

УДК: 595.727: 591.58: 575.858

Изменчивость акустических сигналов в гибридной зоне между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus* (Orthoptera, Gomphocerinae)

В.Ю.Веденина

Институт проблем передачи информации им. А.А.Харкевича, РАН (Москва, Россия)
vedenin@iitp.ru

На основании анализа сигналов ухаживания описана новая гибридная зона между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus*. Узкая зона гибридизации зарегистрирована в Херсонской области Украины вокруг заповедной степи Аскания-Нова, предположительно между *Ch. karelini* и *Ch. oschei*. Для более надежной классификации амплитудно-временных параметров сложных сигналов ухаживания проведен сравнительный анализ не только звуков, но и стридуляционных движений задних ног.

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

Variability of songs in a hybrid zone between sibling grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus* group (Orthoptera, Gomphocerinae)
V.Yu.Vedenina

A new hybrid zone between sibling species of the *Chorthippus albomarginatus* group has been described on the basis of the courtship song analysis. A narrow hybrid zone was found in Kherson region of Ukraine, around the reserved steppe Askaniya-Nova, presumably between *Ch. karelini* и *Ch. oschei*. Not only sound but also underlying stridulatory movements of hind legs were analyzed, which allowed us classifying temporal parameters and conducting comparative analysis more reliably.

Key words: grasshoppers, stridulation, courtship songs, hybridization, reproductive isolation.

Введение

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

В данной работе мы описываем недавно обнаруженную гибридную зону между близкородственными видами саранчовых из группы *Chorthippus albomarginatus* в Херсонской области Украины, в окрестностях заповедника Аскания-Нова. Три вида из этой группы занимают относительно широкие, почти не перекрывающиеся, ареалы: *Ch. albomarginatus* обитает в северной и центральной Европе и на востоке доходит до северного Казахстана и западной Сибири, ареал *Ch. oschei* тянется от Балкан до Украины, ареал *Ch. karelini* – от Турции и юго-восточной части Европейской России до Иркутской области, захватывая Казахстан и Среднюю Азию (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Helversen, 1986; Vedenina, Helversen, 2009). Эти виды не только сходны между собой морфологически, но и издают сходные призывные сигналы; в то же время, их сигналы ухаживания хорошо различаются. Более того, у этих видов ритуал ухаживания чрезвычайно сложен: звуковой сигнал, состоящий из нескольких элементов с разной амплитудно-временной структурой, сопровождается демонстрационными движениями тела, задних ног и антенн (Helversen, 1986; Vedenina, Helversen,

2009). Ранее нами была описана широкая (около 200 км) гибридная зона между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* на территории Украины и Молдавии (Vedenina, Helversen, 2003; Vedenina, 2011). Анализ изолирующих барьеров выявил неполную этологическую изоляцию, основанную на предпочтении конспецифических сигналов ухаживания (Веденина и др., 2007). Примечательно, что в сигналах ухаживания природных гибридов были найдены новые элементы, не встречающиеся в сигналах родительских видов. Генетический анализ сигналов ухаживания в группе *Ch. albomarginatus* выявил необычный характер наследования некоторых параметров песни, предполагающий участие дуплицированных локусов в наследовании гомологичных элементов (Vedenina et al., 2007). В этом случае гибриды могут получать преимущество перед родительскими видами, издавая сигналы с новыми элементами, если такие сигналы будут подхватываться половым отбором. В то же время, проведенный нами анализ клинальной изменчивости количественных признаков в гибридной зоне показал низкую интрогрессию, свидетельствующую скорее о стабильном равновесии между отбором и гибридизацией (Vedenina, 2011).

В данной работе описывается узкая гибридная зона между *Ch. karelini* и, предположительно, *Ch. oschei*, обнаруженная нами в Херсонской области Украины, в окрестностях заповедника Аскания-Нова. Особенность этой находки заключается в том, что *Ch. karelini* обнаружен в Украине лишь на территории заповедника Аскания-Нова, тогда как на остальной территории Украины обитают *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* (Vedenina, Helversen, 2009). Более того, центр контактной зоны между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* проходит почти по Асканийской степи, поэтому *Ch. karelini* потенциально может встречаться с обоими видами. В данной работе мы анализируем сигналы ухаживания, причем не только звуки, но и стридуляционные движения ног, что дает возможность более надежно классифицировать и измерять амплитудно-временные параметры сигналов.

Методика

Новый материал, представленный в данной работе, был собран в период с 2006 по 2007 гг. в следующих географических точках: 1) Херсонская обл., 30 км северо-восточнее пос. Чаплинка, окрестности пос. Аскания-Нова, 46° 28.63' с.ш., 33° 52.88' в.д., 2) Херсонская обл., 28 км северо-восточнее пос. Чаплинка, пос. Аскания-Нова, 46° 27.68' с.ш., 33° 52.24' в.д., 3) Херсонская обл., 24 км восточнее пос. Чаплинка, окрестности с. Хлебодаровка, 46° 24' с.ш., 33° 50' в.д. (рис. 1). Для сравнительного анализа также использовали сигналы, описанные в опубликованных ранее работах (Vedenina, Helversen, 2009; Vedenina, 2011): *Ch. karelini* (точка №4 на рис. 1), *Ch. albomarginatus* из России (Москва) и Украины (Полтавская обл.), *Ch. oschei* из Болгарии и Украины (Одесская и Херсонская обл.).

Запись сигналов проводили в лаборатории при температуре 30–35°C. Для записи сигналов ухаживания самца помещали рядом с самкой. В большинстве случаев были записаны не только звуки, но и стридуляционные движения ног. Для записи стридуляционных движений использовали оптико-электронную установку, собранную в лаборатории по методике, разработанной немецкими авторами (Helversen, Elsner, 1977; Hedwig, 2000). Кусочки светоотражающей фольги наклеивали на наружные дистальные лопасти задних бедер самца. Две камеры были сфокусированы на освещенные кусочки фольги таким образом, что отраженные лучи попадали через систему зеркал на позиционно-чувствительные фотодиоды, встроенные в фотокамеры. Световой луч, попадающий на фотодиод, конвертировался в электронный сигнал и записывался одновременно со звуком. Звуковые сигналы регистрировали с помощью микрофона Брюль и Кьер (Brüel & Kjaer 4191; диапазон воспринимаемых частот 3 Гц–40 кГц). Сигналы через усилитель и самодельный АЦП поступали на компьютер. Частота оцифровки звуковых сигналов составляла 100 кГц, движений ног – 2 кГц. Измерение амплитудно-временных параметров сигналов проводили с помощью программ Turbolab 4.0 (Германия, Bressner Technology) и CoolEdit (США, Syntrillium). В каждом сигнале при возможности проводили по десять измерений каждого параметра. Для статистического анализа сигналов использовали программы Excel и Statistica. Для сравнительного анализа также использовали сигналы, описанные в опубликованных ранее работах (Vedenina, Helversen, 2009; Vedenina, 2011). Всего в трех точках было записано 40 сигналов у 27 самцов.

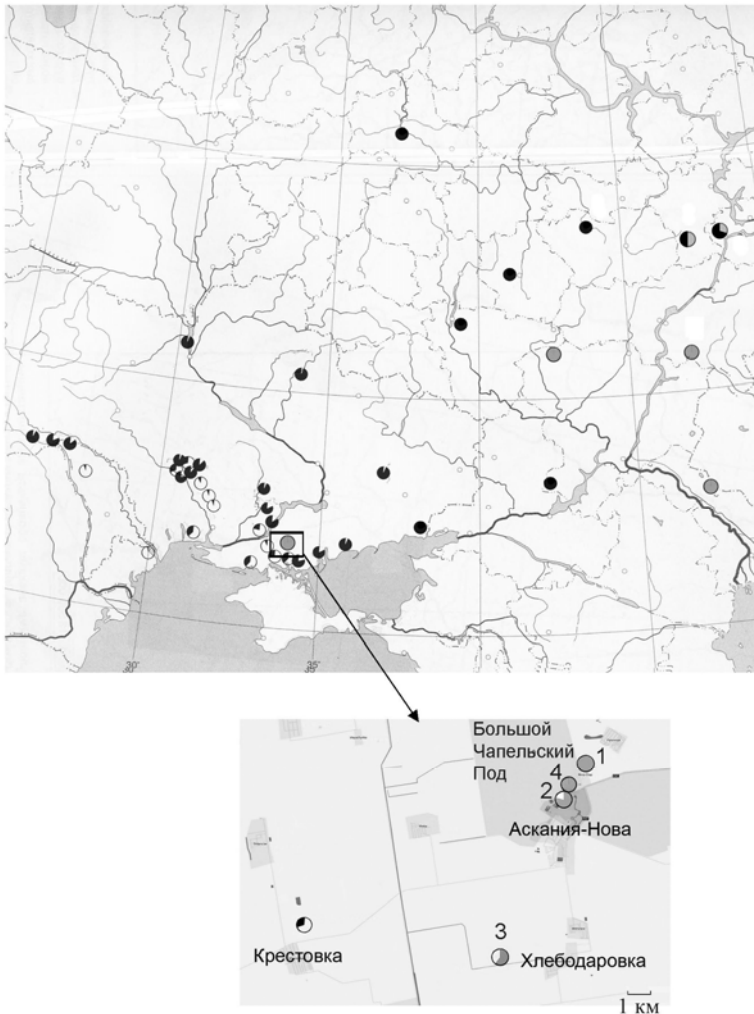


Рис. 1. Схема расположения пунктов изучения видов из группы *Chorthippus albomarginatus* на территории Украины и европейской части России:

Ch. albomarginatus (черные кружки),

Ch. karelini (серые кружки),

Ch. oschei (белые кружки).

Кружки, составленные из разных секторов, обозначают гибридные популяции.

Внизу – увеличенный фрагмент верхней карты: район Аскания-Нова и окрестностей

Результаты

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

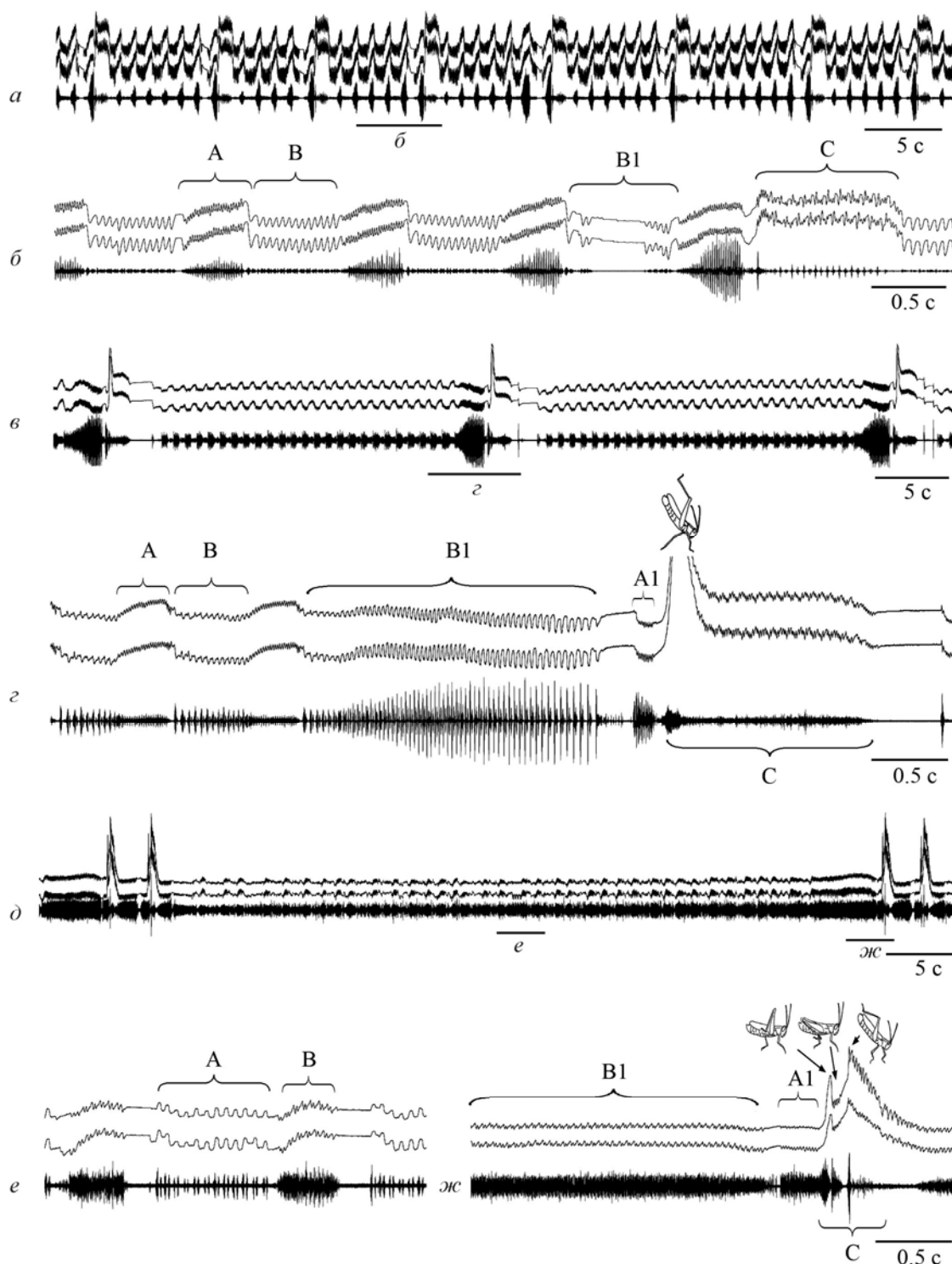


Рис. 2. Осциллограммы сигналов ухаживания *Chorthippus albomarginatus* (а, б), *Ch. oschei* (в, г) и *Ch. karelini* (д-ж). Фрагменты осциллограмм (а, в, д) представлены на (б, г, е, ж) при больших скоростях развертки. Над каждой осциллограммой в том же масштабе времени приведены траектории движения задних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

Ch. karelini сходны по амплитуде, но различаются по длительности и периоду повторения пульсов. Элемент А издается в результате синхронных и простых движений двух ног, тогда как элемент В издается в результате более сложного паттерна: взмахи каждой ноги сдвоены и две ноги работают со сдвигом фаз. Частота взмахов ног в элементе В сходна в сигналах всех трех видов; напротив, частота взмахов в элементе А сигнала *Ch. karelini* сильно отличается от таковой в сигналах других двух видов. После чередования А/В пар следуют очень продолжительный элемент В1 и короткие элементы А1 и С. Паттерны движений ног во время генерации элементов В и В1 практически идентичны. Элемент С в сигнале *Ch. karelini*, так же как и у *Ch. oschei*, сопровождается демонстрационными движениями, однако в них можно различить две фазы: вначале происходит взмах только бедрами, а затем брюшком, бедрами и голеньями (рис. 2ж). Характерной особенностью сигнала *Ch. karelini* является генерация двух-трех пар А1/С, тогда как в сигналах двух других видов элемент С издается однократно, после чего весь цикл повторяется.

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

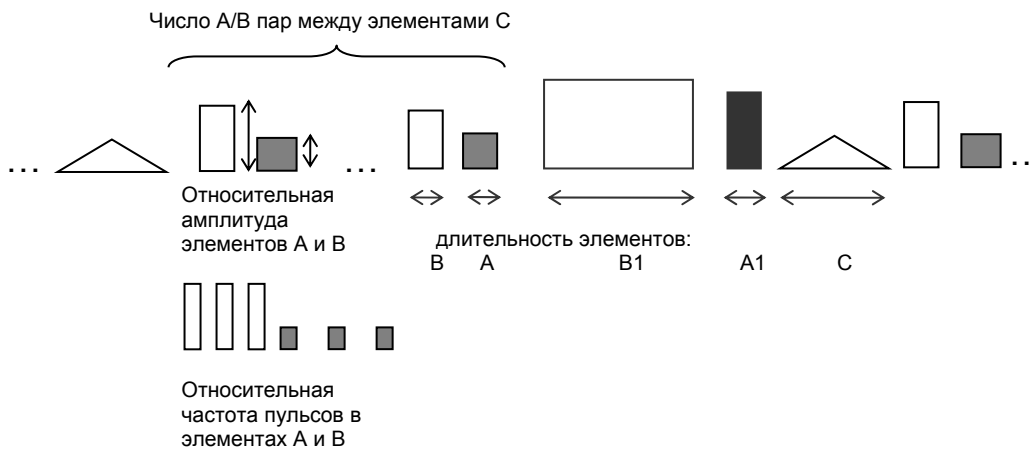


Рис. 3. Схема сигнала ухаживания *Chorthippus oschei*, иллюстрирующая параметры, использованные для сравнительного анализа сигналов в группе *Chorthippus albomarginatus*

На территории заповедника Аскания-Нова и в его окрестностях были записаны гибридные сигналы в двух точках: на территории пос. Аскания-Нова (точка №2) и около с. Хлебодаровка (точка №3) (рис. 1). Точка №2 располагалась очень близко (меньше 1 км) от Большого Чапельского Пода – биотопа, где ранее была зарегистрирована популяция *Ch. karelini* (Vedenina, Helversen, 2009). В точке №2, однако, лишь три из 11 исследованных самцов издавали гибридные сигналы. Напротив, в точке №3, которая находилась в 12 км от пос. Аскания-Нова, большинство записанных самцов издавало гибридные сигналы (рис. 4). Мы предполагаем наличие гибридизации скорее между *Ch. karelini* и *Ch. oschei*, чем между другими парами видов, что подробнее обсуждается ниже. На рис. 5 промежуточные варианты сигналов представлены таким образом, что переход от *Ch. karelini* к *Ch. oschei* хорошо прослеживается. В частности, очевидно изменение элемента С как по длительности, так и по амплитудной модуляции.

На основании анализа восьми параметров сигнала ухаживания проведен анализ главных компонент (рис. 6). Сигналы, записанные в точке №1, не отличались от сигналов *Ch. karelini*, записанных из Большого Чапельского пода (точка №4). Значения всех восьми параметров сигналов,

записанных из точки №3, в большинстве случаев оказались промежуточными между таковыми сигналами *Ch. karelini* и *Ch. oschei* из аллопатрических популяций (рис. 6). Достоверные отличия от *Ch. oschei* были выявлены по всем параметрам, от *Ch. karelini* – по шести из восьми параметров (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$). Следует отметить, что изменчивость некоторых параметров сигнала (число A/B пар, частота пульсов в элементах A и B, длительность элемента A1, число A1-C комплексов) в гибридных популяциях превышала таковую в сигналах *Ch. karelini* и *Ch. oschei* (рис. 4, 6). По результатам анализа главных компонент видно, что разброс параметров сигналов в точке №3 существенно выше, чем в аллопатрических популяциях.

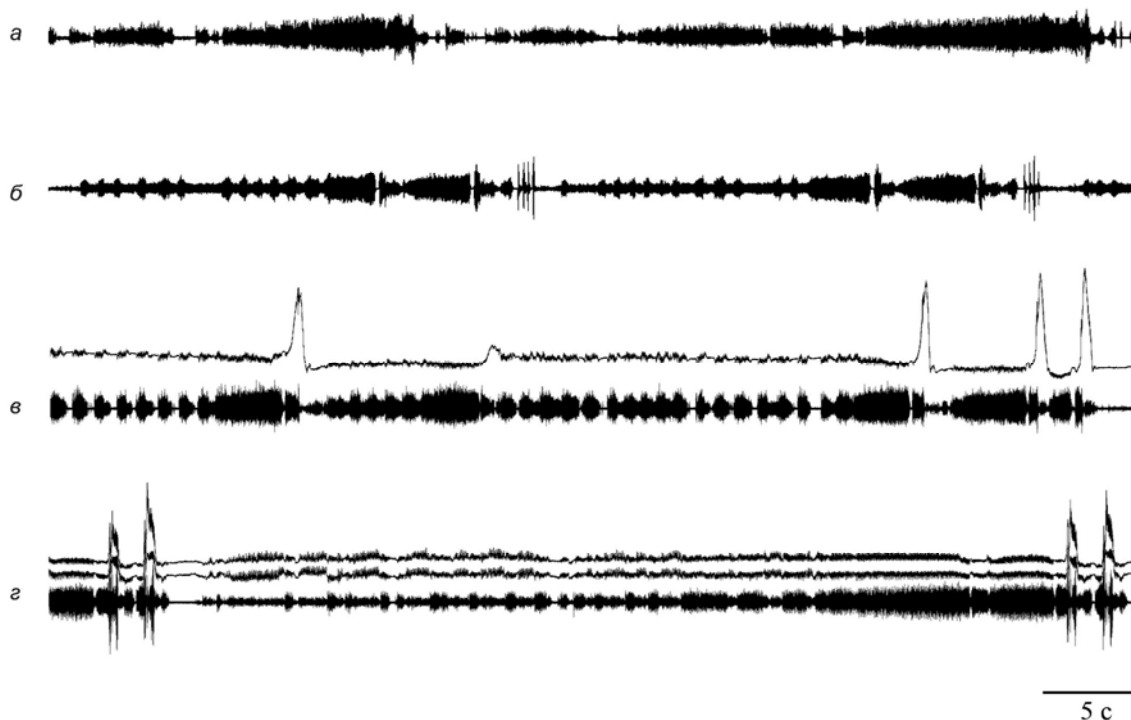


Рис. 4. Осциллограммы сигналов ухаживания разных самцов из точек № 2 и 3. Над каждой осциллограммой (в, г) в том же масштабе времени приведены траектории движения задних ног

Обсуждение

Ранее нами была исследована широкая гибридная зона между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* на территории Украины и Молдовы (Vedenina, Helversen, 2003; Vedenina, 2011). Некоторые особенности новой гибридной зоны, описанной в данной статье, сходны с характеристиками гибридной зоны между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*. Так же, как и сигналы гибридов между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, сигналы гибридов, записанные из двух точек окрестностей Аскания-Нова, отличаются повышенной изменчивостью и несут в себе новые признаки, отсутствующие в сигналах трех потенциальных родительских видов. Проведенные ранее поведенческие эксперименты по выбору полового партнера у *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* (Веденина и др., 2007) показали, что гибридные сигналы ухаживания с новыми характеристиками могут предпочитаться самками в смешанных популяциях и подхватываться половым отбором. В условиях высокой плотности популяции, которая нередко наблюдается у саранчовых, особи противоположного пола могут случайно оказаться рядом друг с другом, и самцы могут начать ухаживать, не издавая призывного сигнала (Kriegbaum, 1989; Kriegbaum, Helversen, 1992). Полевые наблюдения за представителями группы *Ch. albomarginatus* показывают, что несколько самцов могут одновременно ухаживать за одной или несколькими самками, сидящими рядом. В таких ситуациях имеются все условия для одновременного сравнения ухаживающих самцов, что может существенно влиять на выбор самок. Согласно теории Киркпатрика и Райана (Kirkpatrick, Ryan, 1991), самки на токовищах нередко предпочитают самца, который издает наиболее сложный брачный сигнал.

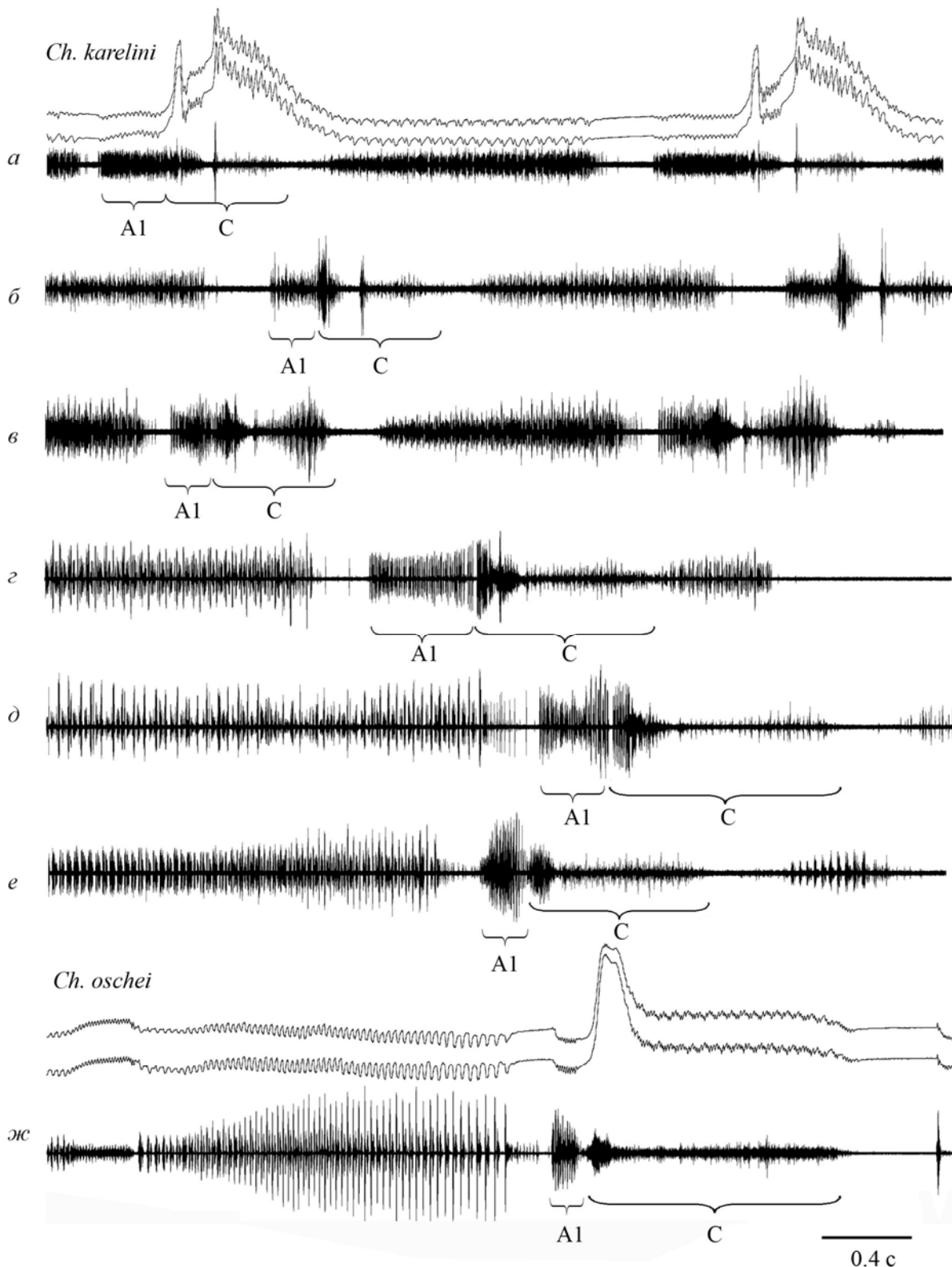


Рис. 5. Трансформация элементов A1 и C при переходе от сигнала ухаживания *Chorthippus karelini* (а) к сигналу *Ch. oschei* (ж) через промежуточные варианты сигналов, записанных в гибридной популяции из точки № 3 в окрестностях Аскания-Нова (б-е)

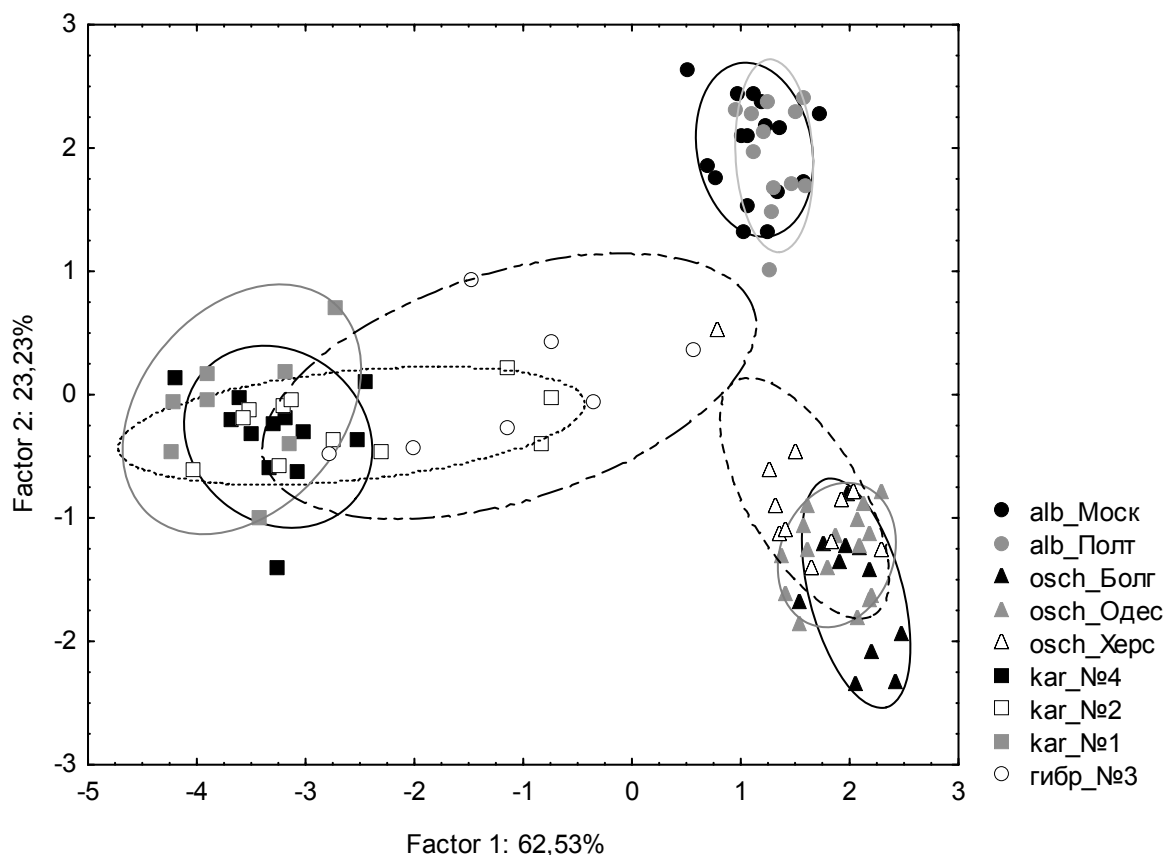


Рис. 6. Результаты анализа главных компонент, основанного на восьми параметрах сигнала ухаживания. Значения первых двух факторов для аллопатрических популяций *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. oschei* и *Ch. karelini* (kar_№4) и гибридных популяций из точек №1–3 из Херсонской области Украины

Необычная черта описанной в данной работе гибридной зоны заключается в том, что в Украине *Ch. karelini* встречается очень локально, лишь в Асканийской степи, тогда как на остальной территории Украины обитают *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*. Таким образом, ареал *Ch. karelini* в Украине можно сравнить по площади с шириной гибридной зоны этого вида; такая ситуация может приводить к совершенно иным процессам, чем случаи, когда площадь ареала вида существенно больше ширины контактной зоны. Кроме того, в районе Аскания-Нова скрещивания *Ch. karelini* возможны как с *Ch. albomarginatus*, так и с *Ch. oschei*. Все эти факторы чрезвычайно осложняют анализ этой гибридной зоны.

Сравнение сигналов гибридов из точки №3 и сигналов лабораторных гибридов F1 между *Ch. karelini* и *Ch. oschei* (Веденина, в печати) показывает высокую долю сходства. В то же время, у нас пока нет достаточного числа данных по лабораторной гибридизации *Ch. karelini* и *Ch. albomarginatus*. Поэтому мы можем пока лишь спекулировать, что в районе Аскания-Нова чаще происходит гибридизация между *Ch. karelini* и *Ch. oschei*, но нельзя исключить гибридизации и в других сочетаниях. Более того, как свидетельствуют результаты предыдущих работ (Vedenina et al., 2007; Vedenina, 2011), в гибридных популяциях в группе *Ch. albomarginatus* обычно доминируют потомки возвратных скрещиваний, которые могут быть очень схожи по песне при разных комбинациях видов. Например, сигнал гибрида (*albomarginatus* × *karelini*) × *karelini* может быть неотличим от сигнала гибрида (*oschei* × *karelini*) × *karelini*. Различия между такими гибридами могут быть выявлены лишь с помощью молекулярных маркеров.

Локальное распространение *Ch. karelini* в районе Аскания-Нова, по-видимому, обусловлено тем, что в Украине этот вид приурочен только к типчаково-ковыльным степям. Такой тип степи сохранился

лишь на территории заповедника Аскания-Нова. Мы предполагаем, что 200–300 лет назад этот вид был широко распространен на территории Украины, которая во многом представляла собой степной регион наподобие существующего ныне заповедного степного участка Аскания-Нова. По мере распространения земледелия и активной распашки земель *Ch. karelini* вытеснялся двумя другими видами, *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei*, которые, скорее всего, продвигались на север из Балканских рефугиумов и, по-видимому, оказались более приспособленными к новым условиям (Vedenina, Helversen, 2009). На данный момент нами обнаружено две популяции *Ch. karelini*, которые мы считаем «чистыми»: популяция на территории Большого Чапельского Пода, описанная ранее (точка №4, Vedenina, Helversen, 2009), и популяция из точки №1, расположенная в нескольких десятках метров от этого заповедного участка (рис. 1). Если допустить, что *Ch. karelini* обитает преимущественно на территории Большого Чапельского Пода, площадь которого равна 24 км², то гибридизация этого вида может вести к совершенно иным последствиям, чем гибридизация *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* в широкой контактной зоне. В последнем случае мы склонны, скорее, предполагать стабильное равновесие без расширения гибридной зоны (Vedenina, 2011). В случае *Ch. karelini* из Асканийской степи можно допустить иной сценарий – с разрушением изолирующих барьеров и потерей дифференциации популяцией этого вида. *Ch. karelini*, встречающийся столь локально, гораздо более уязвим, чем тот же вид в своем основном ареале. Любые природные изменения или антропогенное влияние могут оказаться критическими, т.к. они запустят новые механизмы, результат действия которых мы затрудняемся предсказать.

Благодарности

Автор очень признателен А.К.Панютину, Н.К.Кулыгиной и А.А.Веденину за помощь в сборе материала. Работа не была бы проведена без помощи директора заповедника «Аскания-Нова» В.С.Гавриленко и сотрудников заповедника В.П.Думенко и А.Ф.Рубцова. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (07-04-01698).

Список литературы

- Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран // Опр. по фауне СССР. – М.-Л.: Изд-во Ин-та зоол. АН СССР. – 1951. – Т.40, ч.2. – С. 541–542.
- Блинов В.Н., Крюков А.П. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон // ДАН. – 1992. – Т.325, №5. – С. 1085–1087.
- Веденина В.Ю., Кулыгина Н.К., Панютин А.К. Изолирующие механизмы у близкородственных видов саранчовых *Chorthippus albomarginatus* и *Ch. oschei* (Orthoptera, Acrididae) // Зоол. журн. – 2007. – Т.86, №5. – С. 537–546.
- Крюков А.П., Гуреев С.П. Новое во взаимоотношениях европейского и сибирского жуланов (*Lanius collurio*, *L. cristatus*, Aves) в зоне симпатрии // Зоол. журн. – 1997. – Т.76, №10. – С. 1193–1201.
- Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. – М.: Наука, 1989. – 512с.
- Панов Е.Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – Т.30. – С. 53–96.
- Barton N.H., Hewitt G.M. Analysis of hybrid zones // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1985. – Vol.16. – P. 113–148.
- Barton N.H., Hewitt G.M. Adaptation, speciation and hybrid zones // Nature. – 1989. – Vol.341. – P. 497–503.
- Bailey R.I., Thomas C.D., Butlin R.K. Premating barriers to gene exchange and their implications for the structure of a mosaic hybrid zone between *Chorthippus brunneus* and *C. jacobsi* (Orthoptera: Acrididae) // J. Evol. Biol. – 2004. – Vol.17. – P. 108–119.
- Harrison R.G. Pattern and process in a narrow hybrid zone // Heredity. – 1986. – Vol.56. – P. 337–349.
- Harrison R.G. Hybrid zones: windows on the evolutionary process // Oxford Surv. Evol. Biol. – 1990. – Vol.7. – P. 69–128.
- Hedwig B. A highly sensitive opto-electronic system for the measurement of movements // J. Neurosci. Meth. – 2000. – Vol.100. – P. 165–171.
- Helversen O.von Courtship song and taxonomy of grasshoppers in the *Chorthippus albomarginatus*-Group (Orthoptera: Acrididae) // Zool. Jb. Syst. – 1986. – Vol.113. – P. 319–342.
- Helversen O.von, Elsner N. The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device // J. Comp. Physiol. – 1977. – Vol.122. – P. 53–64.
- Jiggins C.D., McMillan W.O., King P., Mallet J. The maintenance of species differences across a *Heliconius* hybrid zone // Heredity. – 1997. – Vol.79. – P. 495–505.

-
- Kriegbaum G. Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* // *Naturwissenschaften*. – 1989. – Vol.76. – P. 81–82.
- Kriegbaum G., Helversen O.von Influence of male songs on female mating behavior in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) // *Ethology*. – 1992. – Vol.91. – P. 248–254.
- Kirckpatrick M., Ryan M.J. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek // *Nature*. – 1991. Vol.350. – P. 33–38.
- Rolan-Alvarez E., Johannesson K., Erlandsson J. The maintenance of a cline in the marine snail *Littorina saxatilis*: The role of home site advantage and hybrid fitness // *Evolution*. – 1997. – Vol.51. – P. 1838–1847.
- Vedenina V.Yu., Helversen O.von Complex courtship in a bimodal grasshopper hybrid zone // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2003. – Vol.54. – P. 44–54.
- Vedenina V.Yu., 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. – Vol.152. – P. 65–97.
- Vedenina V. Variation in complex courtship traits across a hybrid zone between grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus* group // *Biol. J. Lin. Soc.* – 2011. – Vol.102. – P. 275–291.
- 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) // *J. Evol. Biol.* – 2007. – Vol.20. – P. 260–277.

Представлено: Л.С.Шестаков / Presented by: L.S.Shestakov

Рецензент: Т.А.Атемасова / Reviewer: T.A.Atemasova

Подано до редакції / Received: 01.04.2014