

УДК 575.829

ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ И ВИДООБРАЗОВАНИЯ У САРАНЧОВЫХ ПОДСЕМЕЙСТВА GOMPHOSERINAE (INSECTA, ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

© 2020 г. Н. С. Севастьянов*

*Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
127051 Москва, Большой Каретный переулок, д.19, Россия*

**E-mail: met3254@yandex.ru*

Поступила в редакцию 12.09.2019 г.

После доработки 18.10.2019 г.

Принята к публикации 29.10.2019 г.

У саранчовых подсемейства Gomphocerinae акустические сигналы являются основным компонентом репродуктивной изоляции. Среди акустически активных Orthoptera акустическая коммуникация Gomphocerinae наиболее развита с точки зрения сложности стридуляционных движений ног, количества звуковых элементов и стратегий ухаживания. Целью нашего исследования была оценка темпов эволюции двух типов сигналов путем сравнения филогенетических реконструкций и акустических данных. Мы проанализировали призывные сигналы и сигналы ухаживания для 120 пар сестринских видов, которые были отобраны на основе филогенетических реконструкций. В ходе анализа была описана структура песни при помощи матрицы, включающей 31 признак для призывного сигнала и 60 признаков для ухаживания. Проведен расчет сложности сигнала на основе оценки влияния на сложность каждого значения признака. Были использованы три маркера (COI, ITS1 и ITS2) и методы МСМС и ML для реконструкции филогенетических отношений внутри Gomphocerinae. Выборка была разделена на подмножества по признаку аллопатрии / симпатрии сестринских видов. Проведен корреляционный анализ между акустическими параметрами и генетической дистанцией. Обнаруженные корреляции позволяют сделать вывод о том, что высокая степень сложности сигнала ухаживания у молодых видов как в случае симпатрического, так и в случае аллопатрического видообразования может быть признаком ведущей роли полового отбора в эволюции изолирующих барьеров, и, как следствие, в процессе видообразования.

Ключевые слова: Gomphocerinae, акустическая коммуникация, филогения, половой отбор, видообразование

DOI: 10.31857/S0235009220010096

ВВЕДЕНИЕ

Саранчовые подсемейства Gomphocerinae представляют собой одну из самых разнообразных и богатых видами групп прямокрылых Палеарктики. Представители Gomphocerinae генерируют акустические сигналы при помощи феморо-тегминального стридуляционного механизма. В процессе движений задних ног вверх-вниз зубчики, расположенные на внутренней стороне бедра, задевают за жилку надкрылья (Uvarov, 1966, Жантеев, 1981). Стридулируя двумя ногами, саранчовые фактически используют два звуковых органа, что позволяет им значительно усложнять сигнал. У гомфocerин 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, Muge, 2011).

Показано, что у саранчовых подсемейства Gomphocerinae акустическая коммуникация играет важную роль в формировании репродуктивной изоляции (Веденина, Жантеев, 1990; Bukhvalova, Zhantiev, 1994; Helvesen, Helvesen, 1994). Актуальный вопрос, поднимаемый в ряде работ (Веденина, 2005; Vedenina, Muge, 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 существуют 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, так как акустические сигналы служат не только для распознавания вида, но и для оценки индивидуальных качеств полового партнера (Веденина, 2005). Считается, что именно сигналы ухаживания, которые отличаются высокой вариабельностью и повышенной сложностью амплитудно-временной структуры, оптимальны для оценки индивидуальных характеристик самца. Была выдвинута гипотеза, что сигналы ухаживания быстро дивергируют под действием полового отбора и играют ключевую роль в процессе видообразования (Vedena, Muge, 2011).

Так, в случае симпатрического видообразования между молодыми видами может существовать только этологическая изоляция (Майр, 1974), что означает большую роль эволюции прекопуляционных сигналов в видообразовании. Эти виды могут быть удобным предметом для изучения роли полового отбора 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”) (Noskin et al., 2005).

Цель настоящей работы – оценка темпов эволюции акустических сигналов и движущих сил видообразования у саранчовых подсемейства Gomphocerinae.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Акустические сигналы саранчовых, использованные для анализа, отобрали из фонотеки В.Ю. Ведениной из ИППИ РАН. Большинство записей включало в себя не только регистрацию звукового сигнала, но и запись траекторий движений ног, которая производилась при помощи уникальной оптико-электронной установки (Helvesen, Elsner, 1994; Hedwig, 2000). Звуковые сигналы записывали с применением микрофона Bruel & Kjaer 4191; диапазон воспринимаемых частот 3 Гц – 40 кГц. Частота оцифровки звуковых сигналов составляла 100 кГц, движений ног – 2 кГц. Полученные сигналы обрабатывали в программах TurboLab и Cool Edit. Для некоторых видов оциллограммы сигналов вместе с текстовым описанием брали из работ (Ragge, Reynolds, 1998; Савицкий, 2000; 2002).

На основании собственного анализа сигналов и литературных данных (Nattie et al., 2011) мы разработали матрицу из 32 признаков для призыв-

ных сигналов. В отличие от коллег (Nattie et al., 2011), мы учитывали как звуковые параметры, так и паттерн движения ног. Кроме того, мы параметризовали сигналы ухаживания, которые могли содержать большое число элементов и включать в себя не только акустические, но еще и визуальные сигналы. Полная таблица признаков для сигнала ухаживания включила в себя 60 признаков.

Материал для молекулярного анализа был собран во время экспедиций в Волгоградскую область и Алтайский край, а также предоставлен В.Ю. Ведениной. Выделение проводили из спиртовых проб (96% этанол) и сухих образцов. Работу проводили в Лаборатории молекулярной биологии на ББС им. Н.А. Перцова БФ МГУ, а также в лаборатории Эволюционной геномики ФББ МГУ под руководством Т.В. Неретиной. Для выделения ДНК использовали набор Diatom™ DNAprep 100.

Для амплификации ДНК использованы праймеры j9 LCO-HCO для CO1 и LR5-SP6R для ITS. Амплификацию CO1 проводили по следующей программе: 1 цикл 95°C/30 с; 35 циклов (95°C/15 с, 55°C/15 с, 72°C/30 с); 1 цикл 72°C/5 мин. Амплификацию ITS – по следующей программе: 1 цикл 95°C/5 мин; 35 циклов (95°C/15 с, 50°C/20 с, 72°C/60 с); 1 цикл 72°C /7 мин. Для проведения ПЦР использовали амплификатор Veriti® Thermal Cycler. Качество полученных продуктов оценивали методом гель-электрофореза в агарозном геле.

Реакции секвенирования очищали спиртовым переосаждением. Результаты реакции анализировали при помощи капиллярного гель-электрофореза на базе анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems). Последовательность считывали с применением набора Big Dye v3.1 Applied Biosystems. Кроме данных, полученных в ходе исследования, использовали данные из NCBI GenBank.

Сборку последовательностей из полученных фрагментов осуществляли в программах CodonCode Aligner и DNA Baser Assembler. Последовательности выравнивали при помощи алгоритма MUSCLE в пакете программ MEGA.

Поиск лучшей модели для реконструкции филогенетических отношений проводили в программе MEGA, далее использовали модель с наименьшим значением AIC. Построение деревьев методом MCMC проводили в программе MrBayes 3.2.6. Для построения деревьев методом максимального правдоподобия использовали пакет Phangorn 2.4.0 в среде программирования R (версия 3.4.3).

Построение деревьев по акустическим данным и консенсусных деревьев (с учетом параметризации призывных сигналов) осуществляли в программе MrBayes.

На основе полученных филогений были отобраны сестринские пары в количестве 120. Полученные в ходе параметризации данные по призывным сигналам и сигналам ухаживания загружали в программу Statistica, где подсчитывались эвклидо-

вы дистанции (ЭД) между сигналами различных видов. Генетические дистанции между последовательностями подсчитывались в программе MEGA.

Подойдя к вопросу оценки сложности песни, мы столкнулись с определенными трудностями в формализации этого понятия. В существующих работах, посвященных эволюции акустической коммуникации у Gomphocerinae (Vedenina, Mугue, 2011; Nattie et al., 2011), авторы затрагивали вопрос о том, какие варианты структуры сигнала следует считать наиболее простым. Исходя из анализа распределения различных типов сигналов по филогенетическому дереву, авторами независимо были вынесены некоторые предположения о характере эволюции сигнала, которые легли в основу нашей оценки сложности. Исходным эволюционно, вероятно, являлся вариант структуры сигнала, издаваемый в результате синхронных и плавных движений ног вниз-вверх, без ступенчатых движений. Такой паттерн сигнала является наиболее простым механически, требует минимальной сложности нейронной регуляции процесс звукоиздания. Опираясь на это предположение, мы формализовали сложность сигнала с использованием балльной оценки. Для этого мы сравнивали типичные сигналы, характерные для конкретного вида с плезиоморфным паттерном сигнала. Значения признаков, соответствующие предлагаемому плезиоморфному паттерну, оценивали как показатель простой структуры. Суммирование и усреднение баллов по всем признакам дало оценку сложности конкретного сигнала.

Сложность сигнала ухаживания, в дополнение к признакам, использованным в призывных сигналах, оценивалась также по сложности демонстрационных элементов, а также по степени отличности паттерна сигнала от призывного.

Таким образом, каждой сестринской паре ставилось в соответствие несколько величин: генетическая дистанция, евклидова дистанция по призывному сигналу, евклидова дистанция по сигналу ухаживания, средняя относительная сложность призывного сигнала, средняя относительная сложность ухаживания. Дальнейший статистический анализ и анализ зависимостей между величинами проводились в программе Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе секвенирования ДНК были получены последовательности гена CO1 30 образцов (574 п.о.), относящихся к 19 видам. Последовательности CO1 для 59 видов (100 образцов) были взяты из Genbank. Последовательности по ITS1 были получены для 14 видов (17 образцов), а для пяти видов (11 последовательностей) были отобраны из Genbank. Маркер ITS2 в нашей работе представлен 38 последовательностями (25 видов), из которых 17 последовательностей (14 видов) бы-

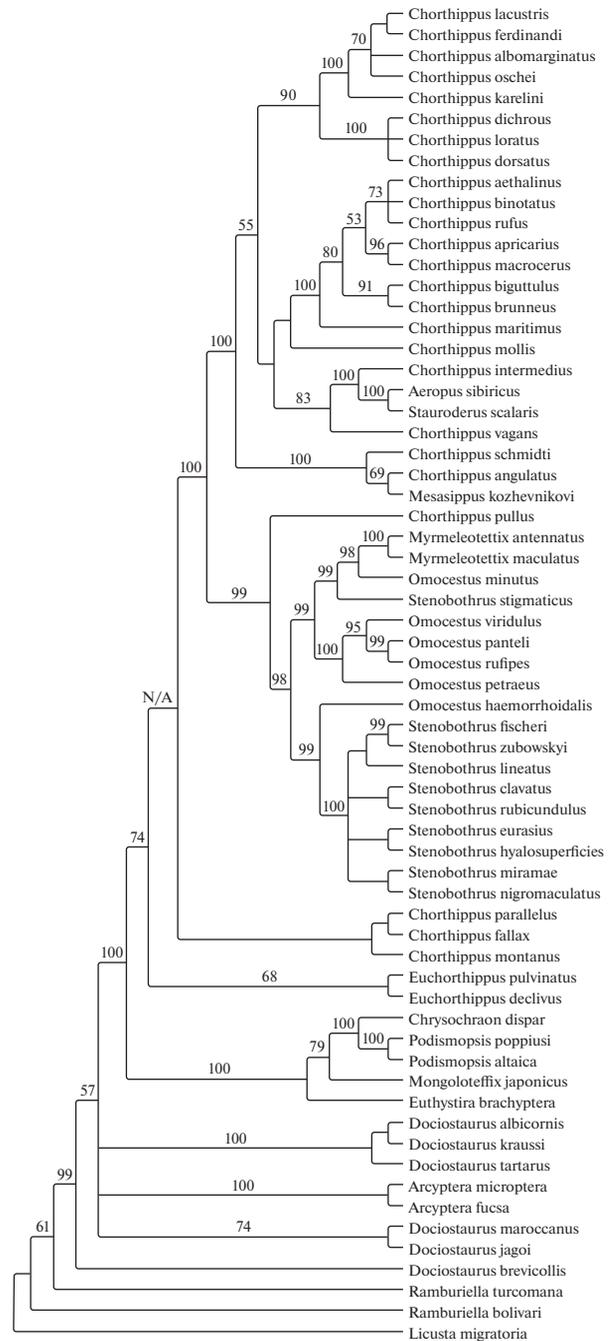


Рис. 1. Кладограмма, построенная на основании консенсуса данных, полученных по разным маркерам (consensus tree). Числами обозначены bootstrap-поддержки.

ли получены автором. Для многих видов последовательности по ядерным маркерам получены впервые. Последовательности цитохром-оксидазы получены для большинства видов в нашей выборке. ITS1 и ITS2 показали хорошую разрешающую способность и вместе с CO1 были использованы при построении консенсусного дерева (рис. 1).

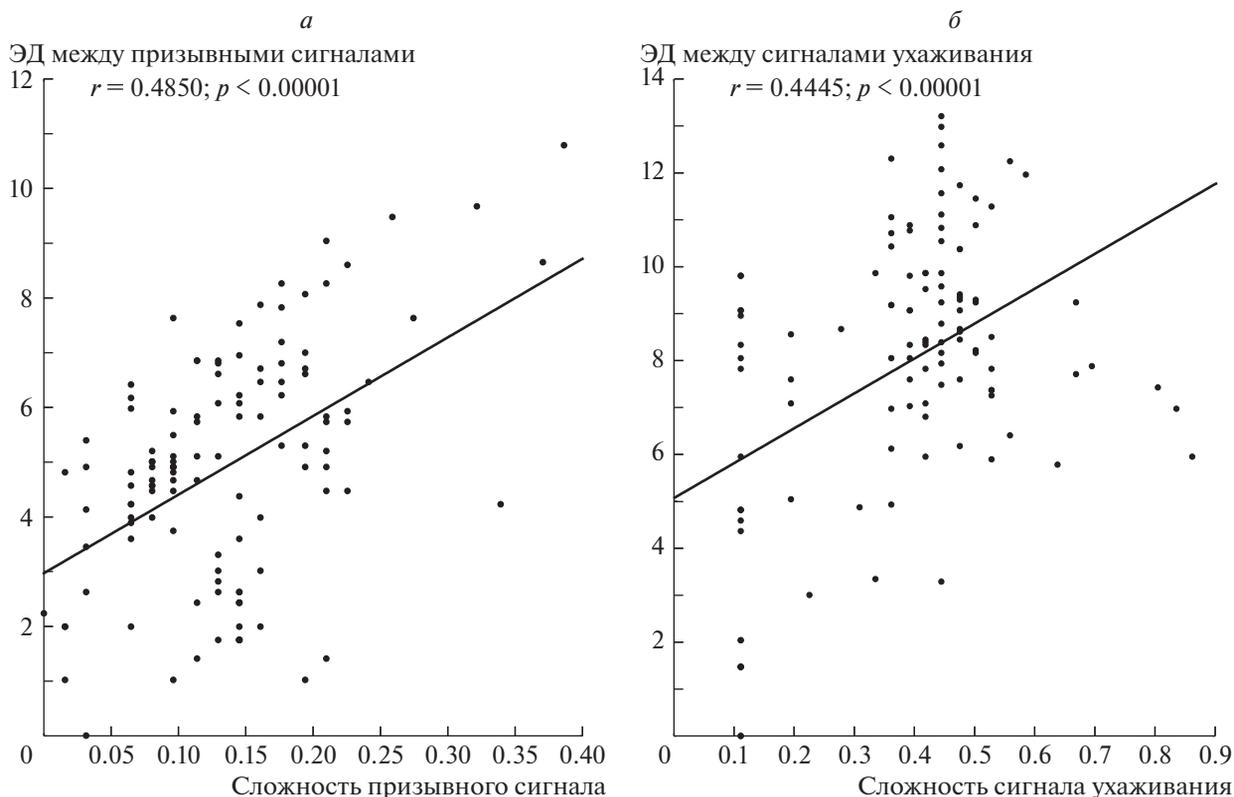


Рис. 2. Зависимость между евклидовой дистанцией (ЭД) между *а* – призывными сигналами, *б* – сигналами ухаживания (по оси Y) и средней сложностью призывного сигнала (по оси X) в сестринской паре. Указаны коэффициент регрессии (r) и его достоверность (p).

Корреляции между евклидовой дистанцией и средней сложностью сигналов. Мы получили регрессии с очень близким значением коэффициента регрессии (r) для призывного сигнала и для сигнала ухаживания (рис. 2, *а*, *б*). Результаты показали, что чем большее число элементов содержит сигнал, тем больше существует возможностей для дивергенции между сигналами и увеличения различий между ними.

Корреляции между евклидовой дистанцией (между призывными сигналами сестринских видов) и генетической дистанцией у аллопатрических и симпатрических видов. С одной стороны, тест Краскела–Уоллиса (рис. 3, *б*) не показывает различий по средним значениям евклидовых дистанций между призывными сигналами при сравнении симпатрических и аллопатрических видов. С другой стороны, регрессионный анализ показывает разный характер зависимости для симпатрических и аллопатрических видов (рис. 3, *а*). Только симпатрические пары демонстрируют значительную корреляцию между евклидовым расстоянием (между призывными сигналами) и генетической дистанцией: у молодых видов сигналы различаются больше, чем у более далеких родственников.

Корреляции между евклидовой дистанцией (между сигналами ухаживания сестринских видов) и генетической дистанцией у аллопатрических и симпатрических видов. В то время как симпатрические виды показывают значительную отрицательную корреляцию между евклидовой дистанцией по сигналам ухаживания и генетической дистанцией, но для аллопатрических видов дистанция между сигналами не зависит от генетической дистанции (рис. 4, *а*). Таким образом, результаты схожи для призывных сигналов (рис. 3) и сигналов ухаживания. Однако существуют различия по средним значениям дистанции между сигналами: для сигналов ухаживания дистанции выше у симпатрических видов (рис. 4, *б*), чем у аллопатрических, в то время как для призывных сигналов такой разницы не было обнаружено (рис. 3, *б*).

Корреляции между сложностью сигналов и генетической дистанцией у аллопатрических и симпатрических видов. Нами были получены схожие зависимости между сложностью сигналов и генетической дистанцией для всех вариантов: как для призывных сигналов, так и для сигналов ухаживания; как для симпатрических видов, так и для аллопатрических (рис. 5, 6). Однако зависимости для призывных сигналов имеют низкую досто-

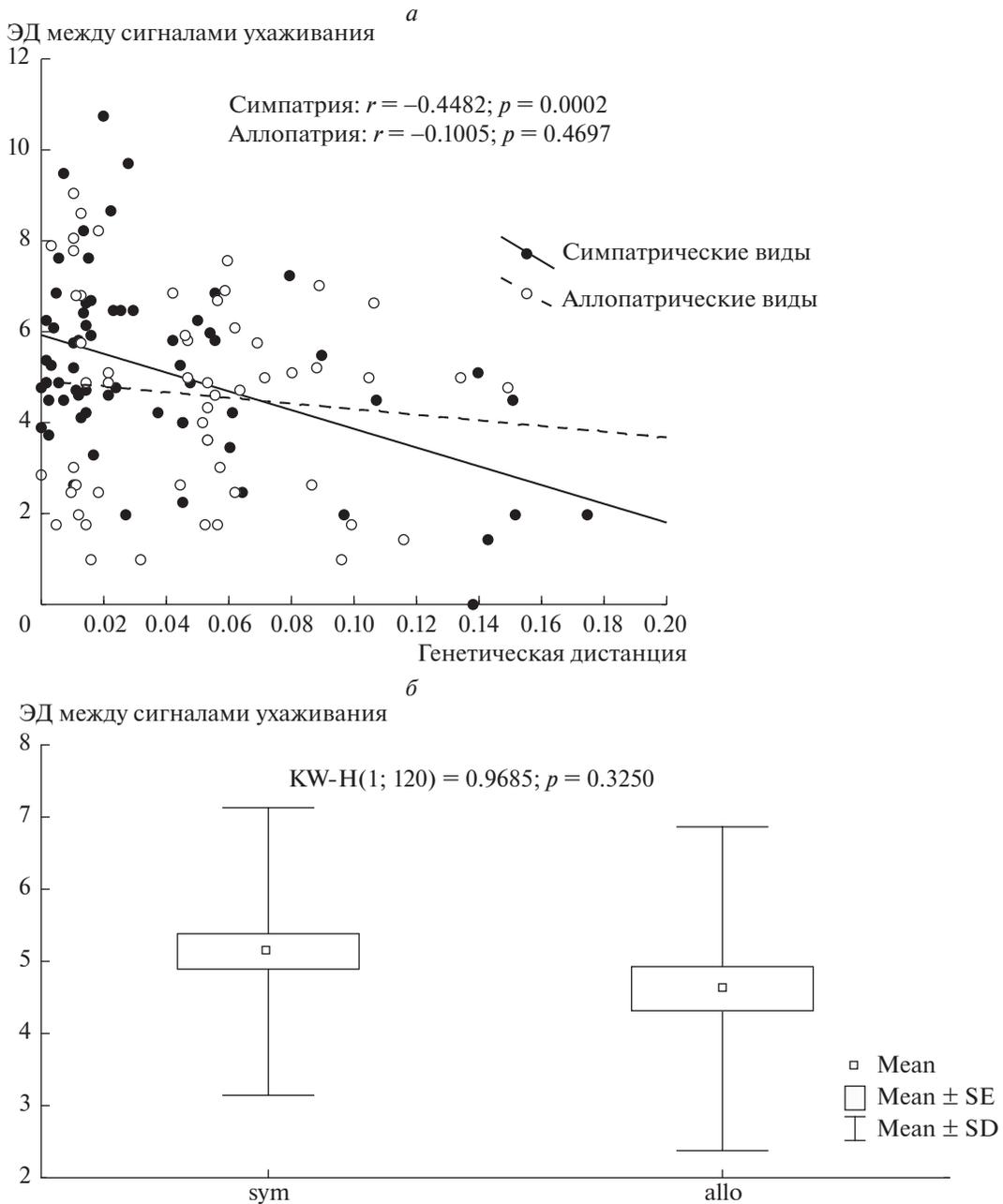


Рис. 3. *а* – Зависимость между евклидовой дистанцией (ЭД) между призывными сигналами (по оси Y) и генетической дистанцией по гену COI (по оси X) в сестринской паре. Указаны коэффициент регрессии (r) и его достоверность (p). Выборка разделена на симпатрические и аллопатрические виды. *б* – Box-plot. Эвклидовы дистанции (ЭД) между призывными сигналами, выборка разделена на симпатрические и аллопатрические виды. Указан коэффициент Краскелла–Уолисса, p -значение.

верность на уровне тенденций, в то время как для сигналов ухаживания корреляция достоверна.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как убедительно показывает рис. 2, уровень различий между сигналами сестринских видов (аппроксимированный нами как евклидова ди-

станция) и сложность сигнала являются скоррелированными величинами. Чем выше уровень сложности, тем больше существует возможностей для дивергенции между сигналами.

Обнаруженные зависимости между евклидовыми дистанциями (между сигналами) и генетической дистанцией (рис. 3, *а*, 4, *а*) только для симпатрических видов требуют объяснения. Обнару-

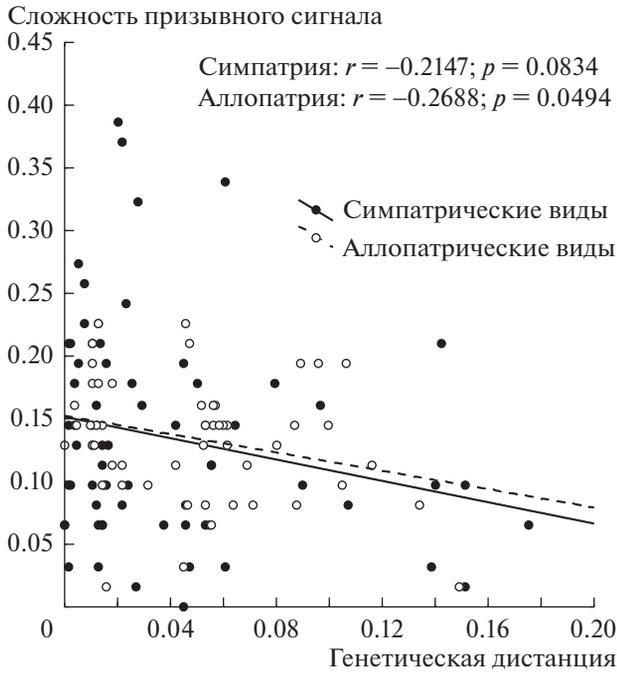


Рис. 5. Зависимость между средней сложностью призывного сигнала (по оси Y) и генетической дистанцией по гену COI (по оси X) в сестринской паре. Указаны коэффициент регрессии (r) и его достоверность (p). Выборка разделена на симпатрические и аллопатрические виды.

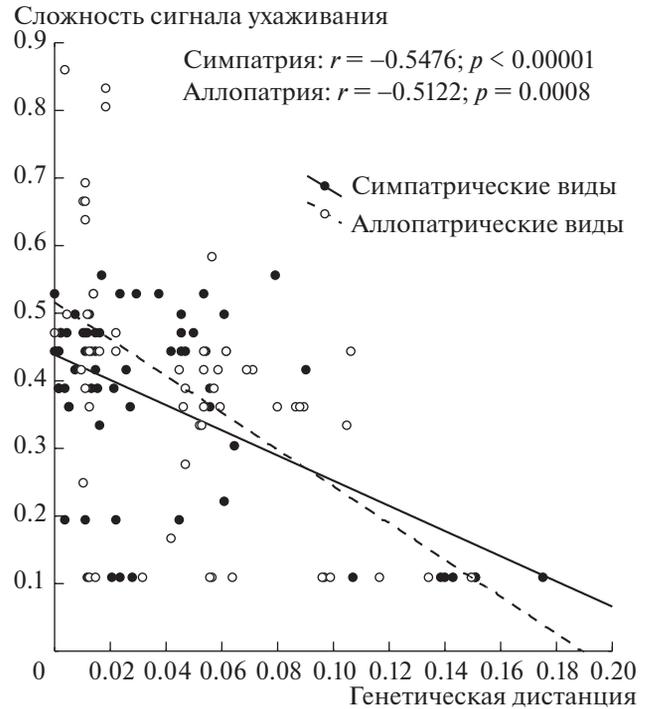


Рис. 6. Зависимость между средней сложностью сигнала ухаживания (по оси Y) и генетической дистанцией по гену COI (по оси X) в сестринской паре. Указаны коэффициент регрессии (r) и его достоверность (p). Выборка разделена на симпатрические и аллопатрические виды.

давление акустического фона – ключевой фактор эволюции сигнала, то почему у дальних родственников (не способных гибридизировать) наблюдается низкий уровень дивергенции сигнала (рис. 3, а, 4, а)? Можно выдвинуть предположение, что отсутствие значительной дивергенции сигналов – следствие работы других изолирующих механизмов, например, прекопуляционных, основанных на химической коммуникации или постзиготических механизмов. Важно также обратить внимание на то, что достоверные различия по средним значениям евклидовой дистанции между сигналами при сравнении симпатрических и аллопатрических видов обнаружены только для сигналов ухаживания (рис. 4, б). Исходя из концепции акустических ниш, наиболее вероятным было бы предположить различия по средним евклидовым дистанциям именно для призывных сигналов (рис. 3, б), которые и составляют акустический фон.

Полученные нами корреляции между сложностью сигнала и генетической дистанцией (рис. 5, б) представляют отдельный интерес с точки зрения изучения роли полового отбора в видообразовании. Полученные данные демонстрируют обратную зависимость между сложностью сигнала ухаживания и генетической дистанцией, как для симпатрических видов, так и для аллопатриче-

ских видов (рис. 6). Важно отметить, что призывные сигналы демонстрируют схожую зависимость, но с достоверностью лишь на уровне тенденций (рис. 5). Возвращаясь к вопросу о роли полового отбора, проанализируем данные по корреляции дистанции между сигналами и их сложностью (рис. 2 и 3). Усложнение сигнала, вероятно, приводит к росту числа путей эволюции сигнала, ускоряет их дивергенцию. Высокая скорость эволюции сигнала, являющегося прекопуляционным изолирующим механизмом, может приводить к высокому темпу видообразования. Так, представители группы *Chorthippus albomarginatus* при очень небольшой генетической дистанции между собой являются вполне сформировавшимися видами (Vedenina, Helvesen, 2009). Однако как объяснить повышенную сложность сигнала? Одним из объяснений может служить гипотеза сенсорного смещения (Ryan, 1990). Самец, издающий сигнал, содержащий те же элементы, что и остальные самцы, но с добавлением нового элемента, может иметь больше шансов распространить свои гены, если измененный сигнал будет воздействовать на сенсорные системы самки более эффективно (“суперстимул”). Таким образом, усложнение сигнала может приводить к ускоренной эволюции акустических сигналов,

что в свою очередь приводит к быстрому видообразованию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из полученных в ходе работы данных можно заключить, что половой отбор, вероятно, является значимым фактором видообразования у саранчовых подсемейства Gomphocerinae. Половой отбор, судя по полученным данным, оказывает больший эффект на эволюцию акустических сигналов, прежде всего, сигналов ухаживания, чем давление акустического фона (в рамках концепции акустических ниш). Это иллюстрируется корреляцией между сложностью сигнала и генетической дистанцией, неизменной по отношению к аллопатрии или симпатрии видов. Сигнал, отличающийся более сложной структурой, характеризуется повышенной изменчивостью и высокой скоростью изменения, при сравнении с относительно простыми сигналами. Изменяющиеся в ходе эволюции сигналы приводят к появлению прекопуляционных барьеров, и, как следствие, к видообразованию. Однако большое число исследований еще необходимо провести для подтверждения этих тезисов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веденина В.Ю., Жантiev Р.Д. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых. *Зоологический журнал*. 1990. № 69. С. 36–45.
- Веденина В.Ю. Акустическая коммуникация и половой отбор. *Журнал общей биологии*. 2005. Т. 66. № 4. С. 336–345.
- Жантiev Р.Д. *Биоакустика насекомых*. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 256 с.
- Майр Э. *Популяции, виды и эволюция*. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Савицкий В.Ю. Акустические сигналы и экология и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни. *Зоологический журнал*. 2000. Т. 79. № 10. С. 1168–1184.
- 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.
- Bukhvalova M.A., Zhantiev R.D.: Acoustic signals in the grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). *Entomological Review*. 1994. V. 73. P. 121–136.
- Hedwig B. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements. *Journal of Neuroscience Methods*. 2000. V. 100. P. 165–171.
- Helversen O. von, Elsner N. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device. *Journal of Comparative Physiology*. 1997. V. 122. P. 53–64.
- Helversen O. von, Helversen D. von. Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers. *Fortschritte der Zoologie*. 1994. V. 39. P. 253–284.
- Hoskin C. J., Higgie M., McDonald K. R., Moritz C. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature*. 2005. V. 437. P. 1353–1356. <https://doi.org/10.1038/nature04004>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00485.x>
- Ragge D.R., Reynolds W.J. *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. London, Harley Books. 1998. 591 p.
- Ryan M. J. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. London. Oxford University Press, 1990. V. 7. P. 157–195.
- Tishechkin D.Yu., 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.
- Uvarov B.P. *Grasshoppers and locusts. A Handbook of General Acridology*. Cambridge, University Press. 1966. 624 p.
- 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.
- 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.

The rates of evolution of songs and speciation in grasshoppers from subfamily Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae)

N. S. Sevastianov[#]

*Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences
127051 Moscow, Bolshoy Karetny per. 19, Russia*

[#]E-mail: met3254@yandex.ru

In grasshoppers of subfamily Gomphocerinae, song is the main component of reproductive isolation. Among singing Orthoptera, acoustic communication in Gomphocerinae is most developed in terms of com-

plexity of stridulatory leg movements, the number of sound elements and mating strategies. The aim of work was to evaluate the evolutionary rates of two types of songs by comparing phylogenetic reconstructions and acoustic data. We analyzed calling and courtship songs from 120 pairs of closely related grasshopper species which were selected from molecular phylogenetic trees. 31 characters and 60 characters that included both sound and stridulatory leg movement parameters were chosen for the calling song analyses and the courtship song analyses, respectively. The song complexity was calculated based on an assessment of the effect on the complexity of each attribute value. Three markers (COI, ITS1 and ITS2) and the MCMC and ML methods were used to reconstruct the phylogenetic relationships within Gomphocerinae. Data was divided into subsets based on allopatry / sympatry of sister species. A correlation analysis was conducted between song parameters and genetic distance. The results suggest that the high degree of courtship song complexity in young species in the case of both sympatric and allopathic speciation could be a sign of the major role of sexual selection in the evolution of isolation barriers in Gomphocerinae, and, as a consequence, in the process of speciation.

Key words: Gomphocerinae, acoustic communication, phylogeny, sexual selection, speciation

REFERENCES

- Vedenina V. Yu., Zhantiev R.D. Raspoznavaniye zvukovukh signalov u sympatrycheskikh vidov saranchovukh [Recognition of sound signals in sympatric grasshopper species]. *Zoologicheskii Zhurnal* [Zoological Journal]. 1990. № 69. P. 36–45 (in Russian).
- Vedenina V. Yu. Acoustic communication and sexual selection in Orthoptera (Insecta). *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 2005. V. 66. № 4. P. 336–345 (in Russian).
- Zhantiev R.D. Bioakustika nasekomykh [Bioacoustics of insects]. Moscow. University Press, 1981. 256 p. (in Russian).
- Mayr E. *Populyatsii, vidy i evolyutsiya* [Populations, species, and evolution]. Moscow. Mir Publishers, 1974. 460 p. (in Russian).
- Savitskiy V.Yu. Akusticheskiye signaly i ekologiya i reproduktivnaya izolyatsiya saranchovykh roda Dociostaurus (Orthoptera, Acrididae) polupustyni [Acoustic signals and ecology and reproductive isolation of the grasshoppers of the genus Dociostaurus (Orthoptera, Acrididae) of the semi-desert]. *Zoologicheskii Zhurnal* [Zoological Journal]. 2000. V. 79. № 10. P. 1168–1184 (in Russian).
- Savitskiy V.Yu. Akusticheskaya kommunikatsiya, rasprostraneniye i ekologiya saranchovykh roda Ramburiella (Orthoptera, Acrididae) Rossii i Zakavkaz'ya i nekotorye problemy taksonomii triby Arcypterin [Acoustic communication, distribution and ecology of the grasshoppers of the genus Ramburiella (Orthoptera, Acrididae) of Russia and the Caucasus and some problems of the taxonomy of the tribe Arcypterini]. *Zoologicheskii Zhurnal* [Zoological Journal]. 2002. V. 81. № 1. P. 13–28 (in Russian).
- Bukhvalova M.A., Zhantiev R.D.: Acoustic signals in the grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). *Entomological Review*. 1994. V. 73. P. 121–136.
- Hedwig B. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements. *Journal of Neuroscience Methods*. 2000. V. 100. P. 165–171.
- Helversen O. von, Elsner N. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device. *Journal of Comparative Physiology*. 1997. V. 122. P. 53–64.
- Helversen O. von, Helversen D. von. Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers. *Fortschritte der Zoologie*. 1994. V. 39. P. 253–284.
- Hoskin C. J., Higgie M., McDonald K. R., Moritz C. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature*. 2005. V. 437. P. 1353–1356. DOI: 10.1038/nature04004.
- 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. DOI: 10.1111/j.1463-6409.2011.00485.x.
- Ragge D.R., Reynolds W.J. *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. London, Harley Books. 1998. 591 p.
- Ryan M. J. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. London. Oxford University Press, 1990. V. 7. P. 157–195.
- Tishechkin D.Yu., 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.
- Uvarov B.P. *Grasshoppers and locusts. A Handbook of General Acridology*. Cambridge, University Press. 1966. 624 p.
- 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.
- 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.