

УДК 575.8:591.58:595.727

АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ И ПОЛОВОЙ ОТБОР У ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (Insecta: Orthoptera)

©2005г. В.Ю.Веденина

*Институт проблем передачи информации РАН
127994 Москва. Б. Каретный пер., 19/3
e-mail: vedenin@iitp.ru*

Поступила в редакцию 15.11.2004г.

Сравнение призывных и прекопуляционных звуковых сигналов и стратегий поиска полового партнера у разных групп европейских прямокрылых показывает, что акустические сигналы кузнечиков (*Tettigonioidae*) служат для поиска конспецифических особей на расстоянии и эволюция акустических сигналов определяется в первую очередь особенностями акустической обстановки и одновременно поющими другими видами. Роль полового отбора в эволюции акустических сигналов кузнечиков существенно меньше, чем в эволюции других, неакустических сигналов, используемых при непосредственном контакте в процессе ухаживания. Акустические сигналы сверчковых (*Grylloidea*) задействованы в коммуникации как дальнего, так и ближнего действия. Акустический прекопуляционный сигнал наряду с другими компонентами ухаживания может предоставлять материал для полового отбора, но в целом эволюция акустических сигналов сверчковых определяется акустической средой. Звуковая коммуникация саранчовых подсемейства *Gomphocerinae* является в основном коммуникацией ближнего действия. Звуковые сигналы *Gomphocerinae* отличаются высокой вариабельностью и сложностью временной организации, а потому могут служить для оценки "качества" полового партнера. Эволюция акустических сигналов в этой группе определяется в большей степени половым отбором, чем акустическим фоном, а потому может идти быстрее, чем в других группах прямокрылых, и играть ключевую роль в видообразовании.

Большинство европейских прямокрылых насекомых, а именно почти все виды кузнечиковых (*Tettigonioidae*), многие виды сверчковых (*Grylloidea*) и саранчовых (*Acridoidea*) активно используют акустические сигналы в процессе поиска полового партнера. У многих прямокрылых звуковая коммуникация служит единственным известным средством сближения особей противоположного пола, находящихся на значительном расстоянии друг от друга (десятки метров). Многочисленные поведенческие и электрофизиологические исследования, проведенные за последние три десятилетия, показали, что для распознавания конспецифических сигналов большинство прямокрылых используют преимущественно амплитудно-временные параметры сигнала, такие, как длительность звуковых посылок, частота и длительность пульсов в посылке, соотношение интенсивности разных пульсов и т.д. (Жангиев, 1981; Попов, 1985; Helversen, Helversen, 1994; Gerhardt, Huber, 2002). Призывный сигнал (сигнал, издаваемый самцом для привлечения самки) должен обладать высокой помехоустойчивостью, т.е. содержать набор признаков, которые надежно детектируются на фоне шума и других одновременно поющих видов прямокрылых. Было показано, что симпатрические виды делят между собой так называемые акустические ниши: призывный сигнал каждого вида характеризуется комплексом акустических парамет-

ров, диапазоны вариабельности которого не перекрываются у одновременно поющих видов (Жангиев, 1981; Бухвалова, Жангиев, 1993; Бухвалова, 2003; Савицкий, 2004).

Роль звуковых сигналов в распознавании особей своего вида неоспорима. В то же время перед особями противоположного пола стоит задача не только распознать конспецифическую особь, но и оценить ее "качество" (Andersson, 1994). Проблема выбора лучшего партнера более остро встает перед самками (у кузнечиков бывают исключения, см. ниже), поскольку самцов, готовых копулировать в данный момент, оказывается больше, чем рецессивных самок. Относительная стабильность и малая внутривидовая изменчивость призывных сигналов прямокрылых дает самкам мало возможностей для выбора "лучшего" самца. Самка может оценивать качество самца на расстоянии лишь в том отношении, что при прочих равных условиях предпочитает громко и стабильно поющих самцов, и игнорирует больших или старых особей (Жангиев, 1981). Иная ситуация складывается, когда самец оказывается непосредственно рядом с самкой и начинает ухаживать. У разных видов прямокрылых ухаживание может включать в себя не только акустические, но и вибрационные, зрительные, химические и механические сигналы. Одни параметры такого полимодального сигнала могут быть бо-

лее стабильными и использоваться для распознавания особи своего вида, тогда как другие, отличающиеся большей вариабельностью, могут служить для оценки качества полового партнера. Вариабельный сигнал дает большую возможность самкам для выбора и самцам для соревнования, особенно при определенных стратегиях полового поведения, например, при "токах" (Kirckpatrick, Ryan, 1991). Результатом соревнований могут быть различия в репродуктивном успехе, если сигналы некоторых самцов окажутся более привлекательными для большинства самок, чем сигналы других самцов. Согласно одной из теорий полового отбора, теории "хороших генов" (Hamilton, Zuk, 1982; Zahavi, 1987), определенный признак может оказаться более привлекательным, потому что он является индикатором высококачественного самца, несущего хорошие гены. Например, звуковой сигнал, в котором один из элементов увеличен по длительности или интенсивности по сравнению с нормой, более привлекателен для самок. Одно из возможных объяснений этого феномена заключается в том, что такой сигнал требует больших энергетических затрат от самца, а потому свидетельствует о его высоком качестве (Stumpner, Helversen, 1994; Gerhardt, Huber, 2002; Vedenina, Helversen, 2003). Если звуковой сигнал сопровождается демонстрационными движениями разных частей тела, например, взмахами антенн или конечностей, то это также энергетически более дорого, а потому может служить индикатором сильного и здорового полового партнера (Vedenina, Helversen, 2003). С другой стороны, согласно теории Фишера ("run-away process"), большинство самок в популяции могут предпочитать определенный признак по другим причинам, например, потому что признак является "суперстимулом", и в этом случае этот признак будет очень быстро распространяться в последующих поколениях (Fisher, 1958).

Цель данной статьи - показать, что акустические сигналы у некоторых представителей Orthoptera могут быстро эволюционировать под действием полового отбора. У тех прямокрылых, у которых акустический компонент ухаживания доминирует, звуковые сигналы отличаются высокой вариабельностью и сложностью временной организации, а потому могут служить для оценки качества полового партнера. Такие сигналы быстро ди-вергируют под действием полового отбора и играют ключевую роль в процессе видообразования. У тех прямокрылых, которые в процессе ухаживания не издают акустических сигналов, или наряду с акустическими стимулами используют другие коммуникативные сигналы, материалом для полового отбора служат в основном неакустические компоненты ухаживания. У таких видов звуковые сигналы, используемые в первую очередь для распознавания своего вида, отличаются большей стабильностью и меньшим разнообразием, а их эволюция,

определяемая акустическим фоном, идет медленнее, чем эволюция других коммуникативных сигналов.

АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ В РАЗНЫХ ГРУППАХ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Способы звукоизлучения прямокрылых насекомых отличаются большим разнообразием. В частности, у них известны ударные, вибрационные и фрикционные механизмы. Наибольшей специализации достигают фрикционные звуковые органы, представляющие собой подвижно сочлененные склериты, один из которых имеет ряд зубчиков (*pars stridens*), а другой - острый кант или жилку (Жангиев, 1981; Попов, 1985). У кузнечиков, сверчков и медведок звук генерируется в результате трения одного надкрылья о другое: *pars stridens* расположен на внутренней поверхности одного из надкрылий, а острый кант - на наружной поверхности другого надкрылья (рис. 1, а). У саранчовых во время стридуляции задние ноги трутся о жилку надкрылий (рис. 2, я), причем *pars stridens* располагается либо на внутренней стороне задних бедер (п/сем. Gomphocerinae), либо на надкрыльях (п/сем. Oedipodinae).

Кузнечики (Tettigonioidea) обладают относительно большой дальностью акустической коммуникации: призывный сигнал может восприниматься с расстояния до 40 м. Многие виды кузнечиков издают сигналы, сидя на деревьях и кустарниках, что создает благоприятные условия для распространения звука (Жангиев, 1981). Разные виды издают сигнал только при сведении надкрылий (рис. 1, в), только при их разведении (рис. 1, б), либо в обоих случаях (рис. 1, г, д). Часто надкрылья сводятся не плавно, а ступенчато, в результате чего отдельные щелчки (производимые в результате удара одного зубчика *pars stridens* об острый кант или жилку) группируются в пульсы и меняются по амплитуде (рис. 1, г, д). Таким образом, в призывных сигналах большинства видов кузнечиков можно различить не более двух элементов (генерируемых в результате сведения и разведения надкрылий), отличающихся по амплитуде, длительности и частоте повторения щелчков. В сигналах некоторых видов число различных элементов может быть больше за счет более сложного паттерна движения надкрылий (рис. 1, д). Но если только два элемента комбинируются различным образом и пульсы группируются в серии, а серии - во фразы, в таких сигналах уже можно выделить несколько уровней ритмической организации, что свидетельствует об относительной сложности звуковых сигналов (Жангиев, 1981; Heller, 1988; Ragge, Reynolds, 1998; Korsunovskaya et al., 2002).

Рецептивные самки локализируют поющего самца и идут к нему, а самки *Phaneropteridae* и *Ephippi-*

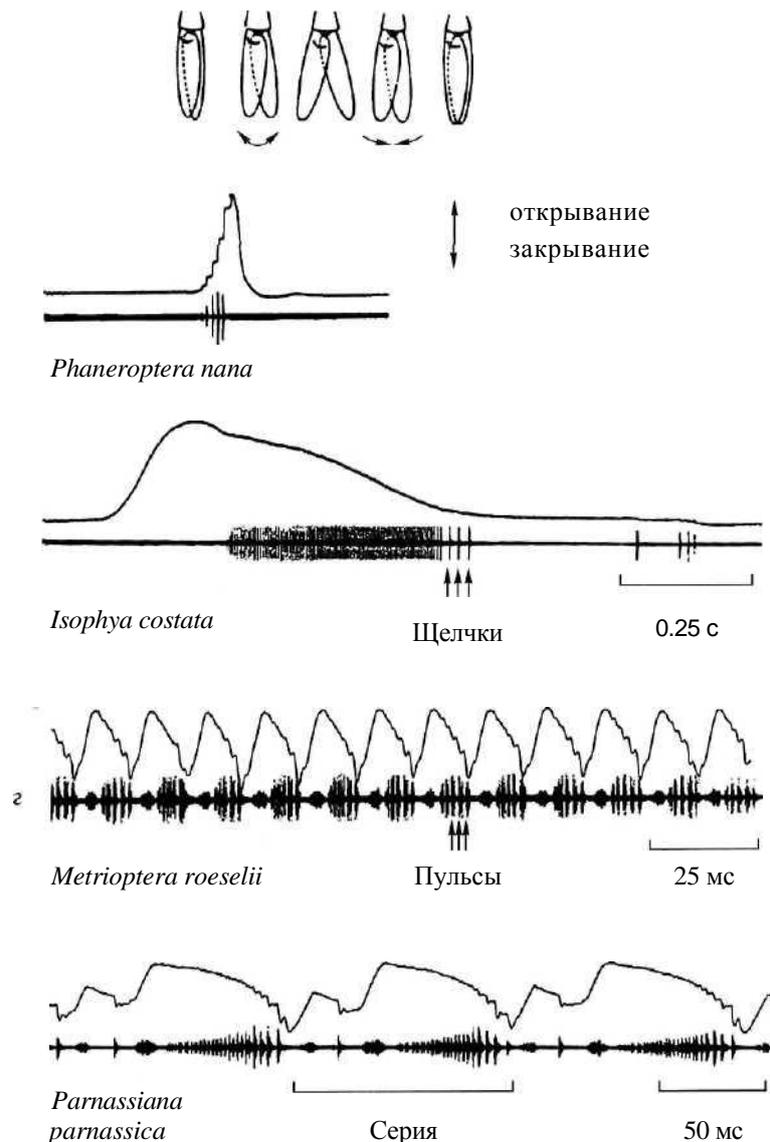


Рис. 1. Акустическая сигнализация Tettigonioidae: а - схема движений надкрылий Tettigonioidae во время стридуляции (из: Gerhardt, Huber, 2002); б-д - призывные сигналы некоторых европейских видов Tettigonioidae (из: Heller, 1988). Для каждого вида показаны запись стридуляционных движений одного надкрылья (верхняя линия) и осциллограмма звукового сигнала (нижняя линия). Отклонение вверх соответствует открыванию надкрылий, отклонение вниз - закрыванию. Термины, используемые для описания сигналов, приведены на двух записях (в, г). Для записей (б, в) отметка времени одинакова.

gerinae издают ответные сигналы, в результате чего особи обоего пола могут демонстрировать фо-нотаксис. Когда самец оказывается рядом с самкой, он прекращает петь. Самец и самка ощупывают друг друга антеннами, и во время этого процесса происходит не только опознавание кон-специфической особи, но и оценка размеров партнера (Gwynne, 2001). У видов, активных в дневное время, для опознавания может использоваться и зрение. Во время непродолжительной копуляции самец передает самке наружный сперматофор, прикрепляя его к концу ее брюшка, который поедается самкой после копуляции. У кузнечиков сперматофор окружен сперматофилаксом - объе-

мистой клейкой массой, которая содержит много питательных веществ (Болдырев, 1915). У некоторых видов сперматофоры достигают очень больших размеров (до 30-40% от массы тела насекомого). На продукцию подобного сперматофора самец тратит несколько дней, поэтому самцы не могут часто копулировать. Иногда частота копуляций среди самцов может быть даже ниже, чем среди самок, и так называемое операционное соотношение полов (operational sex ratio) сдвинуто в сторону самок (Emlen, Oring, 1977; Gwynne, Simmons, 1990). Было показано, что самки предпочитают самцов с наибольшим сперматофором (Gwynne, 1984). Величина сперматофора может служить индикато-

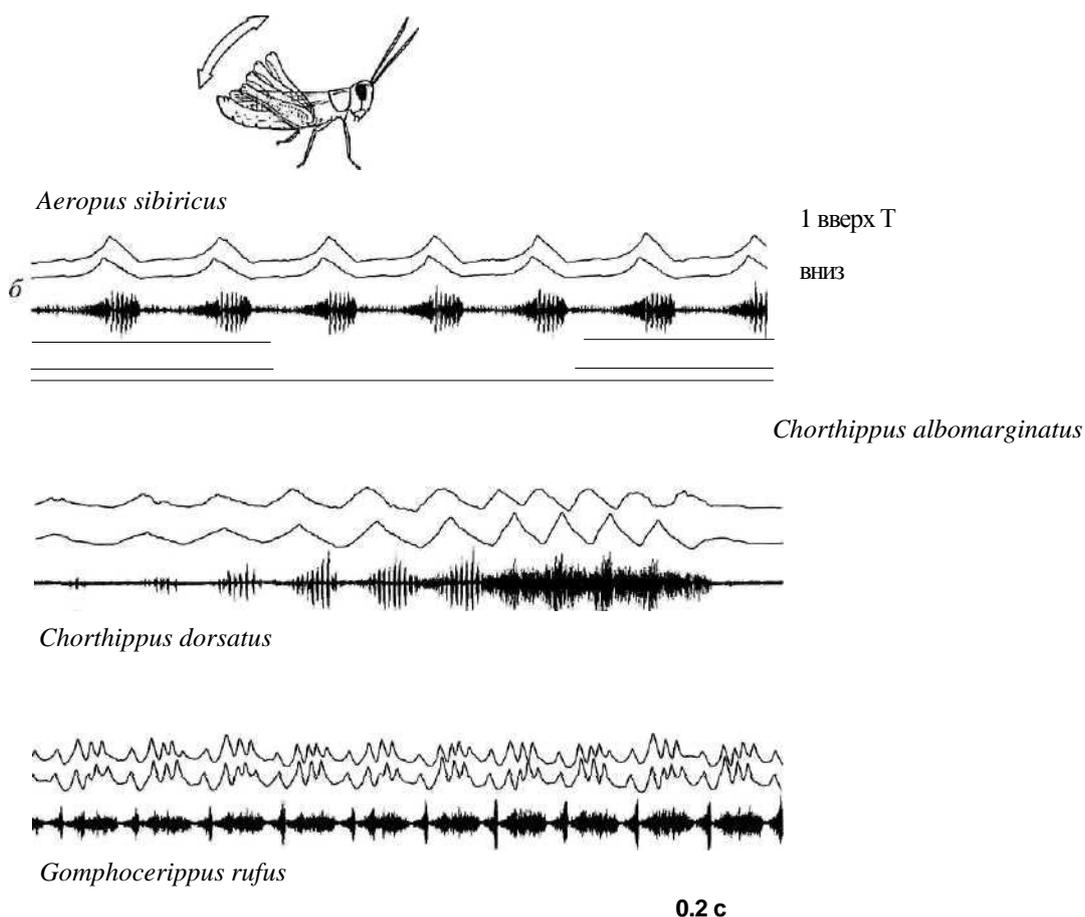


Рис. 2. Акустическая сигнализация Acridoidea: *a* - схема движений задних ног Acridoidea во время стридуляции (из: Hel-versen, Helversen, 1994); *б-д* — призывные сигналы четырех европейских видов Gomphocennae. Для каждого вида показаны записи стридуляционных движений задних ног (верхняя и средняя линии) и осциллограмма звукового сигнала (нижняя линия). Для всех записей отметка времени одинакова.

ром качества самца и таким образом оказывается под действием полового отбора.

У многих видов кузнечиков выявлено специфическое строение генитального аппарата (Harz, 1969; Willemse, 1985). Многообразные формы и выросты половых придатков самца используются как для закрепления во время копуляции, так и для введения сперматофора. Однако, согласно теории Эберхарда (Eberhard, 1985), одной из важнейших функций гениталий самцов является механическая стимуляция самки. Такую стимуляцию можно считать элементом ухаживания. Хеллером было проведено сравнение акустических сигналов и гениталий у аллопатрических близкородственных видов различных родов Tettigoniidae (Heller, 1990, 2004). Он показал, что призывные сигналы аллопатрических видов кузнечиков достаточно похожи, тогда как генитальные аппараты сильно различаются. Даже в тех случаях, когда сигналы сложны как, на-

пример, у разных видов *Parnassiana* (рис. 1, д) (Heller, 1988), они тем не менее сходны. Сходство призывных сигналов у аллопатрических видов неудивительно, но как объяснить различие в строении генитального аппарата? Хеллер дает следующее объяснение: половой отбор действует сильнее на сигнал, используемый в непосредственной близости от самки, чем на дистантный сигнал. Поэтому генитальный аппарат кузнечиков как средство механической сигнализации и стимуляции самки при отсутствии акустических стимулов на близком расстоянии дивергирует быстрее, чем призывный звуковой сигнал.

Таким образом, у кузнечиков звуковые сигналы используются для поиска конспецифического полового партнера на расстоянии. В силу строения и особенностей работы звукового аппарата, сигналы могут быть достаточно сложны по временной структуре. Однако роль полового отбора в эволю-

ции акустических сигналов этой группы прямокрылых, по-видимому, меньше, чем в эволюции других коммуникативных сигналов, которые используются при непосредственном контакте самца и самки, таких, как генитальный аппарат или сперматофор.

Сверчковые (Grylloidea), использующие звуковую коммуникацию, отличаются от кузнечиков в стратегии поиска полового партнера и ухода за ним. У сверчков (*Gryllidae*) дальность коммуникации меньше, чем у кузнечиков (до 10 м) (Жантеев, 1981; Попов, 1985). Это отчасти можно объяснить тем, что сверчки (за исключением стеблевых сверчков *Oecanthinae*) поют у поверхности земли, где велико отражение и поглощение звуковых волн растительностью и почвой. Многие виды сверчков имеют собственные укрытия или норки, и самец, издающий призывный сигнал, часто сидит у входа в норку в небольшой впадине, что способствует повышению интенсивности сигнала. Медведки (*Gryllotalpidae*) поют под землей, сидя в вырытых ими специальных камерах, а выходы камер выполняют функцию рупора, в результате чего существенно повышается интенсивность и направленность сигнала. Медведки обладают большой дальностью коммуникации (до 100 м) (Жантеев, 1981; Жантеев и др., 2003).

Призывные сигналы сверчковых существенно проще по амплитудно-временной структуре, чем сигналы кузнечиков. Звук генерируется всегда в результате сдвигания надкрылий, причем этот сдвиг происходит плавно. В пульсах не бывает группирования щелчков в пачки. Пульсы имеют синусоидальное заполнение, и поэтому частотные спектры призывных сигналов сверчковых линейчатые, т.е. лежат в узком частотном диапазоне, в отличие от сигналов большинства кузнечиков и саранчовых, чьи сигналы имеют широкополосные частотные спектры. Таким образом, звуковые сигналы разных видов сверчковых могут отличаться не только по временным, но и по частотным характеристикам (Eisner, Popov, 1978; Жантеев, 1981). В призывных сигналах сверчков можно выделить до трех уровней ритмической организации, а в сигналах медведок - не более двух, поскольку их сигналы представляют собой трели из повторяющихся с одинаковой частотой пульсов или серии пульсов (Жантеев, Корсуновская, 1973; Жантеев и др., 2003).

Самки сверчковых часто летят к поющим самцам, но последние метры в основном преодолеваются по земле. В процессе ухода за самцами издаются акустические, так называемые прекопуляционные сигналы, которые существенно отличаются от призывной песни не только по временным, но и по частотным параметрам. Прекопуляционный сигнал тише призывного, и в его частотном спектре присутствуют высокочастотные компоненты. В

прекопуляционном сигнале сверчков высокоамплитудные пульсы чередуются с низкоамплитудными, за счет чего его временная структура сложнее, чем структура призывного сигнала. У медведок структура обоих типов сигналов достаточно проста (Жантеев, 1981; Попов, 1985; Жантеев и др., 2003). Самец, издающий прекопуляционный сигнал, пятится задом к самке, которая для успешной копуляции должна заползти к нему на спину. Было показано, что именно конспецифический сигнал необходим для запуска стереотипных действий самки, приводящих к успешной передаче сперматофора, а при изменении временной структуры модельного сигнала процент успешных копуляций достоверно снижается (Balakrishnan, Pollack, 1996).

Анализ сложного поведения ухода за самками различных видов свидетельствует о наличии большого количества факторов, по которым может проводиться оценка качества полового партнера. Так, у стеблевых сверчков (*Oecanthinae*) самка, находясь на спине у самца, поедает секрет, выделяемый его метанотальными железами, и в это время происходит копуляция (Brown, 1999). Таким образом, самки стеблевых сверчков, подобно самкам многих видов кузнечиков, поедающих питательный сперматофор, получают определенную выгоду от копуляций, и это служит одним из привлекающих факторов в процессе ухода за самками. Характерной особенностью поведения многих сверчков и медведок является защита своей территории, а также норки или убежища. В результате драки хозяина территории с пришельцем чаще всего побеждает хозяин территории, хотя в целом исход драки зависит от размеров и степени агрессивности дерущихся самцов. Было показано, что самка спаривается с победившим самцом, и основная причина такого выбора заключается в том, что проигравшие самцы не ухаживают в присутствии победителя. Таким образом, не качество самого сигнала ухода за самками (Burk, 1983). Кроме того, предпочтительны те самцы, которые обладают норкой или убежищем, так как норки часто используются самками для откладки яиц (Alexander, 1961).

Таким образом, у разных видов сверчков выбор самки и успешная копуляция могут зависеть от многих сигналов ближнего действия, к которым относятся не только акустический сигнал, но и исход драки самцов, наличие убежища и "брачные подарки". Оценка качества полового партнера может проводиться по целому комплексу неакустических признаков. Звуковой прекопуляционный сигнал также может служить для этой цели, в особенности у сверчков, у которых он сложнее и отличается большей вариабельностью, чем призывный сигнал. Однако тот факт, что в силу особенностей территориального поведения самка слышит сигнал лишь одного ухаживающего самца, свидетельствует об отсутствии возможности одновременно-

го сравнения сигналов разных самцов. Это дает основание предполагать незначительную роль полового отбора в эволюции акустических сигналов сверчковых.

Саранчовые (Acridoidea), активно использующие звуковую коммуникацию в половом поведении, относятся в основном к двум п/семействам: Gomphocerinae и Oedipodinae. Для Gomphocerinae показана наименьшая дальность акустической связи: 1-3 м (Haskell, 1958; Lang, 2000). Представители Gomphocerinae стридулируют, сидя на земле или травянистых растениях, в основном злаках. В этом случае большой помехой для распространения звука являются высокое отражение и поглощение звуковых волн растительностью и почвой. В отличие от сверчковых, перед которыми стоит та же проблема, саранчовые не используют внешних конструкций для усиления интенсивности и направленности сигнала. Кроме того, сами по себе призывные сигналы Gomphocerinae отличаются более низкой интенсивностью звука, чем сигналы сверчков, и представляют собой шумовые послышки (Веденина, Жантиев, 1990; Meyer, Eisner, 1996). Представители Oedipodinae издают звуковые сигналы во время полета (Бенедиктов, 1998; Савицкий, 2004). Такие сигналы могут обладать большой дальностью связи, однако этот вопрос специально не исследовался. Для Oedipodinae характерны демонстрационные полеты, когда звуковой сигнал, продуцируемый в результате биения крыльев, сочетается с видоспецифической сигнальной окраской крыльев и, кроме того, характерным способом полета - планированием, пикированием или короткими взлетами и посадками на одном месте (Савицкий, 2004).

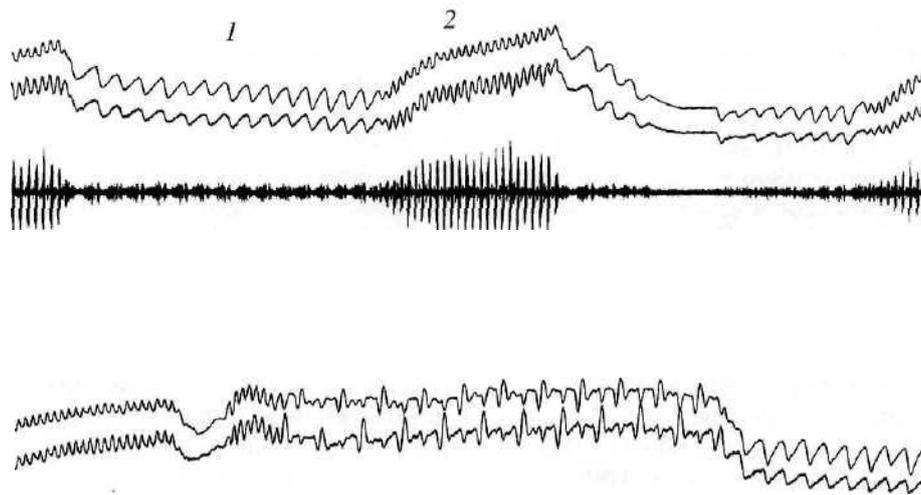
Звуковые сигналы Oedipodinae, производимые во время полета, достаточно просты по временной структуре. То же самое можно отметить и для сигналов, издаваемых Oedipodinae в процессе стридуляции. Напротив, сигналы Gomphocerinae могут достигать большой сложности по амплитудно-временным параметрам (Bukhvalova, Vedenina, 1998; Vedenina, Bukhvalova, 2001; Ragge, Reynolds, 1998; Бенедиктов, 1998; Бухвалова, 2003; Савицкий, 2004). У большинства исследованных видов ноги движутся с определенным фазовым сдвигом, который может меняться в процессе стридуляции, и, кроме того, сам паттерн движения ног может быть различен (Eisner, 1974). Такое использование двух звуковых аппаратов позволяет саранчовым чрезвычайно усложнять временной паттерн сигнала. Если ноги двигаются в противофазе, частота пульсов может удваиваться (рис. 2, в). Если в начале звуковой послышки ноги работают в фазе, а потом начинают двигаться в противофазе, может исчезать расчлененность серий на пульсы (рис. 2, з, д) и границы между сериями могут смазываться (рис. 2, е). Надо отметить, что замазывание границ между сериями или пульсами часто встречается в сигналах саранчовых.

Фазовый сдвиг в движениях ног у разных особей одного вида может отличаться (Hel-versen, Helversen, 1994; Савицкий, 2002), в результате чего повышается внутривидовая вариабельность сигналов.

Рецептивные самки большинства видов Gomphocerinae отвечают акустически, слыша призывный сигнал самца. Самец и самка идут друг к другу, поочередно издавая звуковые сигналы. Оказавшись рядом с самкой, самец продолжает издавать звуковой сигнал, причем у одних видов ухаживание заключается в повторении призывного сигнала, тогда как у других видов сигнал ухаживания в меньшей или большей степени отличается от призывного сигнала по временной структуре, интенсивности и длительности. В этих случаях в сигналах ухаживания можно выделить больше различных элементов, чем в призывных сигналах. Отчасти это может быть связано с особенностями работы звукового аппарата. В зависимости от положения бедра разные части стридуляционного файла могут быть задействованы в генерации звука. Например, у *Chorthippus albomarginatus* задние бедра, ориентированные почти горизонтально, колеблются с одной частотой, затем поднятые на угол около 45° колеблются с другой частотой и при ориентации почти вертикально производят третий рисунок движений (рис. 3). Такого сложного использования фрикционного аппарата не обнаружено в других группах прямокрылых. В сигнале *Ch. oschei* можно выделить до шести различных элементов, повторяющихся в характерном порядке (рис. 4). Во время ухаживания самцы некоторых видов Gomphocerinae (виды рода *Stenobothrus*, *Chorthippus albomarginatus-группы*, *Ch. albicornis*) производят высокоамплитудные движения задними ногами почти без звукопродукции (рис. 4), и такие движения, возможно, являются дополнительным зрительным сигналом для самки (Helversen, 1986; Vedenina, Helversen, 2003).

В силу высокой плотности популяции у саранчовых, в отличие от сверчков, несколько самцов могут одновременно ухаживать за одной или несколькими самками, сидящими рядом. Таким образом, имеются все условия для одновременного сравнения ухаживающих самцов. Самцы некоторых видов саранчовых могут ухаживать за одной самкой длительное время (1-2 ч), периодически прерывая пение и делая попытки копулировать. Для копуляции самец залезает на самку, и если она не готова копулировать, она поднимает конец брюшка так, что самец не может прикрепиться к нему, или поднимает задние ноги и отталкивает самца. При этом самка может не уходить и оставаться на месте, что позволяет самцу продолжить ухаживание. Было показано, что длительный сигнал ухаживания может влиять на гормональный фон самки, ускоряя наступление рецептивной фазы (Riede, 1983). В условиях высокой плотности

ВЕДЕНИНА



..... 1

0.2 с

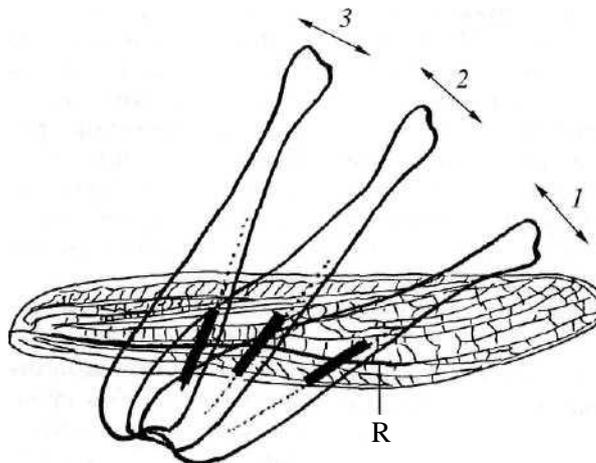


Рис. 3. Фрагмент сигнала ухаживания *Chorthippus albomarginatus* и положения заднего бедра при генерации сигнала: *a* - три элемента сигнала ухаживания *Ch. albomarginatus* (Gomphocerinae). Стрелки показывают продолжение сигнала. Верхняя и средняя линии - записи стридуляционных движений задних ног, нижняя линия - осциллограмма звукового сигнала. 1, 2 и 3 - разные элементы сигнала; *b* - среднее положение бедра *Ch. albomarginatus* во время генерации трех элементов сигнала ухаживания. Во время генерации элементов 1, 2 и 3 задействованы разные зубчики *pars stridens* (помечены черными линиями), расположенные на внутренней стороне бедра. R - радиальная жилка надкрылья, о которую задевают зубчики.

популяции особи противоположного пола часто встречаются случайно (Kriegbaum, 1989; Kriegbaum, Helversen, 1992). Когда самец оказывается рядом с самкой, он ощупывает ее антеннами и в случае конспецифической особи начинает ухаживать. Таким образом, звуковая коммуникация Gomphocerinae в целом является коммуникацией наиболее близкого действия среди всех представителей поющих прямокрылых.

Итак, по каким параметрам может оценивать самка Gomphocerinae качество самца? В отличие от

кузнечиков и сверчков, оплодотворение саранчовых происходит без передачи наружного сперматофора. При этом самка не получает таких питательных веществ, которые получает самка кузнечика при поедании сперматофиакса или самка стеблевого сверчка при поедании секрета метано-тальных желез. У самцов саранчовых отсутствуют территориальное поведение и драки, и, в отличие от сверчков, они не имеют убежищ и нор. Остается акустический и, возможно, зрительный компоненты ухаживания, по которым может проводиться

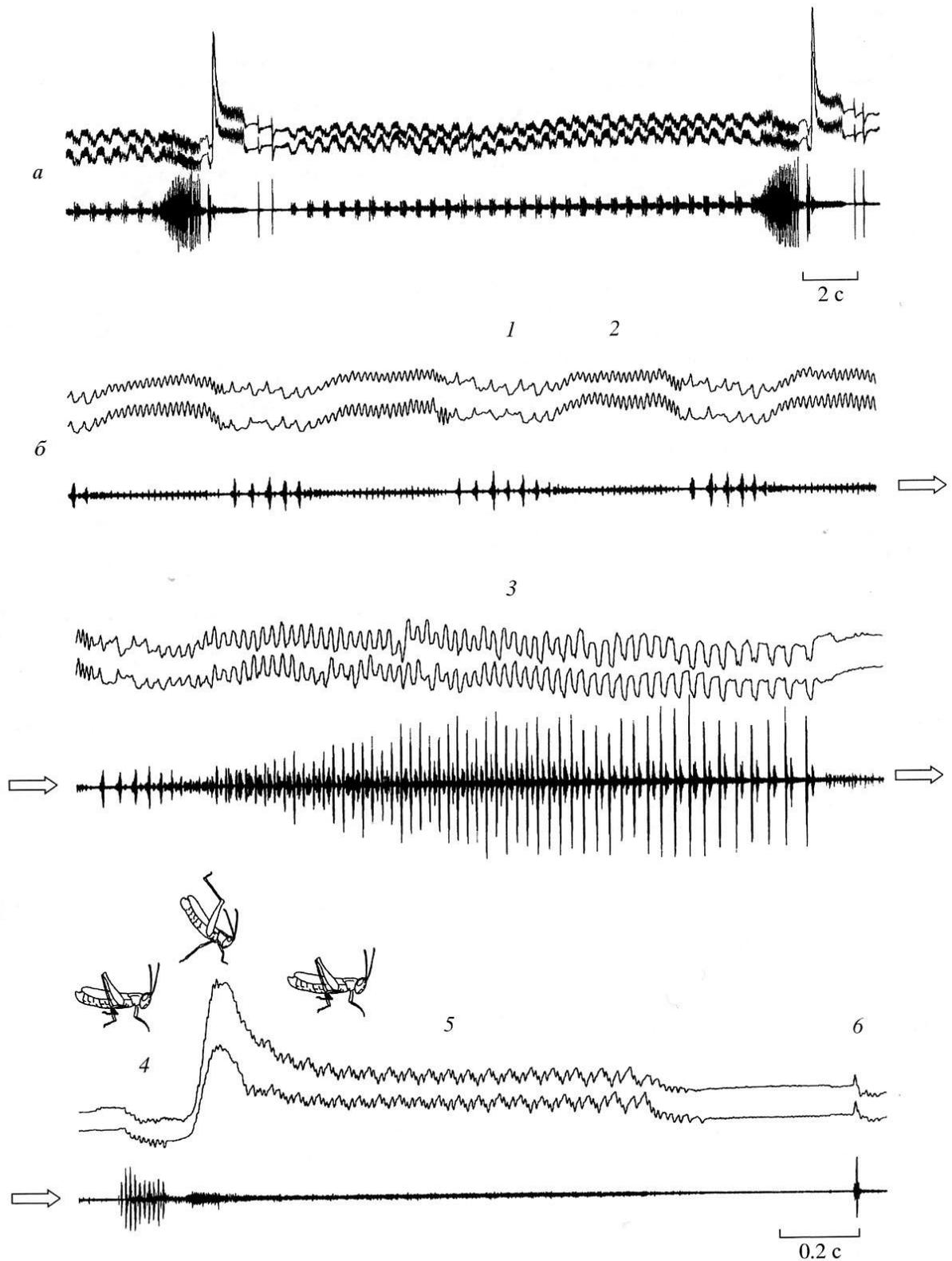


Рис. 4. Записи сигнала ухаживания *Chorthippus oschei* (Gomphocerinae) при разных (а, б) скоростях развертки. Верхняя и средняя линии – записи стридуляционных движений задних ног, нижняя линия – осциллограмма звукового сигнала; б – стрелки показывают продолжение сигнала. Цифрами отмечены шесть разных элементов сигнала, в начале 5-го элемента самец поднимает конец брюшка и производит характерный взмах ногами.

окончательный выбор полового партнера. Особенности строения и работы звукового аппарата Gomphocerinae позволяют не только усложнять временную структуру сигнала, но и достигать высокой внутривидовой изменчивости. Эта изменчивость сигнала, которая заключается в различиях тонкой амплитудной модуляции, имеет значение при коммуникации на близком расстоянии. На большом расстоянии такие детали малосущественны, так как они "размываются" в результате отражений и поглощений звуковых волн (Lang, 2000). Характерные для Gomphocerinae скопления самцов одного вида, одновременно ухаживающих за самками (которые можно назвать токами), предоставляют большую возможность для сравнения и оценки качества полового партнера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все вышесказанное позволяет заключить, что эволюция акустических сигналов Gomphocerinae может быть обусловлена половым отбором существенно в большей степени, чем акустическим фоном. Звуковая коммуникация Gomphocerinae является коммуникацией наиболее близкого действия среди всех известных поющих Orthoptera, а временная организация сигналов ухаживания достигает максимальной сложности. Напротив, эволюция акустических сигналов Tettigonioidae, используемых только в коммуникации дальнего действия, определяется в первую очередь особенностями акустического фона, а именно давлением других одновременно поющих видов прямокрылых и факторами распространения звука в среде. Grylloidea возможно занимают промежуточное положение: акустический прекопуляционный сигнал наряду с другими многочисленными компонентами ухаживания может предоставлять материал для полового отбора, но в целом эволюция акустических сигналов сверчков определяется акустической средой.

Автор выражает признательность К.-Г. Хелле-ру (Германия, Магдебург), О.С. Корсуновской и В.Ю. Савицкому (МГУ, кафедра энтомологии), А.К. Панютину и Е.И. Родионовой (ИППИ РАН), Н.С. Мюге (ИБР РАН) за ценные советы в процессе подготовки статьи, а также рецензенту за полезные и конструктивные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенедиктов А.А., 1998. К систематике палеарктических представителей саранчовых трибы Bryodemini (Orthoptera, Acrididae) // Зоол. журн. Т. 77. № 7. С. 788-799.
- Болдырев В.Ф., 1915. Материалы к познанию строения сперматофор и особенностей спаривания у Locustodea и Grylloidea // Тр. Русск. Энтомол. Об-ва. Т. 41. №6. С. 1-245.
- Бухвалова М.А., 2003. Акустическая коммуникация в сообществах саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae). Автореф. на соискание уч. степ. К.Б.Н. М.: Изд-во МГУ. 24 с.
- Бухвалова М.А., Жантиев Р.Д., 1993. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 47-62.
- Веденина В.Ю., Жантиев Р.Д., 1990. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоол. журн. Т. 69. № 2. С. 36^5.
- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 256 с.
- Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С., 1973. Звуковая сигнализация и некоторые характеристики слуховой системы медведок (Orthoptera, Gryllotalpidae) // Зоол. журн. Т. 52. № 12. С. 1789-1801.
- Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С., Сорокин Н.Н., Чу-канов В.С., 2003. Звуковые сигналы медведок (Orthoptera, Gryllotalpidae) фауны Восточной Европы // Зоол. журн. Т. 82. № 11. С. 1339-1346.
- Попов А.В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука. 256 с.
- Савицкий В.Ю., 2002. Акустическая коммуникация, распространение и экология саранчовых рода *Ramburidea* (Orthoptera, Acrididae) России и Закавказья и некоторые проблемы таксономии трибы Arcypterini // Зоол. журн. Т. 81. № 1. С. 13-28.
- Савицкий В.Ю., 2004. Саранчовые (Orthoptera, Acridoidea) полупустынь и пустынь Нижнего Поволжья (фауна, экология, акустическая коммуникация и организация сообществ): Автореф. на соискание уч. степ, к.б.н. М.: Изд-во МГУ. 25 с.
- Alexander R.D., 1961. Aggressiveness, territoriality and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae) // Behaviour. V. 17. P. 130-223.
- Andersson M., 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton Univ. Press. 624 p.
- Balakrishnan R., Pollack G., 1996. Recognition of courtship song in the field cricket, *Teleogryllus oceanicus* // Anim. Behav. V. 51. P. 353-366.
- Brown W.D., 1999. Mate choice in tree crickets and their kin // Annu. Rev. Entomol. V. 44. P. 371-396.
- Bukhvalova M.A., Vedenina V.Yu., 1998. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 1. New recordings of the calling songs of grasshoppers from Russia and adjacent countries // Russian Entomol. J. V. 7. № 3. P. 109-125.
- Burk T., 1983. Male aggression and female choice in a field cricket (*Teleogryllus oceanicus*): The importance of courtship song // Orthopteran mating systems: Sexual competition in a diverse group of insects / Eds Gwynne D.T., Morris G.K. Boulder: Westwood. P. 97-119.
- Eberhard W.G., 1985. Sexual selection and the evolution of animal genitalia. Cambridge, Mass: Harvard UP.
- Eisner V., 1974. Neuroethology of sound in gomphocerine grasshoppers. I. Song patterns and stridulatory movements // J. Comp. Physiol. V. 88. P. 72-102.
- Eisner N., Popov A., 1978. Neuroethology of acoustic communication // Adv. Insect Physiol. V. 13. P. 229-335.
- Emlen S.T., Oring L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. V. 197. P. 185-193.
- Fisher R.A., 1958. The genetical theory of natural selection. 2nd ed. N.Y.: Dover Press. 354 p.

- Gerhardt H.C., Huber F., 2002. Acoustic communication in insects and anurans. Chicago; London: Univ. of Chicago Press. 531 p.
- Gwynne D.T., 1984. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets // *Nature*. V. 307. P. 361-363.
- Gwynne D.T., 2001. Katydid and bush-cricket: reproductive behavior and evolution of the Tettigoniidae. Ithaca, N.Y.: Cornell Univ. Press. 317 p.
- Gwynne D.T., Simmons L.W., 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect // *Nature*. V. 346. P. 172-174.
- Hamilton W.D., Zuk M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? // *Science*. V. 218. P. 384-387.
- Harz K., 1969. Die Orthopteren Europas I. The Hague. 749 p.
- Haskell P.T., 1958. Insects sounds. L.: Witherby. 179 p.
- Heller K.-G., 1988. Bioakustik der Europaischen Laub-heuschrecken. Weikersheim: Verlag Joseph Margraf. 358 p.
- Heller K.-G., 1990. Evolution of song pattern in East Mediterranean Phaneropterinae: constraints by the communication system // *The Tettigoniidae: Biology, Systematics and Evolution* / Eds Bailey W.J., Rentz D.C.F. Berlin: Springer-Verlag. P. 130-151.
- Heller K.-G., 2004. The inheritance of courtship songs and female preference in two sibling grasshopper species // *Proc. of Meeting of the scientific groups working on Orthoptera (Heuschrecken Arbeitsgmpptreffen)*. Germany, Mitwitz. P. 6.
- Helversen O., von, 1986. Courtship Song and Taxonomy of Grasshoppers in the *Chorthippus albomarginatus*-Group (Orthoptera: Acrididae) // *Zool. Jb. Syst.* V. 113. P. 319-342.
- Helversen O., von, Helversen D., von, 1994. Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers // *Fortschritte der Zoologie*. V. 39. P. 253-284.
- Kirckpatrick M., Ryan M.J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek // *Nature*. V. 350. P. 33-38.
- Korsunovskaya O.S., Zhantiev R.D., Savitsky V.Yu., 2002. The songs of the Palearctic bush crickets of the tribe Drymadusini (Orthoptera: Tettigoniidae) // *Russian Entomol. J.* V. 11. №4. P. 335-350/
- Kriegbaum G., 1989. Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* // *Naturwissenschaften*. V. 76. P. 81-82.
- Kriegbaum G., Helversen O., von, 1992. Influence of male songs on female mating behavior in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) // *Ethology*. V. 91. P. 248-254.
- Lang F., 2000. Acoustic communication distances of a gomphocerine grasshopper // *Bioacoustics*. V. 10. P. 233-258.
- Meyer J., Eisner N., 1996. How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species-specific song spectra? // *J. Exp. Biol.* V. 199. P. 1631-1642.
- Ragge D., Reynolds W.J., 1998. The songs of the grasshoppers and crickets of western Europe. Colchester: Harley Books. 591 p.
- Riede K., 1983. Influence of the courtship song of the acridid grasshopper *Gomphocerus rufus* L. on the female // *Be-hav. Ecol. Sociobiol.* V. 14. P. 21-27.
- Stumpner A., Helversen O., von, 1994. Song production and song recognition in a group of sibling grasshopper species (*Chorthippus dorsatus*, *Ch. dichrous* and *Ch. lorn-tiis*: Orthoptera, Acrididae) // *Bioacoustics*. V. 6. P. 1-23.
- Vedenina V.Yu., Bukhvalova M.A., 2001. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities // *Russian Entomol. J.* V. 10. № 2. P. 93-123.
- Vedenina V.Yu., Helversen O., von, 2003. Complex courtship in a bimodal grasshopper hybrid zone // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 54. P. 44-54.
- Willemse F., 1985. Fauna Graeciae. II. Orthoptera. Athens. 288 p.
- Zahavi A., 1987. The theory of signal selection and some of its implications // *Proc. of international symposium on biology and evolution*. Ban: Adriatica Editrica. P. 305-325.

Acoustic communication and sexual selection in Orthoptera (Insecta)

V. Yu. Vedenina

*Institute for Information Transmission Problems, RAS
127994 B. Karetnyi per., 19, Moscow
e-mail: vedenin@iitp.ru*

Comparison of calling and courtship songs and mating strategies in different groups of Orthoptera shows that acoustic signals in bush crickets (Tettigoniidae) are used for searching conspecific mates at a distance, and song evolution is primarily driven by the acoustic surroundings and simultaneously singing other species. The role of sexual selection in the evolution of acoustic signals in bush crickets is much less important than in the evolution of other nonacoustic signals employed during direct contact. Acoustic signals of crickets (Grylloidea) are involved in both distant and short-range communication. Acoustic courtship signals, along with other courtship components, may offer the material for sexual selection, although, essentially, evolution of acoustic signals in crickets is determined by the acoustic surroundings. Acoustic communication in the grasshoppers of the subfamily Gomphocerinae is mainly a short-distance communication. Acoustic signals of Gomphocerinae are highly variable and elaborate in temporal parameters, and therefore can serve for evaluation of the mate "quality". Song evolution in this group is to a greater extent driven by sexual selection than by the acoustic surroundings and, therefore, could proceed faster than in other groups of Orthoptera and play a major role in speciation.