

УДК 595.727:591.58:575.858

АНАЛИЗ СИГНАЛОВ УХАЖИВАНИЯ В ДВУХ ГИБРИДНЫХ ЗОНАХ МЕЖДУ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫМИ ВИДАМИ САРАНЧОВЫХ ИЗ ГРУППЫ *CHORTHIPPUS ALBOMARGINATUS* (ORTHOPTERA, GOMPHOCERINAE)

© 2015 г. В. Ю. Веденина

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича, Москва 127994, Россия

e-mail: vedenin@iitp.ru

Поступила в редакцию 05.02.2014 г.

На основании анализа сигналов ухаживания описаны две новые гибридные зоны между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus*. Одна гибридная зона, между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini*, обнаружена в Ульяновской и Самарской областях России, другая зарегистрирована в Херсонской обл. Украины вокруг заповедной степи Аскания-Нова, предположительно между *Ch. karelini* и *Ch. oschei*. Сравнение сигналов природных и лабораторных гибридов позволило сформулировать гипотезу о структуре и динамике гибридных зон. Для более надежной классификации амплитудно-временных параметров сложных сигналов проведен сравнительный анализ не только звуков, но и стридуляционных движений задних ног.

Ключевые слова: саранчовые, стридуляция, сигналы ухаживания, гибридизация, репродуктивная изоляция.

DOI: 10.7868/S0044513415020117

Гибридные зоны нередко называют природными лабораториями, в которых можно исследовать самые разные процессы, происходящие в ходе видообразования (Barton, Hewitt, 1985, 1989; Harrison, 1986, 1990). Естественная гибридизация свидетельствует о неполной репродуктивной изоляции между близкородственными, как правило, молодыми видами. Примечательно, что у гибридирующих видов часто обнаруживают прекопуляционную, хотя и неполную, изоляцию при полном отсутствии посткопуляционных изолирующих барьеров (например, Панов, 1989, 1993; Блинов, Крюков, 1992; Крюков, Гуреев, 1997; Jiggins et al., 1997; Rolan-Alvarez et al., 1997; Bailey et al., 2004). Особый интерес вызывают виды, сходные по биотопическим и сезонным предпочтениям, но сильно различающиеся по брачным сигналам и половому поведению. Такие виды представляют собой прекрасный объект для исследования роли полового отбора в видообразовании, хотя важность и первостепенность этой формы отбора в дивергенции видов пока остаются предметами яростных дебатов.

В данной работе мы описываем две новые гибридные зоны между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus*, выделенные на основании анализа сигналов

ухаживания. Три вида из этой группы занимают относительно широкие, почти не перекрывающиеся ареалы: *Ch. albomarginatus* обитает в северной и центральной Европе и на востоке доходит до северного Казахстана и западной Сибири, ареал *Ch. oschei* тянется от Балкан до Украины, ареал *Ch. karelini* — от Турции и юго-восточной части европейской России до Иркутской обл., захватывая Казахстан и Среднюю Азию (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Helversen, 1986; Vedenina, Helversen, 2009). Эти виды не только сходны между собой морфологически, но и издают сходные призывные сигналы; в то же время, их сигналы ухаживания хорошо различаются. Более того, у этих видов ритуал ухаживания чрезвычайно сложен: звуковой сигнал, состоящий из нескольких элементов с разной амплитудно-временной структурой, сопровождается демонстрационными движениями тела, задних ног и антенн (Helversen, 1986; Vedenina, Helversen, 2009). Ранее нами была описана широкая (около 200 км) гибридная зона между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* на территории Украины и Молдавии (Vedenina, Helversen, 2003; Vedenina, 2011). Анализ изолирующих барьеров выявил неполную этологическую изоляцию, основанную на предпочтении конспецифических сигналов ухаживания (Веденина и др., 2007).

Исследованные виды, место сбора и число изученных самцов

№ точки	Вид/тип песни	Место сбора	Дата сбора	Число записанных самцов (сигналов)
1	<i>albomar-ginatus</i>	Россия, Пензенская обл., окрестности г. Нижний Ломов, около р. Ломовка, 53°32' с.ш., 43°43.2' в.д.	15.07.2012	7 (11)
2	Гибридный	Россия, Ульяновская обл., пос. Николаевка, 53°07.4' с.ш., 47°13.7' в.д.	15.07.2012	9 (15)
3	Гибридный	Россия, Самарская обл., 14 км северо-западнее г. Сызрань, с. Заборовка, 53°12.8' с.ш., 48°16.6' в.д.	15.07.2012	5 (14)
4	<i>karelini</i>	Россия, Саратовская обл., 29 км юго-западнее г. Красный Кут, с. Дьяковка, 50°43.4' с.ш., 46°46.2' в.д.	15–16.07.2010	3 (12)
5	<i>karelini</i>	Россия, Самарская обл., 25 км юго-восточнее г. Нефтегорск, д. Герасимовка, 52°42.6' с.ш., 51°30.6' в.д.	12.07.2012	1 (3)
6	<i>karelini</i>	Россия, 7 км восточнее г. Оренбург, около р. Урал, 51°44.3' с.ш., 55°20.8' в.д.	13.07.2012	1 (3)
7	<i>karelini</i>	Россия, Оренбургская обл., 53 км северо-восточнее г. Оренбург, д. Студенцы, 51°51.6' с.ш., 55°51.3' в.д.	14.07.2012	3 (7)
8	Гибридный	Украина, Херсонская обл., 28 км северо-восточнее пос. Чаплинка, пос. Аскания-Нова, 46°27.68' с.ш., 33°52.24' в.д.	28.07.2007	11(22)
9	<i>karelini</i>	Украина, Херсонская обл., 30 км северо-восточнее пос. Чаплинка, окрестности пос. Аскания-Нова, 46°28.63' с.ш., 33°52.88' в.д.	28–29.07.2007	9 (12)
10	Гибридный	Украина, Херсонская обл., 24 км восточнее пос. Чаплинка, окрестности с. Хлебодаровка, 46°24' с.ш., 33°50' в.д.	14.08.2006	7 (16)

Примечательно, что в сигналах ухаживания природных гибридов были найдены новые элементы, не встречающиеся в сигналах родительских видов. Генетический анализ сигналов ухаживания в группе *Ch. albomarginatus* выявил необычный характер наследования некоторых параметров песни, предполагающий участие дублированных локусов в наследовании гомологичных элементов (Vedenina et al., 2007). В этом случае гибриды могут получать преимущество перед родительскими видами, издавая сигналы с новыми элементами, если такие сигналы будут подхватываться половым отбором. В то же время, проведенный нами анализ клинальной изменчивости количественных признаков в гибридной зоне показал низкую интрогрессию, свидетельствующую скорее о стабильном равновесии между отбором и гибридизацией (Vedenina, 2011).

Одна из гибридных зон, описываемых в данной работе, обнаружена нами между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini* в Ульяновской и Самарской

областях России; другая гибридная зона найдена в Херсонской обл. Украины между *Ch. karelini* и, предположительно, *Ch. oschei*. В данной работе мы анализируем сигналы ухаживания, причем не только звуки, но и стридуляционные движения ног, что дает возможность более надежно классифицировать и измерять амплитудно-временные параметры сигналов. Мы также сравниваем сигналы ухаживания природных и лабораторных гибридов и на основании этого пытаемся выявить общие закономерности и различия между ранее описанной гибридной зоной и новыми зонами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Новый материал, представленный в данной работе, был собран в 10 географических точках в период с 2007 по 2012 гг. (таблица, рис. 1). Кроме того, в лаборатории были проведены реципрокные скрещивания между *Ch. oschei* из Греции (Македония, Граммос) и *Ch. karelini* из Волгоградской обл. (26 км восточнее г. Урюпинск) в течение 2003–

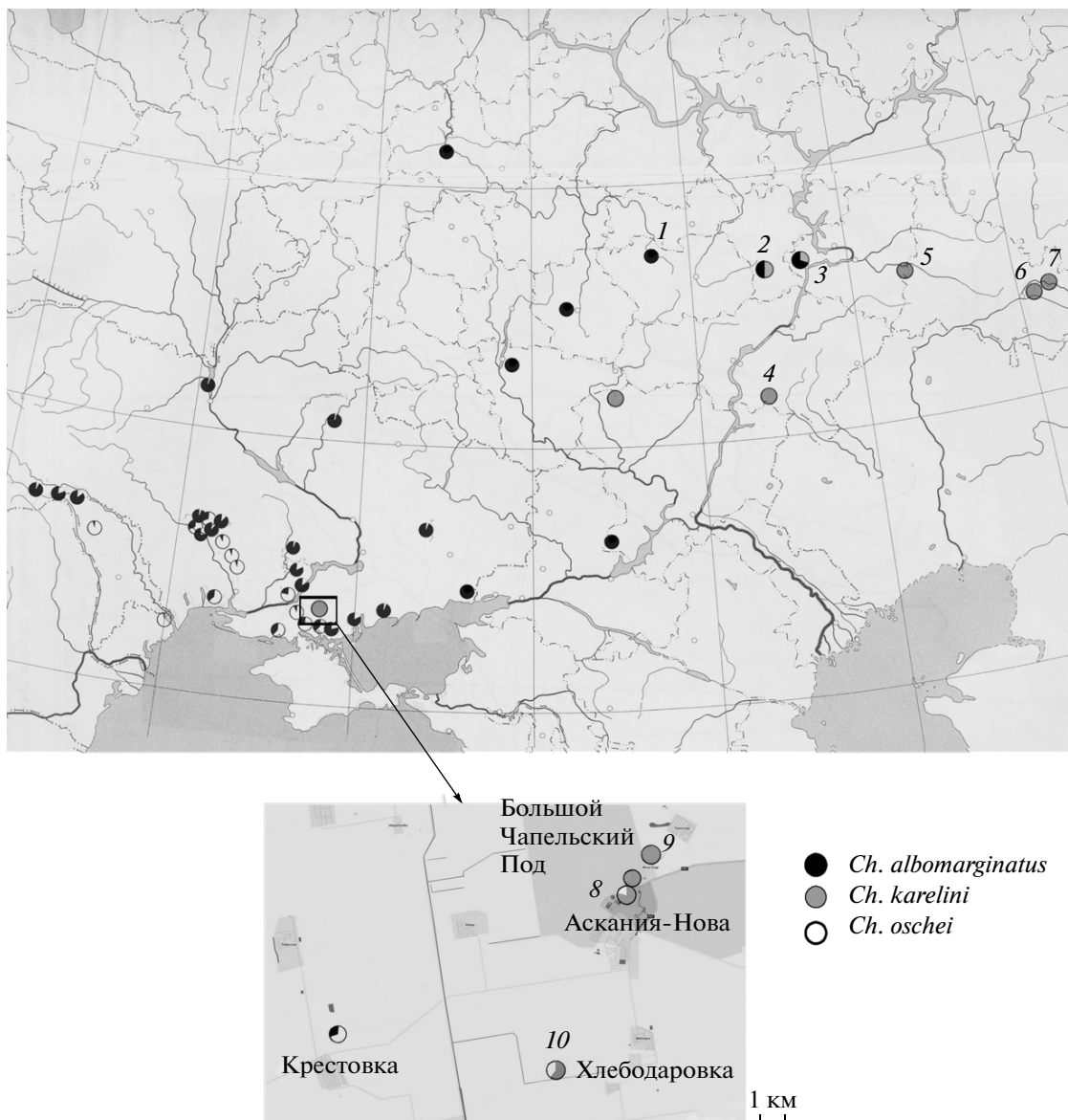


Рис. 1. Точки исследования сигналов ухаживания *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. karelini*, *Ch. oschei* на территории Украины и европейской части России. Новые точки, представленные в данной работе, пронумерованы. Кружки, составленные из разных секторов, обозначают гибридные популяции. Внизу – увеличенный фрагмент верхней карты: район Аскания-Нова и окрестностей.

2004 г. Для проведения скрещиваний 10 девственных самцов одного вида и 10 девственных самок другого вида помещали в один садок (30 × 60 × 40 см) на 3–4 недели при световом режиме 12 ч день/ 12 ч ночь. Суточная температура варьировала от 20 до 25°C. В садок ставили кюветы с влажным песком для откладки яиц. Собранные кубышки помещали во влажный песок в чашки Петри и ставили в холодильник минимум на 5 месяцев при температуре +4°C. Затем кубышки вынимали и держали при комнатной температуре; через 2–4 недели начинался выплod личинок. Ли-

чинок первых стадий кормили *Poa annua*, подросших личинок и взрослых особей – *Dactylis glomerata*.

Запись сигналов проводили в лаборатории при температуре 30–35°C. Для записи сигналов ухаживания самца помещали рядом с самкой. В большинстве случаев были записаны не только звуки, но и стридуляционные движения ног. Для записи стридуляционных движений использовали оптико-электронную установку, собранную в лаборатории по методике, разработанной немецкими авторами (Helvesen, Elsner, 1977; Hedwig, 2000). Кусочки светоотражающей фольги наклеивали на наружные дистальные лопасти задних бе-

дер самца. Две камеры были сфокусированы на освещенные кусочки фольги таким образом, что отраженные лучи 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). Сигналы через усилитель и самодельный АЦП поступали на компьютер. Частота оцифровки звуковых сигналов 100 кГц, движений ног 2 кГц. Измерение амплитудно-временных параметров сигналов проводили с помощью программ TurboLab 4.0 (Германия, Bressner Technology) и CoolEdit (США, Syntrium). В каждом сигнале при возможности проводили по десять измерений каждого параметра. Для статистического анализа сигналов использовали программы Excel и Statistica. Для сравнительного анализа также использовали сигналы, описанные в опубликованных ранее работах (Vedenina, Helversen, 2009; Vedenina, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сигналы ухаживания трех видов группы *Ch. albomarginatus*

Сигналы ухаживания *Ch. albomarginatus*, *Ch. karelini* и *Ch. oschei* были подробно описаны ранее (Helversen, 1986; Vedenina, Helversen, 2003, 2009); однако в данной работе мы кратко повторяем их описание, т.к. это необходимо для сравнительного анализа. Сигнал ухаживания *Ch. albomarginatus* состоит из трех элементов, чередующихся в характерном порядке (рис. 2а, 2б). После чередования 4–8 пар элементов А и В следует элемент С. Элементы А и В генерируются при синхронном движении двух ног с разной частотой, в результате чего частота звуковых пульсов элемента А выше частоты пульсов элемента В. В середине последнего элемента В, предшествующего элементу С (элемент В1), всегда присутствует характерная пауза. Элемент С издается в результате движений двух ног в противофазе, причем рисунок движений ног сложнее, чем в элементах А и В (рис. 2б). После генерации элемента С опять следует чередование А/В пар, после чего элемент С повторяется, и т.д. Схема сигнала *Ch. oschei* сложнее: после чередования 15–30 А/В пар следует комплекс из трех элементов, В1–А1–С (рис. 2в, 2г). Элемент В1, который издается в результате синхронных высокоамплитудных движений ног с постепенно увеличивающейся частотой – самый продолжительный и громкий. В начале элемента С следует очень характерный высокоамплитудный взмах задними ногами и голеньями. Затем ноги возвращаются в исходную позицию и колеблются в противофазе. Рисунок движения ног в элементе С так

же сложен, как и у *Ch. albomarginatus*. Соотношение амплитуд звуковых серий А и В у двух видов различно: элемент А тише, чем элемент В у *Ch. oschei*, и громче, чем элемент В у *Ch. albomarginatus*. В сигнале *Ch. karelini* (рис. 2д–2ж) также можно выделить пять элементов. Сигнал начинается с чередования элементов А и В, причем эта фаза, как правило, гораздо продолжительнее, чем в сигнале *Ch. oschei*. Элементы А и В в сигнале *Ch. karelini* 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 издается в результате более сложного паттерна: взмахи каждой ноги сдвоены и две ноги работают со сдвигом фаз. Частота взмахов ног в элементе В сходна в сигналах всех трех видов; напротив, частота взмахов в элементе А сигнала *Ch. karelini* сильно отличается от таковой в сигналах других двух видов. После чередования А/В пар следуют очень продолжительный элемент В1 и короткие элементы А1 и С. Паттерны движений ног во время генерации элементов В и В1 практически идентичны. Элемент С в сигнале *Ch. karelini*, так же как и у *Ch. oschei*, сопровождается демонстрационными движениями, однако в них можно различить две фазы: вначале происходит взмах только бедрами, а затем брюшком, бедрами и голеньями (рис. 2ж). Характерной особенностью сигнала *Ch. karelini* является генерация двух-трех пар А1/С, тогда как в сигналах двух других видов элемент С издается однократно, после чего весь цикл повторяется.

Для сравнительного анализа сигналов ухаживания мы выбрали 8 амплитудно-временных параметров, достоверно различающихся по крайней мере у двух из трех видов: число А/В пар между соседними элементами С, отношение средней амплитуды пульсов в элементах А и В, отношение частоты пульсов в элементах А и В, отношение длительности элементов А, В, В1 и А1 к длительности элемента С, а также число комплексов А1–С, издаваемых подряд (рис. 3). Поскольку мы оперировали в основном относительными параметрами, для анализа мы использовали не абсолютные, а логарифмированные значения.

Сигналы самцов из точки №1 достоверно не отличались от сигналов самцов *Ch. albomarginatus* из Москвы (Vedenina, Helversen, 2009) по семи параметрам; различия были найдены лишь по числу комплексов А1–С (критерий Манна–Уитни, $p = 0.03$). Сигналы самцов из точек № 4–7 достоверно не отличались от сигналов изученных ранее самцов *Ch. karelini* из Волгоградской обл. и Асканийской степи Украины (Vedenina, Helversen, 2009) по шести параметрам; различия были найдены по числу А/В пар и отношению частоты пульсов в элементах А и В ($p < 0.05$).

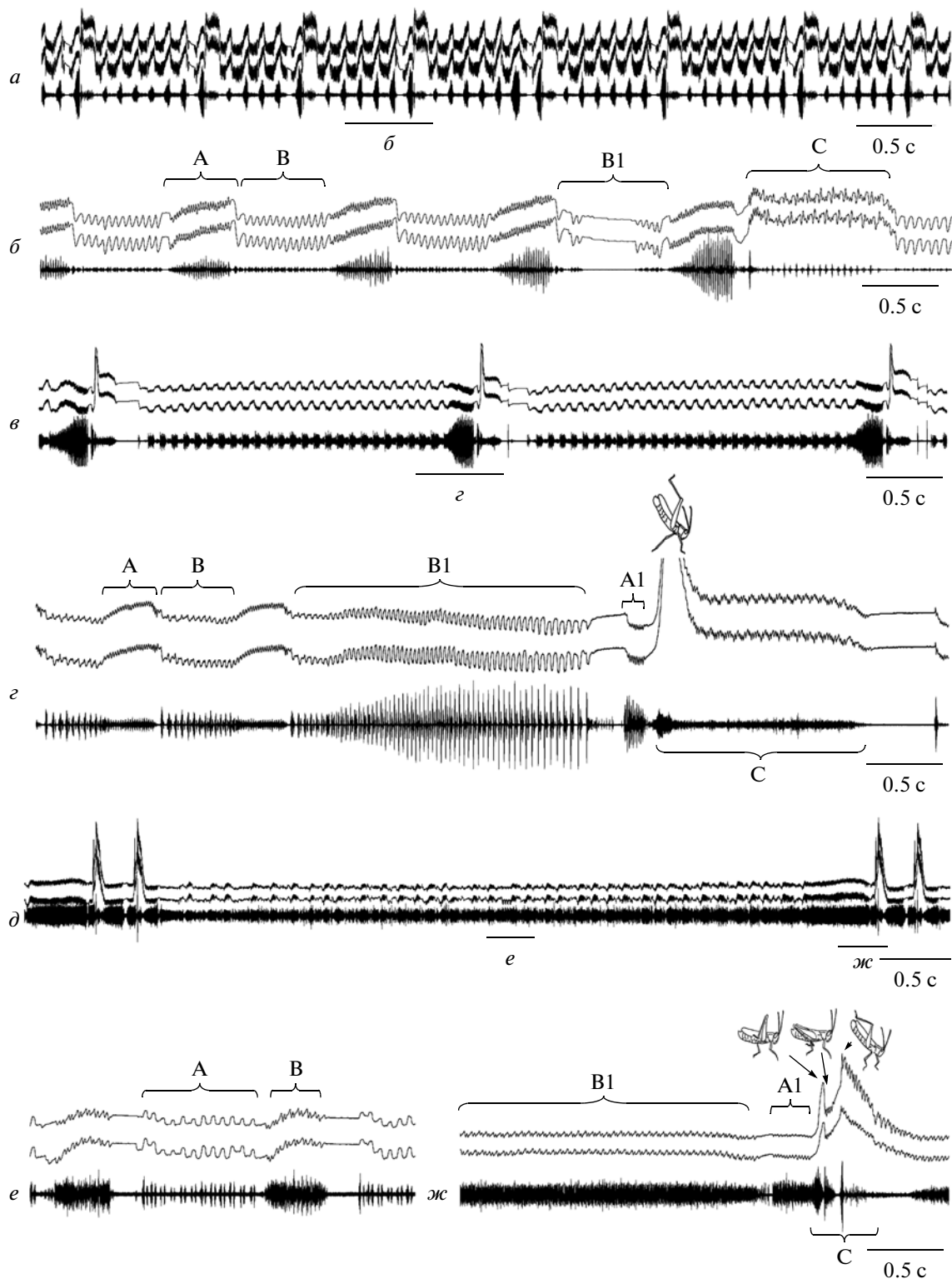


Рис. 2. Осциллограммы сигналов ухаживания *Chorthippus albomarginatus* (а, б), *Ch. oschei* (в, г) и *Ch. karelini* (д–ж). Фрагменты осциллограмм (а, в, д) представлены на (б, г, е, ж) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног А, В, В1, А1 и С – элементы сигнала. Рисунки демонстрируют положение задних ног и брюшка в разные моменты генерации элемента С (г, ж).



Рис. 3. Схема сигнала ухаживания *Chorthippus oschei*, иллюстрирующая параметры, использованные для сравнительного анализа сигналов в группе *Chorthippus albomarginatus*.

Гибридная зона между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini* в Ульяновской и Самарской областях России

Гибридные сигналы ухаживания были записаны у самцов из двух точек: из Ульяновской и Самарской областей (точки № 2 и 3, соответственно, в таблице). Расстояние между этими точками составляло около 70 км. В гибридных сигналах можно было найти практически все переходные элементы (А, В, В1, А1 и С) между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini* (рис. 4а, 4б; 5; 6). Например, элемент В, в котором присутствовали сдвоенные взмахи каждой ноги и фазовый сдвиг между двумя ногами, характерные для сигнала *Ch. karelini*, мог чередоваться с элементом А типа *albomarginatus*

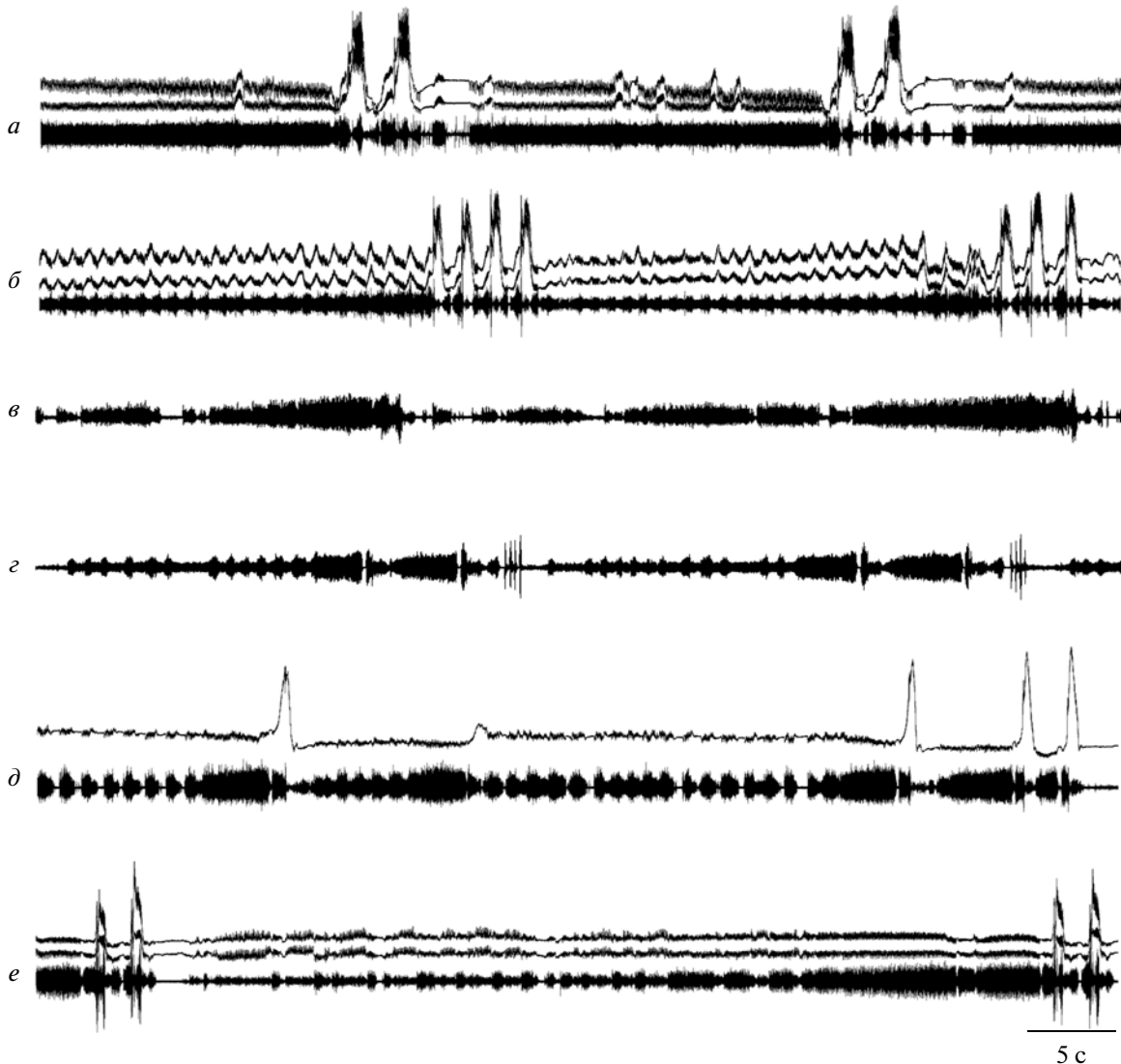


Рис. 4. Осциллограммы сигналов ухаживания двух самцов из точек № 2 и 3 (а, б), двух самцов из точки № 10 (в, г) и двух самцов F1 гибридов между *Chorthippus karelini* и *Ch. oschei* (д–е). Над каждой осциллограммой (а, б, д, е) в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. На (д) показана траектория движения лишь одной ноги.

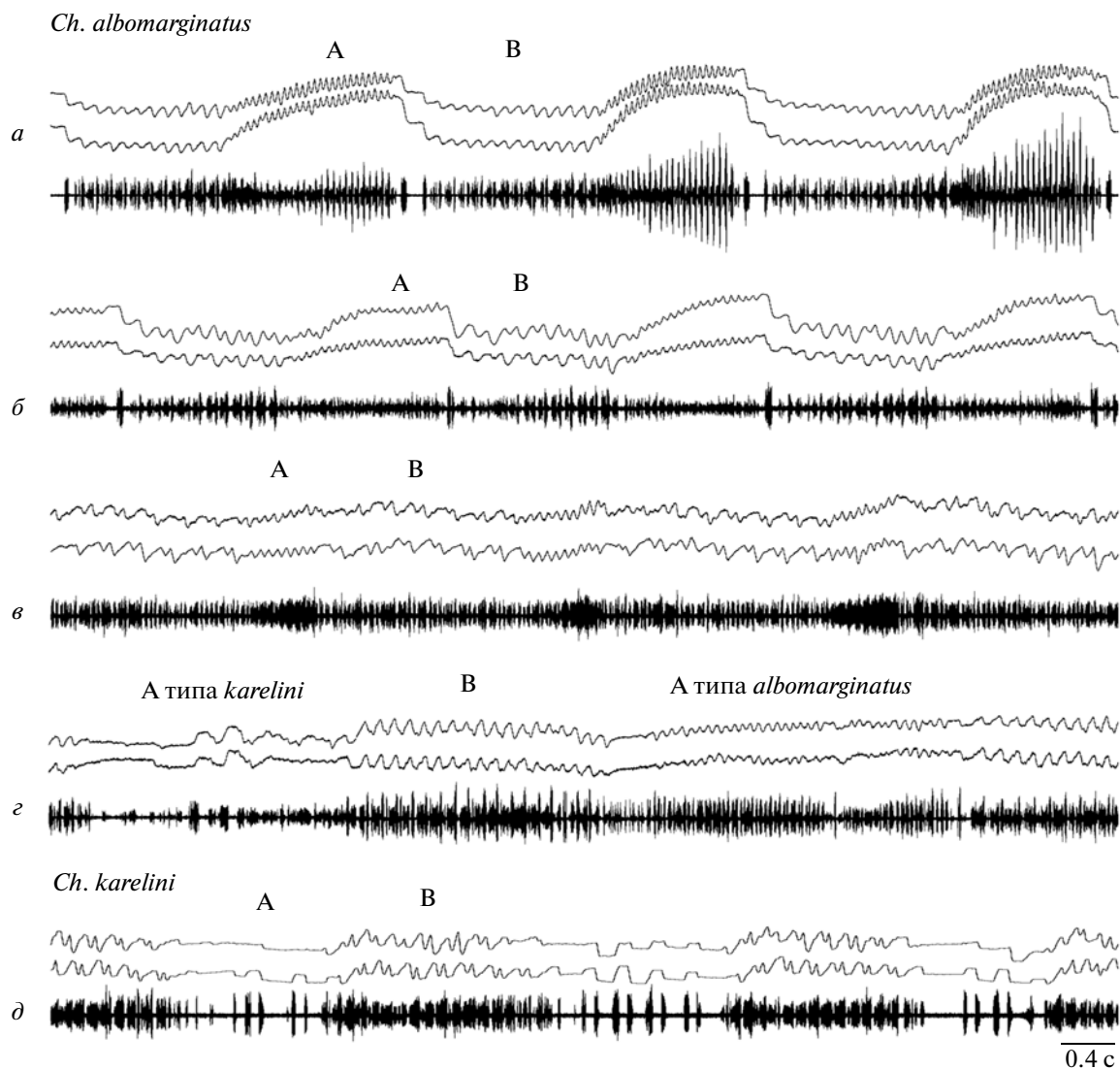


Рис. 5. Трансформация элементов А и В при переходе от сигнала ухаживания *Chorthippus albomarginatus* (а) к сигналу *Ch. karelini* (д) через промежуточные варианты сигналов, записанных в зоне гибридизации в точке № 2 (б–в). Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног.

(рис. 5в). В одном сигнале могли сочетаться два варианта элемента А: типа *albomarginatus* и типа *karelini* (рис. 5г). В гибридных сигналах можно было также найти промежуточные варианты комплекса элементов В1-А1-С (рис. 6). Например, в сигнале типа *albomarginatus* пауза в элементе В1 практически отсутствовала, а звуковой элемент А1 не отличался по амплитуде от элемента В1 (рис. 6б), что не характерно для типичного сигнала *Ch. albomarginatus*. В начале элемента С первый взмах ногами, характерный для сигнала типа *karelini*, мог быть уже заметен, но последующая часть элемента напоминала таковой сигнала *albomarginatus* (рис. 6в). В целом, в паттерне движения ног сигналов разных особей из двух гибридных точек, представленных на рис. 6, можно

проследить почти плавный переход структуры элемента С от одного вида к другому.

Сравнение средних значений каждого параметра между гибридными и аллопатрическими популяциями показало, что в гибридных популяциях большинство параметров имеют промежуточные значения (рис. 7). Статистическая проверка с использованием критерия Манна-Уитни (уровень значимости 0.05) свидетельствует, что популяция из точки № 2 отличалась от московской популяции *Ch. albomarginatus* по шести параметрам, а от аллопатрических популяций *Ch. karelini* — по четырем параметрам. Изменчивость таких параметров сигнала как длительность элементов В и В1 и число комплексов А1-С у особей из гибридных популяций № 2 и 3 была существенно выше,

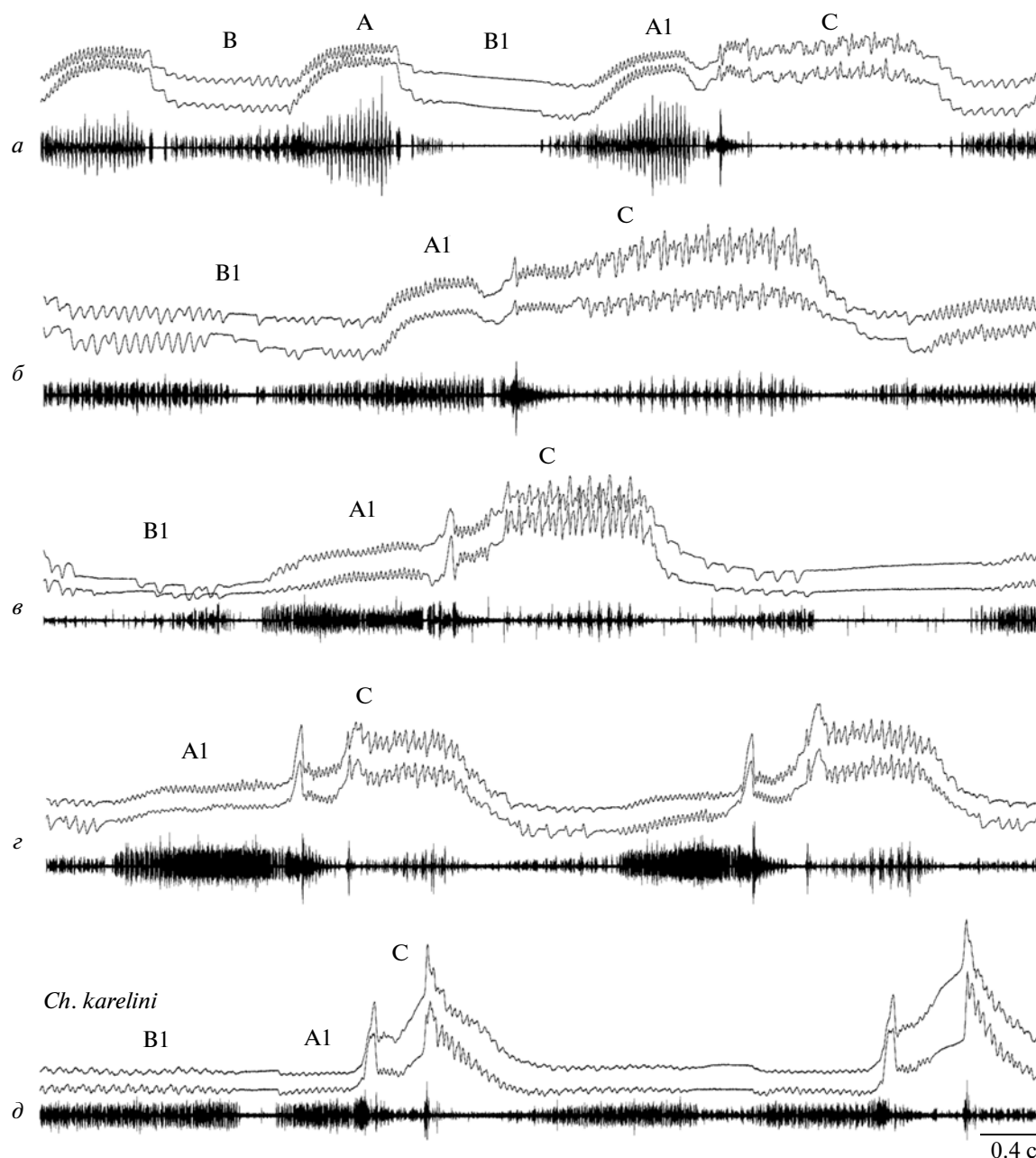


Рис. 6. Трансформация элементов B1, A1 и C при переходе от сигнала ухаживания *Chorthippus albomarginatus* (a) к сигналу *Ch. karelini* (д) через промежуточные варианты сигналов, записанных в гибридной популяции в точке № 2 (б–г). Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног.

чем у особей из аллопатрических популяций *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini* (рис. 4a, 4б; 7д, 7е, 7з). Более высокий уровень изменчивости гибридных сигналов в целом также заметен по результатам анализа главных компонент (рис. 8).

Гибридная зона в Херсонской области Украины

Гибридные сигналы были записаны у самцов из двух точек Украины: на территории пос. Аскания-Нова (точка № 8) и около с. Хлеבודаровка

(точка № 10) (рис. 1, таблица). Точка № 8 располагалась очень близко (меньше 1 км) от Большого Чапельского Пода — биотопа, где ранее была зарегистрирована популяция *Ch. karelini* (Vedenina, Helversen, 2009). В точке № 8, однако, лишь три из 11 самцов издавали гибридные сигналы. Напротив, в точке № 10, которая отстояла на 12 км от пос. Аскания-Нова, большинство записанных самцов издавало гибридные сигналы (рис. 4в, 4г). Мы предполагаем наличие гибридизации скорее между *Ch. karelini* и *Ch. oschei*, чем между другими

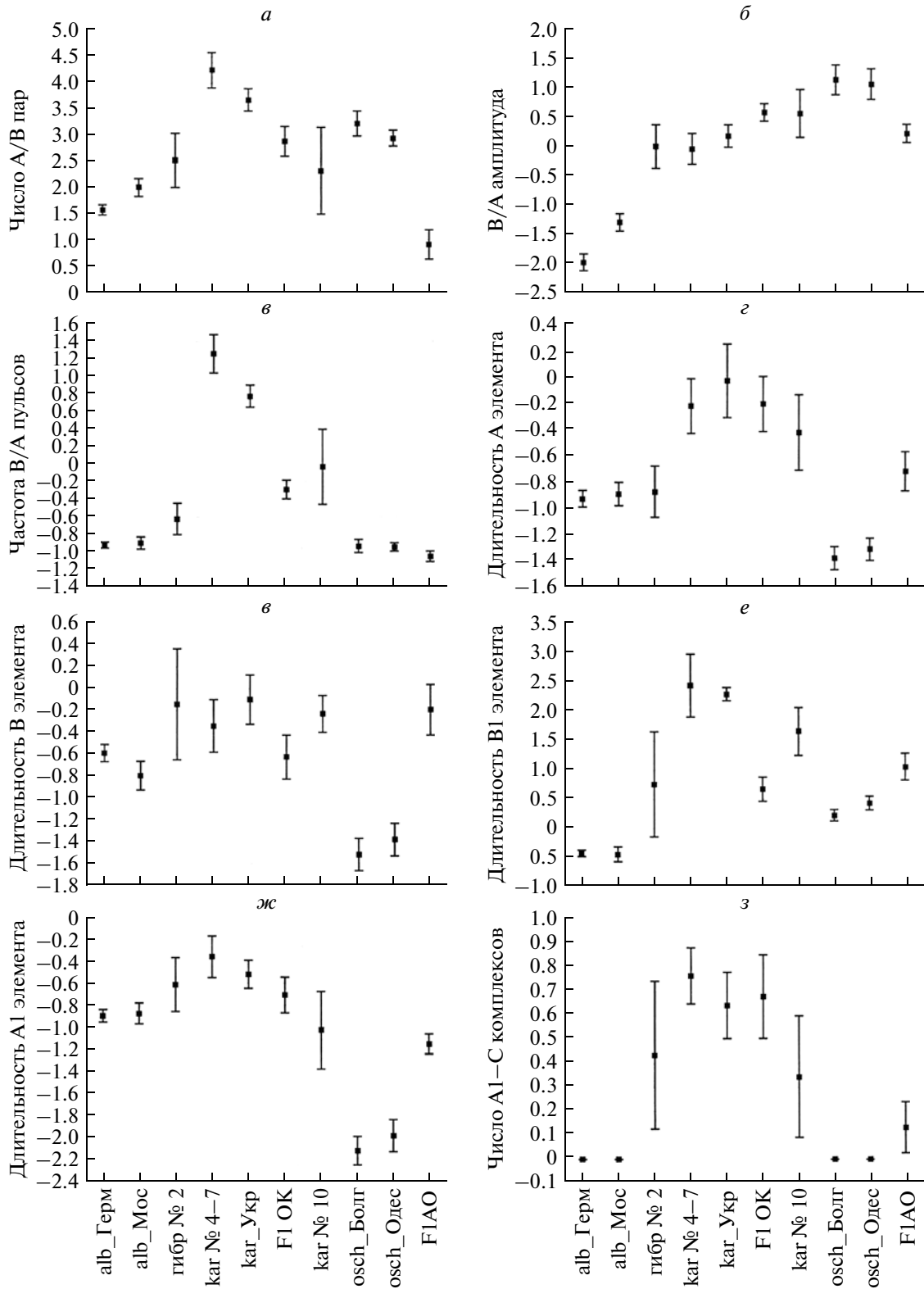
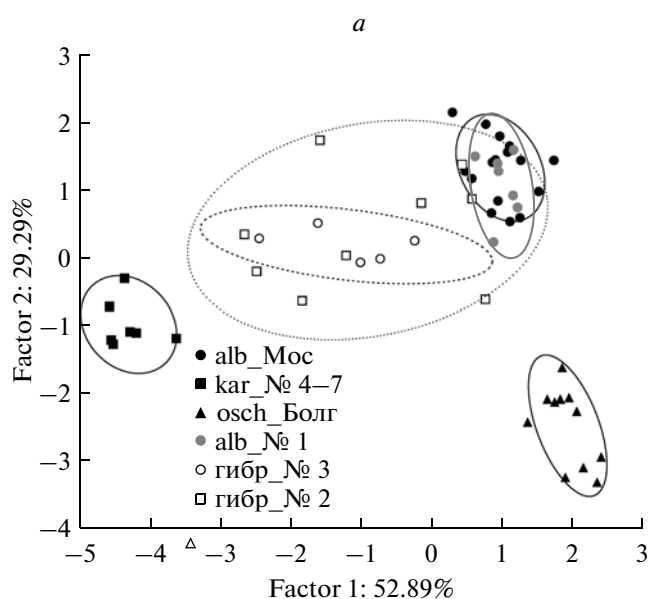


Рис. 7. Значения (средние и доверительные интервалы) восьми параметров сигнала ухаживания для разных популяций и F1 гибридов в группе *Chorthippus albomarginatus*.



б

Параметр	Factor 1	Factor 2
Число А/В пар	-0.57	-0.75
Относительная В/А амплитуда	-0.05	-0.89
Относительная частота пульсов в В и А элементах	-0.89	-0.23
Длительность А элемента	-0.81	0.35
Длительность В элемента	-0.69	0.52
Длительность В1 элемента	-0.81	-0.41
Длительность А1 элемента	-0.73	0.62
Число А1-С комплексов	-0.89	-0.10

Рис. 8. Результаты анализа главных компонент, основанного на восьми параметрах сигнала ухаживания. а – Значения первых двух факторов для аллопатрических популяций *Chorhippus albomarginatus*, *Ch. oschei* и *Ch. karelini* и гибридных популяций из Ульяновской (№ 2) и Самарской (№ 3) областей. б – Вклад исследованных параметров в факторы 1 и 2.

парами видов, что подробнее обсуждается ниже. На рис. 9 промежуточные варианты сигналов представлены таким образом, что переход от *Ch. karelini* к *Ch. oschei* хорошо прослеживается. В частности, очевидно изменение элемента С как по длительности, так и по амплитудной модуляции.

Значения всех восьми параметров сигналов, записанных из точки № 10, в большинстве случаев оказались промежуточными между таковыми сигналов *Ch. karelini* и *Ch. oschei* из аллопатрических популяций (рис. 7). Достоверные отличия от *Ch. oschei* были выявлены по всем параметрам, от *Ch. karelini* – по шести из восьми параметров (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$). Примечательно, что значения одного из параметров, числа А/В пар, были меньше, чем значения соответствующего

этого параметра в обоих родительских сигналах. Так же как и в гибридной зоне между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini*, изменчивость некоторых параметров сигнала (число А/В пар, частота пульсов в элементах А и В, длительность элемента А1, число А1-С комплексов) в украинских гибридных популяциях превышала таковую в сигналах *Ch. karelini* и *Ch. oschei* (рис. 7, 10). По результатам анализа главных компонент видно, что разброс параметров сигналов в точке № 10 существенно выше, чем в аллопатрических популяциях.

Сигналы лабораторных гибридов

Сигналы реципрокных F1 гибридов между *Ch. karelini* и *Ch. oschei* достоверно не различались ни по одному из исследованных параметров сигнала ухаживания, поэтому эти сигналы анализируются вместе. Так же как и в сигналах ранее исследованных F1 гибридов между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, а также природных гибридов, в сигналах F1 гибридов между *Ch. karelini* и *Ch. oschei* наблюдалось большое разнообразие паттернов. На рис. 4д, 4е представлены сигналы двух гибридных самцов. В одном сигнале сильно варьировали число А/В пар между элементами С, а также число самих А1-С комплексов; в другом сигнале наблюдалась высокая изменчивость длительности элементов В и В1.

Необходимо отметить высокую степень сходства между сигналами F1 гибридов и сигналами самцов из гибридных точек района Аскания-Нова. Если сравнивать результаты анализа главных компонент (рис. 10 и 11), то можно констатировать высокую долю перекрытия значений первых двух факторов для сигналов этих групп. Достоверные различия между сигналами F1 гибридов и сигналами, записанными в зоне гибридизации в точке № 10, были найдены по трем параметрам: длительности элементов В и В1 и числу С элементов (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$). Примечательно, что самцы F1 гибридов издавали сигналы, в среднем больше напоминавшие сигналы *Ch. karelini*, чем *Ch. oschei* (рис. 11). Такая же тенденция наблюдалась и для природных гибридов вокруг Аскания-Нова (рис. 10).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами была исследована широкая гибридная зона между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* на территории Украины и Молдовы (Vedenina, Helversen, 2003; Vedenina, 2011). Обнаружение новых гибридных зон, описанных в данной работе, свидетельствует о том, что случаи гибридизации в группе *Ch. albomarginatus* не являются редкостью, и три вида из этой группы, *Ch. albomarginatus*, *Ch. karelini* и *Ch. oschei*, могут гибридизировать в природе. Анализ сигналов природных и лабора-

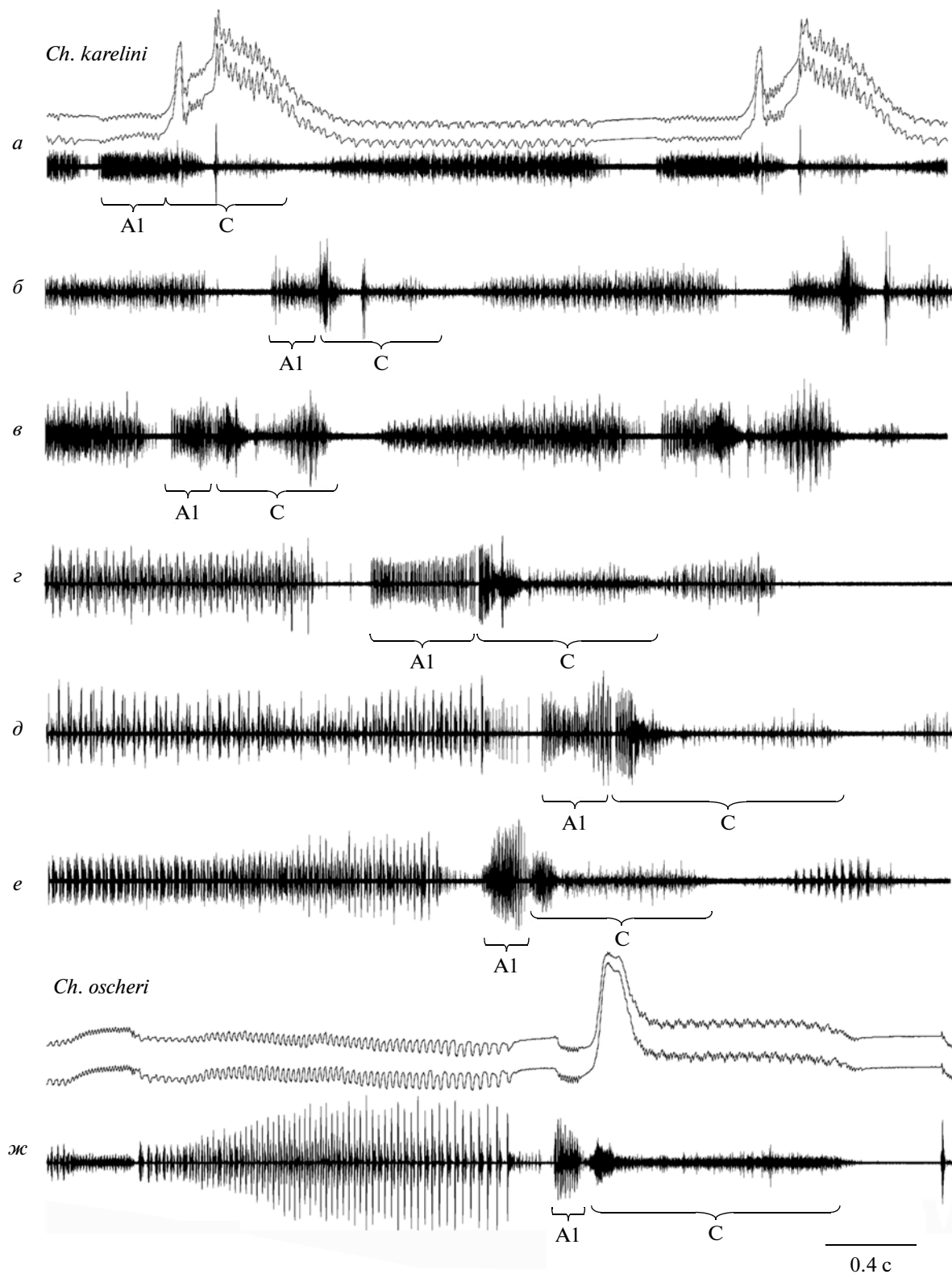
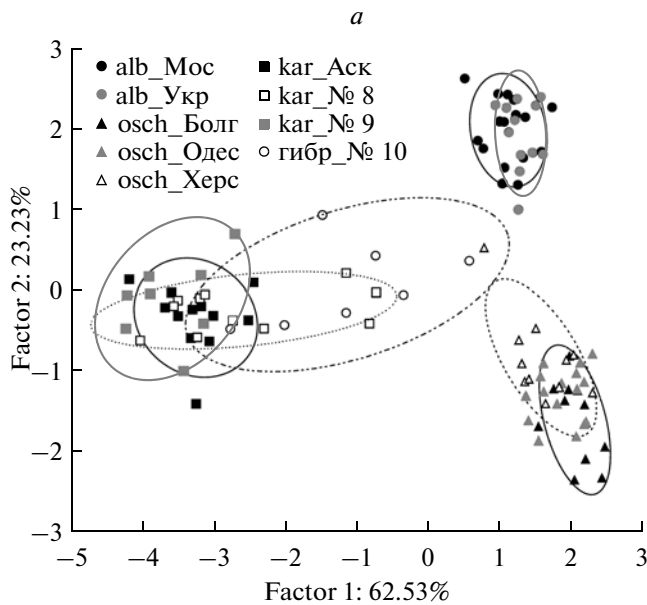


Рис. 9. Трансформация элементов A1 и C при переходе от сигнала ухаживания *Chorthippus karelini* (a) к сигналу *Ch. oscheri* (ж) через промежуточные варианты сигналов, записанных в гибридной популяции из точки № 10 в Херсонской обл. Украины (б–е).



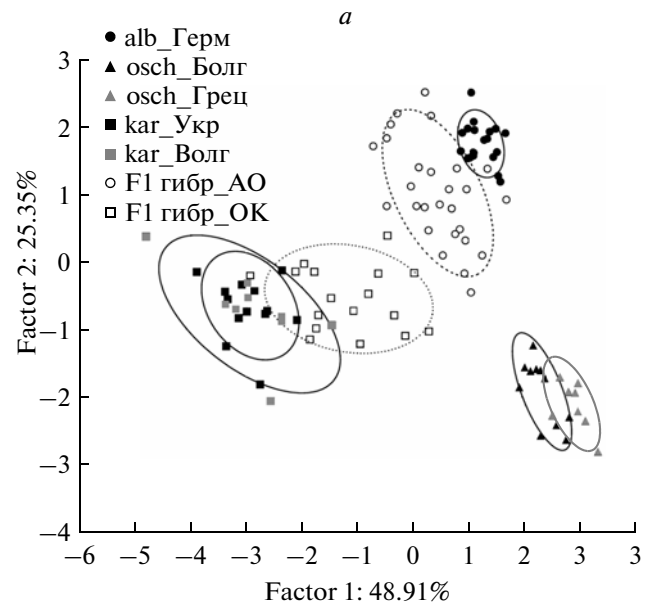
б

Параметр	Factor 1	Factor 2
Число А/В пар	-0.59	-0.63
Относительная В/А амплитуда	0.11	-0.92
Относительная частота пульсов в В и А элементах	-0.97	-0.12
Длительность А элемента	-0.89	0.15
Длительность В элемента	-0.84	0.33
Длительность В1 элемента	-0.89	-0.37
Длительность А1 элемента	-0.78	0.56
Число А1-С комплексов	-0.90	-0.14

Рис. 10. Результаты анализа главных компонент, основанного на восьми параметрах сигнала ухаживания. *а* – Значения первых двух факторов для аллопатрических популяций *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. oschei* и *Ch. karelini* и гибридных популяций из точек № 8–10 из Херсонской области Украины. *б* – Вклад исследованных параметров в факторы 1 и 2.

торных гибридов показал, что гибридизация между тремя видами может происходить в разных комбинациях.

Опубликованные в последние годы обзоры о роли гибридизации в видообразовании показывают, что гибридизация чрезвычайно широко распространена в природе, очень разнообразна по формам и в гораздо большей степени влияет на видообразование, чем это считалось ранее. При одних сценариях гибридизация может приводить к разрушению изолирующих барьеров и полной потере дифференциации между популяциями (например, Gow et al., 2006). В других случаях она приводит к усилению изолирующих барьеров и



б

Параметр	Factor 1	Factor 2
Число А/В пар	-0.33	-0.80
Относительная В/А амплитуда	-0.06	-0.77
Относительная частота пульсов в В и А элементах	-0.83	-0.33
Длительность А элемента	-0.84	0.15
Длительность В элемента	-0.65	0.63
Длительность В1 элемента	-0.80	-0.11
Длительность А1 элемента	-0.83	0.42
Число А1-С комплексов	-0.80	-0.28

Рис. 11. Результаты анализа главных компонент, основанного на восьми параметрах сигнала ухаживания. *а* – Значения первых двух факторов для аллопатрических популяций *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. oschei* и *Ch. karelini* и F1 гибридов между *Chorthippus karelini* и *Ch. oschei* (ОК) и между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* (АО). *б* – Вклад исследованных параметров в факторы 1 и 2.

образованию “хороших” видов (Wu, 2001; Via, 2009). В частности, в результате появления неприиспособленных гибридов может происходить усиление этологической изоляции между гибридирующими видами (“reinforcement”, Servedio, Noor, 2003). Последний сценарий привлекает к себе большое внимание исследователей, т.к., несмотря на наличие многочисленных убедительных моделей, пока получено мало эмпирических данных, подтверждающих эту гипотезу. В-третьих, гибридизация может способствовать адаптивной дивергенции между популяциями и возникновению новой популяции гибридного происхождения, изолированной от родительских

популяций (“гибридное видообразование”, Лавренченко, 2013; Mallet, 2007; Abbott et al., 2010). Наконец, между отбором и гибридизацией может устанавливаться стабильное равновесие, при котором происходит интрогрессия лишь некоторой части генома между популяциями (Barton, Hewitt, 1985; Nosil et al., 2009). В таких случаях усиления изолирующих барьеров обычно не происходит, но гибридная зона представляет собой потенциальный источник видообразования при изменении окружающих условий.

Относительно большое расстояние между двумя гибридными популяциями в Ульяновской и Самарской областях предполагает наличие широкой зоны гибридизации между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini*. Она может быть сравнима с гибридной зоной между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* (Vedenina, 2011) как по структуре, так и по происходящим в ней процессам. Так же как и сигналы гибридов между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, сигналы гибридов между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini* демонстрируют более высокую изменчивость, чем сигналы родительских видов, и несут в себе новые признаки. Например, некоторые сигналы из точки № 2 содержат два варианта элемента А, типа *albomarginatus* и типа *karelini* (рис. 5з); длительность элемента В в других гибридных сигналах превышает длительность этого элемента в сигналах обоих родительских видов (рис. 7д). Гибридные сигналы ухаживания с новыми характеристиками могут предпочитаться самками в смешанных популяциях и подхватываться половым отбором. В условиях высокой плотности популяции, которая нередко наблюдается у саранчовых, особи противоположного пола могут случайно оказаться рядом друг с другом, и самцы могут начать ухаживать, не издавая призывного сигнала (Kriegbaum, 1989; Kriegbaum, Helversen, 1992). Полевые наблюдения за представителями группы *Ch. albomarginatus* показывают, что несколько самцов могут одновременно ухаживать за одной или несколькими самками, сидящими рядом. Эту ситуацию можно сравнить с токами птиц. В таких ситуациях имеются все условия для одновременного сравнения ухаживающих самцов, что может существенно влиять на выбор самок. Согласно теории Киркпатрика и Райана (Kirkpatrick, Ryan, 1991), самки на токовищах нередко предпочитают самца, который издает наиболее сложный брачный сигнал.

Ранее проведенный нами анализ выявил необычный характер наследования паттерна сигналов ухаживания у *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* (Vedenina et al., 2007). Было показано, что сигналы F1 гибридов между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* несут в себе новые признаки, что хорошо иллюстрирует анализ главных компонент (рис. 11). Эти новые признаки часто проявляются в том, что значения некоторых параметров в гибридных

сигналах имеют “зашкаливающие” значения, т.е. оказываются либо достоверно выше, либо ниже таковых в родительских сигналах. Нами была предложена гипотеза, объясняющая необычное наследование структуры песни в группе *Ch. albomarginatus* (Vedenina et al., 2007). Согласно этой гипотезе, в наследовании гомологичных элементов песни участвуют дублированные локусы (тип III генетической архитектуры по Темплтону) (Templeton, 1981). У гибридов обе родительские копии таких дублированных локусов экспрессируются, в результате чего работа нейронной сети, лежащая в основе генерации песни, может давать непредсказуемый паттерн. Возможно, такой же характер наследования проявится и при скрещивании *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini*, хотя не все элементы песни оказываются гомологичными у этих видов. Если гомология элементов В и С не вызывает сомнений, то элемент А, по-видимому, не гомологичен. Массовых скрещиваний между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini* в лаборатории пока не проводилось, хотя было поставлено несколько пилотных скрещиваний, в результате которых получено несколько гибридных особей в F1 и записаны их сигналы ухаживания.

Анализ гибридных сигналов и поведенческих предпочтений в гибридной зоне между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* выявил достоверную асимметрию. Гибридные сигналы существенно больше похожи на сигналы *Ch. albomarginatus*, чем *Ch. oschei*, и самки *Ch. albomarginatus* отличаются меньшей избирательностью, чем самки *Ch. oschei* (Vedenina и др., 2007). Такое сильное доминирование *Ch. albomarginatus* можно частично объяснить более древним происхождением этого вида, у которого сигнал ухаживания проще по структуре, чем сигнал *Ch. oschei*. Эти факторы, несомненно, влияют на динамику гибридной зоны: предположительно, она сдвигается в сторону *Ch. albomarginatus* (Vedenina, 2011). Можно предположить, что самки *Ch. albomarginatus* также окажутся менее избирательными, чем самки *Ch. karelini*, поскольку сигнал *Ch. karelini* содержит больше элементов и потому может считаться более сложным по структуре, чем сигнал *Ch. albomarginatus*. В этом случае также можно предсказать сдвигание гибридной зоны в сторону *Ch. albomarginatus*. Ранее исследованная контактная зона между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* показала мозаичный характер пространственного распределения популяций в силу разных биотопических предпочтений двух видов. Вопрос, имеются ли такие различия между *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini*, требует дальнейших исследований.

Особенность второй гибридной зоны заключается в том, что на территории Украины *Ch. karelini* встречается очень локально, лишь в Асканийской степи, тогда как на остальной территории Украины обитают *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*. Таким

образом, ареал *Ch. karelini* на Украине можно сравнить по площади с шириной гибридной зоны этого вида; такая ситуация может приводить к совершенно иным процессам, чем случаи, когда площадь ареала вида существенно больше ширины контактной зоны. Кроме того, в районе Аскания-Нова скрещивания *Ch. karelini* возможны как с *Ch. albomarginatus*, так и с *Ch. oschei*. Все эти факторы чрезвычайно осложняют анализ этой гибридной зоны.

Сигналы гибридов из точки № 10 и сигналы F1 гибридов между *Ch. karelini* и *Ch. oschei* достоверно не различались по пяти из восьми параметров. В то же время, сравнение сигналов гибридов из двух гибридных точек, № 2 (где гибридизируют *Ch. karelini* и *Ch. albomarginatus*) и № 10, выявило достоверное сходство по четырем из восьми параметров. Таким образом, в районе Аскания-Нова чаще происходит гибридизация между *Ch. karelini* и *Ch. oschei*, но мы не можем исключить гибридизации и в других сочетаниях. Более того, как свидетельствуют результаты предыдущих работ (Vedenina et al., 2007; Vedenina, 2011), в гибридных популяциях в группе *Ch. albomarginatus* обычно доминируют потомки возвратных скрещиваний, которые могут быть очень схожи по песне при разных комбинациях видов. Например, сигнал гибрида (*albomarginatus* × *karelini*) × *karelini* может быть неотличим от сигнала гибрида (*oschei* × *karelini*) × *karelini*. Различия между такими гибридами могут быть выявлены лишь с помощью молекулярных маркеров.

Локальное распространение *Ch. karelini* в районе Аскания-Нова, по-видимому, обусловлено тем, что на Украине этот вид приурочен только к типчаково-ковыльным степям. Такой тип степи сохранился лишь на территории заповедника Аскания-Нова. Мы предполагаем, что 200–300 лет назад этот вид был широко распространен на территории Украины, которая во многом представляла собой степной регион наподобие существующего ныне заповедного степного участка Аскания-Нова. По мере распространения земледелия и активной распашки земель *Ch. karelini* вытеснялся двумя другими видами, *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, которые, скорее всего, продвигались на север из Балканских рефугиумов и, по-видимому, оказались более приспособленными к новым условиям (Vedenina, Helversen, 2009). На данный момент нами обнаружено две популяции *Ch. karelini*, которые мы считаем “чистыми”: популяция на территории Большого Чапельского Пода, описанная ранее (Vedenina, Helversen, 2009), и популяция из точки № 9, расположенная в нескольких десятках метров от этого заповедного участка (рис. 1). Если допустить, что *Ch. karelini* обитает преимущественно на территории Большого Чапельского Пода, площадь которого равна 24 км², то гибридизация этого вида может вести к совер-

шенно иным последствиям, чем гибридизация *Ch. karelini* в Ульяновской и Самарской областях. В последнем случае мы склонны, скорее, предполагать стабильное равновесие без расширения гибридной зоны, наподобие того, как это происходит в гибридной зоне между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* на территории Украины (Vedenina, 2011). В случае *Ch. karelini* из Асканийской степи можно допустить иной сценарий – с разрушением изолирующих барьеров и потерей дифференциации популяцией этого вида. *Ch. karelini*, встречающийся столь локально, гораздо более уязвим, чем тот же вид в своем основном ареале. Любые природные изменения или антропогенное влияние могут оказаться критичными, т.к. они запустят новые механизмы, результат действия которых мы затрудняемся предсказать.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор очень признателен Л.С. Шестакову, А.К. Панютину, Н.К. Кулыгиной и А.А. Веденину за помощь в сборе материала. Кроме того, автор благодарен Л.С. Шестакову за участие в экспериментальной работе при записи сигналов. Работа не была бы проведена без помощи директора заповедника “Аскания-Нова” В.С. Гавриленко и сотрудников заповедника В.П. Думенко и А.Ф. Рубцова.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07-04-01698, 13-04-00376).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Буенко Г.Я., Мищенко Л.Л., 1951. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран // Опр. по фауне СССР. М.-Л.: Изд-во Ин-та зоол. АН СССР. Т. 40. Ч. 2. С. 541–542.
- Блинов В.Н., Крюков А.П., 1992. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон // Доклады Академии Наук. Т. 325. № 5. С. 1085–1087.
- 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.
- Крюков А.П., Гуреев С.П., 1997. Новое во взаимоотношениях европейского и сибирского жуланов (*Lanius collurio*, *L. cristatus*, Aves) в зоне симпатрии // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1193–1201.
- Лавренченко Л.А., 2013. Гбридогенное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность? // Журнал общей биологии. Т. 74. № 4. С. 253–267.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512 с.
- Панов Е.Н., 1993. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: Изд-во МГУ. Т. 30. С. 53–96.
- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E. et al., 2010. Hybridization and speciation // Journal of Evolutionary Biology. V. 26. P. 229–246.

- Barton N.H., Hewitt G.M., 1985. Analysis of hybrid zones // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 16. P. 113–148.
- Barton N.H., Hewitt G.M., 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones // Nature. V. 341. P. 497–503.
- Bailey R.I., Thomas C.D., Butlin R.K., 2004. Premating barriers to gene exchange and their implications for the structure of a mosaic hybrid zone between *Chorthippus brunneus* and *C. jacobsi* (Orthoptera: Acrididae) // Journal of Evolutionary Biology. V. 17. P. 108–119.
- Gow J.L., Peichel C.L., Taylor E.B., 2006. Contrasting hybridization rates between sympatric three-spined sticklebacks highlight the fragility of reproductive barriers between evolutionarily young species // Molecular Ecology. V. 15. P. 739–752.
- Harrison R.G., 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone // Heredity. V. 56. P. 337–349.
- Harrison R.G., 1990. Hybrid zones: windows on the evolutionary process // Oxford Surv. Evol. Biol. V. 7. P. 69–128.
- Hedwig B., 2000. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements // Journal of Neuroscience Methods. V. 100. P. 165–171.
- Helversen O. von, 1986. Courtship song and taxonomy of grasshoppers in the *Chorthippus albomarginatus*-Group (Orthoptera: Acrididae) // Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik. V. 113. P. 319–342.
- 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.
- Jiggins C.D., McMillan W.O., King P., Mallet J., 1997. The maintenance of species differences across a *Heliconius* hybrid zone // Heredity. V. 79. P. 495–505.
- Kirckpatrick M., Ryan M.J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek // Nature. V. 350. P. 33–38.
- 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.
- Mallet J., 2007. Hybrid speciation // Nature. V. 446. P. 279–283.
- Nosil P., Harmon L.J., Seehausen O., 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. P. 145–156.
- Rolan-Alvarez E., Johannesson K., Erlandsson J., 1997. The maintenance of a cline in the marine snail *Littorina saxatilis*: The role of home site advantage and hybrid fitness // Evolution. V. 51. P. 1838–1847.
- Servedio M.R., Noor M.A.F., 2003. The role of reinforcement in speciation: theory and data // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 302. P. 339–364.
- Templeton A.R., 1981. Mechanisms of speciation – a population genetic approach // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 12. P. 23–48.
- Vedenina V.Yu., Helversen O. von, 2003. Complex courtship in a bimodal grasshopper hybrid zone // Behavioural 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., 2011. Variation in complex courtship traits across a hybrid zone between grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus* group // Biological Journal of the Linnean Society. V. 102. P. 275–291.
- 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.
- Via S., 2009. Natural selection in action during speciation // Proceedings of the National Academy of Science of the USA. V. 16. P. R872–R873.
- Wu C.-I., 2001. The genic view of the process of speciation // Journal of Evolutionary Biology. V. 14. P. 851–865.

COURTSHIP SONG ANALYSIS IN TWO HYBRID ZONES BETWEEN SIBLING SPECIES OF THE *CHORTHIPPUS* *ALBOMARGINATUS* GROUP (ORTHOPTERA, GOMPHOCERINAE)

V. Yu. Vedenina

Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Moscow 127994, Russia

e-mail: vedenin@iitp.ru

Two new hybrid zones between sibling species of the *Chorthippus albomarginatus* group were described on the basis of the courtship song analysis. Not only sound but also underlying stridulatory movements of hind legs were analyzed, which allowed classifying temporal parameters and conducting comparative analysis more reliably. One hybrid zone, between *Ch. albomarginatus* and *Ch. karelini*, was found in Ul'yanovsk and Samara regions of Russia. Another hybrid zone was found in Kherson region of Ukraine, around the reserved steppe Askaniya-Nova, presumably between *Ch. karelini* and *Ch. oschei*. A comparison of the natural and laboratory hybrids allowed suggesting the structure and fate of the hybrid zones.

Keywords: grasshoppers, stridulation, courtship songs, hybridization, reproductive isolation.