

УДК 595.727:591.58

СТАБИЛЬНЫЕ И ИЗМЕНЧИВЫЕ ПАРАМЕТРЫ В СИГНАЛАХ УХАЖИВАНИЯ САРАНЧОВЫХ ПОДСЕМЕЙСТВА GOMPHOCERINAE (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

© 2013 г. В. Ю. Веденина, Л. С. Шестаков

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

e-mail: vedenin@iitp.ru; zicrona@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.11.2012 г.

Описаны сигналы ухаживания семи видов саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) из разных географических точек России, Украины и Греции. Проведен анализ не только звуков, но и стридуляционных движений задних ног и демонстрационных движений, сопровождающих ухаживание. Сравнение степени изменчивости различных параметров сигнала ухаживания показало, что наиболее стабильными параметрами являются период повторения серий и пульсов в серии. Обсуждается возможная роль стабильных и изменчивых параметров сигнала ухаживания саранчовых.

Ключевые слова: саранчовые, стридуляция, поведение ухаживания, половой отбор.

DOI: 10.7868/S0044513413070143

У саранчовых подсемейства Gomphocerinae звуковая коммуникация служит основным средством поиска особей противоположного пола. Многочисленные поведенческие и электрофизиологические исследования, проведенные за последние три десятилетия, показали, что для распознавания конспецифических сигналов разные виды Gomphocerinae используют преимущественно амплитудно-временные параметры сигнала, такие как длительность звуковых посылок, частота и длительность пульсов в посылке, огибающая серии (соотношение интенсивности разных пульсов) и т.д. (Жантиев, 1981; Helversen, Helversen, 1983, 1994; Ronacher, Stumpner, 1988; Веденина, Жантиев, 1990; Stumpner et al., 1991; Stumpner, Helversen, 1994; Balakrishnan et al., 2001). Призывный сигнал, издаваемый одиночным самцом для привлечения самки, должен обладать высокой помехоустойчивостью, т.е. содержать набор признаков, которые надежно детектируются на фоне шума и сигналов других видов прямокрылых. Было показано, что симпатрические виды саранчовых делят между собой так называемые акустические ниши: призывный сигнал каждого вида характеризуется комплексом акустических параметров, диапазоны варибельности которого не перекрываются у одновременно поющих видов (Бухвалова, Жантиев, 1993; Bukhvalova, 2006; Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Показано, что наиболее стабильными признаками призывного сигнала являются период повто-

рения серии и ее огибающая, а также общая схема структуры сигнала.

Перед особями противоположного пола стоит задача не только распознать конспецифическую особь, но и оценить ее «качество» (Andersson, 1994). Проблема выбора лучшего партнера у саранчовых более остро встает перед самками, поскольку самцов, готовых копулировать в данный момент, в популяции оказывается больше, чем рецептивных самок (Kriegbaum, 1989; Helversen, Helversen, 1994). Относительная стабильность и малая внутривидовая изменчивость призывных сигналов прямокрылых дает 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 (Жантиев, 1981). Иная ситуация складывается, когда самец оказывается непосредственно рядом с самкой и начинает издавать сигнал ухаживания. У разных видов Gomphocerinae ухаживание может включать в себя не только акустические, но и вибрационные, зрительные, химические и механические сигналы. Одни параметры такого полимодального сигнала могут быть более стабильными и использоваться для распознавания особи своего вида, тогда как другие, отличающиеся большей варибельностью, могут служить для оценки качества полового партнера (Веденина, 2005).

В условиях высокой плотности популяции, которая нередко встречается у саранчовых, особи

противоположного пола могут случайно оказаться рядом друг с другом (Kriegbaum, 1989; Kriegbaum, Helversen, 1992). Когда самец оказывается рядом с самкой, он ощупывает ее антеннами и в случае, если особь оказывается конспецифической, начинает ухаживать, не издавая призывного сигнала. Таким образом, вопрос о том, какие параметры сигнала ухаживания более стабильны и поэтому служат для распознавания конспецифического самца, а какие — более изменчивы и поэтому могут служить для оценки индивидуальных качеств, становится особенно актуальным. Между тем, исследования изменчивости сигналов ухаживания Gomphocerinae практически не проводили. В работах Савицкого (Савицкий, 2000, 2002, 2005; Савицкий, Лекарев, 2007) подробно описаны сигналы ухаживания разных видов саранчовых и измерены их характеристики, но не проведена количественная оценка их степени изменчивости.

В последние два-три десятилетия призывные сигналы стали активно использоваться в таксономических целях, причем особое внимание отводилось наиболее стабильным параметрам, таким как период повторения и огибающая серии (см. например, Бухвалова, 1993; Vedenina, Bukhvalova, 2001; Tishechkin, 2008; Willemse et al., 2009). Мы считаем, что стабильные параметры сигналов ухаживания могут в такой же степени использоваться в систематике саранчовых. Эта проблема особенно актуальна при работе с группами видов, издающих сходные призывные сигналы, но сильно различающиеся сигналы ухаживания, как у видов из рода *Stenobothrus* (Elsner, Wasser, 1995; Berger, 2008) и группы *Chorthippus albomarginatus* (Vedenina, Helversen, 2003, 2009).

В данной работе мы приводим новые данные по степени изменчивости сигналов ухаживания у семи видов саранчовых, записанных из разных географических точек России, Украины и Греции. Мы анализировали не только звуки, но и стридуляционные движения ног, что дало возможность более надежно классифицировать и измерять амплитудно-временные параметры сигналов. Известно, что у большинства видов саранчовых в процессе стридуляции задние ноги движутся с определенным фазовым сдвигом, который может меняться со временем; кроме того, сам паттерн движения ног может быть различным (Elsner, 1974). В результате фазового сдвига может исчезать расчлененность серий на пульсы, и границы между сериями могут смазываться. В данной работе мы также анализировали демонстрационные движения самцов в процессе ухаживания, которые могли быть дополнительными зрительными сигналами для самки. Мы также сравнивали степень изменчивости различных параметров сигнала ухаживания с изменчивостью наиболее ста-

бильного параметра призывного сигнала — периода повторения серий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящей работы собран в различных географических точках России, Украины и Греции в период с 2004 по 2012 гг. (табл. 1). Пойманных саранчовых содержали в садках размером 60 × 40 × 30 см. Запись сигналов проводили в лаборатории при температуре 30–35°C. Для записи сигналов ухаживания самца помещали рядом с самкой. Для записи стридуляционных движений ног использовали оптико-электронную установку, собранную в лаборатории по методике, разработанной немецкими авторами (Helversen, 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 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, Syntrillium). В каждом сигнале при возможности проводили по десять измерений каждого параметра. Для статистического анализа сигналов использовали программы Excel и Statistica. Кроме того, поведение ухаживания записывали на видеокамеру Sony DCR-TRV 355E; видеозаписи анализировали с помощью программ Adobe Premiere и Virtual Dub.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При описании амплитудно-временных параметров сигналов саранчовых использовали терминологию, принятую рядом авторов (Жантiev, 1981; Савицкий, 2000, 2002, 2005; Berger, 2008; Vedenina, Helversen, 2009; Vedenina, Mague, 2011). При однократном смещении заднего бедра в одном направлении генерируется пульс; при полном цикле движения бедра вверх-вниз производится серия, которая может состоять из группы пульсов; серии группируются во фразы. Одна фраза может содержать как последовательность одинаковых серий, так и последовательность серий разных типов; в последнем случае для обо-

Таблица 1. Исследованные виды, место сбора и число изученных самцов

Вид	Место сбора	Число записанных самцов (сигналов)
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (Thunberg 1815)	Украина, Николаевская обл., 20 км юго-восточнее г. Первомайск. 47°58.2' с.ш., 31°05.8' в.д.	1 (4)
	Россия, Костромская обл., 30 км юго-западнее г. Мантурово. 58°08.17' с.ш., 44°19.2' в.д.	4 (9)
	Украина, Черкасская обл., 17 км южнее г. Канев. 49°35.6' с.ш., Е31°29.5' в.д.	1 (3)
<i>Myrmeleotettix antennatus</i> (Fieber 1853)	Украина, Херсонская обл., Кинбургская коса. 46°25' с.ш., 32°02,3' в.д.	2 (5)
	Россия, Саратовская обл., 29 км юго-западнее г. Красный Кут. 50°43.4' с.ш., 46°46.2' в.д.	2 (9)
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer 1796)	Россия, Саратов. 51°34' с.ш., 45°54' в.д.	2 (7)
	Украина, Хмельницкая обл., 28 км севернее г. Каменец-Подольский. 48°55.3' с.ш., 26°28.3' в.д.	2 (7)
	Греция, Ипирос, Йоаннина, окрестности Метсовон. 39°49' с.ш., 21°08' в.д.	2 (5)
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer 1840)	Украина, Николаевская обл., 20 км юго-восточнее г. Первомайск. 47°58,2' с.ш., 31°05,8' в.д.	2 (10)
	Россия, Саратов. 51°32,4' с.ш., 45°59' в.д.	4 (14)
	Украина, Винницкая обл., 16 км северо-западнее г. Могилев-Подольский. 48°30.7' с.ш., 27°38' в.д.	2 (3)
	Россия, Оренбургская обл., 58 км юго-восточнее г. Сорочинск. 52°01.4' с.ш., 53°42' в.д.	1 (3)
<i>Stenobothrus fischeri</i> (Eversmann 1848)	Россия, Саратов. 51°34' с.ш., 45°54' в.д.	1 (7)
	Греция, Ипирос, Йоаннина, окрестности Метсовон. 39°49' с.ш., 21°08' в.д.	1 (6)
	Греция, Ипирос, Йоаннина, горы Тимфи, 5 км СЗ Монодендрион. 39°54' с.ш., 20°43' в.д.	1 (1)
	Греция, Македония, Драма, горы Фалакрон. 41°17' с.ш., 24°03' в.д.	2 (5)
<i>Gomphocerippus rufus</i> (Linnaeus 1758)	Украина, Полтавская обл., 9 км севернее с. Шишаки. 49°56.7' с.ш., 34°00.6' в.д.	4 (7)
	Россия, Самарская обл., 29 км западнее г. Тольятти. 53°30.5' с.ш., 49°56.9' в.д.	3 (8)
<i>Chorthippus biguttulus</i> (Linnaeus 1758)	Россия, Калининградская обл., окрестности г. Светлогорск. 54°56.1' с.ш., 20°08.5' в.д.	2 (10)
	Россия, Костромская обл., 30 км юго-западнее г. Мантурово. 58°08.2' с.ш., 44°19.2' в.д.	3 (14)
	Россия, Самарская обл., 29 км западнее г. Тольятти. 53°30.5' с.ш., 49°56.9' в.д.	3 (9)
	Россия, Оренбургская обл., 58 км юго-восточнее г. Сорочинск. 52°01.4' с.ш., 53°42' в.д.	3 (3)
	Россия, Окрест. г. Оренбург, поляны вдоль р. Урал. 51°44.4' с.ш., 55°20.7' в.д.	1 (2)

значения последовательности серий одного типа мы используем термин “элемент”.

Ниже мы описываем сигналы ухаживания в порядке увеличения числа звуковых элементов, поэтому последовательность представления видов не соответствует принятому в таксономической литературе.

Chorthippus biguttulus

Сигнал ухаживания *Ch. biguttulus* мало отличается от призывного сигнала (см., например, Бухвалова, 1993; Helvesen, Helvesen, 1994; Ragge, Reynolds, 1998). Основной элемент (А) практически неотличим от призывного сигнала. Он представляет собой звуковые посылки длительностью

Таблица 2. Параметры сигнала ухаживания *Chorthippus biguttulus*

Параметр сигнала	Калининград- ская обл.	Костром- ская обл.	Самарская обл.	Оренбургская обл.	Окрест. Оренбурга
Период повторения элемента А (с)	2.9	1.9	4.08	—	3.5
	1.4–4	0.81–3.7	3.6–4.5		2.5–4.9
	0.34	0.48	0.10		0.24
Длительность элемента А (с)	2.04	1.47	2.24	—	2.08
	0.665–3.64	0.489–2.75	1.65–2.85		1.20–4.04
	0.53	0.46	0.22		0.52
Период повторения серий элемента А (с)	0.057	0.067	0.060	—	0.058
	0.052–0.07	0.055–0.148	0.042–0.093		0.041–0.091
	0.04	0.20	0.13		0.27
Интервал между элементами А и В (с)	2.94	1.5	2.15	—	—
	1.7–3.5	1.19–2.72	1.89–2.36		
	0.24	0.31	0.09		
Длительность элемента В (с)	0.845	1.02	0.834	—	—
	0.585–2.3	0.56–2.24	0.55–1.45		
	0.53	0.53	0.34		
Период повторения серий элемента В (с)	0.066	0.070	0.058	—	—
	0.051–0.073	0.038–0.09	0.039–0.08		
	0.06	0.16	0.14		
Период повторения серий призывного сигнала (с)	—	0.059	—	0.063	—
		0.053–0.071		0.048–0.076	
		0.12		0.12	

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

1.5–2.2 с, повторяющиеся с периодом 1.9–4.1 с (табл. 2). Амплитуда серий в элементе А постепенно увеличивается, достигая своего максимума примерно во второй трети элемента (рис. 1). В каждой серии элемента А можно выделить один высокоамплитудный пульс и несколько пульсов с меньшей амплитудой (рис. 1ж, 1з). Высокоамплитудный пульс генерируется в результате почти одновременного опускания ног, но последующие два-три движения ног вверх-вниз происходят со сдвигом фаз. Поэтому часто в серии можно отчетливо выявить только высокоамплитудный пульс (рис. 1ж). После элемента А с интервалом в 1.5–3 с может следовать существенно более тихий элемент В, который присутствует не у всех самцов и не во всех сигналах (рис. 1в). При генерации элемента В ноги поднимаются почти вертикально (рис. 1а, 1б), но паттерн серий сходен с таковым элемента А.

Наиболее стабильными параметрами сигнала ухаживания является период повторения серий в обоих элементах, хотя коэффициент вариации этих параметров выше, чем таковой для периода повторения серий призывного сигнала (табл. 2). Период повторения и длительность элемента А и

длительность элемента В оказались наиболее изменчивыми параметрами.

Gomphocerippus rufus

Ухаживание *G. rufus* начинается с движений головы и ротовых щупиков из стороны в сторону и низкоамплитудных нерегулярных движений ног, генерирующих очень тихий сигнал (рис. 2). Потом следует резкий взмах антеннами и задними ногами; при взмахе ногами издается одиночный высокоамплитудный пульс (рис. 2в). Самец может издавать несколько таких пульсов с периодом около 1 с, после чего следует фраза с постепенно нарастающей амплитудой серий, которая принципиально не отличается от призывного сигнала (Веденина, Жантеев, 1990; Ragge, Reynolds, 1998). Различия состоят лишь в том, что при издавании сигнала ухаживания стридуляция сопровождается медленными движениями антенн. Каждая серия фразы начинается с синхронного движения ног вверх-вниз, в результате чего генерируется более или менее отчетливый пульс. Однако последующие четыре-пять взмахов происходят с увеличивающимся фазовым сдвигом, так как ноги делают разное число взмахов (рис. 2е, 2ж). В

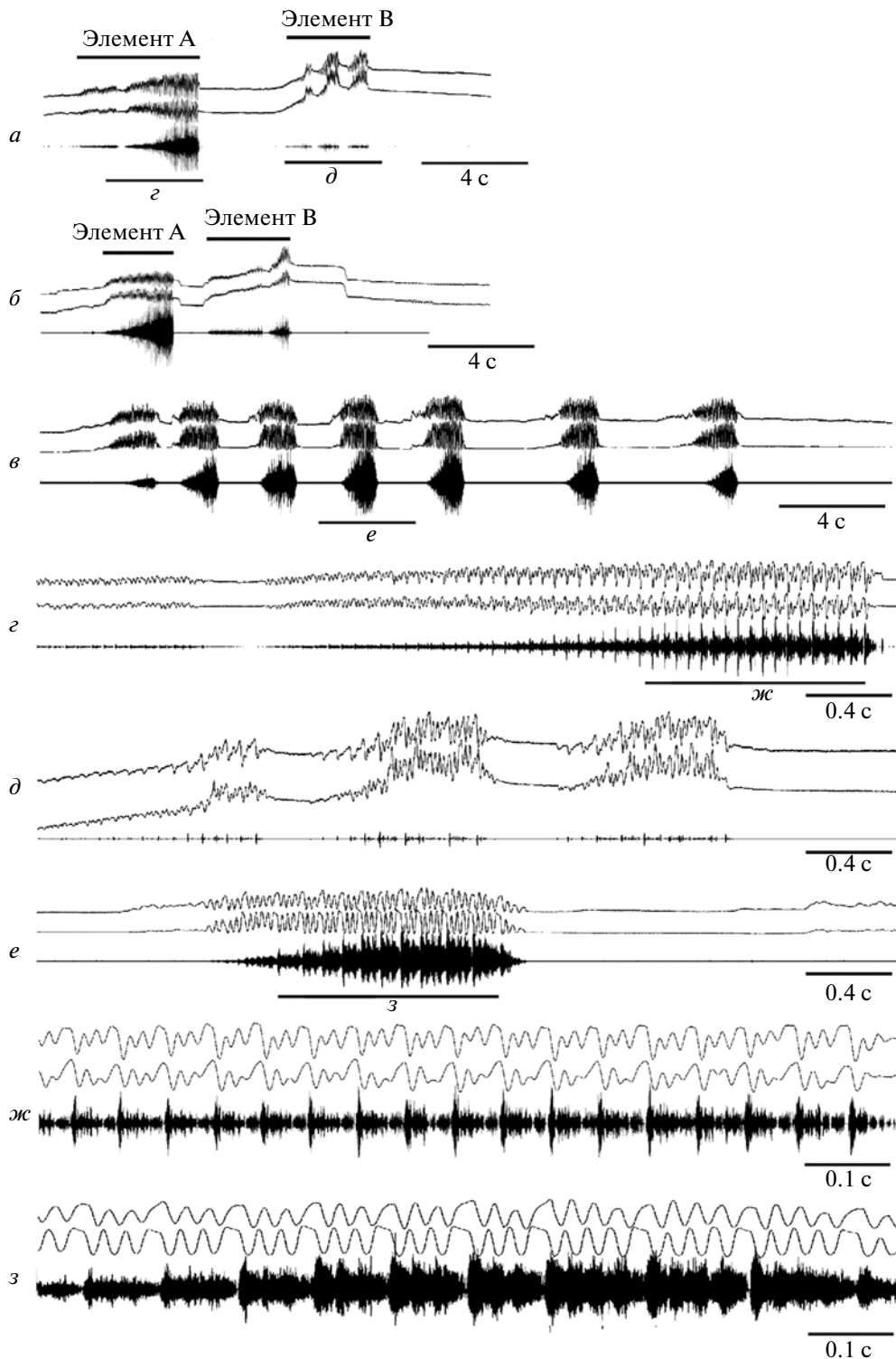


Рис. 1. Осциллограммы сигналов ухаживания *Chorthippus biguttulus* из Калининградской обл. (а), Костромской обл. (б) и окрестностей Оренбурга (в). На (а, б) представлены элементы А и В, на (в) — только элемент повторяющийся А. Фрагменты осциллограмм (а) и (в) представлены на (г—з) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног.

результате генерируется шумоподобный звук, в котором отдельные пульсы неразличимы. Огибающая серии изменчива. Например, на осцилло-

грамме звукового сигнала некоторых самцов можно выделить высокоамплитудный пульс не только в начале серии, но и в конце (рис. 2ж).

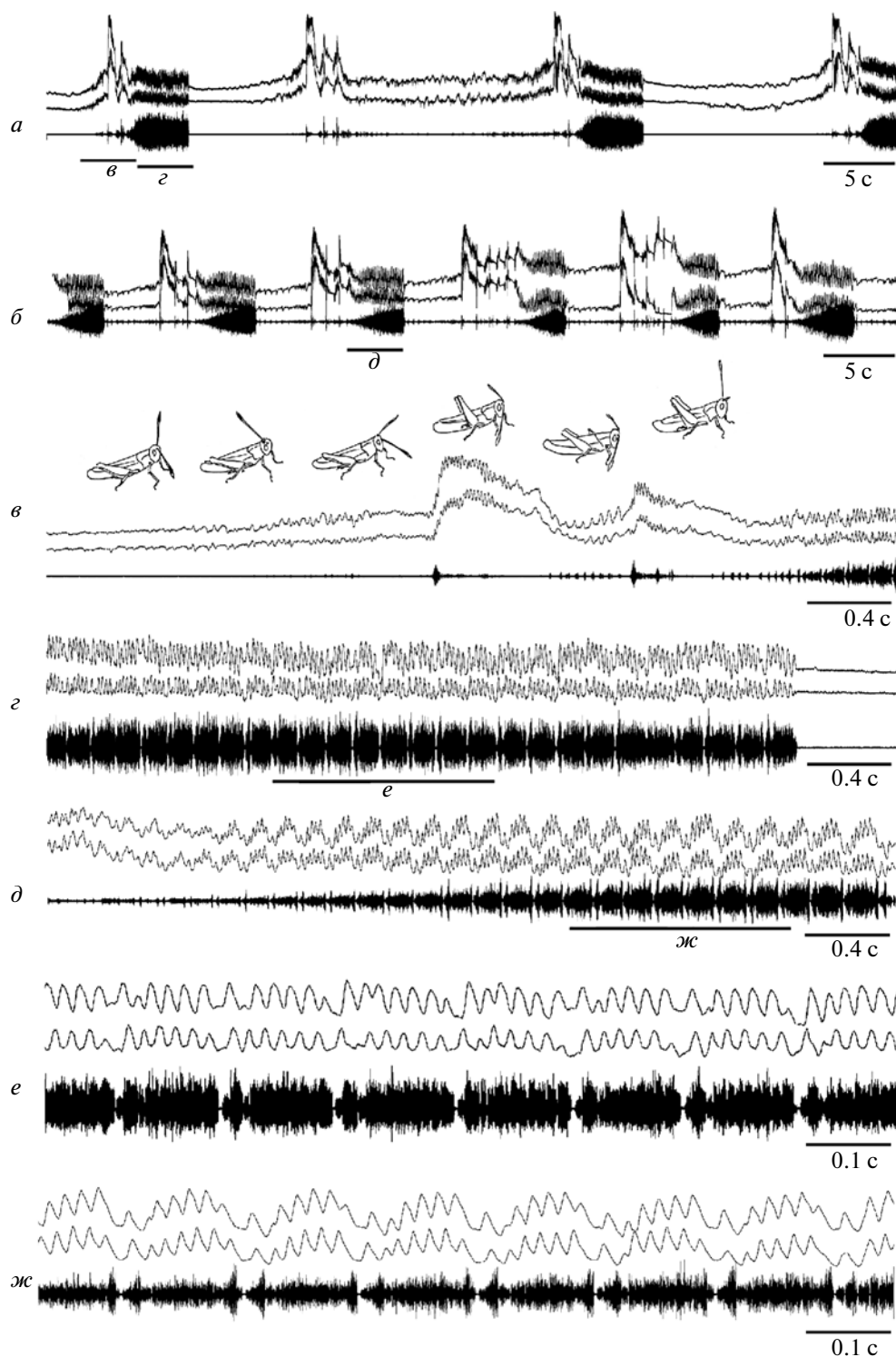


Рис. 2. Осциллограммы сигналов ухаживания *Gomphocerippus rufus* из Полтавской обл. (а) и Самарской обл. (б). Фрагменты осциллограмм (а) и (б) представлены на (в–ж) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. Рисунки демонстрируют положение задних ног и антенн в разные моменты ухаживания для фрагмента (в).

Самым стабильным параметром сигнала ухаживания является период повторения серий (табл. 3). Остальные параметры, такие как период

повторения и длительность фразы, а также период повторения и число демонстрационных взмахов ног варьируют сильнее.

Stenobothrus lineatus

Ухаживание *S. lineatus* начинается с низкоамплитудных движений то одной, то другой ноги, в результате чего генерируются низкоамплитудные пульсы (элемент А, рис. 3а, 3б). Постепенно ноги начинают двигаться синхронно, однако временные параметры звука не меняются. Самец может издавать элемент А достаточно долго, десятки минут. Внезапно он переходит к генерации следующего элемента В, который очень похож на призывный сигнал (Веденина, Жантеев, 1990; Ragge, Reynolds, 1998). Ноги начинают двигаться очень медленно (0.7–0.8 мс), с постепенно нарастающей амплитудой. Движение ног, в отличие от элемента А, всегда происходит с небольшим фазовым сдвигом (рис. 3з). Иногда, когда самец начинает опускать ноги, он делает ими резкий короткий взмах и одновременно взмахивает антеннами. Такие демонстрационные движения самец производит несколько раз в процессе генерации элемента В. Этот элемент резко переходит в элемент С: амплитуда движений сильно сокращается и частота движений повышается (рис. 3д). Этот элемент продолжается 10–15 с, после чего опять следует элемент В. Чередование этих двух элементов может продолжаться достаточно долго.

Период повторения серий в элементе В оказался самым стабильным параметром, сравнимым по стабильности с периодом повторения серий призывного сигнала (табл. 4). Период повторения серий двух других элементов более изменчив, равно как и более высокая изменчивость характерна для длительности элементов В и С и числа демонстрационных взмахов антеннами.

Myrmeleotettix antennatus

Сигнал ухаживания *M. antennatus* начинается с низкоамплитудных движений ног с частотой 4–6 в секунду. В результате генерируются короткие пульсы, которые мы обозначаем как элемент А (рис. 4а, 4б). Этот элемент часто имеет очень большую продолжительность (до нескольких минут), поэтому нам редко удавалось записать его целиком. Далее следует основная фраза, в которой мы различаем два элемента, В и С. Элемент В похож на первую часть призывного сигнала, элемент С – на его вторую часть (Савицкий, 2005). В сигнале ухаживания иногда эти элементы чередуются два–три раза. Элемент В издается в результате простых движений ног, работающих с небольшим фазовым сдвигом (рис. 4в–4е). В начале элемента в сериях можно различить отдельные пульсы, но потом они исчезают, и даже границы шумоподобных серий оказываются трудно различимы. Завершая элемент В, самец отводит антенны назад и делает ими характерный взмах (Berger, Gottsberger, 2010). Элемент С всегда издается одной ногой, производящей низкоамплитудные

Таблица 3. Параметры сигнала ухаживания *Gomphocerippus rufus*

Параметр сигнала	Украина	Россия
Период повторения фразы (с)	16.99	9.39
	9.2–32	5.46–11.1
Длительность фразы (с)	0.47	0.13
	3.39	3.05
	2.6–4.55	1.97–4.11
Период повторения серий (с)	0.18	0.20
	0.136	0.136
Период повторения демонстрационных взмахов ног (с)	0.116–0.185	0.135–0.156
	0.13	0.05
	0.930	1.098
Число демонстрационных взмахов ног во фразе	0.343–1.535	0.765–2.972
	0.27	0.31
	2.60	2.62
	1.0–4.0	1.0–4.0
	0.26	0.31

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

вибрации с частотой 60–70 в секунду, причем ноги меняются ролями в следующем элементе С (рис. 4в, 4д, 4е). При движении ноги в каждом направлении генерируется пульс; интервалы между пульсами хорошо видны на осциллограмме. В конце фразы, которая всегда заканчивается элементом С, частота вибраций ноги часто снижается, причем не постепенно, а резко. Это дало основание разделить элемент С на элементы С1 и С2 (рис. 4в).

Период повторения серий в элементе В и двояных пульсов в элементе С оказались самыми стабильными параметрами в сигнале ухаживания *M. antennatus* (табл. 5). Остальные параметры были гораздо более изменчивы.

Myrmeleotettix maculatus

Сигнал ухаживания *M. maculatus* начинается с чередования серий, напоминающих серии призывного сигнала (Bukhvalova, Vedenina, 1998; Савицкий, 2005; Vedenina, Mugue, 2011). Мы обозначаем его как элемент А. Но в отличие от призывного сигнала, серии элемента А тихие и, как правило, чередуются с короткими одиночными или двойными пульсами (рис. 5з, 5д). Следующий элемент (В) начинается относительно резко с сильного взмаха задних ног и сопровождается характерным взмахом антенн. После этого следуют высокоамплитудные серии, в каждой из которых можно выделить две части. В начале серии (элемент В1) ноги, работая в противофазе, вибрируют чаще и с более высокой амплитудой, тогда как во второй части серии (элемент В2) ноги производят

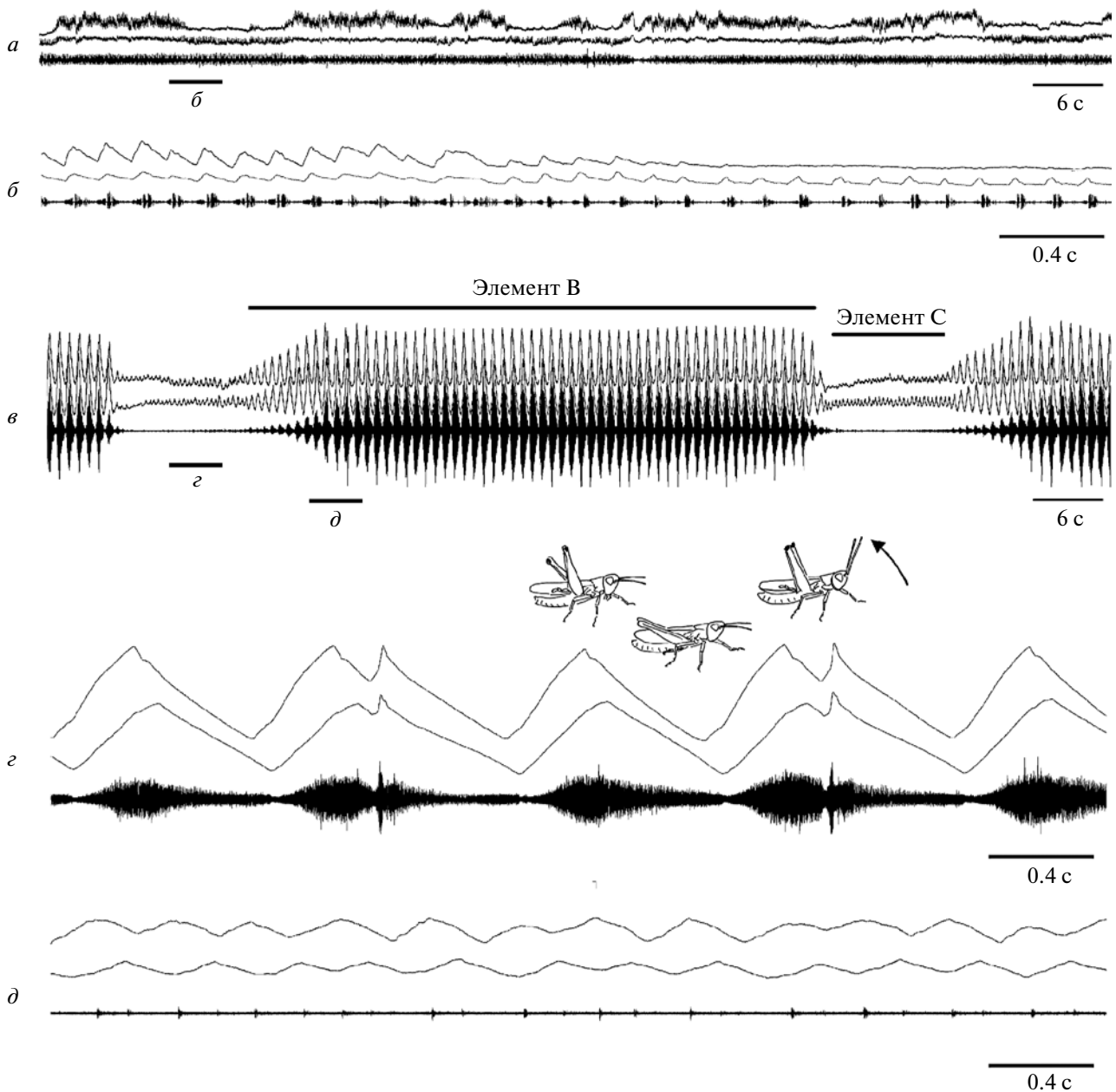


Рис. 3. Осциллограммы сигнала ухаживания *Stenobothrus lineatus* из Саратова. На (а, б) показан элемент А, на (в–д) – элементы В и С. Фрагменты осциллограмм (а) и (в) представлены на (б) и (г, д) соответственно, при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. Рисунки демонстрируют положение задних ног и антенн в разные моменты ухаживания для фрагмента (д).

более редкие и низкоамплитудные движения (рис. 5е, 5з). В результате в начале серии генерируется шумоподобный звук, тогда как во второй части серии на осциллограмме различимы двоянные пульсы. Огибающая серий может варьировать (рис. 5е, 5з). Постепенно эти серии трансформируются опять в серии типа А. Третий элемент ухаживания, С, начинается так же резко, как и элемент В, с характерного взмаха ног и антенн,

после чего следуют более тихие и частые серии, отличные от серий элемента В (рис. 5ж). При этом самец производит низкоамплитудные вибрации всем телом и поворачивает голову вправо-влево. После этого весь цикл повторяется.

Самыми стабильными из исследованных параметров сигнала ухаживания *M. maculatus* оказались период повторения серий во всех трех элементах, а также период повторения движений ног

Таблица 4. Параметры сигнала ухаживания *Stenobothrus lineatus*

Параметр сигнала	Саратов	Саратовская обл.	Украина	Греция
Длительность элемента В (с)	43.3	41.4	34.6	32.5
		33–49.6	17–43.7	25.3–43.8
		0.28	0.21	0.30
Длительность элемента С (с)	15.9	10.2	10.0	–
			8.36–11.8	
			0.11	
Число демонстрационных взмахов ног и антенн в элементе В	2.5	2	1.6	2.7
	2–3		0–3	2–3
	0.28		0.56	0.22
Период повторения серий в элементе А (с)	0.126	–	–	0.119
	0.089–0.15			0.112–0.132
	0.15			0.05
Период повторения серий в элементе В (с)	0.759	0.827	0.751	0.824
	0.733–0.794	0.818–0.841	0.654–0.835	0.8–0.951
	0.02	0.01	0.07	0.03
Период повторения серий в элементе С (с)	0.333	0.354	0.394	0.225
	0.256–0.376	0.305–0.395	0.278–0.625	0.132–0.341
	0.13	0.09	0.19	0.33
Период повторения серий призывного сигнала (с)	0.793	–	–	0.996
	0.779–0.802			0.978–1
	0.01			0.01

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

в элементе В (табл. 6). Их изменчивость сравнима с таковой периода повторения серий призывного сигнала. Для других параметров сигнала показана более высокая изменчивость.

Stenobothrus nigromaculatus

Сигнал ухаживания *S. nigromaculatus* начинается с чередования элементов А и В (рис. 6). Элемент А представляет собой последовательность тихих пульсов, повторяющихся с частотой 6–8 в 1 с; в элементе В, напоминающем призывный сигнал (Vedenina, Bukhvalova, 2001; Vedenina, Mugue, 2011), пульсы следуют с частотой 100–125 в 1 с и постепенно нарастают по амплитуде (рис. 6в). После чередования нескольких элементов А и В следует сложный элемент С. Самец делает резкий взмах ногами, и ноги быстро вибрируют в противофазе, оставаясь в поднятом положении, после чего ноги опускаются, вибрируя уже синхронно с более низкой частотой (рис. 6г). После этого следует элемент, похожий на элемент В, но мы его обозначаем как элемент С1. После него ноги опять делают резкий взмах, но уже без асинхронной фазы, и в дальнейшем работают синхронно (рис. 6д). В результате серии частых пульсов (элемент С1) чередуются с сериями более редких пульсов (элемент С2) 3–8 раз, и после этого опять следует чередование элементов А и В.

Наиболее стабильными параметрами сигнала ухаживания *S. nigromaculatus* во всех географических точках являются период повторения пульсов в элементе В и период повторения серий и пульсов в элементе С (табл. 7). Их изменчивость сравнима с таковой периода повторения пульсов в призывном сигнале. Остальные измеренные параметры более изменчивы, хотя степень вариабельности различается в разных популяциях.

Stenobothrus fischeri

Сигнал ухаживания *S. fischeri* всегда начинается с последовательности тихих пульсов (элемент А), которые издаются в результате низкоамплитудных движений ног с частотой 3.5–11 в 1 с (рис. 7). Далее следует основная фраза, которая может включать в себя несколько элементов. Элемент В похож на призывный сигнал (Савицкий, Лекарев, 2007; Vedenina, Mugue, 2011) и генерируется в результате относительно простых движений ног с частотой 11–14 в 1 с. Наиболее высокоамплитудные пульсы генерируются в процессе ступенчатого опускания бедер вниз. В сигнале самца из Саратова во второй трети этого элемента структура серий меняется таким образом, что наиболее высокоамплитудные пульсы издаются при подъеме бедер (элемент В2, рис. 7ж). Примечательно, что паттерн движений ног, записанный с помощью

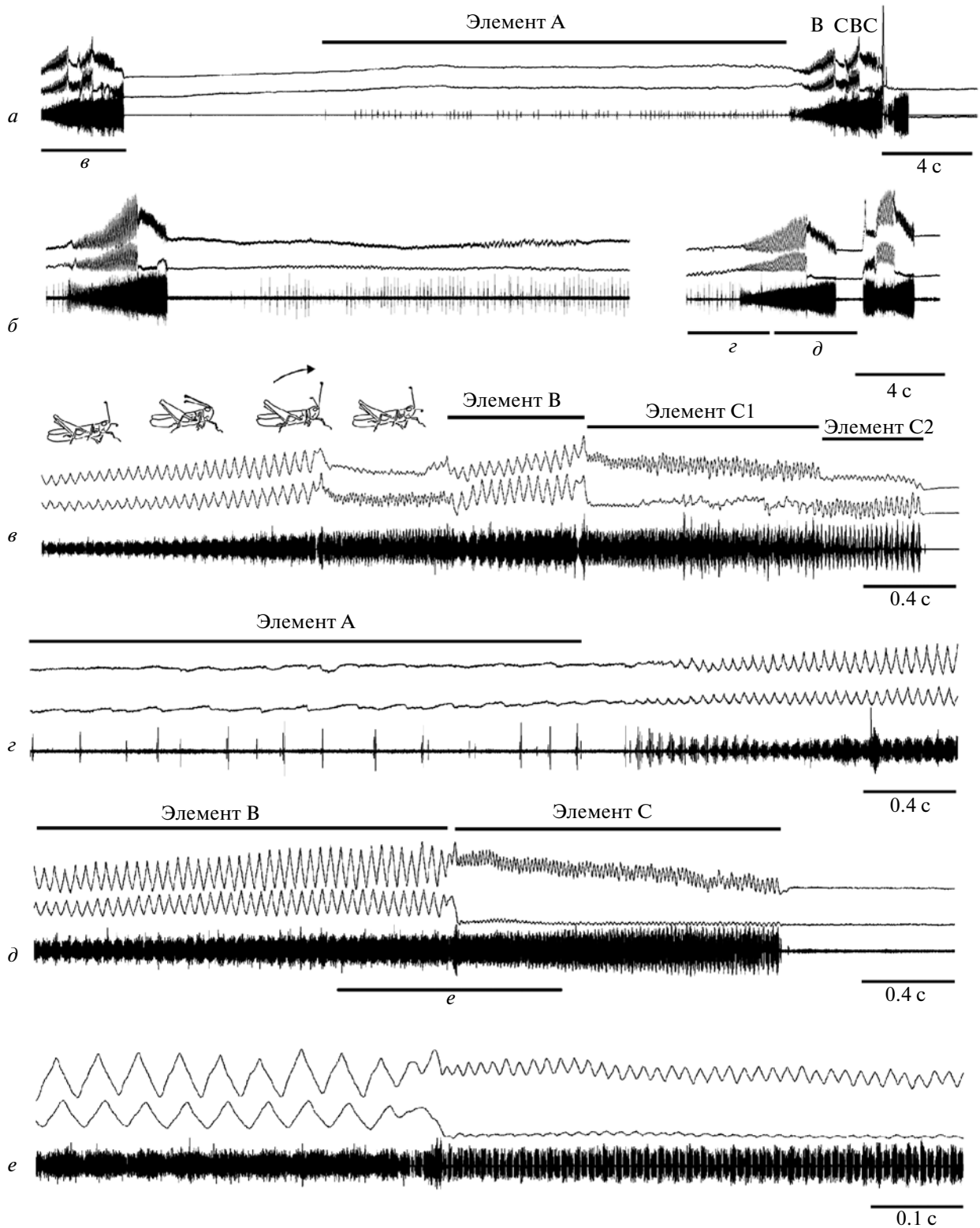


Рис. 4. Осциллограммы сигналов ухаживания *Myrmeleotettix antennatus* из Херсонской обл. (а) и Саратовской обл. (б). Фрагменты осциллограмм (а) и (б) представлены на (в–е) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног, А, В, С – элементы сигнала. Рисунки демонстрируют положение задних ног и антенн в разные моменты ухаживания для фрагмента (в).

оптико-электронной системы, при этом не меняется. Элемент В2 практически отсутствует в сигналах самцов из Греции, лишь в сигнале одного самца в конце элемента В заметны две серии типа В2 (рис. 7в). Элемент С, который, как правило, следует после элемента В, генерируется в результате высокоамплитудных движений ног с частотой 3.8–5 в 1 с и сопровождается быстрыми взмахами голени и движениями тела вправо-влево (рис. 7в, 7е). Серии отчетливых пульсов издаются в основном в процессе ступенчатого опускания бедер. Элемент D, который следует сразу после элемента С, генерируется в результате простых движений ног с частотой 3–9 в 1 с и представляет собой чередование серий из двух–трех пульсов. После этого опять повторяются элемент А и основная фраза. Число элементов основной фразы может варьировать у разных самцов. Например, у двух самцов из Греции отсутствовал элемент В, тогда как самец из Саратова практически не издавал элемента D.

Наиболее изменчивыми параметрами оказались длительность элементов С и D, наиболее стабильными параметрами – период повторения серий в элементах В и С (табл. 8). Изменчивость наиболее стабильных параметров сигнала ухаживания сравнима с изменчивостью призывного сигнала.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение степени изменчивости амплитудно-временных параметров сигналов ухаживания у семи видов саранчовых подсемейства Gomphocerinae показало, что наиболее стабильными параметрами у всех исследованных видов являются период повторения серий и пульсов в серии. Паттерн движения ног при генерации серии также относительно стабилен, хотя огибающая серии подвержена определенной изменчивости. Такие параметры как число серий во фразе, длительность и период повторения фразы или длительность и число разных элементов обладают высокой изменчивостью. Период повторения зрительных сигналов (демонстрационных движений) также варьирует, хотя сам паттерн этих сигналов оказывается достаточно стереотипным. 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 (Бухвалова, Жантеев, 1993; Bukhvalova, 2006; Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Выше было сказано, что в условиях высокой плотности популяции особи противоположного пола могут случайно встретиться друг с другом и самец может, не исполняя призывный сигнал, сразу начать издавать сигнал ухаживания. Таким образом, самка порой должна

Таблица 5. Параметры сигнала ухаживания *Myrmeleotettix antennatus*

Параметр сигнала	Украина	Россия
Длительность основной фразы (с)	4.4	4.9
	1.4–5.5	2.5–6.6
Длительность элемента В (с)	0.30	0.28
	1.3	2.7
Длительность элемента С (с)	0.4–2.6	0.7–3.8
	0.69	0.49
Длительность элемента С (с)	0.972	1.2
	0.5–2.02	0.6–1.6
Период повторения пульсов элемента А (с)	0.41	0.26
	0.239	0.171
Период повторения серий в элементе В (мс)	0.090–0.771	0.096–0.226
	0.60	0.21
Период повторения сдвоенных пульсов в элементе С1 (мс)	41	44
	34–46	39–49
Период повторения сдвоенных пульсов в элементе С2 (мс)	0.05	0.04
	14	16
Период повторения сдвоенных пульсов в элементе С1 (мс)	12–16	14–17
	0.09	0.05
Период повторения сдвоенных пульсов в элементе С2 (мс)	19	20
	14–24	18–21
	0.12	0.07

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

распознавать особь своего вида именно в процессе ухаживания. По этой причине сходство стабильных параметров в разных типах сигналов представляется вполне логичными.

Проведенный нами анализ показал, что 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 (рис. 1). Этот элемент сопровождается высоким подъемом задних ног, что очевидно служит дополнительным зрительным стимулом для самки. Период повторения и число высокоамплитудных взмахов ног при генерации коротких пульсов у *G. rufus* сильно варьирует даже в пределах одного сигнала (рис. 2). У *S. fischeri* длительность элемента С, при издании которого самец взмахивает голени и поворачивается всем телом из стороны в сторону, также сильно варьирует, а сам элемент генерируется не регулярно (рис. 7б). Изменчивость этих параметров свидетельствует о том, что они могут служить для оценки индивидуальных качеств самца. Согласно одной из теорий полового отбора, теории «хороших генов» (Hamilton, Zuk, 1982; Zahavi, 1987), определенный признак может ока-

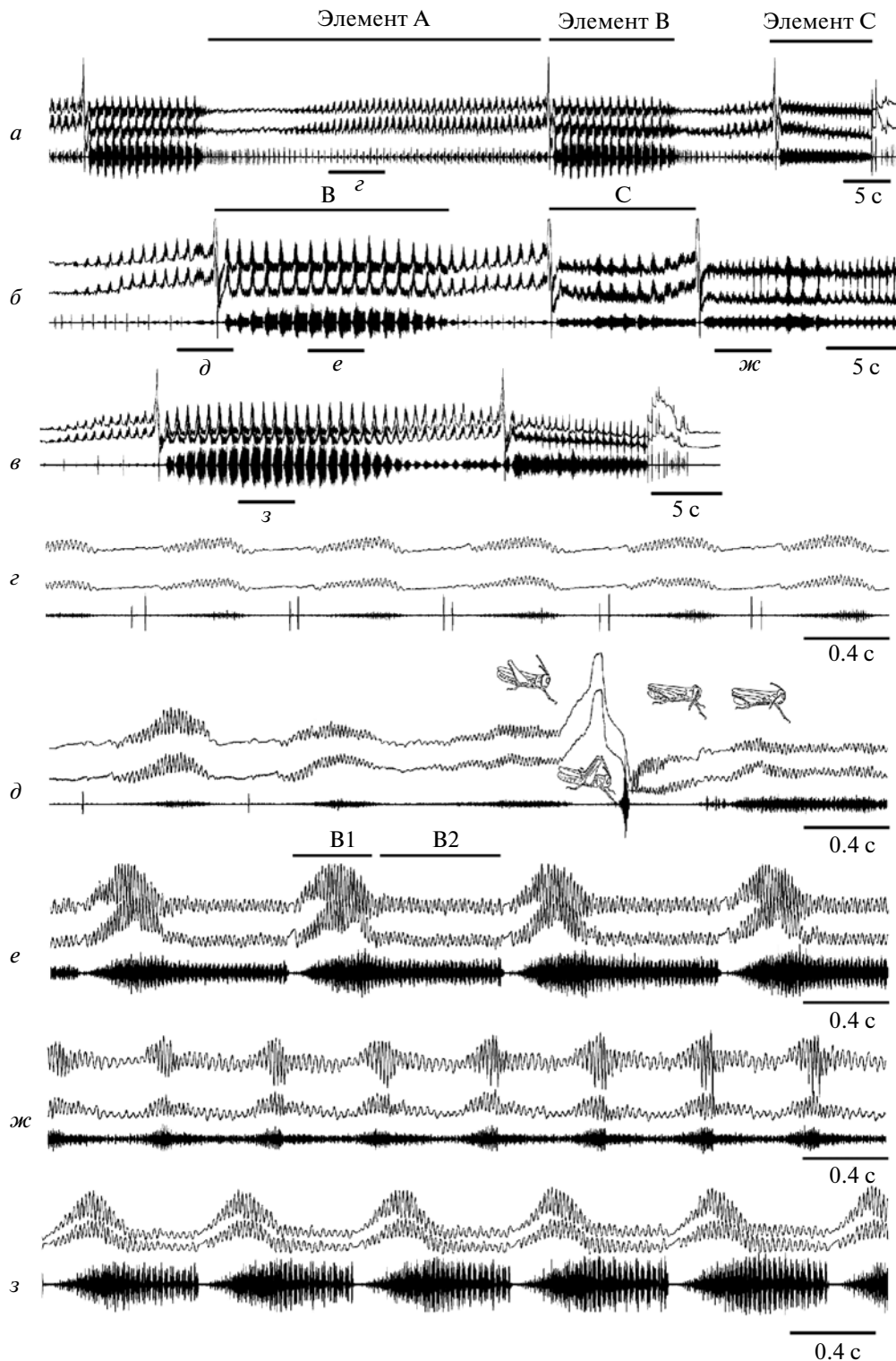


Рис. 5. Осциллограммы сигналов ухаживания *Myrmeleotettix maculatus* из Черкасской обл. (а), Николаевской обл. (б) и Костромской обл. (в). Фрагменты осциллограмм (а–в) представлены на (z–з) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног А, В, С – элементы сигнала. Рисунки на (d) демонстрируют положение задних ног и антенн в определенные моменты ухаживания.

заться привлекательным, потому что он является индикатором качественного самца, несущего хорошие гены. Например, звуковой сигнал, в кото-

ром 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» (Stupmner, 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», а потому может служить индикатором сильного и здорового полового партнера (Vedenina, Helversen, 2003, 2009).

Примечательно, что период повторения высокоамплитудных 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 *S. rubicundus*, *S. eurasius*, *Ch. albomarginatus*) анализ сигналов ухаживания даже необходим (Elsner, Wasser, 1995; Berger, 2008; Vedenina, Helversen, 2009). Кроме того, поскольку сигнал ухаживания находится под более сильным действием полового отбора, чем призывный сигнал (Веденина, 2005), можно ожидать, что в процессе видообразования дивергенция начинается именно с сигнала ухаживания. Поэтому мы предполагаем, что межпопуляционные различия выражены больше в сигналах ухаживания, чем в призывных сигналах. Однако это утверждение требует дальнейших исследований.

Мы также хотим подчеркнуть значение технических характеристик акустической аппаратуры при анализе сигналов ухаживания. Несмотря на то, что частотные спектры акустических сигналов саранчовых являются широкополосными, значительная часть спектра заходит в область ультразвука (Веденина, Жантеев, 1990; Meyer, Elsner, 1996), которая не воспринимается бытовой аппаратурой. Более того, в сигнале ухаживания разные элементы могут иметь максимумы в разном частотном диапазоне (Vedenina et al., 2007; Ostrowski et al., 2009). При верхней границе воспринимаемых частот 12.5 кГц (характерной для старых моделей портативных магнитофонов и бытовых микрофонов) и даже 22 кГц (характерной для новых моделей) соотношение амплитуд разных элементов сигнала может искажаться. Например, если максимум лежит в диапазоне 25–30 кГц (Meyer, Elsner, 1996; Vedenina et al., 2007; Ostrowski et al., 2009), амплитуда этого элемента на осциллограмме будет относительно низкой. Например, если мы сравним наши записи сигнала ухаживания *M. antennatus* (рис. 4) с аналогичными записями, представленными в работе Савицкого (2005), то бросается в глаза разница в относительной амплитуде элементов В и С. В записях Савицкого

Таблица 6. Параметры сигнала ухаживания *Myrmeleotettix maculatus*

Параметр сигнала	Николаевская обл.	Черкасская обл.	Кострома
Число серий в элементе А	28.5	29.7	30.1
	10–47	23–38	10–55
	0.92	0.26	0.57
Период повторения взмахов ног и антенн (с)	23.6	25.9	19.8
		24.5–27.3	14.5–30
		0.08	0.31
Число серий в элементе В	14	14.8	20.4
	12.0–16.0	14–15	18–25
	0.20	0.03	0.12
Длительность элемента С (с)	–	10.1	9.2
			6.8–12.02
			0.18
Период повторения серий элемента А (с)	0.772	0.756	0.581
	0.668–0.862	0.721–0.781	0.480–0.652
	0.08	0.02	0.06
Период повторения серий в элементе В (с)	1.02	0.877	0.764
	0.867–1.077	0.825–0.972	0.661–0.798
	0.07	0.04	0.04
Период повторения серий в элементе С (с)	0.492	0.476	0.430
	0.46–0.537	0.456–0.50	0.379–0.498
	0.06	0.03	0.07
Период повторения движений ног в элементе В1 (мс)	16	16	18
	15–17	15–17	15–21
	0.04	0.05	0.08
Период повторения движений ног в элементе В2 (мс)	20	23	24
	19–21	21–26	21–29
	0.03	0.05	0.09
Период повторения серий призывного сигнала (мс)	781	–	609
	643–859		563–642
	0.06		0.03

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

амплитуда элемента С почти в три раза превосходит амплитуду элемента В, тогда как в наших записях их амплитуда практически сравнима. Это явно свидетельствует о том, что использованная данным автором аппаратура имела недостаточно высокий верхний порог воспринимаемых частот.

Данное исследование показало интересную закономерность, которая возможно характерна не только для саранчовых подсемейства Gomphocerinae, но и для других прямокрылых. Наиболее стабильными обычно оказываются те параметры, которые соответствуют самым низким уровням ритмической организации сигнала. Напротив, параметры, соответствующие более высоким рит-

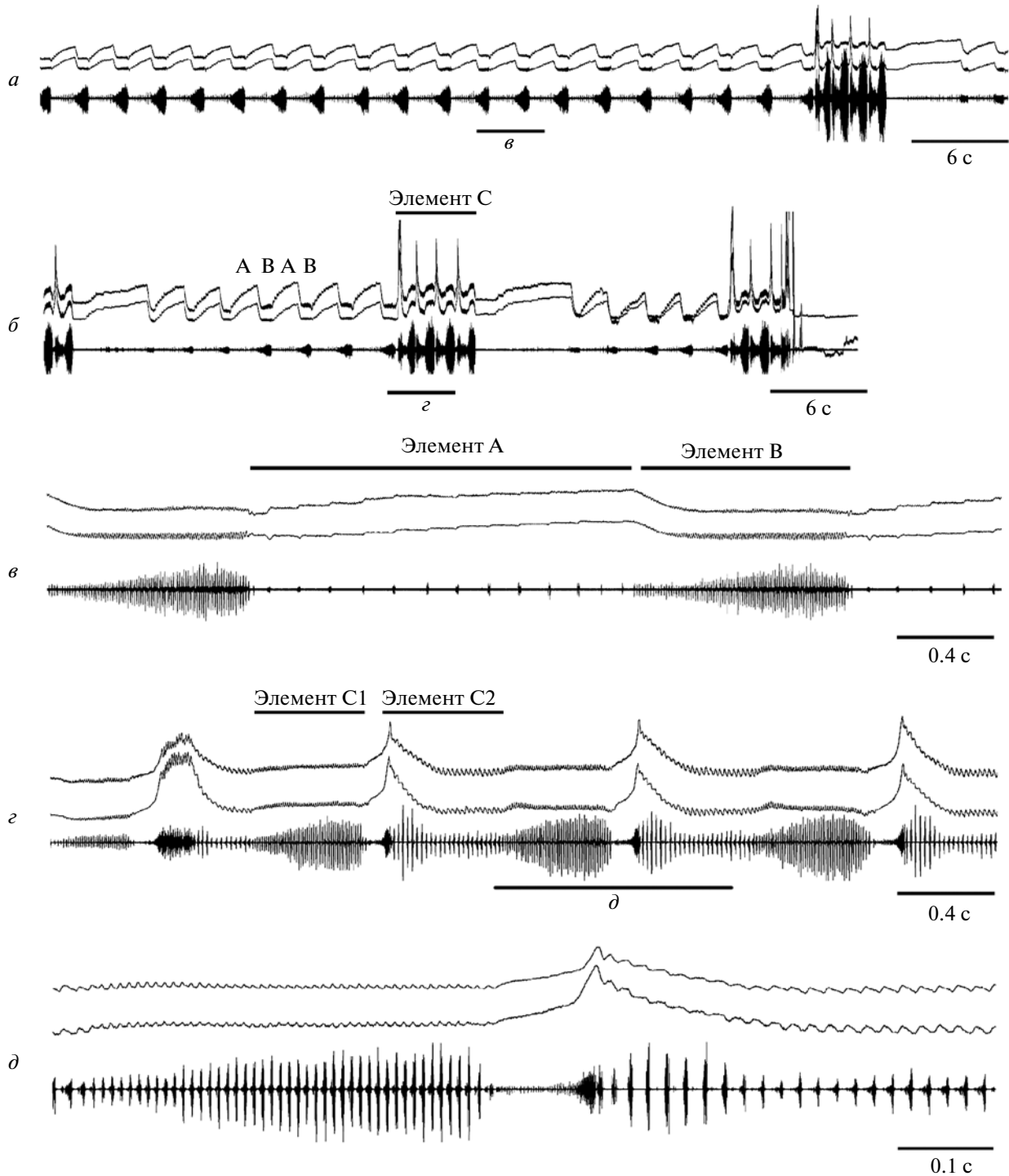


Рис. 6. Осциллограммы сигнала ухаживания *Stenobothrus nigromaculatus* из Николаевской обл. Фрагменты осциллограмм (а, б) представлены на (в–д) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. А, В, С – элементы сигнала.

мическим уровням, обладают более высокой изменчивостью. Мы считаем, что такой результат имеет физиологическое объяснение. Видоспецифический стридуляционный паттерн генерируется нейронами третьего грудного ганглия, кото-

рые, в свою очередь, управляются командными нейронами из мозга (Ronacher, 1989; Hedwig, 1992, 1994). Каждый тип командного нейрона активирует генерацию лишь одного типа стридуляционного паттерна (Hedwig, Heinrich, 1997). Фар-

Таблица 7. Параметры сигнала ухаживания *Stenobothrus nigromaculatus*

Параметр сигнала	Винницкая обл.	Николаевская обл.	Саратов	Оренбургская обл.
Период повторения пульсов в элементе А (с)	—	0.119	0.154	—
		0.095–0.184	0.123–0.263	
		0.14	0.21	
Период повторения элемента В (с)	2.95	2.41	2.09	2.39
	2.3–3.68	1.44–6.87	1.19–3.14	1.95–2.90
	0.13	0.34	0.24	0.09
Длительность элемента В (с)	1.095	0.823	0.696	0.993
	0.851–1.513	0.501–1.043	0.387–1.21	0.78–1.17
	0.20	0.14	0.27	0.12
Число серий в элементе С (с)	8.33	4.25	5.88	3.5
	6.0–13.0	3.0–5.0	4.0–8.0	3.0–4.0
	0.48	0.17	0.18	0.16
Период повторения серий в элементе С (с)	1.17	1.15	1.02	1.33
	1.048–1.35	1.022–1.333	0.848–1.178	1.24–1.43
	0.07	0.07	0.08	0.05
Период повторения пульсов в элементе В (мс)	10	8	9	10
	8.0–12.0	8.0–9.0	8.0–10.0	9.0–12.0
	0.13	0.06	0.06	0.10
Период повторения пульсов в элементе С1 (мс)	10	9	9	11
	9.0–11.0	8.0–10.0	8.0–10.0	8.0–13.0
	0.06	0.02	0.05	0.11
Период повторения пульсов в элементе С2 (мс)	20	17	19	24
	17–21	16–19	16–21	18–27
	0.06	0.04	0.06	0.07
Период повторения пульсов в призывном сигнале (мс)	—	—	9	—
			8.0–10.0	
			0.05	

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

макологическая стимуляция командных нейронов в мозге, проведенная на нескольких видах саранчовых, показала, что даже в острых опытах генерируемый в нервной системе паттерн серий очень стабилен и практически неотличим от паттерна интактного самца. Напротив, длительность фраз и число элементов в сигнале были крайне изменчивы в зависимости от места и степени стимуляции (Веденина и др., 2001; Heinrich et al., 2001, 2012). Было также показано, что решения о времени, типе и интенсивности стридуляции принимаются в определенной области мозга, центральном комплексе, куда также приходит мультимодальная сенсорная информация от разных органов чувств. Кроме того, показано, что нейроны эндокринных желез *corpora allata* также могут модулировать активность командных нейронов, посылая нервные окончания в центральные отделы мозга (Heinrich et al., 2012). Таким образом, высшие ритмические уровни сигнала саранчовых регулируются сложной нейронной сетью, расположенной в разных ганглиях цен-

тральной нервной системы, и могут модулироваться в зависимости от активации различных сенсорных входов и гормонального состояния насекомого, тогда как паттерн серии почти целиком зависит от работы нескольких нейронов, расположенных в одном грудном ганглии. Известно, что простейшие генераторы ритма работают очень надежно, и поэтому нарушить стабильность их работы практически невозможно. Учитывая сходство строения нервной системы у разных представителей *Orthoptera*, мы предполагаем такую же закономерность и у длинноусых прямокрылых.

Необходимо отметить сходство во многих элементах поведения ухаживания исследованных видов, несмотря на то, что они принадлежат не только к разным родам, но и разным трибам. Во всех сигналах синхронные движения ног чередуются с асинхронными, несмотря на большое разнообразие самих стридуляционных паттернов. С одной стороны, такое чередование нередко встречается и в призывных сигналах, в результате чего происходит чередование звуковых паттернов с

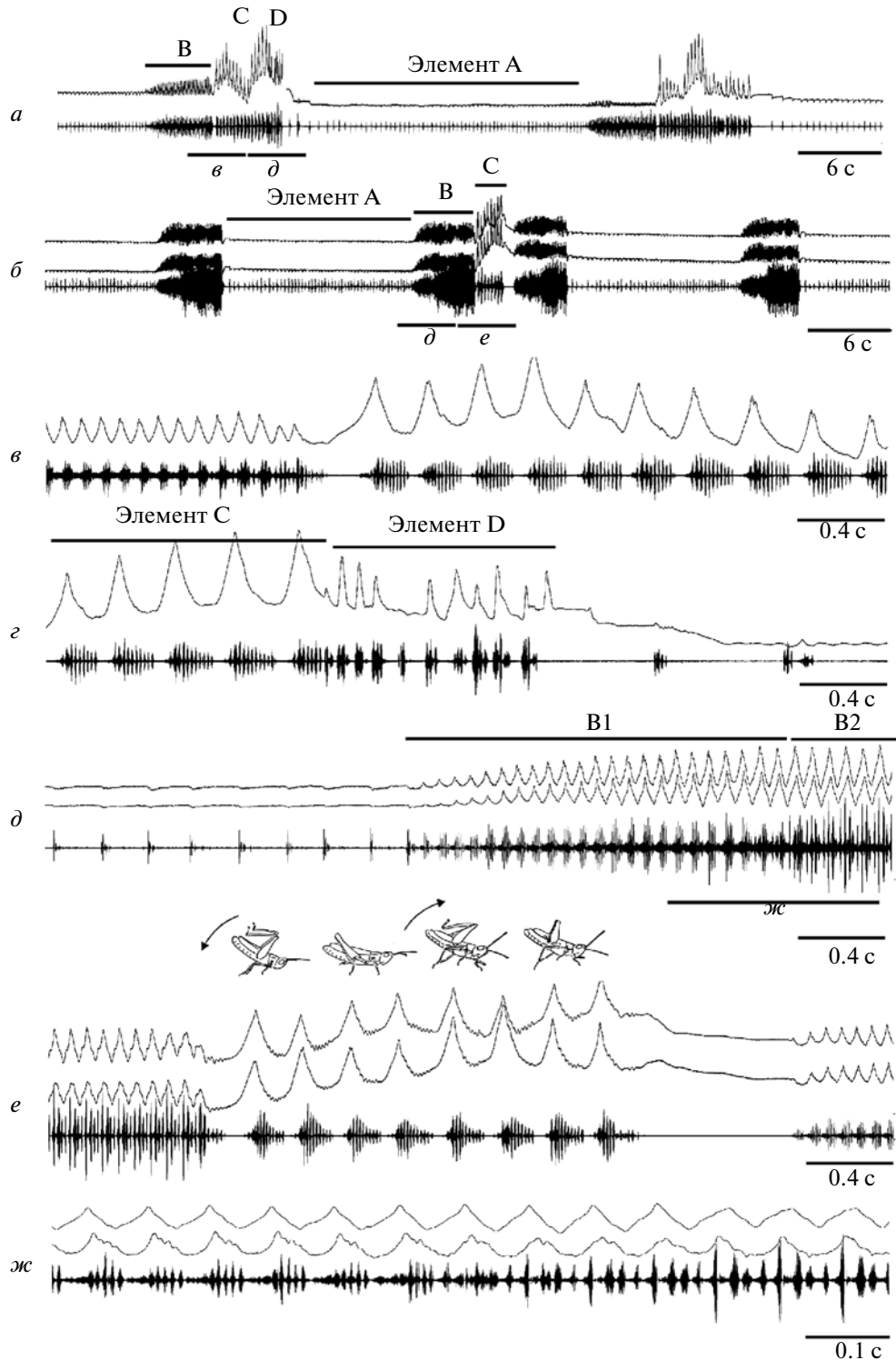


Рис. 7. Осциллограммы сигнала ухаживания *Stenobothrus fischeri* из Греции (а) и Саратова (б). Фрагменты осциллограмм (а, б) представлены на (в–ж) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног. Рисунки на (е) демонстрируют положение задних ног в определенных моменты ухаживания.

разной частотой повторения пульсов. С другой стороны, можно предположить, что это служит дополнительным визуальным сигналом для сам-

ки. Если движения ног происходят в противофазе, то для самки удваивается частота мельканий ног по сравнению с тем, как это происходит при

Таблица 8. Параметры сигнала ухаживания *Stenobothrus fischeri*

Параметр сигнала	Россия	Греция, биотоп 1	Греция, биотоп 2	Греция, биотоп 3
Период повторения фразы (с)	18.1	23.8	33.1	38.8
	14.7–28.6	21.6–26.2		34.1–43.5
	0.21	0.06		0.17
Длительность элемента В1 (с)	1.7	–	–	5.1
	0.98–2.2			4.7–5.4
	0.13			0.05
Длительность элемента В2 (с)	2.5	–	–	0.2
	0.97–3.5			
	0.31			
Длительность элемента С (с)	3.3	4.6	2.3	3.98
	1.95–5.2	2.7–5.7	1.5–3.2	2.3–6.8
	0.51	0.20	0.33	0.37
Длительность элемента D (с)	0.2	1.7	1.7	1.6
		0.87–2.6	1.3–2.1	1.02–2.6
		0.50	0.33	0.35
Период повторения пульсов в элементе А (с)	0.257	0.285	0.300	0.328
	0.223–0.326	0.162–0.479	0.261–0.334	0.271–0.382
	0.09	0.28	0.08	0.09
Период повторения серий в элементе В1 (мс)	71	–	–	86
	62–82			81–98
	0.07			0.06
Период повторения серий в элементе В2 (мс)	74	–	–	–
	69–81			
	0.05			
Период повторения серий в элементе С (с)	0.223	0.189	0.202	0.261
	0.182–0.269	0.163–0.224	0.187–0.212	0.220–0.307
	0.09	0.08	0.04	0.10
Период повторения серий в элементе D (мс)	–	72	58	102
		58–112	46–68	69–193
		0.18	0.11	0.35
Период повторения серий призывного сигнала (мс)	72	–	88	–
	66–76		82–98	
	0.03		0.04	

Примечание. Для каждого параметра приведены среднее значение, пределы и коэффициент вариации.

одновременных взмахх. Взмахи антеннами можно наблюдать у *S. lineatus*, *M. maculatus*, *M. antennatus* (триба Stenobothrini) и *G. rufus* (триба Gomphocerini). Резкие высокоамплитудные подъемы ног производят самцы *M. maculatus*, *S. fischeri*, *S. nigromaculatus* и *G. rufus*. Самцы *M. maculatus* и *G. rufus* производят очень специфические движения головой из стороны в сторону в определенный момент ухаживания. Эти результаты свидетельствуют о том, что элементы ухаживания появились в процессе эволюции независимо и конвергентно (Vedenina, Muge, 2011).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают большую благодарность А.К. Панютину, А.А. Веденину, Н.К. Кулыгиной и К.-Г. Хеллеру за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (04-04-48883, 07-04-01698).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бухвалова М.А., 1993. Акустические сигналы и морфологические особенности некоторых коньков рода *Chorthippus* группы *Ch. biguttulus* (Orthoptera, Acrid-

- idae) России и сопредельных территорий // Зоол. журн. Т. 72. № 5. С. 55–65.
- Бухвалова М.А., Жантиев Р.Д., 1993. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 47–62.
- Веденина В.Ю., 2005. Акустическая коммуникация и половой отбор // Журн. общей биол. Т. 66. № 4. С. 336–345.
- Веденина В.Ю., Жантиев Р.Д., 1990. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоол. журн. Т. 69. № 2. С. 36–45.
- Веденина В.Ю., Хайнрих Р., Эльснер Н., 2001. Фармакологическая активация стридуляции кобылки *Chorthippus albomarginatus* (Orthoptera: Gomphocerinae) // Журн. эвол. биох. физиол. Т. 37. № 4. С. 293–300.
- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 256 с.
- Савицкий В.Ю., 2000. Акустические сигналы, особенности экологии и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Docostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни // Зоол. журн. Т. 79. № 10. С. 1168–1184. — 2002. Акустическая коммуникация, распространение и экология саранчовых рода *Ramburiella* (Orthoptera, Acrididae) России и Закавказья и некоторые проблемы таксономии трибы Argurterini // Зоол. журн. Т. 81. № 1. С. 13–28. — 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 поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian Entomol. J. V. 16. № 1. P. 1–38.
- Andersson M., 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton Univ. Press. 624 p.
- Balakrishnan R., Helversen D. von, Helversen O. von, 2001. Song pattern recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* of syllable onset and offset detection // J. Comp. Physiol. V. 187. P. 255–264.
- 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.
- Berger D., Gottsberger B., 2010. Analysis of the courtship of *Myrmeleotettix antennatus* (Fieber, 1853) – with general remarks on multimodal behavior in gomphocerine grasshoppers // Articulata. V. 25. P. 1–21.
- Bukhvalova M.A., 2006. Partitioning of acoustic transmission channels in grasshopper communities // Insect Sounds and Communication. Boca Raton; London; New York: CRC Press, Taylor and Francis Group. 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 Entomol. J. V. 7. № 3–4. P. 109–125.
- Elsner N., 1974. Neuroethology of sound in gomphocerine grasshoppers. I. Song patterns and stridulatory movements // J. Comp. Physiol. V. 88. P. 72–102.
- 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.
- Gerhardt H.C., Huber F., 2002. Acoustic communication in insects and anurans. Chicago; London: Univ. of Chicago Press. 531 p.
- Hamilton W.D., Zuk M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? // Science. V. 218. P. 384–387.
- Hedwig B., 1992. On the control of stridulation in the acridid grasshopper *Omocestus viridulus*. I. Interneurons involved in rhythm generation and bilateral coordination // J. Comp. Physiol. V. 171. P. 117–128. — 1994. A cephalothoric command system controls stridulation in the acridid grasshopper *Omocestus viridulus* // J. Neurophysiol. V. 72. P. 2015–2025. — 2000. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements // J. Neuroscience Methods. V. 100. P. 165–171.
- Hedwig B., Heinrich R., 1997. Identified descending brain neurons control different stridulatory motor patterns in an acridid grasshopper // J. Comp. Physiol. V. 180. P. 285–294.
- Heinrich R., Kunst M., Wirmer A., 2012. Reproduction-related sound production of grasshoppers regulated by internal state and actual sensory environment // Front. Neurosci. V. 6. № 89.
- Heinrich R., Wenzel B., Elsner N., 2001. Pharmacological brain stimulation releases elaborate behavior in gomphocerine grasshoppers – conclusions for the organization of the central nervous control // J. Comp. Physiol. V. 187. P. 155–169.
- Helversen O. von, Elsner N., 1977. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device // J. Comp. Physiol. V. 122. P. 53–64.
- Helversen D. von, Helversen O. von, 1983. Species recognition and acoustic localization in acridid grasshoppers: A behavioural approach // Neuroethology and behavioural physiology. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer. P. 95–107.
- 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.
- 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.
- Meyer J., Elsner N., 1996. How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species-specific song spectra? // J. Exp. Biol. V. 199. P. 1631–1642.
- Ostrowski T.D., Sradnick J., Stumpner A., Elsner N., 2009. The elaborate courtship behavior of *Stenobothrus cla-*

- vatus* Willemse, 1979 (Acrididae: Gomphocerinae) // J. Orth. Res. V. 18, P. 171–182.
- Ragge D., Reynolds W.J., 1998. The songs of the grasshoppers and crickets of western Europe. Colchester: Harley Books. 591 p.
- Ronacher B., 1989. Stridulation of acridid grasshoppers after hemisection of thoracic ganglia: evidence for hemiganglionic oscillations // J. Comp. Physiol. V. 164. P. 723–736.
- Ronacher B., Stumpner R., 1988. Filtering of behaviourally relevant temporal parameters of a grasshopper's song by an auditory interneuron // J. Comp. Physiol. V. 163. P. 517–523.
- 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.
- Stumpner A., Ronacher B., Helversen O. von, 1991. Auditory interneurons in the metathoracic ganglion of the grasshopper *Chorthippus biguttulus*: II. Processing of temporal patterns of the song of the male // J. Exp. Biol. V. 158. P. 411–430.
- Tishechkin D. Yu., 2008. Calling songs of grasshoppers of the genus *Podismopsis* (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) and potentialities of use of acoustic characters for discrimination between species of the genus // Russian Entomol. J. V. 17. P. 259–272.
- Tishechkin D. Yu., Bukhvalova M.A., 2009. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches // Russian Entomol. J. V. 18. P. 165–188.
- Vedenina V. Yu., Bukhvalova M.A., 2001. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities // Russian Entomol. J. V. 10. № 2. P. 93–123.
- Vedenina V. Yu., Helversen O. von, 2003. Complex courtship in a bimodal grasshopper hybrid zone // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 54. P. 44–54. — 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 // J. Orth. Res. V. 20. № 1. P. 109–125.
- Vedenina V. Yu., 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) // J. Evol. Biol. V. 20. P. 260–277.
- Willemse 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 Peloponnesean taxa (Orthoptera, Acrididae) // Zoologische Mededelingen. V. 83. P. 319–507.
- 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.

STABLE AND VARIABLE PARAMETERS IN COURTSHIP SONGS OF GRASSHOPPERS OF THE SUBFAMILY GOMPHOCERINAE (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

V. Yu. Vedenina, L. S. Shestakov

Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow 127994, Russia
e-mail: vedenin@iitp.ru; zicrona@yandex.ru

Courtship behavior in seven grasshopper species of the subfamily Gomphocerinae from different localities of Russia, Ukraine and Greece was described. Not only sound but also underlying stridulatory movements of the hind legs and visual display accompanying the courtship song were analyzed. The comparison of degree of variability in different courtship parameters showed that the most stable traits were syllable and pulse periods. A potential role of stable and variable traits in the grasshopper courtship songs is discussed.