate in temporal structure than cricket songs and, moreover, can be accompanied by visual displays such as movements of various parts of the body. Thus, song evolution in grasshoppers is more driven by sexual selection than that of crickets. According to the reinforcement hypothesis, a premating barrier between hybridizing species becomes stronger in response to reduced hybrid fitness. However, our behavioural experiments conducted on two groups of hybridizing grasshopper species did not confirm the reinforcement hypothesis. We explain this firstly, by a low level of genetic incompatibility between the hybridizing species and secondly, by high hybrid fitness when attracting a mate. A high competitive capability of hybrids might be accounted for by the attractiveness for females of new elements in hybrid courtship songs. When we divide similar forms on the basis of songs, we distinguish biological species using their reproductive isolation as a criterion. Acoustic differences between species are usually greater than morphological ones. Therefore, analyzing the song allows us to find out the real status of doubtful taxa of species rank, to distinguish species in a flock of sibling forms and to reveal cryptic species in the cases when morphological studies fail to provide a univocal result. At the same time, songs have intra-specific variability and its range can be different in various groups. Therefore, it is necessary to study which degree of difference corresponds to the species level before interpreting the status of some forms based on song comparisons. Besides this, song similarities cannot be evidence that acoustically isolated forms are conspecific. On the other hand, song differences between these forms prove that they are full-rank species.

Keywords: acoustic signals, systematics, courtship, sexual selection, communication channels, insects, cryptic species, Orthoptera, Acrididae, Gryllidae, Homoptera, Auchenorrhyncha, Psyllinea