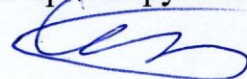


**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской
академии наук**

На правах рукописи



СЕВАСТЬЯНОВ Никита Сергеевич

**ЭВОЛЮЦИЯ БРАЧНЫХ СИГНАЛОВ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ
САРАНЧОВЫХ ПОДСЕМЕЙСТВА GOMPHOCERINAE (ORTHOPTERA,
ACRIDIDAE)**

1.5.8. – Математическая биология, биоинформатика

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Веденина Варвара Юрьевна

Москва - 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.....	4
Научная новизна и теоретическая значимость работы.....	6
Методология и методы исследования.....	7
Положения, выносимые на защиту.....	7
Степень достоверности результатов исследования.....	8
Апробация результатов исследования.....	8
Личный вклад автора.....	10
ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1 Саранчовые подсемейства Gomphocerinae.....	11
2 Акустическая коммуникация Gomphocerinae.....	12
3 Система Gomphocerinae.....	16
4 Видообразование и эволюция акустических сигналов.....	18
5 Эволюция акустических сигналов Gomphocerinae.....	22
6 Эволюция мультимодальных сигналов.....	26
7 Реконструкция предкового состояния признаков и филогенетический сигнал.....	27
8 Унитарная и атомизированная эволюция сигнала.....	29
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	31
1 Анализ акустических сигналов.....	31
2 Анализ ритуалов ухаживания.....	32
3 Филогенетический анализ.....	32
4 Преобразование филогенетического дерева.....	36
5 Оценка филогенетического сигнала.....	38
6 Реконструкция предкового состояния признаков.....	38
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	40
Глава 1. Филогенетическая реконструкция подсемейства Gomphocerinae.....	40
1.1 Результаты филогенетической реконструкции.....	40
1.2 Таксономический статус и родственные отношения внутри подсемейства Gomphocerinae.....	45
1.3 Выводы.....	48
Глава 2. Параметризация акустических сигналов.....	50
2.1 Анализ акустических сигналов.....	50
2.2 Параметризация призывных сигналов.....	50
2.3 Параметризация сигналов ухаживания.....	56
2.4 Выводы.....	62
Глава 3. Реконструкция эволюции призывных сигналов.....	64

3.1 Филогенетический сигнал признаков призывных сигналов	64
3.2. Реконструкция предкового состояния признаков	65
3.2.1 Номенклатурные вопросы реконструкции	65
3.2.2 Результаты реконструкции	66
3.2.3 Филогенетически информативные признаки	67
3.2.4 Филогенетически неинформативные и хаотичные признаки	76
3.3 Реконструкция эволюции призывных сигналов	77
3.4. Эволюция структуры призывных сигналов Gomphocerinae	81
3.5. Увеличение сложности сигнала	83
3.6 Эволюционные факторы, направляющие эволюцию призывного сигнала Gomphocerinae	85
3.7. Унитарная или атомарная эволюция?	88
3.8 Выводы	89
Глава 4. Реконструкция эволюции сигналов ухаживания	91
4.1. Оценка филогенетического сигнала	91
4.2. Реконструкция предкового состояния признаков	91
4.3 Сигнал ухаживания Stenobothrini	98
4.3.1 Параметризация сигнала ухаживания Stenobothrini	98
4.3.2 Филогенетический сигнал и реконструкция эволюции ухаживания Stenobothrini	103
4.4. Эволюция сигнала ухаживания Gomphocerinae	106
4.4.1 Независимая эволюция сложных сигналов ухаживания	106
4.4.2 Приобретение новых элементов	111
4.4.3 Эволюция визуальных компонентов ухаживания	115
4.4.4 Упрощение сигналов	117
4.5 Выводы	120
Глава 5. Эволюция акустической коммуникации и ее роль в видообразовании	122
5.1 Механизмы эволюции акустической коммуникации	122
5.2 Факторы эволюции сигнала	124
5.3 Выводы	128
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	129
ВЫВОДЫ	130
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	132
ПРИЛОЖЕНИЯ	148

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности

Способы установления репродуктивной изоляции и эволюции изолирующих барьеров в процессе видообразования – одна из центральных проблем в эволюционной биологии. Этологические прекопуляционные механизмы, такие как различия в акустических сигналах, могут быть крайне эффективными для животных, использующих, например, акустическую коммуникацию как основную стратегию поиска половых партнеров.

Многие представители отряда Прямокрылые (Orthoptera) обладают способностью к акустической коммуникации. У саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) акустические сигналы достигают особенно большого разнообразия и высокой степени сложности по амплитудно-временной структуре. Представители этого подсемейства генерируют акустический сигнал с помощью феморо-тегминального стридуляционного механизма. В процессе движений задних ног вверх-вниз зубчики, расположенные на внутренней стороне бедра, задевают за жилку надкрылья (Uvarov, 1966, Жантиев, 1981). Стридулируя двумя ногами, саранчовые фактически используют два звуковых органа, что позволяет им значительно усложнять сигнал.

У Gomphocerinae различают несколько типов сигналов: призывный (издается одиночным самцом), конкурентный (издается самцом в ответ другому самцу), ответный (издается самкой в ответ на призывный сигнал), сигнал ухаживания (издается самцом рядом с самкой). Сигналы ухаживания у одних видов похожи на призывный сигнал, у других видов существенно сложнее по амплитудно-временной структуре, чем призывный сигнал (Vedenina, Mugue, 2011). Описано большее число близкородственных видов Gomphocerinae, которые слабо различаются по морфологии и экологии, но хорошо – по акустическим сигналам. Таким образом, признаки, связанные с коммуникацией, являются основополагающими для систематики группы. Изучение механизмов видообразования в таких группах представляет особый интерес.

Показано, что у саранчовых подсемейства Gomphocerinae акустическая коммуникация играет важную роль в формировании репродуктивной изоляции (Веденина, Жантиев, 1990; Бухвалова, Жантиев, 1993; von Helversen, von Helversen, 1994). Богатое и разнообразное подсемейство Gomphocerinae дает существенный материал для тестирования разных гипотез и изучение различных концепций. Важный вопрос, поднимаемый в ряде работ (Веденина, 2005; Vedenina, Mugue, 2011), заключается в том, какую роль выполняют сигналы в дивергенции видов. Авторы приходят к выводу,

что в некоторых случаях сигналы эволюционируют под действием полового отбора, и дивергенция сигналов может являться ключевым этапом видообразования.

В литературе существует два разных подхода к вопросу эволюции сигналов у подсемейства Gomphocerinae. Согласно одной гипотезе, эволюция акустических сигналов определяется в основном давлением акустического фона, который составляют синтопичные виды саранчовых (Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Согласно другой гипотезе, эволюция акустических сигналов определяется давлением полового отбора, т.к. акустические сигналы служат не только для распознавания вида, но и для оценки индивидуальных качеств полового партнера (Веденина, 2005).

Обе эти точки зрения могут быть верны, поскольку при изучении полового поведения часто обнаруживаются разнонаправленные векторы полового и естественного отбора (Johnston et al., 2013; Hunt et al., 2012; Zuk et al., 2006), одновременно действующие на популяцию и влияющие на эволюцию тех или иных структур. Если предположить, что эволюция акустических сигналов больше согласуется с концепцией «атомизированной» эволюции (Rowe, 1999), то различные компоненты коммуникации и различные параметры сигналов могут эволюционировать под воздействием различающихся факторов эволюции.

Теоретическая задача по вывлению движущих сил эволюции акустической коммуникации и видообразования у представителей подсемейства Gomphocerinae может быть решена путем реконструкции эволюции акустической коммуникации. В случае морфологических признаков можно воспользоваться палеонтологическими данными для реконструкции эволюции. В случае акустических признаков палеонтологические данные доступны лишь в уникальных, исключительных случаях (Gu et al., 2012), и, как правило, необходимо опираться на анализ акустических сигналов современных видов. Такие попытки уже были предприняты в литературе (Nattier et al., 2011). Однако для изучения акустической коммуникации и полового поведения саранчовых недостаточно анализировать только звуковые сигналы: без сравнения паттерна активности звуковых органов (траекторий движения ног) невозможна полноценная гомологизация элементов сигнала и выявление структурных уровней его организации, что приводит к различиям в трактовках при анализе сигнала различными авторами.

Реконструкция эволюции акустических сигналов может быть выполнена на основе филогенетической реконструкции (Vedenina, Mague, 2011, Nattier et al., 2011). Предшествующие работы уже показали полифилетичность большинства крупных надвидовых таксонов, но на данный момент еще не существует подробной и достоверной филогении Gomphocerinae, охватывающей все основные группы. Например, опубликованные на данный

момент реконструкции на основе транскриптомных данных (Hawlitschek et al., 2022) охватывают менее двух десятков видов, что критически недостаточно для анализа эволюции акустических сигналов.

Анализ акустических сигналов на основе ультраметрической (датированной) филогенетической реконструкции позволяет оценить филогенетический сигнал признаков, чтобы выявить эволюционно стабильные параметры акустических сигналов (Price, Lanyon, 2002; Erdtmann, Amezquita, 2009), и провести реконструкцию предкового состояния признаков, чтобы реконструировать предковые паттерны сигналов (Robillard, Desutter-Grandcolas, 2011; Frederick, Schul, 2016; Li et al., 2018). В совокупности это может позволить выявить общие закономерности эволюции сигналов Gomphocerinae, оценить влияние различных факторов эволюции и определить вероятные механизмы эволюции признаков сигналов, что решает концептуальную задачу в контексте изучения эволюции механизмов прекопуляционной изоляции в ходе видообразования.

Цель исследования: реконструировать эволюцию призывных сигналов и сигналов ухаживания саранчовых подсемейства Gomphocerinae и описать возможные механизмы и факторы эволюции коммуникации в ходе видообразования.

Задачи исследования:

1. Построение филогенетической реконструкции саранчовых подсемейства Gomphocerinae;
2. Анализ сигналов и разработка методов параметризации призывного сигнала и сигнала ухаживания;
3. Оценка филогенетического сигнала для выбранных признаков призывного сигнала и сигнала ухаживания;
4. Реконструкция предкового состояния признаков призывного сигнала и сигнала ухаживания;
5. Сравнение полученных данных и разработка возможных механизмов эволюции коммуникации в ходе видообразования.

Научная новизна и теоретическая значимость работы

В актуальном исследовании используется наиболее обширная среди опубликованных исследований выборка видов и сигналов, построена наиболее полная филогенетическая реконструкция подсемейства Gomphocerinae из опубликованных на данный момент. Это позволило впервые построить схему эволюции структуры призывных сигналов, раскрыв возможные связи между изменением структуры сигнала и

эволюцией стратегии поиска полового партнера. Также нам удалось в масштабах достаточно крупной группы показать различные пути усложнения и упрощения структуры сигналов. Разработанная в ходе работы терминология и подходы к параметризации сигнала, а также модель строения сигналов Gomphocerinae, лежащая в их основе, может позволить преодолеть разночтения при анализе строения сигналов разными авторами.

Показано, что различные компоненты коммуникации эволюционируют под действием нескольких ведущих факторов, среди которых не только давление акустического фона, но и влияние полового отбора. Действия этих факторов соответствуют основным функциям сигналов: распознаванию конспецифического полового партнера и оценке его качества. Предложена модель видообразования, описывающая изменение системы коммуникации как основного прекопуляционного изолирующего барьера в подсемействе Gomphocerinae. Полученные данные имеют важное значение для понимания механизмов эволюции изолирующих механизмов в ходе видообразования.

Методология и методы исследования

Работа выполнена на основе анализа библиотеки записей сигналов (аудиозаписей, записей двигательной активности звукогенерирующих органов, видеозаписей) научной группы под руководством Ведениной В.Ю. в составе лаборатории №8 – Обработки сенсорной информации ИПИИ РАН им. А.А. Харкевича. Выделение ДНК, проведение ПЦР, подготовка к секвенированию, и секвенирование ДНК проводились на базе: 1) Лаборатории молекулярной биологии на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова, 2) Лаборатории эволюционной геномики факультета биоинформатики и биоинженерии МГУ им. М.В.Ломоносова, 3) Института изучения изменения биоразнообразия им. Лейбница (Leibniz Institute for the Analysis of Biodiversity Change, Hamburg, Germany). Часть работы по секвенированию ДНК выполнена компанией Macrogen Europe B.V (Амстердам, Нидерланды). Для реконструкции эволюции признаков призывных сигналов и сигналов ухаживания использованы методы реконструкции предкового состояния признаков и оценки филогенетического сигнала, реализованные в программном обеспечении R.

Положения, выносимые на защиту

1. Призывный сигнал и сигнал ухаживания Gomphocerinae, различные иерархические уровни (фраза и серия) призывного сигнала Gomphocerinae, а также качественные и количественные признаки серии различаются по степени своей консервативности и эволюционируют под действием различных факторов эволюции.

2. Строение фразы призывного сигнала является относительно консервативным, и ее изменение связано с эволюцией стратегии поиска полового партнера.

3. Эволюция количественных признаков серии в призывном сигнале на надвидовом уровне протекает хаотично и описывается концепцией акустических ниш.

4. Эволюция сигнала ухаживания происходит, в том числе, под действием полового отбора, который способствует усложнению строения сигнала.

5. В ходе эволюции мультимодального ухаживания визуальные элементы появляются после усложнения звукового сигнала

Степень достоверности результатов исследования

Достоверность полученных результатов обеспечивается большим объемом оригинальных и сравнительных данных. Подробное описание молекулярных методов, методов филогенетического и математического анализа гарантируют воспроизводимость проведенного исследования. Полученные генетические данные, относящиеся к опубликованным статьям, находятся в открытых базах данных Genbank. Использование современных методов анализа гарантирует корректность интерпретации результатов и сделанных выводов. Результаты исследования опубликованы в рецензируемых изданиях, а также апробированы на международных конференциях.

Апробация результатов исследования

Публикации:

В качестве основного автора:

1. **Севастьянов Н.С.** Темпы эволюции акустических сигналов и видообразование у саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Insecta, Orthoptera, Acrididae) // Сенсорные системы. – 2020. – Т. 34. № 1. – С. 1–9. <https://doi.org/10.31857/S0235009220010096>

2. **Sevastianov N.**, Neretina T., Vedenina V. Evolution of calling songs in the grasshopper subfamily Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Zoologica Scripta. – 2023. – Vol. 52. I. 2. – P. 154–175. <https://doi.org/10.1111/zsc.12579>

3. **Sevastianov N.**, Hawlitschek O., Vedenina V. Evolution of multimodal courtship behaviour in the grasshopper subfamily Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Zoologica Scripta – in press.

В соавторстве:

4. Vedenina V., **Sevastianov N.**, Tarasova T. Contributions to the study of the grasshopper (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) courtship songs from Kazakhstan and adjacent territories // Zootaxa. – 2020. – Vol. 4965. № 2. – P. 244–260. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4895.4.3>
5. Tarasova T., **Sevastianov N.**, Vedenina V. Songs and morphology in grasshoppers of the *Stenobothrus eurasius* group (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries: clarifying of taxonomic status // Zootaxa. – 2021. – Vol. 4895. № 4. – P. 505–527. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4965.2.2>
6. Sorokina S., **Sevastianov N.**, Tarasova, T., Vedenina, V. The Fast Evolution of the Stenobothrini Grasshoppers (Orthoptera, Acrididae, and Gomphocerinae) Revealed by an Analysis of the Control Reg. of mtDNA, with an Emphasis on the *Stenobothrus eurasius* Group // Insects. – 2024. – Vol. 15. № 8. I. 592. <https://doi.org/10.3390/insects15080592>
7. Vedenina, V., **Sevastianov, N.**, Kovalyova, E. New data on bioacoustics and courtship behaviour in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries // ZooKeys. – 2024. – Vol. 1200. – P. 1–26. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1200.118422>

Доклады на конференциях:

1. **Севастьянов Н. С.**, Веденина, В. Ю. Реконструкция эволюции акустических сигналов саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Сборник трудов 44-й междисциплинарной школы-конференции ИППИ РАН «Информационные технологии и системы 2020» (ИТиС 2020. Россия, Москва, 10 октября – 18 октября 2020). – М.: ИППИ РАН. – 2020.
2. **Севастьянов Н. С.**, Веденина В. Ю. Эволюция призывных сигналов саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Сборник трудов 45-й междисциплинарной школы-конференции ИППИ РАН «Информационные технологии и системы 2021» (ИТиС 2021. Россия, Москва, 15 ноября – 17 ноября 2021). – М.: ИППИ РАН. – 2021.
3. **Севастьянов Н. С.**, Веденина В. Ю. Изучение стратегий поиска полового партнера у разных видов саранчовых (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) // XVI съезд Русского энтомологического общества (Россия, Москва. 22 июля – 26 августа 2022). Тезисы докладов. – М.: Т-во научных изданий КМК. – 2022. – С. 88.
4. **Sevastianov N.**, Vedenina V. Evolution of courtship within subfamily Gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) // Invertebrate Sound and Vibration 2023 (UK, Lincoln. 30 March – 2 April 2023). – Lincoln (UK): University of Lincoln. – 2023. – P. 51.

5. **Sevastianov N.**, Vedenina V. Courtship song evolution within subfamily Gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) // 14th International congress of Orthopterology (ICO 2023. Mexico, Yucatan, Merida. 16 October – 19 October 2023). – Merida, Mexico. – 2023.

6. **Севастьянов Н. С.**, Веденина В. Ю. Эволюция призывных сигналов саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Сборник трудов 48-й междисциплинарной школы-конференции ИППИ РАН «Информационные технологии и системы 2024» (ИТиС 2024. Россия, Москва, 16 сентября – 30 сентября 2024). – М.: ИППИ РАН. – 2024.

Личный вклад автора

Соискатель принимал личное непосредственное участие во всех этапах исследования: организация экспедиций (разработка маршрутов, логистика), идентификация видов, сбор спиртовых образцов для выделения ДНК, отлов живых образцов для изучения коммуникации; выделение ДНК, ПЦР, подготовка образцов для секвенирования, обработка прочтений, выравнивание последовательностей, филогенетический анализ; запись акустических сигналов и видеороликов для анализа поведения (в составе коллектива), анализ аудио- и видеозаписей; организация поведенческих экспериментов; концептуальная проработка и подготовка параметризации сигналов; оценка филогенетического сигнала и реконструкция предкового состояния признаков; подготовка публикации, статей и докладов. Диссертация включает рисунки и фотографии, сделанные автором.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1 Саранчовые подсемейства Gomphocerinae

Саранчовые подсемейства Gomphocerinae Fieber, 1853 – одна из самых разнообразных и богатых видами групп прямокрылых Палеарктики. Как самое крупное подсемейство в семействе Acrididae, оно включает в себя порядка 200 родов и не менее 1300 видов (родственное подсемейство Oedipodinae Walker, 1871 включает около 140 родов и 800 видов). Gomphocerinae распространены на всех континентах, кроме Антарктиды и Австралии, и в широком диапазоне климатических зон (Footitt, Adler, 2018). Экологически Gomphocerinae весьма разнообразны, но в Евразии предпочитают открытые травянистые биотопы: полупустыни, степи, луга, лесные опушки, горные степи и луга, антропогенные местообитания, включая поля, пастбища, газоны и городские парки. По классификация жизненных форм Бей-Биенко (1966) большинство представителей относится к хортобионтам, настоящим и факультативным, а также к открытым геофилам (*Dociostaurus*).

Классическим и основным кормовым объектом Gomphocerinae являются представители семейства злаковых (Poaceae), и для большинства видов характерно использования в пищу большого списка видов. Исключениями, например, являются представители рода *Stenobothrus*, питающиеся преимущественно на видах рода *Festuca*, а также *Dociostaurus*, ассоциированные с полынями (Савицкий, 2000).

Согласно современной систематике отряда Orthoptera, подсемейство Gomphocerinae относится к семейству Acrididae надсемейства Acridoidea подотряда Caelifera. До выделения в отдельное подсемейство (Uvarov, 1966) представители Gomphocerinae включались в подсемейство Acridinae.

Самым главным морфологическим отличием представителей подсемейства от других представителей семейства Acrididae является стридуляционный файл на внутренней стороне заднего бедра, состоящий из ряда выступающих зубчиков, который является частью стридуляционного звукового аппарата. На переднегруди имеется развитый бугорок или «шпора» между передними ногами, коническая или пирамидальная, но довольно низкая, что отличает, например, от подсемейства Catantopinae. Задние крылья обычно прозрачные и неокрашенные, что отличает их от представителей Oedipodinae. Во многих родах Gomphocerinae голова выглядит заостренной, передняя часть головы наклонена назад сверху вниз. Срединный киль на переднеспинке слабо выражен (Uvarov, 1966; Harz, 1975).

2 Акустическая коммуникация Gomphocerinae

Насекомые – самые высокоорганизованные из сухопутных беспозвоночных, имеющие сложную нервную систему. По сравнению с другими беспозвоночными они крайне разнообразны в способах коммуникации.

В терминах кибернетики любая система коммуникации включает: 1) источник информации, 2) передатчик сигнала, 3) канал связи, 4) приемник сигнала, 5) адресат информации. В случае насекомых (Рисунок 1), как и других животных, источником информации являются конкретные отделы нервной системы. Передатчиком сигнала служат разнообразные звуковые органы, генерирующие сигнал. Каналом связи в случае акустической коммуникации насекомых является воздух, но это может быть и вода, а также твердый субстрат. Приемником сигнала служат разнообразные слуховые органы, сигнал с которых поступает в нервную систему. Слуховые отделы нервной системы обрабатывают сигналы и передают их в моторные отделы, генерирующие ответную реакцию.

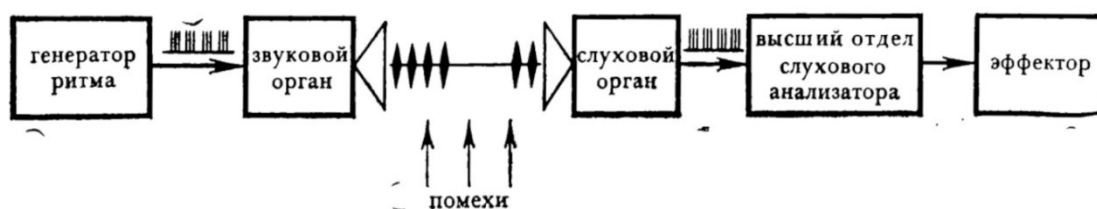


Рисунок 1. Схема акустической коммуникации у насекомых (по Жантиеву, 1981).

Прямокрылые появились еще в Пермском периоде, в районе 250-300 млн. лет назад (Song et al., 2015). При этом мы знаем, что для всех надсемейств прямокрылых характерны те или иные способы звуковой или вибрационной коммуникации. Механизмы звукоизлучения и строение органов слуха сильно отличаются в разных группах прямокрылых (Жантиев, 1981), поэтому нельзя прямо утверждать, что общий предок прямокрылых был акустически активным. Однако то, как легко могут появляться новые механизмы звукоизлучения в этой группе, подводит к мысли о некоторых предковых преадаптациях, например, в строении нервной системе, облегчающих эволюцию систем коммуникации.

Акустическая коммуникация Gomphocerinae пристально изучается в мире (например, Ragge, Reynolds, 1998; Berger, 2008; Natter et al., 2011). Наравне с другими группами прямокрылых, они являются удобным объектом для изучения акустической коммуникации и полового поведения. Представители Gomphocerinae генерируют

акустические сигналы с помощью феморо-тегминального стридуляционного механизма (Рисунок 2). В процессе движений задних ног вверх-вниз зубчики, расположенные на внутренней стороне бедра, задевают за жилку надкрылья (Uvarov, 1966; Жантеев, 1981).

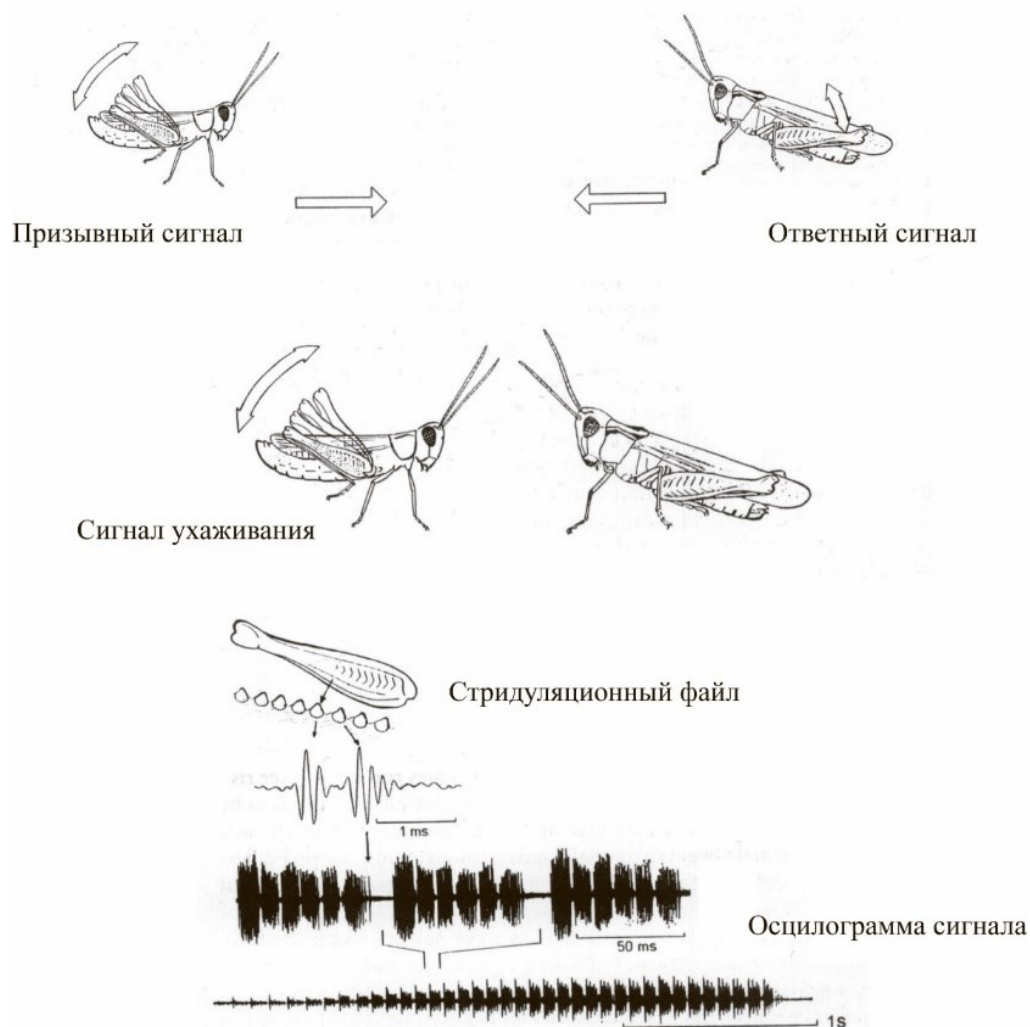


Рисунок 2. Механизм акустической коммуникации и основные типы акустических сигналов Gomphocerinae (по von Helversen, von Helversen, 1994; с изм.).

Стридулируя двумя ногами, саранчовые фактически используют два независимых звуковых органа, что обеспечивает высокую потенциальную сложность амплитудно-временного паттерна сигнала. Для Gomphocerinae описано несколько типов сигналов: призывный сигнал (издается одиночным самцом), конкурентный сигнал (издается самцом в ответ другому самцу), ответный сигнал (издается самкой в ответ на призывный сигнал), сигнал ухаживания (издается самцом рядом с самкой), прекопуляционный сигнал (генерируется самцом непосредственно перед попыткой копуляции), сигнал протеста (издается самцом или самкой в качестве реакции на активность другой особи).

Сигналы ухаживания у одних видов похожи на призывный сигнал, у других видов существенно сложнее по амплитудно-временной структуре, чем призывный сигнал (Vedenina, Mugue, 2011). Сигналы ухаживания также могут включать в себя сигналы других модальностей, а именно, зрительной, и, конечно, химической (Веденина, 2005; Berger, 2008; Vedenina, von Helversen, 2009; Vedenina et al., 2012; Vedenina et al., 2020). Остальные типы сигналов обычно заметно проще по своей структуре.

Для ряда видов из триб Gomphocerini и Stenobothrini изучены командные нейроны, мотонейроны и мышцы, приводящие в движение задние ноги саранчовых во время стридуляции. Показано, что некоторые мышцы, осуществляющие стридуляционные движения, являются бифункциональными, приводящими в движение как крылья, так и ноги. Это послужило основанием гипотезы о происхождении стридуляции из полета. Частота движения крыльев во время полета близка к 70 Гц, следовательно, если гипотеза верна, то период повторения серии (структурного элемента акустического сигнала) изначально должен был быть близок к 15 миллисекундам (Elsner, 1974b; Elsner, 1994; Hedwig, 1992).

Стридуляционный механизм акустической коммуникации – свойство всех палеарктических представителей Gomphocerinae. Даже при редукции крыльев, у самцов надкрылья остаются достаточного размера для генерации звука (*Euthystira brachyptera*), выполняя, таким образом, исключительно функцию звукоизлучения. Но это не означает, что у представителей Gomphocerinae не может возникать иных механизмов акустических коммуникации. Так, некоторые представители рода *Stenobothrus* (*S. rubicundulus* и *S. hyalosuperficies*) используют ударный механизм для генерации звука, для чего хлопают крыльями, сидя на субстрате (Vedenina et al., 2012). Примечательно, что частота движений крыльев здесь близка к 70 Гц.

Терминология описания строения сигнала Прямокрылых – отдельный предмет для дискуссии. Рэгг и Рейнолдс (1998) замечают, что «вряд ли будет преувеличением сказать, что терминологий, описывающих песню прямокрылых, существует почти так же много, как и биоакустиков, работающих на этих насекомых» (переведено с англ.). Наиболее общепринятыми терминами являются *фраза* (“echeme”), *серия* (“syllable”) и *пульс* (“pulse”).

Жантiev (1981) выделял несколько структурных элементов сигнала. Элементарной звуковой посылкой, длительность которой колеблется от 0.8 мс до 1 с, он считал *пульс*, возникающий в результате однократного срабатывания звукового органа. Иногда в заполнении *пульсов* различают *щелчки* – амплитудные всплески,

соответствующие единичному удару зубчиков стридуляционного аппарата о жилку. Периодически повторяющиеся группы *пульсов* (от 2 до 70) образуют *серии*, длительность которых колеблется от 15 до 1500 мс. *Серии* могут объединяться в ритмически повторяющиеся *фразы*. Сигналы неопределенной длительности, состоящие из равномерных *пульсов*, он назвал *трелями*. Таким образом, Жантиев выделял три ритмических уровня: 1) закономерностей повторения пульсов, 2) временной организации серии, 3) повторения фраз.

Рэгг и Рейнолдс (1998) в своей монографии делают небольшой обзор развития терминологии, предлагая свою систему. В своей работе они часто используются термин “song” (*песня*), в узком смысле эквивалентный русскоязычному термину *сигнал*, дав достаточно не строгое определение: акустический сигнал (“acoustic output”) конкретного вида или индивидуума. *Серию* (“syllable”) Рэгг и Рейнолдс определяли как звук, генерируемый одним движением (вниз и вверх, туда и обратно) стридуляционного аппарата. В случае Gomphocerinae они отмечают, что серия обычно начинается с подъема ноги, который продолжается опусканием, но в некоторых случаях, по их мнению, бывает удобнее рассматривать в обратном порядке. *Промежутки* между сериями (не менее 1-25 мс) Рэгг и Рейнолдс обозначали как “gaps”. В составе серии опционально выделяются *диплосерии* (“diplosyllables”), состоящие из двух *полусерий* (“hemisyllables”). *Диплосерии* они определили как звук, генерируемый движением ноги вниз и вверх, что фактически не отличается от их определения *серии*, хотя использованные ими иллюстрации указывают на то, что этот термин использовался ими для описания *серии*, в которой звук отчетливо делится на две части (*полусерии*), разделенные промежутком (два *пульса* в терминологии Жантиева). *Фразу* (“echeme”) Рэгг и Рейнолдс определяли как первый уровень композиции *серий*, а *последовательность фраз* (“echeme-sequence”) – как первый уровень композиции *фраз*.

Не сложно заметить, что Жантиев и Рэгг и Рейнолдс использовали два разных ритмических уровня как базу для своей терминологии: *пульсы* и *серии*, соответственно. Во многом, это определяется объектом исследования. В сигналах Tettigonioidea и Grylloidea *пульсы* присутствуют всегда, что определяется строением их стридуляционного аппарата, а *серии* и *фразы* выделяются не в каждом сигнале. И наоборот, сигналы Gomphocerinae могут включать продолжительные шумовые посылки (например, группа *Ch. dorsatus*), в которых невозможно выделить *пульсы*, даже если их определить очень широко, как сделал Жантиев. *Серию* в таком случае легче выделить по траектории движения ног. С другой стороны, в терминологии Рэгг и Рейнолдса избыточно узко определен термин *серия* и для рассмотрения сигналов, содержащих повторяющиеся *серии*, генерируемые несколькими движениями ноги (которые не могут быть названы *сериями* по их определению) необходимо было бы вводить специальный термин.

3 Система Gomphocerinae

Система подсемейства Gomphocerinae, в частности, и семейства Acrididae, в целом, на данный момент нуждается в серьезной переработке. «Разногласия в статусе и объеме той или иной группы в пределах этого семейства — типичная ситуация для современной акридологии» (Бугров и др., 2012). На протяжении 20-го века система семейства Acrididae многократно пересматривалась, но была основана преимущественно на морфологических признаках (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Dirsh, 1973). Во второй половине прошлого века активно стали применяться акустические признаки для разрешения таксономических конфликтов на уровне видов, групп видов, а также в качестве отличительных признаков некоторых подсемейств (в частности, Oedipodinae и Gomphocerinae).

Использование акустических данных позволило внести ясность в таксономию очень сложных с морфологической точки зрения представителей Gomphocerinae. Так, распространенный по всей Евразии вид *Chorthippus biguttulus* оказался группой близкородственных видов *Ch. biguttulus*, для которых морфологические признаки выявляются с трудом и часто лишь на серийном материале. Акустические сигналы оказались надежным признаком определения и позволили выявить видовой статус описанных ранее вариететов (Бухвалова, 1993; Бухвалова, 1998). Уже в нашем веке, была осуществлена ревизия группы *Ch. albomarginatus* (Vedenina, von Helversen, 2009), также с решающим вкладом акустических данных.

Большая часть Gomphocerinae, обитающих в Евразии, объединяются в 6 триб, выделенных по морфологическим признакам: Arcypterini Bolívar, 1914, Chrysochraontini Brunner von Wattenwyl, 1893, Dociostaurini Mistshenko, 1974, Gomphocerini Fieber, 1853, Ramburiellini Defaut, 2012, Stenobothrini Harz, 1975. Монофилетичность этих групп в данный момент является дискуссионным вопросом, систематические работы с применением молекулярных методов поставили под сомнения существующие границы триб и родов.

Так, впервые для обсуждаемой группы, на основании анализа последовательностей митохондриального гена 16S rRNA была сделана попытка выявить отношения между неарктическими и палеарктическими видами Gomphocerinae (Гуляева и др., 2005). Бугров и соавторы (Bugrov et al., 2006) использовали два гена, цитохром b (Cytb) и субъединицу I цитохромоксидазы (COI), чтобы проверить гипотезу о монофилии евразийских Gomphocerinae. В исследовании Контрераса и Чапко (Contreras, Chapco, 2006), основанном на четырех фрагментах последовательностей (Cytb, CO I и II,

NADH-субъединица V) проверялась монофилия триб Gomphocerinae, выделенных ранее на основании морфологических данных, а также концепция множественных вторжений Gomphocerinae из Евразии в Северную Америку.

Монофилия выделенных ранее триб уже подвергалась сомнениям ранее, и серьезно подверглась критике в 2011-2012 с выходом сразу трех работ, изучающих филогенетические отношения представителей Gomphocerinae (Nattier et al., 2011; Vedenina, Mugue, 2011; Бугров и др., 2012). В своей работе Наттье и соавторы (Nattier et al., 2011) использовали четыре митохондриальных маркера: *cytb*, *CO1*, *CO2*, *ND5* и рассматривали 61 вид. В отечественных работах использовался только последовательности *COI* для 39 видов в работе Ведениной и Мюге (Vedenina, Mugue, 2011) и 48 видов в работе Бугрова и соавторов (2012), охватывающей, однако и другие подсемейства Acrididae. Если суммировать результаты этих работ, то можно заметить следующее. Монофилия всех триб, кроме Arcypterini, Ramburiellini и Chrysochraontini, не подтверждается, также как и наиболее крупных по числу видов родов *Stenobothrus*, *Omocestus* и *Chorthippus*.

Для построения филогенетических реконструкций видового уровня у саранчовых традиционно используются митохондриальные маркеры, тогда как ядерные маркеры (например, 18S и 28S рибосомальной РНК) использовались только в систематике таксонов высокого ранга (Song et al., 2017).

Использование только митохондриальных маркеров сейчас справедливо считается недостаточным (Hurst, Jiggins, 2005; Meyer, Paulay, 2005; Ebach, Carvalho, 2010). Особенно это относится к насекомым, у которых симбионты могут быть причиной цитоплазматической несовместимости (White et al., 2009) или могут менять соотношение полов (Johnstone, Hurst, 1996). Это, несомненно, отражается на генеалогии митохондриальных геномов, передающихся, в большинстве случаев, без рекомбинации. Кроме того, нельзя не учитывать возможность митохондриальных интрогрессий в ходе гибридизации (Melo-Ferreira, 2005), например, собственно, в группе Gomphocerinae, где много близкородственных симпатрических видов.

В рамках нашей группы митохондриальные интрогрессии могут занижить генетические дистанции между сестринскими видами относительно реальных (Meyer, Paulay, 2005). Более перспективными являются лабильные ядерные маркеры, например, внутренние транскрибируемые спейсеры (Internal Transcribed Spacers, ITS), которые активно используются как нейтральные маркеры в филогенетике грибов и растений (Bena et al., 1998; Schoch et al., 2012). Но круг маркеров, используемых в филогенетике саранчовых, конечно, заметно шире, чем рассмотрено в текущем обзоре (Song et al., 2017; Zhang et al., 2017; Song et al., 2018).

В последние годы также появились работы, основанные на геномных данных, показывающие несоответствие митохондриальной и ядерной топологии, как при сравнении транскриптомов и митохондриальных геномов (Hawlitschek et al., 2022), так и на основе ddRADseq – анализа (Schmidt et al., 2024). Так, было показано, что *Ch. pullus* и виды рода *Pseudochorthippus* по митохондриальному геному ближе к трибе Stenobothini, а по ядерному – к Gomphocerini, как исходно предполагалось на основе морфологических данных. Время дивергенции между подсемействами Gomphocerinae и Oedipodinae было оценено как 36.94 млн. лет. Использование существенно большего количества маркеров, чем было доступно при использовании классических филогенетических маркеров, позволяет преодолеть проблему неполной сортировки линий (“incomplete lineage sorting”), и получить разрешенную топологию с высокими поддержками для таксономически сложных групп близкородственных видов (например, группы *Ch. biguttulus*). Однако эти методы пока что заметно превышают по стоимости классические, что ограничивает выборку видов в этих работах и их использование для анализа эволюции акустических сигналов.

4 Видообразование и эволюция акустических сигналов

Эволюция акустических сигналов, от возникновения звукоизлучающих органов к диверсификации сигналов и, иногда, до их исчезновения – сложный процесс, на котором можно наблюдать и изучать самые разнообразные аспекты и механизмы эволюционного процесса. Эволюция акустических сигналов охватывает разные уровни эволюционного процесса. На материале акустических сигналов можно изучать и микроэволюционные (Rodríguez-Muñoz et al., 2010), и макроэволюционные изменения, причем даже на палеонтологическом материале (Gu et al., 2012).

Согласно биологической концепции вида, особи одного вида образуют группы свободно скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп (Майр, 1974). Таким образом, механизмы возникновения репродуктивной изоляции в процессе видообразования – одна из центральных проблем в эволюционной биологии. Существует множество различных механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции (Futuyma, 2003), но, согласно Майру, именно этологические факторы составляют самый большой и самый важный класс изолирующих механизмов. Прекопуляционные изолирующие механизмы могут развиваться быстрее, чем постзиготическая изоляция, выражающаяся в пониженной

жизнеспособности гибридов. Майр был сторонником и автором концепции симпатрического видообразования, для которого характерна большая роль экологической и этологической изоляции (Майр, 1974), что означает большую роль эволюции прекопуляционных сигналов в видообразовании. В случае аллопатрического видообразования высокая сложность полового поведения может также привести к высокой скорости эволюции прекопуляционных барьеров в процессе усиления изоляционных барьеров (“reinforcement”) (Hoskin et al., 2005).

У многих видов животных акустическая коммуникация является одним из важных компонентов репродуктивной изоляции. Акустические сигналы для представителей подсемейства Gomphocerinae служат основным средством поиска половых партнеров, поэтому эффективность этих сигналов как изолирующих барьеров очень высока. Разнообразие систем акустической коммуникации, предоставляющее к изучению разнообразие паттернов сигналов и механизмов распознавания сигнала, может служить прекрасной моделью для изучения многих вопросов видообразования (Gerhardt, Huber 2002; Greenfield, 2002).

На современном этапе развития биоакустики существует несколько научных программ, изучающих эволюцию акустических сигналов у животных, и, в-частности, у насекомых. Эти концепции акцентируют свое внимание на разных аспектах акустической коммуникации, рассматривая ее на разных масштабах и пользуясь, нередко, различными наборами методов.

Одной из базовых функций акустических сигналов является поиск и привлечение половых партнеров. Чтобы надежно детектироваться на фоне шума и других одновременно поющих видов акустические сигналы должны обладать высокой помехоустойчивостью, отличаться по определенным признакам от других сигналов, существующих в акустическом окружении. Различные исследования на птицах (Nelson, Marler, 1990; Seddon, 2005), бесхвостых амфибиях (Gerhardt, Huber, 2002) и на насекомых (Жантиев, 1981; Бухвалова, Жантиев, 1993; Korsunovskaya, 2009; Tishechkin, Bukhvalova, 2009; Тишечкин, Веденина, 2016) показали, что синтопичные виды делят акустическое пространство таким образом, что определенные параметры сигналов не перекрываются у разных видов. Таким образом, изменчивость этих параметров ограничена пределами *акустической ниши* данного вида. У птиц, например, таким параметром является несущая частота сигнала, т.к. диапазон издаваемых частот ограничен физиологическими возможностями птиц (Weir, Wheatcroft, 2011). У саранчовых, напротив, не частотные, а амплитудно-временные параметры сигнала определяют акустическую нишу вида (Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Известно также, что частотные и амплитудные параметры сигнала могут меняться под влиянием антропогенных факторов (Brumm, Zollinger, 2017).

В основе концепции акустических ниш лежит тезис о высокой значимости фактора акустического окружения на эволюцию сигналов. Если сигнал одного вида будет в большой

степени похож на сигнал другого вида, система распознавания конспецифической особи будет работать со сниженной эффективностью: самки будут реагировать на сигнал другого вида. Даже если гибридизация будет невозможна ввиду работы каких-либо других механизмов репродуктивной изоляции, подобное взаимодействие будет тратить ресурсы, снижая репродуктивный успех. Поэтому видам выгодно отличаться от других по своим сигналам.

Слабым местом этой концепции является вопрос объяснения появления принципиально новых вариантов сигнала или усложнения структуры имеющихся, ведь теоретически можно бесконечно менять количественные параметры сигнала, не меняя его структуры.

Вместе с тем, перед особями противоположного пола стоит задача не только распознать и локализовать конспецифическую особь, но и оценить ее индивидуальные свойства, или «качество» (Andersson, 1994). Эта идея очевидным образом следует из концепции Ч. Дарвина о половом отборе (Дарвин, 1953). Задачу оценки полового партнера можно успешнее решить в коммуникации ближнего действия, а именно, в процессе ухаживания, т.к. акустические помехи, мешающие детектированию сигнала на расстоянии, не мешают восприятию сигнала в непосредственной близости от самки. У разных видов прямокрылых насекомых ухаживание может включать в себя не только акустические, но и вибрационные, зрительные, химические и механические сигналы (Balakrishnan, Pollack, 1997; Веденина, 2005; Kortet, Hedrick, 2004; Finck et al., 2016). Одни параметры такого полимодального сигнала могут быть более стабильными и использоваться для распознавания особи своего вида, тогда как другие, отличающиеся большей изменчивостью, могут служить для оценки качества полового партнера (Веденина, 2005; Веденина, Шестаков, 2013). Изменчивые параметры представляют собой прекрасный материал для полового отбора, часто способствующего быстрому видообразованию.

Саранчовые подсемейства Gomphocerinae являются прекрасной моделью для исследования механизма быстрого видообразования. Во-первых, среди них известно много близкородственных видов и видов-двойников, различающихся только по акустическим сигналам. Во-вторых, акустические сигналы, особенно сигналы ухаживания, гомфоцерин могут достигать высокой степени сложности и сопровождаться визуальными (демонстрационными) сигналами. В-третьих, многие виды-двойники у гомфоцерин могут относительно легко скрещиваться в лабораторных условиях в отсутствие выбора и давать плодовитое потомство. Кроме того, среди

близкородственных видов гомфоцерин нередко случаи природной гибридизации, что говорит о недавней и неполной дивергенции этих молодых видов.

Таким образом, вторая концепция акцентирует влияние роли полового отбора в эволюции акустической коммуникации, перенося ракурс внимания с межвидовых взаимодействий на внутривидовые. Концепция полового отбора является хорошо разработанной в теоретическом плане. Роль полового отбора в эволюции акустических сигналов подробно рассмотрена, например, в обзоре Тишечкина и Ведениной (2016). Ключевой проблемой этой концепции является методологическая сложность: для демонстрации значимости фактора полового отбора требуется достаточно сложные эксперименты (von Helversen, von Helversen, 1994; Stumpner, von Helversen, 1994).

В литературе обсуждается несколько механизмов полового отбора (Andersson, 1994). Считается, что сенсорные системы самки настроены на определенную структуру сигнала самца. Если самец будет издавать сигнал, не имеющий необходимых элементов конспецифического сигнала, то он не сможет спариться. Однако если сигнал самца отвечает всем нужным критериям, но имеет еще один какой-то дополнительный новый элемент, который самка может воспринять, то он спарится и оставит потомство. Таким образом, гены, отвечающие за новый элемент сигнала, будут переданы потомству. Если эти изменения структуры сигнала (например, увеличение частоты повторения серии, резкое изменение огибающей серии) будут воздействовать на сенсорные системы более эффективно («супер-стимул»), чем исходный сигнал, то это будет способствовать распространению нового элемента сигнала (гипотеза сенсорного смещения; Ryan, Rand, 1990). С другой стороны, заметные, бросающиеся в глаза, признаки самца могут предпочитаться самкой потому, что эти признаки являются индикатором его повышенной приспособленности, как энергетически более затратные (гипотеза «хороших генов»; Hamilton, Zuk, 1982; Zahavi, 1987). Оба механизма полового отбора приложимы к гомфоцеринам. Действительно, у самцов некоторых видов саранчовых на долю стридуляции приходится до 25% времени в течение их дневной активности (Веденина, Севастьянов, 2017). У многих видов саранчовых со сложным ухаживанием самцы сопровождают акустический сигнал демонстрационными движениями антенн, головы, брюшка или задних ног, что является как времязатратным, так и энергозатратным действием. Так же можно характеризовать и затраты на чередование нескольких звуковых элементов с разной амплитудно-временной структурой, характерное, например, для сигналов ухаживания представителей *Stenobothrini* (Berger, 2008).

Энергозатратность полового поведения во многих случаях означает разнонаправленность векторов естественного и полового отборов. Этот конфликт был продемонстрирован, например, в известной работе по изучению полиморфизма формы и

размера рогов в уникальной популяции одичавших овец (Johnston et al., 2013). Здесь разнонаправленность векторов поддерживает полиморфизм: носители разных генотипов обладают разной жизнеспособностью и обратно коррелирующей с ней плодовитостью.

Конечно, не все выходящие исследования следует в русле одной из двух обозначенных выше концепций. Например, существует направление, рассматривающее эволюцию акустической коммуникации насекомых с точки зрения избегания паразитов и хищников (Nolen, Hoy, 1986; Zuk et al., 2006). В частности, известно, что громкие призывные сигналы являются отличным маяком для хищников и паразитов (Beckers, Wagner, 2012). Большой пресс паразитов может приводить к полной редукции акустических сигналов (Zuk et al., 2006). Ни одна из существующих концепций не является достаточно полной для описания всех механизмов эволюции акустической коммуникации, что означает существования пространства для формирования новых концепций, в том числе, объединяющих уже предложенные.

Как уже было замечено выше, различные типы сигналов, а также разные признаки одного типа сигналов могут эволюционировать под воздействием различных механизмов (Веденина, Шестаков, 2013; Sevastianov et al., 2023). Так, призывный сигнал демонстрирует четкую видоспецифичную структуру, выполняя, в первую очередь, функцию распознавания. Однако призывные сигналы также могут использоваться и в контексте полового отбора. Различные исследования насекомых и бесхвостых амфибий показывают, что характеристики призывного сигнала могут иметь разный уровень изменчивости. Было высказано предположение, что стабильные параметры сигнала используются для процесса распознавания, а лабильные параметры важны для внутривидовой конкуренции (Popov, Shuvalov, 1977; Gerhardt, 1991). Разная роль параметров сигналов в коммуникации может означать и разную модель эволюции. Например, можно предположить, что признаки сигналов, ограниченные морфологическими признаками, будут эволюционировать медленнее, чем признаки, зависящие от строения и характеристик нервной системы.

5 Эволюция акустических сигналов Gomphocerinae

Фундаментально, изучение акустической коммуникации можно разделить на следующие направления: 1) изучение генерирующих структур (нервная регуляция и строение звуковых органов), 2) изучение сигналов, 3) изучение анализаторов (строение

слуховых органов и функционирование слуховых анализаторов), 4) изучение поведенческих реакций.

Изучение генерирующих и анализирующих структур, механизмов генерации сигнала и функционирования слуховых анализаторов проводится путем проведения нейрофизиологических экспериментов (Elsner, 1974a; Elsner, Popov, 1978; Elsner, 1994). В последнее время для изучения механизмов генерации звука также стала использоваться виброметрия (Robillard et al., 2013; Gaiddon et al., 2023), позволяющая регистрировать микроколебания морфологических структур.

Поведенческие эксперименты позволяют изучать поведенческие реакции на акустический сигнал. Современная методика поведенческого эксперимента сформировалась в середине 20-го века, после появления статистического анализа. Поведенческие эксперименты на животных отличаются сложностью объекта (сложностью по контролю всех возможных факторов), а также небольшими выборками. С модельными организмами несколько проще – крупные научные организации содержат их в культуре в достаточно большом количестве. Примером могут служить работы по изучению поведения на *Drosophila melanogaster* (например, Belkina et al., 2021). Но при работе с немодельными организмами, для которых нет отработанной методики выращивания в лабораторных условиях, очевидно возникает множество методологических проблем, закономерно влияющих на объем выборки и достоверность получаемых результатов. В последнее время поведенческие эксперименты все больше автоматизируются с помощью компьютерных систем, что позволяет получать значительно большие объемы данных, чем раньше (Rivalan et al., 2017; Tarasova et al., 2023).

Другим хорошо разработанным направлением изучение акустической коммуникации является, собственно, анализ акустических сигналов, чему посвящена, например, монография Регга и Рейнолдса (1998). Сравнение акустических сигналов может быть более продуктивным при использовании филогенетических реконструкций в качестве основы.

Так, сравнение филогенетических реконструкций, морфологических признаков и призывных сигналов у тропических лягушек из группы видов *Physalaemus pustulosus* показало, что различные признаки сигнала эволюционируют быстрее, чем морфологические признаки (Canatella et al., 1998). В то же время, некоторые признаки акустического сигнала (несущая частота звука и строение самых элементарных звуковых единиц – пульсов) в большой степени зависят от размеров тела и особенностей строения гортани, поэтому изменения этих акустических признаков происходят, как правило, параллельно с изменениями морфологии. Наибольшей изменчивости подвержены параметры, описывающие высокие ритмические уровни сигнала (серии, фразы), и именно эти параметры в сигналах бесхвостых амфибий чаще

оказываются под действием движущего отбора (Gerhardt, Huber, 2002). Призывные сигналы бесхвостых амфибий относительно просты по своей временной структуре, содержат, как правило, один, реже два элемента, а пульсы либо сгруппированы в серии, либо издаются в виде длинной трели.

Примечательно, что примерно такую же структуру призывных сигналов можно найти у сверчков. И у амфибий, и у сверчков отмечали гомоплазию акустических сигналов, причем эти параллельные трансформации включали в себя как усложнения, так и упрощения структуры сигнала (Gerhardt, Huber, 2002; Erdtmann, Amezcuita, 2009; Robillard, Desutter-Grandcolas, 2011). В нескольких группах воробьинообразных птиц показана та же тенденция, причем иногда паттерн звукового сигнала чрезвычайно консервативен (Price, Lanyon, 2002; Price et al., 2007). Например, наложение 21 признака песни на молекулярное дерево у трупияловых птиц показало очень высокий уровень гомоплазии, средний уровень конвергенции и многочисленные эволюционные реверсии. По результатам другого исследования гипотетический предок певчих воробьиных с наибольшей вероятностью имел простое пение, а в последующей эволюции широкое распространение получали все более сложные типы пения на фоне сохранения простых (Опаев, 2020).

В 2011 г. было опубликовано сразу два исследования на Gomphocerinae, объединяющих молекулярные и акустические данные. Это работа коллектива авторов из Франции (Nattier et al., 2011) и работа Ведениной и Мюге (Vedenina, Muge, 2011). В исследовании Наттье и соавторов (Nattier et al., 2011) впервые предлагается методика параметризации акустических сигналов. Матрица из 38 признаков описывает различные параметры призывного сигнала. Авторами были рассмотрены как количественные (например, число серий в составе фразы и их длительность), так и качественные характеристики, описывающие структуру сигнала.

Следует заметить, что эта параметризация призывных сигналов саранчовых не рассматривала несущую частоту звука. Исследователи, изучающие акустические сигналы млекопитающих или птиц, непременно выделяют типы серий по несущей частоте звука (Филатова, 2004; Опаев, 2020). Для саранчовых это не актуально, так как акустические сигналы Gomphocerinae являются широкополосными, и их спектр тянется от 2 до 40 кГц, часто с двумя пиками, на 5-15 кГц и 20-40 кГц (Веденина, Жантеев, 1990; Meyer, Elsner, 1996).

Параметризация, предложенная Наттье и соавторами (Nattier et al., 2011), содержит несколько существенных особенностей. Во-первых, авторы этой работы не

рассматривают вопрос о гетерогенности фраз и серий в составе призывного сигнала, что встречается у большого числа видов в подсемействе Gomphocerinae (Ragge, Reynolds, 1998; Савицкий, 2002; Савицкий, Лекарев, 2007; Тишечкин, Бухвалова, 2009; Vedenina, Mugue, 2011). В результате для некоторых видов, например *Arcyptera fusca*, нельзя однозначно поставить то или иное значение признака по предлагаемой таблице. Кроме того, большой блок вопросов (16 пунктов) отводится описанию амплитуды сигнала; при этом совершенно не учитывается, что амплитуда сигнала сильно зависит от записывающей аппаратуры. С другой стороны, в этой работе авторы приводят масштабные исследования эволюции призывного сигнала на основании алгоритмов ACCTAN и DELTRAN, что является интересной и перспективной задачей.

Веденина и Мюге (Vedenina, Mugue, 2011) также использовали сравнение филогенетической реконструкции с акустической коммуникацией. При этом противопоставлялись две различные стратегии выбора полового партнера, с простым ухаживанием (сигнал ухаживания не отличается от призывного сигнала) и со сложным ухаживанием (сигнал ухаживания сложнее призывного сигнала). Было показано, что в отдельных группах (триба Stenobothrini, группа видов *Chorthippus albomarginatus*) виды со сложным ухаживанием являются очень молодыми (дистанции составили менее 1%), тогда как для давно разошедшихся видов характерны простые сигналы ухаживания.

Вопрос усложнения строения сигналов является одним из самых концептуально интересных с точки зрения эволюции. Кажется логичным, что эволюция сигналов должна была начинаться с наиболее простого паттерна и дальше идти по пути усложнения. Так, было высказано предположение (von Helversen, von Helversen, 1994), что наиболее примитивный сигнал Gomphocerinae генерировался плавными движениями ног вверх и вниз. Авторы рассматривали эволюцию призывного сигнала как линейную и постепенную. Однако эта модель эволюции сигнала не имела филогенетического контекста. Веденина и Мюге (2011) сравнили молекулярное филогенетическое дерево с распределением сложности рисунка песни и поведения ухаживания. Они поддержали гипотезу Хелверсенов о постепенном увеличении сложности сигнала и, согласно их выводам, сигнал ухаживания Gomphocerinae усложнялся в процессе эволюции. При этом сложное поведение ухаживания у Gomphocerinae развивалось независимо и конвергентно и основной движущей силой быстрого видообразования в этом подсемействе был половой отбор. Майер с соавторами (2010) пришли к аналогичным выводам, подчеркнув, что эволюция сложных видоспецифичных сигналов способствовала независимой дивергенции разных групп. Напротив, Наттье с соавторами (Nattier et al., 2011) не обнаружили

явной тенденции к увеличению сложности и утверждали, что эволюция призывного сигнала Gomphocerinae включала множество параллельных преобразований, включая обратные.

6 Эволюция мультимодальных сигналов

Коммуникация животных редко ограничивается обменом сигналами только одной модальности. Использование двух и более каналов передачи информации известно как мультимодальная коммуникация. Мультимодальные предкопуляционные сигналы могут быть комбинацией акустических и визуальных сигналов, например, у птиц (e.g., Williams, 2001; Dalziel et al., 2013; Ullrich et al., 2016), амфибий (Halfwerk et al., 2019) и рыб (Estramil et al., 2014; de Jong et al., 2018). Многие виды пауков имеют визуально-вибрационные сигналы ухаживания (Wignall, Herberstein, 2013; Girard et al., 2015; Kozak, Uetz, 2016). Сигналы плодовых мушек *Drosophila* включают визуальные, акустические, вибрационные, тактильные и химические компоненты (e.g., Spieth, 1974; Ewing, 1983; Markow, O'Grady, 2005; Colyott et al., 2016). Множественные сигналы могут взаимодействовать друг с другом, и понимание эволюционных факторов, влияющих на эти сигналы, требует тщательного изучения этих взаимодействий (Groot et al., 2021).

При рассмотрении коммуникации обычно различают дальние и близкие сигналы. Основная функция дальних сигналов (например, акустических или химических) заключается в привлечении и локализации конспецифического партнера на расстоянии, что требует устойчивости сигналов к шуму. В таком случае используется только одна модальность. Другое дело сигналы близкого действия (особенно сигналы ухаживания), которые также могут использоваться для привлечения конспецифического партнера, но могут выполнять одновременно и другие функции, как уже рассматривалось выше. И, действительно, ухаживание часто включает в себя сигналы как минимум двух сенсорных модальностей (Mitoyen et al., 2019). Однако теоретических и экспериментальных работ по мультимодальным сигналам ухаживания все еще относительно мало, а большая часть исследований сосредоточена на отдельных компонентах ухаживания.

Акустический компонент является доминирующим в коммуникации Прямокрылых. Однако не сложно обнаружить, что ухаживание самых различных таксонов включает обмен сигналами нескольких модальностей. Ухаживание кузнечиков сочетает тактильные и химические компоненты (e.g., Gwynne, 2001; Wulff et al., 2017), тогда как сверчки используют не только акустические, но и вибрационные, тактильные и

химические сигналы (e.g., Balakrishnan, Pollack, 1997; Simmons et al., 2013; Vedenina, Shestakov, 2018). Так же как и у Gomphocerinae, сигнал ухаживания у сверчков часто сложнее, чем призывный сигнал, хотя все равно включает не более двух звуковых элементов (e.g., Elsner, Porov, 1978). Gomphocerinae обладают наиболее сложным ухаживанием среди Прямокрылых с точки зрения количества компонентов сигналов и сенсорных модальностей (e.g., Otte, 1970; Ragge, Reynolds, 1998; von Helversen, von Helversen, 1994).

На данный момент известно только два исследования эволюции ухаживания в пределах Gomphocerinae. Бергер (Berger, 2008) проанализировал сигналы ухаживания, включая визуальные демонстрации у представителей рода *Stenobothrus*, опираясь на парсимониальный анализ сигналов и не используя филогенетические данные. Бергер разработал классификацию звуковых элементов сигнала ухаживания *Stenobothrus*, а также собрал имеющиеся сведения о визуальных демонстрациях. Однако его реконструкция не опиралась на филогенетические данные и включала ограниченное число таксонов, что делает ее отчасти недостоверной.

Натъе с соавторами (2011) изучали только акустическую модальность ухаживания Gomphocerinae и не анализировали визуальную компоненту вообще. Сравнивая призывные сигналы и сигналы ухаживания, авторы предположили существование баланса между сложностью призывных сигналов и сигналов ухаживания, что приводит к эволюции двух стратегий поиска полового партнера. Первая стратегия подразумевает более раннее (удаленное) распознавание конспецифичности потенциального партнера; такая стратегия была предложена как типичная для видов со сложным призывным сигналом и слабо развитым ухаживанием. Вторая стратегия предполагает недостаточную эффективность призывного сигнала для распознавания конспецифичности потенциального партнера, что характерно для видов с простыми призывными сигналами, но хорошо развитыми и резко отличающимися сигналами ухаживания. Вторая стратегия имеет очевидные недостатки, так как самка не может распознать конспецифического самца на расстоянии и должна приблизиться к самцу для окончательного распознавания во время ухаживания, что требует дополнительных затрат времени и энергии. Однако авторы не рассматривали визуальную компоненту сигнала ухаживания, поэтому сравнить суммарную сложность двух типов сигнала и утверждать наличия баланса между ними представляется необоснованным.

7 Реконструкция предкового состояния признаков и филогенетический сигнал

Метод реконструкции предкового состояния (ancestral state reconstruction) основан на допущении, что можно смоделировать вероятные начальные (характерные для гипотетического

предка) состояния признаков, если они известны для современных представителей изучаемой группы. Результатом анализа для количественных признаков является гипотетическое среднее значение признака в конкретном узле и его доверительный интервал, для признаков качественных – вероятность того или другого состояния признака в конкретном узле (Felsenstein, 1973; Pagel, 1994; Schluter et al. 1997). Метод использует Броуновскую модель эволюции признаков, оценкой которой служит максимальное правдоподобие (Felsenstein, 1973; Schluter et al. 1997).

Этот метод используется для реконструкции любых признаков, не обязательно связанных с акустической коммуникацией. Например, изучение эволюции фенотипической пластичности, зависимой от плотности, в роде *Schistocerca* (Cyrtacanthacridinae, Acrididae) дало неожиданный результат о первичности полиморфизма для этой группы и возможности его редукции (Song et al., 2017). Метод используется и для анализа хромосомных перестроек, в качестве примера можно привести группу видов *Dichroplus elongatus* (Orthoptera, Melanoplinae) (Castillo et al., 2017).

Сонг с соавторами (2020) попытались выяснить, как эволюционировали системы генерации звука и слуховые органы, и как это повлияло на диверсификацию Прямокрылых. Они показали, что в подотряде Ensifera крыловая стридуляция и тимпанальные органы коэволюционировали, тогда как в подотряде Caelifera тимпанальные органы сначала появились в другом контексте, а уже после были задействованы в половом поведении, когда эволюционировали звуковые органы.

Реконструкция предкового состояния активно используется при изучении эволюции сигналов Ensifera. Фредерик и Шуль (2016) реконструировали эволюционную историю трех признаков сигналов 17 видов *Neoconocephalus*. Была рассмотрена не только независимая эволюция признаков, но также возможность скоррелированных изменений (Frederick, Schul, 2016). Анализ путей эволюции сигнала предположил, что вероятный предковый сигнал представлял собой непрерывную трель, состоящую из одиночных пульсов, повторяющихся с высокой частотой пульсов. Примечательно, что авторы не нашли доказательств скоррелированной эволюции среди трех признаков песни. Другой пример применения метода – масштабная работа китайских исследователей, изучавших эволюцию тональных звуковых сигналов на базе полных митохондриальных геномов разных представителей длинноусых прямокрылых (Li et al., 2018). Анализ показал, что сигнал эволюционировал от низкочастотных тональных сигналов к высокочастотным широкополосным сигналам и к разнообразию вариантов.

Реконструкция 35 акустических признаков в сверчков Eneopterinae показал независимую эволюцию этих признаков, хотя некоторые из них зависели от строения излучающих структур (Robillard, Desutter-Grandcolas, 2011).

Филогенетический сигнал показывает наличие или отсутствие тенденции у близких видов иметь более сходные значения данного параметра, по сравнению со случайно взятым видом из анализируемой совокупности. По сути, он описывает филогенетическую «стабильность» признака (Blomberg et al., 2003): сильный сигнал (близкий к единице) говорит об эволюционной инертности (близкие виды похожи), а слабый (или его отсутствие) – о лабильности (близкие виды могут заметно различаться). Метод расчета филогенетического сигнала является еще достаточно молодым, но уже вошел в практику исследователей, изучающих эволюцию признаков и их применимость для таксономии. Важная работа в этом направлении на насекомых – работа исследователей из лаборатории Сонга (The Song Laboratory of Insect Systematics and Evolution), сравнивающая филогенетические сигналы генитальных и других морфологических признаков на материале различных отрядов насекомых (Song, Bucheli, 2010). Используется этот метод и в актуальных систематических работах по саранчовым (Song et al., 2018; Song et al., 2020).

Многие признаки спаривания, изученные у различных животных, показали высокий филогенетический сигнал. Например, анализ 32 признаков сигналов птиц Оропендол (*Psarocolius*) показал, что большинство из них являются эволюционно консервативными (Price, Lanyon, 2002). Лабильными оказались параметры, связанные с несущей частотой и длительностью пауз. Высокий филогенетический сигнал был также обнаружен для 18 признаков сигналов лягушек Dendrobatidae (Erdtmann, Amezcuita, 2009). Однако эти признаки несколько различались по своему филогенетическому сигналу. Более низкий филогенетический сигнал числа пульсов по сравнению с длительностью пульсов может означать, что число пульсов играет более важную роль в выборе партнера, чем длительность импульсов, и поэтому должно быть более эволюционно лабильным.

8 Унитарная и атомизированная эволюция сигнала

Согласно Роу (1999), существует континуум того, как животные могут воспринимать составные стимулы: от сигнала как цельной сущности до набора независимых параметров. Следовательно, сигналы эволюционируют как один сложный унитарный признак (гипотеза унитарной эволюции), включающий синергетическую функцию всего сигнала, или все

компоненты сигналов эволюционируют независимо (гипотеза атомизированной эволюции, Robillard, Desutter-Grandcolas 2011).

Pou (1999) утверждал, что в континууме реальных данных есть примеры, соответствующие обеим гипотезам, хотя документировал большинство доказательств в пользу унитарной концепции. Одни исследования показывают, что сигналы эволюционируют как целый признак (Heller, 1990; Harrison, Bogdanowicz, 1995; Huang et al., 2000), а другие исследования на Ensifera (например, Shaw, Herlichy, 2000; Olvido, Wagner, 2004; Robillard, Desutter-Grandcolas, 2011; Frederick, Schul, 2016) поддерживают гипотезу атомизированной эволюции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1 Анализ акустических сигналов

Библиотека призывных сигналов и сигналов ухаживания саранчовых отбиралась из архива данных Ведениной В.Ю. в ИППИ РАН, собранных за период с 1988-го по 2016-й год, а в период с 2017-го по 2024-й год пополнялась при участии автора. Для получения данных для ряда малоизученных видов организовывались экспедиции: за время работы было проведено 12 экспедиций в Поволжье, на территории Казахстана и на Алтае.

Полевые записи сигналов, сделанные до 2016-го года, производились с помощью: микрофона Sony F-V610 или микрофона Audio-technica ATR55 и кассетного магнитофона «Электроника-302-1» (верхняя граница частот 14 кГц) или рекордера Sharp MD-MT190H (частота дискретизации 44.1 кГц). Аналого-цифровое преобразование сигналов осуществлялось с помощью АЦП L-305 (L-Card Ltd., Россия). В период с 2017-й по 2023-й год, запись сигналов в полевых условиях проводилась с помощью микрофонов Fujimi BY-VM190P и Boya BY-VM3032 и диктофона Ritmix RR-980 или фотокамер Canon EOS 500D, Canon EOS 80D или видеокамеры Sony HDR-CX 260E с диапазоном воспринимаемых частот 20-20000 Гц. Температура окружающего воздуха вблизи поющего самца в поле составляла 30–40°C.

Большинство записей, взятых из библиотеки Ведениной В.Ю., а также записанных в ходе настоящей работы в лабораторных условиях, включали в себя не только регистрацию звукового сигнала, но и запись траекторий движений ног, которая производилась с помощью уникальной оптико-электронной установки (von Helversen, Elsner, 1977; Hedwig, 2000). Небольшие части отражающей фольги приклеивались к дистальной части задних бедер самца, и две оптоэлектронные камеры фокусировались на отражающих свет поверхности. Каждая камера оснащена позиционно-чувствительным фотодиодом, который преобразовывал восходящие и нисходящие движения задних ног в выходное напряжение. Звуковые сигналы записывались с помощью ультразвукового микрофона (капсюль ½ inch модели Bruel, Kjaer 4191, усилитель Bruel, Kjaer 2690; Brüel, Kjaer, Nærum, Denmark) с диапазоном воспринимаемых частот 3 Гц – 40 кГц. Сигналы фотодатчиков вместе с сигналом оцифровались с помощью сделанной на заказ АЦП-карты, подключенной к компьютеру. Частота оцифровки звуковых сигналов составляла 100 кГц, движений ног – 3125 Гц. Для записи использовалось специально разработанное для АЦП-карты программное обеспечение.

Для записи призывных сигналов использовался изолированный самец. Для записи сигналов ухаживания к самцу помещали самку. В обоих случаях, использовалось специальное освещение и нагрев для обеспечения в помещении повышенной температуры. Полученные

сигналы обрабатывались в программах Turbolab 4.0 (Bressner Technology, Gröbenzell, Germany) и Cool Edit Pro 2.1 (Syntrillium, Seattle, WA) с измерением параметров амплитудно-временного паттерна. Сведения о локациях сбора особей, использованных для записи призывных сигналов и сигналов ухаживания даны в Приложения 1 и 2, соответственно. Для части видов использовались литературные данные. Работа с параметризацией сигналов, разработанной в ходе исследования, обсуждается в главе 2 Результаты.

2 Анализ ритуалов ухаживания

Дополнительно к записям акустических сигналов, сигналы ухаживания анализировались с помощью видеозаписей. Для этого поведение регистрировали видеокамерой Sony HDR-CX 260E и фотокамерами Canon EOS 500D и Canon EOS 80D с использованием указанных выше микрофонов. Видеозапись ритуалов ухаживания осуществлялась как в полевых условиях при обнаружении ухаживающего самца, так и в лабораторных, аналогично записи акустических сигналов. Видеозаписи обрабатывались с помощью различных программ, включая VirtualDub и Magix Vegas Pro. Для части видов использовались литературные данные.

3 Филогенетический анализ

Образцы для филогенетического анализа

Образцы для получения молекулярных данных собирались в ходе экспедиций, организованных в период с 2016–2021 год, были предоставлены Ведениной В. Ю. из сборов 1988–2012 года, брались из музейных коллекций ЗИН МГУ (г. Москва), а также были предоставлены коллегами (Хоакином Ортего, Испания и Оливером Хавличеком, Швейцария). Всего для выделения ДНК использовалось 207 образцов 90 видов. Образцы, собранные в ходе экспедиций, помещались в 96% этанол. В случае музейных коллекций использовались сухие образцы. Во всех случаях, для выделения использовался фрагмент заднего бедра около 10–20 мг весом.

Основная часть работы по выделению и секвенированию ДНК в рамках настоящей работы была проведена в 2021-2022-м году при сотрудничестве с доктором естественных наук Оливером Хавличеком на базе Института изучения изменения биоразнообразия им. Лейбница (Leibniz Institute for the Analysis of Biodiversity Change, Hamburg, Germany). Также использовались данные, полученные в ходе работы в 2017–2020 годах при сотрудничестве с д.б.н. Неретиной Татьяной Владимировной на базе Лаборатории молекулярной биологии на

Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова (ББС МГУ), а также лаборатории Эволюционной геномики Факультета Биоинформатики и Биоинженерии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ФББ МГУ). Кроме того, использовались последовательности из GenBank (NCBI nucleotide).

Выделение ДНК

Во время работы в 2017-2020-м годах для выделения ДНК использовался набор Diatom™ DNAPrep 100. Все процедуры по переносу осуществлялись автоматическими пипетками и стерильными носиками. Перед выделением проводилось приготовления рабочего солевого буфера: 10-кратный солевой буфер из набора объемом 1 мл переносился в фалькон, доводился бидистиллированной водой до метки 10 мл и 96% этанолом до метки 30 мл, перемешивался. Готовый рабочий раствор солевого буфера хранился в герметично закрытой колбе при температуре 4°C. Далее в эппендорф объемом 1.5 мл помещали фрагмент бедра, к которому добавляли 400 мкл лизирующего реагента. Фрагмент отделялся от ноги стерильными пинцетами. Затем стерильным пестиком ткань бедра аккуратными движениями повреждалась до отделения хитиновой кутикулы от мышц. Кутикула на пестике удалялась из пробы.

Содержимое эппендорфа перемешивалось путем переворачивания 5-10 раз и помещалось на термостат с температурой 65° на 40-50 минут в случае спиртовых образцов и на срок не менее 10 часов для сухих образцов. Во всех случаях смесь после термостатирования содержала нелизированные части кутикулы. Поэтому далее пробирки центрифугировали в течение 10 секунд при 5000 g, и прозрачный супернатант переносился в чистую пробирку.

В полученную пробирку добавляли 20 мкл суспензии Nucleos™, отбравшиеся после интенсивного встряхивания на вортексе. Далее пробирки перемешивались на ротаторе (10-20 об/мин) в течение 10 минут. Затем проводилось центрифугирование пробы 10 секунд при 5000 g. После этого аккуратно, не задевая осадка, удаляли супернатант с помощью водоструйного насоса. К осадку добавлялось 200 мкл лизирующего реагента, далее смесь интенсивно встряхивалась на вортексе до гомогенного состояния, после чего вносили 500 мл рабочего солевого буфера и снова встряхивали и центрифугировали (10 сек при 5000 g), супернатант удаляли водоструйным насосом. Дважды повторялась отмывка солевым буфером с удалением супернатанта.

Оставшийся осадок, содержащий суспензию Nucleos и ДНК, просушивали на термостате при температуре 65°C в течение 10-20 минут до полного высыхания. Затем в пробирку

вносилось 100 мкл ExtraGenE, смесь суспендировалась на вортексе до получения гомогенной смеси. Пробу термостатировали при 65°C 4-5 минут, после чего центрифугировали 1 минуту при 10000 g. Полученный супернатант, содержащий ДНК, переносился в чистую пробирку. Выделенная ДНК хранилась при -20°C.

На втором этапе работы, в 2021-2022-м году выделение осуществлялось с использованием модифицированного “High-salt DNA protocol” (Paxton, 1999). В случае спиртового материала этанол удалялся при помощи адсорбирующего материала. В эппендорф объемом 1.5 мл добавлялось 350 мкл SET-буфера и 15.5 мкл 25% SDS. Аналогично описанному ранее, часть заднего бедра с помощью стерильных пинцетов и лезвий разделялась на кутикулу и мышцу. Мышечные ткани помещались в эппендорф и растирались пестиком. Затем в пробы добавлялось 10 мкл Протеиназы К (20 мг/мл). Проба перемешивалась на вортексе и инкубировалась при 55°C в течение как минимум 2 часов при перемешивании (300 rpm).

После инкубации к пробе добавлялось 275 мкл 6M NaCl, затем проба перемешивалась на вортексе в течении 10 секунд и центрифугировалась при 13000 rpm/15000g в течении 10 минут. Во время центрифугирования готовились новые эппендорфы, в которые помещалось 150 мкл 0.01M Tris (ph 8.0). После центрифугирования приблизительно 550 мкл супернатанта перемещалось в новый эппендорф, содержащий Tris. В эппендорф добавлялось 800 мкл 99% изопропанола (-20°C), после чего проба хранилась в течение ночи при -20°C.

На следующий день проба центрифугировалась при 10500 rpm/10000 g в течение 15 минут. Изопропанол сливался, добавлялось 1 мл 70% EtOH (-20°C). Проба центрифугировалась при 10500 rpm/10000 g в течение 8 минут. Этанол сливался, остатки удалялись с помощью вакуумного осушителя (10 минут, 45°C). Высушенная пеллета ДНК растворялась в 50-100 мкл ddH₂O, и оставлялась на шейкере в течение ночи.

Выделенная ДНК хранилась при -20°C. Количество двухцепочечной геномной ДНК оценивалось с помощью флуориметра Qubit v.3.0 (Thermo Scientific) с использованием набора QuDye BR для определения количества двухцепочечной ДНК.

Полимеразная цепная реакция (PCR)

Для амплификации ДНК использована Taq ДНК-полимераза и праймеры: 1) j9 LCO-HCO и LCO-HCO 1490-2198 для COI (Folmer, 1994), 2) mtd26/mtd28 + CB9/CB10 для cytB (Simon et al., 1994, Chapco et al., 1997), 3) ITS1A/ITS1D для ITS1 (Parkin, 2004), 4) 2A_5/2B_5 для ITS2 (Porter, Collins, 1991; Walton et al., 1999). Амплификация COI проводилась по следующей программе: 1 цикл 95°C/30 секунд; 35 циклов (95°C/15 секунд, 55°C/15 секунд, 72°C/30 секунд);

1 цикл 72°C/5 минут. Амплификация CytB проводилась по следующей программе: 1 цикл 95°C/5 минут; 35 циклов (94°C/1 минута, 54°C/1 минута, 72°C/1.5 минуты); 1 цикл 72°C/5 минут. Амплификация ITS1 проводилась по следующей программе: 1 цикл 94°C/3 минуты; 35 циклов (94°C/30 секунд, 57.5°C/45 секунд, 72°C/1 минута); 1 цикл 72°C /5 минут. Амплификация ITS2 проводилась по следующей программе: 1 цикл 95°C/5 минут; 35 циклов (95°C/30 секунд, 55°C/45 секунд, 72°C/1 минута); 1 цикл 72°C/5 минут.

Качество полученных продуктов оценивалось методом гель-электрофореза в 1% агарозном геле. Очистка амплифицированной ДНК проводилась с использованием Exonuclease I и Fast AP. Основная часть работы по секвенированию проводилась компанией MacroGen Europe B.V (Амстердам, Нидерланды).

Обработка прочтений

Сборка последовательностей из полученных фрагментов осуществлялась в программах CodonCode Aligner (версии 6.0–8.1), и BioEdit (версии 4.5–7.1). Полученные последовательности выравнивались алгоритмом MUSCLE в пакете программ MEGA (версия 11.0.13).

Построение филогенетических реконструкций

Поиск лучшей модели для реконструкции филогенетических отношений проводился в программе MEGA, с использованием байесовского информационного критерия (BIC, Schwarz, 1978). Филогенетические деревья были реконструированы на основе методов байесовского анализа (MCMC) с использованием BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018). Программа BEAUti v1.10.4 использовалась для генерации XML-файлов и настроек анализа. Модель GTR+G(5)+I была применена для COI и cytB, модель JC+G(5)+I была применена для ITS1, и JC+G(5) – для ITS2. Разделение на позиции кодонов использовалось для генов COI и cytB из-за различных результатов теста модели для первой, второй и третьей позиций кодонов. Для COI и cytB параметры скорости замен, модель гетерогенности скорости и базовые частоты по позициям кодонов рассчитывались независимо. Параметры R, I и G были взяты из расчетов моделей замен, сделанных в программе MEGA.

Мы использовали модель “Random local clock” для оценки времени дивергенции. Оценки времени жизни общего предка для ряда узлов были взяты из литературных данных (Hawltischek et al., 2022): (1) разделение линий, включающих *Locusta* и Gomphocerinae, 37.9±1.6 млн лет назад, (2) разделение между трибами Gomphocerini и Stenobothrini, 13.7±1.6 млн лет

назад, (3) разделение линий, включающих *Euchorthippus declivus* и *Euthystira brachyptera*, 12.8 ± 1.6 млн лет назад, (4) разделение между под родами *Chorthippus (Glyptobothrus)* и *Chorthippus (Chorthippus)* 6.4 ± 0.9 млн лет назад, (5) разделение между родами *Omocestus* и *Stenobothrus* 6.1 ± 1.0 млн лет назад и (6) разделение линий, включающих *Ch. dorsatus* и *Ch. albomarginatus* 4.0 ± 0.6 млн лет назад. BEAST анализ запускался на 24 миллиона поколений с выборкой каждые 2000 поколений. Сходимость параметров оценивалась с помощью Tracer v.1.7.1 (Rambaut et al., 2018), проверкой стабильности кривой логарифмического правдоподобия. TreeAnnotator v1.10.4 использовался для вычисления консенсусного дерева и оценки апостериорных вероятностей (PP) и 95%-ного доверительного интервала (CI) времени расхождения. Информация об образцах, для которых отсеквенированы последовательности различных маркеров использовались для филогенетических реконструкций, дана в Приложении 3.

4 Преобразование филогенетического дерева

Полученная филогенетическая реконструкция далее использовалась для анализа призывных сигналов и сигналов ухаживания (см. главу 3 и 4). Однако часть представителей подсемейства Gomphocerinae обладает призывным сигналом, содержащим фразы и/или серии двух типов. В таком случае, если мы хотим анализировать эволюционную историю акустических сигналов, мы вынуждены рассматривать эволюцию обоих типов серии. Для этого на дерево принудительно вносился дополнительный узел, обозначающий расхождение эволюционной истории двух типов серии. Предположительно, сигнал общего предка рассматриваемой группы включал только один тип серии (дальнейшие результаты реконструкции это подтвердили). Исходя из этого, мы принимаем, что где-то ранее в эволюционной истории вида, произошла «дупликация» по аналогии с реконструкциями генеалогии генов и белков. В связи с отсутствием информации о возможном времени такого удвоения дистанции новых ветвей рассчитывались тривиальным образом (Рисунок 3).

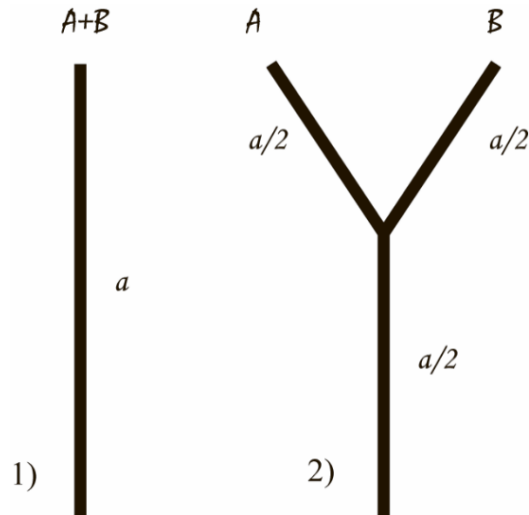


Рисунок 3. 1) Исходная ветвь, полученная на основе молекулярных данных, включающая ветвь A+B – вид, в призывных сигналах которого содержится два типа серий; 2) полученная после преобразований ветвь, содержащая узел, в котором расходится эволюционная история двух типов серий. а – дистанция.

В случае таксонов, для которых было показано существование двух типов фраз или серий как предковое состояние признака (Sevastianov et. al, 2023), аналогичная операция была проведена со всей группой (Рисунок 4). Таким образом, полученное дерево становится реконструкцией «родственных связей» структурных уровней призывного сигнала. Один вариант топологии использовался для реконструкции признаков фраз, и другой – для реконструкции типов серий.

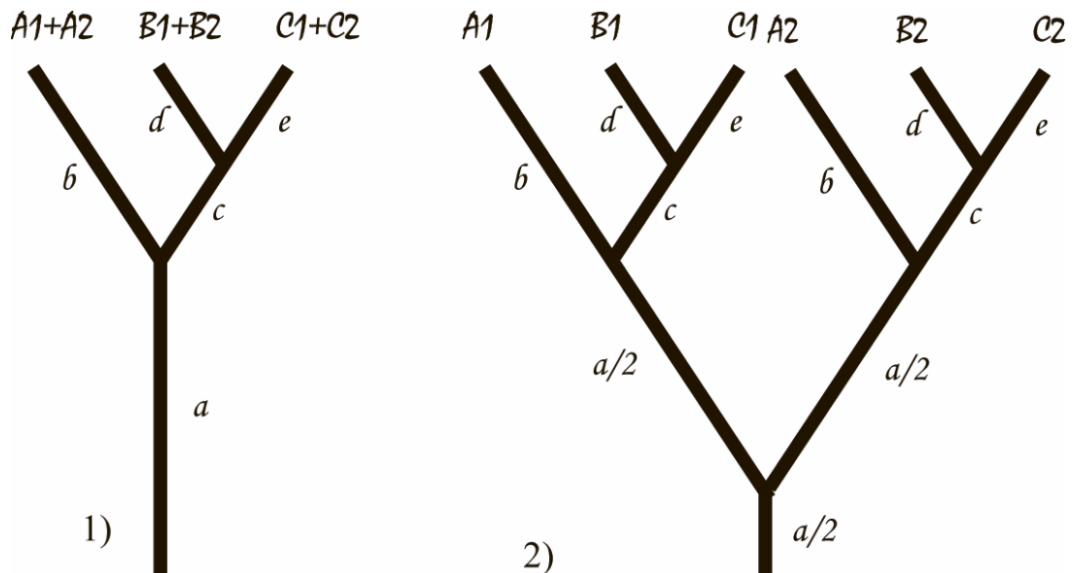


Рисунок 4. 1) Исходная ветвь, содержащая три вида с одинаковой структурой фраз, состоящих из серий двух типов, где строго прослеживается гомология; 2) полученная после преобразований ветвь, содержащая узел, в котором расходится эволюционная история двух типов серий. а, b, c, d, e – дистанции.

5 Оценка филогенетического сигнала

Филогенетический сигнал показывает наличие или отсутствие у близких видов тенденции иметь более сходные значения данного параметра, по сравнению со случайно взятым видом из анализируемой совокупности. По сути, он описывает филогенетическую «стабильность» признака (Blomberg et al., 2003): сильный сигнал (около единицы) говорит об эволюционной инертности (близкие виды похожи), а слабый (или его отсутствие) – о лабильности (близкие виды могут заметно различаться). В качестве филогенетического сигнала мы использовали лямбду Пэйджэла (Pagel's λ), которая считается (Münkemüller et al., 2012) одним из лучших показателей в рамках Броуновской модели эволюции признаков. Филогенетический сигнал рассчитывается в таком случае одинаково как для количественных, так и для качественных признаков (Pagel, 1999). Мы использовали реализацию этого метода в пакете phytools 2.3–0 (Revell, 2024) в среде программирования R (версия 4.4.1). Результат анализа для каждого признака включал значение λ , которое варьировалось от 0 до 1, и p-значение.

6 Реконструкция предкового состояния признаков

Метод реконструкции предкового состояния (ancestral state reconstruction) основан на допущении, что можно смоделировать вероятные начальные (характерные для гипотетического предка) состояния признаков, если они известны для современных представителей изучаемой группы. Результатом анализа для количественных признаков является гипотетическое среднее значение признака в конкретном узле и его доверительный интервал, для признаков качественных – вероятность того или другого состояния признака в конкретном узле (Felsenstein, 1973; Pagel, 1994; Schluter et al. 1997).

Мы использовали реализацию этого метода в пакете phytools 2.3-0 (Revell, 2024) в среде программирования R (версия 4.4.1). Для всех признаков принимался параметр “marginal = FALSE”. Это означает, что каждый узел на дереве реконструируется с учетом всей имеющейся информации: не только значения признака в дочерних узлах принимается во внимание, но и частота встречаемости конкретных состояний признака на всем дереве. Математические основы метода подробно раскрываются в работе “Inferring Phylogenies” (Felsenstein, 2004).

Всего для данных нашего типа возможно использование трех модификаций модели эволюционных преобразований. Модель ‘ER’ (equal rates) означает, что скорость любого эволюционного преобразования считается равной. Модель ‘SYM’ (symmetric) означает, что для каждой пары состояний признака скорость преобразований в одну и другую сторону равна.

Модель 'ARD' (all rates different) означает, что все возможные переходы между состояниями признаков различаются по своей скорости (Pagel, 1994).

Результатом реконструкции предкового состояния признаков являются несколько значений. Для любых признаков это оценка скорости изменения признака и стандартная ошибка скорости. Кроме того, для оценки разброса количественных значений признаков используется 95% доверительный интервал. Для качественных признаков алгоритм вычислял вероятность каждого состояния признака для каждого узла дерева. Успешность реконструкции зависела от стандартных ошибок скорости изменения. Если стандартные ошибки по модулю были ниже оценки скорости перехода, реконструкция была в основном успешной. В противном случае алгоритм не мог надежно определить предковое состояние признака в большинстве узлов дерева. Результаты анализа преобразовывались в филогенетическое дерево с круговыми диаграммами в узлах дерева, показывающими вероятности для всех значений признака.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 1. Филогенетическая реконструкция подсемейства Gomphocerinae

1.1 Результаты филогенетической реконструкции

Для построения филогенетической реконструкции (Рисунок 5) были использованы данные по четырем филогенетическим маркерам (COI, cytB, ITS1, ITS2) и метод МСМС, реализованный в программе BEAST. Данные о последовательностях, использованных для финальной филогенетической реконструкции, приведены в таблице 1. Информация об образцах, для которых отсековированные последовательности различных маркеров использовались для филогенетических реконструкций, дана в приложение 3.

Часть последовательностей была взята из Genbank (NCBI nucleotide), в первую очередь, по митохондриальным маркерам, для которых последовательности уже были доступны для большинства видов в нашей выборки. Последовательности, полученные автором и вошедшие в итоговые выравнивания, составили 16 из 83 последовательностей по COI, 35 из 71 по cytB, 15 из 21 по ITS1, 61 из 75 по ITS2. Полученные в ходе работы последовательности также были загружены в Genbank (NCBI nucleotide) и имеют Accession №: ON828414 – ON828422, ON834478 – ON834480, ON834513 – ON834522, ON834542 – ON834545, ON843464 – ON843491, ON843624 – ON843625 (полученные в период с 2017-й по 2020-й год), PP177426 – PP177427, PP177431 – PP177435, PP190403 – PP190408, PQ223757 – PQ223763, PQ230769 – PQ230792, PQ232026, PQ238904, PQ247224, PQ247225 (полученные в период с 2021-го по 2024-й год). Всего в нашу выборку вошло 85 видов Gomphocerinae (250 последовательностей). В качестве внешней группы использовались последовательности *Locusta migratoria* – представителя сестринского подсемейства Oedipodinae.

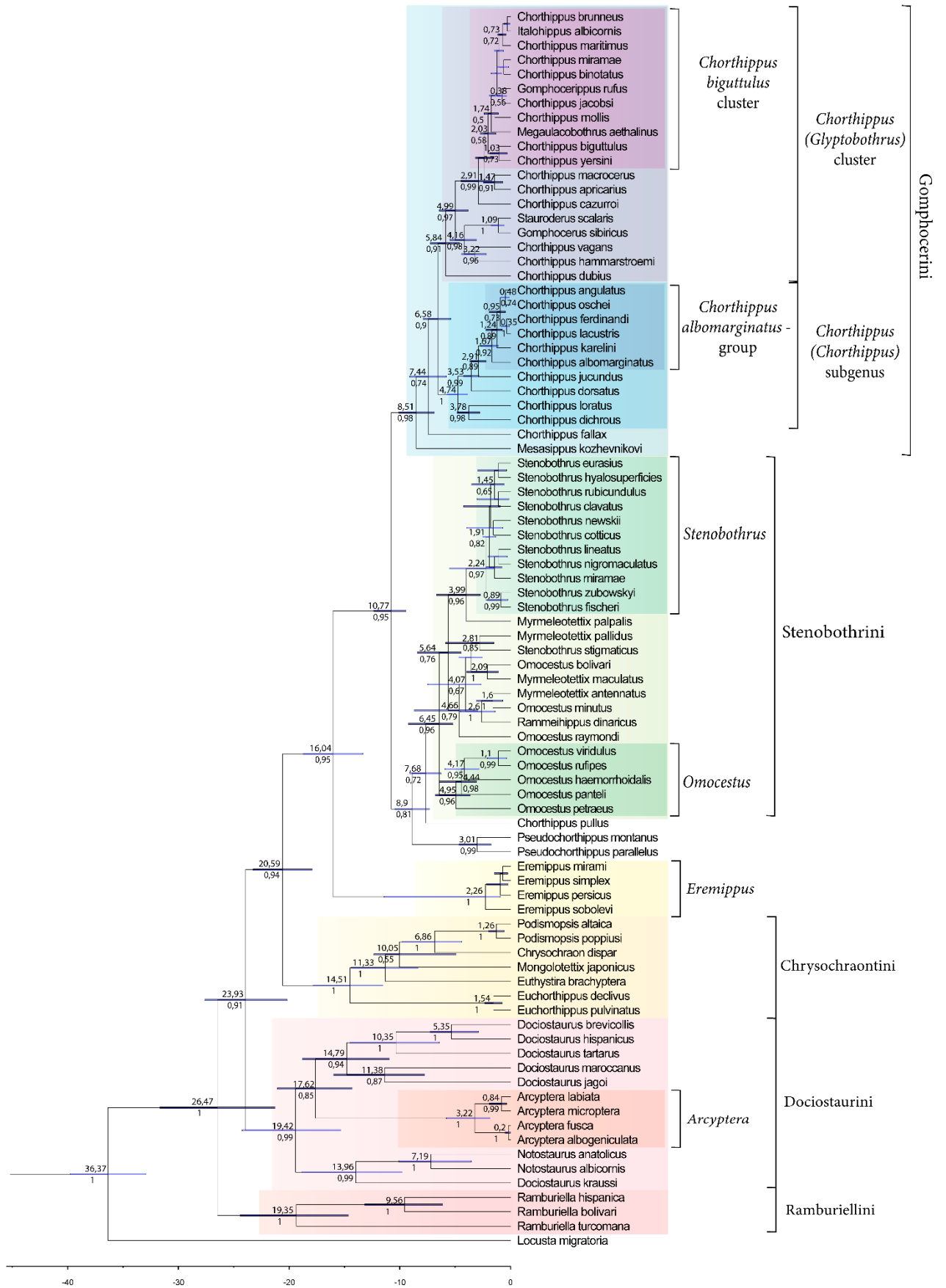


Рисунок 5. Филогенетическая реконструкция для 85 видов Gomphocerinae, полученная методом байесовского анализа (BEAST) на основе последовательностей четырех маркеров (COI, 609 п.н.; cytB, 644 п.н.; ITS1, 680 п.н.; ITS2, 346 п.н.). Числа над узлами – оценка времени жизни общего предка (в млн. лет), для которого также приведен 95% доверительный интервал. Числа под узлами – значения апостериорной вероятности для реконструированного узла. Монофилетические таксоны отмечены справа. В нижней части рисунка приведена шкала в млн. лет.

Таблица 1. Список последовательностей, использованных для филогенетической реконструкции.

Список видов	Accession № (NCBI nucleotide)			
	COI	cytB	ITS1	ITS2
<i>Arcyptera albogeniculata</i> Ikonnikov, 1911	KX272721	-	-	KX289543
<i>Arcyptera fusca</i> (Pallas, 1773)	KC261388	JN167864	-	ON843464
<i>Arcyptera labiata</i> (Brullé, 1832)	MN907784	PQ268633	-	PQ230791
<i>Arcyptera microptera</i> (Fischer von Waldheim, 1833)	KR005928	PQ268614	-	PQ223757
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer, 1773)	HQ738923	JQ996593	-	PQ230774
<i>Chorthippus angulatus</i> (Tarbinsky, 1927)	-	PQ268631	-	PQ230789
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus, 1758)	AY738351	JQ996619	ON834513	ON834513
<i>Chorthippus biguttulus</i> (Linnaeus, 1758)	AY738349	JQ996605	ON834479	PQ230788
<i>Chorthippus binotatus</i> (Charpentier, 1825)	KC480255	JN187524	-	PQ230769
<i>Chorthippus brunneus</i> (Thunberg, 1815)	HQ955719	PQ268609	-	PQ230773
<i>Chorthippus cazurroi</i> (Bolívar, 1898)	MH271324	-	-	-
<i>Chorthippus dichrous</i> (Eversmann, 1859)	AY738354	AY738376	-	ON843471
<i>Chorthippus dorsatus</i> (Zetterstedt, 1821)	HQ955721	-	ON834514	ON834514
<i>Chorthippus dubius</i> (Zubovskii, 1898)	-	PQ268628	-	ON843472
<i>Chorthippus fallax</i> (Zubovskii, 1900)	ON422280	-	ON834478	KX289550
<i>Chorthippus ferdinandi</i> Vedenina, von Helversen, 2009	HQ738931	PQ268604	-	-
<i>Chorthippus hammarstroemi</i> (Miram, 1907)	AY738353	AY738370	-	-
<i>Chorthippus jacobsi</i> (Harz, 1975)	KM095633	JN167886	-	PQ230770
<i>Chorthippus jucundus</i> (Fischer, 1853)	PQ223762	PQ268606	-	PQ230771
<i>Chorthippus karelini</i> (Uvarov, 1910)	HQ738934	PQ247225	-	ON843469
<i>Chorthippus lacustris</i> La Greca, Messina, 1975	HQ738936	PQ268630	-	PQ230787
<i>Chorthippus loratus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	PQ223763	PQ268623	-	ON843475
<i>Chorthippus macrocerus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	KC261382	PQ268622	-	ON843470
<i>Chorthippus maritimus</i> Mistshenko, 1951	HQ738938	PQ268621	-	ON843478
<i>Chorthippus miramae</i> (Voronovskij, 1928)	PQ232026	-	-	PQ230786
<i>Chorthippus mollis</i> (Charpentier, 1825)	HQ738939	PQ268617	-	ON843481
<i>Chorthippus oschei</i> von Helversen, 1986	HQ738941	PQ268615	-	PQ230792
<i>Chorthippus pullus</i> (Philippi, 1830)	ON828416	PQ268613	ON834520	ON834520
<i>Chorthippus vagans</i> (Eversmann, 1848)	HQ955738	JN187526	KM385007	KM385007
<i>Chorthippus yersini</i> Harz, 1975	KC480250	-	-	-
<i>Chrysochraon dispar</i> (Germar, 1834)	GU706075	JN191383	-	PQ223758
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann, 1848)	KX954753	PQ268632	ON843625	PQ223759
<i>Dociostaurus hispanicus</i> Bolívar, 1898	KX954777	PQ268626	-	PQ230783
<i>Dociostaurus jagoi</i> Soltani, 1978	KX954783	JN167876	-	PQ230782
<i>Dociostaurus kraussi</i> (Ingenitskii, 1897)	KR014937	PQ268625	-	ON843473
<i>Dociostaurus maroccanus</i> (Thunberg, 1815)	KX954799	DQ230814	KM385038	ON843476
<i>Dociostaurus tartarus</i> Stshelkanovtzev, 1921	KC261389	PQ268602	-	ON843491
<i>Eremippus mirami</i> Tarbinsky, 1927	KX272728	-	-	KX289560
<i>Eremippus persicus</i> Uvarov, 1929	-	JQ996613	-	-
<i>Eremippus simplex</i> (Eversmann, 1859)	KX272729	-	-	KX289562

<i>Eremippus sobolevi</i> Sergeev, Bugrov, 1990	KX272727	-	-	KX289563
<i>Euchorthippus declivus</i> (Brisout de Barneville, 1848)	JN187507	PQ268608	-	-
<i>Euchorthippus pulvinatus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	ON828417	JN167879	ON834516	ON834517
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay, 1826)	GU706138	JN187525	-	-
<i>Gomphocerripus rufus</i> (Linnaeus, 1758)	PQ223761	JN167887	-	ON843485
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (Linnaeus, 1767)	GU706071	AY738388	PQ223760	ON843466
<i>Italohippus albicornis</i> (La Greca, 1948)	HQ738921	-	-	PQ230790
<i>Megaulacobothrus aethalinus</i> (Zubovskii, 1899)	AY738350	AY738371	-	ON834542
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i> (Tarbinsky, 1925)	ON828418	PQ268620	-	ON843479
<i>Mongolotettix japonicus</i> (Bolivar, 1898)	KC140094	PQ268618	-	PQ230780
<i>Myrmeleotettix antennatus</i> (Fieber, 1853)	HQ738954	PQ268603	-	ON843465
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (Thunberg, 1815)	GU706162	JN167895	ON834480	ON843477
<i>Myrmeleotettix pallidus</i> (Brunner von Wattenwyl, 1882)	PP177426	PQ268616	-	ON843482
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zubovskii, 1900)	PP190404	-	-	PQ230779
<i>Notostaurus albicornis</i> (Eversmann, 1848)	ON828419	AY738380	-	ON834543
<i>Notostaurus anaticus</i> (Krauss, 1897)	KX954810	AY738379	-	KX289572
<i>Omocestus bolivari</i> Chopard, 1939	KM384842	PQ268634	KM385070	KM385070
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier, 1825)	KC140082	JQ996592	ON843624	PQ230785
<i>Omocestus minutus</i> (Brullé, 1832)	PP177432	PQ268619	ON834518	ON843480
<i>Omocestus panteli</i> (Bolivar, 1887)	MT311123	JN167899	-	PQ230781
<i>Omocestus petraeus</i> (Brisout de Barneville, 1856)	AY738362	AY738383	-	ON843484
<i>Omocestus raymondi</i> (Yersin, 1863)	KM384844	-	KM385131	KM385131
<i>Omocestus rufipes</i> (Zetterstedt, 1821)	JN187509	PQ268607	-	PQ230772
<i>Omocestus viridulus</i> (Linnaeus, 1758)	JN299382	AY738381	-	ON834544
<i>Podismopsis altaica</i> (Zubovskii, 1900)	AY738343	AY738385	-	-
<i>Podismopsis poppiusi</i> (Miram, 1907)	AY738344	AY738386	-	PQ230778
<i>Pseudochorthippus montanus</i> (Charpentier, 1825)	HQ955723	PQ268629	ON834515	ON834515
<i>Pseudochorthippus parallelus</i> (Zetterstedt, 1821)	AY738355	JN167873	AY585651	AY585651
<i>Ramburiella bolivari</i> (Kuthy, 1907)	HQ738959	MT018518	-	KX289554
<i>Ramburiella hispanica</i> (Rambur, 1838)	KX425272	-	-	-
<i>Ramburiella turcomana</i> (Fischer von Waldheim, 1833)	ON828420	JN167912	ON834521	KX289555
<i>Rammeihippus dinaricus</i> (Götz, 1970)	PQ238904	PQ268612	-	PQ230777
<i>Stauroderus scalaris</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	KR005916	AY738390	ON834522	KM385135
<i>Stenobothrus clavatus</i> Willemse, 1979	FJ555546	-	-	ON843489
<i>Stenobothrus coticus</i> Kruseman, Jeekel, 1967	FJ555552	PQ268605	-	-
<i>Stenobothrus eurasius</i> Zubovskii, 1898	PP190405	AY738394	-	PQ230776
<i>Stenobothrus fischeri</i> (Eversmann, 1848)	ON828421	PQ247224	-	ON843486
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i> Voroncovskij, 1928	PP190406	PQ268627	-	PQ230784
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer, 1796)	HQ738963	PQ268624	-	ON843474
<i>Stenobothrus miramae</i> Dirsh, 1931	HQ738964	PQ268611	-	ON843488
<i>Stenobothrus newskii</i> Zubovskii, 1900	PP190407	PQ268610	-	PQ230775
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer, 1840)	JN187510	JQ996612	ON834519	ON834519
<i>Stenobothrus rubicundulus</i> Kruseman, Jeekel, 1967	HQ738966	-	-	ON843490
<i>Stenobothrus stigmaticus</i> (Rambur, 1838)	HQ738967	JN187522	-	ON834545
<i>Stenobothrus zubowskyi</i> Bolívar, 1899	DQ230716	DQ230816	-	-
<i>Locusta migratoria</i> (Linnaeus, 1758)	KR005918	AB497083	KM385242	KM385242

Согласно полученной реконструкции, дивергенция подсемейства Gomphocerinae началась в олигоцене, около 26.5 млн. лет назад. Наиболее базальная ветвь филогенетического дерева включает виды рода *Ramburiella* (время жизни общего предка – около 19 млн. лет назад). Другой базальный кластер объединил Dociostaurini (*Dociostaurus* и *Notostaurus*) и Arcypterini (*Arcyptera*). Поддержка базальных узлов дерева максимальна (PP = 0.99–1). Топология внутри кластера Dociostaurini также получила сильную поддержку (PP = 0.94–1), кроме узла, объединяющего *Arcyptera* и кладу *Dociostaurus*. Род *Dociostaurus* оказался парафилетическим:

Dociostaurus kraussi входит в кладу *Notostaurus*. В дальнейшей работе мы рассматривали род *Arcyptera* как часть кластера Dociostaurini, не рассматривали отдельно рода *Dociostaurus* и *Notostaurus* ввиду неясности их таксономического статуса и объема. Род *Arcyptera* оказался значительно моложе других, входящих в этот кластер. Время жизни общего предка для этого рода было оценено как 3.22 млн. лет назад, в то время как у *Dociostaurus* и *Notostaurus* время расхождения между сестринскими видами варьирует в пределах 5.35 – 11.38 млн. лет назад.

Примечательно, что род *Eremippus* выделился в отдельный кластер, хотя предполагалось, что он также принадлежит к Dociostaurini (Mistshenko, 1989; Hodjat, 2016). По нашим результатам, род *Eremippus* является сестринской группой для триб Stenobothrini и Gomphocerini. Таким образом, триба Dociostaurini в современном определении оказалась полифилетической. Триба Chrysochraontini образует хорошо поддержанную кладу (PP = 1) и включает не только *Mongolotettix*, *Euthystira*, *Chrysochraon* и *Podismopsis*, но и *Euchorthippus*, отнесенного к этой группе относительно недавно (Defaut, 2012). Дивергенция группы по результатам реконструкции началась около 14.5 млн. лет назад.

Два других крупных кластера включают в себя большую часть видов рассматриваемой части Gomphocerinae. Эти кластеры включают виды, принадлежащие согласно Харцу (1975) и Стороженко (1986) к двум трибам: Stenobothrini (*Megaulacobothrus*, *Omocestus* и *Stenobothrus*) и Gomphocerini (*Chorthippus*, *Gomphocerippus*, *Gomphocerus*, *Mesasippus*, *Myrmeleotettix*, *Pseudochorthippus* и *Stauroderus*). Рода *Rammehippus* Woznessenskij, 1996 и *Italohippus* Fontana, La Greca, 1999 на данный момент не отнесены ни к одной трибе Gomphocerinae. Виды рода *Pseudochorthippus* и *Chorthippus pullus* оказались сестринской группой к трибе Stenobothrini, несмотря на то, что они принадлежат к трибе Gomphocerini. Однако эти узлы поддержаны слабо (PP = 0.72-0.81), так что у нас на данный момент недостаточно данных, чтобы утверждать что-либо о таксономическом статусе этих видов. Напротив, виды рода *Myrmeleotettix* с высокой поддержкой оказались в составе Stenobothrini (*M. antennatus* сестринский вид к *O. minutus*, *M. maculatus* – к *O. bolivari*), в то время как *Megaulacobothrus* – в составе Gomphocerini (в группе *Ch. biguttulus*). Таким образом, мы указываем на полифилетический статус триб Stenobothrini и Gomphocerini в современном объеме. Дивергенция между соответствующими кластерами началась около 10.77 млн. лет назад (PP = 0.96).

В трибе *Stenobothrini* (PP = 0.96, tmrca = 6.45 млн. лет) можно выделить три кластера. Первая небольшая группа с высокой поддержкой (PP = 0.95–0.99 tmrca = 4.95 млн. лет) для всех узлов включает пять видов рода *Omocestus*. Второй кластер имеет низкую поддержку топологии (PP = 0.79) и включает несколько неожиданный набор видов: три вида рода *Omocestus*, *R. dinaricus*, *S. stigmaticus* и большую часть видов рода *Myrmeleotettix*. Примечательно, что виды рода *Myrmeleotettix* не кластеризуются вместе. *M. palpalis* с достаточно высокой поддержкой (PP = 0.96) оказался сестринским к роду *Stenobothrus*, образуя вместе с ним третий кластер. Большая часть рода *Stenobothrus* – 11 видов образовали монофилетический кластер (PP = 0.97, tmrca = 2.24 млн. лет)

Другой крупный кластер (PP = 0.98) соответствует трибе *Gomphocerini*, дивергенция которой по результатам реконструкции началась около 8.5 млн. лет назад. Базальные ветви включают *M. kozhevnikovi* и *Ch. fallax*. Следующее разделение произошло около 6.6 млн. лет назад и разделил на две линии предков подрода *Chorthippus* (*Chorthippus*) и *Chorthippus* (*Glyptobothrus*). *Chorthippus* (*Chorthippus*) с высокой поддержкой (PP = 1, tmrca = 4.74 млн. лет) в нашей реконструкции включает представителей группы *Ch. dorsatus* и группы *Ch. albomarginatus*. Группа *Ch. dorsatus* в нашей реконструкции оказалась парафилетична относительно группы *Ch. albomarginatus*. *Ch. angulatus* входит в состав группы *Ch. albomarginatus*.

В состав кластера *Glyptobothrus* вошли в основном виды подрода *Glyptobothrus*, а также виды из родов *Gomphocerippus*, *Gomphocerus*, *Italohippus*, *Stauroderus* и *Megaulacobothrus*. Новым результатом является объединение *Gomphocerus* и *Stauroderus* как сестринских таксонов (PP = 1, tmrca = 1.09 млн. лет). Вместе с *Ch. vagans* и *Ch. hammarstroemi* они образуют также высоко поддержанную кладу (PP = 0.98, tmrca = 4.16 млн. лет). Большая часть остальных видов подрода *Glyptobothrus*, а также *I. albicornis*, *G. rufus* и *M. aethalinus* кластеризуется вместе с таксономически сложной группой *Ch. biguttulus* (PP = 0.99, tmrca = 2.91 млн. лет). Собственно группа *Ch. biguttulus* на нашем дереве не выделяется как монофилетическая группа: ее монофилию нарушает *Ch. binotatus*, *I. albicornis*, *G. rufus* и *M. aethalinus*.

1.2 Таксономический статус и родственные отношения внутри подсемейства *Gomphocerinae*

Наши результаты во многом согласуются с предыдущими исследованиями подсемейства *Gomphocerinae*. Однако мы поднимаем ряд интересных вопросов, поскольку большое число видов впервые было включено в филогенетический анализ. Обсуждаемая реконструкция

(Рисунок 5) на данный момент представляет собой наиболее полную филогенетическую реконструкцию Gomphocerinae.

Самое базальное положение среди всех Gomphocerinae, вошедших в нашу выборку, занимает род *Ramburiella*. Это согласуется с результатами Контрерас и Чапко (Contreras, Chapco, 2006), но не совпадает с данными Наттье и соавторов (Nattier et al., 2011). В последней статье *R. bolivari* кластеризуется с видами *Dociostaurus*, тогда как род *Arcyptera* образует ветвь, сестринскую к остальным Gomphocerinae; однако топология, представленная в этой работе, имеет низкую поддержку. Также этот результат отличается от данных Ведининой и Мюге (2011), где *R. bolivari* ассоциирован с видами рода *Dociostaurus*. Расхождения можно объяснить использованием дополнительных маркеров в нашей работе. В любом случае, результаты нашей работы свидетельствуют, что триба Ramburiellini является сестринской по отношению ко всем остальным рассмотренным группам Gomphocerinae.

Показанное в нашей работе близкое родство между родами *Arcyptera*, *Dociostaurus* и *Notostaurus* согласуется с результатами Бугрова и соавторов (Bugrov et al., 2006; Бугров и др., 2012) и Контрерас и Чапко (Contreras, Chapco, 2006). С другой стороны, эта топология не согласуется с данными Наттье и соавторов (Nattier et al., 2011) и Ведининой и Мюге (Vedenina, Muge, 2011); однако базальные узлы имеют низкую поддержку в реконструкциях, представленных в этих работах. Виды *Eremippus* ранее считались родственниками *Dociostaurus* и *Arcyptera*, и разные авторы включали их либо в трибу Dociostaurini (Mistshenko, 1989; Hodjat, 2016), либо в трибу Arcypterini (Otte, 1995). Наши реконструкции показывают, что виды рода *Eremippus* имеют сестринское положение к трибам Gomphocerini и Stenobothrini. Это также было продемонстрировано Бугровым и соавторами (2012). Однако в этой работе авторы не включили в свой анализ ни один вид Stenobothrini; следовательно, их данные предполагают промежуточное положение *Eremippus* между Dociostaurini и Gomphocerini (Бугров и др., 2012). Виды рода *Eremippus* определенно образуют самостоятельный таксон уровня трибы.

Большинство видов Gomphocerinae, рассматриваемых в данной работе, относятся к продвинутым трибам Stenobothrini и Gomphocerini. Триба Stenobothrini включает четыре рода: *Myrmeleotettix*, *Omocestus*, *Rammehippus* и *Stenobothrus*. Это согласуется с результатами предыдущих филогенетических реконструкций (Contreras, Chapco, 2006; Nattier et al., 2011; Vedenina, Muge, 2011). Виды рода *Myrmeleotettix* не группируются вместе, что, на самом деле, неудивительно, поскольку они довольно сильно различаются как по своим сигналам, так и по морфологическим признакам. Только булавовидные

антенны делают их похожими друг на друга, и на основании этого признака их и объединяли в один род. Однако эволюция булавовидных антенн, вероятно, происходила конвергентно у тех видов, которые совершают движения антеннами во время ухаживания (Vedenina, Mugue, 2011). Разные виды *Myrmeleotettix* демонстрируют разный характер движений (Berger, Gottsberger, 2010; Vedenina et al., 2020), что поддерживает нашу гипотезу об их конвергентной эволюции. Кроме того, не только виды *Myrmeleotettix*, но и некоторые виды *Stenobothrus* имеют в разной степени утолщенные антенны, которые используются для визуальной демонстрации во время ухаживания (Ostrowski et al., 2009; Tarasova et al., 2021). Даже близкие гибридизирующие виды могут значительно различаться по этому признаку (Sradnick et al., 2016).

Результаты подтверждают полифилию основных родов трибы Stenobothrini: *Omocestus* и *Stenobothrus*. Только пять видов *Omocestus* составляют одну группу, имеющую высокую поддержку. Монофилию этого кластера отмечают и другие авторы (Nattier et al., 2011; Vedenina, Mugue, 2011). Мы предполагаем, что виды, принадлежащие к этому кластеру, образуют «настоящий» род *Omocestus*. Второй кластер трибы Stenobothrini включает несколько узлов с низкой поддержкой, где виды *Myrmeleotettix*, *Omocestus*, *Rammeihippus* и *Stenobothrus* в значительной степени перемешаны. Близкое родство некоторых видов *Stenobothrus* и *Omocestus* показано также Бергером (Berger, 2008) на основании анализа морфологических и акустических признаков. Одиннадцать видов рода *Stenobothrus* кластеризовались вместе с достаточно высокими поддержками. *M. palpalis* оказалась сестринским к этому таксону, образуя самостоятельную ветвь родового уровня.

Виды рода *Pseudochorthippus* образуют на нашей реконструкции сестринскую группу для трибы Stenobothrini. Раньше их относили к *Chorthippus*, но теперь выделяют в отдельный род (Defaut, 2012). Топология рода согласуется с данными других авторов (Nattier et al., 2011; Vedenina, Mugue, 2011). Кроме этого, схожее положение занимает *Ch. pullus*. Однако в последних работах было показано, что положение этих групп сильно варьируется при использовании различающихся наборов митохондриальных и ядерных маркеров (Hawlitschek et al., 2022; Schmidt et al., 2024). Топологии, построенные по мтДНК, сближают *Pseudochorthippus* и *Ch. pullus* с трибой Stenobothrini, в то время как транскриптомные данные и данные RADseq – анализа относят их к трибе Gomphocerini. В нашей работе также используются объединение митохондриальных, и ядерных маркеров, поэтому узлы, объединяющие *Pseudochorthippus* и *Ch. pullus* с трибой Stenobothrini имеют такую низкую поддержку. Вероятно, *Pseudochorthippus* и *Ch. pullus*, также как и *Ch. fallax* и *Ch. smardai* (Schmidt et al., 2024) образуют базальные линии трибы Gomphocerini, сестринские к более продвинутым: подроду *Chorthippus* и подроду *Glyptobothrus*.

По нашим реконструкциям мы предполагаем монофилию подрода *Chorthippus*, включающего две группы видов: *Ch. dorsatus* и *Ch. albomarginatus*. Виды этих групп довольно схожи по морфологии (имеют почти прямые или прямые боковые кили переднеспинки – традиционное отличие *Chorthippus* от *Glyptobothrus*, которые имеют вогнутые кили переднеспинки) и имеют некоторые общие признаки для призывных сигналов (см. Главу 3). В то же время их сигналы ухаживания принципиально различны (Stumpner, von Helversen, 1994; Vedenina, von Helversen, 2009). В реконструкции Vedenina, Mugue (2011) эти две группы образуют отдельные клады, тогда как наша работа не поддерживает монофилию *Ch. dorsatus*. Мы предполагаем, что в рамках этой группы могла сохраниться большая степень предкового полиморфизма, утраченного в более продвинутой группе *Ch. albomarginatus*. *Ch. angulatus*, ранее не отнесенный даже к подроду *Chorthippus*, по нашим данным, близок к группе *Ch. albomarginatus*.

Вторая крупная группа Gomphocerini объединяет все виды подрода *Glyptobothrus*, в частности, виды-двойники *Ch. biguttulus*. Также в эту кладу вошли представители других родов (*Gomphocerippus*, *Gomphocerus*, *Italohippus*, *Stauroderus* и *Megaulacobothrus*), которые также как и *Glyptobothrus* имеют в различной степени вогнутые кили переднеспинки. *G. sibiricus* и *S. scalaris* оказались достаточно близкими таксонами, дивергенция которых произошла около 1.09 млн. лет назад. Это соответствует расхождению сестринских видов, например, время жизни общего предка *O. rufipes* и *O. viridulus* около 1.1 млн. лет. Этот кластер есть на реконструкциях и других авторов (Bugrov et al., 2006; Nattier et al., 2011; Vedenina, Mugue, 2011, Hawlitschek et al., 2022). Также к этому кластеру близок ряд других видов: *Ch. vagans*, *Ch. hammarstroemi*, и, вероятно, *Ch. intermedius* (Vedenina, Mugue, 2011). *Ch. hammarstroemi* по актуальной систематике отнесен к подроду *Chorthippus*, вопреки морфологическим признакам, а *Ch. intermedius* отнесен к подроду *Altichorthippus*. Примечательно, что виды *Ch. biguttulus* не кластеризуются вместе, что вполне соответствует предыдущим результатам (Mayer et al., 2010; Vedenina, Mugue, 2011; Nattier et al., 2011, Hawlitschek et al., 2022), основанным на топологии мтДНК. Однако последние исследования, опирающиеся на RADseq анализ (Schmidt et al., 2024) вполне успешно справляются с этой сложной группой.

1.3 Выводы

В ходе работы построена филогенетическая реконструкция для 85 палеарктических видов подсемейства Gomphocerinae. Дивергенция рассматриваемой части подсемейства

началась около 26.5 млн. лет назад. Трибы Ramburiellini, Dociostaurini и Chrysochraontini являются филогенетически древними: их дивергенция началась около 15–19 млн. лет назад. Трибы Gomphocerini и Stenobothrini оказываются более молодыми: время жизни общего предка этих триб оценено в 10 млн. лет назад. Трибы Gomphocerini, Stenobothrini и Dociostaurini, рода *Chorthippus*, *Omocestus*, *Stenobothrus*, *Myrmeleotettix* и *Dociostaurus* в текущем объеме не являются монофилетическими, что говорит о необходимости таксономических ревизий.

Триба Dociostaurini является парафилетической относительно Arcypterini, род *Dociostaurus* – полифилетическим относительно *Notostaurus* и *Arcyptera*. Род *Eremippus* не входит в состав Dociostaurini и является сестринским к продвинутой группе, объединяющей трибы Gomphocerini и Stenobothrini. *Myrmeleotettix* и *Rammeihippus* относятся к трибе Stenobothrini, а *Megaulacobothrus* – к Gomphocerini. Род *Myrmeleotettix* является полифилетическим. Монофилетическая клада, образующая подрод *Chorthippus* (*Chorthippus*) включает только представителей групп *Chorthippus* (*Chorthippus*) *dorsatus* и *Chorthippus* (*Chorthippus*) *albomarginatus*, а также *Ch. angulatus*, и не включает *Chorthippus* (*Chorthippus*) *hammarstroemi*, который должен относиться к подроду *Chorthippus* (*Glyptobothrus*). *Chorthippus* (*Glyptobothrus*) в текущем объеме является парафилетическим, в соответствующую кладу входят рода *Gomphocerippus*, *Gomphocerus*, *Italohippus*, *Stauroderus* и *Megaulacobothrus*. Состав группы *Ch. biguttulus* остается не ясным из-за низких поддержек на реконструкции, также как и таксономическое положение *Ch. pullus* и *Pseudochorthippus* ввиду несоответствия митохондриальной и ядерной топологий.

Глава 2. Параметризация акустических сигналов

2.1 Анализ акустических сигналов

В рамках работы было проанализировано 186 записей, сделанных в нашей лаборатории. При анализе призывных сигналов для 47 видов записи были взяты из архива данных, собранных за период с 1988-го по 2016-й год, а данные по 23 видам были получены при участии автора в результате экспедиций, организованных в 2017-2024 годах. При анализе сигналов ухаживания для 59 видов записи были взяты из архива данных, а данные для 9 видов были получены при участии автора. Экспедиции были организованы на территории различных регионов Казахстана и России: Алтайский край и Республика Алтай, Оренбургская область, а также Поволжье: Волгоградская, Саратовская, Самарская и Ульяновская области. Дополнительно использовались данные из литературных источников (60 записей).

Информация о локации сбора материала, использованного для параметризации призывных сигналов и сигналов ухаживания, приведена в Приложении 2 и 3. Для расчета усредненных значений количественных параметров призывных сигналов были использованы сигналы 129 самцов (1-7 самцов на каждый вид) и 1-3 записи от каждого самца. Призывные сигналы 27 видов анализировались на основании литературных данных и сигналов, доступных в базе данных Xeno-canto.

Сигналы ухаживания Gomphocerinae могут являться мультимодальными, включая визуальные элементы, поэтому для анализа сигналов ухаживания использовались не только записи звука и траектории движения ног, но и видеозаписи. В случае ряда видов, информация о сигналах которых была доступна нам только из литературных данных, параметризация опиралась, в том числе, и на текстовое описание. Сигналы ухаживания 18 видов анализировались на основании литературных данных и опубликованных на открытых ресурсах видеозаписях.

2.2 Параметризация призывных сигналов

Для описания призывных сигналов мы использовали 21 признак, рассматривая не только амплитудно-временные характеристики звукового сигнала, но и траекторию движения ног (Таблица 2). Для описания сигнала мы использовали несколько терминов (Рисунок 6). *Пульс* (“pulse”) — структурная единица низшего уровня. Длительность пульса не превышает 15 мс, а интервалы между импульсами могут меняться в пределах 1.25-15 мс (Рисунок 6B, D). Пульсы могут генерироваться в результате ступенчатых

движений ног вверх или вниз (Рисунок 6С, Е, F) или в результате быстрых движений ног (Рисунок 6G). *Серия* (“syllable”) – структурная единица второго уровня, начинающаяся при начале движения ног из исходного положения и заканчивающаяся при возвращении ног в это положение. Серия может генерироваться в результате одного движения ноги вверх и вниз (Рисунок 6С-F) или в результате нескольких движений ног вверх и вниз (Рисунок 6G, H). Серия может быть не разделена на пульсы (Рисунок 6D) или может быть разделена на пульсы только в одной части серии (Рисунок 6G). Таким образом, нижний структурный уровень сигнала не всегда присутствует в составе сигнала. *Элемент* (“element”) – это последовательность серий одинаковой структуры. Призывные сигналы у Gomphocerinae содержат не более двух элементов (Рисунок 6I). *Фраза* (“echeme”) – структурная единица третьего уровня, представляющая собой ряд серий, обычно разделенных паузами. В некоторых случаях (*Doclostaurus maroccanus*, *Notostaurus albicornis*) фраза может состоять только из одной серии (Рисунок 6С) – однако в таких случаях серия всегда разделена на пульсы и сохраняется наличие двух структурных уровней сигнала. Призывные сигналы могут содержать только одну фразу у одних видов (Рисунок 6А) или последовательность фраз (“echeme-sequence”) у других (Рисунок 6В).

Таблица 2. Описание признаков призывного сигнала Gomphocerinae, использованных для анализа.

Признаки фразы	
1. <i>Гетерогенность фраз.</i> Каждая фраза имеет одинаковую структуру - (0), в составе сигнала присутствуют фразы различного строения - (1).	
2. <i>Гетерогенность серий.</i> Фраза состоит из одного (0) или двух (1) типов серий.	
3. <i>Количество фраз.</i> Общее количество фраз.	
Первый тип фразы	Второй тип фразы (при наличии)
4. <i>Длительность фразы (сек).</i>	4.
5. <i>Количество серий.</i> Общее число серий в составе фразы.	5.
6. <i>Разделение фразы и серии.</i> Фраза всегда состоит из одной серии: нет - (0), да - (1).	6.
Признаки серии	
Первый тип серии	Второй тип серии (при наличии)
Количественные признаки	
7. <i>Количество серий в фразе.</i>	7.
8. <i>Период серии (мс).</i>	8.
9. <i>Длительность серии (мс).</i>	9.
Качественные признаки	
10. <i>Механизмы генерации звука.</i> Звук генерируется только посредством феморо-тегминальной стридуляции (0) или с использованием других механизмов (1).	10.
11. <i>Сложность серии.</i> Сложность структуры серии: каждая серия	11.

-
- генерируется в процессе одного движения ноги вверх и вниз - (0), каждая серия в процессе нескольких движений ноги вверх и вниз - (1).
12. *Ступенчатый подъем.* Ступенчатые движения в процессе подъема ноги: отсутствуют - (0), присутствуют - (1). 12.
13. *Ступенчатое опускание.* Ступенчатое опускание ноги в процессе опускания ноги: отсутствуют - (0), присутствуют - (1). 13.
14. *Заглушенная часть серии.* Звук генерируется как в процессе подъема, так и опускания ноги (0) или только в процессе опускания ноги (1). 14.
15. *Вариации заглушенной части серии.* Значение признака 14 одинаково во время генерации всей серии – (0), или значение признака 14 варьируется – (1). 15.
16.
16. *Различия паттерна движений ног.* Две ноги двигаются с одинаковым (0) или различным паттерном (1). 17.
17. *Вариации сдвига фазы ног.* Сдвиг фазы траектории движения двух ног: постоянен - (0), варьируется - (1). 18.
18. *Сдвиг фазы.* Две ноги двигаются: синхронно или с небольшим сдвигом фазы (менее 0.1 периода серии) – (0), с большим сдвигом фазы (от 0.1 до 0.4 периода серии) – (1), в противофазе (более 0.4 периода серии) – (2). 19.
20.
19. *Использование двух ног.* Звук генерируется: при движении обеих задних ног – (0), при движении только одной ноги – (1). 21.
20. *Вариации использования двух ног.* Признак 19 имеет одинаковое значение на протяжении всей серии – (0), значение признака 19 варьируется в различных частях серии – (1).
21. *Пульсы.* Серия не разделена на пульсы (0), регулярные пульсы имеются в части серии (1), вся серия состоит из регулярных пульсов – (2).
-

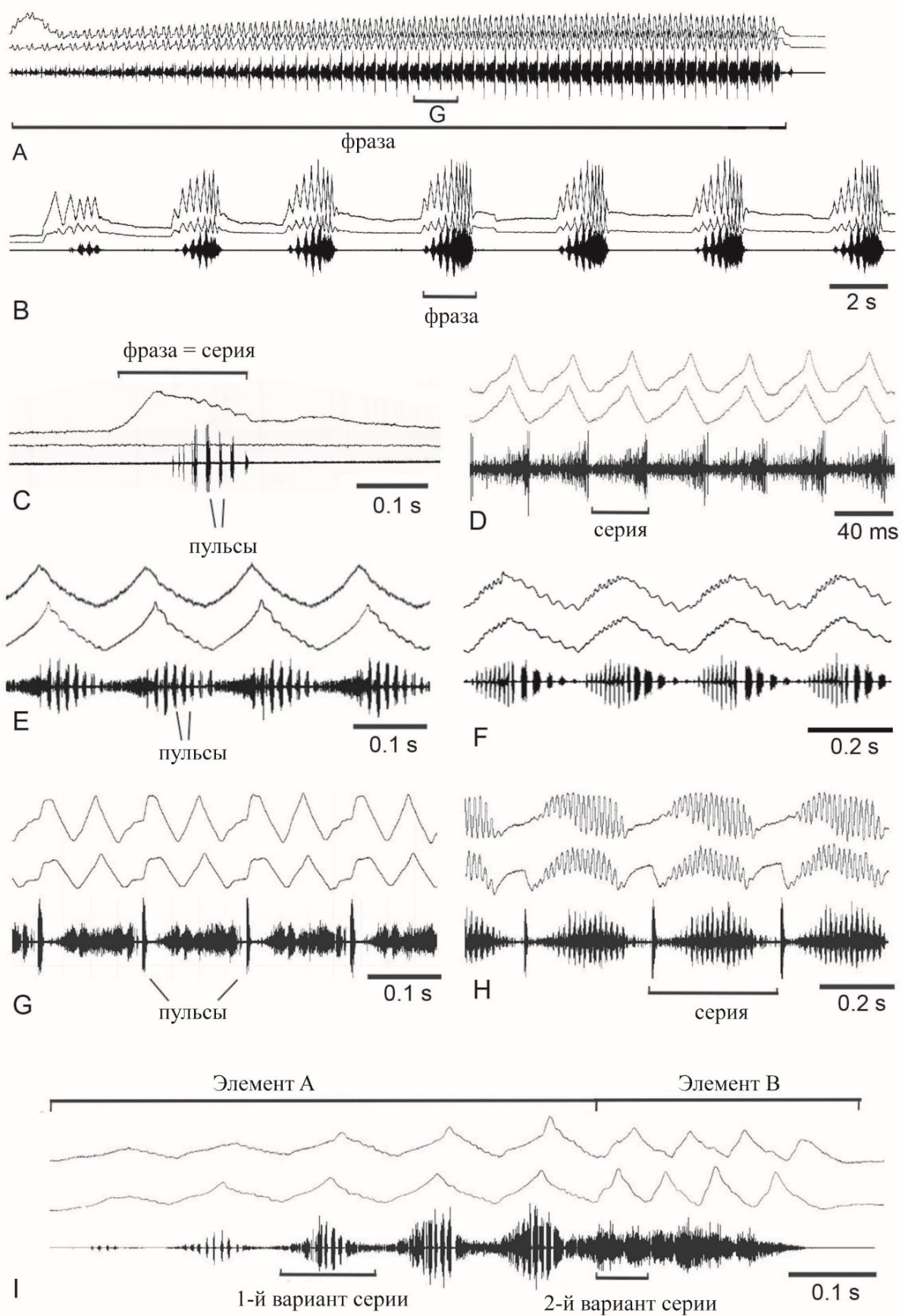


Рисунок 6. Осциллограммы призывных сигналов Gomphocerinae и терминология, используемая при акустическом анализе. А) *Ch. apricarius* (Казахстан), призывный сигнал состоит из одной фразы. В) *Ch. dorsatus* (Россия, Московская область), призывный сигнал состоит из нескольких фраз. С) *Notostaurus albicornis* (Крым), фраза состоит из одной серии, звук генерируется при движении одной ноги. D) *Omocestus haemorrhoidalis* (Россия, Оренбургская область), каждая серия генерируется в процессе одного движения ноги вверх и вниз. Е) *Ch. dubius* (Россия, Республика Алтай). – F. *Stenobothrus eurasius* (Россия, Республика Алтай). G) *Ch. apricarius*, часть фразы, показанной на А). H) *Ch. mollis* (Россия, Оренбургская область). Каждая серия генерируется в процессе нескольких движений вверх и вниз. I) *Ch. dorsatus*, часть сигнала, показанного на В); элементы А и Б содержат серии разной структуры. Здесь и далее на всех записях две верхние линии — записи траектории движения задних ног, нижняя — запись звука.

Для параметризации призывных сигналов Gomphocerinae мы использовали в основном два универсальных уровня призывных сигналов — серии и фразы. Единица низшего уровня – пульс – использовалась только в одном признаке (признак 21, Таблица 2), т.к. сигналы одной трети рассмотренных видов не содержат классических пульсов, соответствующих принятому выше определению. Мы также не анализировали амплитудную модуляцию звука, поскольку она может сильно меняться в зависимости от записывающего оборудования. Большинство использованных записей из литературных источников выполнены портативными рекордерами с диапазоном частот не более 12.5-15 кГц. В то же время звук, генерируемый Gomphocerinae, имеет широкий частотный спектр с двумя пиками между 5 и 15 кГц и между 20 и 40 кГц (Meyer, Elsner, 1996), а различные элементы сигнала могут существенно различаться по несущей частоте (Vedenina et al., 2007; Ostrowski et al., 2009; Vedenina et al., 2020). Разница в частотных спектрах различных элементов сигнала может влиять на соотношение амплитуд на осциллограмме.

Большая часть признаков в нашей параметризации представлена качественными (дискретными) параметрами (например, наличие или отсутствие пульсов, сложность структуры серии), но другие являются количественными (например, длительность фраз и период повторения серий). Самый обширный блок признаков описывает структуру серий, поскольку в подсемействе Gomphocerinae именно структура серии максимально разнообразна. В нашей работе мы использовали неканоническое определение *серия*. Согласно Рэгги и Рейнолдсу (1998), серия генерируется одним движением задних ног

вверх и вниз. Мы, однако, различаем простые серии (Рисунок 6D – F), соответствующие определению Рэгги и Рейнолдса (1998), и сложные серии, которые генерируются несколькими движениями ног вверх и вниз с изменяющимся сдвигом фазы или различающимся паттерном движения ног (Рисунок 6G, H). Использование предлагаемой нами системы определений позволяет более четко описывать структуру сигнала и сравнивать сигналы, сильно различающиеся по своей структуре. Структура серии может достигать чрезвычайно высокой сложности – и в некоторых случаях мы не могли описать состояние признака одним значением. Например, у *Chorthippus biguttulus* или *Gomphocerippus rufus* две ноги могли двигаться синхронно в одной части серии и с большим сдвигом фазы – в другой части серии. Для таких случаев в параметризацию были введены дополнительные признаки, используемые для уточнения другого признака (признаки 16, 18 и 19, Таблица 2).

Приложение 4 включает матрицы параметризации для признаков 1–3, которые описывают общую структуру сигнала. Приложение 5 включает матрицы параметризации для признаков 4–6, которые описывают параметры фразы. Анализируя эти признаки, мы рассматривали виды, генерирующие два типа фраз (*Arcyptera fusca* и *Stenobothrus rubicundulus*), как две ветви филогенетического дерева (см. Методы исследования). Приложение 6 включает матрицы параметризации для признаков 7–21, которые описывают структуру серий. При анализе этих признаков (аналогично признакам 4–6) мы рассматривали виды, генерирующие два типа серий как две ветви дерева.

Кроме описанных выше, было еще несколько случаев, когда было невозможно однозначно определить значение признака. Например, у нас не было данных о траектории движения ног для части сигналов, взятых из литературы. Также при использовании для генерации звука крыльев вместо феморо-тегминальной стридуляции (некоторые виды рода *Stenobothrus*) большая часть признаков серии теряет смысл. Во всех таких случаях значения символов считались недостающими данными.

При параметризации количественных признаков мы столкнулись с большим разбросом значений (в пределах трех порядков). Тестовые расчеты оценок филогенетического сигнала и реконструкций предковых состояний признаков показали высокие статистические ошибки. Поэтому мы решили логарифмировать количественные признаки. Для разных признаков использовались различные формулы (Таблица 3), чтобы сохранить исходный теоретический разброс значений.

Таблица 3. Логарифмирование количественных признаков

Признак	Единица измерения	Теоретический	Практический	Формула	Теоретический	Практический
		разброс значений	разбор значений		разброс значений после логарифмирования	разбор значений после логарифмирования
№3 (с3)	-	[1;∞)	[1;40]	$c3' = \ln(c3) + 1$	[1;∞)	[1;4.69]
№4 (с4)	секунды	(0;∞)	[0.06;48]	$c4' = \ln(c4 + 1)$	(0;∞)	[0.06;3.89]
№5 (с5)	-	[1;∞)	[1;814]	$c5' = \ln(c5) + 1$	[1;∞)	[1;7.70]
№7 (с7)	-	[1;∞)	[1;814]	$c7' = \ln(c7) + 1$	[1;∞)	[1;7.70]
№8 (с8)	миллисекунды	(0;∞)	[8.04;1098]	$c8' = \ln(c8)$	(0;∞)	[2.09;7.00]
№9 (с9)	миллисекунды	(0;∞)	[4.53;888]	$c9' = \ln(c9)$	(0;∞)	[1.51;6.79]

2.3 Параметризация сигналов ухаживания

Для описания строения сигнала ухаживания мы использовали два основных термина: *элемент* и *серия*. Аналогично призывному сигналу, *элемент* (“element”) здесь мы определяем как последовательность *серий* одинаковой структуры. В сигнале ухаживания *элемент* является верхним структурным уровнем строения сигнала. *Серия* (“syllable”) – структурная единица второго уровня, начинающаяся при начале движения ног из исходного положения и заканчивающаяся при возвращении ног в это положение. Серия может генерироваться в результате одного движения ноги вверх и вниз или в результате нескольких движений ног вверх и вниз.

При анализе сигналов ухаживания перед нами встало несколько концептуальных проблем. Во-первых, сигналы ухаживания могут содержать большое число элементов (до 5 элементов), каждый из которых пришлось бы сопоставлять аналогично той методике, что была нами разработана для параметризации призывного сигнала. Однако обоснованная гомологизация быстро эволюционирующих элементов ухаживания проведена только для близкородственных видов, например, для *S. rubicundulus* и *S. clavatus* (Vedenina et al., 2012), *S. eurasius* и *S. hyalosuperficies* (Tarasova et al., 2021), группы *Ch. albomarginatus* (Vedenina, von Helversen, 2009). Кроме этого, брачное поведение Gomphocerinae может включать помимо акустических, еще и визуальные сигналы. Наконец, сама структура элементов (серий) сигналов ухаживания может быть несравнимо сложнее, чем структура призывного сигнала, и для их описания нужно было бы вводить гораздо больше признаков (Рисунок 7).

С другой стороны, виды триб Ramburielini, Dociostaurini, Arcypterini и Chrysochraontini продуцируют сигналы ухаживания почти идентичные по своей

структуре призывным сигналам, или не продуцируют сигналы (кроме прекопуляционных) перед копуляцией.

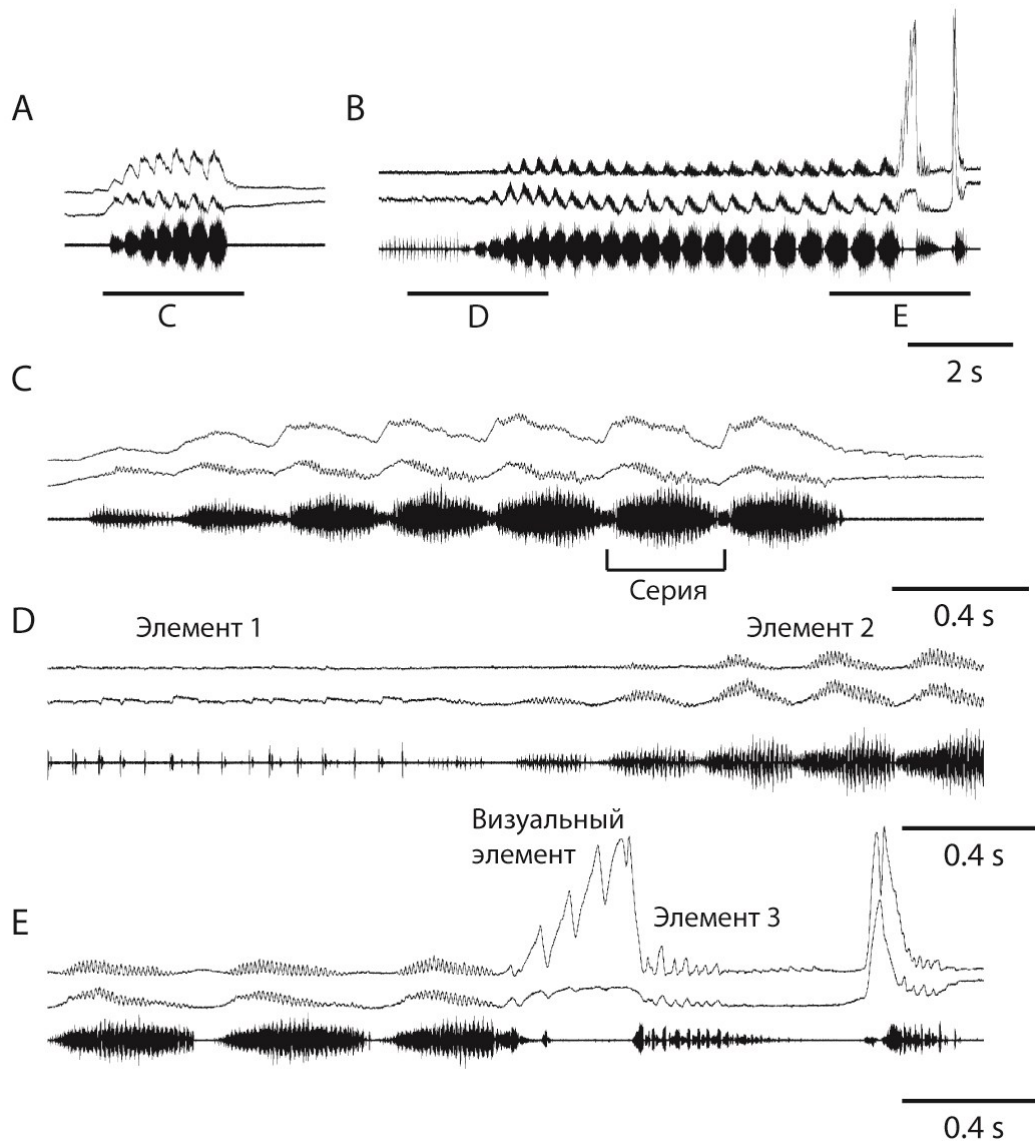


Рисунок 7. Осциллограммы призывного сигнала (А, С) и сигнала ухаживания (С-Е) *Omocestus petraeus* и терминология, используемая при акустическом анализе. Сигнал ухаживания содержит три звуковых элемента, один из которых (2) гомологичен призывному сигналу.

В связи с вышесказанным мы разработали матрицу, состоящую лишь из небольшого числа признаков, но позволяющую различать виды и реконструировать эволюцию сигнала ухаживания (Таблица 4). Результаты параметризации приведены в Приложении 7.

Таблица 4. Признаки сигнала ухаживания.

1. Различия между призывным сигналом и сигналом ухаживания. Самцы не генерируют сигналы ухаживания, или сигналы ухаживания идентичны по структуре призывным сигналам, но могут различаться по длительности или амплитуде - (0); самцы генерируют сигналы ухаживания, которые отличаются от призывных сигналов по своей структуре - (1).

2. Элемент призывного сигнала в составе сигнала ухаживания: (0) – сигнал ухаживания содержит элемент призывного сигнала, идентичный по структуре и амплитудно-временному паттерну призывному сигналу, (1) – сигнал ухаживания содержит элемент, гомологичный призывному сигналу, но в небольшое степени измененный (различается амплитуда сигнала, длина или период серии), (2) – Элемент призывного сигнала сильно изменен или сигнал ухаживания полностью состоит из уникальных элементов, среди которых не обнаруживается гомологичный элементу призывного сигнала.

3. Количество звуковых элементов, уникальных для сигнала ухаживания:

4. Общее количество звуковых элементов:

5. Количество визуальных элементов:

В признаках №1 и №2 сопоставляется структура призывного сигнала и сигнала ухаживания. Важной особенностью сигнала ухаживания является то, что он может содержать элемент, гомологичный призывному сигналу (Рисунок 8). В примитивных группах сигнал ухаживания не генерируется или генерируется сигнал, практически не отличимый от призывного. Так же сигнал может быть идентичен по структуре, но отличаться по длительности и амплитуде. Однако на практике различить эти два варианта непросто, т.к. длительность сигнала может зависеть от температуры.



Рисунок 8. Варианты сопоставления структуры призывного сигнала и сигнала ухаживания.

Представители продвинутых групп (Gomphocerini и Stenobothrini) могут генерировать сложный сигнал ухаживания, состоящий из двух и более элементов. Нередко при этом один из элементов состоит из серий, идентичных по своей структуре и количественным признакам сериям призывного сигнала (Рисунок 9). Кроме того, элемент призывного сигнала может в различной степени модифицироваться (Рисунок 9, 10). В ряде случаев эти изменения являются количественными: меняется период серии или амплитуда. В том случае, когда изменения структуры серии приобретают качественный характер, сопоставление элементов сигнала ухаживания с призывным сигналом уже значительно затруднено. Кроме того, элемент призывного сигнала может редуцироваться. Наконец, существуют сигналы ухаживания, состоящие только из одного элемента, отличного по своей структуре от элемента призывного сигнала.

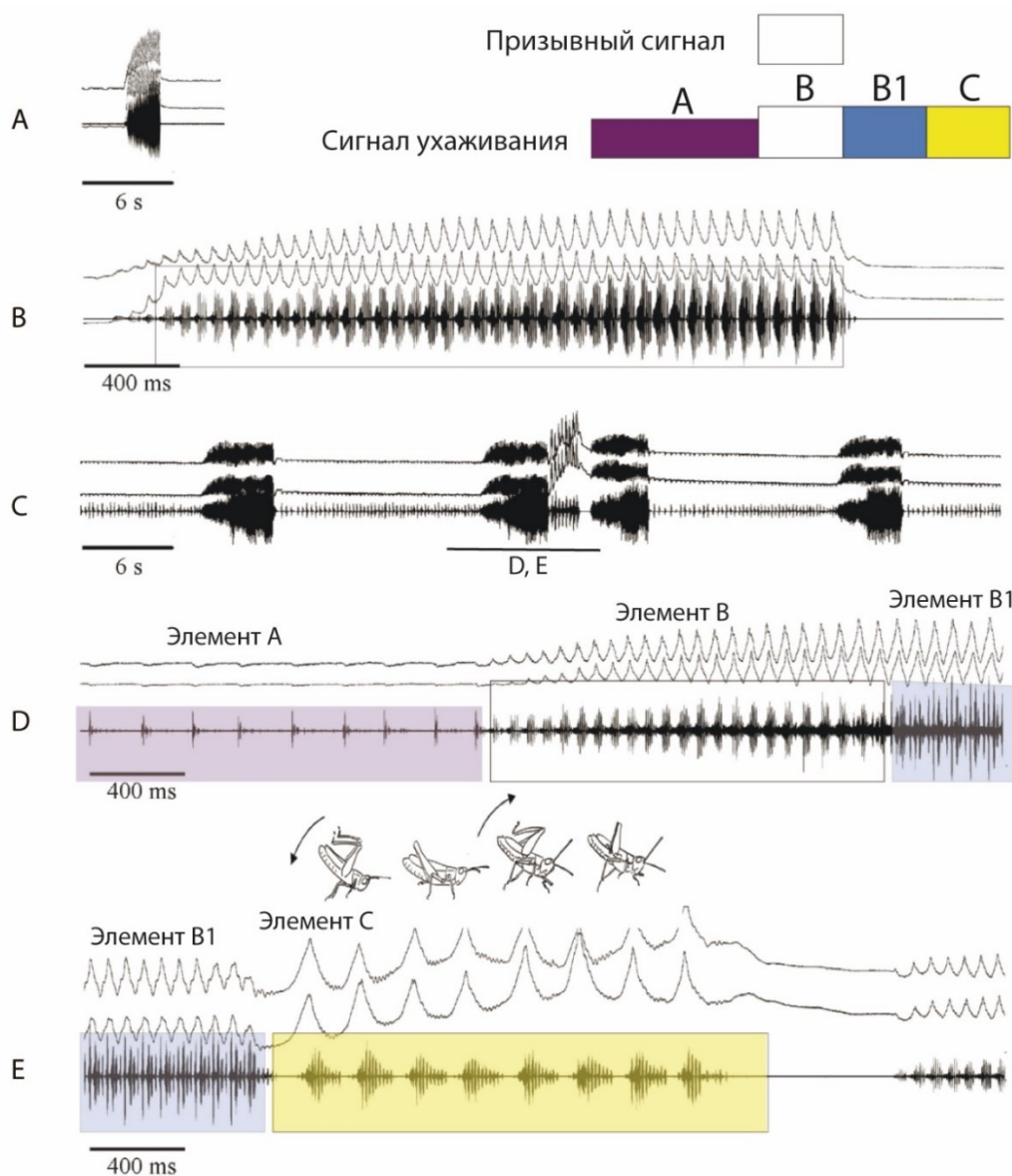


Рисунок 9. Записи призывного сигнала и сигнала ухаживания *S. fischeri*. А – низкоамплитудный элемент, В – элемент, гомологичный призывному сигналу, В1 – видоизмененный элемент В, элемент С – высокоамплитудные движения, сопровождающиеся взмахами ног.

Таким образом, признак №1 делит все рассматриваемые виды на две группы: виды со сложным и простым ухаживанием. В одну группу попадают все виды, что не генерируют сигнал ухаживания, генерируют сигнал, идентичный призывному, или генерируют сигнал, отличающийся по длительности или амплитуде. Признак №2 уточняет этот вопрос, описывая степень модификации элемента, гомологичного призывному сигналу. Если призывный сигнал состоял из двух элементов и оба этих элемента генерируются и во время ухаживания, то ставилось наивысшее значение признака. И если сигнал ухаживания включал сразу два элемента, гомологичных элементу призывного сигнала, в таком случае также ставилась высшая оценка. Примером может служить сигнал *S. fischeri* (Рисунок 9), содержащий два элемента (В и В1), близких по структуре к призывному сигналу, но серьезно различающих по параметрам пульсов.

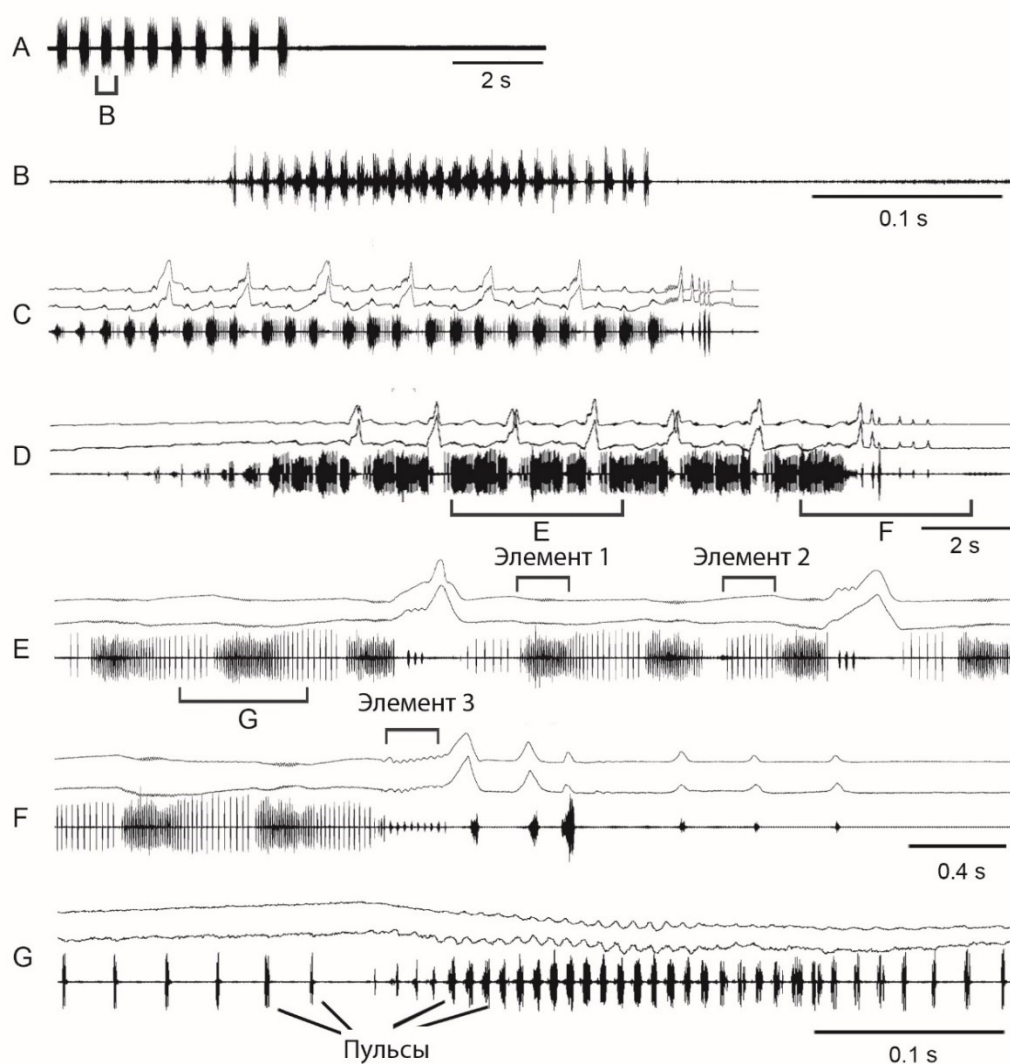


Рисунок 10. Призывный сигнал (A, B) и сигнал ухаживания (C – G) *M. palpalis*. Элемент 1, гомологичный элементу призывного сигнала, видоизменен по структуре (ср. B и G).

Следующие три признака нашей параметризации количественно отражают тенденцию усложнения сигнала. Разница между признаками №3 (количество звуковых элементов, уникальных для сигнала ухаживания) и №4 (общее количество звуковых элементов) является довольно тонкой. Дело в том, что некоторые виды, имеющие два элемента в составе призывного сигнала, также генерируют эти два элемента в составе сигнала ухаживания. И при отсутствии различий между сигналом ухаживания и призывным сигналом мы вынуждены их отождествлять. В таком случае два элемента в призывном сигнале означают два элемента в составе сигнала ухаживания. Признак №4 фактически не отличает виды, имеющие один элемент в призывном сигнале и два – в составе сигнала ухаживания (такие как *Ch. biguttulus*), от видов, имеющих сигналы ухаживания идентичные призывным, состоящим из двух элементов

(например, *Ch. dorsatus*). С другой стороны, признак №3 не отличает виды, имеющие по одному элементу в призывном сигнале и сигнале ухаживания (*Ch. miramae*), от видов имеющих сигналы ухаживания, идентичные призывным и состоящим из двух элементов (*Ch. dorsatus*).

В признаке №5 мы рассматривали демонстрационные элементы ухаживания. Они весьма разнообразны, но в то же время, в неродственных группах нередко можно найти конвергентно схожие демонстрационные сигналы. Так, взмахи антенн (Рисунок 11) встречались у представителей родов *Chorthippus*, *Gomphocerus* и *Gomphocerippus* (из трибы Gomphocerini) и родов *Myrmeleotettix* и *Stenobothrus* (из трибы Stenobothrini). Самцы видов, относящихся к этим родам, взмахивали усами, часто имеющими контрастную черно-белую окраску. Также частыми демонстрационными движениями были взмахи ногами (Рисунок 9) и брюшком, покачивания из стороны в стороны, движения головой и щупиками (Веденина, 2005; Тишечкин, Веденина, 2016; Vedenina, Mugue, 2011; Vedenina et al., 2012, Vedenina et al, 2020, Vedenina et al, 2024).

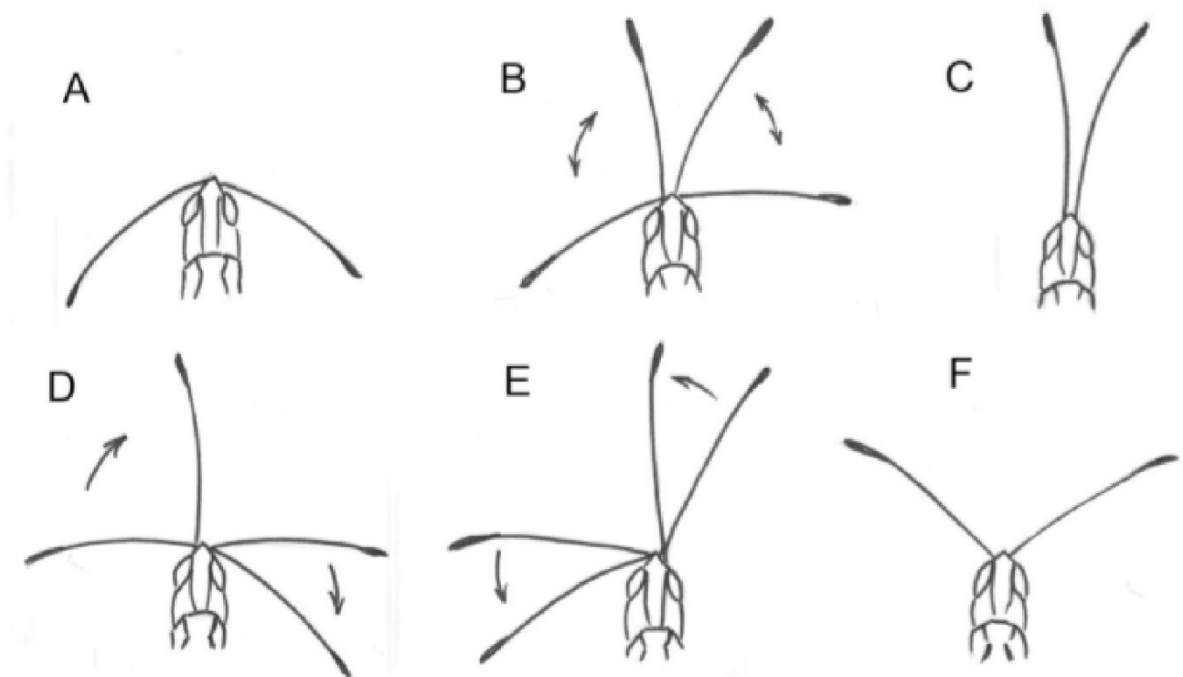


Рисунок 11. Взмахи антеннами *M. pallidus*. A-F показывают последовательные положения антенн. Стрелками показаны траектории движения.

2.4 Выводы

Нами были проанализированы акустические сигналы Gomphocerinae и разработана параметризация для призывных сигналов и сигналов ухаживания. Параметризация призывного

сигнала основывается на модели сигнала, состоящей из трех структурных уровней (пульсы, серии и фразы) и разработана соответствующая терминология. Для призывного сигнала был предложен 21 признак, описывающий как параметры звука, так и паттерн движения ног. Предложенная параметризация включает как качественные признаки, описывающие строение фразы и серии, так и количественные признаки. Сигнал ухаживания *Gomphocerinae* может быть сложнее призывного сигнала, включать большое количество элементов и являться мультимодальным, включая демонстрационное поведение. Для сигналов ухаживания было предложено пять универсальных признаков, описывающих степень различия сигнала ухаживания и призывного сигнала, количество звуковых элементов и визуальных элементов.

Глава 3. Реконструкция эволюции призывных сигналов

3.1 Филогенетический сигнал признаков призывных сигналов

Для оценки филогенетического сигнала (Таблица 5) и выполнения реконструкции предкового состояния признаков мы использовали филогенетическую реконструкцию (Рисунок 5) на основе объединенных молекулярных данных (COI, *cytB*, ITS1, ITS2) и результаты параметризации сигнала (Приложения 4-6).

Таблица 5. Результаты оценки филогенетического сигнала признаков призывного сигнала. Признаки, имеющие достоверный филогенетический сигнал, отмечены *.

Признак		Pagel's λ	P-value (на основе LR-теста)
1.	Гетерогенность фраз	0.164	0.424
2.	Гетерогенность серий	0.348*	0.021
3.	Количество фраз	0.652*	<0.001
4.	Длительность фразы	0.427*	<0.001
5.	Количество серий	0.637*	<0.001
6.	Разделение фразы и серии	0.999*	<0.001
7.	Количество серий в фразе	0.723*	<0.001
8.	Период серии	<0.001	1.000
9.	Длительность серии	<0.001	1.000
10.	Механизмы генерации звука	<0.001	1.000
11.	Сложность серии	0.122	0.056
12.	Ступенчатый подъем	<0.001	1.000
13.	Ступенчатое опускание	0.556	0.124
14.	Заглушенная часть серии	0.707*	<0.001
15.	Вариации заглушенной части серии	<0.001	1.000
16.	Различия паттерна движений ног	0.722*	<0.001
17.	Вариации сдвига фазы ног	<0.001	1.000
18.	Сдвиг фазы	0.552*	0.018
19.	Использование двух ног	1.000*	<0.001
20.	Вариации использования двух ног	<0.001	1.000
21.	Пульсы	0.202	0.583

Среди отобранных признаков 10 из 21 получили достоверную высокую оценку филогенетического сигнала. Эти признаки являются достаточно консервативными и, потенциально, филогенетически информативными. Большая часть этих признаков относится к верхнему (третьему) уровню строения сигнала и описывает строение фразы. Лишь признак гетерогенности фраз показал низкий филогенетический сигнал ввиду того, что лишь два вида в нашей выборке (*Chorthippus miramae* и *Stenobothrus*

rubicundulus) обладают значением признака, отличным от остальных видов, и при этом не являются родственными. Из признаков, описывающих серию, к филогенетически информативным могут быть отнесены признаки №18 (сдвиг фазы движения между ногами), № 14 (заглушенная часть серии), № 16 (различия паттерна движений двух ног) и № 19 (использование двух ног при генерации сигнала).

Важным признаком в нашей реконструкции является признак сложности серии (признак №11). Однако он получил низкую оценку филогенетического сигнала (Pagel's $\lambda = 0.122$) на пограничном уровне значимости ($p = 0.056$). Это означает, что близкие виды чаще отличаются по значению этого признака, и этот признак эволюционирует быстро, но все же он консервативнее признаков, эволюционирующих хаотично.

Ряд признаков серии получил крайне низкую и недостоверную оценку филогенетического сигнала. В частности, это признаки, описывающие период и длительность серии (№8 и №9). Это означает, что эти признаки эволюционируют хаотично, близкие виды почти всегда сильно различаются по этим параметрам. Интересно заметить, что в этом количественные признаки серии принципиально отличаются от количественных признаков фразы. Высокую, но не достоверную оценку сигнала получил признак №13 (ступенчатое опускание ноги).

3.2. Реконструкция предкового состояния признаков

3.2.1 Номенклатурные вопросы реконструкции

Ввиду значимых отличий полученной нами топологии от принятой актуальной систематики возник ряд номенклатурных вопросов: как обозначать выделяемые на нашей реконструкции группы. В общем случае, при обсуждении наших результатов нами не рассматривались систематические группы, монофилия которых не подтверждается нашими результатами, также как и не рассматривались группы, являющиеся полифилетическими по нашим результатам.

Так, триба *Dociostaurini* по результатам нашего исследования является парафилетической, поэтому мы рассматривали ее, как включающую *Arcypterini*, и отдельно рассматривали род *Arcyptera*. Рода *Eremippus* и *Rambureilla* содержат в нашей выборке небольшое число видов, поэтому мы не рассматривали связанные с ними узлы на реконструкции.

Группа видов *Ch. parallelus* (Zetterstedt, 1821), ранее рассматриваемая в составе рода *Chorthippus*, в настоящее время рассматривается в составе рода *Pseudochorthippus* Defaut, 2012,

в составе трибы Gomphocerini. Однако наша филогенетическая реконструкция сближает этот род с трибой Stenobothrini и родственные связи этой группы пока не ясны. Поэтому мы не рассматривали этот род в качестве самостоятельной группы.

В состав трибы Stenobothrini по полученным нами данным следует относить род *Myrmeleotettix*, традиционно относимый к трибе Gomphocerini, что согласуется с литературными данными. Таким образом, род *Myrmeleotettix* мы рассматривали в составе трибы Stenobothrini. Также наша реконструкция не подтверждает монофилию родов *Stenobothrus* и *Omocestus* в современном объеме, поэтому виды *O. bolivari*, *O. raymondi* и *O. minutus* не рассматривались в составе рода *Omocestus*, а *S. stigmaticus* не рассматривался в составе рода *Stenobothrus*.

Согласно нашей реконструкции, подрод *Glyptobothrus* Chopard, 1951 является полифилетическим. *Chorthippus pullus* оказался сестринским к Stenobothrini (вероятно, ошибочно), а в кластер *Glyptobothrus* оказались включены рода *Italohippus*, *Megaulacobothrus*, *Gomphocerripus*, *Stauroderus* и *Gomphocerus*. Соответственно, при реконструкции сигнала мы рассматривали подрод *Glyptobothrus* и группу *Ch. biguttulus* в том объеме, который они включают по нашим результатам.

3.2.2 Результаты реконструкции

На основании филогенетической реконструкции (Рисунок 5) и матрицы признаков призывного сигнала (Приложения 4-6) были рассчитаны реконструкции предкового состояния признака (Рисунок 12-19, Приложения 8-20). Выбор моделей для реконструкции предкового состояния признаков осуществлялся на основе несколько критериев (Приложение 21), главным из которых был критерий работоспособности модели: способна ли она реконструировать значение признака в корне дерева. Так как лишь по части признаков был получен достоверный филогенетический сигнал, ожидаемо, что не по всем признакам удалось получить анализируемые реконструкции. Результаты реконструкции предкового состояния признаков и оценки филогенетического сигнала позволили разделить признаки на три группы: 1) филогенетически информативные признаки, 2) неинформативные признаки, 3) хаотичные признаки (Таблица 6).

Таблица 6. Группировка признаков призывного сигнала по информативности

Филогенетически информативные признаки	Неинформативные признаки	Хаотичные признаки
2. Гетерогенность серий 3. Количество фраз 4. Длительность фразы 5. Количество серий 6. Разделение фразы и серии 7. Количество серий в фразе 11. Сложность серии 14. Заглушенная часть серии 16. Различия паттерна движений ног 18. Сдвиг фазы 19. Использование двух ног	1. Гетерогенность фраз 10. Механизмы генерации звука 12. Ступенчатый подъем 15. Вариации заглушенной части серии 17. Вариации сдвига фазы ног 20. Вариации использования двух ног	8. Период серии 9. Длительность серии 13. Ступенчатое опускание 21. Пульсы

Для 11 признаков призывных сигналов, которых мы отнесли к филогенетически информативным, 1) реконструкция предкового состояния была успешна, т.е. для большинства узлов, удалось установить наиболее вероятное значение признака, 2) филогенетический сигнал достаточно высокий ($\lambda > 0.3$) и достоверный ($p < 0.05$). Это почти все символы, описывающие структуру фразы (признаки 2–7), и только четыре признака, описывающих структуру серии. В качестве исключения в эту группу был добавлен признак №11 (сложность серии), реконструкция по которому была успешна несмотря на низкий филогенетический сигнал. В эту группу вошли как количественные (признаки №3-5, 7), так и дискретные (признаки №2, 6, 11, 14, 16, 18, 19) признаки.

3.2.3 Филогенетически информативные признаки

Реконструкция признаков №3 и №4 (Рисунок 12, 13) отражает эволюцию структуры сигнала. Для базальных ветвей дерева характерно большое количество фраз (кроме *R. turcomana*). Затем появилась тенденция к уменьшению количества фраз, которая независимо привела к появлению сигналов, состоящих из одной фразы в роде *Eremippus*, в трибе *Stenobothrini*, в подроде *Glyptobothrus*. При этом также несколько раз формировался и обратный эволюционный тренд: в отдельных ветвях рода *Stenobothrus* и группы *Ch. biguttulus*, а также очень заметно в подроде *Chorthippus*. Признак длительности фразы менялся явно скоррелировано с признаком количества фраз. Так, для базальных ветвей дерева характерны короткие сигналы, но в ветвях *R. turcomana*, *Arcyptera* и *Podismopsis* и в продвинутых группах

происходит увеличение длительности фразы. Представители трибы Stenobothrini и, особенно, подрода *Glyptobothrus* независимо пришли к длинным фразам. Обратный эволюционный тренд демонстрирует подрод *Chorthippus*, а также отдельные представители рода *Stenobothrus* и группы *Ch. biguttulus*.

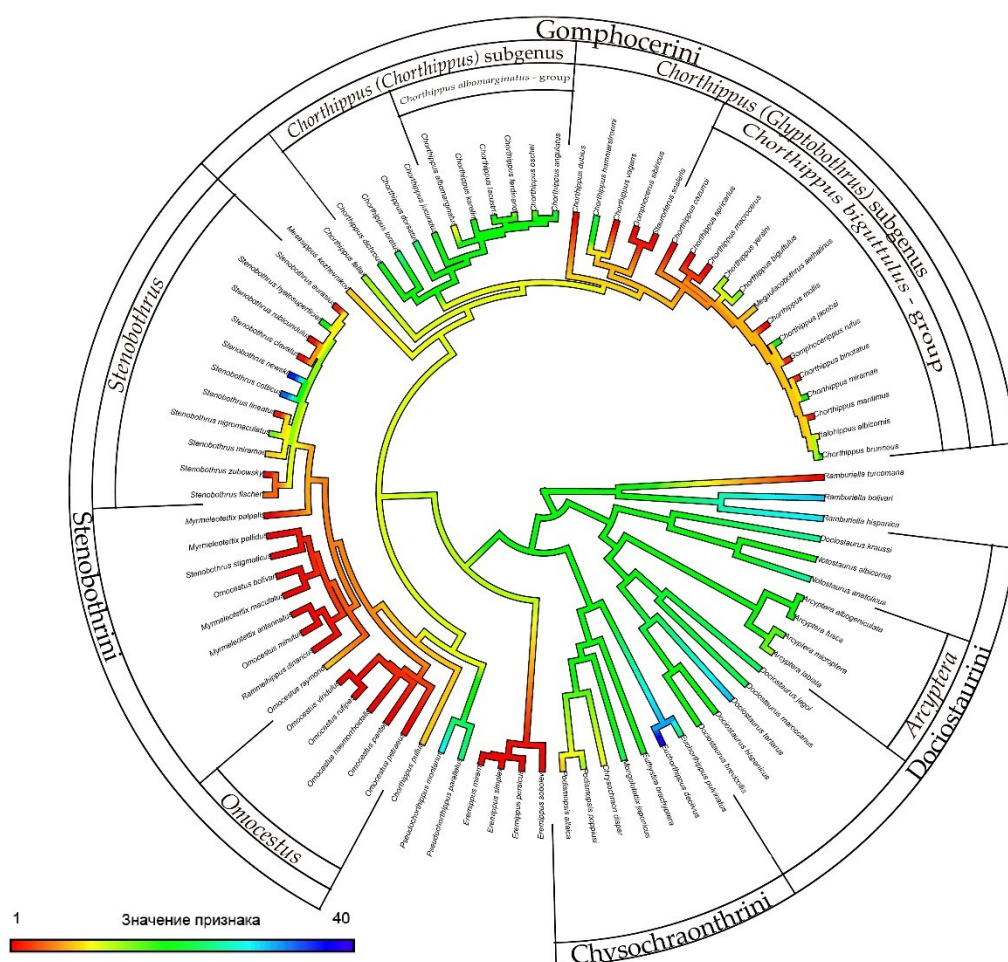


Рисунок 12. Реконструкция признака №3 - Количество фраз. Цвет ветви показывает оценку значения признака.

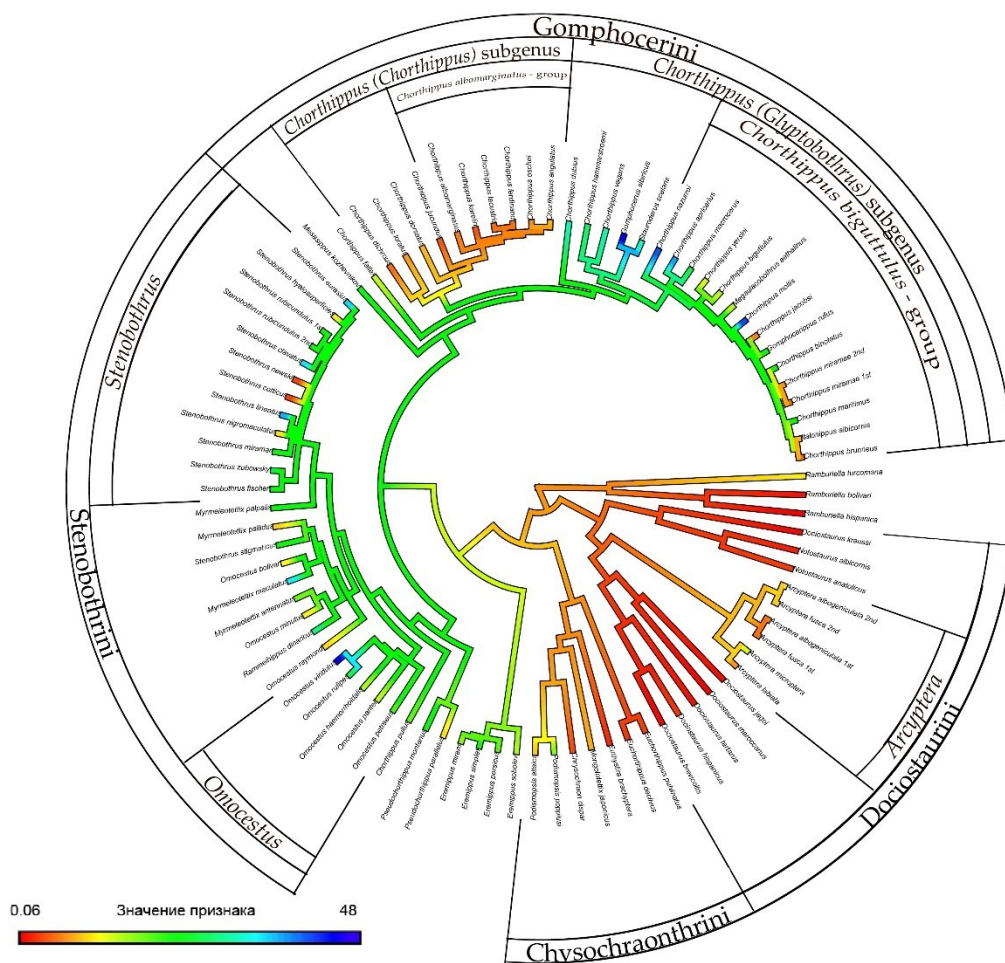


Рисунок 13. Реконструкция признака №4 – Длительность фразы (с). Цвет ветви показывает оценку значения признака.

Признаки №5 и №7 (Рисунок 14, 15) фактически очень близки: они оба описывают количество серий в составе фразы. Однако признак №5 описывает количество серий во фразе определенного типа, а признак №7 – количество серий определенного типа в составе фразы. Таким образом, если вид генерирует серии двух типов в составе фразы, в признаке №5 количество серий двух типов суммируется, а в количестве №7 рассматривается как два независимых значения. В большей части дерева эти признаки меняются схожим образом: небольшое количество серий в базальных ветвях, с дальнейшим трендом на увеличение числа серий, особенно в трибе *Stenobothrini* и подроде *Glyptobothrus*. Различия реконструкции заметны при рассмотрении групп, где наличие двух типов серий является предковым

состоянием признака, особенно в подроде *Chorthippus*, где использование обоих признаков выявило тенденцию на редукцию первого типа серий.

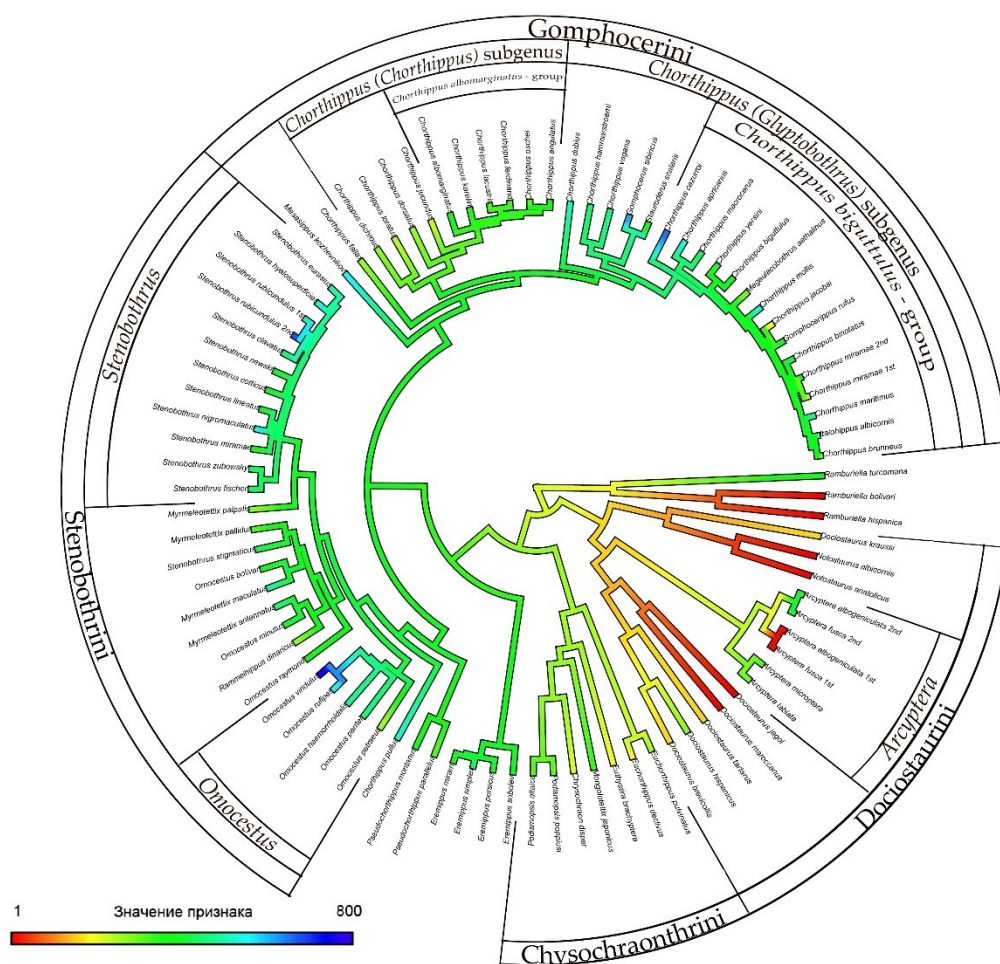


Рисунок 14. Реконструкция признака №5 - Количество серий. Цвет ветви показывает оценку значения признака.

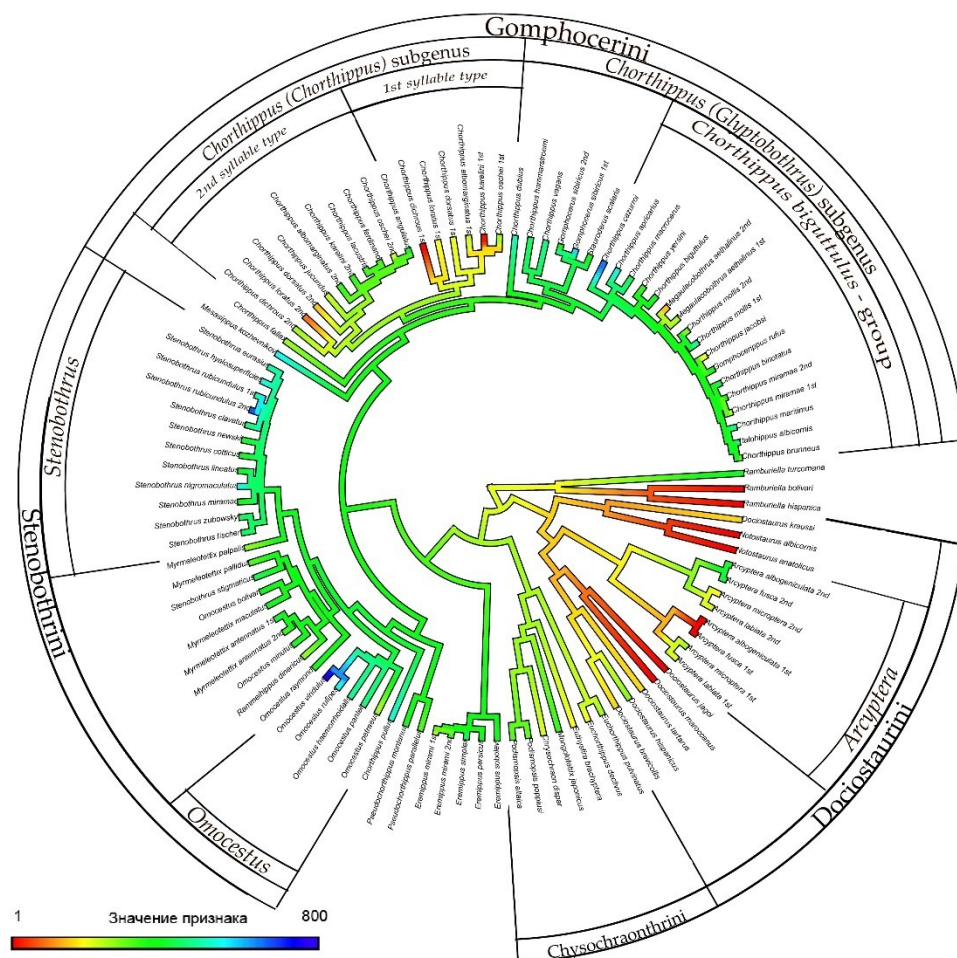


Рисунок 15. Реконструкция признака №7 - Количество серий в составе фразы. Цвет ветви показывает оценку значения признака.

К сожалению, большой доверительный интервал для предкового значения признаков №5 и №7 не позволяет точно оценить количество серий в составе предкового сигнала. Поэтому мы также рассматриваем этот параметр в дискретном признаке №6 (Рисунок 16), который описывает соответствие фразы и серии. Для ряда представителей базальных групп характерны фразы, состоящие из одной серии, – и этот вариант строения сигнала означает отсутствие различий между фразой и серией. Именно этот вариант признака был получен как предковое состояние признака для рассматриваемой части подсемейства Gomphocerinae.

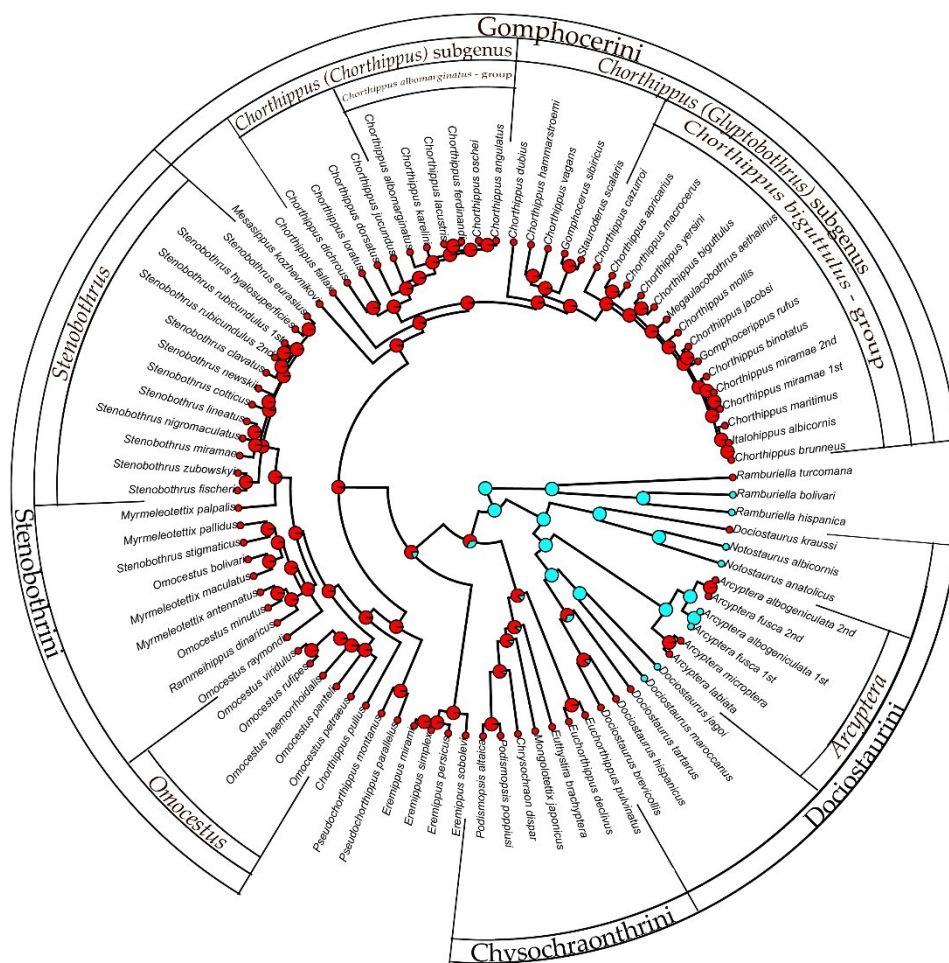


Рисунок 16. Реконструкция признака №6 - Разделение фразы и серии. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – фраза состоит из нескольких серий. Голубой – фраза всегда состоит только из одной серии.

Реконструкция признака №2 (гетерогенность серий, Рисунок 17) показала, что как минимум в двух группах существование двух типов серий является предковым состоянием признака. Это род *Arcyptera* и подрод *Chorthippus*, для части которого также обнаружено другое состояние признака, что означает редукцию одного из типов серий. Кроме этого, два типа серий независимо появилось у отдельных представителей трибы *Stenobothrini* и подрода *Glyptobothrus*.

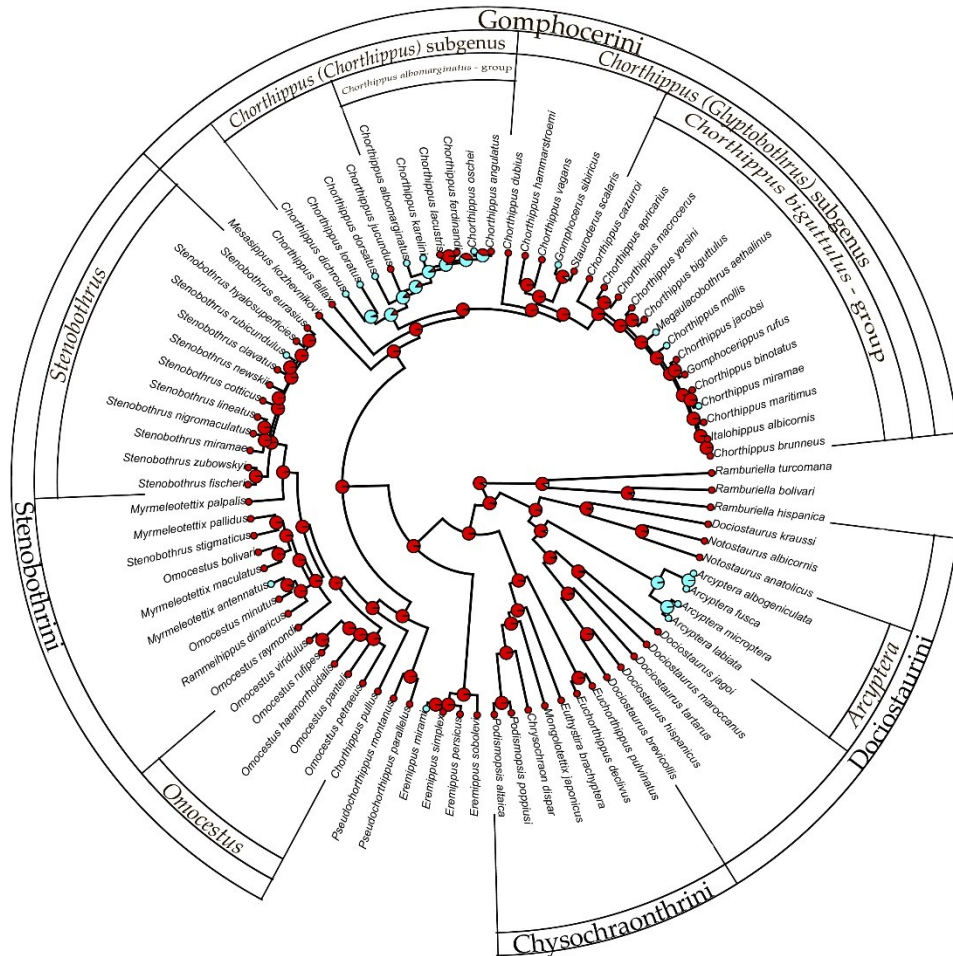


Рисунок 17. Реконструкция признака №2 – Гетерогенность серий. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – фраза состоит из одного типа серий. Голубой – фраза содержит два типа серий.

Реконструкция признака №18 (Рисунок 18) позволяет понять, чем отличались два типа серий, которые независимо появились в роде *Arcyptera* и подроде *Chorthippus*. В обоих случаях один тип серии генерируется движениями ног почти синхронными или с различной степенью сдвига фазы, а второй – с большим сдвигом фазы или в противофазе. Заметный сдвиг фазы также характерен для рода *Podismopsis* и независимо появляется в отдельных ветвях *Stenobothrini* и часто в группе *Ch. biguttulus*.

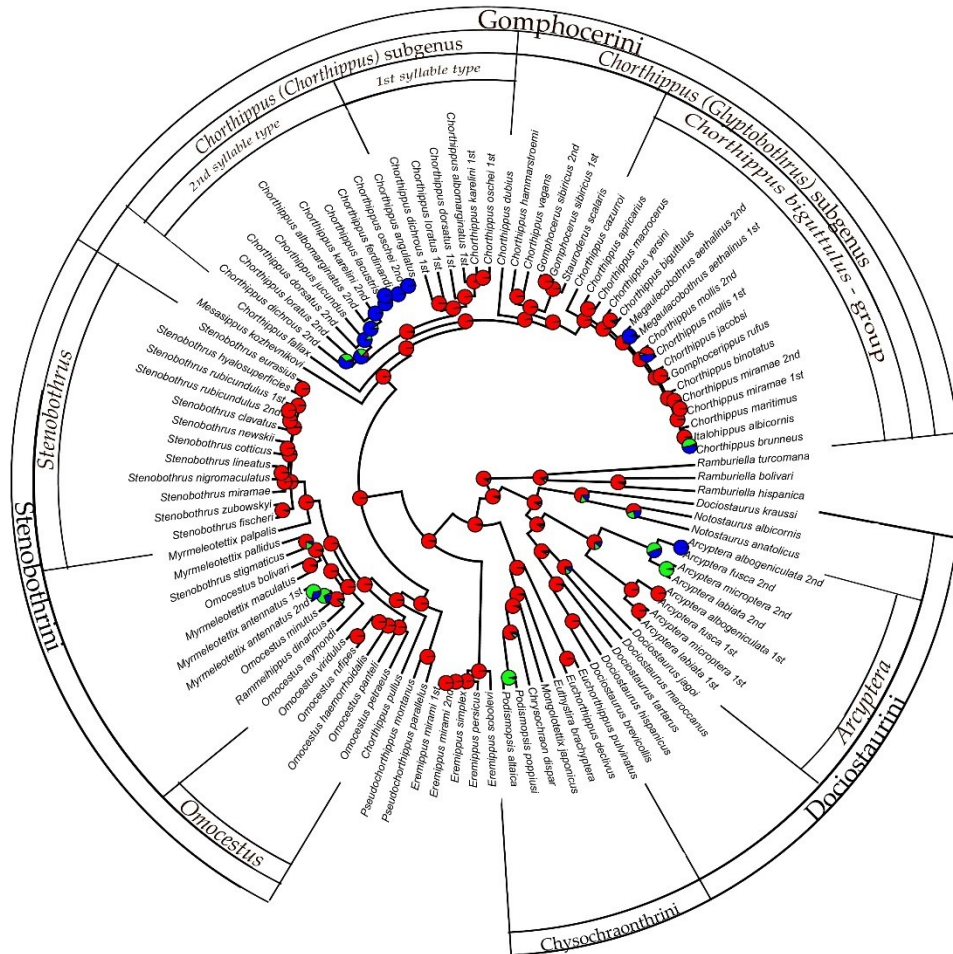


Рисунок 18. Реконструкция признака №18 – Сдвиг фазы движения ног. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – две ноги двигаются синхронно или с небольшим сдвигом фазы (менее 0.1 периода серии), зеленый – с большим сдвигом фазы (от 0.1 до 0.4 периода серии), синий – в противофазе (более 0.4 периода серии).

Признак №11 (сложность серии) (Рисунок 19) описывает комплексное изменение структуры серии. В нашей реконструкции он имеет низкий филогенетический сигнал, т.е. эволюционирует быстрее признаков, рассмотренных выше – его значения часто могут различаться у сестринских видов. Сложная серия как предковое состояние признака показано для группы *Ch. biguttulus*. Однако для ряда видов, попавших в этот кластер, характерны простые серии, что означает возможность редукции сложной структуры серии.

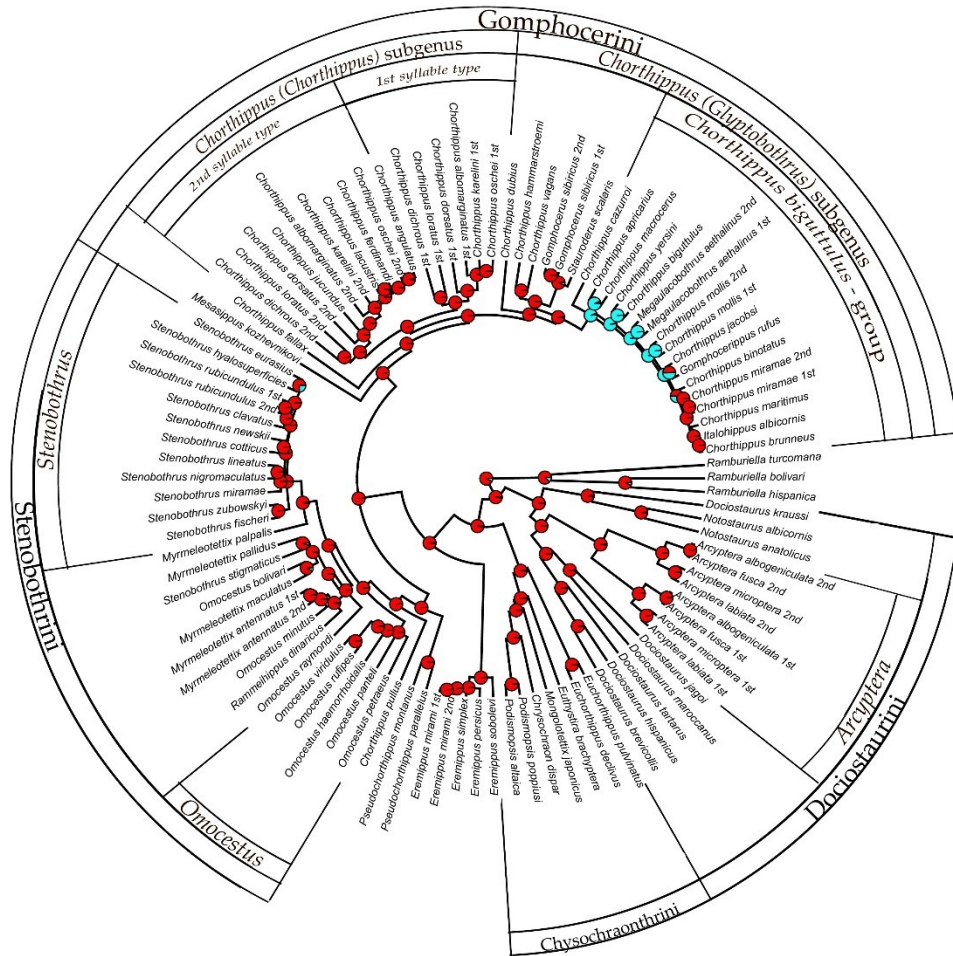


Рисунок 19. Реконструкция признака №11 – Сложность серий. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – каждая серия генерируется одним движением ноги вниз и вверх. Голубой – каждая серия генерируется несколькими движениями ноги вниз и вверх.

Последние три признака, отнесенные к филогенетически информативным (признаки №14, 16 и 19), описывают разные изменения структуры серии. Согласно реконструкциям (Приложения 9-11), они менялись по большей части независимо. Однако в случае трибы Doclostaurini эти признаки менялись согласованно. Таким образом, мы можем описать два типа строения сигналов, характерных именно для этой группы. В первом типе сигнала, характерном для *D. jagoi*, *D. marrocanus*, *N. albicronis* и *N. anatolicus*, фразы состоят из одной серии, состоящей из пульсов, генерируемых ступенчатым опусканием одной ноги. Второй тип сигнала встречается у *D. kraussi*, *D. brevicollis* и *D. tartarus*, и для него характерны фразы, состоящие из

3-4 серий, издаваемых не вполне упорядоченными движениями двух ног. Важно отметить, что длительность фразы обоих типов примерно одинакова, также как и сходно количество ритмов, задействованных в генерации сигнала. Это говорит о том, эти два варианта сигналов могут достаточно быстро переходить из одного в другой.

3.2.4 Филогенетически неинформативные и хаотичные признаки

Реконструкция предкового состояния признака также была успешной для неинформативных признаков: гетерогенности фразы (признак №1), механизмов генерации звука (признак №10), ступенчатого подъема ноги (признак №12), вариации заглушенной части серии (признака №15), вариации сдвига фазы ног (признак №17), вариации использования двух ног (признак №20). Однако для каждого признака реконструкция (Приложения 11-16) была тривиальной – достаточно предсказуемой и не давала новых данных для эволюции признака, т.к. для большинства (более 90%) видов эти признаки имеют одинаковое состояние. Филогенетический сигнал был близок к нулю (Таблица 5). Согласно анализу этих признаков, призывные сигналы предков большинства рассматриваемых узлов содержали фразы, одинаковые по своей структуре (признак №1), звук генерировался за счет феморо-тегминальной стридуляции (признак №10) и плавного подъема ноги вверх (признак №12). Все эти признаки, а также дополнительные (№15, 17, 20) менялись независимо во всех линиях.

Реконструкция предкового состояния была не успешной (Приложения 17-20) для хаотичных признаков: №8 (период серии), №9 (длительность серии), №13 (ступенчатое опускание ноги), №21 (пульсы). Рассчитанная дисперсия темпов изменения признака была слишком высокой, чтобы оценить вероятное предковое состояние признака в большинстве узлов дерева. Филогенетический сигнал был либо высоким, но не достоверным (признак №13), либо низким (признак №11), либо стремящимся к нулю (признаки №8 и №9). Примечательно, что все эти признаки важны для описания структуры серии – именно потому, что сигналы близких видов часто отличаются по этим признакам. Реконструкция, полученная для признака №13 (Приложение 19), не позволяет предположить, производились ли ступенчатые движения ног в процессе генерации серии у общего предка Gomphocerinae.

3.3 Реконструкция эволюции призывных сигналов

Для рассмотрения эволюции призывного сигнала нами были выбраны наиболее важные узлы на филогенетическом дереве (Рисунок 20), лежащие в основе ключевых монофилетических групп, выделяемых на нашей реконструкции. Таким образом, мы реконструировали строение призывного сигнала предков соответствующих групп. Результаты собраны в таблице 7.

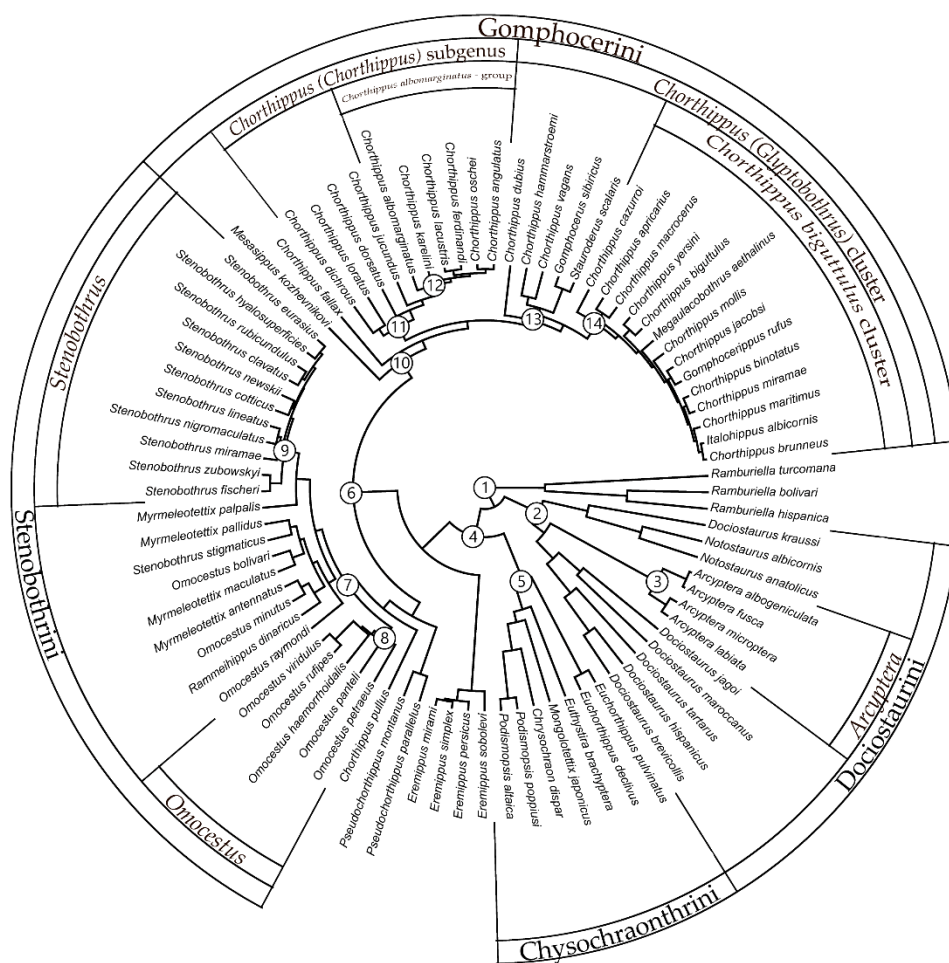


Рисунок 20. Узлы, отобранные для реконструкции эволюции призывного сигнала.

Таблица 7. Оценка предкового состояния признака, 95% доверительный интервал (CI, для количественных признаков) и апостериорная вероятность (PP, для дискретных признаков).

Обозначение узла	Номер узла (Рисунок 20)	2. Гетерогенность серий (PP)	3. Количество фраз (CI)	4. Длительность фразы (CI)	5. Количество серий (CI)	6. Разделение фразы и серии (PP)	7. Количество серий в фразе (CI)	11. Сложность серии (PP)	18. Сдвиг фазы (PP)
Gomphocerinae	1	0 (0.93)	5 (2–15)	0.8 (0–4.7)	6 (1–32)	1 (1.00)	6 (1–33)	0 (0.92)	0 (0.90)
<i>Arcyptera</i> + Dociostaurini	2	0 (0.96)	6 (2–15)	0.5 (0–2.9)	4 (1–15)	1 (1.00)	4 (1–16)	0 (0.98)	0 (0.91)
<i>Arcyptera</i>	3	1 (0.98)	5 (3–8)	1.1 (0.2–2.7)	7 (3–17)	1 (1.00)	5 (1–20)	0 (0.97)	0 (0.75)
Chrysachraontini + Stenobothrini + Gomphocerini	4	0 (0.98)	4 (2–11)	1.1 (0.3–2.0)	9 (2–38)	0 (0.66)	9 (2–37)	0 (0.97)	0 (0.97)
Chrysachraontini	5	0 (0.98)	6 (2–14)	0.8 (0–3.6)	9 (2–34)	0 (0.85)	8 (2–36)	0 (0.97)	0 (0.97)
Stenobothrini + Gomphocerini	6	0 (1.00)	3 (1–5)	3.1 (1.0–7.3)	28 (10–78)	0 (0.96)	23 (8–68)	0 (1.00)	0 (1.00)
Stenobothrini	7	0 (1.00)	2 (1–3)	3.5 (1.7–6.6)	35 (17–74)	0 (0.98)	32 (15–71)	0 (1.00)	0 (1.00)
<i>Omocestus</i>	8	0 (1.00)	1 (1–2)	3.9 (1.9–7.3)	42 (20–90)	0 (0.99)	41 (18–90)	0 (0.99)	0 (1.00)
<i>Stenobothrus</i>	9	0 (1.00)	2 (2–3)	4.1 (2.6–6.2)	43 (26–72)	0 (0.99)	43 (25–73)	0 (1.00)	0 (1.00)
Gomphocerini	10	0 (0.99)	3 (1–5)	3.6 (1.4–7.9)	31 (12–80)	0 (0.97)	22 (8–60)	0 (1.00)	0 (1.00)
<i>Chorthippus</i> (<i>Chorthippus</i>) subgenus	11	1 (0.86)	4 (2–6)	1.7 (0.6–3.4)	16 (7–33)	0 (0.99)	9 (4–19)	0 (1.00)	0 (0.98)
<i>Chorthippus</i> <i>albomarginatus</i> – group	12	1 (0.91)	4 (3–5)	0.7 (0.2–1.5)	18 (10–30)	0 (0.99)	4 (2–8) / 13 (8–23)	0 (0.99) / 0 (1.00)	0 (1.00) / 2 (0.99)
<i>Chorthippus</i> (<i>Glyptobothrus</i>) subgenus	13	0 (0.99)	2 (1–4)	5.7 (3.0–10.2)	37 (17–78)	0 (0.98)	24 (11–52)	0 (0.99)	0 (1.00)
<i>Chorthippus</i> <i>biguttulus</i> – group	14	0 (1.00)	2 (1–2)	8.4 (5.1–13.4)	55 (30–102)	0 (0.98)	44 (23–85)	1 (0.95)	0 (0.99)

Анализ филогенетически информативных признаков (Таблица 6) позволил проследить эволюцию призывного сигнала у Gomphocerinae. На основе результатов реконструкции (Таблица 7) и узлов, выделенных на рисунке 20, мы выявили основные варианты строения призывного сигнала и построили схему эволюции призывного сигнала (рис 21.).

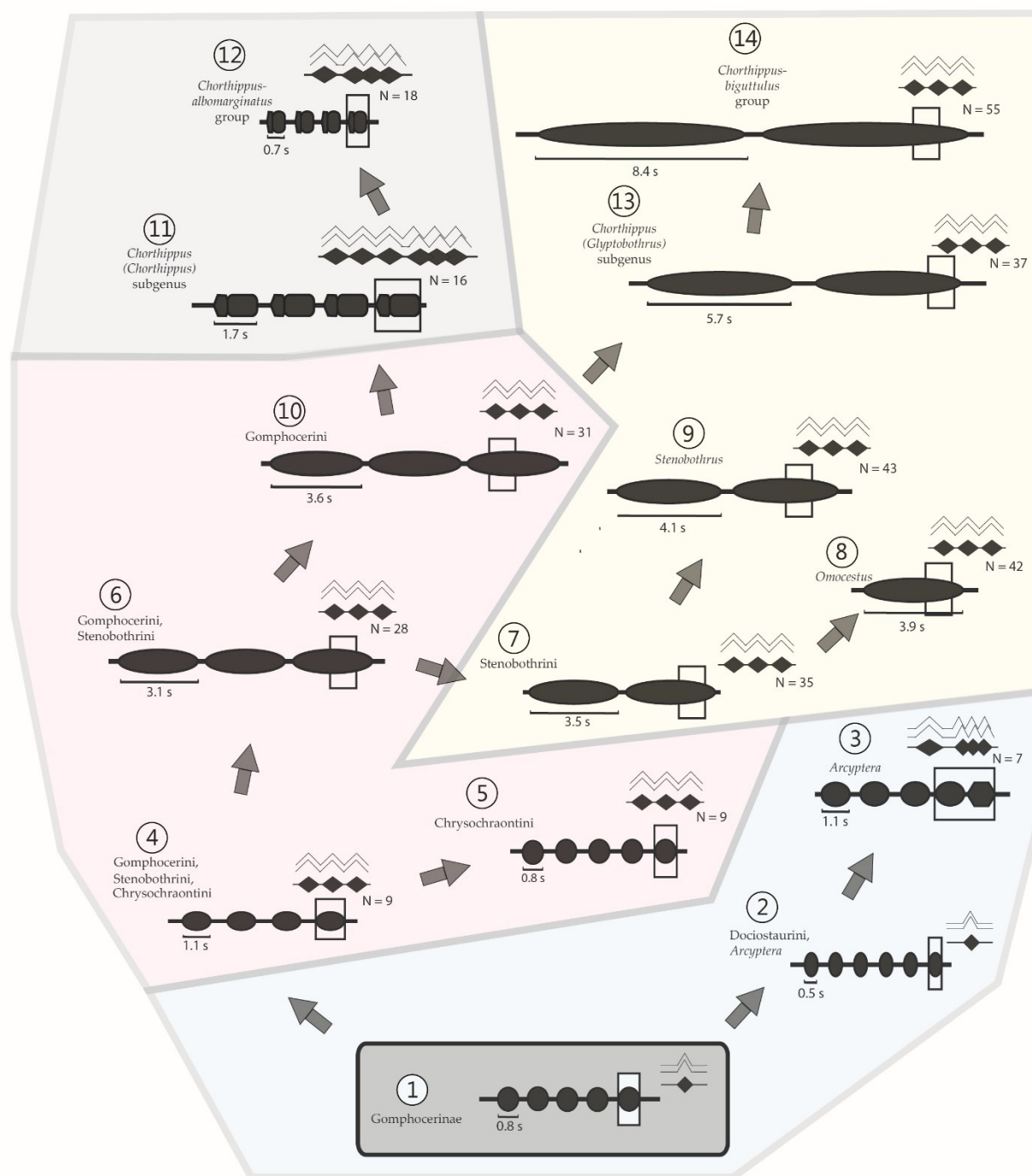


Рисунок 21. Схема эволюции призывного сигнала Gomphocerinae.

Согласно нашим результатам, призывный сигнал общего предка Gomphocerinae состоял из большого числа коротких фраз длительностью в среднем 0.8 с. Каждая фраза состояла только из одной серии. Этот плезиоморфный тип сигнала сохранился у некоторых видов трибы Dociostaurini. У предка рода *Arcyptera* (узел 3) развился другой тип сигнала, состоящий из двух

типов серий. Фразы стали длиннее (продолжительностью 1.1 с) и стали включать уже некоторое количество серий (7 согласно реконструкции). Общий предок триб *Chrysochraontini*, *Stenobothrini* и *Gomphocerini* также начал генерировать фразы, состоящие из множества серий (узел 4). Такие фразы имели длительность около 1.1 с и состояли примерно из 9 серий. Сигнал *Chrysochraontini* близок по своим параметрам к этому предковому сигналу. Реконструированный сигнал общего предка *Stenobothrini* и *Gomphocerini* (узел 6) выявляет некоторые главные тенденции эволюции призывного сигнала: уменьшение числа фраз, увеличение продолжительности фразы (с 1.1 с до 3.1 с), и, соответственно, увеличение числа серий (с 9 до 28). Два самых многочисленных по числу видов таксона *Gomphocerinae*, трибы *Stenobothrini* и *Gomphocerini*, продолжили этот тренд эволюции.

Предковый призывный сигнал *Stenobothrini* (узел 7), вероятно, состоял всего из двух (от одной до трех) длинных фраз (около 3.5 с), содержащих около 35 серий. Предок рода *Omocestus* (узел 8) генерировал похожие сигналы, включающие одну или две фразы, длительностью около 3.9 с при среднем числе серий, приблизительно равном 42. Предковый призывный сигнал *Stenobothrus* (узел 9) имел тенденцию быть чуть более продолжительным (4.1 с) и содержал примерно то же количество серий (около 43).

Предок трибы *Gomphocerini* (узел 10) издавал призывный сигнал, аналогичный таковому у общего предка триб *Stenobothrini* и *Gomphocerini*. Эта сигнал состояла приблизительно из трех фраз длительностью 3.6 с (порядка 31 серии). Однако затем две основные линии *Gomphocerini*, подроды *Chorthippus* (узел 11) и *Glyptobothrus* (узел 13), развили совершенно разные типы призывного сигнала. Предковый сигнал *Glyptobothrus* напоминал предковую песню *Stenobothrini*, но фразы стали еще длиннее (около 5.7 с), и группа *Ch. biguttulus* продолжила этот тренд. Подрод *Chorthippus* демонстрирует противоположные тенденции эволюции. Количество фраз увеличилось (до 4), продолжительность фразы уменьшилась примерно до 1.7 с, а также уменьшилось количество серий обоих типов (до 16). Большинство видов подрода *Chorthippus*, как и *Arcyptera*, генерируют два типа серий, что позволяет предположить, что предковый сигнал также состоял из двух типов серий. Далее этот тренд продолжился в группе *Ch. albomarginatus* (узел 12), предковый призывный сигнал которых состоит примерно из 5 фраз длительностью около 0.7 с.

Условно мы выделяем четыре базовых предковых варианта строения сигнала (Рисунок 21): 1) короткие (менее 0.8 с) и многочисленные (более пяти) фразы, состоящие из небольшого (1–6) числа серий, характерные для базальных групп; 2) средние по своим параметрам сигналы, характерные для базальных линий продвинутых триб, предка рода

Eremippus и трибы *Chrysochraontini* (3-5 фраз в составе сигнала, длительность фразы 0.8–3.6 с, 9–31 серий в составе фразы); 3) длинные сигналы продвинутых групп (*Glyptobothrus*, *Stenobothrini*), включающие 1–2 фразы длительностью 3.6–8.4 секунды, включающую 35–55 серий; 4) сигналы, состоящие из двух элементов, характерные для подрода *Chorthippus*, относительно короткие по длительности (1.7 с и менее, 16–18 серий). Предлагаемое разделение является нестрогим, поскольку не охватывает всего разнообразия строения сигнала и между группами есть плавные переходы.

3.4. Эволюция структуры призывных сигналов Gomphocerinae

В литературе (von Helversen, von Helversen, 1994; Vedenina, Mugue, 2011) предполагается, что наиболее примитивные сигналы у Gomphocerinae производятся: 1) плавными движениями задних ног вверх и вниз или 2) плавными движениями вверх и ступенчатыми движениями вниз. Оба этих варианта встречаются во всех группах Gomphocerinae и потому считаются плезиоморфным паттерном сигнала. Основной медленный ритм 1–10 Гц (период повторения фразы или серии 100–1000 мс) мог возникнуть из дыхательных или двигательных ритмов (Heinrich, Elsner, 1997), тогда как более быстрые движения 50–70 Гц (период пульсов или серий 15–20 мс) могут происходить из ритма полета (Elsner, 1994). Наттье с соавторами (Nattier et al., 2011) утверждают, что гипотетический предковый сигнал состоял из небольшого числа серий в составе фразы. И все авторы предполагают, что предковый сигнал генерировался движениями обеих ног синхронно или с небольшим сдвигом. Наши промежуточные результаты (Sevastianov et al., 2023) показали, что предковый сигнал генерировался движениями только одной ноги. Однако, согласно более тщательному анализу, рассматриваемому в этой работе, сигнал все же генерировался обеими ногами. При этом каждая фраза содержала только одну серию, и сигнал состоял из множества коротких фраз длительностью в среднем 0.8 с. Этот плезиоморфный тип сигнала сохранился у некоторых видов трибы *Dociostaurini*. Количество серий в составе фразы трудно сопоставить в разных работах из-за разных определений понятия «серия».

К сожалению, наши результаты не позволяют утверждать, когда появились ступенчатые движения, поскольку для этого признака (№13) не было получено достоверной реконструкции предкового состояния признаков. Филогенетический сигнал для этого признака оказался низким, переход от плавных движений к ступенчатым происходил в процессе эволюции достаточно быстро. Это говорит в пользу концепции двух вариантов плезиоморфного паттерна, как описывалось выше.

Какое адаптивное значение может иметь различная длительность и количество фраз? Если рассмотреть виды трибы *Dociostaurini*, демонстрирующие плезиоморфный паттерн сигнала, то можно заметить, что самцы этих видов активно передвигаются, лишь ненадолго останавливаясь и производя немногочисленные короткие фразы (Савицкий 2000, 2007). Таким образом, самец перемещается по относительно большой территории и имеет шанс встретить больше самок, которые редко реагируют акустически. Бергер (Berger, 2008) также предполагал, что эта стратегия поиска полового партнера является исходной для *Gomphocerinae*.

Дальнейшим направлением эволюции стратегии поиска полового партнера стало генерирование более продолжительных последовательностей фраз, которые характерно для представителей продвинутых групп. В таком случае самец генерирует сигнал, оставаясь на одном месте, а к нему без акустических реакций приближается восприимчивая самка. На практике, восприятие акустического ответа самки может быть затруднено самцом из-за периферических эффектов, действующих на тимпанальную мембрану во время стридуляции (Hedwig, 1990). Наконец, некоторые виды из триб *Stenobothrini* и *Gomphocerini* выработали еще одну стратегию поиска: самцы производят относительно короткие фразы и слышат акустические реакции самок. В ходе этого процесса представители обоих полов могут приближаться друг к другу, периодически обмениваясь сигналами (von Helversen, von Helversen, 1994). В этом случае самец также может начать перемещаться по субстрату, как и виды *Dociostaurini*.

Интересно, что сравнение эволюции призывных сигналов у саранчовых и кузнечиков показывает разные сценарии эволюции. Изучение призывных сигналов у различных семейств *Tettigonioidea* (Korsunovskaya, 2008; Korsunovskaya, 2009) и у видов рода *Neoconocephalus* (Frederick, Schul, 2016) показало, что длинные гомогенные последовательности пульсов являются предковым вариантом строения сигнала. Авторы предполагают несколько направлений эволюции сигнала. Так, одним из продвинутых типов строения сигнала становятся прерывистые сигналы, состоящие из пульсов, сгруппированных в серии. Другой продвинутый тип строения сигнала состоит из чередующихся пульсов двух типов. Частота повторения пульса также может уменьшаться, что приводит к образованию серий, состоящих из одного пульса.

Одним из ведущих факторов эволюции коммуникации у кузнечиков, в частности, у фитофагов *Phaneropterinae* и некоторых *Bradyporinae* предполагается экологическая ниша (Korsunovskaya, 2008; Korsunovskaya, 2009). Плотность популяции у этих групп может быть очень высокой, что делает их уязвимыми для паразитов и хищников. В

результате большинство видов этих таксонов генерируют сигналы, состоящие из аperiодических либо одиночных пульсов. Сравнение слуховых сенсилл у видов рода *Neosconocephalus* (Strauss et al., 2017) показало, что виды, производящие длинные гомогенные сигналы (предполагаемый предковый паттерн), имеют большее количество сенсилл, чем виды, обладающие более сложной структурой сигнала. Также известно, что прерывистые сигналы вполне регулярно встречаются у видов с высокой плотностью популяции (Greenfield, 1990). Штраус с соавторами (2017) объясняют это тем, что в условиях высокой плотности популяции давление отбора на увеличение эффективности слуховых органов может быть снижено, поскольку обнаружение полового партнера становится более вероятным.

В случае Gomphocerinae эволюцию структуры призывного сигнала несколько сложнее объяснить экологической специализацией. С одной стороны, виды трибы Docistaurini, демонстрирующие плезиоморфный паттерн призывного сигнала, предпочитают разреженные аридные биотопы (полупустынные станции) и большую часть времени проводят на субстрате (Савицкий, 2000). Виды, издающие более продолжительные сигналы (*Omocestus*, *Stenobothrus*, *Glyptobothrus*), являются фитофилами (хортобионтами) и большую часть времени проводят на растительности (Savitsky, 2010). С другой стороны, есть род *Eremippus*, представители которого могут издавать как длинные, так и короткие сигналы, по своей экологии близки к Docistaurini, и являются микротамнобионтами по данным Савицкого (2007). И также виды продвинутых групп, развившие короткие сигналы с обменом ответными сигналами с самками (некоторые представители рода *Stenobothrus*, подрода *Chorthippus*, группы *Ch. biguttulus*) в некоторых случаях могут генерировать сигналы не только на растительности, но и на субстрате. Кроме того, представители многих групп способны образовывать высокую плотность популяции.

3.5. Увеличение сложности сигнала

Ранее разные авторы предполагали (von Helversen, von Helversen 1994; Mayer et al. 2010; Vedenina, Muge, 2011), что призывный сигнал Gomphocerinae равномерно эволюционировал с увеличением сложности сигнала. Наттье с соавторами (Nattier et al., 2011), однако, отметили отсутствие явного тренда на увеличение сложности и лишь утверждали, что эволюция призывного сигнала у Gomphocerinae включала множество параллельных трансформаций. К аналогичным выводам пришли исследователи эволюции призывных сигналов сверчков Lebinthini (Tan et al., 2021), которые показали, что как непрерывные трели, так и односложные сигналы (что предполагается предковым паттерном для этой группы) приобретались вторично и многократно. Примечательно, что по аналогии с Gomphocerinae строение сигналов у

Lebinthini относительно стабильно в разных линиях, тогда как более тонкие количественные признаки весьма лабильны. Также и в нашей работы мы не обнаружили макроэволюционных тенденций эволюции для многих признаков серии: результаты реконструкции предкового состояния для этих признаков (Приложения 11-20) трудно интерпретировать. Вероятно, амплитудно-временной паттерн строения серии претерпевал многочисленные и независимые усложнения и упрощения на протяжении всей эволюции. Как минимум, это справедливо для признака сложности строения серия, т.к. согласно результатам, строение серии вторично упрощалось в группе *Ch. biguttulus*.

Один из примеров упрощения паттерна может быть связан с использованием различных механизмов генерации звука у Gomphocerinae (признак №10, Приложение 12). Некоторые виды группы *S. eurasius* (Tarasova et al., 2021) и группы *S. rubicundulus* (Elsner, Wasser 1995; Vedenina et al., 2012) издают призывные сигналы с помощью биения крыльев. Такой звук, создаваемый хлопанием крыльев, представляет собой простые пульсы, повторяющиеся с частотой биения крыльев во время полета. Структура такого сигнала проще типичных для Stenobothrini сигналов. Такая модификация частично связана с бифункциональностью некоторых грудных мышц, способных двигать как крылом, так и ногой. Для *S. rubicundulus* было показано, что довольно простые изменения в координации мышц могут преобразовывать паттерны движений, типичных для ног и крыльев, друг в друга (Elsner, 1974b; Elsner, Wasser, 1995). С другой стороны, использование крыльев также эволюционировало под действием полового отбора, поскольку крыловые сигналы также входят в состав сигнала ухаживания и работают как дополнительный визуальный элемент. Кроме того, крыловые сигналы очень громкие, что полезно для привлечения самок с большой территории.

В целом, наши данные частично согласуются с оценкой Наттье и соавторов (Nattier et al., 2011), которые описывают модель развития призывного сигнала как «динамическую». Строение сигнала независимо усложнялось и упрощалось. Рассмотрение признаков фразы как верхнего иерархического уровня позволяют выявить некоторые эволюционные тенденции, в чем наши данные сопоставимы с результатами на группе Lebinthini (Tan et al., 2021).

3.6 Эволюционные факторы, направляющие эволюцию призывного сигнала *Gomphocerinae*

В ряде работ было показано, что большинство половых признаков различных животных имеют высокий филогенетический сигнал (например, Price, Lanyon, 2002; Erdtmann, Amezcuita 2009). В нашей работе лишь около половины рассмотренных признаков призывных сигналов *Gomphocerinae* получила высокую оценку филогенетического сигнала. Большая часть признаков описывают верхний иерархический уровень строения сигнала. Из многочисленных признаков, описывающих структуру серий, только четыре оказались относительно консервативными. Высокий филогенетический сигнал означает, что признак может быть филогенетически информативным при описании надвидовых таксонов. Считается, что высокий филогенетический ожидается для признака, эволюционирующего без воздействия значимых факторов отбора на видовом уровне, например, под воздействием генетического дрейфа (Panhuis et al., 2001; Gerhardt, Huber, 2002) или плейотропных эффектов, связанных с эволюцией морфологических признаков (например, Coccoft, Ryan, 1995; Podos, 2001; Seddon, 2005).

В то же время экологические факторы могут направлять эволюцию стратегии поиска полового партнера, как рассматривалось в разделе 3.4, и таким образом влиять на консервативные признаки призывного сигнала. Также на саранчовых проводились поведенческие эксперименты, показывающие важность некоторых признаков фразы для системы оценки полового партнера, т.е. для полового отбора. Например, самки *Ch. brunneus* реагируют только на фразы длительностью от 0.05 до 0.3 с, что близко к естественному диапазону продолжительности фразы (von Helversen, von Helversen, 1994). У *Ch. dorsatus* средняя продолжительность фразы ниже продолжительности, которую предпочитают самки (Stumpner, von Helversen, 1992), что указывает на то, что этот признак может быть подвержен половому отбору. Примечательно, что наша оценка филогенетического сигнала длительности фразы ниже ($\lambda = 0.427$), чем для других признаков фразы (Таблица 5), что предполагает взаимодействие нескольких векторов отбора, одним из которых, вероятно, является половой отбор. Тем не менее этот признак все равно может быть филогенетически информативным. Сонг и Бушели (2010) показывают аналогичные несоответствия между значением филогенетического сигнала и предполагаемой скоростью эволюции при сравнении мужских гениталий и негенитальных признаков у насекомых. По их оценкам, гениталии самцов имеют сходный филогенетический сигнал по сравнению с негенитальными признаками, несмотря на то, что половые органы в целом находятся под половым отбором. Они объясняют это комплексной природой подобных морфологических признаков: некоторые компоненты

половой системы могут быть филогенетически консервативными ввиду функциональных ограничений, в то время как другие признаки могут быть филогенетически гораздо более лабильными, напрямую участвуя в копуляции. В нашем анализе фраза представляет собой структурную единицу третьего уровня, что предполагает комплексный характер эволюции ее признаков по аналогии с гениталиями.

Слабый филогенетический сигнал обнаружен для многих признаков серии, в частности, для периода повторения и длительности серии (признаки №8 и №9). Период серии – один из главных признаков призывного сигнала, образующих в сообществах саранчовых так называемую акустическую нишу, являющуюся частью экологической ниши (Бухвалова, Жантеев, 1993; Bukhvalova, 2006; Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Виды, производящие сигналы с одинаковым периодом серии, практически всегда аллопатричны; таким образом они избегают конкуренции за каналы акустической связи. Когда самки выбирают полового партнера, первое, что они должны сделать, — это найти самца своего вида и отвергнуть самцов других видов. Следовательно, использование системы коммуникации в качестве прекопуляционного изолирующего механизма является важным компонентом естественного отбора. Некоторые авторы предполагают, что это также является компонентой полового отбора (например, Searcy, Andersson 1986; Reichert, Ronacher, 2015). Однако есть принципиальная разница между задачей найти представителя своего вида среди других видов и задачей выбора лучшего партнера. На вопрос «это представитель моего вида?» легко ответить «да» или «нет»; на вопрос «кто лучший из возможных партнеров?» сложнее дать однозначный ответ (von Helversen, von Helversen, 1994).

Разделение акустических ниш можно проиллюстрировать репродуктивными взаимодействиями между близкородственными видами. Смещение репродуктивных признаков – это географическая закономерность, при которой различия в системах коммуникации двух таксонов больше при симпатрии, чем при аллопатрии. В зоне симпатрии происходит отбор против эволюционно дорогих ошибок при выборе полового партнера. Например, два вида австралийских древесных лягушек *Littoria ewingii* и *L. verreauxii* имеют одинаковую частоту пульсов призывных сигналов в аллопатрии, а в симпатрии разница в частоте пульсов превышает 60% (Littlejohn, 1999, цитируется по Gerhardt, Huber, 2002). Аналогично, разница в частоте пульсов между североамериканскими лягушками *Pseudacris nigrita* и *P. feriarum* значительно увеличивается в зоне перекрывания ареалов по сравнению с аллопатрическими популяциями (Fouquette, 1975).

Строго говоря, эволюционным механизмом изменения признака сигнала в модели конкуренции за акустическую нишу также является половой отбор, в основе которого, по определению, лежит конкуренция за полового партнера между особями одного пола. Рассмотрим модельную ситуацию, когда в одном биотопе обитают два близких вида. Допустим, их, сигналы имеют одинаковую структуру сигнала, и перекрываются по распределению количественных параметров серии, например, периода повторения серия. Тогда самки обоих видов, выбирающие сигнал, близкий к сигналу другого вида, будут иметь сниженный репродуктивный успех по сравнению с самками, выбирающими отличающиеся сигналы. Последние будут чаще спариваться с самцами, сигналы которых сильно отличаются от сигналов другого вида. Соответственно, самцы, генерирующие сигналы, близкие к сигналам другого вида, будут проигрывать во внутривидовой конкуренции. Таким образом, отбор будет поддерживать распространение в популяции определенных мутаций, меняющих: 1) систему распознавания сигнала у самки, 2) количественные параметры сигнала.

Концепцию акустических ниш также можно рассматривать как часть более общей концепции экологического отбора в эволюции структуры сигнала (Gerhardt, Huber, 2002). Шум является крайне важным компонентом окружающей среды, поскольку он мешает сенсорным системам обрабатывать соответствующие сигналы (Wiley, 2013). Рихерт и Ронахер (2015) показали, что предпочтения самок в отношении характеристик призывных сигналов самцов *Ch. biguttulus* подвержены влиянию шума. Выбранные авторами шумовые стимулы охватывали диапазон несущих частот, характерный для гетероспецифичных сигналов. Результаты показывают, что в разных условиях шума могут быть предпочтительны разные характеристики сигнала, и, таким образом, эволюция сигнала может идти по-разному в зависимости от уровня и структуры шума окружающей среды. В этих экспериментах авторы изменяли параметры серии, а именно, амплитуду и длительность интервалов пульсов в составе серии или пауз между сериями. Авторы показали значительное влияние шума на предпочтения длительности пауз между сериями. И напротив, шум не влиял на предпочтения серий с увеличенными интервалами между пульсами. Известно, что отсутствие или наличие промежутков между пульсами часто зависит от того, имеют ли самцы обе ноги или только одну, из-за характерного для многих видов сдвига фазы между движениями ног. Было показано, что самки таких видов предпочитают пульсы без промежутков, потому что они, по-видимому, предпочитают самцов с обеими ногами (Kriegbaum, 1989; von Helversen, von Helversen, 1997; Klappert, Reinhold, 2003). Эти результаты показывают, что предпочтение самок пульсов без пауз может быть результатом полового отбора. Это также соответствует нашим результатам по слабым или незначительным филогенетическим сигналам для признаков №15, №17, №20 и №21.

В то же время непонятно, как различия в паттернах или сдвиге фазы между движениями ног могут восприниматься на расстоянии. Например, как самка с учетом шума может достоверно оценить, генерируется ли сигнал одной ногой или двумя. Возникает вопрос, почему у некоторых Gomphocerinae развился столь сложный паттерн движений ног? Чтобы ответить на этот вопрос, надо принять во внимание не только призывные сигналы, но и сигналы ухаживания. Около 60 % видов Gomphocerinae, рассмотренных в настоящем исследовании, имеют лишь незначительные различия между призывными сигналами и сигналами ухаживания. При этом и сложные сигналы ухаживания обычно содержат элемент, гомологичный элементу призывного сигнала (Berger, 2008; Vedenina, von Helversen, 2009; Vedenina et al., 2020; Tarasova et al., 2021). Когда самка сидит непосредственно рядом с ухаживающим самцом, влияние акустического фона заметно ниже, к тому же она воспринимает не только акустические, но и зрительные сигналы. Таким образом, эволюцию структуры серий призывного сигнала во многих случаях следует рассматривать в контексте эволюции сигнала ухаживания.

3.7. Унитарная или атомарная эволюция?

Результаты анализа признаков призывного сигнала сверчков подсемейства Eneopterinae (Robillard, Desutter-Grandcolas, 2011) подтверждают гипотезу атомизированной эволюции, которая предполагает, что все компоненты сигналов эволюционируют независимо (Rowe, 1999). В то же время было показано, что несущие частоты у сверчков Eneopterinae зависят от излучающих структур (Robillard, Desutter-Grandcolas, 2004). Таким образом, в этом контексте уже необходимо различать частотные признаки сигнала и признаки, связанные с амплитудно-временного паттерна, которые обычно менее строго зависят от строения звуковых органов, и могут эволюционировать под действием различных факторов отбора. Так, анализ признаков временного паттерна призывных сигналов у кузнечиков рода *Neoconocephalus* не выявил значимой корреляции между признаками, что подтверждает независимую (атомарную) эволюцию признаков сигнала (Frederick, Schul, 2016).

В случае Gomphocerinae как минимум некоторые признаки явно скоррелированы между собой: признаки, описывающие структуру фразы (признаки №№ 3, 4 и 5). В то же время, признаки периода и длительности серии эволюционируют хаотично, не коррелируя с признаками фразы. Таким образом, мы предполагаем независимую

эволюцию на этих двух уровнях строения сигнала. Роу (1999) предположил, что может существовать континуум эволюционных закономерностей для многокомпонентных сигналов, начиная от ситуации, когда сигналы развиваются как один сложный признак (гипотеза унитарной эволюции), до ситуации, когда все компоненты сигналов развиваются независимо (атомизированная гипотеза эволюции). В этом гипотетическом континууме песни *Gomphocerinae* будут занимать промежуточное положение между двумя крайними ситуациями. Эти результаты говорят в пользу того, что на эволюцию призывного сигнала *Gomphocerinae* независимо влияют несколько векторов отбора.

3.8 Выводы

Среди рассмотренных признаков призывного сигнала 11 оказались относительно консервативными и филогенетически информативными. В их число вошли почти все признаки, описывающие фразу, как качественные, так и количественные, и только некоторые признаки структуры серии. Таким образом, третий (верхний) структурный уровень строения сигнала является консервативным. Количественные признаки серии, такие как период и длительность серии, напротив, являются крайне эволюционно лабильными.

Реконструкция эволюции призывного сигнала позволила выделить основные типы строения сигнала и проследить его эволюцию, связанную с изменением стратегии поиска полового партнера. Общий предок рассматриваемой части подсемейства генерировал сигналы, состоящие из большого числа коротких фраз, состоящих из одной серии. Предположительно, он, как и современные *Dociostaurus*, активно перемещался по субстрату. Затем сигнал независимо усложнялся в роде *Arcyptera* и общего предка продвинутых групп. Общая тенденции эволюции призывного сигнала заключается в увеличении длительности фраз и уменьшении их количества, в таком случае самец снижает свою локомоторную активность. Призывный сигнал, состоящий из одной фразы большой длительности, сформировался независимо в подроде *Glyptobothrus* и трибе *Stenobothrini*. Однако, в роде *Chorthippus* также наблюдается и обратный тренд. В подроде *Chorthippus* и группе *Ch. biguttulus* структура призывных сигналов частично возвращается к предковому состоянию. Изменение структуры сигнала происходило, вероятно, в ходе развития би-дирекциональной коммуникации. В подроде *Chorthippus* сформировался уникальный тип сигнала, состоящий из двух элементов, который впоследствии упростился в группе *Ch. albomarginatus*.

Полученная реконструкция демонстрирует возможность как усложнения, так и упрощения структуры призывного сигнала в ходе эволюции. Хаотичный характер эволюции

количественных признаков серии указывает на ведущую роль факторов межвидовой коммуникации и обуславливает, использование именно этих признаков для выделения акустической ниши. Эволюцию призывного сигнала следует рассматривать как промежуточную между унитарной и атомизированной, и признаки призывного сигнала эволюционируют под воздействием совокупности несколько факторов.

Глава 4. Реконструкция эволюции сигналов ухаживания

4.1. Оценка филогенетического сигнала

Для всех рассмотренных признаков сигналов ухаживания был получен достоверный филогенетический сигнал (таблица 8). Для признака №2 («элемент призывного сигнала в составе сигнала ухаживания») и признака №5 («количество демонстрационных элементов») филогенетический сигнал оказался относительно низким, что говорит о высокой скорости эволюции этих признаков. Остальные признаки более консервативны. В отличие от признаков призывного сигнала, не было получено значений лямбды Пейджела, близких к нулю или единице, имеющих недостоверный или слабо достоверный филогенетический сигнал.

Таблица 8. Результаты оценки филогенетического сигнала признаков сигнала ухаживания.

Признак	Pagel's lambda	P-value (на основе LR-теста)
1. Различия между призывным сигналом и сигналом ухаживания	0.636	<0.001
2. Элемент призывного сигнала в составе сигнала ухаживания	0.263	0.009
3. Количество звуковых элементов, уникальных для сигнала ухаживания	0.676	<0.001
4. Общее количество звуковых элементов	0.651	<0.001
5. Количество демонстрационных элементов	0.283	0.003

4.2. Реконструкция предкового состояния признаков

На основании филогенетической реконструкции (Рисунок 5) и матрицы признаков сигнала ухаживания (Приложение 7) были рассчитаны реконструкции предкового состояния признака. В отличие от количественных признаков призывного сигнала, количественные признаки сигнала ухаживания (число элементов) рассматривались как дискретные, поскольку они изменяются в небольших пределах (от 1 до 5). Как и при реконструкции призывных сигналов, выбор моделей для реконструкции предкового состояния признаков осуществлялся на основе несколько критериев (Приложение 22), главным из которых был критерий работоспособности модели: способна ли она реконструировать значение признака в корне дерева. Так как по всем признакам был получен достоверный филогенетический сигнал, ожидаемо, по всем признакам удалось получить анализируемые реконструкции.

Согласно реконструкции признака №1 (Рисунок 22), сигнал ухаживания, отличающийся от призывного сигнала, является предковым состоянием для: 1) клады, объединяющей трибу *Stenobothrini* и *Ch. pullus*, 2) группы *Ch. albomarginatus*, 3) кластера *Glyptobothrus*. Реконструкция является недостоверной для ряда базальных узлов относительно триб *Stenobothrini* и *Gomphocerini*. Несмотря на это, мы уверены, что сложный сигнал ухаживания возник независимо в соответствующих ветвях, а неясность реконструкции стоит отнести к несовершенству метода и неполноте выборки. Актуальная реконструкция указывает на теоретическую возможность редукции сигнала ухаживания в рамках кластера *Glyptobothrus*. Филогенетический сигнал высокий и достоверный для этого признака.

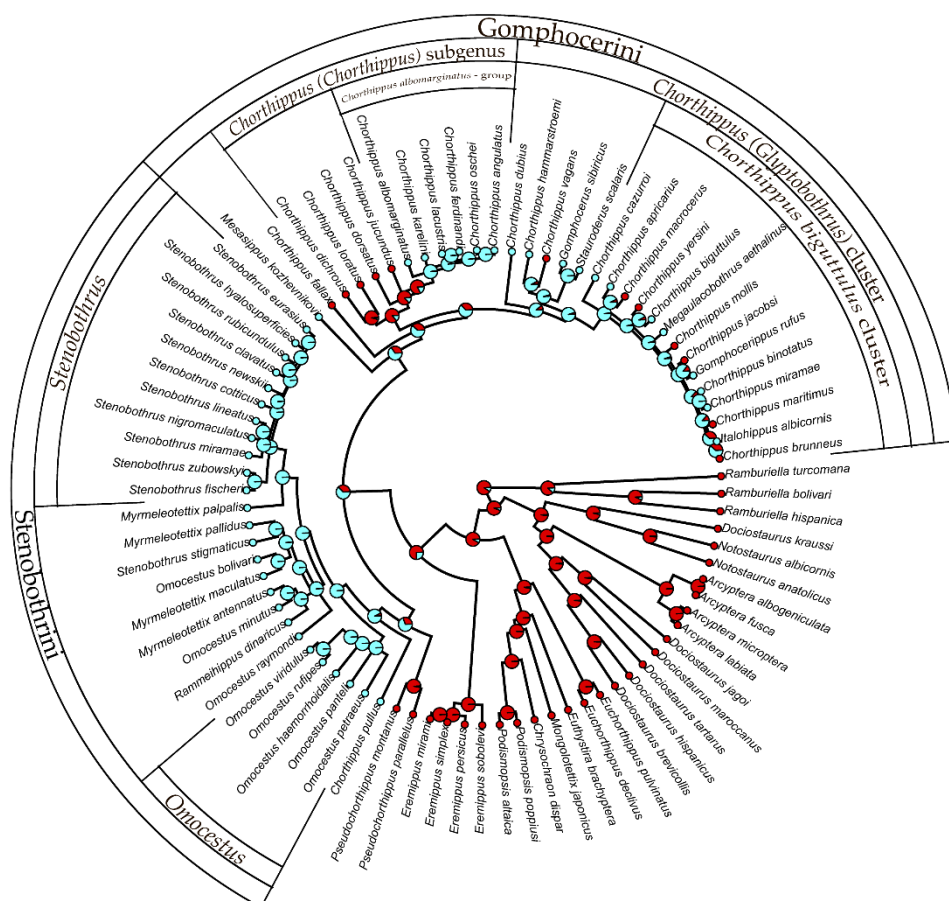


Рисунок 22. Реконструкция признака №1 - Различия между призывным сигналом и сигналом ухаживания. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – самцы не генерируют сигналы

ухаживания, или сигналы ухаживания идентичны по структуре призывным сигналам, но могут различаться по длительности или амплитуде; голубой – самцы генерируют сигналы ухаживания, которые отличаются от призывных сигналов по своей структуре.

Для признака №2 был получен относительно низкий филогенетический сигнал. Согласно реконструкции (Рисунок 23), для большинства узлов на дереве характерно присутствие элемента призывного сигнала в составе сигнала ухаживания. В трибе *Stenobothrini* и кластере *Glyptobothrus* этот элемент много раз модифицировался, но происходило это почти всегда независимо. Выделяется группа *Ch. albomarginatus*, для представителей которой характерна сильная модификация этого элемента, называемого элементом С (Vedenina, von Helversen, 2009), вплоть до отсутствия обнаруживаемой гомологичности. Полная утрата элемента, гомологичного призывному сигналу, встречается также у нескольких видов трибы *Stenobothrini*.

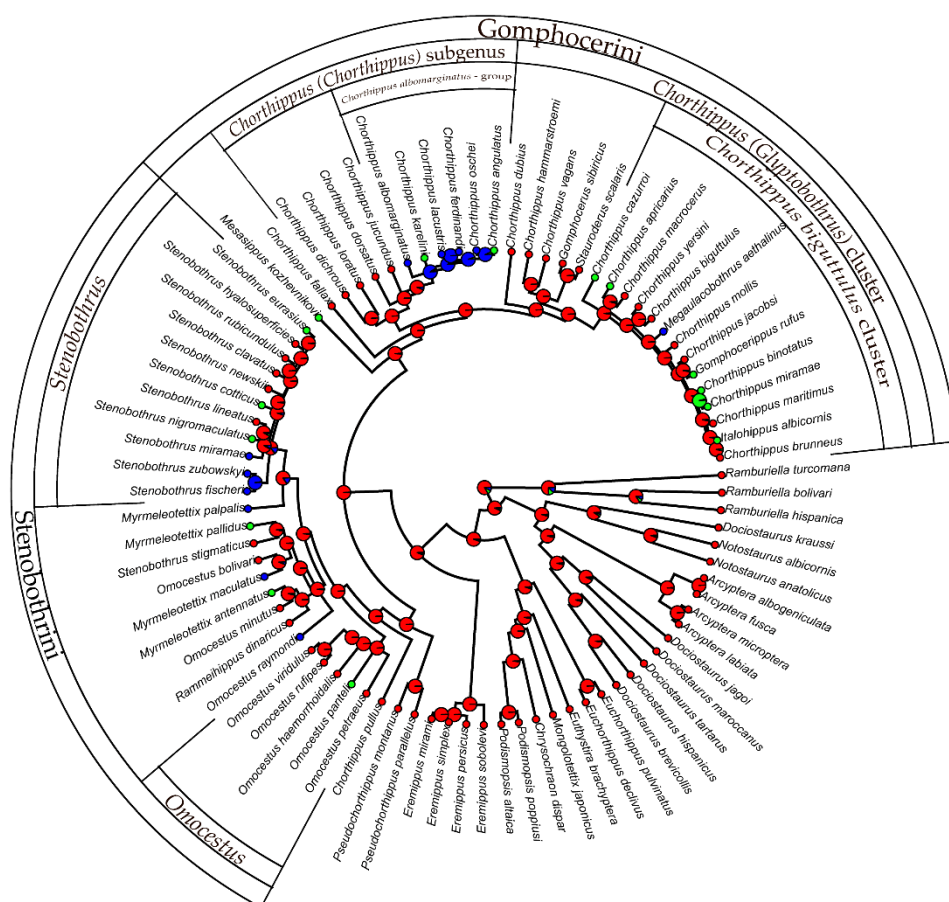


Рисунок 23. Реконструкция признака №2 – Элемент призывного сигнала в составе сигнала ухаживания. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – сигнал ухаживания содержит элемент призывного сигнала, идентичный по структуре и амплитудно-временному паттерну призывному сигналу; зеленый – сигнал ухаживания содержит элемент, гомологичный призывному сигналу, но в небольшой степени изменен (различается амплитуда сигнала, длина или период серии); синий – элемент призывного сигнала сильно изменен или сигнал ухаживания полностью состоит из уникальных элементов, среди которых не обнаруживается гомологичный элементу призывного сигнала.

Следующие три признака нашей параметризации количественно отражают тенденцию усложнения сигнала. Разница между признаками №3 (количество звуковых элементов, уникальных для сигнала ухаживания) и №4 (общее количество звуковых элементов) является довольно тонкой. Дело в том, что некоторые виды, имеющие два элемента в составе призывного сигнала, также генерируют эти два элемента в составе сигнала ухаживания. Поэтому при отсутствии различий между сигналом ухаживания и призывным сигналом мы вынуждены их отождествлять. В таком случае два элемента в призывном сигнале означают два элемента в составе сигнала ухаживания. Признак №4 фактически не отличает виды, имеющие один элемент в призывном сигнале и два – в составе сигнала ухаживания, от видов, имеющих сигналы ухаживания идентичные призывным, состоящим из двух элементов. С другой стороны, признак №3 не отличает виды, имеющие по одному элементу в призывном сигнале и сигнале ухаживания, от видов имеющих сигналы ухаживания, идентичные призывным и состоящим из двух элементов. Для обоих признаков был получен высокий и достоверный филогенетический сигнал.

Реконструкция признака №3 (Рисунок 24) демонстрирует очень быстрое возникновение большего числа новых элементов в некоторых узлах, особенно, в группе *Ch. albomarginatus*, где уже при появлении группы выделяется сразу как минимум два новых элемента. К сожалению, реконструкция недостоверна для многих узлов трибы *Stenobothrini* – согласно реконструкции, предковым состоянием признака для большинства узлов в этом кластере является один или два уникальных элемента. Соответственно, в рамках этой реконструкции, нельзя обоснованно предположить, происходило ли упрощение сигнала.

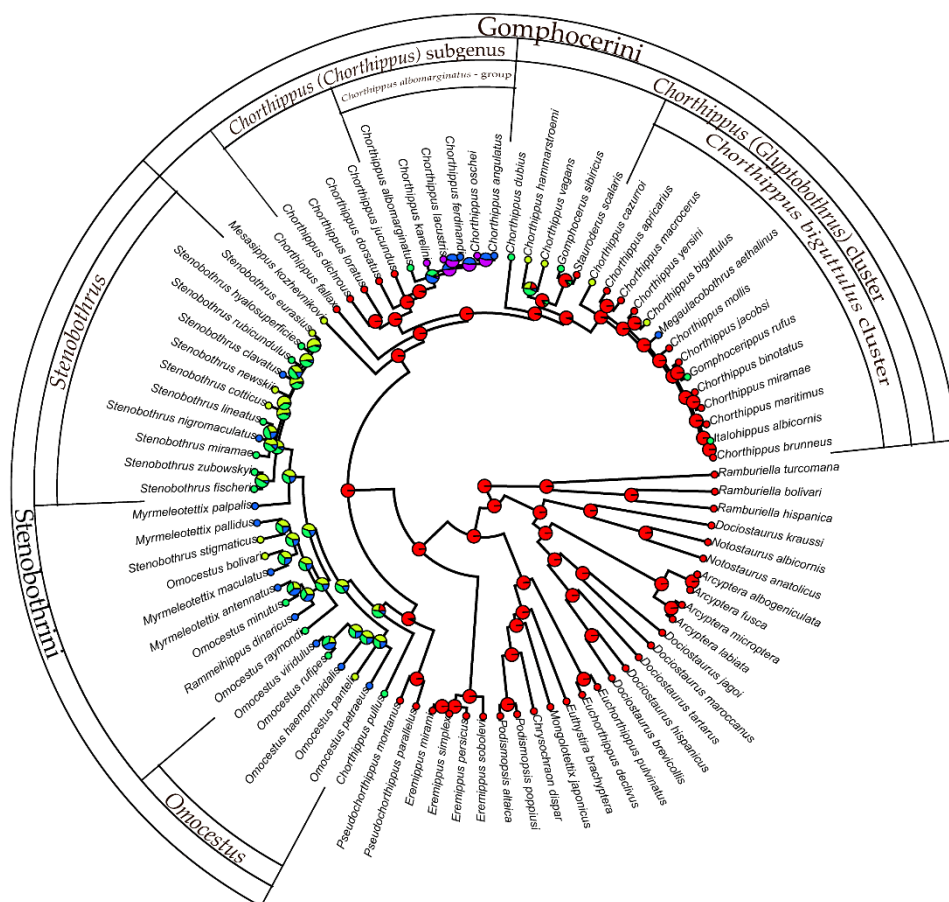


Рисунок 24. Результат реконструкции предкового состояния признака для признака №3 – количество звуковых элементов, уникальных для сигнала ухаживания. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – 0, желтый – 1, зеленый – 2, голубой – 3, фиолетовый – 4.

Два элемента сигнала как предковое состояние признака №4 (Рисунок 25) с высокой вероятностью были реконструированы в двух случаях. Во-первых, для трибы *Stenobothrini*, и в этом случае это наверняка были уже два элемента сигнала ухаживания. Во-вторых, для клады, объединяющей большую часть рода *Chorthippus*, и в этом случае, по всей видимости, это изначально были два элемента призывного сигнала, которые позже независимо становились двумя и более элементами в составе сигнала ухаживания или редуцировались. Три элемента сигнала как предковое состояние с достаточно высокой вероятностью было реконструировано для рода *Stenobothrus*, а четыре элемента сигнала – в группе *Ch. albomarginatus*. В случае рода

Chorthippus актуальная реконструкция указывает на редукцию числа элементов в подроде *Glyptobothrus*. И это не единственный случай. Например, высказывалось предположение об упрощении сигнала *Ch. jucundus* (Stumpner, von Helversen, 1994). Вызывает доверие гипотеза об уменьшения числа элементов в составе сигнала ухаживания для *S. zubowskyi*, *S. cotticus* (Berger, 2008) и *S. newskii*. Достоверность реконструкции оказалась низкой для базальных узлов трибы Gomphocerini. Интересно, что в рамках нашей выборки есть только два вида, у которых сигнал ухаживания отличается от призывного, но состоит всего из одного элемента: *Chorthippus binotatus* и *Chorthippus miramae*. Оба этих вида относятся к подроду *Glyptobothrus*.

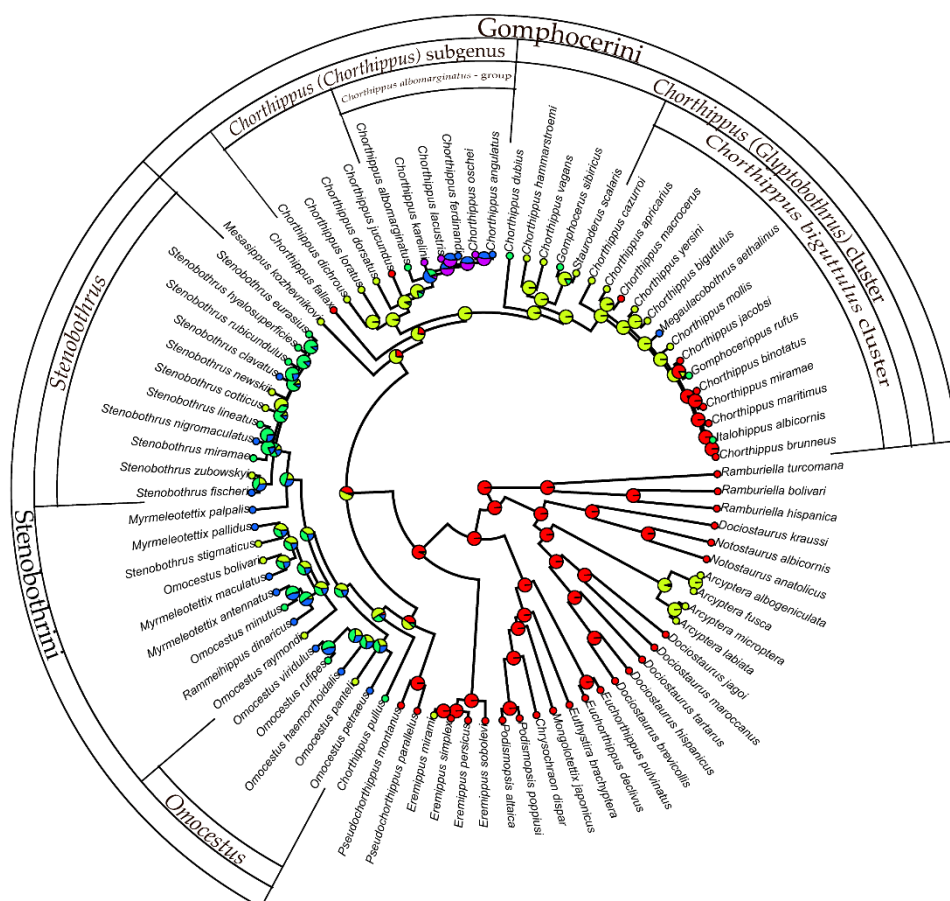


Рисунок 25. Результат реконструкции предкового состояния признака для признака №4 – общее количество звуковых элементов. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – 1

элемент сигнала, желтый – 2 элемента, зеленый – 3 элемента, синий – 4 элемента, фиолетовый – 5 элементов.

Демонстративное поведение (признак №5), согласно реконструкции (Рисунок 26), появлялось много раз независимо, и почти всегда у видов, уже имеющих сложное ухаживание, состоящее хотя бы из двух элементов. Мы предполагаем, что раньше появляется сложное ухаживание, а затем уже могут возникнуть визуальные элементы, но они не являются обязательными. Например, среди видов основного кластера рода *Omocestus*, имеющих сложное ухаживание, элемент демонстрации есть только у *O. petraeus*. *Megaulacobothrus aethalinus*, издающий один из самых сложных сигналов ухаживания в своей группе, не использует никаких визуальных элементов. Существование одного визуального элемента как предковое состояние было реконструировано для узла, объединяющего род *Stenobothrus* со сложным *Myrmeleotettix* кластером. При этом есть как минимум два вида, которые, по всей видимости, утратили это поведение. Первый пример является спорным – это малоизученный *Omocestus bolivari*. Возможно, его визуальные демонстрации просто еще не были зарегистрированы. Но другой пример – *S. nigromaculatus* – это широко распространенный, хорошо изученный вид, у которого не отмечены даже очень характерные для большинства представителей *Stenobothrus* взмахи ног. Наибольшей сложности демонстративное поведение достигает в трибе *Stenobothrini* (*Myrmeleotettix antennatus*, *M. maculatus*, *M. palpalis*, *Rammeihippus dinaricus*), но не менее сложное поведение можно найти и в трибе *Gomphocerini* (*Chorthippus lacustris* и *Gomphocerippus rufus*).

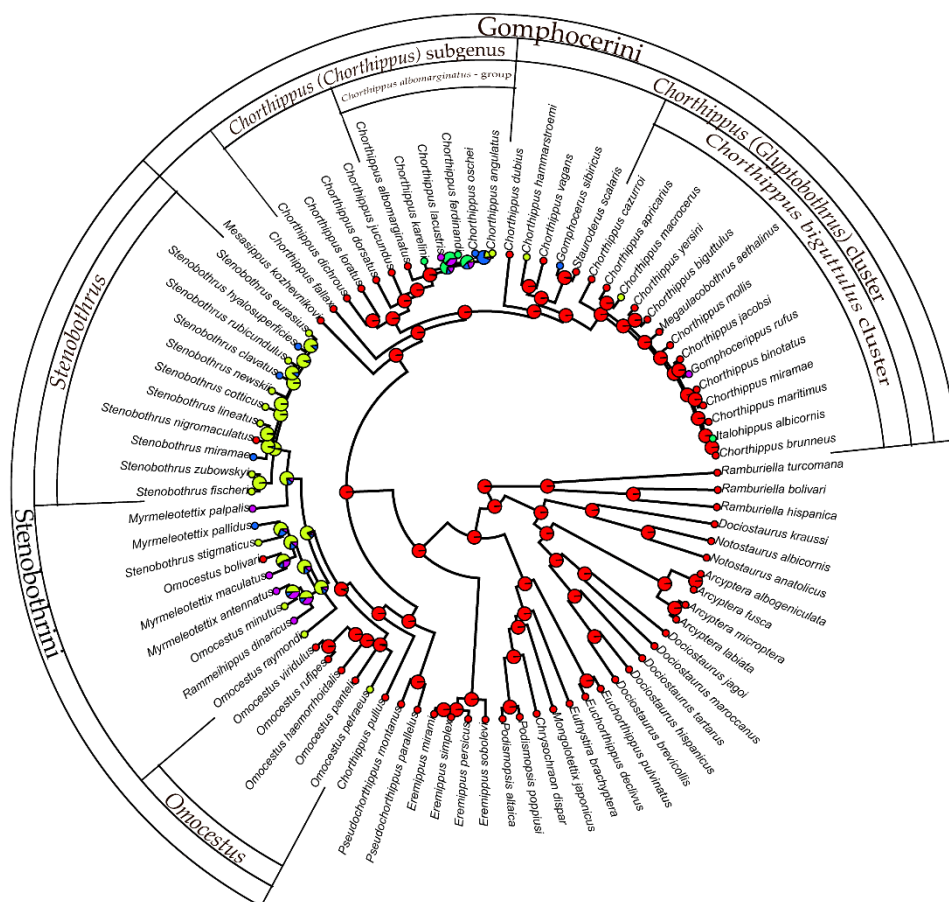


Рисунок 26. Результат реконструкции предкового состояния признака для признака №5 – Количество демонстрационных элементов. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака. Красный – 0, желтый – 1, зеленый – 2, синий – 3, фиолетовый – 4.

4.3 Сигнал ухаживания Stenobothrini

4.3.1 Параметризация сигнала ухаживания Stenobothrini

Согласно результатам нашей реконструкции, всего в двух группах сложный сигнал ухаживания, отличающийся от призывного сигнала по структуре, является предковым состоянием признака и при этом характерен для всех представителей. Это триба Stenobothrini и группа *Ch. albomarginatus*. Ситуация с подродом *Glyptobothrus* более сложная: мы получили результат, что сигнал ухаживания отличался от

призывного, но при этом не содержал уникальных элементов. Также, заметная часть видов этой группы не имеет сложного сигнала ухаживания. Таким образом, наиболее сложные сигналы ухаживания в этой группе (*G. sibiricus*, *G. rufus*, *M. aethalinus* и *I. albicornis*) мы считаем правильным рассматривать как независимо возникшие.

Наибольшую сложность ухаживания в трибе Gomphocerini демонстрируют представители другого подрода, а точнее, группы *Ch. albomarginatus*. Сильнее всего выделяются *Ch. lacustris* и *Ch. oschei*, в сигнале ухаживания, которых можно выделить пять звуковых элементов и три или четыре (для *Ch. lacustris*) визуальных элемента. Ухаживание этой группы и гомология элементов уже была рассмотрена ранее (Vedenina, von Helversen, 2009). Новым результатом нашей работы является то, что *Ch. angulatus*, эндемичный среднеазиатский вид, не отнесенный формально на данный момент даже к подроду *Chorthippus*, является близким к группе *Ch. albomarginatus*. Самцы этого вида генерируют сложные сигналы ухаживания, которые, впрочем, серьезно отличаются от сигналов *Ch. albomarginatus*.

Группа Stenobothrini включает несравнимо больше видов, чем группа *Ch. albomarginatus*: 124 валидных таксона (на основании данных <https://orthoptera.speciesfile.org/>), если исключить из ее состава род *Megaulacobothrus* Caudell, 1921, и включить *Myrmeleotettix* Bolívar, 1914 и *Rammehippus* Woznessenskij, 1996 на основании результатов нашей филогенетической реконструкции. И для всех видов этой группы на основании наших результатов мы ожидаем наличие сложного сигнала ухаживания, включающего не менее двух элементов, один из которых является уникальным для сигнала ухаживания. Поэтому мы решили рассмотреть эту группу подробнее, разработав параметризацию конкретно для этой группы (Таблица 9). Подобную реконструкцию (с использованием других методов и только для рода *Stenobothrus*) ранее проводил Бергер (Berger, 2008).

Таблица 9. Параметризация сигнала ухаживания Stenobothrini

1. Композиция элементов (структура ухаживания): элементы генерируются один раз в строгой последовательности (ABC) – (0), элементы чередуются друг с другом в определенной последовательности и могут повторяться несколько раз, сигнал ухаживания состоит из нескольких повторений последовательного ряда элементов (ABC-ABC-...) или из повторения двух или трех элементов, которое заканчивается предъявлением дополнительных элементов (AB-AB-ABC) – (1), в последовательности элементов невозможно выделить строгого стабильного порядка элементов – (2).

Звуковые элементы:

2. **Элемент А** (низкоамплитудный звук, обычно предшествующий элементу призывного сигнала): отсутствует – (0), присутствует – (1)
 3. **Элемент С** (генерируется высокоамплитудными движениями ног): отсутствует – (0), присутствует – (1)
 4. **Элемент С** (генерируется высокоамплитудными движениями ног): обычно генерируется только в конце ухаживания – (0), может чередоваться с другими элементами – (1)
-

Демонстрационные элементы:

5. **Взмахи ногами**: отсутствуют – (0), присутствуют – (1)
 6. **Высокоамплитудные движения одной ногой**: отсутствуют – (0), присутствуют – (1)
 7. **Движения пальцами**: отсутствуют – (0), присутствуют – (1)
 8. **Движения антеннами**: отсутствуют – (0), присутствуют – (1)
 9. **Движения всем телом**: отсутствуют – (0), присутствуют – (1)
 10. **Движения головой**: отсутствуют – (0), присутствуют – (1)
 11. **Крыловой сигнал**: отсутствует – (0), присутствует – (1)
-

Интерпретация сигнала ухаживания заметно сложнее чем интерпретация призывного сигнала. Кроме того, его структура менее регулярна: нередко самцы генерируют только часть элементов. Поэтому при описании сигналов одних и тех же видов разные авторы иногда могут выделять разное число элементов (например, Berger, 2008 и Vedenina et al., 2012). Особую проблему составляет анализ демонстрационных элементов, для чего необходима качественная видеозапись.

В сигнале ухаживания *Stenobothrini* традиционно (Berger, 2008) выделяется несколько типичных элементов (Рисунок 27), с устоявшейся терминологией, которые мы также использовали в этой работе. Элемент, гомологичный призывному сигналу, называется элементом В. Во многих случаях именно с него начинается сигнал ухаживания. В других случаях первым генерируется элемент А, который издается низкоамплитудными движениями ног, и, в типичном случае, состоит из последовательности пульсов, генерируемых несколькими движениями ног. Их период и количество пульсов часто постепенно увеличивается к концу элемента. Третьим типичным элементом является элемент С, генерируемый высокоамплитудными

движениями ног — этот элемент может нести, помимо звуковой составляющей, функцию демонстрационного элемента.

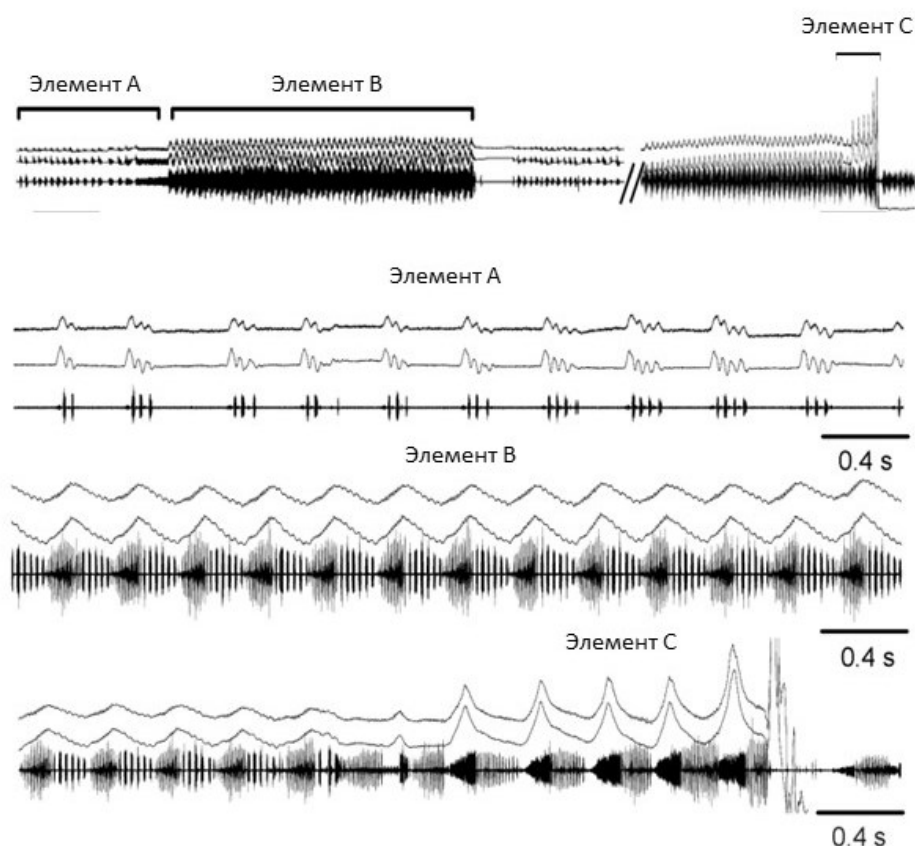


Рисунок 27. Элементы А, В и С в составе сигнала ухаживания *S. eurasius*.

В первом признаке нашей параметризации мы постарались выделить основные варианты структуры сигнала ухаживания. Повторение последовательного ряда элементов — наиболее простой вариант. Так устроен, например, сигнал *O. viridulus* и *O. rufipes* — сначала генерируется элемент призывного сигнала, а затем последовательно все уникальные элементы, после чего происходит попытка копуляции. Сложнее устроен, например, сигнал *S. eurasius* (Рисунок 27): обычно сначала несколько раз чередуются элементы А и В, а затем генерируется элемент С, после чего может идти попытка копуляции. Наконец, у таких видов, как *S. nigromaculatus*, порядок может быть более сложным: сначала чередуются элементы А и В, а затем В и С.

Признаки 2-4 описывают элементы А и С в составе сигнала в соответствии с терминологией, приведенной выше. Кроме элементов А, В и С, сигнал ухаживания может включать и другие, которые уже явно эволюционировали независимо в разных линиях и являются, предположительно, модификациями элементов А, В и С. Таким мы считали, например, элемент С', который также генерировался высокоамплитудными движениями, но

только одной ноги, а не двух, и с очень тихим звуком. Полностью уникальный элемент мы называли элементом D, который не учитывался в параметризации. Однако мы учитывали особенный элемент крылового сигнала (признак №11), что встречается у некоторых *Stenobothrus*.

Отдельный блок признаков (5-11) описывает демонстрационные движения, широко представленные у *Stenobothrini* (кроме рода *Omocestus*). Наиболее типичным демонстрационным элементом являются взмахи ног, часто ассоциированные со специфическим звуковым элементом С. Во время взмаха, может происходить раскрыть голени, на небольшой острый угол (как у *S. fisheri*), или на большой угол, как у *S. clavatus* or *S. hyalosuperficies* (Ostrowski et al., 2009; Tarasova et al., 2021). Также очень распространены движения антеннами, которые ассоциированы с изменением морфологии антенн, например, в роде *Stenobothrus*. На основании этого признака в отдельный род были выделены представители рода *Myrmeleotettix*. Движения телом, головой и щупиками (Рисунок 28) часто характерны для видов, имеющих небольшие размеры тела, таких как *Myrmeleotettix* и *Rammeihippus*. Признак 11 описывает крыловой сигнал, который можно рассматривать одновременно как звуковой и визуальный элемент. Результаты параметризации приведены в Приложении 23.

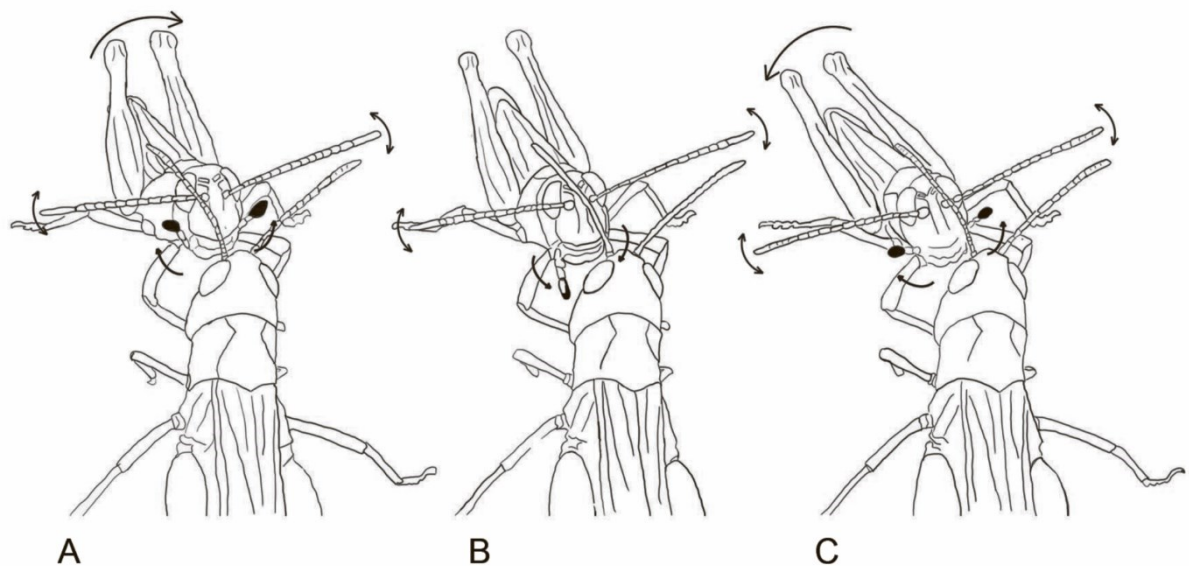


Рисунок 28. Демонстрационные движения ухаживания *M. palpalis*. А, В и С – последовательно чередующиеся положения самца. Стрелки обозначают траекторию наклона тела, движения антенн и щупиков, имеющих утолщения и специфическую окраску.

4.3.2 Филогенетический сигнал и реконструкция эволюции ухаживания *Stenobothrini*

Результаты оценки филогенетического сигнала выбранных для параметризации признаков ухаживания *Stenobothrini* оказались низкими и недостоверными для большинства признаков (Таблица 10). Исключением является признак №7, получивший высокую, но также не достоверную оценку, – движения щупиками, которые во всех линиях появились независимо (виды рода *Myrmeleotettix*) и на нашем дереве не кластеризовались вместе. Это означает, что все выбранные признаки являются эволюционно лабильными.

Таблица 10. Результаты оценки филогенетического сигнала признаков *Stenobothrini*.

Признак	Pagel's λ	P-value (на основе LR-теста)
1. Композиция элементов	0.280	0.258
2. Элемент А	0.158	0.634
3. Элемент С	<0.001	1
4. Композиция элемента С	0.175	0.560
5. Взмахи ногами	0.205	0.442
6. Высокоамплитудные движения одной ногой	<0.001	1
7. Движения пальпами	~1	0.102
8. Движения антеннами	<0.001	1
9. Движения всем телом	<0.001	1
10. Движения головой	<0.001	1
11. Крыловой сигнал	0.142	0.511

Закономерно, реконструкция предкового состояния признаков (Приложения 24–34) была по большей части мало успешна: для большинства узлов алгоритм оценивал сразу несколько состояний признаков как возможные. Однако некоторые реконструкции оказались все же частично интерпретируемыми. Реконструкция признака №1 – композиция элементов показала, что предковый сигнал ухаживания *Stenobothrus* состоял из сложной последовательности элементов, а в других линиях *Stenobothrini* он появился независимо. Далее этот признак был утрачен у *S. cotticus* и *S. newskii*, сигнал ухаживания которых, вероятно, упростился. Для признаков №2 и №3, описывающих элементы А и С, получилась схожая картина: они, вероятно, присутствовали в предковом сигнале ухаживания *Stenobothrus*, но нельзя утверждать, какой из них был в предковом сигнале *Stenobothrini*. При этом один из них, по всей видимости, присутствовал у общего предка группы, ведь реконструкция (Рисунок 25) показывает существования двух элементов сигнала как предковое состояние признака для *Stenobothrini*. Реконструкция признака №5 была, ожидаемо, близка к реконструкции признака №3, но все же маловероятно, что взмахи ног были у общего предка *Stenobothrini*, т.к. большинство

представителей рода *Omocestus* (кроме *O. petraeus* и видов, близких к *Myrmeleotettix*) не использует демонстрационные элементы. Наконец, использование крылового сигнала было показано как предковое состояние признака для *S. cotticus* и *S. newskii*, сигналы которых очень сходны. Остальные признаки эволюционировали, по большей части, независимо.

На основании данных этих реконструкций (Приложения 24-34), а также реконструкций универсальных признаков ухаживания (Рисунок 22-26) была построена схема эволюции сигналов ухаживания Stenobothrini (Рисунок 29). На нашей филогенетической реконструкции *Ch. pullus*, представитель трибы Gomphocerini, оказывается сестринским к Stenobothrini. Поэтому при реконструкции эволюции ухаживания Stenobothrini мы рассматривали его как внешнюю группу. Этот вид также генерирует сложный сигнал ухаживания, состоящий из двух элементов – поэтому реконструкция предполагает, что сложное ухаживание появилось у общего предка *Ch. pullus* и Stenobothrini. Однако, если этот результат является ошибочным, реконструкция принципиально не изменится.

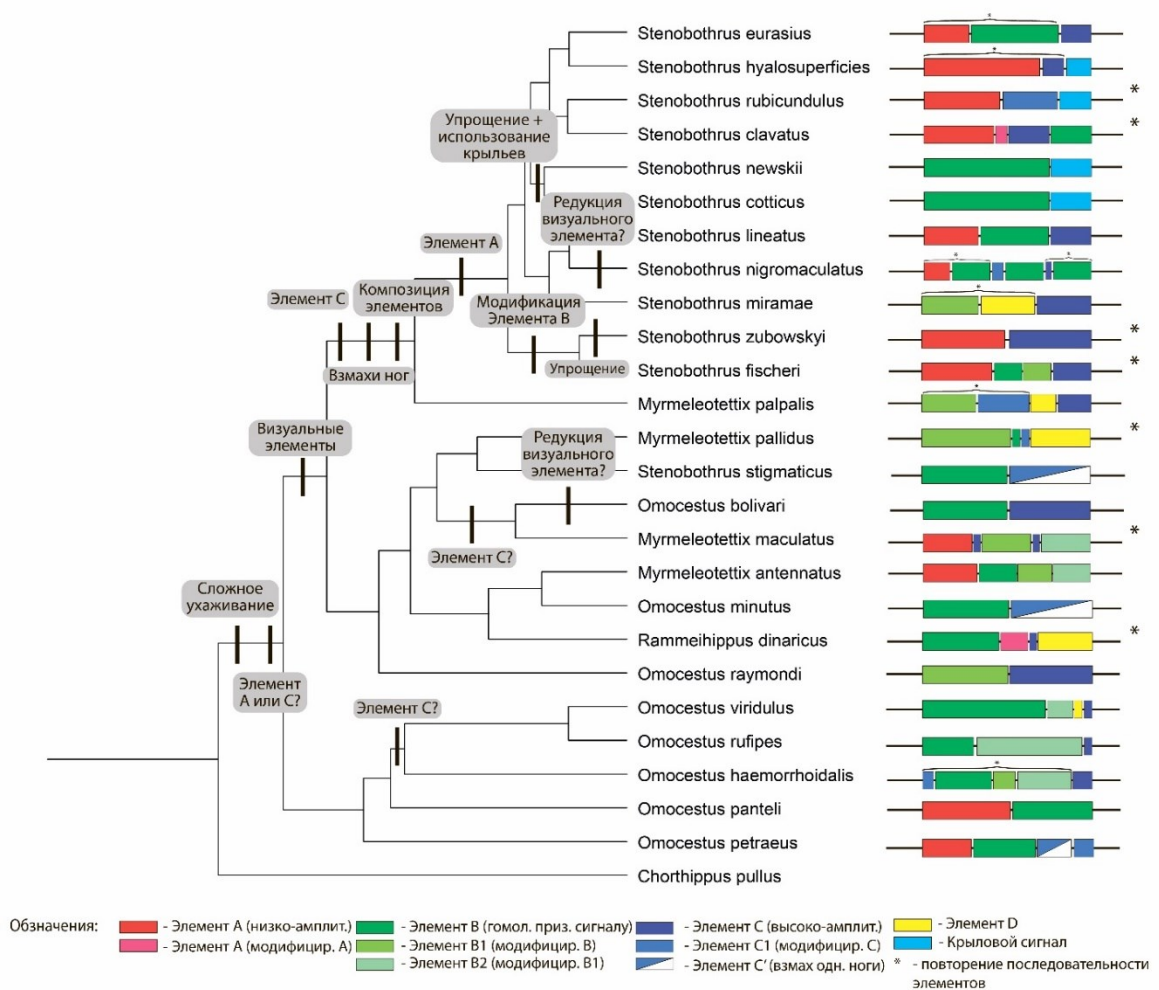


Рисунок 29. Эволюция сигнала ухаживания *Stenobothrini*. На филогенетическое дерево наложены результаты реконструкции предкового состояния признаков. Обозначения элементов приведены в нижней части рисунка (пояснения в тексте). В правой части рисунка схема строения сигнала.

Итак, предковый сигнал ухаживания включал два элемента, один из которых был элементом, гомологичным призывному сигналу (элемент В), а второй, вероятно, был элементом С – высокоамплитудными движениями ног. Элемент С и его видоизмененные варианты не обнаружены в сигналах только четырех видов рассматриваемой группы, причем сигналы *S. cotticus* и *S. newskii*, по нашим результатам, вторично упрощены. Если же элемент С все же появился позже, то это должно было происходить несколько раз независимо. Предковый сигнал *Stenobothrus* уже с высокой вероятностью включал элемент С. Если же первым уникальным элементом был элемент А, что также допускается нашей реконструкцией, но с меньшей вероятностью, то он неоднократно утрачивался и снова приобретался. Более вероятно, что элемент А появился независимо в предковом сигнале ухаживания *Stenobothrus* и у отдельных видов *Omocestus* и *Myrmeleotettix*. В таком случае предковый сигнал *Stenobothrus* включал три элемента: А, В и С, которые генерируются при ухаживании у 5 из 11 рассмотренных видов. Кроме того, эти элементы генерировались в определенной сложной последовательности, что было утрачено в сигналах *S. cotticus* и *S. newskii*.

Для общего предка двух близких видов, *S. fischeri* и *S. zubowskyi*, показано преобразование элемента призывного сигнала (элемент В). *S. fischeri* генерирует два элемента, гомологичных элементу призывного сигнала, один из которых сильно видоизменен, а в сигнале ухаживания *S. zubowskyi* элемент призывного сигнала редуцировался.

Демонстрационное поведение появилось у общего предка рода *Stenobothrus* и кластера *Myrmeleotettix*. Вероятно, первым визуальным элементом были взмахи ног – модификация звукового элемента С, однако утверждать использование взмахов ног мы, опять же, можем только для предка рода *Stenobothrus*. В последствии демонстрационное поведение независимо усложнялось и, вероятно, только дважды было утрачено: у *O. bolivari* и *S. nigromaculatus*. Бергер (Berger, 2008) считал, что *S. nigromaculatus* все же использует антенны для демонстрации, хотя и не осуществляет взмахи.

Полученные нами результаты частично согласуются с работой Бергера (Berger, 2008) по реконструкции эволюции сигнала ухаживания рода *Stenobothrus*. В нашей работе было изучено меньше видов *Stenobothrus* (11, а не 15, как у Бергера, если не считать виды, которые ближе к *Omocestus* и *Myrmeleotettix* по нашим данным). Топология, использованная Бергером, не

опиралась на молекулярные данные, поэтому включала ряд видов, последовательности которых нам еще не доступны. Также мы использовали иную системы выделения элементов. Например, в сигнале ухаживания *S. rubicundulus* выделил лишь два элемента, один из которых является элементом А, в результате чего сигнал *S. rubicundulus* на его схеме имеет такую же простую структуру сигнала, как и *S. cotticus*. Однако, Бергер также справедливо замечает, что гомологизация различных элементов ухаживания проблематична и подвержена спекулятивности, что дополнительно указывает на необходимость выработки универсальной терминологии.

В отличие от нашего результата, Бергер пришел к выводу, что предок рода *Stenobothrus* имел сигнал ухаживания, не отличающийся по структуре от призывного сигнала. В то же время, все виды сестринского к *Stenobothrus* кластера «С» (*Omocestus* и *S. stigmaticus*) на его схеме, соответствующего кластеру *Myrmeleotettix* на нашем дереве, имеют сигнал ухаживания, состоящий из двух элементов, что соответствует нашим результатам.

4.4. Эволюция сигнала ухаживания Gomphocerinae

4.4.1 Независимая эволюция сложных сигналов ухаживания

В этой работе мы рассмотрели некоторые аспекты эволюции сигнала ухаживания. Высокая сложность амплитудно-временной структуры сигнала ухаживания по сравнению с призывным сигналом затрудняет подробное рассмотрение его структуры и эволюции его элементов. В нашей работе было показано многократное независимое возникновение сложного сигнала ухаживания: в трибе Stenobothrini, группе *Ch. albomarginatus*, и несколько раз в группе *Glyptobothrus*. Таким образом, реконструкция эволюции элементов ухаживания должна проводиться независимо в этих группах.

Возможная реконструкция эволюция ухаживания в группе *Ch. albomarginatus* была проведена ранее (Vedenina, von Helversen, 2009). Сравнительный анализ сигналов пяти близкородственных видов показал, что типовой широкораспространенный вид *Ch. albomarginatus* обособлен от остальных, отличаясь сравнительно простым ухаживанием, которое содержит минимальное количество звуковых элементов (три) и не сопровождается визуальными сигналами. На основе этого авторы предположили, что этот вид может быть близков к предковой форме, что, кстати, подтверждается нашими результатами. Другие четыре вида генерируют сигналы, состоящие из большего числа элементов (четыре или пять), в том числе один элемент, сопровождающийся

визуальным сигналом: поднятием брюшка и взмахами задних ног. По нашей реконструкции *Ch. angulatus* оказался включен в эту группу, не смотря на сильные различия в структуре сигнала (Vedenina et al., 2020). Вероятно, топология дерева была искажена неполной сортировкой линий. Структура сигнала *Ch. angulatus* заметно проще, в нем нет визуальных элементов, следовательно, он может быть сестринским к группе *Ch. albomarginatus* видом, промежуточным между этой уникальной группой и группой *Ch. dorsatus*.

В актуальной работе был проведен подробный анализ эволюции ухаживания для трибы Stenobothrini. Признаки, выделенные нами для ухаживания Stenobothrini, получили низкую оценку филогенетического сигнала: они являются филогенетически неинформативными и эволюционируют быстрее, чем универсальные признаки. Было показано, что общий предок этой группы генерировал сложный сигнал ухаживания, отличающийся от призывного сигнала и содержащий два элемента – такое строение сигнала является синплезiomорфией для Stenobothrini. Наши выводы противоречат представлениям Бергера (Berger, 2008), которые считал, что общий предок Stenobothrus генерировал простой сигнал ухаживания, идентичный призывному. Причины для такого расхождения может быть две. Во-первых, в нашу выборку вошло больше видов, чем в работе Бергера, кроме того, мы рассматривали род *Myrmeleotettix* в составе Stenobothrini на основе результатов нашей реконструкции. Во-вторых, реконструкция Бергера базировалась на парсимониальном анализе признаков сигнала, он не использовал филогенетическую реконструкцию.

Для всех пяти рассмотренных универсальных признаков сигнала был обнаружен достаточно высокий филогенетический сигнал, хотя он был ниже для признаков 2 и 5, чем для остальных (Таблица 8). В то же время все признаки, описывающие ухаживание у Stenobothrini, имеют незначительный филогенетический сигнал (Таблица 10). Это означает различный характер эволюции признаков: признаки верхнего уровня строения сигнала, например оказались более консервативными, чем признаки нижнего уровня. Так, количество звуковых элементов (универсальные признаки 3 и 4) оказалось консервативным и филогенетически информативным. В то же время такие признаки, как порядок элементов или их конкретная структура (признаки 1-4 Stenobothrini), оказались лабильными и неинформативными с точки зрения филогенетики. Это означает, что, на основе данных близких видов, можно предсказать, сколько элементов в составе сигнала, но совершенно невозможно установить, что это могут быть за элементы. Количество звуковых элементов меняется медленно, но сами элементы могут меняться очень быстро, что и позволяет их использовать для различения видов. Аналогичные различия были выявлены и для визуальных сигналов у Stenobothrini: число визуальных элементов более консервативно, чем их структура.

Интересные, но противоречивые результаты были получены для третьей группы, представители которой могут иметь сложное ухаживание – *Glyptobothrus*. Во-первых, общий предок *Glyptobothrus* генерировал сигнал ухаживания, отличающийся от призывного сигнала, причем предковый призывный сигнал *Glyptobothrus* содержал серии только одного типа. Сигнал ухаживания предка *Glyptobothrus* включал элемент, гомологичный элементу призывного сигнала, который был идентичен по структуре призывному сигналу. Наконец, общее количество звуковых элементов в предковом сигнале ухаживания *Glyptobothrus* равнялось двум, но при этом ни один из них не был уникальным. В совокупности, призывный сигнал состоял из одного типа серий, который также генерировался в составе сигнала ухаживания, а вторым элементом сигнала ухаживания был модифицированным элементом призывного сигнала. В таком случае акустическая коммуникация этого вида могла быть близка к сигналам *Ch. biguttulus* (Рисунок 30).

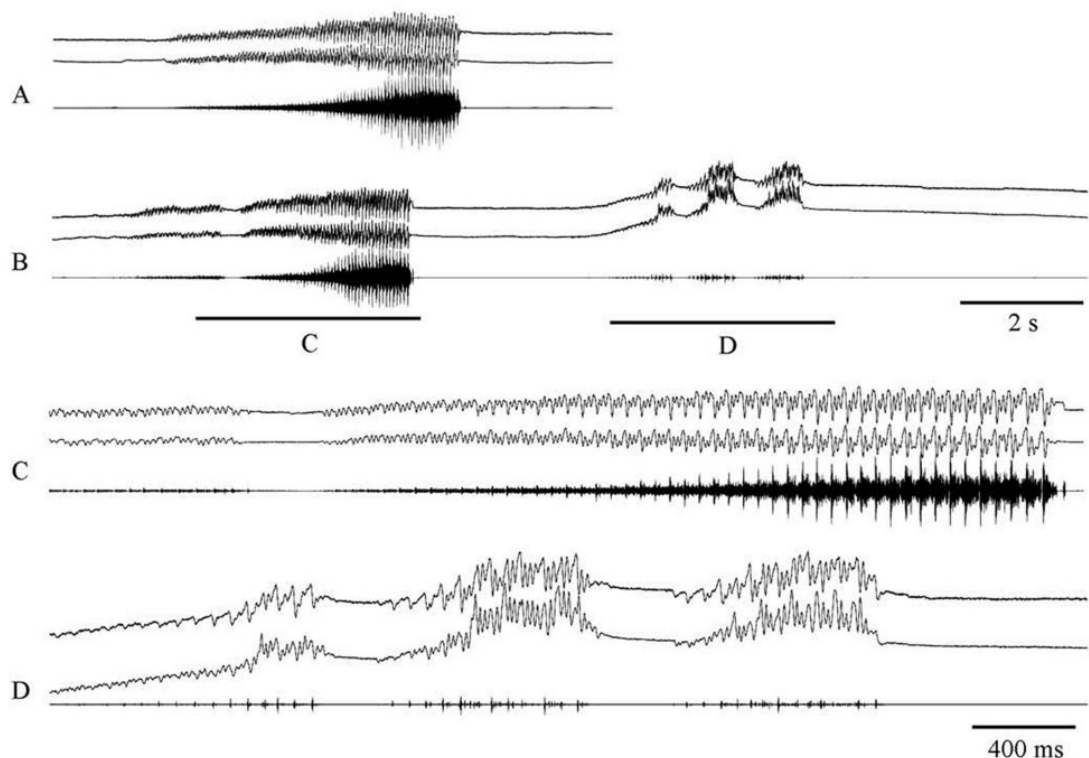


Рисунок 30. Осциллограмма призывного сигнала (A) и сигнала ухаживания (B – D) *Ch. biguttulus*. Сигнала ухаживания содержит дополнительный элемент.

Это означает, что сигнал ухаживания *Glyptobothrus* упростился у таких видов, как, например, *Ch. vagans* и *Ch. macrocerus*, а также у части группы *Ch. biguttulus*. *Ch. macrocerus* при этом использует визуальный элемент – движения усами (Рисунок 31), которые хорошо коррелируют с увеличением длины антенн у этого вида по сравнению с

другими близкородственными видами. Если оценивать обе модальности вместе, то сигнал ухаживания *Ch. macrocerus*, конечно, сложнее, чем призывный сигнал. Более сложная ситуация с группой *Ch. biguttulus*, для которой параметризация также показала сложную структуру серии призывного сигнала, которая упростилась у части видов этой группы, также как и редуцировался элемент сигнала ухаживания.

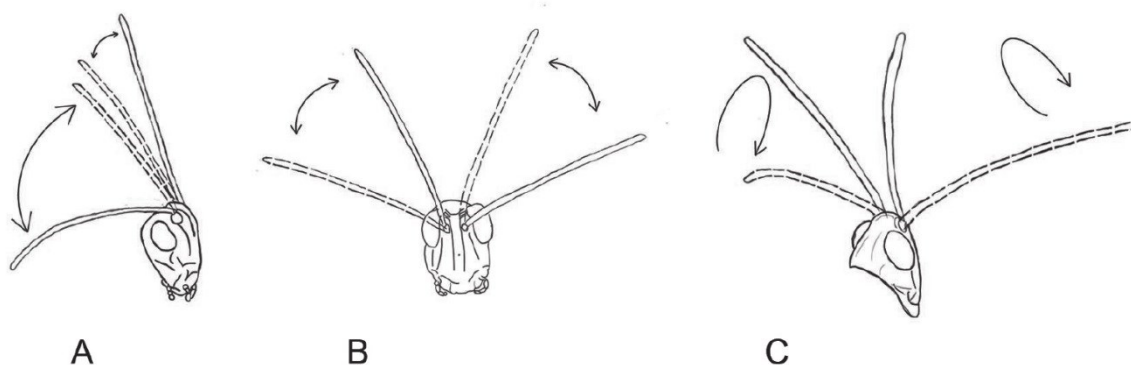


Рисунок 31. Взмахи антеннами *Ch. macrocerus*. А-С показывают последовательные положения антенн. Стрелками показаны траектории движения.

Интересно, что в группе *Ch. biguttulus* также одновременно произошло и изменение тренда эволюции структуры призывного сигнала (см. 3.3), что может быть связано с изменением стратегии поиска полового партнера (см. 3.4). У гомотерин выделяют еще один тип сигнала, не рассмотренный в нашей работе, конкурентный сигнал, которому в литературе уделяется мало внимания. Самцы видов группы *Ch. biguttulus*, например *Ch. maritimus*, *Ch. brunneus* и *Ch. miramae*, активно генерируют конкурентные сигналы, структура которых по сложности может приближаться к призывным сигналам, и быть вполне видоспецифичной (Tarasova et al., 2021). Некоторые другие виды *Chorthippus* также активно генерируют конкурентные сигналы (Stumpner, von Helversen, 1994). Возможно, в данном случае, развитие конкурентных сигналов (сигналов, адресованных самцам, а не самкам), направило эволюцию всей системы коммуникации. Здесь стоит согласиться со мнением Бергера (Berger, 2008), что рассмотрение сразу всего репертуара сигналов необходимо для выявления филогенетически значимых признаков.

Наши результаты по группе *Glyptobothrus*, скорее всего, могут объясняться несколькими факторами. Во-первых, нельзя не учитывать низкие поддержки для топологии группы *Ch. biguttulus*. В то же время, для других узлов *Glyptobothrus* получены высокие значения; поэтому в топологии базальных узлов *Glyptobothrus* мы вполне уверены. Многие виды, входящие в эти узлы, имеют ухаживание, отличающееся от призывного сигнала (например, *G. sibiricus*, *Ch.*

hammarstroemi, *Ch. dubius*, *Ch. cazurroi* и другие). Во-вторых, согласно актуальной систематике один лишь только подрод *Glyptobothrus* включает, согласно базе данных <http://orthoptera.speciesfile.org>, 56 валидных таксонов видового уровня, из которых в нашу выборку вошло только 14 таксонов. Большая часть неохваченных видов – это эндемики, по которым нет ни акустических, ни молекулярных данных. Для полной картины сюда должны быть включены еще виды родов *Gomphocerippus*, *Gomphocerus*, *Italohippus*, *Stauroderus* и *Megaulacobothrus* и большое число других видов рода *Chorthippus*, не относимых, на данный момент, к подроду *Glyptobothrus* (например, *Ch. hammarstroemi* и *Ch. intermedius*). Таким образом, возможно мы охватили недостаточную выборку видов, чтобы сделать выводы об эволюции акустической коммуникации в этой группе.

Кроме того, можно допустить, что неоднозначность полученных данных вызвана несовершенством используемой параметризации, точнее, лежащей в ее основе терминологии. Использование некорректных терминов способно привести к ошибочным результатам. Например, в работе Наттье и соавторов (Nattier et al., 2011) все сигналы ухаживания были разделены на две категории: 1) сигналы ухаживания «слабо отличаются» (“not very distinct”) от призывных сигналов и 2) сигналы ухаживания «сильно отличаются» (“very distinct”) от призывных сигналов. В первую группу авторы отнесли, например, одновременно и *Euthysira brachyptera*, сигнал ухаживания которого отличается только длительностью, и *Stenobothrus lineatus*, сигнал ухаживания которого содержит два дополнительных элемента. При этом у большинства других *Stenobothrini*, по их представлениям, сигнал ухаживания сильно отличается от призывного, а значит сигнал *Stenobothrus lineatus* упростился.

Возвращаясь к сравнению эволюции ухаживания у *Gomphocerini* и *Stenobothrini*, нужно заметить, что, в целом, для трибы *Gomphocerini* сложные и разнообразные сигналы ухаживания характерны в меньшей степени, чем для трибы *Stenobothrini*, и, напротив, призывные сигналы *Gomphocerini* очень разнообразны и могут иметь сложную структуру серий. Наттье и соавт. (Nattier et al., 2011) предположили, что саранчовые из подсемейства *Gomphocerinae* могут использовать две основные стратегии поиска конспецифического партнера. Первая стратегия характерна для видов, которые генерируют сложные призывные сигналы и простое ухаживание. В таком случае распознавание происходит на расстоянии. У видов с простыми призывными сигналами и хорошо развитым сложным ухаживанием эффективность призывных сигналов как механизма распознавания вида недостаточно высока. Таким образом, у видов,

пришедших эволюционно ко второй стратегии, именно сигналы ухаживания в значительной степени выполняют эту функцию.

На самом деле оба типа сигналов могут использоваться для распознавания вида. Однако, основная функция призывного сигнала у всех видов — это идентификация вида, тогда как сигналы ухаживания служат скорее для оценки качеств партнера (Vedenina, Mugue, 2011). Виды с похожими призывными сигналами практически никогда не встречаются в одном биотопе (Tishechkin, Bukhvalova, 2009), что может указывать на то, что призывный сигнал служит для распознавания вида независимо от стратегии поиска полового партнера. Например, виды группы *Ch. albomarginatus* имеют относительно простые и похожие призывные сигналы, но крайне сложные и хорошо различающиеся сигналы ухаживания (Vedenina, von Helversen, 2009). Все они встречаются преимущественно в аллтопично, но иногда их ареалы пересекаются. В зонах контакта происходит гибридизация (Веденина, 2015; Vedenina, 2011), что свидетельствует о том, что сходство призывных сигналов способствует гибридизации, а различия в сигналах ухаживания не обеспечивают надежной барьерной изоляции.

4.4.2 Приобретение новых элементов

Какой элемент сигнала ухаживания был первым? Очевидно, это элемент призывного сигнала, поскольку в присутствии самок виды базальных линий генерируют сигнал, серии которого имеют то же строение, что и серии в призывном сигнале. С этой точки зрения, сигнал ухаживания происходит из призывного сигнала. С другой стороны, крайне распространенным элементом ухаживания является элемент, генерируемый высокоамплитудными движениями ног. Это элемент С в использованной нами терминологии, и элементы С и D в терминологии Бергера (Berger, 2008).

Помимо призывного сигнала и сигнала ухаживания, межполовая коммуникация Gomphocerinae часто включает еще один сигнал – прекопуляционный. Этот сигнал издается самцом высокоамплитудными движениями ног непосредственно перед копуляцией. Обычно они не видоспецифичны и имеют очень простое и нерегулярное строение. Для некоторых видов (*O. viridulus*, *O. rufipes*) затруднительно провести строгую границу между элементом С (элементами С и D по терминологии Бергера), заканчивающим ухаживание, и прекопуляционными сигналами. Кроме того, Бергер отмечает, что траектория движения ног в элементе D (элементе С по нашей терминологии) у *S. fischeri* очень близка к траектории движения ног прекопуляционных сигналов этого вида. Таким образом, прекопуляционные сигналы могут быть еще одним источником происхождения сигнала ухаживания. Сравнивая

высокоамплитудные движения ног, Бергер разделил их на два элемента (С и D), исходя из предположения, что элемент С происходит от элемента призывного сигнала, а элемент D – от прекопуляционных движений. Бергер также отдельно выделяет элемент D, как несущий только функцию демонстрации состояния самца, и не участвующего в распознавании.

Половой отбор, вероятно, является ведущей силой, направляющей эволюцию сигнала в сторону увеличения количества элементов, как одного из главных параметров сложности сигнала. Сложный сигнал требует больших энергетических затрат от самца, а потому свидетельствует о его высоком качестве (Stumpner, von Helversen, 1994; Gerhardt, Huber, 2002; Vedenina, von Helversen, 2003). Для распознавания конспецифического сигнала, одного элемента или одного типа серий может быть достаточно ввиду большой пластичности количественных признаков. В связи с этим призывные сигналы большинства Gomphocerinae включают один, максимум два звуковых элемента, в то время как сигналы ухаживания могут включать до пяти звуковых элементов и разнообразные визуальные элементы.

Функция распознавания, вероятно, вносит стабилизирующую компоненту отбора на строение сигнала: изменение структуры может снизить эффективность распознавания сигнала. В таком случае увеличение числа элементов позволяет нивелировать эту проблему. Добавление нового элемента как дополнительного превращает сигнал в «сверхстимул» (Ryan, Rand, 1990), тогда как более старый элемент успешно обеспечивает его распознавание как конспецифического. При существовании большого числа элементов становится возможна последовательная эволюция всех элементов: изменение структуры одного любого из них уже, вероятно, лишь в небольшой степени снижает эффективность распознавания.

Однако в большинстве случаев эволюция сигнала ухаживания остановилась на трех или четырех элементах в составе сигнала. Только в группе *Ch. albomarginatus* можно выделить пять элементов в составе сигнала ухаживания (Vedenina, von Helversen, 2009). В нашей работе в ходе реконструкции предкового состояния признака оценивались темпы эволюции признаков и вероятность перехода из одного состояния признака в другой. В таблице 11 приведены данные для признаков 4 и 5 – наиболее интересных в контексте эволюции числа элементов. По результатам этой оценки, каждый следующий звуковой элемент до четвертого включительно появляется с более высокой вероятностью, чем предыдущий, что равнозначно тому, что он появляется быстрее. Только приобретение пятого элемента становится более сложным, чем

приобретение четвертого. Однако для приобретения пятого элемента получена высокая стандартная ошибка оценки темпа ввиду небольшого числа видов, сигналы ухаживания которых включают пять элементов. Аналогичные данные были получены и для числа визуальных элементов. Усложнение визуальной коммуникации идет увеличивающимися темпами. Но, конечно, при анализе этих данных стоит обращать внимание на высокие стандартные ошибки для поздних этапов усложнения ввиду небольшого числа видов, имеющих четыре визуальных элемента.

Таблица 11. Результаты оценки темпов эволюции при реконструкции предкового состояния признаков №4 и №5.

Увеличение числа звуковых элементов (признак 4)	Направление	1→2	2→3	3→4	4→5
	Оценка темпа эволюции	0.023	0.081	0.303	0.267
	Стандартная ошибка	0.006	0.021	0.128	0.178
	Увеличение темпа эволюции	-	×3.5	×3.8	×0.9
Увеличение числа визуальных элементов (признак 5)	Направление	0→1	1→2	2→3	3→4
	Оценка темпа эволюции	0.021	0.125	0.261	0.544
	Стандартная ошибка	0.006	0.033	0.079	NaN
	Увеличение темпа эволюции	-	×5.8	×2.1	×2.0

Какие физиологические особенности Gomphocerinae могут ограничивать возникновение сложного сигнала? Нейроэтологические эксперименты показали, что саранчовые имеют иерархическую систему генерации звуков. Командные нейроны расположены в мозге, а генераторы паттернов находятся в метаторакальном ганглии (Ronacher, 2019). Командные нейроны демонстрируют тоническую активность без какого-либо временного паттерна, которая приводит в действие генераторы паттернов в метаторакальном ганглии, которые, в свою очередь, определяют конкретный паттерн движений ног. Так, описано восемь типов

метаторакальных нейронов, и было проведено их сравнение между видами (*S. rubicundus*, *O. viridulus* и *Ch. mollis*), генерирующими разные по строению сигналы (Schutze, Elsner, 2001). Авторы показали, что одни и те же типы нейронов имеют схожую морфологию, но различное время активации во время стридуляции. Результаты предполагают, что различные синаптические соединения между нейронами, а также различные модулирующие сети являются основными причинами видоспецифических различий в песнях. Таким образом, строение генераторов паттерна может и не быть ограничением для генерации множества вариаций паттерна сигнала.

Тогда следует пойти дальше, и искать ограничения в системе распознавания сигнала. Действительно, чем больше элементов в сигнале, тем сложнее должна быть нейронная сеть, необходимая для ее распознавания. Например, было показано, что первичная обработка информации (например, детекция пауз внутри серии у *Ch. biguttulus*) происходит уже на уровне слуховых интернейронов в метаторакальном ганглии (Stumpner et al., 1991). При этом была продемонстрирована высокая степень сходства в морфологии 17 слуховых нейронов грудного отдела у различных видов саранчовых, таких как *Ch. biguttulus*, *O. viridulus* и даже у *Locusta migratoria* из другого подсемейства — Oedipodinae (Stumpner, Ronacher, 1991). Высокий уровень консерватизма оказался неожиданным, поскольку существует значительная разница в сложности акустической коммуникации между этими видами.

В то же время окончательный анализ сигнала происходит в головном ганглии. Процессы фильтрации в головном ганглии были подробно изучены только у сверчков, у которых всего лишь два интернейрона передают слуховую информацию от грудных ганглиев к головному. Для обнаружения специфической для вида частоты пульсов был предложен механизм автокорреляции (Schöneich et al., 2015; Hedwig, 2016). Авторы предполагают, что нейронная сеть из четырех локальных нейронов в переднем протоцеребруме может обнаруживать ключевые особенности относительно простой песни сверчка. Сложность сигналов Gomphocerinae выше, чем у сверчков, поэтому мы предполагаем, что распознающая нейронная сеть, к сожалению, не изученная, должна включать у них гораздо больше элементов, чем у сверчков. Ограниченное количество нейронов, участвующих в обработке информации, может стать архитектурным ограничением для дальнейшего увеличения сложности обрабатываемой информации.

Теперь рассмотрим другую модальность ухаживания. Какие физиологические ограничения могут повлиять на эволюцию визуальных элементов? Этот вопрос, на самом деле, чем предыдущий. В отряде Orthoptera визуальные детекторы были изучены

только у отдаленных родственников изучаемой нами группы, и в основном они исследовались в контексте избегания лобовых столкновений и уклонения от атак хищников (например, Rind, 1990; Rind, Simmons, 1999; Gray et al., 2001). Компьютерное моделирование детекторов движения саранчовых также активно использовалось для поиска решений в области искусственного интеллекта (например, Fu et al., 2019). Однако мы почти ничего не можем сказать о организации нейронной сети, которая воспринимает визуальные сигналы ухаживания именно у Gomphocerinae. Учитывая, что визуальный сигнал демонстрируется в определенные моменты генерации акустического сигнала, мы предполагаем, что информация об акустических и визуальных сигналах должна интегрироваться в одних и тех же участках мозга. Интеграция различных модальностей должна инициировать реакцию со стороны самки, независимо от того, как она выражается — в фонатаксии или ответном сигнале. Были найдены области, активирующиеся как на раздражение слуховых рецепторов, так и во время стридуляции у *Ch. biguttulus* — центральный комплекс и латеральная часть протоцеребрума (Balvantray et al., 2017). Эти области представляют собой очень перспективное направление для дальнейшего исследования мультимодальной коммуникации.

4.4.3 Эволюция визуальных компонентов ухаживания

Демонстрационные элементы, используемые в ходе ухаживания заметным количеством видов (29 видов в нашей выборке), редко исследовались. Их эволюция обычно происходит независимо, и сестринские виды могут сильно различаться по использованию визуальных элементов. Например, *Gomphocerippus rufus* демонстрирует очень сложный паттерн визуальных элементов, в то время как большинство родственных ему видов (группа *Ch. biguttulus*) не используют никаких демонстрационных элементов. Только для рода *Stenobothrus* и группы *Ch. albomarginatus* использование визуальных элементов было показано как предковое состояние признака. По результатам оценки темпов эволюции признака (Таблица 11) каждый следующий визуальный элемент появляется с более высокой вероятностью, чем предыдущий, что равнозначно тому, что он появляется быстрее. Наибольшее количество визуальных элементов (четыре) обнаружено в сигналах ухаживания *R. dinaricus*, *M. palpalis*, *M. maculatus*, *M. antennatus*, *Ch. lacustris* и *G. rufus*.

Наши результаты показывают, что визуальные элементы обычно появляются после развития сложного сигнала ухаживания. Например, самцы рода *Omocestus*, сестринского к кладе, объединяющей *Stenobothrus* и *Myrmeleotettix*, не генерируют визуальных сигналов, хотя их ухаживание может включать три и четыре звуковых элемента. Это согласуется с

представлениями Бергера (Berger, 2008), который также утверждал, что визуальные сигналы появляются на более поздних стадиях усложнения сигнала ухаживания, после появления нескольких звуковых элементов. Однако, эти выводы Бергером были сделаны только для рода *Stenobothrus*, и, по его мнению, в разных ветвях *Stenobothrini* сложный сигнал ухаживания и демонстрационные элементы появились независимо.

Важно отметить, что из этого правила, как из любого другого, есть исключения. Одно из них – *Ch. macrocerus*, сигнал ухаживания которого не содержит уникальных звуковых элементов. Мы обнаружили, что самцы этого вида очень энергично машут антеннами во время ухаживания, причем чередуя разные паттерны движений (Vedenina et al., 2024). Показательно, что длинные антенны служат отличительным признаком этого вида. Также удлинённые антенны можно найти и у *Ch. hammarstroemi*, использующего взмахи антенн при ухаживании. Антенны этого вида длиннее, чем у близкородственного *Ch. intermedius*. Длинные антенны характерны также и для группы видов *Ch. albomarginatus*, самцы которых также машут антеннами во время ухаживания.

Некоторые виды Gomphocerinae отличаются утолщенными, булавовидными антеннами. Ожидаемо, практически все эти виды используют их во время ухаживания, демонстрируя сложные конспецифические сигналы. Этот признак возник независимо в разных группах: не менее трех раз в трибе Gomphocerini, и не менее шести раз в трибе Stenobothrini. Мы предполагаем, что этот признак быстро эволюционирует. Например, *Gomphocerippus rufus*, имеющий булавовидные антенны, по нашим данным входит в группу *Ch. biguttulus*, которые имеют плезиоморфные нитевидные антенны. Их общий предок жил всего лишь около 2 млн. лет назад.

Таким образом, вероятно, когда самец начинает использовать антенны при ухаживании, появляется вектор полового отбора на изменение их морфологии: увеличения длины, изменения окраски, и, наконец, изменение формы. Утолщенные усы, по нашим данным, служат надежным предиктором сложного сигнала ухаживания. Были попытки рассмотреть булавовидную форму антенн с точки зрения сенсорных функций (Dumas et al., 2010). Однако нам пока не известно ни одного вида гомфоцерин с булавовидными антеннами, который не имел бы сложного сигнала ухаживания (хотя самцы *S. eurasius*, имея утолщенные антенны, не машут ими). Проблема с полифилией рода *Myrmeleotettix* обращает внимание на необходимость аккуратного использования быстроэволюционирующих признаков для таксономии родового уровня.

Из саранчовых подсемейства Gomphocerinae в нашу выборку вошло несколько родов, все или часть представителей которых имеют утолщенные антенны:

Gomphocerippus, *Gomphocerus*, *Stenobothrus*, *Myrmeleotettix*, *Rammeihippus*. Кроме них, утолщенные антенны также известны у *Dasyhippus*, *Aeropedellus* и *Phlocerus*, сигналы ухаживания которых еще не были описаны. Выводы нашей работы позволяют сделать обоснованное предположение, что представители этих родов также будут иметь сложное ухаживание и визуальные сигналы.

В своей реконструкции эволюции ухаживания рода *Stenobothrus* Бергер (Berger, 2008) подробно рассматривал только два визуальных элемента: взмахи ног и движения антеннами. Движения антеннами, однако, обычно сопровождают взмахи ног, являясь, по-видимому, более поздним приобретением. Взмахи ног, часто сопровождающие звуковой элемент С в роде *Stenobothrus* и в группе *Ch. albomarginatus*, могут иметь сложную видоспецифическую структуру, однако сценарий их эволюции не очевиден. Взмахи ног могут происходить от первичных защитных движений, когда насекомое бьет задними ногами, отталкивая раздражитель. Такие движения широко распространены среди различных групп саранчовых, включая и не использующих акустическую коммуникацию (Otte, 1970; Ostrowski et al., 2009). При сравнении близкородственных видов можно обнаружить заметную разницу, в том какой максимальный угол образуется между бедром и голенью, а также в темпе движений. Многие виды, использующие взмахи ног, также могут различаться по окраске ног, причем не только коленок, но также и бедер и голеней, как в группе *Ch. albomarginatus* (Vedenina, von Helversen, 2009).

4.4.4 Упрощение сигналов

Результаты нашей работы показывают, что упрощение структуры сигналов является событием возможным, хотя и редким. Как уже рассматривалось выше, наибольшее число элементов встречается в группе *Ch. albomarginatus* (до пяти элементов). Ближайшими родственниками этой группы по нашим результатам является группа *Ch. dorsatus*. У представителей этой группы оба типа сигналов содержат по два элемента. Два элемента призывного сигнала как предковое состояние признака было реконструировано и для группы *Ch. albomarginatus*. Однако представители группы *Ch. albomarginatus* обнаруживают тенденцию по редукции первого типа серий призывного сигнала. Так, если в сигнале *Ch. dorsatus* можно выделить примерно равное число серий двух типов, в сигнале *Ch. albomarginatus* присутствует только одна серия первого типа, а в сигнале *Ch. lacustris* выделяются серии только одного типа (Рисунок 32). Можно предположить, что в группе *Ch.*

albomarginatus призывной сигнал теряют функцию демонстрации «хороших генов», выполняя только функцию распознавания конспецифического сигнала.

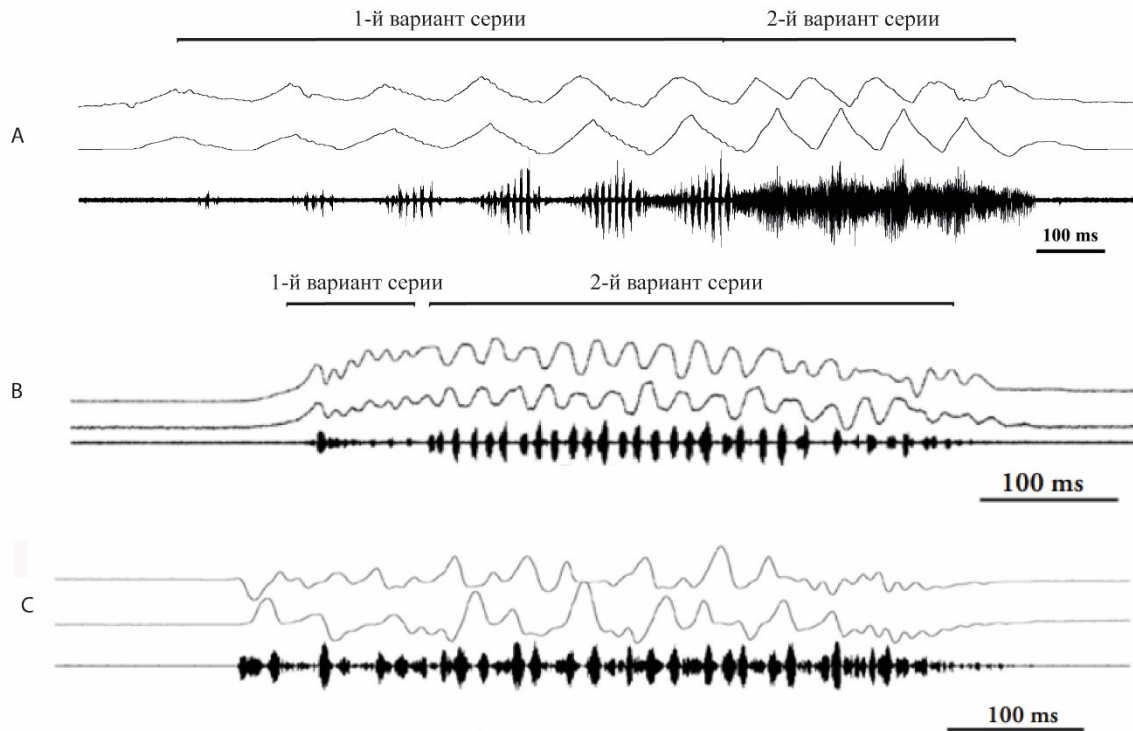


Рисунок 32. Призывные сигналы *Ch. dorsatus* (A), *Ch. albomarginatus* (B) и *Ch. lacustris* (C).

В нашей работе было показано также упрощение и сигнала ухаживания. Одним из примеров служат *S. cotticus* и *S. newskii*, сигналы которых являются практически идентичными, и по морфологическим признакам они очень близки. Интересно, что эти виды – горные эндемики: *S. cotticus* живет в Альпах и на севере Балкан, а *S. newskii* – на Алтае. При этом структура их сигнала серьезно отличается от других представителей рода – и она гораздо проще (Рисунок 33). Их сигнал ухаживания очень близок к призывному сигналу, и его основная часть состоит из длительного повторения одинаковых низкоамплитудных элементов. Среди сигналов других *Stenobothrus* этот элемент несколько напоминает элемент В *S. nigromaculatus*.

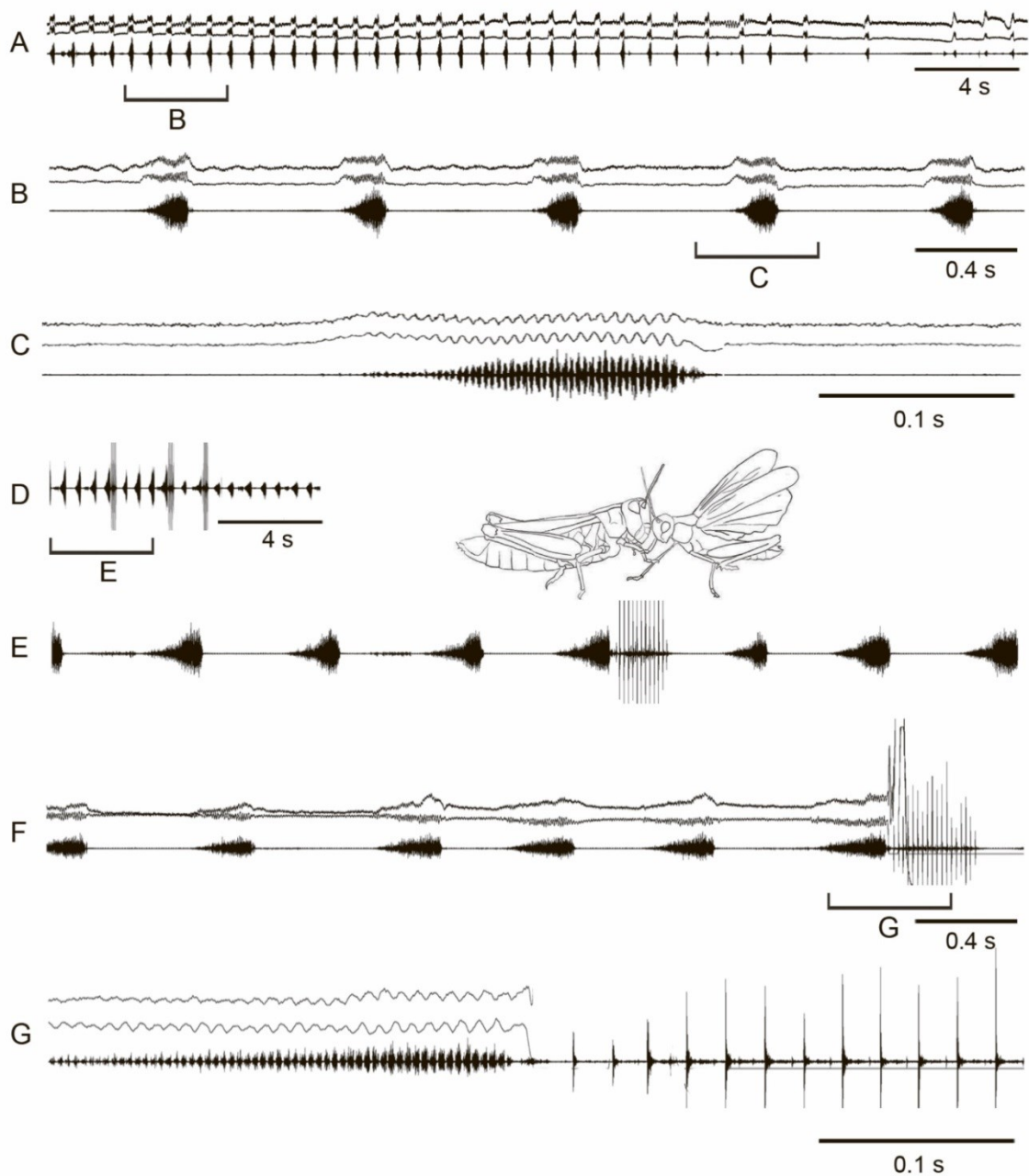


Рисунок 33. Призывный сигнал (A – C) и сигнал ухаживания (D – G) *S. newskii*. Сигнал ухаживания отличается от призывного добавлением крылового сигнала.

Отличительной особенностью *S. cotticus* и *S. newskii* является использование крылового сигнала при ухаживании, который генерируется в конце сигнала и прямо перед попыткой копуляции. Громкий и интенсивный крыловой сигнал, вероятно, заместил сразу два из трех исходных элемента, как минимум, элемент C, а также возможно и элемент B. Интересно сравнить этот случай с другими видами, использующими крыловой сигнал (*S. hyalosuperficies* и *S. rubicundulus*), крыловой сигнал которых является частью как ухаживания, так призывного

сигнала. Призывный сигнал *S. rubicundulus* может состоять как из классических серий, так генерироваться крыльями, а *S. hyalosuperficies* используют только крылья. Сравнение сигналов ухаживания этих видов с сестринскими (*S. clavatus* и *S. eurasius*, соответственно) показывает, что крыловой сигнал мог заместить элемент В, но элемент С сохранился, являясь важным элементом ухаживания (Vedenina et al., 2012; Tarasova et al., 2023).

С другой стороны, крыловой сигнал также является демонстрационным элементом (Berger, 2008), и строение крыльев – это один из морфологических признаков, по которому *S. cotticus* и *S. newskii* (а также *S. rubicundulus*) отличаются от большинства других видов *Stenobothrini*. Крылья самцов этого вида крайне склеротизованы, имеют очень темную окраску. Важно отметить, что по этому признаку имеется половой диморфизм: крылья самок этих видов также зачернены, но в меньшей степени. Самцы *S. hyalosuperficies* также могут издавать громкий крыловой сигнал, но их крылья гораздо менее темные. С другой стороны, при наблюдении за самцами *S. carbonarius*, также имеющими черные крылья, нами не было детектировано крыловых сигналов. По нашим наблюдениям, нередко более темные крылья встречаются у популяций видов, обитающих в горной местности: многие *Gomphocerinae* подставляют крылья в направлении солнечного света, чтобы повысить температуру тела. Таким образом, за само появление этого признака ответственны скорее экологические факторы, а затем влияние полового отбора может усилить проявление этого признака.

В роде *Stenobothrus* упрощение сигнала ухаживания также предполагалось для *S. zubowskyi* (Berger, 2008), что подтверждается результатами нашей работы. В его сигнале ухаживания было утрачено сразу два элемента, гомологичных призывному сигналу: В и В1. Этот вид является близким родственником *S. fischeri*, происходящим, вероятно, от изолированной популяции этого вида.

Наконец, наши данные также предполагают упрощение структуры сигнала в группе *Glyptobothrus*, возможно, связанное с развитием других типов сигнала и с изменением стратегий поиска полового партнера, что обсуждалось выше.

4.5 Выводы

Все рассмотренные признаки сигнала ухаживания *Gomphocerinae* получили высокую оценку филогенетического сигнала. Было показано, что сложный сигнал ухаживания, отличающийся от призывного, сформировался независимо в трибе *Stenobothrini*, группе *Ch.*

albomarginatus и подроде *Glyptobothrus*. Обнаружено, что количество звуковых элементов эволюционирует с увеличивающимся темпом до 4-го элемента включительно, что может обусловлено физиологическими ограничениями. Только в сигналах группы *Ch. albomarginatus* надежно выделяется пять элементов.

Для трибы *Stenobothrini*, как самой крупной группы, общий предок которой развил сложный сигнал ухаживания, была разработана специальная параметризация, включающая 11 признаков, однако все они оказались эволюционно лабильными. Согласно полученной схеме, сигнал предка группы включал два элемента ухаживания, а визуальные элементы появились у общего предка рода *Stenobothrus* и кластера *Myrmeleotettix*.

Наличие сложного сигнала ухаживания, включающего уникальные элементы, демонстрирует высокую консервативность. В то время как количество элементов может быстро увеличиваться, упрощение сигнала происходит очень редко, и связано либо с развитием крылового сигнала (*Stenobothrus*), либо изменением стратегии поиска полового партнера (группа *Ch. biguttulus*).

Демонстрационное поведение в большинстве случаев появляется после эволюции сложного сигнала ухаживания, но эволюционирует быстрее, чем звуковые элементы. Использование взмахов антеннами является быстро эволюционирующим признаком и выделение отдельных родов на основе связанных с ними морфологических признаков является неоправданным.

Глава 5. Эволюция акустической коммуникации и ее роль в видообразовании

5.1 Механизмы эволюции акустической коммуникации

Мы показали, что характер эволюции признаков призывного сигнала и сигнала ухаживания, описывающих параметры фразы и серии, различается. Признаки, описывающий верхний иерархический уровень строения сигнала, отличаются большей консервативностью. У близких видов параметры фразы часто (кроме важных исключений, которые будут рассмотрены позднее) сходны (точнее, варьируют в близком порядке), тогда как строение серий может кардинально различаться. Это позволило выявить определенные эволюционные тренды эволюции строения призывного сигнала (Рисунок 21).

Однако картина принципиально меняется при переходе с межвидового на внутривидовой уровень рассмотрения. Согласно имеющимся исследованиям (Веденина, Шестаков, 2013), при сравнении количественных параметров фраз и серий именно параметры третьего (верхнего) уровня оказываются наименее стабильными. Такие признаки, как длительность фраз слабо пригодны для различения видов, т.к. сильно зависят от внешних условий (Bauer, von Helversen, 1987). Напротив, признаки длительности серии могут позволять различать близкие виды (Бенедиктов, 2017), но еще лучше для этого использовать признаки структуры серии (Tarasova et al., 2021).

Кроме того, достоверно показано влияние полового отбора на такие признаки, как длительность фразы, период повторения серии, количество серий (von Helversen, von Helversen, 1994; von Helversen, von Helversen, 1997; Stumpner, von Helversen, 1994). В ходе экспериментов самкам предъявлялись сигналы различной длительности и удалось описать два фундаментальных варианта зависимости: “closed female preference function” («закрытая функция предпочтений самки») и “open female preference function” («открытая функция предпочтений самки»). Первая фактически является иллюстрацией действия стабилизирующего отбора, а вторая – движущего отбора. Например, для *Ch. biguttulus* длительность фразы может находиться под движущим отбором, т.к. была показана “open female preference function” (von Helversen, von Helversen, 1994), а длина серий и длина пауз между сериями у *Ch. biguttulus* (von Helversen, von Helversen, 1997) и число серий в сигнале *Ch. dichrous* (Stumpner, von Helversen, 1994) – под стабилизирующим отбором. Эти результаты дополняют описанную выше картину, полученную с помощью других методов.

Таким образом, примерный сценарий эволюции акустической коммуникации в ходе видообразования выглядит следующим образом. Внутри исходного вида стабилизирующим отбором поддерживается низкая изменчивость признаков серии (что необходимо для распознавания сигнала) и существует достаточно высокая изменчивость признаков фразы, увеличиваемая в том числе и половым отбором. Далее, в изолированной популяции должен возникнуть видоизмененный вариант сигнала, причем модификация сигнала не должна мешать распознаванию полового партнера. Механизмы восприятия сигнала детектируют этот сигнал как сигнал представителя своего вида (в противном случае распространение нового сигнала в популяции невозможно), однако дополнительные элементы либо изменение строения уже имеющихся делают этот сигнал более привлекательным, превращая его в «суперстимул» (Ryan, Rand, 1990). Вероятно, усложнение структуры серии призывного сигнала происходит скорее в составе сигнала ухаживания, который в большинстве случаев включает элемент, гомологичный призывному сигналу. Такие механизмы, как фишеровское убежание (Fisher, 1930), распространяют этот новый вариант в популяции, которая закономерно обособляется в новый таксон. Строение серии (и, соответственно, изменчивость количественных и качественных признаков, описывающих это строение) скачкообразно меняется, приводя к появлению нового вида. Изменчивость количественных признаков фразы остается высокой, однако в рамках вида меняется в весьма ограниченных пределах – и ее изменения происходят уже на надвидовом уровне.

Интересный вопрос заключается, в том, как меняются предпочтения самок в момент изменения сигнала. Результаты экспериментов (Tarasova et al., 2023) показывают, что самки действительно могут предпочитать гетероспецифический сигнал конспецифическому. Однако экспериментальная проверка этого феномена в процессе видообразования крайне затруднительна: все описанные примеры описывают уже поздние стадии видообразования. Для этого необходимо исследовать популяцию, в которой существует полиморфизм сигналов, т.е. которая находится на ранней стадии дивергенции. Экспериментальная проверка предпочтений самок в таких популяциях и сравнение этих предпочтений с аллопатрическими популяциями позволит значительно углубить понимание процессов видообразования под влиянием факторов полового отбора.

Конечно, обрисованная выше картина является обобщением, и существует несколько таксонов, в той или иной степени выбивающихся из этой картины. Одним из таких примеров являются виды сложной в систематическом плане группы видов-двойников комплекса *Ch. biguttulus* (Бухвалова, 1993, Tarasova et al., 2021). Большая часть видов группы имеют призывные сигналы, состоящие из небольшого числа (1-3) длинных и очень длинных (2-60 сек)

фраз, что укладывается в тот эволюционный тренд, что был показан ранее для всего подрода *Glyptothrus* (Рисунок 21). Однако отдельные представители этой группы (*Ch. brunneus*, *Ch. miramae* и *Ch. jacobsi*) резко отличаются от этого тренда, издавая плезиоморфные сигналы (частые и короткие). Вероятно, это связано с изменением стратегии поиска полового партнера, в частности, известно, что для самок *Ch. brunneus* и *Ch. biguttulus* имеют значение разные параметры сигнала: длительность фразы и структура серии, соответственно (Gottsberger, 2008). Также для *Ch. miramae* было высказана гипотеза о гибридогенном происхождении (Tarasova et al., 2021), случаи гибридизации уже были ранее показаны для этой группы (Gottsberger, 2008).

Виды рода *Ramburiella* также имеют принципиально разное строение сигнала: сигнал, состоящий из одной длинной фразы и сигнал, состоящий из множества коротких фраз. Однако по результатам реконструкции общий предок этих видов жил не менее 14 млн. лет назад, что делает возможным такие сильные изменения сигнала.

5.2 Факторы эволюции сигнала

Концепция акустических ниш постулирует, что давление акустического фона, включающего сигналы близких видов, является важным фактором эволюции сигналов насекомых (Бухвалова, Жантеев, 1993; Korsunovskaya, 2009; Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Действительно, представляется очевидным, что синтопическим видам выгодно различаться по своим сигналам, чтобы увеличить эффективность коммуникации. Однако сложно представить механизм, описывающий влияние факторов акустического фона на изменение структуры сигнала как основание для сильного движущего отбора. Так, известно, что синантропные птицы повышают несущую частоту сигналов, чтобы их было лучше слышно на фоне низкочастотного городского шума (Pohl et al., 2012) – но это количественные изменения, не приводящие к качественным изменениям: преобразованию структуры сигнала.

Представим гипотетический сценарий, что вид в ходе расселения попадает в биотоп, где уже присутствует другой, неблизкородственный вид, имеющий схожую структуру сигнала. Тогда эффективность коммуникации обоих видов снизится – появится вектор отбора на изменение параметров сигнала в направлении увеличения различий между сигналами. В случае саранчовых, которые не способны точно регулировать несущую частоту сигнала, наиболее простым (а значит и более вероятным эволюционно) будет изменение периода повторения серии, несмотря на высокую

зависимость этих признаков от температуры. Признаки длительности фразы еще сильнее зависят от температуры, а также изначально сильно перекрываются у разных видов (Тишечкин, Веденина, 2016), а изменение признаков структуры серии имеет высокую вероятность снизить эффективность работы системы распознавания у самок и снизить репродуктивный успех. Закономерно, что именно количественные признаки серии и используются в работах, где было показано существование акустических ниш у саранчовых (Tishechkin, Bukhvalova, 2009). Кроме того, изменение периода повторения серии – этот один из тех признаков, что меняются у близких видов в первую очередь, если те не отличаются по структуре серии (например, в роде *Pseudochorthippus*), и меняться он может крайне быстро (Приложения 9 и 10).

Таким образом, разные компоненты сигнала, вероятно, эволюционируют под действием различным факторов. Признаки высокого иерархического уровня (фразы) меняются, скорее всего, скоррелировано с изменением стратегии поиска полового партнера, которая зависит как от экологических параметров (напр., плотность популяции, особенности растительного покрова), так и физиологических параметров (напр., гормональный уровень самцов). Количественные признаки серии (длительность и период) участвуют в распознавании сигнала и находятся под совместным действием (стабилизирующим либо движущим) факторов акустического фона и полового отбора. И, наконец, признаки структуры серии эволюционируют прежде всего под действием полового отбора.

Здесь можно возразить, что сложный сигнал, имеющий сильно отличающуюся структуру, является более эффективным с точки зрения распознавания. Такой сигнал точно будет отличаться от любых других компонентов акустического фона и способствовать расселению вида. Однако такая логика подразумевает наличие целеполагания у процесса эволюции, что абсурдно. Влияние факторов акустического фона будет давать преимущество сложному сигналу уже после его появления, обособления нового таксона и начала его расселения. Количественные признаки серии могут изменяться в очень широких пределах, и это гораздо более простое эволюционное изменение, поэтому именно они эволюционируют под действием факторов акустического фона.

В ходе нашей работы было обнаружено несколько примеров, когда изолированный, локальный таксон (*G. armeniacus* и *Ch. apricarius major*), по всей видимости, происходит от изолированной популяции более широко распространенного предкового таксона (*G. sibiricus* и *Ch. apricarius apricarius*, соответственно). Сигналы этих видов имеют важные структурные отличия от сигналов родительских таксонов: они устроены сложнее, но гомология очевидна (Рисунок 34).

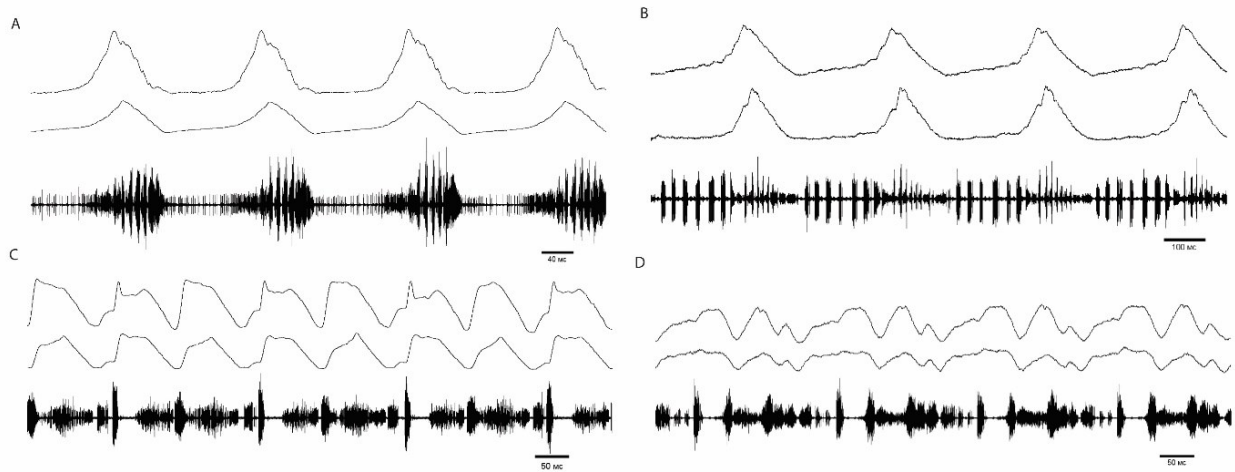


Рисунок 34. Записи сигналов А) *G. sibiricus* (Россия, Алтайский край), В) *G. armeniacus* (Армения, вулкан Армаган), С) *Ch. apricarius apricarius* (Россия, Москва), D) *Ch. apricarius major* (Армения, Воротанский перевал).

Так, подъем ноги в серии *G. sibiricus* плавный, во время него могут генерироваться низкоамплитудные пульсы (которые не всегда присутствуют), затем происходит ступенчатое опускание ноги, во время которого генерируется более громкий звук, в том числе несколько высокоамплитудных пульсов. В сериях *G. armeniacus* есть два набора высокоамплитудных пульсов, причем первый генерируется ступенчатым подъемом ноги, а второй ступенчатыми опусканиями, как у *G. sibiricus*. Таким образом, кроме увеличения периода серии (в 2.5 раза), произошло дополнительное усложнение паттерна сигнала. Аналогично и при сравнении двух подвидов *Ch. apricarius*: структура серии эндемичного подвида сложнее, в частности, содержит дополнительный высокоамплитудный пульс, генерируемый опусканием ног.

Что характерно, сигналы родительских таксонов весьма специфичны, и достаточно хорошо отличаются от сигналов других таксонов. Таким образом, в ходе эволюции эти новые таксоны дополнительно усложнили свой уже довольно специфичный сигнал. Если утверждать, что сигналы саранчовых эволюционируют в первую очередь под действием факторов акустического фона, то эти популяции должны были 1) встретить в ходе расселения таксоны, имеющие схожие сигналы, и 2) не смогли в достаточной степени изменить количественные параметры серии, чтобы занять соседнюю, пустующую акустическую нишу. Сейчас нам такие таксоны не известны. Тогда придется утверждать, что таксоны, имевшие подобные сигналы и послужившие фактором отбора на изменение сигнала, вымерли. Но это утверждение не проверяемо, и к тому же означает, что они освободили акустическую нишу, за которую конкурировали.

Конечно, также возможно, что эти таксоны еще попросту не были обнаружены (точнее, их сигналы еще не были описаны).

Кроме того, концепция акустических ниш не способна объяснить усложнение сигнала ухаживания, приобретение новых элементов сигнала, и эволюцию визуальных элементов ухаживания. Ухаживание всегда происходит на максимально близкой дистанции (близкой к размеру самих саранчовых) в непосредственной видимости (Рисунок 35), что минимизирует влияние акустического фона на коммуникацию. Эволюция визуальных элементов ухаживания, как было показано в нашей работе, происходит уже после приобретения сложного сигнала ухаживания. Возможно, что визуальные элементы ухаживания необходимы для распознавания особи своего вида? Маловероятно, что это значимый фактор, т.к. процесс ухаживания начинается уже после визуального контакта, после того как самка локомоторно ответила на призывный сигнал, и самец начал исполнять сигнал ухаживания. Следовательно, использование визуальных элементов на этом этапе уже избыточно с точки зрения эффективности работы системы распознавания потенциального партнера. Визуальные элементы сигнала ухаживания часто производятся быстрыми и высокоамплитудными, т.е. энергозатратными движениями, что однозначно указывает на их функцию демонстрации «хороших генов» (Zahavi, 1987; Hamilton, Zuk, 1982).



Рисунок 35. Ухаживание *Murmeleotettix maculatus* (Ульяновская область, Новоспасский район, с. Монастырский Сунгур), фото автора.

5.3 Выводы

Сравнение характера эволюции признаков призывного сигнала между собой и признаками сигнала ухаживания демонстрирует существование и совместное влияние разных эволюционных механизмов. Призывный сигнал, выполняющий, прежде всего, функцию распознавания, не показывает устойчивого тренда к усложнению структуры, претерпевая как усложнения, так и упрощения в ходе эволюции. Сигнал ухаживания достигает гораздо большей сложности, выполняя функцию демонстрации качества самца. Действие полового отбора объясняет стремительное увеличение числа элементов, как звуковых, так и визуальных. Усложнение структуры серии призывного сигнала, также, вероятно, происходит в процессе ухаживания.

При сравнении внутривидовой и межвидовой изменчивости признаков обнаруживается принципиальная разница для признаков разного уровня строения сигнала. Признаки строения серии призывного сигнала и элементов ухаживания оказываются очень лабильными при межвидовых сравнениях, хотя известно, что внутри вида поддерживается низкая изменчивость этих признаков. Это означает, что в ходе дивергенции эти признаки эволюционируют скачкообразно. Когда в популяции происходит изменение строения сигнала, поддержанное половым отбором, вместе с этим меняются и механизмы распознавания сигнала, обеспечивая функционирование акустической коммуникации как прекопуляционного изолирующего барьера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе нашей работы удалось собрать достаточно подробную филогенетическую реконструкцию подсемейства Gomphocerinae. Нами было охвачено 85 палеарктических видов, в выборку были взяты только те виды, для которых нам были доступны данные по призывным сигналам и сигналам ухаживания. Филогенетическая реконструкция продемонстрировала необходимость систематической ревизии самых крупных по числу видов таксонов и пересмотр подходов к их выделению. Некоторые акустические признаки, показавшие высокую консервативность, могут быть использованы при описании надвидовых таксонов.

Разработанная нами параметризация призывных сигналов и сигналов ухаживания построена на принципах, которые позволяют более однозначно трактовать структуру сигнала и сравнивать сигналы между собой, чем предложено ранее в литературе. Для части признаков призывного сигнала и всех рассмотренных признаков сигнала ухаживания получен достаточно высокой филогенетический сигнал, и реконструкция предковых значений для этих признаков позволила реконструировать эволюцию призывных сигналов и сигналов ухаживания.

Показано, что призывный сигнал и сигнал ухаживания Gomphocerinae, различные иерархические уровни (фраза и серия) призывного сигнала Gomphocerinae, а также качественные и количественные признаки серии различаются по степени своей консервативности и эволюционируют под действием различных факторов эволюции. Реконструкция эволюции призывных сигналов продемонстрировала наличие устойчивых трендов эволюции верхнего уровня строения сигнала, отражающих изменение стратегии поиска полового партнера. При этом эволюция строения серий призывного сигнала не обнаруживает подобных трендов, количественные признаки серии на надвидовом уровне эволюционируют хаотично, что отвечает концепции акустических ниш. Качественные изменения структуры серии происходят сравнительно более редко, консервативность структуры серии поддерживается выполнением функции распознавания конспецифического партнера. Движущей компонентой отбора в этом случае, также как и для сигнала ухаживания, является половой отбор, направляющий усложнение строения сигнала: увеличения числа элементов и усложнение их строения. В ходе дивергенции видов половой отбор поддерживает изменение строения сигнала, вместе с чем меняются и механизмы распознавания сигнала, выполняя функцию прекопуляционного изолирующего барьера.

ВЫВОДЫ

1. Филогенетическая реконструкция на основе митохондриальных (COI, cytB) и ядерных (ITS1, ITS2) маркеров 85 палеарктических видов подсемейства Gomphocerinae продемонстрировала необходимость систематической ревизии основных таксонов и пересмотра подходов к их выделению.

2. На основе анализа призывных сигналов и сигналов ухаживания (стридуляционных движений ног, амплитудно-временного паттерна звука, визуальных сигналов) разработана параметризация, включающая 21 признак призывного сигнала, шесть универсальных признаков ухаживания и 11 признаков ухаживания в трибе Stenobothrini.

3. Для 10 признаков призывного сигнала и всех универсальных признаков сигнала ухаживания получен достоверно высокий филогенетический сигнал, что говорит о сравнительно высокой консервативности этих признаков. Такие признаки, как период и длительность серии призывного сигнала, признаки сигнала ухаживания Stenobothrini получили низкую оценку филогенетического сигнала, что говорит о высокой лабильности этих признаков.

4. Реконструкция эволюции призывных сигналов и сигналов ухаживания показала, что общий предок Gomphocerinae генерировал призывный сигнал, состоящий из большого числа коротких фраз, каждая из которых состояла из одной серии. Сложный сигнал ухаживания, отличающийся от призывного сигнала, сформировался независимо у предка трибы Stenobothrini, группы *Chorthippus albomarginatus* и подрода *Glyptobothrus*.

5. Эволюция призывного сигнала шла по пути удлинения фразы и уменьшения их числа, однако впоследствии в некоторых ветвях (подрод *Chorthippus*, группа *Chorthippus biguttulus*) сформировался обратный эволюционный тренд. В эволюции мультимодального сигнала ухаживания визуальная компонента появляется после увеличения числа звуковых элементов.

6. Эволюция верхнего иерархического уровня строения призывного сигнала (фразы) отражает изменение стратегии поиска полового партнера. Количественные признаки нижнего иерархического уровня строения призывного сигнала (серии) эволюционируют хаотично, что отвечает концепции акустических ниш. Качественные признаки серии меняются редко, их консервативность поддерживается выполнением функции распознавания конспецифического партнера. Важным движущим механизмом эволюции сигналов ухаживания является половой отбор, приводящий к увеличению числа элементов и усложнению их амплитудно-временной структуры.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю огромную признательность моему научному руководителю – Варваре Юрьевне Ведениной за неоценимую помощь на каждом из этапов работы. Своим коллегам – Татьяне Алексеевне Тарасовой и Евгении Глебовне Ковалевой за помощь в организации экспедиций, сборе материала и записи сигналов. Приношу особенную благодарность Татьяне Владимировне Неретиной за обучение молекулярным методам. Отдельно выразить благодарность хочу Оливеру Хавличеку за предоставленные для секвенирования образцы из Европы и организацию работы над филогенетической частью исследования. Также благодарность выражаю Хоакину Ортего за предоставленные для секвенирования образцы из Испании.

Отдельное спасибо замечательной кафедре биологической эволюции биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, а также родным и близким, помогавшим и поддерживавшим на пути научного познания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. – М.: Высшая школа, 1966.
2. Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран. Определитель по фауне СССР. – М.: Издательство Академии Наук СССР, 1951. – Т. 40: Определитель по фауне СССР.
3. Бенедиктов А. А. Саранчовые рода *Podismopsis* (Orthoptera, Acrididae) на Алтае и описание акустических сигналов Алтайской короткокрылки *Podismopsis altaica* из кластера Монгун-Тайга заповедника «Убсунурская котловина» // Заповедная наука. – 2017. – Т. 2.
4. Бугров А., Смышляев Г., Блинов А. Реконструкция филогенетических отношений настоящих саранчовых (Orthoptera, Acrididae) на основе анализа нуклеотидных последовательностей митохондриального гена COI // Евразийский энтомологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 6. – С. 493–502.
5. Бухвалова М. А. Акустические сигналы и морфологические особенности некоторых коньков рода *Chorthippus* группы *Ch. biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 5. – С. 55–65.
6. Бухвалова М. А. Новые данные по систематике *Chorthippus* группы *biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) из России и с сопредельных территорий // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77, № 10. – С. 1128–1136.
7. Бухвалова М. А., Жантиев Р. Д. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 9. – С. 47–62.
8. Веденина В. Ю. Акустическая коммуникация и половой отбор у прямокрылых насекомых (Insecta: Orthoptera) // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 4. – С. 336–345.
9. Веденина В. Ю. Анализ сигналов ухаживания в двух гибридных зонах между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus* (Orthoptera, Gomphocerinae) // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94, № 2. – С. 161–175.
10. Веденина В. Ю., Жантиев Р. Д. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоологический журнал. – 1990. – Т. 69. – С. 36–45.
11. Веденина В. Ю., Севастьянов Н. С. Изучений стратегий поиска полового партнера у разных видов саранчовых (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) // XV съезд Русского энтомологического общества – Новосибирск: Издательство Гарамонд, 2017. – С. 576.

12. Веденина В. Ю., Шестаков Л. С. Стабильные и изменчивые параметры в сигналах ухаживания саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, № 10. – С. 1203–1221.
13. Гуляева О. Н., Высоцкая Л. В., Сергеев М. Г. Таксономические и филогенетические отношения саранчовых (Orthoptera, Acrididae) Голарктики: новый взгляд на старые проблемы // Евразийский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, № 2. – С. 87–94.
14. Происхождение человека и половой отбор. Выражение эмоций у человека и животных. Дарвин. Ч. Сочинения. / Дарвин Ч. – М.: Издательство Академии наук СССР, 1953. Дарвин. Ч. Сочинения. – 1046 с.
15. Биоакустика насекомых. / Жантеев Р. Д. – М.: Издательство Московского университета, 1981.
16. Популяции, виды и эволюция. / Майр Э. – М., 1974.
17. Опаев А. С. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН –Москва, 2020.
18. Савицкий В. Ю. Акустические сигналы, особенности экологии и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, № 10. – С. 1168–1184.
19. Савицкий В. Ю. Акустическая коммуникация, распространение и экология саранчовых рода *Ramburiella* (Orthoptera, Acrididae) России и Закавказья и некоторые проблемы таксономии трибы Arcypterini // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 1. – С. 13–28.
20. Савицкий В. Ю. Новые данные по акустической коммуникации и экологии саранчовых родов *Eremippus* и *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) и замечания о значении данных биоакустики в надвидовой систематике подсемейства Gomphocerinae // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 87, № 7. – С. 813–830.
21. Савицкий В. Ю., Ю. Л. А. Новые данные по акустической коммуникации и половому поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian entomological journal. – 2007. – Т. 16, № 1. – С. 1–38.
22. Стороженко С. Ю. Отряд Orthoptera (Saltatoria) - Прямокрылые (прыгающие прямокрылые) // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.1. Первичнобескрылые, древнекрылые, с неполным превращением. – Ленинград: Наука, 1986. – С. 241–317.
23. Тишечкин Д. Ю., Бухвалова М. А. Новые данные о призывных сигналах саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) Южной Сибири и Дальнего Востока России // Russian Entomological Journal. – 2009. – Т. 18, № 1. – С. 25–46.

24. Тишечкин Д. Ю., Веденина В. Ю. Акустические сигналы насекомых: репродуктивный барьер и таксономический признак // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95, № 11. – С. 1240–1276.
25. Филатова О. А., Бурдин А. М., Хойт Э., Сато Х. Каталог дискретных типов звуков, издаваемых резидентными косатками (*Orcinus orca*) Авачинского залива п-ва Камчатка // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 9. – С. 1169–1189.
26. Andersson M. Sexual selection. Monographs in Behavior and Ecology. – Princeton: Princeton University Press, 1994. Monographs in Behavior and Ecology.
27. Balakrishnan R., Pollack G. S. The role of antennal sensory cues in female responses to courting males in the cricket *Teleogryllus oceanicus* // The Journal of Experimental Biology. – 1997. – V. 200, № 3. – P. 511–522.
28. Balvantray B. M., Stumpner A., Heinrich R. Brain regions for sound processing and song release in a small grasshopper // Journal of Insect Physiology. – 2017. – V. 99. – P. 15–24.
29. Bauer M., Helversen O. von. Separate localization of sound recognizing and sound producing neural mechanisms in a grasshopper // Journal of Comparative Physiology A. – 1987. – V. 161, № 1. – P. 95–101.
30. Beckers O. M., Wagner W. E., Jr. Eavesdropping parasitoids do not cause the evolution of less conspicuous signalling behaviour in a field cricket // Animal Behaviour. – 2012. – V. 84, № 6. – P. 1457–1462.
31. Belkina E. G., Shiglik A., Sopilko N. G., Lysenkov S. N., Markov A. V. Mate choice copying in *Drosophila* is probably less robust than previously suggested // Animal Behaviour. – 2021. – V. 176. – P. 175–183.
32. Bena G., Jubier M.-F., Olivieri I., Lejeune B. Ribosomal External and Internal Transcribed Spacers: Combined Use in the Phylogenetic Analysis of *Medicago* (Leguminosae) // Journal of Molecular Evolution. – 1998. – V. 46. – P. 299–306.
33. Berger D. The evolution of complex courtship songs in the genus *Stenobothrus* Fischer, 1853 (Orthoptera, Caelifera, Gomphocerinae) // Book The evolution of complex courtship songs in the genus *Stenobothrus* Fischer, 1853 (Orthoptera, Caelifera, Gomphocerinae) / Editor. – Germany, 2008. – P. 169.
34. Berger D., Gottsberger B. Analysis of the courtship of *Myrmeleotettix antennatus* (Fieber, 1853) – with general remarks on multimodal courtship behavior in gomphocerine grasshoppers // Articulata. – 2010. – V. 25. – P. 1–21.
35. Blomberg S. P., Garland T., JR., Ives A. R. Testing for phylogenetic signal in

comparative data: behavioral traits are more labile // *Evolution*. – 2003. – V. 57. – P. 717–745.

36. Brumm H., Zollinger S. A. Vocal plasticity in a reptile // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2017. – V. 284, № 1855.

37. Bugrov A., Novikova O., Mayorov V., Adkison L., Blinov A. Molecular phylogeny of Palaearctic genera of Gomphocerinae grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) // *Systematic Entomology*. – 2006 –T. 31, № 2. – P. 362–368.

38. Bukhvalova M. A. Partitioning of acoustic transmission channels in grasshopper communities // *Insect Sounds and Communication. Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution* / Drosopoulos S., Claridge M. F. – New York: CRC Press, 2006. – P. 199–205.

39. Castillo E. R., Taffarel A., Maronna M. M., Cigliano M. M., Palacios-Gimenez O. M., Cabral-de-Mello D. C., Marti D. A. Phylogeny and chromosomal diversification in the *Dichroplus elongatus* species group (Orthoptera, Melanoplinae) // *PLoS One*. – 2017. – V. 12, № 2. – P. e0172352.

40. Chapco W., Martel R. K. B., Kuperus W. R. Molecular Phylogeny of North American Band-Winged Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1997. – V. 90, № 5. – P. 555–562.

41. Cocroft R. B., Ryan M. J. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs // *Animal Behaviour*. – 1995. – V. 49, № 2. – P. 283–303.

42. Colyott K., Odua C., Gleason J. M. Dissection of signaling modalities and courtship timing reveals a novel signal in *Drosophila saltans* courtship // *Animal Behaviour*. – 2016. – V. 120. – P. 93–101.

43. Contreras D., Chapco W. Molecular phylogenetic evidence for multiple dispersal events in gomphocerine grasshoppers // *Journal of Orthoptera Research*. – 2006. – V. 15, № 1. – P. 91–98.

44. Dalziel A. H., Peters R. A., Cockburn A., Dorland A. D., Maisey A. C., Magrath R. D. Dance choreography is coordinated with song repertoire in a complex avian display // *Current Biology*. – 2013. – V. 23, № 12. – P. 1132–5.

45. de Jong K., Amorim M. P. P., Fonseca P. J., Heubel K. U. Noise Affects Multimodal Communication During Courtship in a Marine Fish // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 6.

46. Defaut B. Implications taxonomiques et nomenclaturales de publications récentes en phylogénie moléculaire : 1. Les Gomphocerinae de France (Orthoptera, Acrididae) // *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*. – 2012. – V. 17. – P. 15–20.

47. Dirsh V. M. Genital organs in Acridomorpha (Insecta) as taxonomic character // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 1973. – V. 11, № 1. – P. 133–154.

48. Dumas P., Tetreau G., Petit D. Why certain male grasshoppers have clubbed antennae? // *Comptes Rendus Biologies*. – 2010. – V. 333, № 5. – P. 429–37.
49. Ebach M. C., Carvalho M. R. d. Anti-intellectualism in the DNA Barcoding Enterprise // *Zoologia (Curitiba)*. – 2010. – V. 27, № 2. – P. 165–178.
50. Elsner N. Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) I. Song patterns and stridulatory movements // *Journal of Comparative physiology*. – 1974. – V. 88. – P. 67–102.
51. Elsner N. Neural economy: bifunctional muscles and common central pattern elements in leg and wing stridulation of the grasshopper *Stenobothrus rubicundus* Germ. (Orthoptera: Acrididae) // *Journal of Comparative Physiology*. – 1974. – V. 89. – P. 227–236.
52. Elsner N. The search for the neural centres of cricket and grasshopper song // *Neural Basis of Behavioral Adaptation / Schildberger K., Elsner N. Fortschritte der Zoologie* 1994.
53. Elsner N., Popov A. Neuroethology of acoustic communication // *Advances in Insect Physiology*. – 1978. – V. 13. – P. 229–335.
54. Elsner N., Wasser G. Leg and wing stridulation in various populations of the gomphocerine grasshopper *Stenobothrus rubicundus* (Germar 1817). I. Sound patterns and singing movements // *Zoology*. – 1995. – V. 98. – P. 179–190.
55. Erdtmann L., Amézquita A. Differential Evolution of Advertisement Call Traits in Dart-Poison Frogs (Anura: Dendrobatidae) // *Ethology*. – 2009. – V. 115, № 9. – P. 801–811.
56. Estramil N., Bouton N., Verzijden M. N., Hofker K., Riebel K., Slabbekoorn H. Cichlids respond to conspecific sounds but females exhibit no phonotaxis without the presence of live males // *Ecology of Freshwater Fish*. – 2013. – V. 23, № 3. – P. 305–312.
57. Ewing A. W. Functional aspects of *Drosophila* courtship // *Biological Reviews*. – 1983. – V. 58, № 2. – P. 275–292.
58. Felsenstein J. Maximum likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters // *American Journal of Human Genetics*. – 1973. – V. 25. – P. 471–492.
59. Felsenstein J. *Inferring Phylogenies*. – Massachusetts: Publishers Sunderland, 2004.
60. Finck J., Berdan E. L., Mayer F., Ronacher B., Geiselhardt S. Divergence of cuticular hydrocarbons in two sympatric grasshopper species and the evolution of fatty acid synthases and elongases across insects // *Scientific Reports*. – 2016. – V. 6. – P. 33695.
61. Fisher R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. – Oxford, UK: Clarendon Press, 1930.
62. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan

invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. – 1994. – V. 3, № 5. – P. 294–299.

63. Fouquette M. J. J. Speciation in Chorus Frogs. I. Reproductive Character Displacement in the *Pseudacris nigrita* Complex // Systematic Zoology. – 1975. – V. 24, № 1. – P. 16–23.

64. Frederick K., Schul J. Character State Reconstruction of Call Diversity in the *Neoconocephalus* Katydid Reveals High Levels of Convergence // PLOS Currents Tree of Life. – 2016. – V. 8.

65. Fu Q., Wang H., Hu C., Yue S. Towards Computational Models and Applications of Insect Visual Systems for Motion Perception: A Review // Artificial Life. – 2019. – V. 25, № 3. – P. 263–311.

66. Futuyma D. J. Evolution. – Massachusetts: Publishers Sunderland, 2003.

67. Gaiddon T., Jonsson T., Montealegre-Z F., Schnubel T., Tournat V., Robillard V. Harmonic hopping in the songs of Lebinthini crickets: using finite element modelling to understand the evolution of acoustic communication // Invertebrate Sound and Vibration 2023 – Lincoln (UK): University of Lincoln, 2023. – P. 30.

68. Gerhardt H. P. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria // Animal Behaviour. – 1991. – V. 42, № 4. – P. 615–635.

69. Gerhardt H. C., Huber F. Acoustic Communication In Insects and Anurans – Common Problems and Diverse Solutions. – Chicago: The University of Chicago Press, 2002.

70. Girard M. B., Elias D. O., Kasumovic M. M. Female preference for multi-modal courtship: multiple signals are important for male mating success in peacock spiders // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2015. – V. 282, № 1820. – P. 20152222.

71. Gottsberger B. Interspecific hybridization between the grasshoppers *Chorthippus biguttulus* and *P. brunneus* (Acrididae; Gomphocerinae) PhD / Mayer D. F.; Universität Erlangen-Nürnberg. – Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg, 2008.

72. Gray J. R., Lee J. K., Robertson R. M. Activity of descending contralateral movement detector neurons and collision avoidance behaviour in response to head-on visual stimuli in locusts // Journal of Comparative Physiology A. – 2001. – V. 187, № 2. – P. 115–29.

73. Greenfield M. D. Evolution of acoustic communication in the genus *Neoconocephalus*: discontinuous songs, synchrony, and interspecific interaction // The Tettigoniidae: Biology, Systematics, and Evolution / Rentz D., Bailey W. – New York, NY: Springer, 1990. – P. 72–97.

74. Greenfield M. D. Signalers and Receivers: Mechanisms and Evolution of Arthropod Communication. – Oxford: Oxford University Press, 2002.

75. Groot A. T., Vedenina V., Burdfield-Steel E. Editorial: Multimodal Mating Signals: Evolution, Genetics and Physiological Background // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2021. – V.

8.

76. Gu J. J., Montealegre Z. F., Robert D., Engel M. S., Qiao G. X., Ren D. Wing stridulation in a Jurassic katydid (Insecta, Orthoptera) produced low-pitched musical calls to attract females // *Proc Natl Acad Sci U S A.* – 2012. – V. 109, № 10. – P. 3868–73.

77. Gwynne D. V. *Katydid and bush-crickets: reproductive behavior and evolution of the Tettigoniidae.* – Ithaca, New York: Cornell University Press, 2001. – 317 c.

78. Halfwerk W., Blaas M., Kramer L., Hijner N., Trillo P. A., Bernal X. E., Page R. A., Goutte S., Ryan M. J., Ellers J. Adaptive changes in sexual signalling in response to urbanization // *Nature Ecology & Evolution.* – 2019. – V. 3, № 3. – P. 374–380.

79. Hamilton W. D., Zuk M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? // *Science.* – 1982. – V. 218. – P. 384–387.

80. Harrison R. G., Bogdanowicz S. M. Mitochondrial DNA phylogeny of North American field crickets: perspectives on the evolution of life cycles, songs, and habitat associations // *Journal of Evolutionary Biology.* – 1995. – V. 8. – P. 209–232.

81. Harz K. *Die Orthopteren Europas II. Series Entomologica.* – Springer Dordrecht, 1975. – Series Entomologica, Volume II.

82. Hawlitschek O., Ortiz E. M., Noori S., Webster K. C., Husemann M., Pereira R. J. Transcriptomic data reveals nuclear-mitochondrial discordance in Gomphocerinae grasshoppers (Insecta: Orthoptera: Acrididae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* – 2022. – V. 170. – P. 107439.

83. Hedwig B. Modulation of auditory responsiveness in stridulating grasshoppers // *Journal of Comparative Physiology A.* – 1990. – V. 167. – P. 847–856.

84. Hedwig B. On the control of stridulation in the acridid grasshopper *Omocestus viridulus* L. // *Journal of Comparative Physiology A.* – 1992. – V. 171. – P. 117–128.

85. Hedwig B. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements // *Journal of Neuroscience Methods.* – 2000. – V. 100, № 1–2. – P. 165–171.

86. Hedwig B. G. Sequential Filtering Processes Shape Feature Detection in Crickets: A Framework for Song Pattern Recognition // *Frontiers in Physiology.* – 2016. – V. 7. – P. 46.

87. Heinrich R., Elsner N. Central nervous control of hindleg coordination in stridulating grasshoppers // *Journal of Comparative Physiology.* – 1997. – V. 180, № 3. – P. 257–269.

88. Heller K.-G. Evolution of song pattern in east mediterranean Phaneropterinae: constraints by the communication system // *The Tettigoniidae. Biology, systematics and evolution* / Bailey W. J., Rentz D. P. F. – Bathurst, NSW: Crawford House Press, 1990. – P.

130–151.

89. Helversen D. von, Helversen O. von. Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) // Journal of Comparative Physiology A. – 1997. – V. 180. – P. 373–386.

90. Helversen O. von, Elsner N. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device // Journal of Comparative Physiology. – 1977. – V. 122. – P. 53–64.

91. Helversen O. von, Helversen D. von. Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshopper // Neural Basis of Behavioral Adaptation / Schildberger K., Elsner N. Fortschritte der Zoologie, 1994.

92. Hodjat S. H. A review of Iranian Dociostaurini (Orthoptera: Gomphocerinae) with keys to their species // Entomologia Generalis. – 2016. – V. 35, № 4. – P. 253–268.

93. Hoskin P. J., Higgie M., McDonald K. R., Moritz P. Reinforcement drives rapid allopatric speciation // Nature. – 2005. – V. 437, № 7063. – P. 1353–6.

94. Huang Y., Orti G., Sutherlin M., Duhachek A., Zera A. Phylogenetic relationships of north American field crickets inferred from mitochondrial DNA data // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2000. – V. 17, № 1. – P. 48–57.

95. Hunt J., Snook R. R., Mitchell C., Crudgington H. S., Moore A. J. Sexual selection and experimental evolution of chemical signals in *Drosophila pseudoobscura* // Journal of Evolutionary Biology. – 2012. – V. 25, № 11. – P. 2232–2241.

96. Hurst G. D., Jiggins F. M. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2005. – V. 272, № 1572. – P. 1525–34.

97. Johnston S. E., Gratten J., Berenos C., Pilkington J. G., Clutton-Brock V. H., Pemberton J. M., Slate J. Life history trade-offs at a single locus maintain sexually selected genetic variation // Nature. – 2013. – V. 502, № 7469. – P. 93–5.

98. Johnstone R. A., Hurst G. D. D. Maternally inherited malekilling microorganisms may confound interpretation of mitochondrial DNA variability // Biological Journal of the Linnean Society. – 1996. – V. 58. – P. 453–470.

99. Klappert K., Reinhold K. Acoustic preference functions and sexual selection on the male calling song in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* // Animal Behaviour. – 2003. – V. 65, № 1. – P. 225–233.

100. Kleukers R. *Omocestus raymondi*, calling song and courtship. – 2014. – URL: <https://youtu.be/g5vOjuNnBc0?si=53QyqzgZVsAPytN5>.

101. Kleukers R. *Omocestus bolivari*, calling song and courtship. – 2017. – URL:

<https://youtu.be/GPwvcVpWLN0?si=F7ChO9o2fAqGAtnh>.

102. Korsunovskaya O. S. Acoustic signals in katydids (Orthoptera, Tettigonidae). Communication I // Entomological Review. – 2008. – V. 88, № 9. – P. 1032–1050.

103. Korsunovskaya O. S. Acoustic signals in katydids (Orthoptera, Tettigonidae). Communication 2 // Entomological Review. – 2009. – V. 89, № 1. – P. 16–20.

104. Kortet R., Hedrick A. Detection of the spider predator, *Hololena nedra* by naive juvenile field crickets (*Gryllus integer*) using indirect cues // Behaviour. – 2004. – V. 141. – P. 1189–1196.

105. Kozak E. C., Uetz G. W. Cross-modal integration of multimodal courtship signals in a wolf spider // Animal Cognition. – 2016. – V. 19, № 6. – P. 1173–1181.

106. Kriegbaum H. Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* // Naturwissenschaften. – 1989. – V. 76. – P. 81–82.

107. Li J., Chen Q., Wen M., Wang J., Wang Y., Ren B. Phylogeny and acoustic signal evolution of a pure tone song katydid *Pseudophyllus titan* (Orthoptera: Tettigoniidae) based on the complete mitogenome // Mitochondrial DNA Part A. – 2018. – V. 30, № 3. – P. 385–396.

108. Littlejohn M. J. Variation in advertisement calls of anurans across zonal interactions: The evolution and breakdown of homogamy // Geographic variation in behaviour / Foster S. A., Endler J. A. – New York: Oxford University Press, 1999. – P. 209–233.

109. Markow V. A., O'Grady P. M. Evolutionary genetics of reproductive behavior in *Drosophila*: connecting the dots // Annual Review of Genetics. – 2005. – V. 39. – P. 263–91.

110. Mayer F., Berger D., Gottsberger B., Schulze W. Non-Ecological Radiations in Acoustically Communicating Grasshoppers? // Evolution in Action / Glaubrecht M. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. – P. 451–464.

111. Melo-Ferreira J., Boursot P., Suchentrunk F., Ferrand N., Alves P. P. Invasion from the cold past: extensive introgression of mountain hare (*Lepus timidus*) mitochondrial DNA into three other hare species in northern Iberia // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14, № 8. – P. 2459–64.

112. Meyer P. P., Paulay G. DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling // PLoS Biol. – 2005. – V. 3, № 12. – P. e422.

113. Meyer J., Elsner N. How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species specific song spectra? // Journal of Experimental Biology. – 1996. – V. 199. – P. 1631–1642.

114. Mistshenko L. L. Saranchovye roda *Mizonocara* Uv. (Orthoptera, Acrididae). // Entomologicheskoe Obozrenie. – 1989. – V. 68, № 2. – P. 278–290.

115. Mitoyen C., Quigley C., Fusani L. Evolution and function of multimodal courtship displays // *Ethology*. – 2019. – V. 125, № 8. – P. 503–515.
116. Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schiffrers K., Thuiller W. How to measure and test phylogenetic signal // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2012. – V. 3, № 4. – P. 743–756.
117. Nattier R., Robillard T., Amedegnato C., Couloux A., Cruaud C., Desutter-Grandcolas L. Evolution of acoustic communication in the Gomphocerinae (Orthoptera: Caelifera: Acrididae) // *Zoologica Scripta*. – 2011. – V. 40, № 5. – P. 479–497.
118. Nelson D. A., Marler P. The perception of birdsong and an ecological concept of signal space // *Complex signals* John Wiley & Sons, 1990. – P. 443–478.
119. Nolen V. G., Hoy R. R. Phonotaxis in flying crickets I. Attraction to the calling song and avoidance of bat-like ultrasound are discrete behaviors // *Journal of Comparative Physiology A* –1986. – V. 159. – P. 423–439.
120. Ode B. XC751902. – 1997. – URL: <https://xeno-canto.org/751902>.
121. Olvido A. E., Wagner W. E. J. Signal components, acoustic preference functions and sexual selection in a cricket // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2004. – V. 83, № 4. – P. 461–472.
122. Ostrowski V. D., Sradnick J., Stumpner A., Elsner N. The Elaborate Courtship Behavior of *Stenobothrus clavatus* Willemse, 1979 (Acrididae: Gomphocerinae) // *Journal of Orthoptera Research*. – 2009. – V. 18, № 2. – P. 171–182.
123. Otte D. A comparative study of communicative behavior in grasshoppers // *Miscellaneous Publication Museum of Zoology, University of Michigan*. – 1970. – V. 141. – P. 1–167.
124. Orthoptera Species File. / Otte D. – Philadelphia, Pennsylvania: The Orthopterists' Society and The Academy of Natural Sciences, 1995.
125. Pagel M. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. – 1994. – V. 255. – P. 37–45.
126. Pagel M. The Maximum Likelihood Approach to Reconstructing Ancestral Character States of Discrete Characters on Phylogenies // *Systematic Biology*. – 1999. – V. 48, № 3. – P. 612–622.
127. Panhuis V. M., Butlin R., Zuk M., Tregenza V. Sexual selection and speciation // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2001. – V. 16, № 7. – P. 364–371.
128. Parkin E. J., Butlin R. K. Within- and between-individual sequence variation among ITS1 copies in the meadow grasshopper *Chorthippus parallelus* indicates frequent intrachromosomal gene

conversion // *Molecular Biology and Evolution*. – 2004. – V. 21, № 8. – P. 1595–601.

129. Paxton R. J., Weisschuh N., Quezada-Euan J. J. Characterization of dinucleotide microsatellite loci for stingless bees // *Molecular Ecology*. – 1999. – V. 8, № 4. – P. 690–2.

130. Podos J. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches // *Nature*. – 2001. – V. 409. – P. 185–188.

131. Pohl N. U., Leadbeater E., Slabbekoorn H., Klump G. M., Langemann U. Great tits in urban noise benefit from high frequencies in song detection and discrimination // *Animal Behaviour*. – 2012. – V. 83, № 3. – P. 711–721.

132. Popov A. V., Shuvalov V. F. Phonotactic behavior of crickets // *Journal of Comparative Physiology*. – 1977. – V. 119. – P. 111–126.

133. Porter P. H., Collins F. H. Species-diagnostic differences in a ribosomal DNA internal transcribed spacer from the sibling species *Anopheles freeborni* and *Anopheles hermsi* (Diptera: Culicidae) // *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. – 1991. – V. 45, № 2. – P. 271–279.

134. Price J. J., Friedman N. R., Omland K. E. Song and plumage evolution in the New World orioles (*Icterus*) show similar lability and convergence in patterns // *Evolution*. – 2007. – V. 61, № 4. – P. 850–63.

135. Price J. J., Lanyon S. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas // *Evolution*. – 2002. – V. 56, № 7. – P. 1514–1529.

136. Ragge D. R., Reynolds W. J. The Songs of the Grasshoppers and Crickets of Western Europe. – London: Natural History Museum, 1998.

137. Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7 // *Systematic Biology*. – 2018. – V. 67, № 5. – P. 901–904.

138. Reichert M. S., Ronacher B. Noise affects the shape of female preference functions for acoustic signals // *Evolution*. – 2015. – V. 69, № 2. – P. 381–394.

139. Revell L. J. phytools 2.0: an updated R ecosystem for phylogenetic comparative methods (and other things) // *PeerJ*. – 2024. – V. 12. – P. e16505.

140. Rind F. P. Identification of directionally selective motion-detecting neurones in the locust lobula and their synaptic connections with an identified descending neurone // *Journal of Experimental Biology*. – 1990. – V. 149, № 1. – P. 21–43.

141. Rind F. C., Simmons P. J. Seeing what is coming: building collision-sensitive neurones // *Trends in Neurosciences*. – 1999. – V. 22, № 5. – P. 215–220.

142. Rivalan M., Munawar H., Fuchs A., Winter Y. An Automated, Experimenter-Free

Method for the Standardised, Operant Cognitive Testing of Rats // PLoS One. – 2017. – V. 12, № 1. – P. e0169476.

143. Robillard T., Desutter-Grandcolas L. Phylogeny and the modalities of acoustic diversification in extant Eneopterinae (Insecta, Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae) // Cladistics. – 2004. – V. 20. – P. 271–293.

144. Robillard T., Desutter-Grandcolas L. Evolution of calling songs as multicomponent signals in crickets (Orthoptera: Grylloidea: Eneopterinae) // Behaviour. – 2011. – V. 148, № 5–6. – P. 627–672.

145. Rodriguez-Munoz R., Bretman A., Slate J., Walling P. A. Natural and Sexual Selection in a Wild Insect Population // Science. – 2010. – V. 328, № 5983. – P. 1269–1272.

146. Ronacher B. Innate releasing mechanisms and fixed action patterns: basic ethological concepts as drivers for neuroethological studies on acoustic communication in Orthoptera // J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol. – 2019. – V. 205, № 1. – P. 33–50.

147. Rowe P. Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals // Animal Behaviour. – 1999. – V. 58. – P. 921–931.

148. Ryan M. J., Rand A. S. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the tungara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation) // Evolution. – 1990. – V. 44, № 2. – P. 305–314.

149. Savitsky V. Y. Trophic relationships and their importance for biotopic distribution of grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea) in semi-deserts and deserts of the lower Volga river area // Entomological Review. – 2010. – V. 90, № 7. – P. 830–856.

150. Schluter D., Price T., Mooers A. O., Ludwig D. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation // Evolution. – 1997. – V. 51, № 6. – P. 1699–1711.

151. Schmidt R., Dufresnes C., Kristin A., Kunzel S., Vences M., Hawlitschek O. Phylogenetic insights into Central European *Chorthippus* and *Pseudochorthippus* (Orthoptera: Acrididae) species using ddRADseq data // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2024. – V. 193. – P. 108012.

152. Schoch P. L., Seifert K. A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J. L., Levesque P. A., Chen W., Fungal Barcoding C., Fungal Barcoding Consortium Author L. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi // Proc Natl Acad Sci U S A. – 2012. – V. 109, № 16. – P. 6241–6.

153. Schoneich S., Kostarakos K., Berthold H. An auditory feature detection circuit for sound pattern recognition // Science Advances. – 2015. – V. 1, № 8.

154. Schutze H., Elsner N. Stridulatory pattern generation in acridid grasshoppers: metathoracic interneurons in *Stenobothrus rubicundus* (Germar 1817) // Journal of Comparative

Physiology A. – 2001. – V. 187, № 7. – P. 529–40.

155. Schwarz G. Estimating the Dimension of a Model // The Annals of Statistics. – 1978. – V. 6, № 2. – P. 461 - 464.

156. Searcy W. A., Andersson M. Sexual selection and the evolution of song // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1986. – V. 17. – P. 507–533.

157. Seddon N. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds // Evolution. – 2005. – V. 59, № 1. – P. 200–215.

158. Sevastianov N., Neretina T., Vedenina V. Evolution of calling songs in the grasshopper subfamily Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae) // Zoologica Scripta. – 2023. – V. 52, № 2. – P. 154–175.

159. Shaw K. L., Herlihy D. P. Acoustic preference functions and song variability in the Hawaiian cricket *Laupala cerasina* // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2000. – V. 267. – P. 577–584.

160. Simmons L. W., Thomas M. L., Simmons F. W., Zuk M. Female preferences for acoustic and olfactory signals during courtship: male crickets send multiple messages // Behavioral Ecology. – 2013. – V. 24, № 5. – P. 1099–1107.

161. Simon C., Frati F., Beckenbach A., Crespi B., Liu H., Floors P. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers // Annals of the Entomological Society of America. – 1994. – V. 87. – P. 651–701.

162. Song H., Amedegnato C., Cigliano M. M. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling // Cladistics. – 2015. – V. 0. – P. 1–31.

163. Song H., Bethoux O., Shin S., Donath A., Letsch H., Liu S., McKenna D. D., Meng G., Misof B., Podsiadlowski L., Zhou X., Wipfler B., Simon S. Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera // Nature Communications. – 2020. – V. 11, № 1. – P. 4939.

164. Song H., Bucheli S. R. Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematics // Cladistics. – 2010. – V. 26. – P. 23–35.

165. Song H., Foquet B., Marino-Perez R., Woller D. A. Phylogeny of locusts and grasshoppers reveals complex evolution of density-dependent phenotypic plasticity // Scientific Reports. – 2017. – V. 7, № 1. – P. 6606.

166. Song H., Mariño-Pérez R., Woller D. A., Cigliano M. M. Evolution, Diversification, and Biogeography of Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // Insect Systematics and Diversity. – 2018. – V. 2, № 3. – P. 1–25.

167. Spieth H. V. Courtship behavior in *Drosophila* // Annual Review of Entomology. – 1974. – V. 19. – P. 385–405.
168. Sradnick J., Klopfel A., Elsner N., Vedenina V. Variation in complex mating signals in an "island" hybrid zone between *Stenobothrus* grasshopper species // Ecology and Evolution. – 2016. – V. 6, № 14. – P. 5057–75.
169. Strauss J., Alt J. A., Ekschmitt K., Schul J., Lakes-Harlan R. Evolutionary diversification of the auditory organ sensilla in *Neoconocephalus* katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) correlates with acoustic signal diversification over phylogenetic relatedness and life history // Journal of Evolutionary Biology. – 2017. – V. 30, № 6. – P. 1094–1109.
170. Stumpner A., Helversen O. von. Recognition of a two-element song in the grasshopper *Chorthippus dorsatus* (Orthoptera: Gomphocerinae) // Journal of Comparative Physiology A. – 1992. – V. 171, № 3. – P. 405–412.
171. Stumpner A., Helversen O. von. Song Production and Song Recognition in a Group of Sibling Grasshopper Species (*Chorthippus dorsatus*, *Ch. dichrous*, *Ch. loratus*: Orthoptera, Acrididae) // Bioacoustics. – 1994. – V. 6, № 1. – P. 1–23.
172. Stumpner A., Ronacher B. Auditory interneurons in the metathoracic ganglion of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* I. Morphological and physiological characterization // Journal of Experimental Biology. – 1991. – V. 158. – P. 391–410.
173. Stumpner A., Ronacher B., von Heiversen O. Auditory interneurons in the metathoracic ganglion of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* II. Processing of temporal patterns of the song of the male // Journal of Experimental Biology. – 1991. – V. 158. – P. 411–430.
174. Suchard M. A., Lemey P., Baele G., Ayres D. L., Drummond A. J., Rambaut A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 // Virus Evolution. – 2018. – V. 4, № 1. – P. vey016.
175. Tan M. K., Malem J., Legendre F., Dong J., Baroga-Barbecho J. B., Yap S. A., Wahab R. b. H. A., Japir R., Chung A. Y. C., Robillard V. Phylogeny, systematics and evolution of calling songs of the Lebinthini crickets (Orthoptera, Grylloidea, Eneopterinae), with description of two new genera. // Systematic Entomology. – 2021. – V. 46. – P. 1060–1087.
176. Tarasova T., Sevastianov N., Vedenina V. Do sibling grasshopper species of the *Stenobothrus eurasius* group use different song recognition mechanisms? // Invertebrate Sound and Vibration 2023 – Lincoln (UK): University of Lincoln, 2023. – P. 56.
177. Tarasova V. A., Sevastianov N. S., Vedenina V. Y. Songs and morphology in grasshoppers of the *Stenobothrus eurasius* group (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries: clarifying of taxonomic status // Zootaxa. – 2021. – V. 4965, № 2. – P. 244–

260.

178. Tishechkin D. Y., Bukhvalova M. A. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches // Russian Entomological Journal. – 2009. – V. 18, № 3. – P. 165–188.

179. Ullrich R., Norton P., Scharff P. Waltzing Taeniopygia: integration of courtship song and dance in the domesticated Australian zebra finch // Animal Behaviour. – 2016. – V. 112. – P. 285–300.

180. Uvarov B. P. Grasshoppers and locusts. A Handbook of General Acridology. – Cambridge: University Press, Anti-Locust Research Centre, 1966.

181. Vedenina V. Variation in complex courtship traits across a hybrid zone between grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus* group // Biological Journal of the Linnean Society. – 2011. – V. 102. – P. 275–291.

182. Vedenina V., Mugue N. Speciation in gomphocerine grasshoppers: molecular phylogeny versus bioacoustics and courtship behavior // Journal of Orthoptera Research. – 2011. – V. 20, № 1. – P. 109–125.

183. Vedenina V., Sevastianov N., Kovalyova E. New data on bioacoustics and courtship behaviour in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries // Zookeys. – 2024. – V. 1200. – P. 1–26.

184. Vedenina V. Y., Helversen O. von. 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. – 2009. – V. 152. – P. 65–97.

185. Vedenina V. Y., Panyutin A. K., Helversen O. von. The unusual inheritance pattern of the courtship songs in closely related grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus*-group (Orthoptera: Gomphocerinae) // Journal of Evolutionary Biology. – 2007. – V. 20, № 1. – P. 260–277.

186. Vedenina V. Y., Sevastianov N. S., Tarasova V. A. Contributions to the study of the grasshopper (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) courtship songs from Kazakhstan and adjacent territories // Zootaxa. – 2020. – V. 4895, № 4. – P. 505–527.

187. Vedenina V. Y., Shestakov L. S. Loser in Fight but Winner in Love: How Does Inter-Male Competition Determine the Pattern and Outcome of Courtship in Cricket *Gryllus bimaculatus*? // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2018. – V. 6.

188. Vedenina V. Y., Sradnick J., Klopfel A., Elsner N. A narrow hybrid zone between the grasshoppers *Stenobothrus clavatus* and *Stenobothrus rubicundus*: courtship song analysis // Biological Journal of the Linnean Society. – 2012. – V. 107. – P. 383–397.

189. Vedenina V. Y., Helversen O. von. Complex courtship in a bimodal grasshopper hybrid zone // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2003. – V. 54, № 1. – P. 44–54.
190. Walton C., Handley J. M., Kuvangkadilok C., Collins F. H., Harbach R. E., Baimai V., Butlin R. K. Identification of five species of the *Anopheles dirus* complex from Thailand, using allele-specific polymerase chain reaction // Medical and Veterinary Entomology. – 1999. – V. 13. – P. 24–32.
191. Weir J. T., Wheatcroft D. A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2011. – V. 278, № 1712. – P. 1713–20.
192. White J. A., Kelly S. E., Perlman S. J., Hunter M. S. Cytoplasmic incompatibility in the parasitic wasp *Encarsia inaron*: disentangling the roles of *Cardinium* and *Wolbachia* symbionts // Heredity (Edinb). – 2009. – V. 102, № 5. – P. 483–9.
193. Wignall A. E., Herberstein M. E. The influence of vibratory courtship on female mating behaviour in orb-web spiders (*Argiope keyserlingi*, Karsch 1878) // PLoS One. – 2013. – V. 8, № 1. – P. e53057.
194. Wiley R. H. Signal detection, noise, and the evolution of communication // Animal Communication and Noise / Brumm H. – Heidelberg: Springer, 2013. – P. 7–30.
195. Williams H. Choreography of song, dance and beak movements in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) // The Journal of Experimental Biology. – 2001. – V. 204. – P. 3497–3506.
196. Wulff N. C., van de Kamp T., Dos Santos Rolo T., Baumbach T., Lehmann G. U. Copulatory courtship by internal genitalia in bushcrickets // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – P. 42345.
197. Zahavi A. The theory of signal selection and some of its implications // Proc. of International Symposium of Biological Evolution. – 1987. – P. 305–325.
198. Zhang X., Hao J., Xia Y., Chang Y., Zhang D., Yin H. Molecular Phylogenetic Analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) based on Hexamerin Sequences // Zootaxa. – 2017. – V. 4232, № 5. – P. 523–534.
199. Zuk M., Rotenberry J. T., Tinghitella R. M. Silent night: adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets // Biological Letters. – 2006. – V. 2, № 4. – P. 521–4.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1.

Локации сбора образцов, записи которых были использованы при анализе призывных сигналов.

Вид	Точка сбора	N самцов	N записей
<i>Arcyptera albogeniculata</i> Ikonnikov, 1911	Russia, Irkutsk reg., Baikal	1	1
<i>Arcyptera fusca</i> (Pallas, 1773)	Bulgaria, lake Batak	1	1
	Kazakhstan, Almaty reg., Taldykorgan	1	2
<i>Arcyptera labiata</i> (Brullé, 1832)	Greece, Loutra Kaitsas	1	1
<i>Arcyptera microptera</i> (Fischer von Waldheim, 1833)	Ukraine, Lugansk reg., Proval'skaya steppe	1	1
	Russia, Saratov reg., Ozinki	1	2
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer, 1773)	Germany, Erlangen	1	1
	Ukraine, Poltava reg., Shishaki dist., Boronivka	1	1
<i>Chorthippus angulatus</i> (Tarbinsky, 1927)	Kazakhstan, Almaty reg., Taldykorgan	1	1
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus, 1758)	Russia, Moscow, Bitsevsky Park	5	5
	Kazakhstan, Almaty reg., Kegen	2	2
<i>Chorthippus biguttulus</i> (Linnaeus, 1758)	Russia, Kaliningrad reg., Svetlogorsk	2	2
	Russia, Kostroma reg., Anosovo	1	1
	Russia, Moscow reg., Luzhki	1	1
	France, Finistère, Baie des Trépassés (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Chorthippus binotatus</i> (Charpentier, 1825)	Spain, Lerida, Ortedo (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
	Spain, Sierra de Guadarrama, Puerto de la Morcuera (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
	Bulgaria, lake Iskyr	1	2
<i>Chorthippus brunneus</i> (Thunberg, 1815)	Russia, Kaliningrad reg., Svetlogorsk	1	2
	Spain, Santander, Picos de Europa (Ragge, Reynolds, 1998)	1	2
<i>Chorthippus dichrous</i> (Eversmann, 1859)	Bulgaria, Konstantinovo	1	2
<i>Chorthippus dorsatus</i> (Zetterstedt, 1821)	Russia, Moscow reg., Khimki	1	1
	Russia, Altai Krai, Biysk	1	1
<i>Chorthippus dubius</i> (Zubovskiy, 1898)	Russia, Rep. Altai, Ongudai	2	3
<i>Chorthippus fallax</i> (Zubovskiy, 1900)	Russia, Rep. Altai, Ongudai	1	3
<i>Chorthippus ferdinandi</i> Vedenina & von Helversen, 2009	Greece, Peloponnesus, Karkalou	1	1
<i>Chorthippus hammarstroemi</i> (Miram, 1907)	Россия, Primorsky Krai, Andreevka vill. (Тишечкин, Бухвалова, 2009)	1	1
	Spain, Huesca, Lanave (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
	Spain, Huesca, Valle de Ordesa (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Chorthippus jucundus</i> (Fischer, 1853)	France, Vaucluse, Carpentras (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Chorthippus karelini</i> (Uvarov, 1910)	Ukraine, Kherson reg., Askania-Nova	1	1
	Kazakhstan, Aktobe reg., Aktobe reservoir	1	1
<i>Chorthippus lacustris</i> La Greca & Messina, 1975	Greece, Epirus, lake Ioaninna	1	1

<i>Chorthippus loratus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	1	1
	Ukraine, Kherson reg., Chernomorskiy reserve	1	1
<i>Chorthippus macrocerus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Russia, Samara reg., Gerasimovka	2	2
	Ukraine, Nikolaev reg., Ostapovka	1	2
<i>Chorthippus maritimus</i> Mistshenko, 1951	Abkhazia, Sukhumi	1	1
	Kazakhstan, Zhetysay reg., Kapal	1	2
<i>Chorthippus miramae</i> (Voroncovskij, 1928)	Russia, Orenburg reg., Studentsy	1	1
	Kazakhstan, Akmola reg., Baysary	1	1
<i>Chorthippus mollis</i> (Charpentier, 1825)	Russia, Moscow reg., Luzhki	2	3
	Russia, Saratov reg., Dyakovka	1	2
<i>Chorthippus oschei</i> von Helversen, 1986	Greece, Florina	1	1
<i>Chorthippus pullus</i> (Philippi, 1830)	Ukraine, Cherkasy reg., Kanev	1	1
<i>Chorthippus vagans</i> (Eversmann, 1848)	Italy, Calabria, Monte Altare	1	1
<i>Chorthippus yersini</i> Harz, 1975	Spain, Valencia, Casa Mojon (Ragge, Reynolds, 1998)	1	2
<i>Chrysochraon dispar</i> (Germar, 1834)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	1	1
	Russia, Tver reg., Krutitsy	1	4
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann, 1848)	Ukraine, Cherkasy reg., Kanev	1	3
<i>Dociostaurus hispanicus</i> Bolívar, 1898	Spain, Madrid, Guadarrama (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Dociostaurus jagoi</i> Soltani, 1978	Portugal, Algarve, Sao Romano (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
	Spain, Madrid, Guadarrama (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Dociostaurus kraussi</i> (Ingenitskii, 1897)	Russia, Volgograd reg., Elton lake	1	1
<i>Dociostaurus maroccanus</i> (Thunberg, 1815)	Ukraine, Crimea, Zolotoe	1	1
<i>Dociostaurus tartarus</i> Stshelkanovtzev, 1921	Kazakhstan, Almaty reg., Taldykorgan	1	1
<i>Eremippus mirami</i> Tarbinsky, 1927	Russia, Astrakhan reg., Baskunchak lake (Савицкий, 2007)	1	1
<i>Eremippus persicus</i> Uvarov, 1929	Turkmenistan, Dushak (Савицкий, 2007)	2	3
<i>Eremippus simplex</i> (Eversmann, 1859)	Russia, Volgograd reg., Janibek (Савицкий, 2007)	2	2
<i>Eremippus sobolevi</i> Sergeev & Bugrov, 1990	Russia, Dagestan, Gunib, gorge of the Avar Kaisu river (Савицкий, 2007)	2	3
<i>Euchorthippus declivus</i> (Brisout de Barneville, 1848)	Ukraine, Chervonskaya reg., Mamalyga	1	1
<i>Euchorthippus pulvinatus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Ukraine, Poltava reg., Boronivka	1	1
	Ukraine, Kharkiv reg., Izyum	1	1
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay, 1826)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	2	2
<i>Gomphocerippus rufus</i> (Linnaeus, 1758)	Ukraine, Poltava reg., Boronivka	1	1
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (Linnaeus, 1767)	Italy, Gran Sasso	1	1
	Kazakhstan, Akmola reg., Balkashino	1	1
<i>Italohippus albicornis</i> (La Greca, 1948)	Italy, Matese (Baudewijn Ode, https://xeno-canto.org/751902)	1	1
<i>Megaulacobothrus aethalinus</i> (Zubovskii, 1899)	Russia, Rep. Altai, Elekmonar	2	3
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i> (Tarbinsky, 1925)	Kazakhstan, Almaty reg., Basshi	1	1
<i>Mongolotettix japonicus</i> (Bolívar, 1898)	Russia, Chita reg., Zun-Torey lake	1	1
<i>Myrmeleotettix antennatus</i> (Fieber, 1853)	Russia, Saratov reg., Dyakovka	1	1

<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (Thunberg, 1815)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	1	1
	Ukraine, Nikolaev reg., Ostapovka	1	1
<i>Myrmeleotettix pallidus</i> (Brunner von Wattenwyl, 1882)	Kazakhstan, Pavlodar reg., Shiderty	1	1
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zubovskii, 1900)	Russia, Rep. Altai, Kupchegen	1	2
<i>Notostaurus albicornis</i> (Eversmann, 1848)	Ukraine, Crimea, Karadag	1	2
<i>Notostaurus anaticus</i> (Krauss, 1897)	Russia, Dagestan, Sarykum (Савицкий, 2000)	2	2
<i>Omocestus bolivari</i> Chopard, 1939	Spain, Granada, Campos de Otero (Ragge, Reynolds, 1998)	1	2
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier, 1825)	Россия, Костромская обл., Аносово	2	3
	Россия, Оренбургская обл., Новосергиевка	1	1
<i>Omocestus minutus</i> (Brullé, 1832)	Russia, Saratov reg., Dyakovka	1	1
<i>Omocestus panteli</i> (Bolívar, 1887)	Spain, Granada, Puerto de la Ragua (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Omocestus petraeus</i> (Brisout de Barneville, 1856)	Russia, Orenburg	1	1
<i>Omocestus raymondi</i> (Yersin, 1863)	Spain, Granada, Capileira (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Omocestus rufipes</i> (Zetterstedt, 1821)	Ukraine, Transcarpathia, Rakhiv	1	1
<i>Omocestus viridulus</i> (Linnaeus, 1758)	Russia, Tver reg., Krutitsy	1	1
	Russia, Altai Republic, Semensky pass	1	1
<i>Podismopsis altaica</i> (Zubovskii, 1900)	Russia, Rep. Tyva, Mongun-taiga (Benediktov, 2017)	1	1
<i>Podismopsis poppiusi</i> (Miram, 1907)	Russia, Irkutsk reg., Bolshie Koty	1	1
<i>Pseudochorthippus montanus</i> (Charpentier, 1825)	Russia, Altai Republic, Semensky pass	1	1
<i>Pseudochorthippus parallelus</i> (Zetterstedt, 1821)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	1	2
<i>Ramburiella bolivari</i> (Kuthy, 1907)	Russia, Astrakhan reg., Basinskaya (Савицкий, 2002)	1	1
<i>Ramburiella hispanica</i> (Rambur, 1838)	France, Vaucluse, Cavalon (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Ramburiella turcomana</i> (Fischer von Waldheim, 1833)	Ukraine, Crimea, Karadag	1	1
<i>Rammehippus dinaricus</i> (Götz, 1970)	Croatia, Dinara, Troglav	1	2
<i>Stenobothrus scalaris</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Kazakhstan, Pavlodar reg., r. Irtysh	1	1
<i>Stenobothrus clavatus</i> Willemse, 1979	Greece, Mt. Tomaros	1	1
<i>Stenobothrus coticus</i> Kruseman & Jeekel, 1967	France, Hautes-Alpes, Briancon (Ragge, Reynolds, 1998)	1	1
<i>Stenobothrus eurasius</i> Zubovskii, 1898	Russia, Orenburg reg., Novosergievka	2	2
<i>Stenobothrus fischeri</i> (Eversmann, 1848)	Russia, Saratov reg., Malaya Polivanovka	1	1
	Kazakhstan, Kostanay reg., Rudny	1	1
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i> Voroncovskij, 1928	Kazakhstan, Ozinki-Uralsk highway	1	2
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer, 1796)	Russia, Orenburg reg., Krasnogvardeets	1	1
	Greece, Ipiros, Lake Aoou	1	1
<i>Stenobothrus miramae</i> Dirsh, 1931	Russia, Orenburg reg., Guberlya	1	2
<i>Stenobothrus newskii</i> Zubovskii, 1900	Rep. Altai, Ulagansky district, o. Cheybekkel	1	1
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer, 1840)	Russia, Orenburg reg., Novosergievka	1	1
	Russia, Saratov reg., Lysaya mt.	1	1

<i>Stenobothrus rubicundulus</i> Kruseman & Jeekel, 1967	Italy, Veneto, Pordoi Pass (Ragge, Reynolds, 1998)	1	2
<i>Stenobothrus stigmaticus</i> (Rambur, 1838)	Ukraine, Cherkasy reg., Kanev	1	1
<i>Stenobothrus zubowskyi</i> Bolívar, 1899	Turkey, Nidge, Bolkadaglari (Berger, 2008)	1	1
Общее количество			
85 видов		129 самцов	160 записей

Приложение 2.

Локации сбора образцов, записи которых были использованы при анализе сигналов ухаживания.

Вид	Точка сбора	Дата сбора
<i>Arcyptera albogeniculata</i> Ikonnikov, 1911	Russia, Irkutsk reg., Baikal	26.08.1988
<i>Arcyptera fusca</i> (Pallas, 1773)	Kazakhstan, Akmola reg., Dombayaly	08.07.2019
<i>Arcyptera labiata</i> (Brullé, 1832)	Greece, Central Greece, Loutra Kaitsas	04.06.1998
<i>Arcyptera microptera</i> (Fischer von Waldheim, 1833)	Ukraine, Lugansk reg., Proval'skaya steppe	20.07.1995
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer, 1773)	Germany, Erlangen, Effeltrich	29.08.2001
<i>Chorthippus angulatus</i> (Tarbinsky, 1927)	Kazakhstan, Jetisu reg., Kerbulak dist., Basshi	22.06.2023
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus, 1758)	Russia, Moscow reg., Dmitrov dist., surr. of Ol'govo	20.08.2004
<i>Chorthippus biguttulus</i> (Linnaeus, 1758)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	07.08.2009
<i>Chorthippus binotatus</i> (Charpentier, 1825)	Spain, Avilla, Sierra de Gredos, Puerto del Pico (from Ragge, Reynolds, 1998)	04.08.1993
<i>Chorthippus brunneus</i> (Thunberg, 1815)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	07.08.2009
<i>Chorthippus caurroii</i> (Bolívar, 1898)	Spain, Santander, Picos de Europa, Fuente De (from Ragge, Reynolds, 1998)	26.08.1984
<i>Chorthippus dichrous</i> (Eversmann, 1859)	Bulgaria, Konstantinovo	26.06.2002
<i>Chorthippus dorsatus</i> (Zetterstedt, 1821)	Russia, Karachay-Cherkessia Rep., ab. 8.5 km SWW of Kislovodsk	28.08.2023
<i>Chorthippus dubius</i> (Zubovski, 1898)	Russia, Altai rep., Ongudai	08.08.2017
<i>Chorthippus fallax</i> (Zubovski, 1900)	Russia, Altai rep., Mayma dist., surr. of Manzherok	12.08.2021
<i>Chorthippus ferdinandi</i> Vedenina & von Helversen, 2009	Greece, Peloponnesus, Kalavrita	08.2001
<i>Chorthippus hammarstroemi</i> (Miram, 1907)	Russia, Altai rep., Ongudai dist., Inya	05.08.2023
<i>Chorthippus jacobsi</i> (Harz, 1975)	Spain, Huesca, Valle de Ordesa (Ragge, Reynolds, 1998)	06.07.1984
<i>Chorthippus jucundus</i> (Fischer, 1853)	France, Vaucluse, Carpentras, Bedoin (Ragge, Reynolds, 1998)	16.08.1977
<i>Chorthippus karelini</i> (Uvarov, 1910)	Ukraine, Kherson reg., Askania-Nova, B.Chapelsky Pod	18.07.2013
<i>Chorthippus lacustris</i> La Greca & Messina, 1975	Greece, Ipiros, near Kefalovriso	28.07.2004
<i>Chorthippus loratus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	29.08.2018
<i>Chorthippus macrocerus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Georgia, Kvemo Kartli, ab. 2.2 km of Algeti	27.08.2023
<i>Chorthippus maritimus</i> Mistshenko, 1951	Turkey, Zonguldak dist., Goktepe	16.09.2022
<i>Chorthippus miramae</i> (Voroncovskij, 1928)	Kazakhstan, Akmola reg., Baysary	16.07.2019
<i>Chorthippus mollis</i> (Charpentier, 1825)	Russia, Moscow reg., Serpukhov dist., Luzhki	10.08.2004
<i>Chorthippus oschei</i> von Helversen, 1986	Hungary, Csikopuszta	16.07.2002
<i>Chorthippus pullus</i> (Philippi, 1830)	Ukraine, Cherkasy reg., Kanev	22.06.2010
<i>Chorthippus vagans</i> (Eversmann, 1848)	Italy, Monte Alare	18.08.2002
<i>Chorthippus yersini</i> Harz, 1975	Spain, 40 km N of Leon, Villamanin (Ragge, Reynolds, 1998)	28.08.1984
<i>Chrysochraon dispar</i> (Germar, 1834)	Russia, Tver reg., Krutitz	30.07.2009

<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann, 1848)	Ukraine, Cherkasy reg., Kanev	22.06.2010
<i>Dociostaurus hispanicus</i> Bolívar, 1898	Spain, Madrid, Guadarrama (Ragge, Reynolds, 1998)	12.08.1983
<i>Dociostaurus jagoi</i> Soltani, 1978	Spain, Madrid, Guadarrama (Ragge, Reynolds, 1998)	05.08.1993
<i>Dociostaurus kraussi</i> (Ingenitskii, 1897)	Russia, Volgograd reg., Elton lake	17.07.2017
<i>Dociostaurus maroccanus</i> (Thunberg, 1815)	Greece, Central Greece, Loutra Kaitsas	04.06.1998
<i>Dociostaurus tartarus</i> Stshelkanovtzev, 1921	Kazakhstan, Almaty reg., Taldykorgan	02.07.2016
<i>Eremippus mirami</i> Tarbinsky, 1927	Russia, Astrakhan reg., Baskunchak lake (Савицкий, 2007)	17.07.1995
<i>Eremippus persicus</i> Uvarov, 1929	Turkmenistan, Dushak (Савицкий, 2007)	05.05.1995
<i>Eremippus simplex</i> (Eversmann, 1859)	Russia, Volgograd reg., Janibek (Савицкий, 2007)	15.07.1998
<i>Eremippus sobolevi</i> Sergeev & Bugrov, 1990	Russia, Dagestan, Gunib, gorge of the Avar Kaisu river (Савицкий, 2007)	09.08.1997
<i>Euchorthippus declivus</i> (Brisout de Barneville, 1848)	Ukraine, Chervontzy reg., Mamalyga	03.08.1997
<i>Euchorthippus pulvinatus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Ukraine, Kherson reg., Chernomorskiy reserve	30.07.1995
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay, 1826)	Russia, Kostroma reg., Anosovo	04.07.2009
<i>Gomphocerippus rufus</i> (Linnaeus, 1758)	Russia, Samara reg., Volzhsky	12.07.2012
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (Linnaeus, 1767)	Kazakhstan, Akmolinsk reg., near Balkashino	26.06.2018
<i>Italohippus albicornis</i> (La Greca, 1948)	Italy, Abruzzo, Forca d'Acero	19.08.2002
<i>Megaulacobothrus aethalinus</i> (Zubovskii, 1899)	Russia, Altai Rep., Ongudai dist. Shirlak waterfall	14.08.2021
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i> (Tarbinsky, 1925)	Kazakhstan, Jetisu reg., Kerbulak dist., Basshi	05.07.2016
<i>Mongolotettix japonicus</i> (Bolívar, 1898)	Russia, Irkutsk reg., Baikal, B.Koty	25.08.1988
<i>Myrmeleotettix antennatus</i> (Fieber, 1853)	Russia, Saratov reg., Dyakovka	15.07.2010
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (Thunberg, 1815)	Ukraine, Nikolaev reg., Ostapovka	05.07.2005
<i>Myrmeleotettix pallidus</i> (Brunner von Wattenwyl, 1882)	Kazakhstan, Pavlodar reg., Irtyshsk	05.07.2019
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zubovskii, 1900)	Russia, Altai rep., Kupchegen	05.08.2023
<i>Notostaurus albicornis</i> (Eversmann, 1848)	Ukraine, Crimea, Karadag	28.06.2005
<i>Notostaurus anaticus</i> (Krauss, 1897)	Russia, Dagestan, Sarykum (Савицкий, 2000)	10.07.1997
<i>Omocestus bolivari</i> Chopard, 1939	Spain, Sierra de Baza (Kleukers, 2017)	11.07.2018
	Spain, Granada, Sierra Nevada, Puerto de la Ragua (Ragge, Reynolds, 1998)	01.08.1993
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier, 1825)	Russia, Orenburg reg., Novosergievka	12.07.2012
<i>Omocestus minutus</i> (Brullé, 1832)	Russia, Saratov reg., Dyakovka	15.07.2010
<i>Omocestus panteli</i> (Bolívar, 1887)	Spain, Valencia, Requena (Ragge, Reynolds, 1998)	30.07.1979
<i>Omocestus petraeus</i> (Brisout de Barneville, 1856)	Russia, Orenburg surr., near Ural river	13.07.2012
<i>Omocestus raymondi</i> (Yersin, 1863)	Spain, Puerto de las Palomas (Kleukers, 2014)	15.05.2014
	Spain, Madrid, Puerto de Galapagar (Ragge, Reynolds, 1998)	17.06.1984
<i>Omocestus rufipes</i> (Zetterstedt, 1821)	Turkey, Zonguldak dist., surr. of Goktepe vill.	09.09.2022
<i>Omocestus viridulus</i> (Linnaeus, 1758)	Germany, surr. of Kassel	28.08.2008
<i>Podismopsis altaica</i> (Zubovskii, 1900)	Russia, Altai Rep., Ulagan dist., 35 km SW of Ulagan	08.08.2023

<i>Podismopsis poppiusi</i> (Miram, 1907)	Russia, Altai Rep., Ongudai dist., Semensky pass	13.08.2021
<i>Pseudochorthippus montanus</i> (Charpentier, 1825)	Russia, Altai Rep., Ongudai dist., Semensky pass	13.08.2021
<i>Pseudochorthippus parallelus</i> (Zetterstedt, 1821)	Georgia, Kvemo Kartli, ab. 2.2 km of Algeti	27.08.2023
<i>Ramburiella bolivari</i> (Kuthy, 1907)	Russia, Astrakhan reg., Basinskaya railway station (Савицкий, 2002)	04.07.1998
<i>Ramburiella hispanica</i> (Rambur, 1838)	France, Vaucluse, Cavalon (Ragge, Reynolds, 1998)	14.08.1977
<i>Ramburiella turcomana</i> (Fischer von Waldheim, 1833)	Ukraine, Crimea, Karadag	28.06.2005
<i>Rammeihippus dinaricus</i> (Götz, 1970)	Croatia, Dinara, Troglav	28.08.2014
<i>Stauroderus scalaris</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	Kazakhstan, Pavlodar reg., Irtyshsk	05.07.2019
<i>Stenobothrus clavatus</i> Willemse, 1979	Greece, Mt. Tomaros	2006
<i>Stenobothrus cotticus</i> Kruseman & Jeekel, 1967	France, Hautes-Alpes, Col d'Izoard (Berger, 2008)	31.07.2005
<i>Stenobothrus eurasius</i> Zubovski, 1898	Ukraine, Kherson reg., surr. of Tsurjupinsk	26.06.2005
<i>Stenobothrus fischeri</i> (Eversmann, 1848)	Russia, Saratov reg., Malaya Polivanovka	27.06.2008
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i> Voroncovskij, 1928	Russia, Samara reg., Kashpir	28.06.2021
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer, 1796)	Russia, Saratov reg., Malaya polivanovka	27.06.2008
<i>Stenobothrus miramae</i> Dirsh, 1931	Russia, Orenburg reg., Guberlja railway station	05.07.2018
<i>Stenobothrus newskii</i> Zubovski, 1900	Russia, Altai rep., Ulagansky dist., Cheybekkel lake	06.08.2023
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer, 1840)	Ukraine, Vinnitsa reg., Mogilev-Podolsky, Yaryshev	24.06.2010
<i>Stenobothrus rubicundulus</i> Kruseman & Jeekel, 1967	Greece, Mitsikeli	2006
<i>Stenobothrus stigmaticus</i> (Rambur, 1838)	Germany, surr. of Kassel	28.08.2008
<i>Stenobothrus zubowskyi</i> Bolívar, 1899	Turkey, Nidge, Aladaglar (Berger, 2008)	23.07.2004

Приложение 3.

Образцы, для которых отсекувенированные последовательности различных маркеров использовались для филогенетических реконструкций.

Вид	Код образца	Тип образца	Сборы	Определение	Точка сбора	Дата сбора	Коллекция
<i>Arcyptera fusca</i>	AF	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Kazakhstan, Akmola reg., Stepnyak	09.07.2019	N. Sevastianov
<i>Arcyptera labiata</i>	Ala	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Greece, Fithiotis	1998	ZMMU
<i>Arcyptera microptera</i>	Par (par1)	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Elton lake	18.08.2017	N. Sevastianov
<i>Arcyptera microptera</i>	PAR2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Elton lake	18.08.2017	N. Sevastianov
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	SOH_302	ethanol	O. Hawlitschek, J. Brozio	O. Hawlitschek	Germany, Bavaria, Isardeiche bei Natternberg	01.08.2017	O. Hawlitschek
<i>Chorthippus angulatus</i>	Can	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Kazakhstan, Almaty reg.	2016	ZMMU
<i>Chorthippus apricarius</i>	CHA	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Krai, ab. 14 km N of Maima, near of Isha river	05.08.2017	N. Sevastianov
<i>Chorthippus biguttulus</i>	CHB	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Krai, ab. 14 km N of Maima, near of Isha river	05.08.2017	N. Sevastianov
<i>Chorthippus binotatus</i>	SOH_1290	ethanol	J. Ortego	Ch. Roesti	France, Pyrenees-Atlantiques 64, La Rhune	04.08.2009	O. Hawlitschek
<i>Chorthippus brunneus</i>	SOH_322	ethanol	O. Hawlitschek	O. Hawlitschek	Germany, Bavaria, Alpiner Steig bei Nittendorf (Regensburg)	04.08.2017	O. Hawlitschek
<i>Chorthippus dubius</i>	DU	dry	N. Sevastianov	V. Vedenina	Russia, Altai Rep., Ongudai	07.08.2017	V. Vedenina
<i>Chorthippus fallax</i>	CF	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Krai, ab. 14 km N of Maima, near of Isha river	05.08.2017	N. Sevastianov
<i>Chorthippus ferdinandi</i>	Cfe	dry	O. von von Helversen	O. von von Helversen	Greece, Peloponnesse, Mt. Mainalon	27.08.1986	ZMMU
<i>Chorthippus jacobsi</i>	SOH_1270	ethanol	C. Roesti	Ch. Roesti	Spain, Mallorca, Alcudia, Ermita de la Victoria Berggipfel sa Talaia	19.06.2008	O. Hawlitschek
<i>Chorthippus jucundus</i>	SOH_1261	ethanol	C. Roesti	Ch. Roesti	France, PO, Saillagouse	02.10.2008	O. Hawlitschek
<i>Chorthippus jucundus</i>	SOH_1262	ethanol	C. Roesti	Ch. Roesti	France, PO, Saillagouse	02.10.2008	O. Hawlitschek
<i>Chorthippus lacustris</i>	Cla1	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Greece, Ipiros, Thesprotia, Kefalovriso; F1 collected: 17.06.2005	28.07.2004	ZMMU
<i>Chorthippus lacustris</i>	Cla2	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Greece, Ipiros, Thesprotia, Kefalovriso	28.07.2004	ZMMU
<i>Chorthippus loratus</i>	lor3	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Chorthippus loratus</i>	lor4	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Chorthippus macrocerus</i>	M	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Chorthippus macrocerus</i>	CM	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Chorthippus maritimus</i>	mar1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Chorthippus maritimus</i>	mar4	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volgograd, Sarepta	26.06.2017	N. Sevastianov
<i>Chorthippus miramae</i>	Cmi	ethanol	N. Sevastianov	T. Tarasova	Russia, Altai Rep., Aktash	16.08.2021	N. Sevastianov
<i>Chorthippus mollis</i>	ML	ethanol	N. Sevastianov	V. Vedenina	Kazakhstan, Pavlodar reg., Schiderty	04.07.2019	N. Sevastianov
<i>Chorthippus oschei</i>	osc2	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Hungary, Bekes, Kistompapusta	16.07.2002	ZMMU

<i>Chorthippus pullus</i>	pul1	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Cherkassy reg., Kanev	27.06.2010	V. Vedenina
<i>Chorthippus pullus</i>	pul2	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Cherkassy reg., Kanev	27.06.2010	V. Vedenina
<i>Chrysochaera dispar</i>	CD	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Krai, ab. 14 km N of Maima, near of Isha river	05.08.2017	N. Sevastianov
<i>Doclostaurus brevicollis</i>	BR	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	02.07.2017	N. Sevastianov
<i>Doclostaurus brevicollis</i>	BR1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	02.07.2017	N. Sevastianov
<i>Doclostaurus brevicollis</i>	BR2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	02.07.2017	N. Sevastianov
<i>Doclostaurus jagoi</i>	JO-1163	ethanol	J. Ortego	J. Ortego	Spain, Guadalajara, Alcolea de las Peñas-Saladares de la Cuenca del Río Salado	01.08.2016	J. Ortego
<i>Doclostaurus kraussi</i>	K1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Elton lake	18.08.2017	N. Sevastianov
<i>Doclostaurus maroccanus</i>	MA	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Greece, Fthiotis	04.06.1998	V. Vedenina
<i>Doclostaurus tartarus</i>	tar	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Doclostaurus tartarus</i>	tar2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volzhsky	08.2016	N. Sevastianov
<i>Euchorthippus declivus</i>	SOH_0612	ethanol	O. Hawlitschek	O. Hawlitschek, R. Pereira, A. Höcherl	Slovenia, Betanja	01.08.2018	O. Hawlitschek
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	E1	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Poltava reg., Shishaki dist., Boronivka	28.06.2010	V. Vedenina
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	E2	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Poltava reg., Shishaki dist., Boronivka	28.06.2010	V. Vedenina
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	E3	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Poltava reg., Shishaki dist., Boronivka	28.06.2010	V. Vedenina
<i>Gomphocerippus rufus</i>	GR1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Krai, ab. 14 km N of Maima, near of Isha river	05.08.2017	N. Sevastianov
<i>Gomphocerippus rufus</i>	ruf2	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Poltava reg., Shishaki dist., Boronivka	28.06.2010	V. Vedenina
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	AS1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Kazakhstan, Akmola reg., Sarybulak	09.07.2019	N. Sevastianov
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	AS2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Kazakhstan, Akmola reg., Stepnyak	09.07.2019	N. Sevastianov
<i>Italohippus albicornis</i>	Cal1	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Italy, Abruzzo	2006	ZMMU
<i>Megaulcobothrus aethalinus</i>	Ae1	dry	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altay Rep., Elekmonar	06.08.2017	V. Vedenina
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i>	MEK	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Kazakhstan, Almaty reg., near Basshtaly, along stream	05.07.2016	V. Vedenina
<i>Mongolotettix japonicus</i>	MJ1	dry	Tishechkin	Tishechkin	Russia, South Primorie, Pogradichnyi dist., Barabash-Levady	17.07.1995	ZMMU
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>	ant1	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Russia, Saratov reg., D'jakovka	16.07.2010	N. Sevastianov
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>	ant2	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Russia, Saratov reg., D'jakovka	16.07.2010	N. Sevastianov
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	mac1	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Cherkassy reg., Kanev	27.06.2010	V. Vedenina
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	mac2	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Cherkassy reg., Kanev	27.06.2010	V. Vedenina
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	MP	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Kazakhstan, Pavlodar reg., Irtushsk	05.07.2019	N. Sevastianov
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	MP2	dry	N. Sevastianov	V. Vedenina	Kazakhstan, Pavlodar reg., Shiderty	04.07.2019	V. Vedenina
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	Mpl1	dry	V. Vedenina, N. Sevastianov	V. Vedenina	Russia, Altai Rep., Kupchegen	08.08.2017	ZMMU
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	Mpl2	dry	V. Vedenina, N. Sevastianov	V. Vedenina	Russia, Altai Rep., Kupchegen	08.08.2017	ZMMU
<i>Notostaurus</i>	Al (SI)	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Kazakhstan, Almaty	03.07.2016	V. Vedenina

<i>albicornis</i>					reg., ab.29 km N of Saryozek, near Ainabulak		
<i>Notostaurus albicornis</i>	CL	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Elton lake	18.08.2017	N. Sevastianov
<i>Omocestus bolivari</i>	6608	ethanol	J. Ortego	J. Ortego	Spain, Granada, Sierra Nevada - Alrededores del Albergue Universitario	18.09.2013	J. Ortego
<i>Omocestus minutus</i>	min1	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Russia, Saratov reg., D'jakovka	16.07.2010	N. Sevastianov
<i>Omocestus minutus</i>	min3	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Russia, Saratov reg., D'jakovka	16.07.2010	N. Sevastianov
<i>Omocestus panteli</i>	JO-1607	ethanol	J. Ortego	J. Ortego	Spain, Madrid, Puebla de la Sierra-Cui la Lagunilla	10.10.2016	J. Ortego
<i>Omocestus petraeus</i>	Pet	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Russia, Samara reg.	2012	V. Vedenina
<i>Omocestus rufipes</i>	SOH_0614	ethanol	O. Hawlitschek	O. Hawlitschek, R. Pereira, A. Höcherl	Slovenia, Betanja	01.08.2018	O. Hawlitschek
<i>Omocestus rufipes</i>	SOH_0615	ethanol	O. Hawlitschek	O. Hawlitschek, R. Pereira, A. Höcherl	Slovenia, Betanja	01.08.2018	O. Hawlitschek
<i>Podismopsis poppiusi</i>	PP3	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Rep., Semensky pass	13.08.2021	N. Sevastianov
<i>Pseudochorthippus montanus</i>	Cmo	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altay Rep., Ongudai dist., Semensky pass	07.08.2017	N. Sevastianov
<i>Ramburiella turcomana</i>	R1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volgograd, Sarepta	26.06.2017	N. Sevastianov
<i>Rammehippus dinaricus</i>	RD1	dry	Szovenyi, T. Puskar	Szovenyi, T. Puskar	Bosnia, Vran mountains	2017	ZMMU
<i>Stauroderus scalaris</i>	SS	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai rep., Ongudai dist., Kupchehen	08.08.2017	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus clavatus</i>	STC	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Greece, Ipiros	2008	V. Vedenina
<i>Stenobothrus cotticus</i>	SOH_1284	ethanol	C. Roesti	C. Roesti	France, Col d'Izoard	24.09.2007	O. Hawlitschek
<i>Stenobothrus eurasius</i>	SE4	ethanol	N. Sevastianov	T. Tarasova	Russia, Saratov reg., Saratov	24.06.2021	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus fischeri</i>	S3	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volgograd, Sarepta	26.06.2017	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus fischeri</i>	S6	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Volgograd reg., Volgograd, Sarepta	26.06.2017	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	SH2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Saratov reg., Erschov	29.06.2020	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	Hy	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Kazakhstan, Almaty reg., Altyn Emel pass	03.07.2016	V. Vedenina
<i>Stenobothrus lineatus</i>	Li	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Kazakhstan, Akmola reg., Akkol	07.07.2019	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus miramae</i>	SM1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Orenburg reg., Guberl'ja	29.06.2018	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus miramae</i>	SM2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Orenburg reg., Guberl'ja	29.06.2018	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus newskii</i>	SN1	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Rep., Ulagan dist.	14.08.2021	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus newskii</i>	SN2	ethanol	N. Sevastianov	N. Sevastianov	Russia, Altai Rep., Ulagan dist.	14.08.2021	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	nig1	ethanol	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Vinnytsia reg., Mogilev	24.06.2010	N. Sevastianov
<i>Stenobothrus rubicundulus</i>	STR2	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Greece, Macedonia	2004	V. Vedenina
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	STS	dry	V. Vedenina	V. Vedenina	Ukraine, Kharkov reg., Karpatsky reserve, Malaya Ugol'ka	27.07.1997	V. Vedenina

Приложение 4.

Результаты параметризации призывного сигнала (признаки №1-№3).

Вид	№1 – Гомогенность серий	№2 – Гетерогенность серий	№3 - Количество фраз, $\ln(x)+1$
<i>Arcyptera albogeniculata</i>	1	1	2.95
<i>Arcyptera fusca</i>	1	1	2.79
<i>Arcyptera labiata</i>	0	1	2.10
<i>Arcyptera microptera</i>	0	1	2.24
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	0	1	1.90
<i>Chorthippus angulatus</i>	0	0	3.20
<i>Chorthippus apricarius</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus biguttulus</i>	0	0	2.19
<i>Chorthippus binotatus</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus brunneus</i>	0	0	2.70
<i>Chorthippus cazurroi</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus dichrous</i>	0	1	2.39
<i>Chorthippus dorsatus</i>	0	1	3.17
<i>Chorthippus dubius</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus fallax</i>	0	0	2.10
<i>Chorthippus ferdinandi</i>	0	0	2.10
<i>Chorthippus hammarstroemi</i>	0	0	3.08
<i>Chorthippus jacobsi</i>	0	0	3.00
<i>Chorthippus jucundus</i>	0	0	2.39
<i>Chorthippus karelini</i>	0	1	2.35
<i>Chorthippus lacustris</i>	0	0	2.39
<i>Chorthippus loratus</i>	0	1	3.22
<i>Chorthippus macrocerus</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus maritimus</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus miramae</i>	1	1	2.50
<i>Chorthippus mollis</i>	0	1	1.00
<i>Chorthippus oschei</i>	0	1	2.10
<i>Chorthippus pullus</i>	0	0	1.69
<i>Chorthippus vagans</i>	0	0	1.00
<i>Chorthippus yersini</i>	0	0	2.10
<i>Chrysochraon dispar</i>	0	0	1.90
<i>Dociostaurus brevicollis</i>	0	0	2.95
<i>Dociostaurus hispanicus</i>	0	0	2.39
<i>Dociostaurus jagoi</i>	0	0	3.14
<i>Dociostaurus kraussi</i>	0	0	3.30
<i>Dociostaurus maroccanus</i>	0	0	3.08
<i>Dociostaurus tartarus</i>	0	0	3.83
<i>Eremippus mirami</i>	0	1	1.00
<i>Eremippus persicus</i>	0	0	1.00
<i>Eremippus simplex</i>	0	0	1.00
<i>Eremippus sobolevi</i>	0	0	1.00

<i>Euchorthippus declivus</i>	0	0	4.69
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	0	0	3.22
<i>Euthystira brachyptera</i>	0	0	2.61
<i>Gomphocerippus rufus</i>	0	0	1.00
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	0	1	1.00
<i>Italohippus albicornis</i>	0	0	1.64
<i>Megaulacobothrus aethalinus</i>	0	1	1.69
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i>	0	0	1.69
<i>Mongolotettix japonicus</i>	0	0	3.08
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>	0	1	1.00
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	0	0	1.00
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	0	0	1.00
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	0	0	1.00
<i>Notostaurus albicornis</i>	0	0	2.39
<i>Notostaurus anatolicus</i>	0	0	3.30
<i>Omocestus bolivari</i>	0	0	1.00
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	0	0	1.00
<i>Omocestus minutus</i>	0	0	1.00
<i>Omocestus panteli</i>	0	0	1.00
<i>Omocestus petraeus</i>	0	0	1.00
<i>Omocestus raymondi</i>	0	0	1.69
<i>Omocestus rufipes</i>	0	0	1.00
<i>Omocestus viridulus</i>	0	0	1.00
<i>Podismopsis altaica</i>	0	0	1.69
<i>Podismopsis poppiusi</i>	0	0	2.10
<i>Pseudochorthippus montanus</i>	0	0	3.64
<i>Pseudochorthippus parallelus</i>	0	0	3.20
<i>Ramburiella bolivari</i>	0	0	3.83
<i>Ramburiella hispanica</i>	0	0	3.71
<i>Ramburiella turcomana</i>	0	0	1.00
<i>Rammeihippus dinaricus</i>	0	0	1.00
<i>Stauroderus scalaris</i>	0	0	1.00
<i>Stenobothrus clavatus</i>	0	0	1.00
<i>Stenobothrus coticus</i>	0	0	4.30
<i>Stenobothrus eurasius</i>	0	0	1.00
<i>Stenobothrus fischeri</i>	0	0	1.35
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	0	0	2.61
<i>Stenobothrus lineatus</i>	0	0	1.00
<i>Stenobothrus miramae</i>	0	0	1.69
<i>Stenobothrus newskii</i>	0	0	4.53
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	0	0	2.24
<i>Stenobothrus rubicundulus</i>	1	1	1.00
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	0	0	1.00
<i>Stenobothrus zubowskyi</i>	0	0	1.00

Приложение 5.

Результаты параметризации призывного сигнала (признаки №4-№6).

Вид_тип фразы	№4 - Длительность фразы, $\ln(x+1)$	№5 - Количество серий, $\ln(x)+1$	№6 - Разделение фразы и серии
<i>Arcyptera albogeniculata 1st</i>	0.62	1	1
<i>Arcyptera albogeniculata 2nd</i>	1.03	3.56	0
<i>Arcyptera fusca 1st</i>	0.41	1	1
<i>Arcyptera fusca 2nd</i>	0.73	4.88	0
<i>Arcyptera labiata</i>	0.56	3.46	0
<i>Arcyptera microptera</i>	1.11	3.62	0
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	0.49	4.17	0
<i>Chorthippus angulatus</i>	0.75	4.33	0
<i>Chorthippus apricarius</i>	3.17	5.65	0
<i>Chorthippus biguttulus</i>	1.11	4.35	0
<i>Chorthippus binotatus</i>	1.68	4.76	0
<i>Chorthippus brunneus</i>	0.22	2.84	0
<i>Chorthippus cazurroi</i>	3.43	6.7	0
<i>Chorthippus dichrous</i>	0.45	3.3	0
<i>Chorthippus dorsatus</i>	0.72	3.2	0
<i>Chorthippus dubius</i>	2.58	5.39	0
<i>Chorthippus fallax</i>	1.11	3.2	0
<i>Chorthippus ferdinandi</i>	0.47	3.77	0
<i>Chorthippus hammarstroemi</i>	2.27	4.81	0
<i>Chorthippus jacobsi</i>	0.39	2.5	0
<i>Chorthippus jucundus</i>	0.36	2.95	0
<i>Chorthippus karelini</i>	0.35	3.92	0
<i>Chorthippus lacustris</i>	0.44	3.77	0
<i>Chorthippus loratus</i>	0.62	2.99	0
<i>Chorthippus macrocerus</i>	2.17	4.77	0
<i>Chorthippus maritimus</i>	2.25	5.19	0
<i>Chorthippus miramae 1st</i>	0.35	2.61	0
<i>Chorthippus miramae 2nd</i>	0.54	4.26	0
<i>Chorthippus mollis</i>	3.61	5.55	0
<i>Chorthippus oschei</i>	0.54	3.64	0
<i>Chorthippus pullus</i>	1.32	5.52	0

<i>Chorthippus vagans</i>	2.53	5.09	0
<i>Chorthippus yersini</i>	1.03	3.83	0
<i>Chrysochraon dispar</i>	0.32	2.8	0
<i>Dociostaurus brevicollis</i>	0.06	2.39	0
<i>Dociostaurus hispanicus</i>	0.26	3.3	0
<i>Dociostaurus jagoi</i>	0.13	1	1
<i>Dociostaurus kraussi</i>	0.11	2.39	0
<i>Dociostaurus maroccanus</i>	0.08	1	1
<i>Dociostaurus tartarus</i>	0.14	2.39	0
<i>Eremippus mirami</i>	1.22	4.26	0
<i>Eremippus persicus</i>	1.32	4.36	0
<i>Eremippus simplex</i>	1.49	4.85	0
<i>Eremippus sobolevi</i>	1.15	4.28	0
<i>Euchorthippus declivus</i>	0.26	2.61	0
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	0.29	3.14	0
<i>Euthystira brachyptera</i>	0.21	2.61	0
<i>Gomphocerippus rufus</i>	1.59	4.18	0
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	3.78	6.42	0
<i>Italohippus albicornis</i>	0.79	5.77	0
<i>Megaulacobothrus aethalinus</i>	1.12	3.4	0
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i>	1.95	5.79	0
<i>Mongolotettix japonicus</i>	0.68	3.83	0
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>	1.29	4.95	0
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	2.89	5.21	0
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	0.8	3.67	0
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	1.78	3.25	0
<i>Notostaurus albicornis</i>	0.18	1	1
<i>Notostaurus anatolicus</i>	0.28	1	1
<i>Omocestus bolivari</i>	0.93	4.16	0
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	1.15	5.15	0
<i>Omocestus minutus</i>	0.91	4.4	0

<i>Omocestus panteli</i>	1.12	5.03	0
<i>Omocestus petraeus</i>	1.34	3.08	0
<i>Omocestus raymondi</i>	0.84	4.14	0
<i>Omocestus rufipes</i>	2.15	5.67	0
<i>Omocestus viridulus</i>	3.89	7.7	0
<i>Podismopsis altaica</i>	0.77	3.64	0
<i>Podismopsis poppiusi</i>	1.27	3.57	0
<i>Pseudochorthippus montanus</i>	1.65	4.3	0
<i>Pseudochorthippus parallelus</i>	0.87	3.64	0
<i>Ramburiella bolivari</i>	0.15	1	1
<i>Ramburiella hispanica</i>	0.08	1	1
<i>Ramburiella turcomana</i>	0.93	4.37	0
<i>Rammeihippus dinaricus</i>	2.44	3.25	0
<i>Stauroderus scalaris</i>	2.54	4.14	0
<i>Stenobothrus clavatus</i>	2.97	4.91	0
<i>Stenobothrus cotticus</i>	0.22	4.4	0
<i>Stenobothrus eurasius</i>	3.05	5.26	0
<i>Stenobothrus fischeri</i>	1.46	4.81	0
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	0.78	5.62	0
<i>Stenobothrus lineatus</i>	3.21	4.29	0
<i>Stenobothrus miramae</i>	1.97	4.2	0
<i>Stenobothrus newskii</i>	0.22	4.4	0
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	0.74	5.71	0
<i>Stenobothrus rubicundulus 1st</i>	1.97	5.14	0
<i>Stenobothrus rubicundulus 2nd</i>	1.91	7.14	0
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	1.43	4.69	0
<i>Stenobothrus zubowskyi</i>	2.22	4.76	0

Приложение 6.

Результаты параметризации призывного сигнала (признаки №7-№21).

Вид_тип серии	№7 - 7.Количество серий в фразе, $\ln(x)+1$	№8 - Период серии, $\ln(x)$	№9 - Длительность серии, $\ln(x)$	№10 - Механизмы генерации звука	№11 - Сложность серии	№12 - Ступенчатый подъем	№13 - Ступенчатое опускание	№14 - Заглушенная часть серии	№15 - Вариации заглушенной части серии	№16 - Различия паттерна движений ног	№17 - Вариации сдвига фазы ног	№18 - Сдвиг фазы	№19 - Использование двух ног	№20 - Вариации использования двух ног	№21 - Пульсы
<i>Arcyptera albogeniculata 1st</i>	1.00	6.75	6.55	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Arcyptera albogeniculata 2nd</i>	3.56	4.93	4.93	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Arcyptera fusca 1st</i>	1.00	6.20	5.81	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Arcyptera fusca 2nd</i>	4.88	2.98	2.98	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Arcyptera labiata 1st</i>	2.74	4.75	3.16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Arcyptera labiata 2nd</i>	2.79	2.81	2.71	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Arcyptera microptera 1st</i>	3.19	5.01	3.78	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Arcyptera microptera 2nd</i>	2.57	3.19	2.13	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Chorthippus albomarginatus 1st</i>	2.87	2.61	1.51	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	2
<i>Chorthippus albomarginatus 2nd</i>	3.86	3.29	3.07	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Chorthippus angulatus</i>	4.33	3.69	3.61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chorthippus apricarius</i>	5.65	5.37	5.36	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Chorthippus biguttulus</i>	4.35	4.25	4.25	0	1	0	0	0	0	1	1	-	0	0	0
<i>Chorthippus binotatus</i>	4.76	4.62	4.48	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus brunneus</i>	2.84	3.63	3.63	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Chorthippus cazurroi</i>	6.70	5.20	4.91	0	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1
<i>Chorthippus dichrous 1st</i>	1.00	3.83	3.14	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Chorthippus dichrous 2nd</i>	3.20	3.90	3.90	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Chorthippus dorsatus 1st</i>	2.70	4.86	4.86	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus dorsatus 2nd</i>	2.24	4.35	4.35	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Chorthippus dubius</i>	5.39	5.01	5.01	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1

<i>Chorthippus fallax</i>	3.20	5.35	5.31	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus ferdinandi</i>	3.77	3.63	3.63	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Chorthippus hammarstroemi</i>	4.81	5.26	5.17	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus jacobsi</i>	2.50	4.66	4.66	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus jucundus</i>	2.95	4.14	4.14	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Chorthippus karelini 1st</i>	1.00	4.53	4.53	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus karelini 2nd</i>	3.87	2.79	2.79	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Chorthippus lacustris</i>	3.77	3.53	3.53	0	0	0	0	-	1	0	1	-	0	0	2
<i>Chorthippus loratus 1st</i>	2.61	4.78	4.58	0	0	0	1	-	1	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus loratus 2nd</i>	1.69	4.57	4.57	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Chorthippus macrocerus</i>	4.77	5.19	5.13	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus maritimus</i>	5.19	4.85	4.85	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chorthippus miramae 1st</i>	2.61	4.25	4.25	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Chorthippus miramae 2nd</i>	4.26	3.38	3.38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Chorthippus mollis 1st</i>	5.44	5.85	5.73	0	1	0	0	-	1	1	1	-	-	1	1
<i>Chorthippus mollis 2nd</i>	3.25	6.14	5.68	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Chorthippus oschei 1st</i>	3.20	2.28	2.28	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Chorthippus oschei 2nd</i>	2.61	4.88	4.88	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Chorthippus pullus</i>	5.52	3.39	3.30	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Chorthippus vagans</i>	5.09	5.22	4.65	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Chorthippus yersini</i>	3.83	4.67	4.57	0	1	0	0	-	-	-	1	-	0	0	1
<i>Chrysochaon dispar</i>	2.80	4.15	4.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Doclostaurus brevicollis</i>	2.39	2.70	2.48	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0
<i>Doclostaurus hispanicus</i>	3.30	3.37	3.17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Doclostaurus jagoi</i>	1.00	4.92	4.38	0	0	0	1	1	0	1	-	-	1	0	2
<i>Doclostaurus kraussi</i>	2.39	3.40	2.87	0	0	0	1	1	0	1	-	-	1	0	2
<i>Doclostaurus maroccanus</i>	1.00	4.38	4.09	0	0	0	1	1	0	1	-	-	1	0	2
<i>Doclostaurus tartarus</i>	2.39	3.59	3.59	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eremippus mirami 1st</i>	2.79	4.60	4.09	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Eremippus mirami 2nd</i>	4.00	4.18	3.35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eremippus persicus</i>	4.36	4.56	4.45	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1

<i>Eremippus simplex</i>	4.85	4.30	4.12	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Eremippus sobolevi</i>	4.28	4.39	3.57	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Euchorthippus declivus</i>	2.61	4.08	4.07	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	3.14	3.69	3.69	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euthystira brachyptera</i>	2.61	3.85	3.65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Gomphocerippus rufus</i>	4.18	5.09	5.04	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0
<i>Gomphocerus sibiricus 1st</i>	6.32	5.23	5.23	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gomphocerus sibiricus 2nd</i>	3.98	5.46	4.63	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Italohippus albicornis</i>	5.77	2.31	2.31	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Megaulacobothrus aethalinus 1st</i>	3.08	5.28	5.28	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Megaulacobothrus aethalinus 2nd</i>	2.10	4.83	4.81	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i>	5.79	3.91	3.91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mongolotettix japonicus</i>	3.83	4.04	3.84	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Myrmeleotettix antennatus 1st</i>	4.58	4.02	4.02	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Myrmeleotettix antennatus 2nd</i>	3.77	3.54	3.25	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	4.21	6.53	6.30	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	3.67	4.44	4.32	0	1	0	0	0	0	1	1	-	0	0	0
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	3.25	6.23	5.44	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0
<i>Notostaurus albicornis</i>	1.00	5.26	4.72	0	0	0	1	1	0	1	-	-	1	0	2
<i>Notostaurus anatolicus</i>	1.00	5.80	5.61	0	0	0	1	1	0	1	-	-	1	0	2
<i>Omocestus bolivari</i>	4.16	4.18	4.05	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	5.15	3.53	3.40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus minutus</i>	4.40	3.91	3.91	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Omocestus panteli</i>	5.03	3.61	3.46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus petraeus</i>	3.08	5.86	5.83	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0
<i>Omocestus raymondi</i>	4.14	4.05	4.05	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Omocestus rufipes</i>	5.67	4.26	4.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus viridulus</i>	7.70	4.08	3.92	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Podismopsis altaica</i>	3.64	4.41	4.37	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Podismopsis poppiusi</i>	3.57	5.28	5.24	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pseudochorthippus montanus</i>	4.30	5.05	5.05	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudochorthippus parallelus</i>	3.64	4.59	4.40	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1

<i>Ramburiella bolivari</i>	1.00	5.12	4.82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ramburiella hispanica</i>	1.00	4.38	4.38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ramburiella turcomana</i>	4.37	3.96	3.81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rammeihippus dinaricus</i>	3.25	7.00	6.12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stauroderus scalaris</i>	4.14	6.23	6.19	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stenobothrus clavatus</i>	4.91	5.91	5.27	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stenobothrus cotticus</i>	4.40	2.09	2.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stenobothrus eurasius</i>	5.26	5.64	5.64	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stenobothrus fischeri</i>	4.81	4.30	4.23	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	5.62	2.44	2.44	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Stenobothrus lineatus</i>	4.29	6.79	6.79	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Stenobothrus miramae</i>	4.20	5.53	5.20	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stenobothrus newskii</i>	4.40	2.12	2.12	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	5.71	2.28	2.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenobothrus rubicundulus 1st</i>	5.14	4.58	4.34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenobothrus rubicundulus 2nd</i>	7.14	2.51	2.51	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	4.69	4.38	4.18	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Stenobothrus zubowskyi</i>	4.76	5.25	4.90	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1

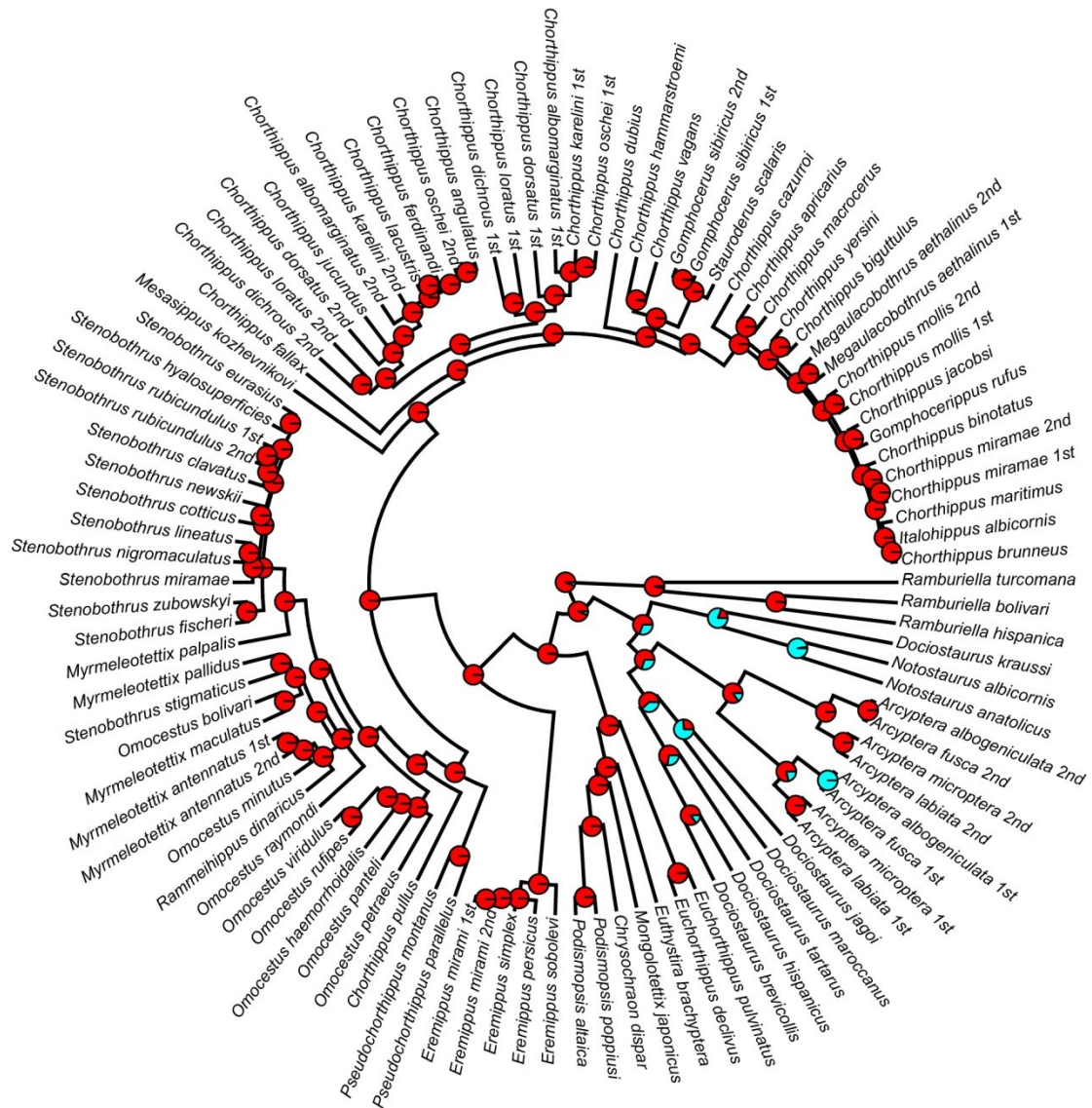
Приложение 7.

Результаты параметризации сигнала ухаживания Gomphocerinae.

Вид	№1 - Различия между призывным сигналом и сигналом ухаживания	№2 - Элемент призывного сигнала в составе сигнала ухаживания	№3 - Количество звуковых элементов, уникальных для сигнала ухаживания	№4 - Общее количество звуковых элементов	№5 - Количество демонстрационных элементов
<i>Arcyptera albogeniculata</i>	0	0	0	2	0
<i>Arcyptera fusca</i>	0	0	0	2	0
<i>Arcyptera labiata</i>	0	0	0	2	0
<i>Arcyptera microptera</i>	0	0	0	2	0
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	1	2	3	3	0
<i>Chorthippus angulatus</i>	1	1	3	4	1
<i>Chorthippus apricarius</i>	1	1	0	2	0
<i>Chorthippus biguttulus</i>	1	0	1	2	0
<i>Chorthippus binotatus</i>	1	1	0	1	0
<i>Chorthippus brunneus</i>	0	0	0	1	0
<i>Chorthippus cazurroi</i>	1	1	1	2	0
<i>Chorthippus dichrous</i>	0	0	0	2	0
<i>Chorthippus dorsatus</i>	0	0	0	2	0
<i>Chorthippus dubius</i>	1	0	2	3	0
<i>Chorthippus fallax</i>	0	0	0	1	0
<i>Chorthippus ferdinandi</i>	1	2	3	4	2
<i>Chorthippus hammarstroemi</i>	1	0	1	2	1
<i>Chorthippus jacobsi</i>	0	0	0	1	0
<i>Chorthippus jucundus</i>	0	0	0	1	0
<i>Chorthippus karelini</i>	1	1	4	5	2
<i>Chorthippus lacustris</i>	1	2	4	5	4
<i>Chorthippus loratus</i>	0	0	0	2	0
<i>Chorthippus macrocerus</i>	0	0	0	1	1
<i>Chorthippus maritimus</i>	0	0	0	1	0
<i>Chorthippus miramae</i>	1	1	0	1	0
<i>Chorthippus mollis</i>	0	0	0	2	0
<i>Chorthippus oschei</i>	1	2	4	5	3
<i>Chorthippus pullus</i>	1	0	2	3	0
<i>Chorthippus vagans</i>	0	0	1	2	0
<i>Chorthippus yersini</i>	0	0	0	2	0
<i>Chrysochraon dispar</i>	0	0	0	1	0
<i>Dociostaurus brevicolis</i>	0	0	0	1	0
<i>Dociostaurus hispanicus</i>	0	0	0	1	0
<i>Dociostaurus jagoi</i>	0	0	0	1	0

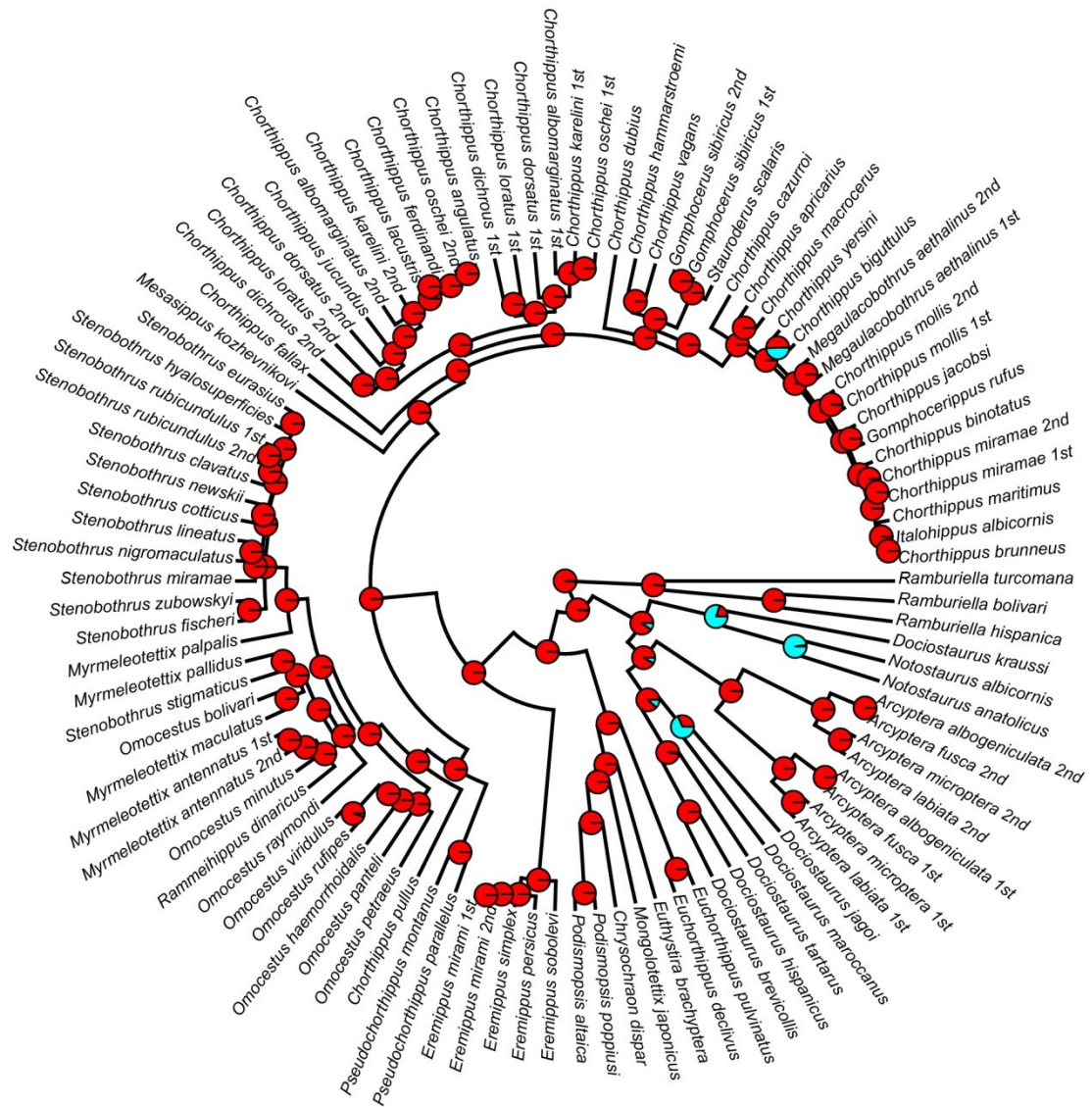
<i>Dociostaurus kraussi</i>	0	0	0	1	0
<i>Dociostaurus marrocanus</i>	0	0	0	1	0
<i>Dociostaurus tartarus</i>	0	0	0	1	0
<i>Eremippus mirami</i>	0	0	0	2	0
<i>Eremippus persicus</i>	0	0	0	1	0
<i>Eremippus simplex</i>	0	0	0	1	0
<i>Eremippus sobolevi</i>	0	0	0	1	0
<i>Euchorthippus declivus</i>	0	0	0	1	0
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	0	0	0	1	0
<i>Euthystira brachyptera</i>	0	0	0	1	0
<i>Gomphocerippus rufus</i>	1	1	2	3	4
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	1	0	2	3	3
<i>Italohippus albicornis</i>	1	1	2	3	2
<i>Megaulacobothis aethalinus</i>	1	2	3	4	0
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i>	1	1	1	2	0
<i>Mongolotettix japonicus</i>	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>	1	1	2	3	4
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	1	2	3	4	4
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	1	1	3	4	3
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	1	2	3	4	4
<i>Notostaurus albicornis</i>	0	0	0	1	0
<i>Notostaurus anatolicus</i>	0	0	0	1	0
<i>Omocestus bolivari</i>	1	0	1	2	0
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	1	0	3	4	0
<i>Omocestus minutus</i>	1	0	2	3	1
<i>Omocestus panteli</i>	1	1	1	2	0
<i>Omocestus petraeus</i>	1	0	3	4	1
<i>Omocestus raymondi</i>	1	2	2	2	1
<i>Omocestus rufipes</i>	1	0	2	3	0
<i>Omocestus viridulus</i>	1	0	3	4	0
<i>Podismopsis altaica</i>	0	0	0	1	0
<i>Podismopsis poppiusi</i>	0	0	0	1	0
<i>Pseudochorthippus montanus</i>	0	0	0	1	0
<i>Pseudochorthippus parallelus</i>	0	0	0	1	0
<i>Ramburiella bolivari</i>	0	0	0	1	0
<i>Ramburiella hispanica</i>	0	0	0	1	0
<i>Ramburiella turcomana</i>	0	0	0	1	0
<i>Rammeihippus dinaricus</i>	1	0	3	4	4
<i>Stauroderus scalaris</i>	1	0	0	2	0
<i>Stenobothrus</i>	1	0	3	4	3

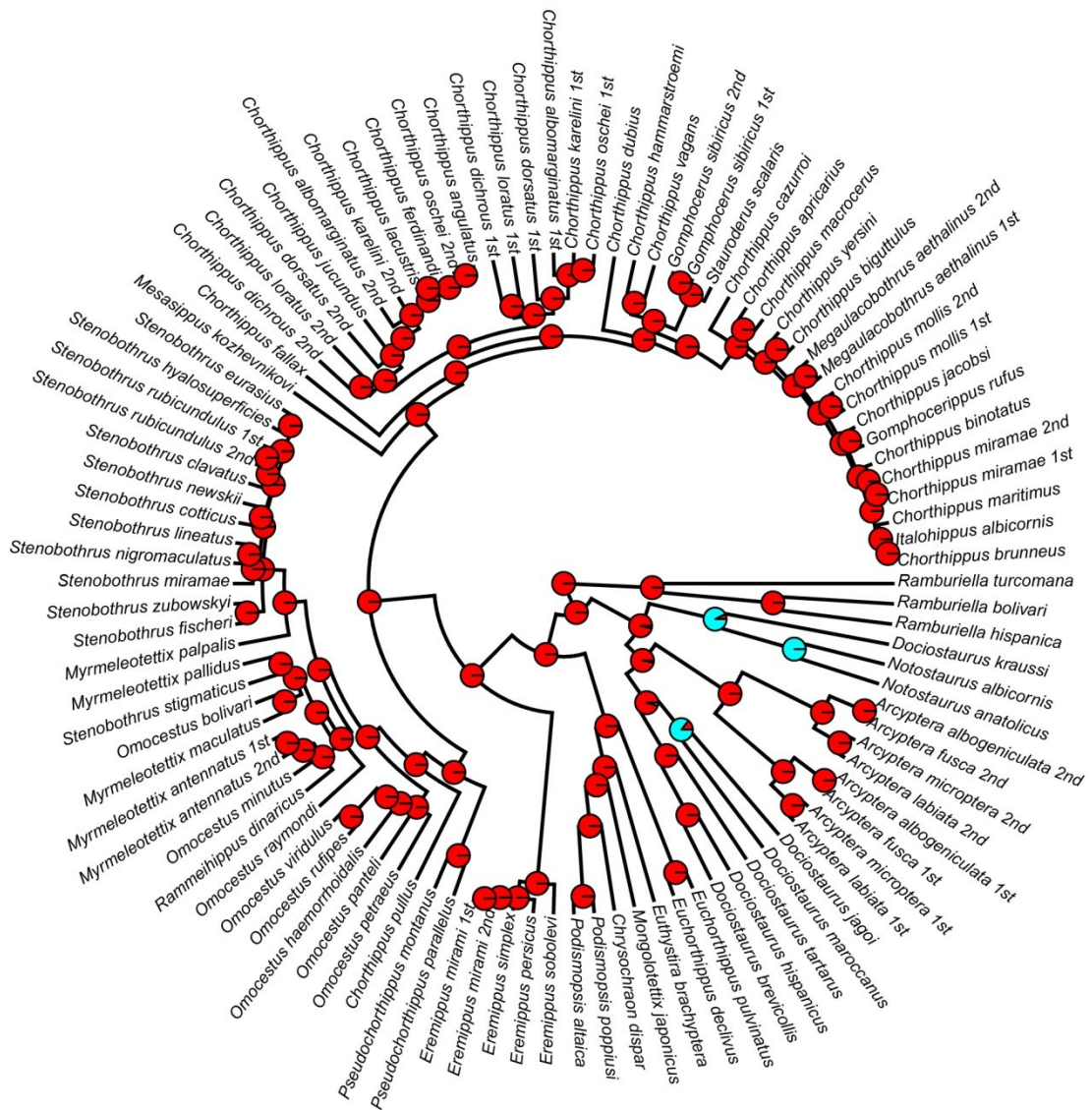
<i>clavatus</i>					
<i>Stenobothrus cotticus</i>	1	1	1	2	1
<i>Stenobothrus eurasius</i>	1	1	1	3	1
<i>Stenobothrus fischeri</i>	1	2	2	4	1
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	1	0	2	3	3
<i>Stenobothrus lineatus</i>	1	0	2	3	1
<i>Stenobothrus miramae</i>	1	2	2	3	3
<i>Stenobothrus newskii</i>	1	0	1	2	1
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	1	1	3	4	0
<i>Stenobothrus rubicundulus</i>	1	0	2	3	1
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	1	0	1	2	1
<i>Stenobothrus zubowskyi</i>	1	2	2	2	1

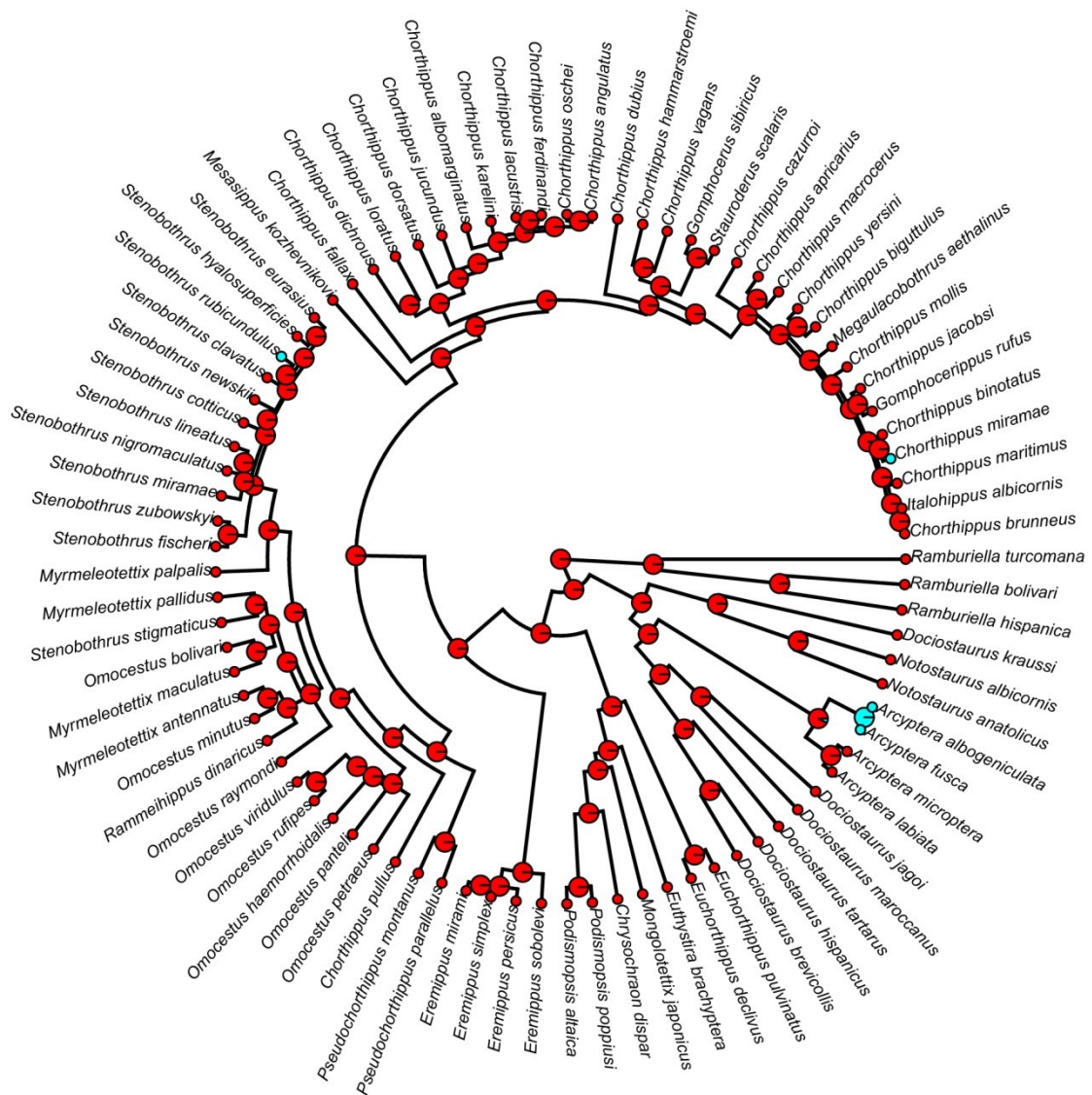


Приложение 9.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически информативного признака №16 призывного сигнала. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 2): красный – 0, голубой – 1.

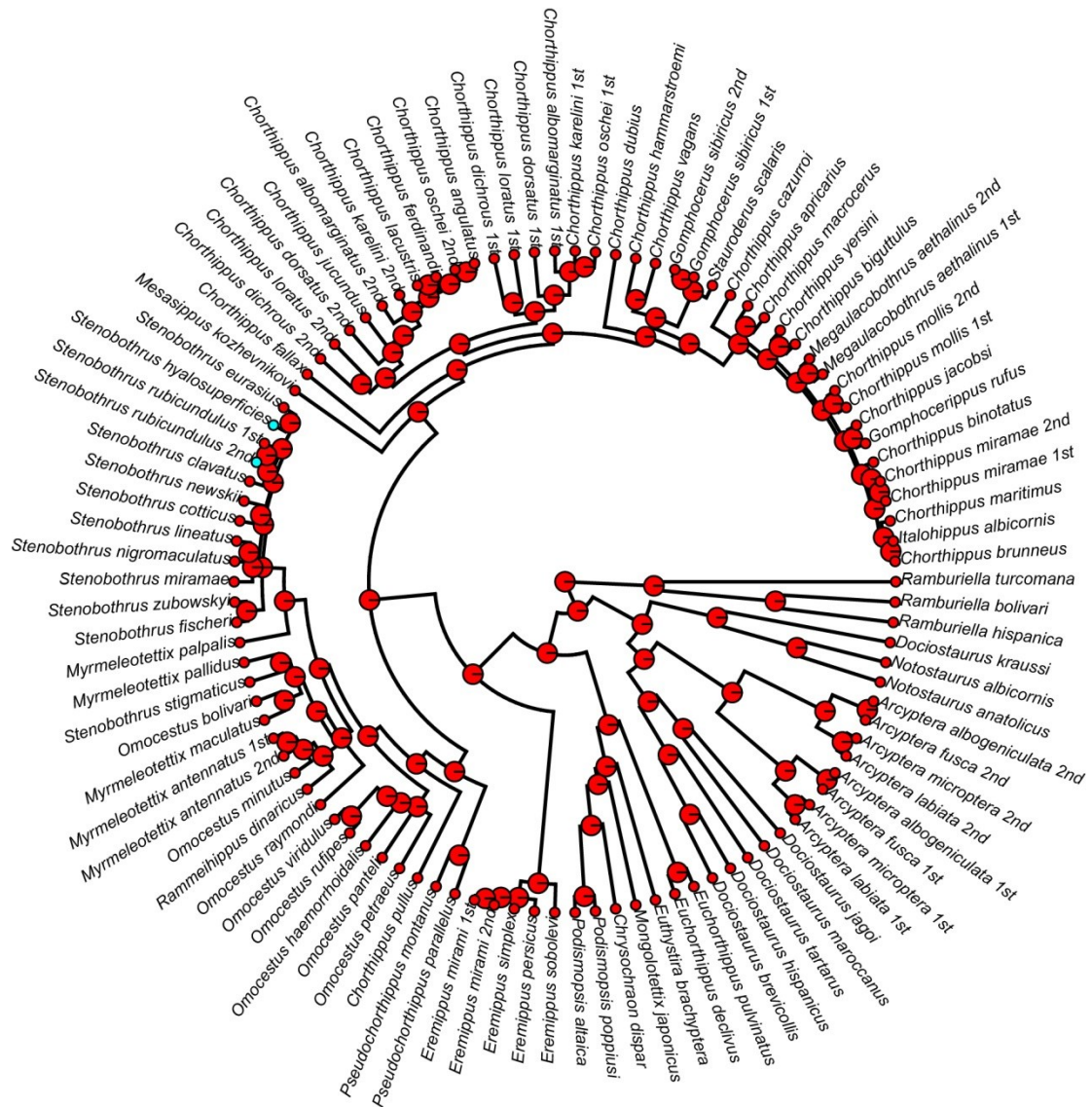






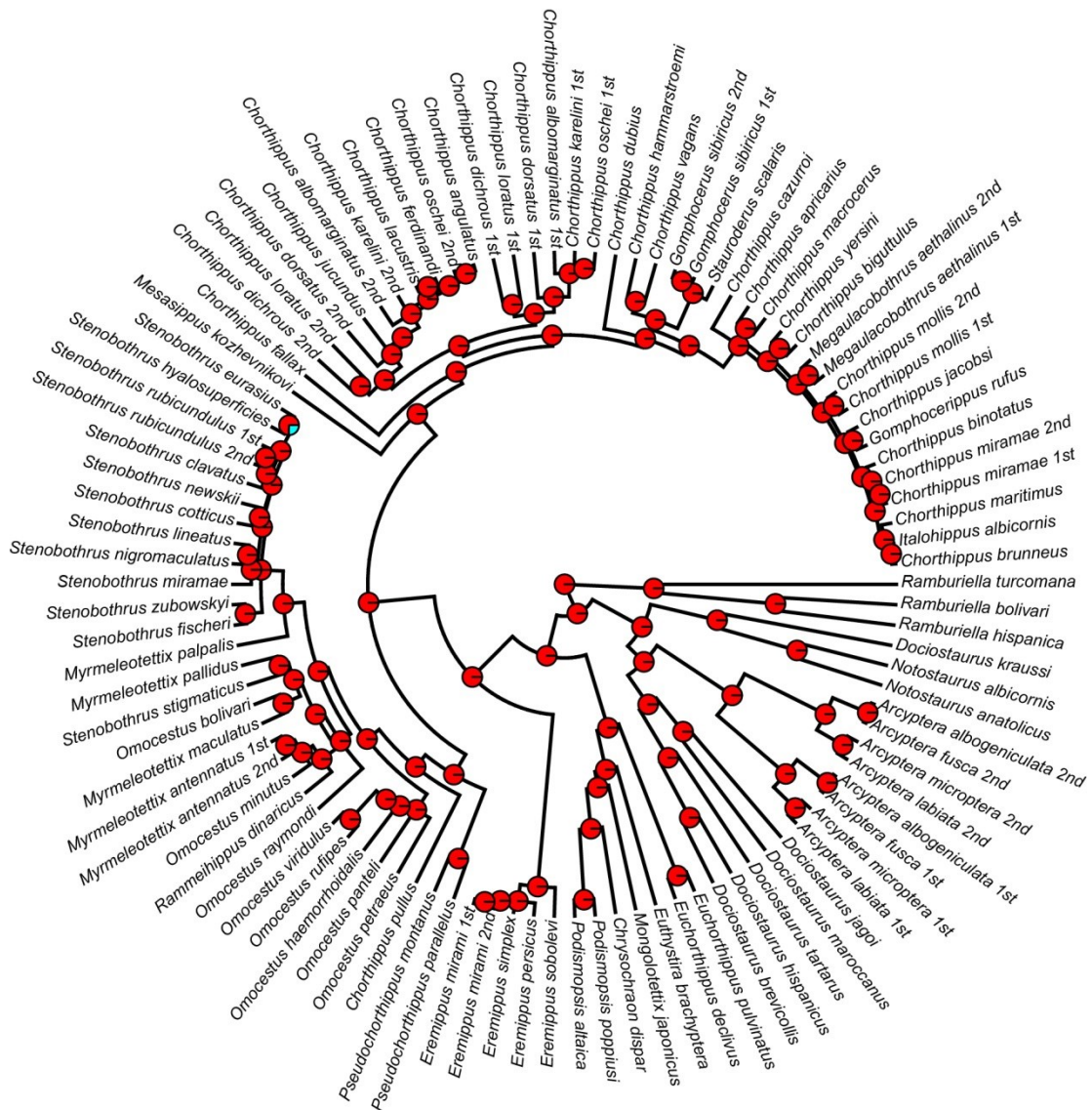
Приложение 12.

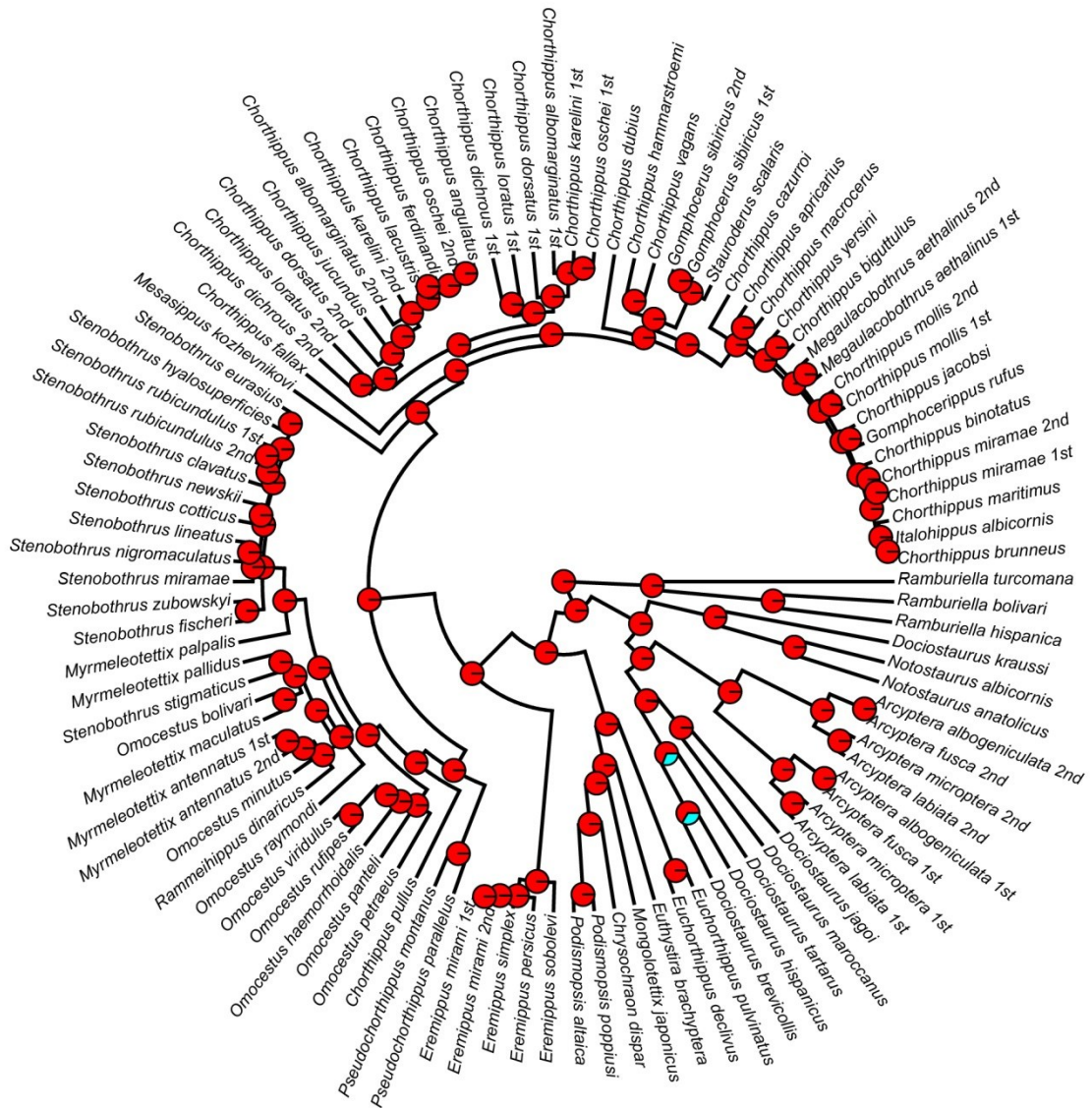
Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №10 призывного сигнала. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 2): красный – 0, голубой – 1.

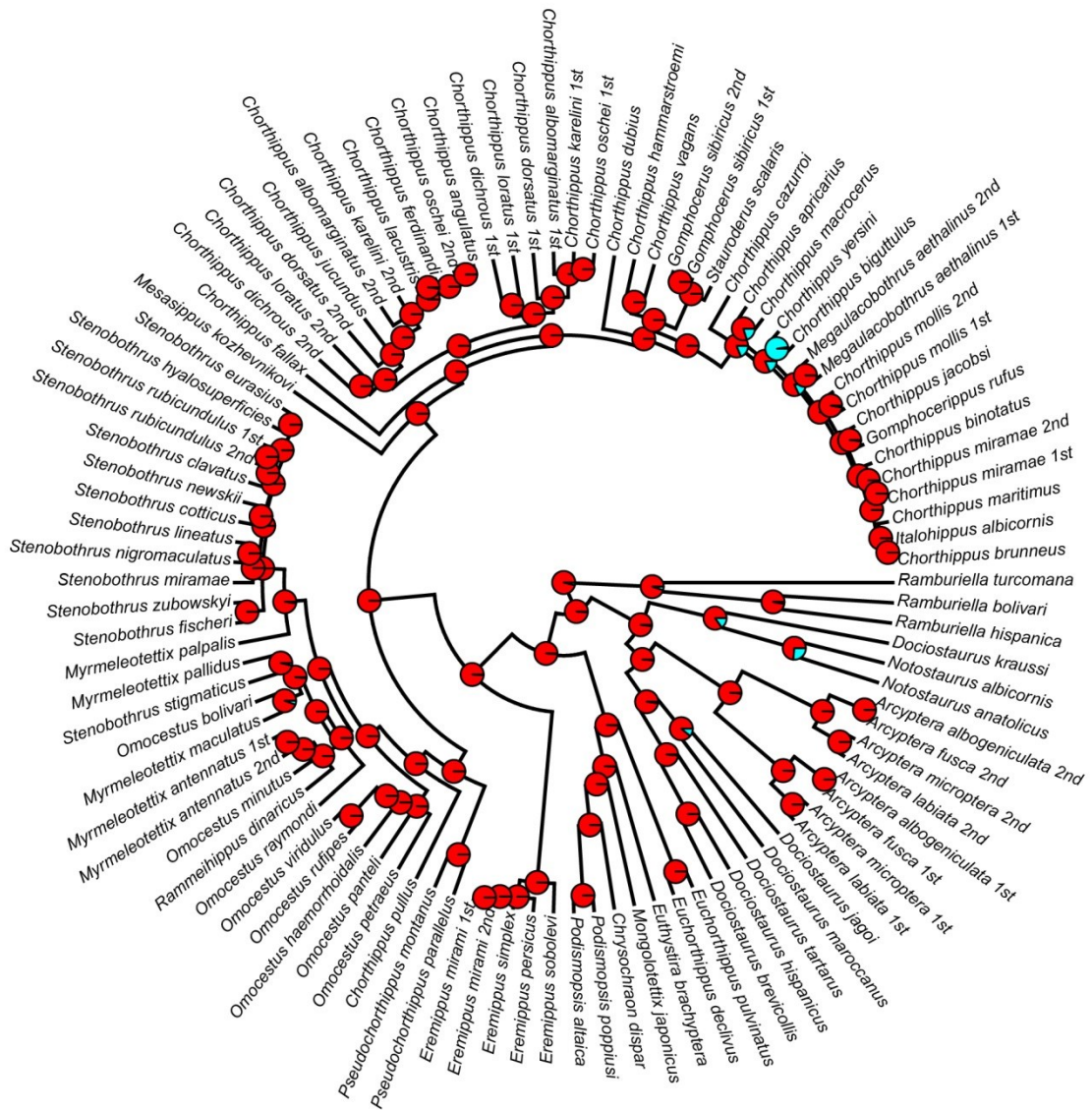


Приложение 13.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №12 призывного сигнала. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 2): красный – 0, голубой – 1.

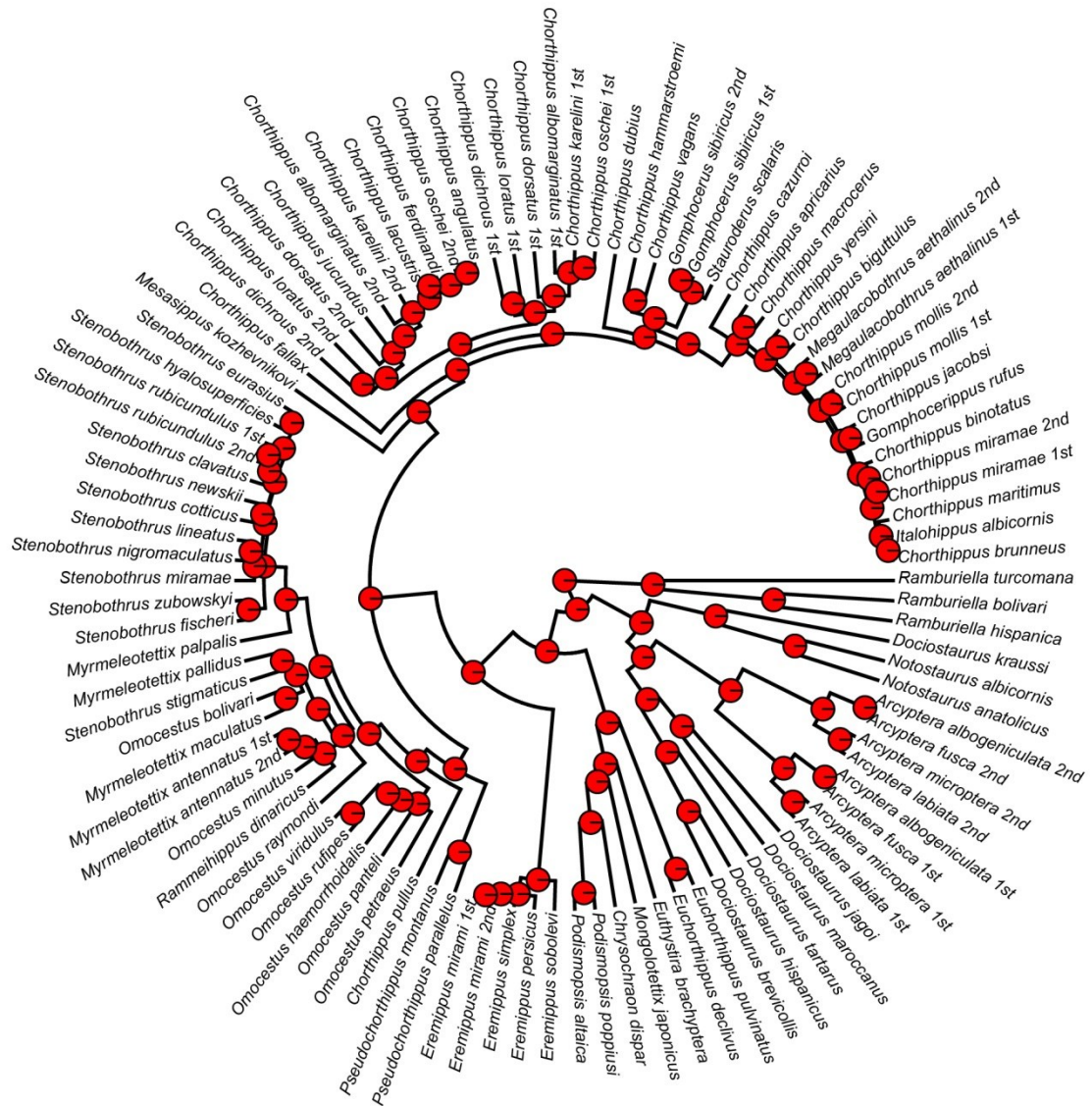






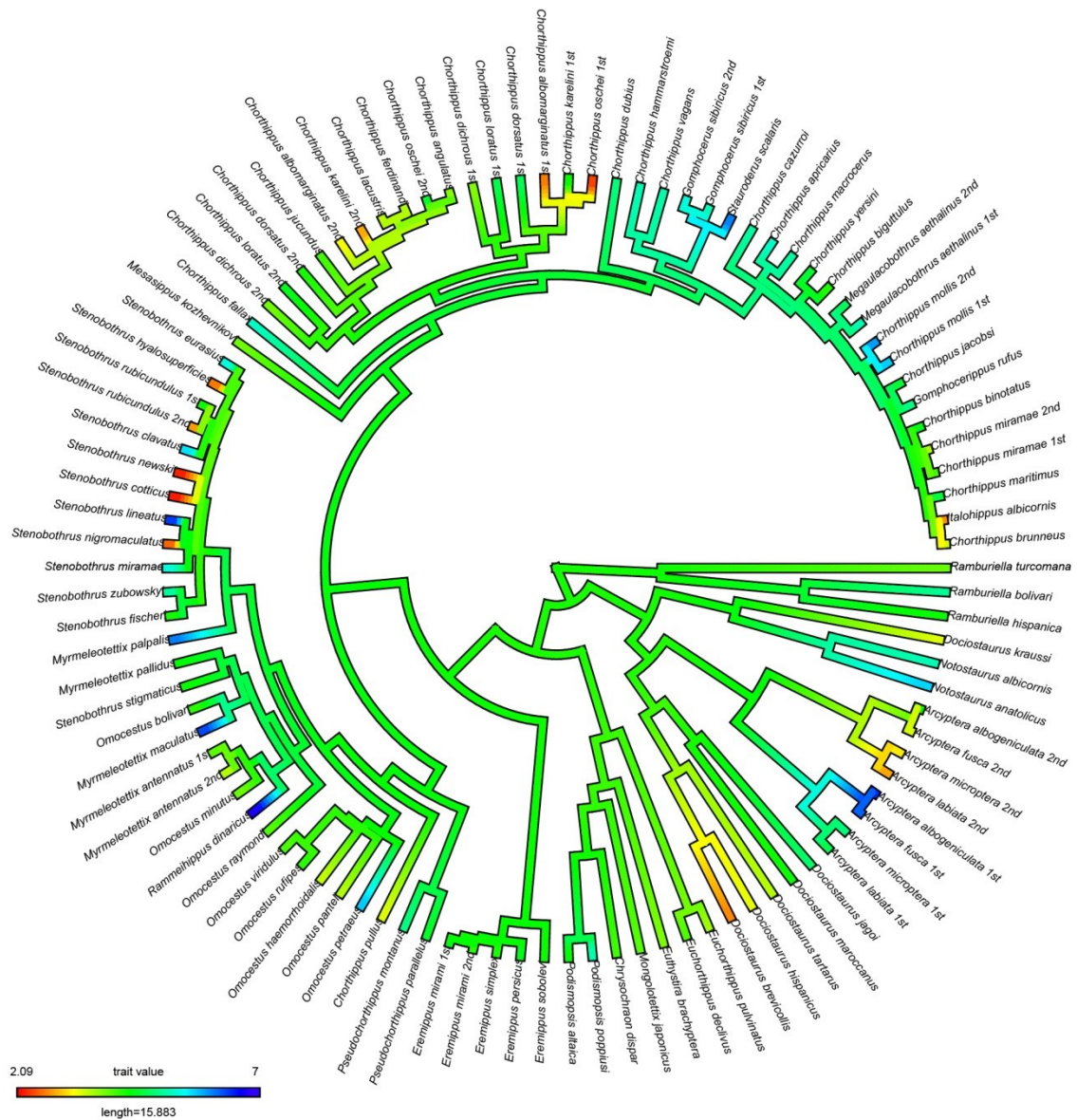
Приложение 16.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №20 призывного сигнала. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица2): красный – 0, голубой – 1.



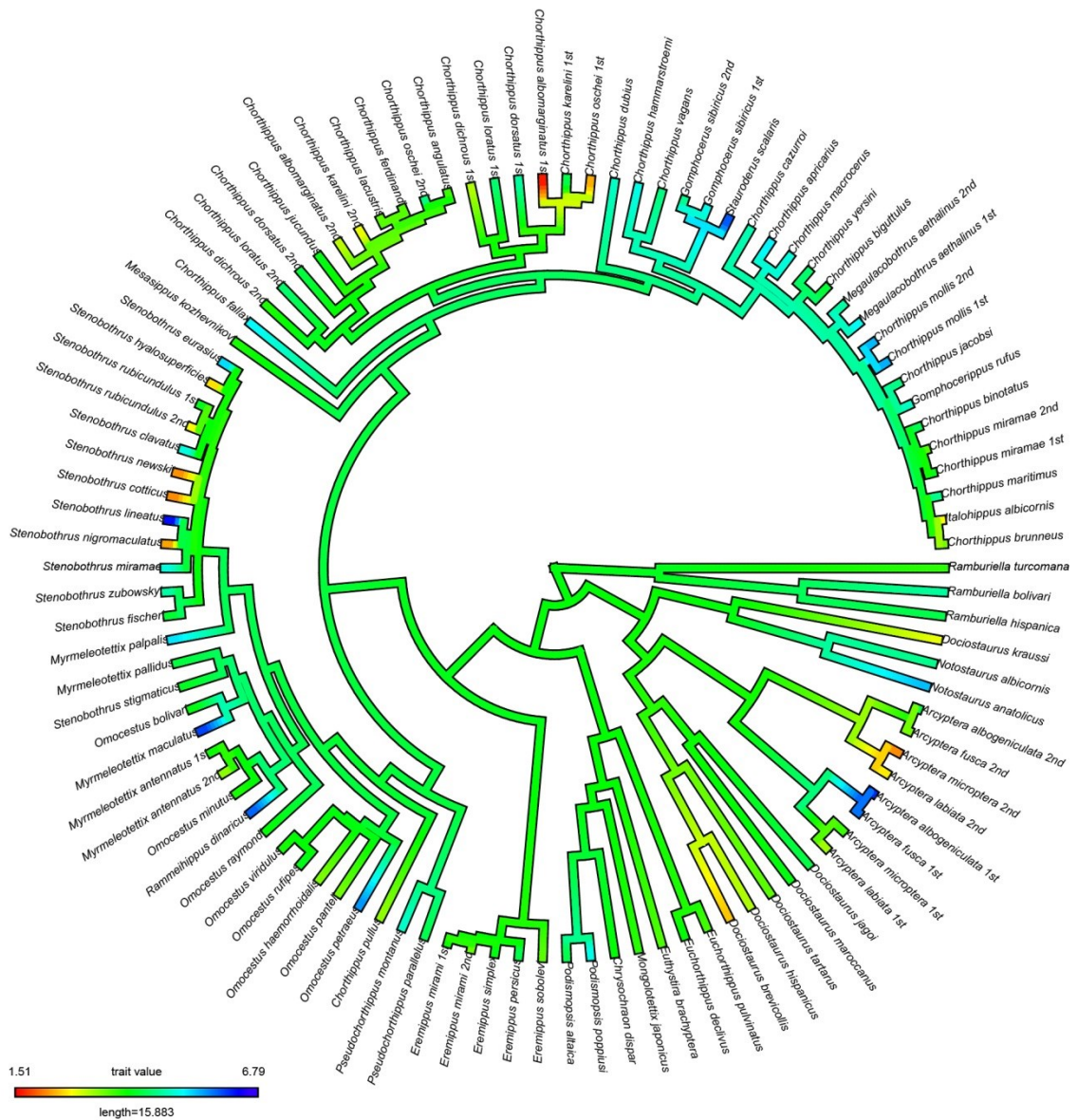
Приложение 17.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №8 призывного сигнала. Цвет ветви показывает оценку значения логарифмированного признака (Таблица 2).



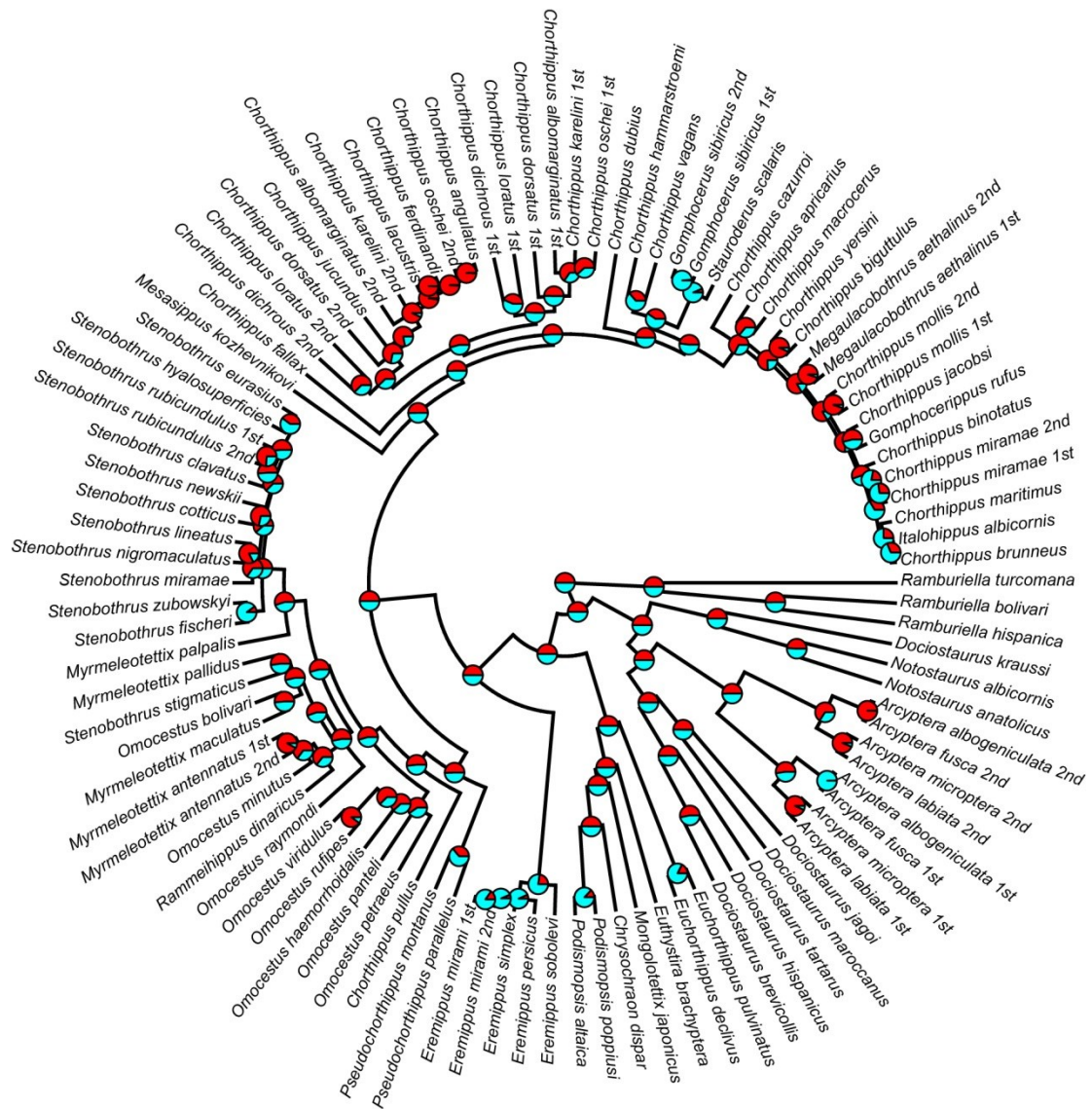
Приложение 18.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №9 призывного сигнала. Цвет ветви показывает оценку значения логарифмированного признака (Таблица 2).



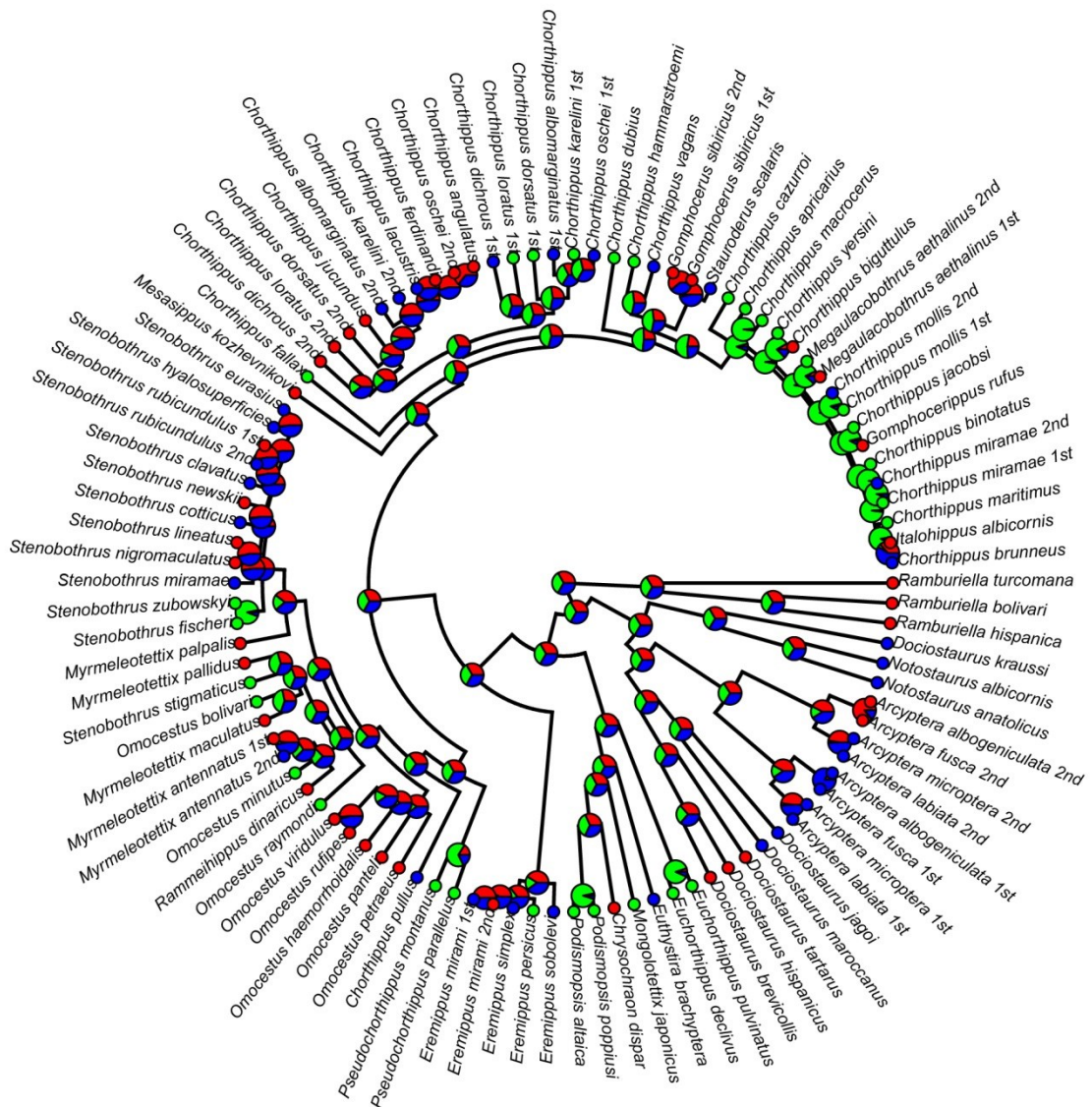
Приложение 19.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №13 призывного сигнала. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 2): красный – 0, голубой – 1.



Приложение 20.

Результаты реконструкции предкового состояния филогенетически неинформативного признака №21 призывного сигнала. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 2): красный – 0, зеленый – 1, синий – 2.



Приложение 21.

Выбор модели для реконструкции предкового состояния признаков призывного сигнала. ER – “equal rates”, SYM – “symmetrical”, ARD – “all rates different”, k – число параметров в статистической модели, n – число наблюдений, log-likelihood – максимизированное значение функции правдоподобия модели, AIC – Akaike information criterion, AICc – Akaike information criterion corrected. Цветом выделена выбранная для реконструкции модель.

Признак	Модель	k	n	log-likelihood	AIC	AICc	Реконструировано значение признака у корня дерева (SL>0.65)?
№1	ER	1	85	-17.29	36.58	36.63	+
	ARD	2	85	-13.05	30.10	30.24	-
№2	ER	1	85	-49.88	101.75	101.80	+
	ARD	2	85	-40.84	85.67	85.82	-
№6	ER	1	89	-16.33	34.67	34.72	+
	ARD	2	89	-14.55	33.11	33.24	+
№10	ER	1	102	-13.56	29.13	29.17	+
	ARD	2	102	-9.15	22.29	22.41	-
№11	ER	1	102	-57.47	116.95	116.99	+
	ARD	2	102	-45.05	94.09	94.21	-
№12	ER	1	102	-22.17	46.34	46.38	+
	ARD	2	102	-15.96	35.92	36.05	-
№13	ER	1	102	-66.23	134.46	134.50	-
	ARD	2	102	-66.04	136.08	136.20	-
№14	ER	1	102	-29.74	61.48	61.52	+
	ARD	2	102	-29.32	62.64	62.76	-
№15	ER	1	102	-26.91	55.82	55.86	+
	ARD	2	102	-21.94	47.88	48.00	-
№16	ER	1	102	-27.08	56.17	56.21	+
	ARD	2	102	-27.14	58.27	58.39	+
№17	ER	1	102	-42.05	86.09	86.13	+
	ARD	2	102	-32.67	69.34	69.46	-
№18	ER	1	102	-79.03	160.05	160.09	-
	SYM	3	102	-76.71	159.41	159.66	+
	ARD	6	102	-68.28	148.56	149.44	-
№19	ER	1	102	-9.84	21.69	21.73	+
	ARD	2	102	-9.65	23.30	23.42	+
№20	ER	1	102	-7.56	17.12	17.16	+
	ARD	2	102	-4.90	13.79	13.91	-
№21	ER	1	102	-110.47	222.95	222.99	-
	SYM	3	102	-107.89	221.79	222.03	-
	ARD	6	102	-107.32	226.65	227.53	-

Приложение 22.

Выбор модели для реконструкции предкового состояния признаков сигнала ухаживания. ER – “equal rates”, SYM – “symmetrical”, ARD – “all rates different”, k – число параметров в статистической модели, n – число наблюдений, log-likelihood – максимизированное значение функции правдоподобия модели, AIC – Akaike information criterion, AICc – Akaike information criterion corrected. Цветом выделена выбранная для реконструкции модель.

Признак	Модель	k	n	log-likelihood	AIC	AICc	Реконструировано значение признака у корня дерева (SL>0.65)?
№1	ER	1	85	-46.189	94.378	94.42619	+
	ARD	2	85	-39.2513	82.50264	82.64898	-
№2	ER	1	85	-87.5734	177.1468	177.195	+
	SYM	6	85	-81.6208	175.2415	176.3185	+
	ARD	12	85	-62.0373	148.0746	152.408	-
№3	ER	1	85	-121.404	244.8086	244.8568	+
	SYM	10	85	-97.0352	214.0704	217.0434	+
	ARD	20	85	-88.7502	217.5005	230.6255	-
№4	ER	1	85	-129.572	261.1432	261.1914	-
	SYM	10	85	-106.71	233.4202	236.3932	+
	ARD	20	85	-95.8932	231.7864	244.9114	-
№5	ER	1	85	-106.012	214.0248	214.073	+
	SYM	10	85	-86.5127	193.0254	195.9984	+
	ARD	20	85	-73.0009	186.0018	199.1268	-

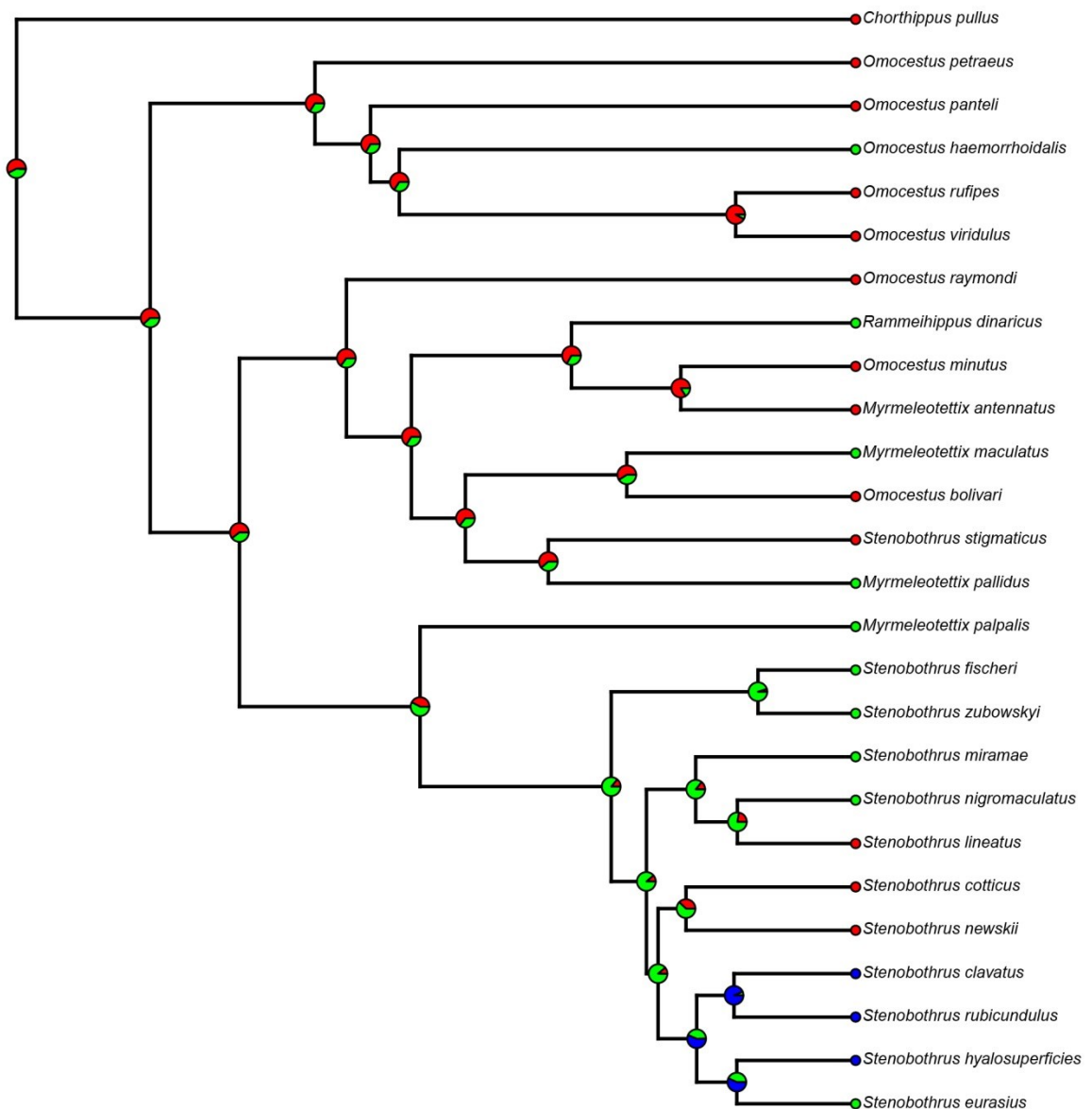
Приложение 23.

Параметризация сигнала ухаживания *Stenobothrini*

Species	c1	c2	c3	c4	c5	c6	c7	c8	c9	c10	c11
<i>Stenobothrus eurasius</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stenobothrus hyalosuperficies</i>	2	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Stenobothrus rubicundulus</i>	2	1	0	NA	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stenobothrus clavatus</i>	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Stenobothrus newskii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stenobothrus cotticus</i>	0	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stenobothrus lineatus</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenobothrus miramae</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Stenobothrus zubowskyi</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stenobothrus fischeri</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>	1	0	0	NA	0	0	1	1	1	0	0
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	0	0	0	NA	0	1	0	0	0	0	0
<i>Omocestus bolivari</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>	0	1	0	NA	0	0	1	1	1	1	0
<i>Omocestus minutus</i>	0	0	0	NA	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rammeihippus dinaricus</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Omocestus raymondi</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus viridulus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus rufipes</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	1	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus panteli</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Omocestus petraeus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chorthippus pullus</i>	0	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0

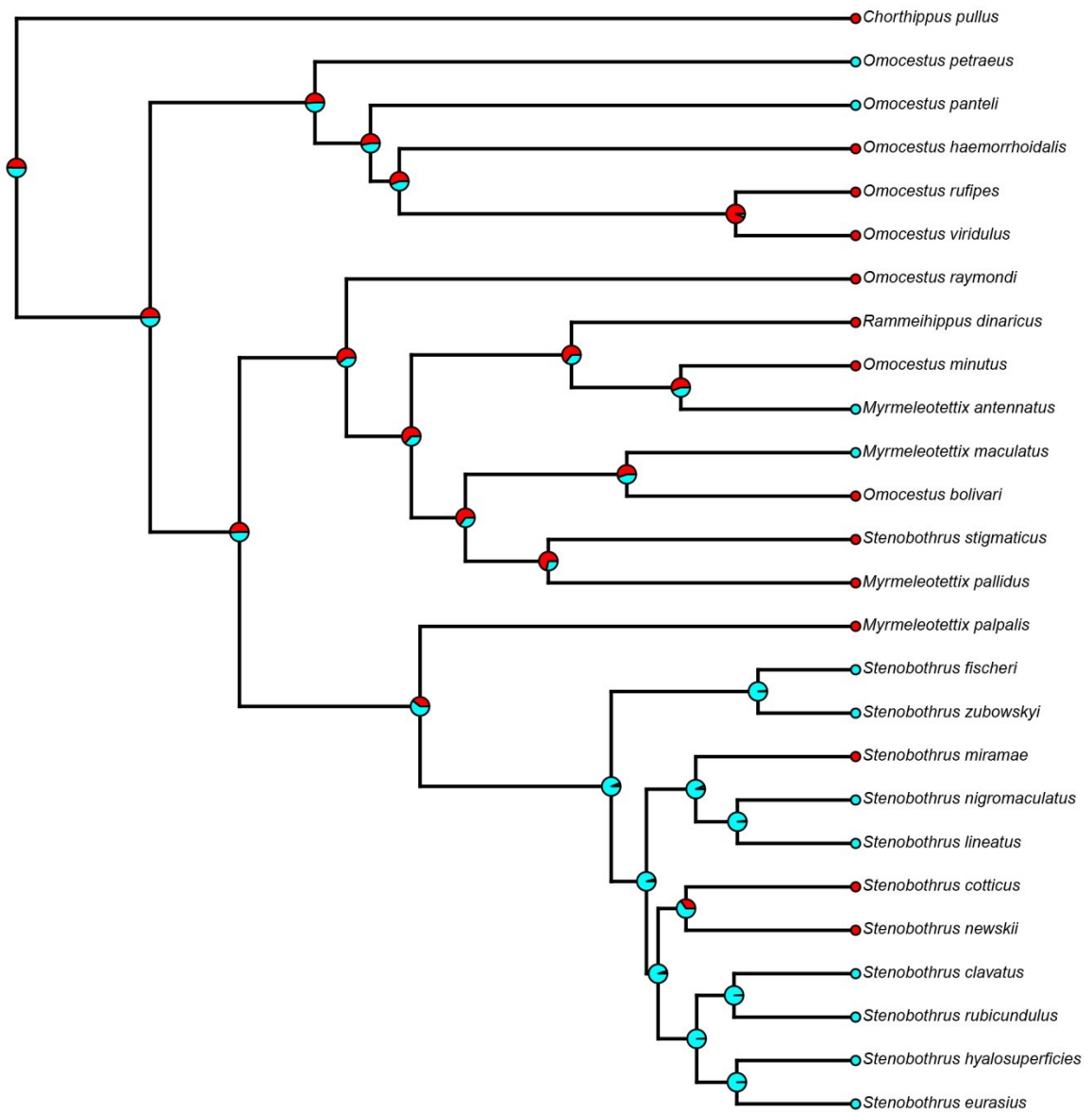
Приложение 24.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №1 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, зеленый – 1, синий – 2. Использована модель SYM.



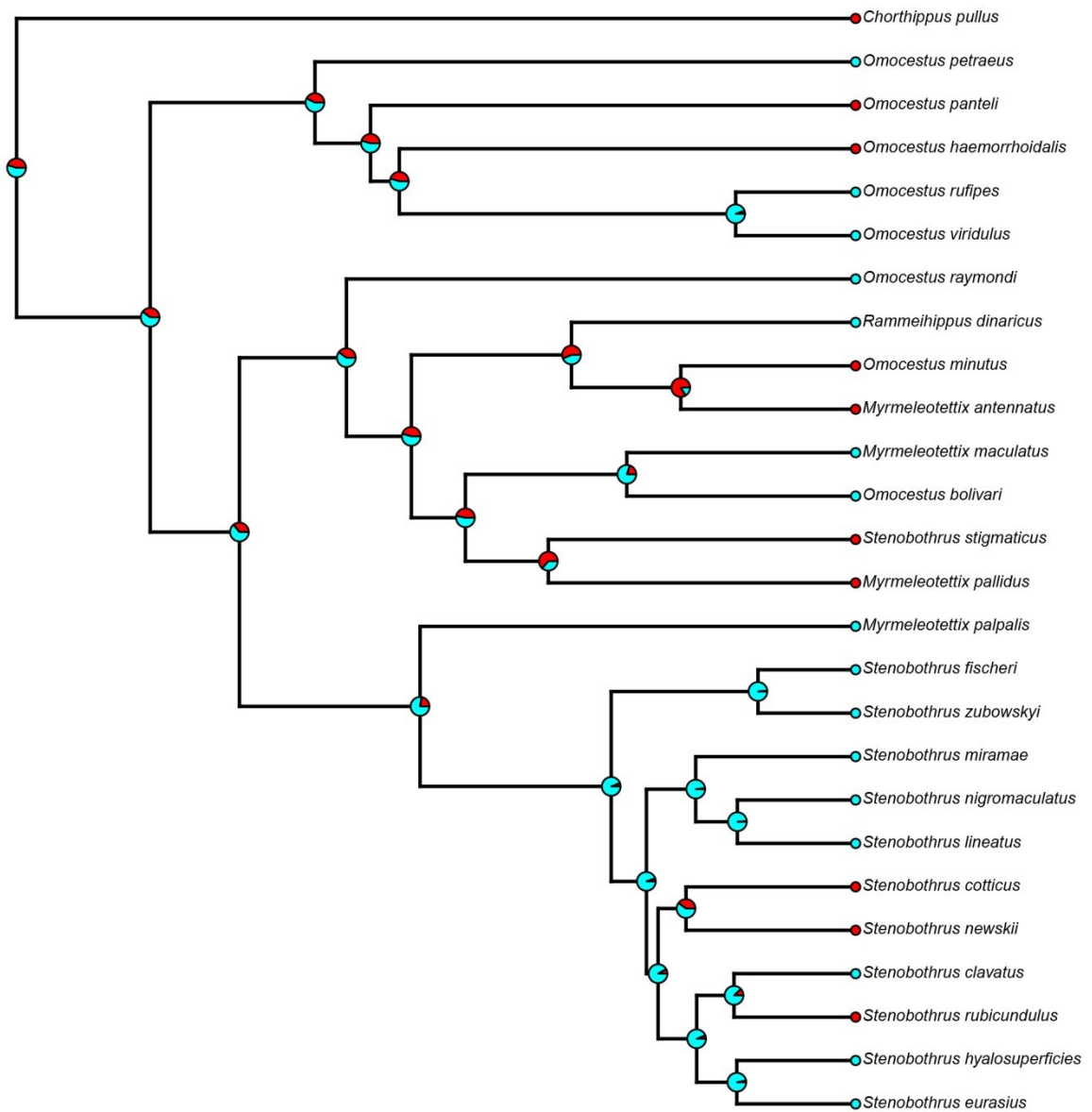
Приложение 25.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №2 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ARD.



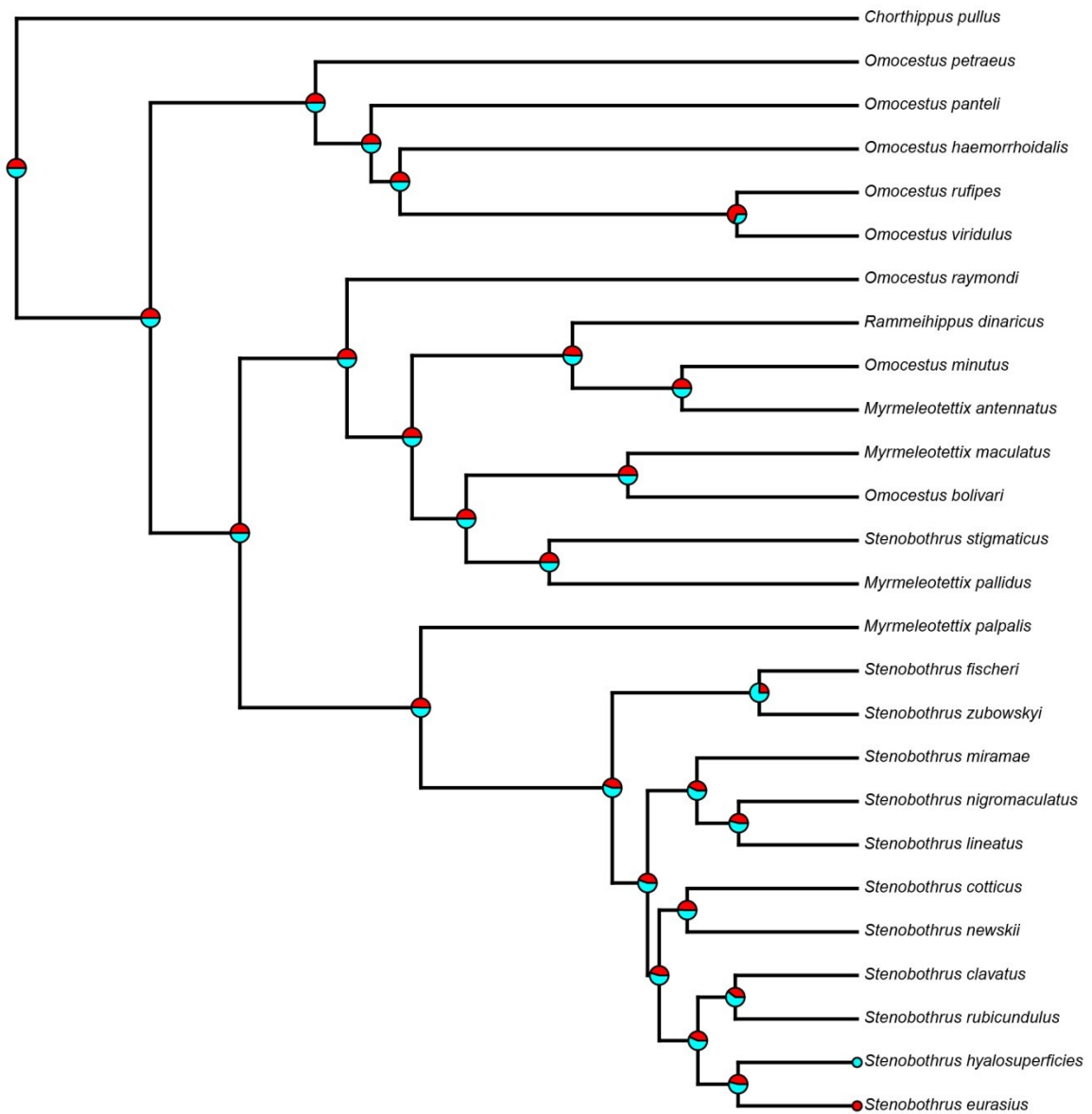
Приложение 26.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №3 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ER.



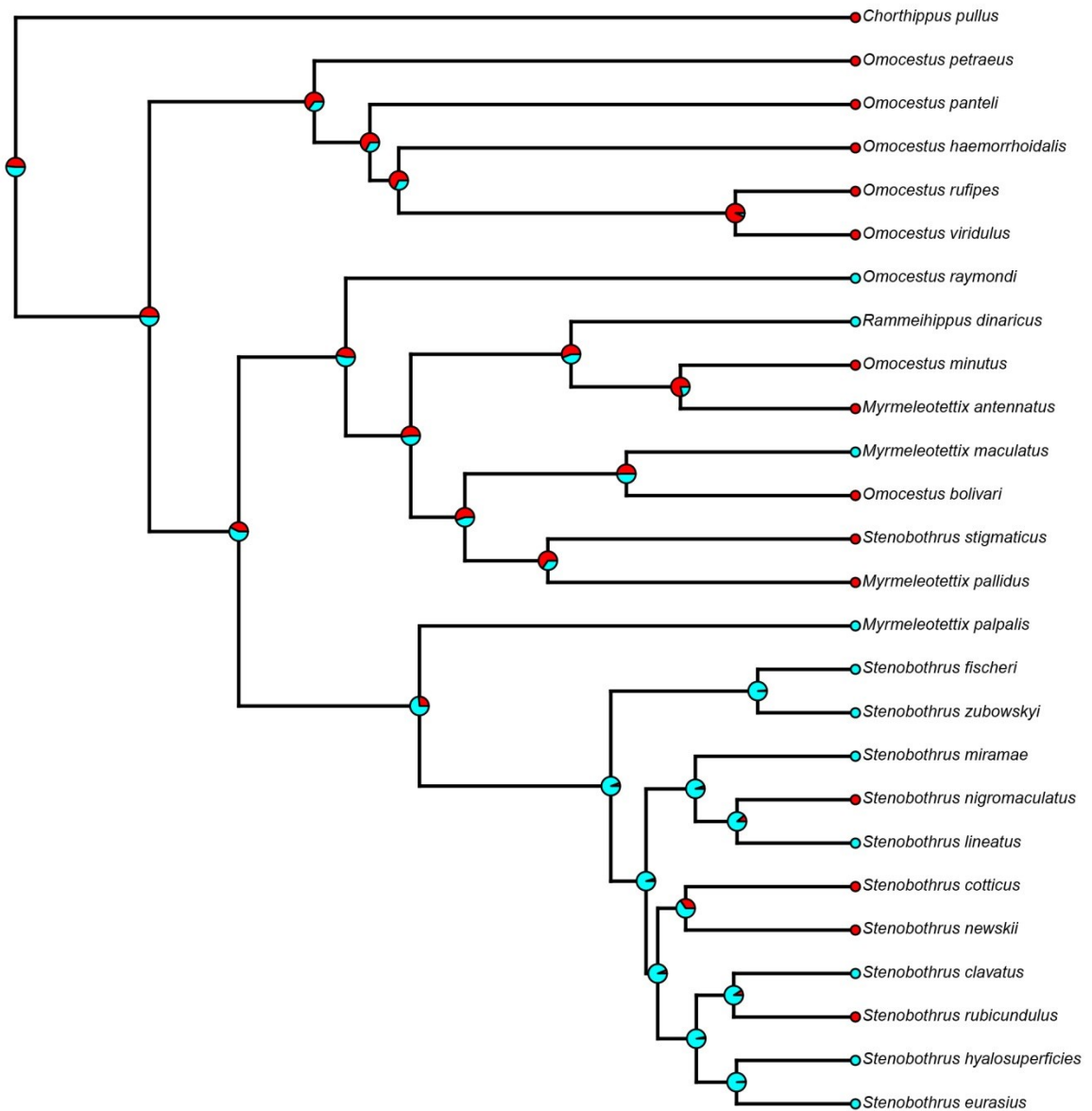
Приложение 27.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №4 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ER.



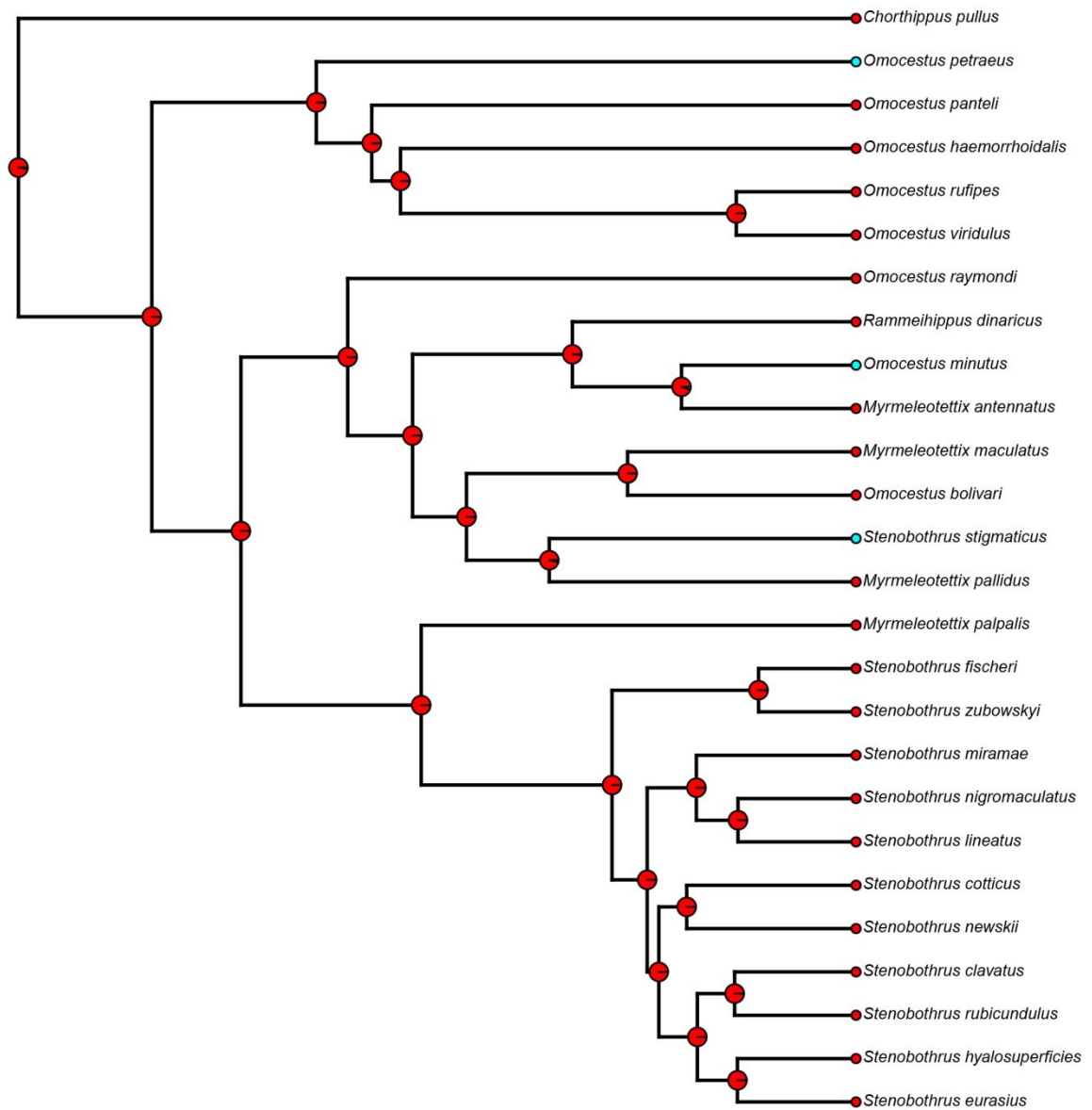
Приложение 28.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №5 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ARD.



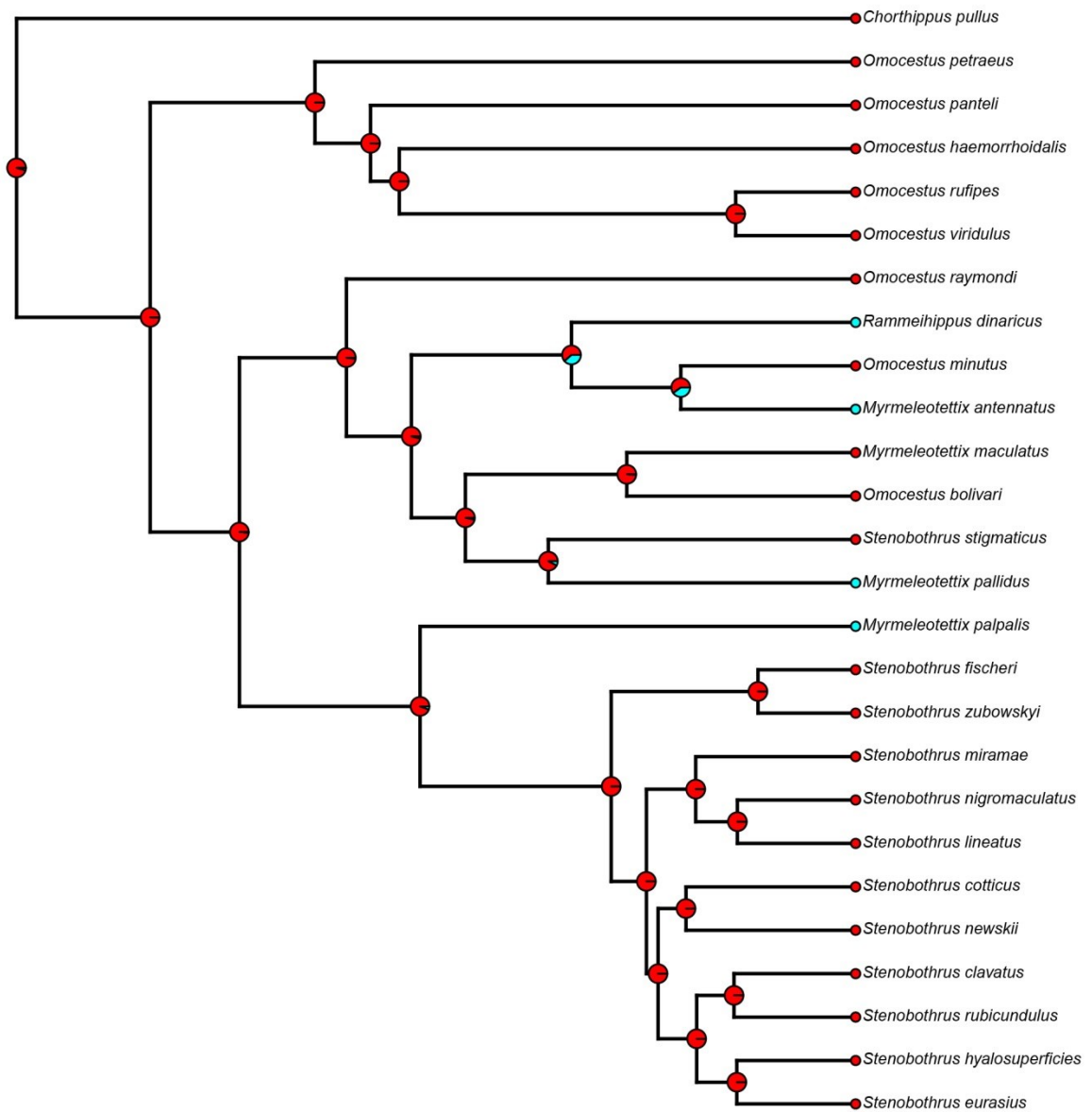
Приложение 29.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №6 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ARD.



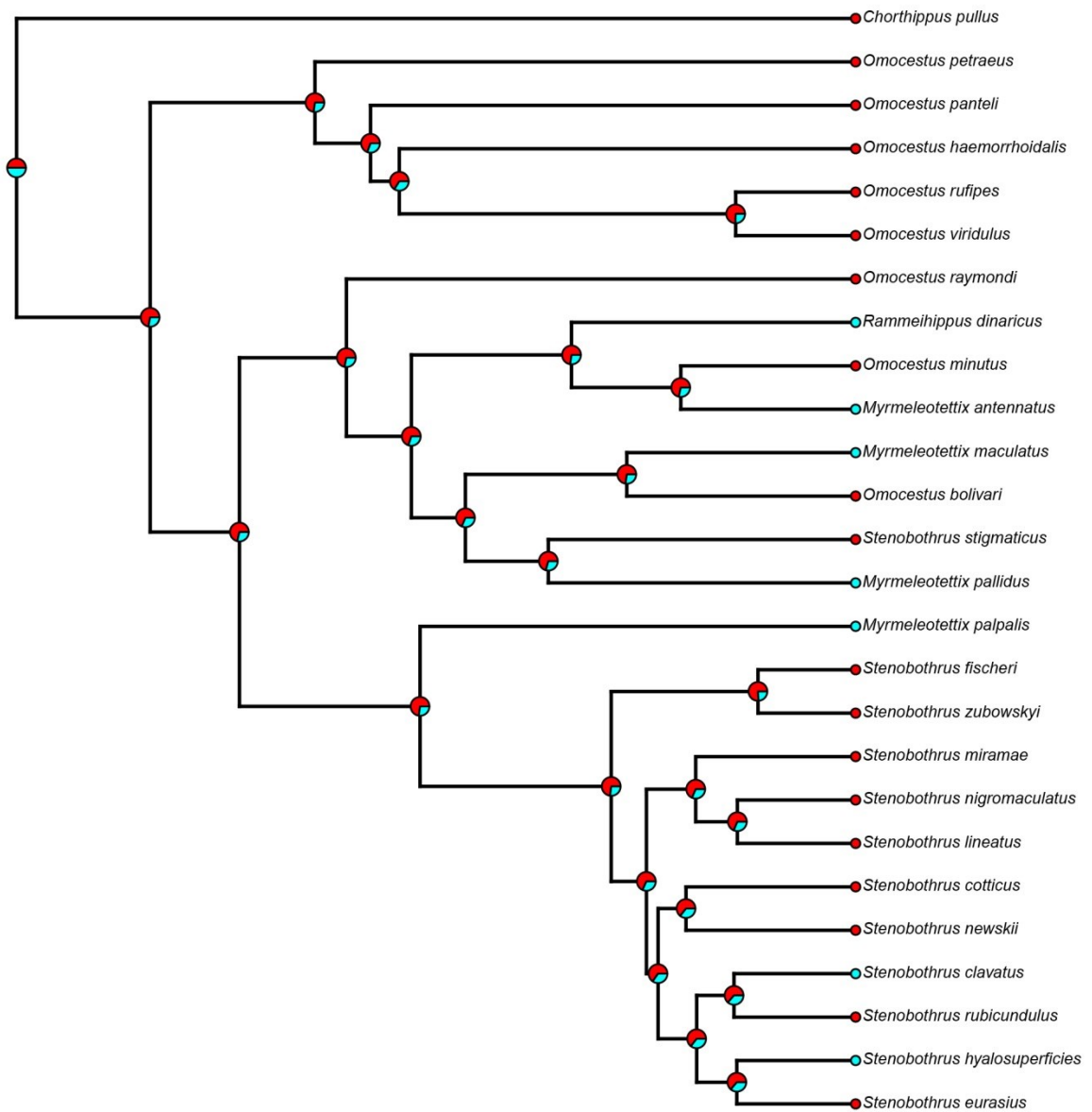
Приложение 30.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №7 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ER.



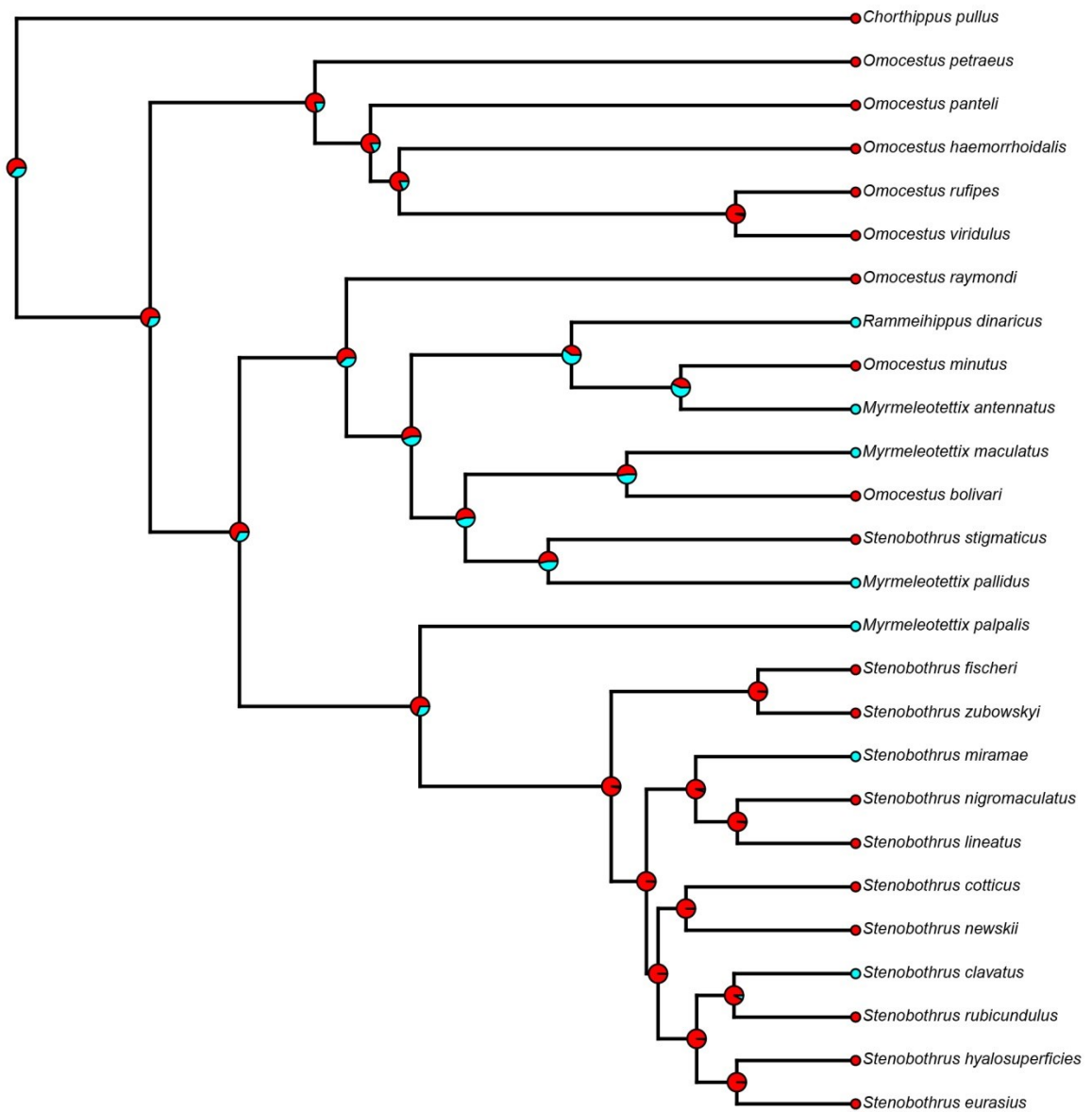
Приложение 31.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №8 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ARD.



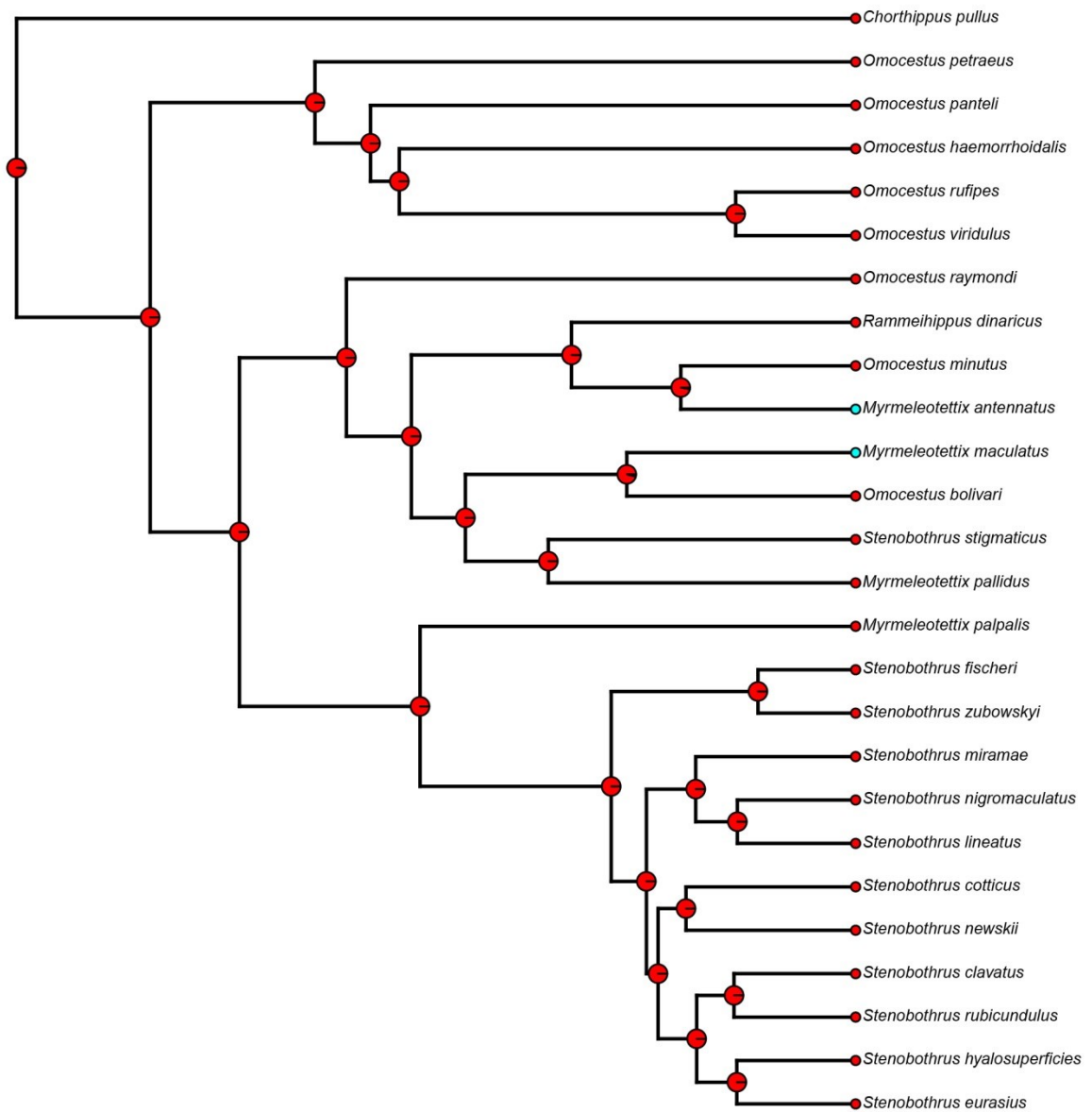
Приложение 32.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №9 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ER.



Приложение 33.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №10 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ER.



Приложение 34.

Результаты реконструкции предкового состояния признака №11 сигнала ухаживания *Stenobothrini*. Круговые диаграммы в узлах показывают вероятность для возможных предковых состояний признака (Таблица 9): красный – 0, голубой – 1. Использована модель ER.

