

Евразийский
Энтомологический
Журнал

Euroasian Entomological Journal



Том 4. Вып. 2
Vol. 4. No. 2

Июнь 2005
June 2005

Новосибирск–Москва
2005

Таксономические и филогенетические отношения саранчовых (Orthoptera, Acrididae) Голарктики: новый взгляд на старые проблемы

Taxonomic and phylogenetic relationships of the Holarctic grasshoppers (Orthoptera, Acrididae): a new view on old problems

*О.Н. Гуляева, *Л.В. Высоцкая, **М.Г. Сергеев
*O.N. Guliaeva, *L.V. Vysotskaya, **M.G. Sergeev

*Кафедра цитологии и генетики, Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия.
E-mail: cytolog@fcn.nsu.ru.

*Department of Cytology and Genetics, Novosibirsk State University, Pirogova str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

**Лаборатория экологии насекомых, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091, Россия; кафедра общей биологии и экологии, Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия.

**Laboratory of Insect Ecology, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia; Department of General Biology and Ecology, Novosibirsk State University, Pirogova str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: саранчовое, Acrididae, систематика, таксономия, филогения, Голарктика, митохондриальная ДНК, РНК.

Key words: grasshopper, Acrididae, systematics, taxonomy, phylogeny, Holarctic, mitochondrial DNA, RNA.

Резюме. Обсуждаются проблемы надродового разделения голарктических саранчовых (Acrididae) (табл. 1). Впервые предпринята попытка выявления родственных отношений представителей 30 родов (37 видов) неарктической и палеарктической фаун на основе анализа последовательности нуклеотидов митохондриального гена 16S рРНК (рис. 1). Специальный анализ консервативных последовательностей шпикел в целом подтверждает картину связей между видами.

Пролегена обособленность изученных представителей группы Locustinae (=Oedipodinae) от прочих саранчовых Голарктики (рис. 1). Это свидетельствует в пользу целесообразности восстановления данного подсемейства, однако не даёт ответа на вопрос: какие таксоны входят в его состав? Подтверждена явная дифференциация родов *Eremippus* и *Doclostaurus*. Продемонстрирована близость саранчовых, входящих в род *Bryodema* s.l. Также очевидно сходны представители родов *Podismopsis* и *Euthystira* (триба Chrysochraontini), но в один кластер с ними попадает *Euchorthippus pulvinatus*, традиционно относимый к подтрибе Chorthippina (Gomphocerini). Прослеживается расхождение саранчовых ряда часто выделяемых надродовых таксонов (ранга трибы и подтрибы). В разных группах оказываются представители Sphingonotini, Oedipodini, Locustini. Перемешаны представители всех подтриб трибы Gomphocerini, например, исследованные виды рода *Chorthippus* оказываются близкими к формам из достаточно далёких (с традиционной точки зрения) родов: *Chorthippus curtipennis* — с *Aeropedellus variegatus*, *Chorthippus albomarginatus* — с *Omocestus viridulus*, *Chorthippus hammarstroemi* — с *Gomphocerinus*

rufus и *Glyptobothrus biguttulus*. Следует также подчеркнуть объединение с очень высоким уровнем поддержки двух изученных видов рода *Stenobothrus*, относимых к разным под родам. То же можно сказать и о двух довольно разных представителях рода *Eremippus*. Наконец, необходимо подчеркнуть совершенно обособленное положение единственного в нашем анализе представителя крайне своеобразной трибы Huperenphini — *Eclipophleps glacialis*.

Abstract. Some taxonomic problems of the Holarctic Acrididae at the suprageneric level are considered (Table 1) and the first attempt to reveal phylogenetic relationships of 37 species from 30 genera from the Nearctic and Palearctic faunas is provided on the basis of an analysis of nucleotide sequences of the mitochondrial 16S rRNA gene (Fig. 1). A special analysis of conservative sequences of helices supports the revealed pattern.

The isolated position of the species of Locustinae (=Oedipodinae) studied relative to other Holarctic grasshoppers (Fig. 1) supports the need to restore the subfamily, however, it is impossible at this stage to say which taxa should be included in this group. The evident difference between *Eremippus* and *Doclostaurus* is confirmed. Clear relationships of grasshoppers of the genus *Bryodema* s. l. are shown. Species of the genera *Podismopsis* and *Euthystira* (the tribe Chrysochraontini) are also similar, but *Euchorthippus pulvinatus*, usually included in the subtribe Chorthippina (Gomphocerini), is in the same cluster. Divergence of some grasshoppers usually attributed to tribe or subtribe is shown. Species of Sphingonotini, Oedipodini, and Locustini are diverged in the different clusters. Grasshoppers of all Gomphocerini subtribes

are also mixed. Studied species of the genus *Chorthippus* are closely affiliated with grasshoppers from relatively distant (from the traditional point of view) genera: *Chorthippus curtippennis* is close to *Aeropedellus variegatus*, *Chorthippus albomarginatus* to *Omocestus viridulus*, and *Chorthippus hammarströemi* to *Gomphoceris rufus* and *Glyptothyrus biguttulus*. Two species from the different subgenera of *Stenobothrus* are very close. The same is true for two species from the distant group of *Eremippus*. Finally the only studied species of the tribe Hypernephini — *Ecliphleps glacialis* is highly isolated from other Acridinae.

Введение

Саранчовые, несомненно, являются одной из наиболее хорошо изученных групп насекомых. Вместе с тем любой исследователь, не искусственный в вопросах систематики и проблемах реконструкции филогенетических отношений этой группы, окажется в затруднении, если начнёт сравнивать таксономические решения, предлагаемые разными авторами. Это определяется, во-первых, появлением новых данных, позволяющих пересмотреть положение каких-то таксонов и дающих возможность по-другому взглянуть на их родственные отношения. Во-вторых, взгляды исследователей на взаимоотношения тех или иных видов и их групп могут существенно различаться. Нередко это связано с переоценкой или недооценкой тех или иных признаков, используемых в систематике. Другая типичная ситуация — признание обособленности определённой группы (например, родовой), но придание ей разного ранга — подтрибы, трибы, подсемейства и даже семейства. Часто проявляется и региональная ограниченность интерпретаций. Так, например, положение рода *Chorthippus*, широко распространённого в Голарктике и весьма богатого видами, интерпретировалось за последние полвека следующим образом (см. также табл. 1):

семейство	подсемейство	триба	автор(ы)
Acrididae	Acridinae	не выделены	Бей-Биенко, Мищенко [1951]
Acrididae	Acridinae	Chorthippini	Шумаков [1963]
Acrididae	Gomphocerinae	не выделены	Uvarov [1966] и др.
Acrididae	Gomphocerinae	Chorthippini	Harz [1975]
Oedipodidae	Arcypterinae	не выделены	Yin [1984]
Acrididae	Acridinae	Gomphocerini	Сергеев [1986] и др.
Acrididae	Gomphocerinae	Gomphocerini	Vickery [1997].

То есть род включался, по крайней мере, в 2 семейства, 3 подсемейства и 2 трибы. Это показывает несовершенство используемых общих подходов и конкретных методов.

Если сравнить основанные на традиционном подходе представления большинства авторов (табл. 1) [Лачининский и др., 2002], то бросится в глаза следующее: реально выделяются группы родов одинакового или почти одинакового состава, что, скорее всего, отражает их родство. Каждую такую группу можно рассматривать либо как группу родов [Johnston, 1956], либо как трибу (более типично для отечественной акридологии [Бей-Биенко, 1930; Шумаков, 1963; Мищенко, 1973, 1974, также личные

сообщения; Сергеев, 1986; Стороженко, 1986]), либо как подсемейство (довольно характерно для англоязычных авторов).

Следует отметить, что к числу наиболее дискуссионных относится ранг группы Locustinae (=Oedipodinae). Нередко она включается в состав подсемейства Acridinae s.l. [Rehn, Grant, 1960; Шумаков, 1963; Мищенко, 1980; Лачининский и др., 2002 и др.]. Фактически этой точки зрения придерживаются В.М. Дирш [Dirsh, 1975] и К. Харц [Harz, 1975], которые, хотя сохраняют подсемейство Oedipodinae, но при этом противопоставляют два семейства: Acrididae и Catantopidae. Поэтому в системах, принятых этими авторами, группа Locustinae выглядит даже сборной.

Для решения таксономических проблем и оценки характера родственных связей, кроме традиционных морфолого-анатомических признаков, на протяжении XX в. неоднократно пытались использовать цитогенетические данные [Weismann, Rentz, 1980; Стебаев и др., 1984; Бугров и др., 1993]. Опыт показал, что и этот подход не является идеальным. Он не может дать ответы на многие вопросы даже при одновременном анализе классического набора признаков.

В последние десятилетия XX в. появились новые возможности установления родственных отношений между разными таксонами, основанные на расшифровке фрагментов последовательностей нуклеиновых кислот. Наиболее широко используется анализ генов, кодирующих митохондриальные рибосомные РНК [Филипенко и др., 2000; Flook, Rowell, 1997a, b; Chapco et al., 1997], реже другие митохондриальные гены [Chapco et al., 1997, 1999; Knowles, Otte, 2000; Litzemberger, Chapco, 2003] и гены ядерной рибосомной РНК [Flook, Rowell, 1998].

В целом современные взгляды разных авторов на таксономические отношения Acridinae (в широком смысле — вместе с Locustinae) менее похожи, чем представления о дифференциации Catantopinae s.l. Реальные сложности, связанные с использованием разных признаков, были наглядно продемонстрированы Н. Джэго [Jago, 1971, 1996b и др.], в частности, показавшим в последней работе нецелесообразность уже ставшего обыденным разделения триб (или подсемейств у многих англоязычных авторов) Acridini (Acridinae) и Tuxalini (Tuxalinae). Недавно выполненное нами сопоставление фрагментов ДНК показывает чёткую обособленность Locustinae, тогда как исследованные представители Catantopinae и Acridinae перемешаны друг с другом [Guljaeva et al., 2001]. Это свидетельствует, что необходимы дальнейшие исследования взаимоотношений этой группы саранчовых, в том числе и с использованием молекулярных подходов.

Принципы отбора модельных таксонов

Для анализа выбрана совокупность видов, представляющих семейство Acrididae (в принятом большинством авторов смысле). В неё входят, во-первых,

Таблица 1. Сравнительное положение исследованных родов саранчовых в таксономических системах, принятых разными авторами.
Table 1. Comparative positions of the examined acridid genera in the taxonomic systems of different authors.

Род	Шумаков [1963]	Direh [1975]	Harz [1975]	Olte [1981, 1984]	Yin [1984]	Сергеев [1986]	Стороженко [1986]	Vickery [1997]	Лачинский и др. [2002]	Orthoptera species file online (version 2.1) [2004]
<i>Ognevia</i> Ikonnikov, 1911		Catantopidae/ Podisminae	Catantopidae/ Podismini		Podisminae	Catantopinae/ Podismini	Catantopinae/ Podismini	Melanopinae/ Podismini	Catantopinae/ Melanopini	Melanopinae/ Podismini
<i>Euthystira</i> Fieber, 1853		Chrysochraontinae		Chrysochraon g. g.	Chrysochraontinae	Chrysochraontini	Chrysochraontini	Gomphocerinae/ Chrysochraontini	Chrysochraontini	Chrysochraontini
<i>Podisropsis</i> Zubevsky, 1900										
<i>Ecilophrleps</i> Serg. Tarbinsky, 1927										
<i>Acryptera</i> Audinet-Serville, 1839			Gomphocerinae			Hypermerphini	Hypermerphini	Acridinae/ Hypermerphini	Hypermerphini	Hypermerphini
<i>Eremippus</i> Uvarov, 1926										
<i>Dociostaurus</i> Fieber, 1853						Acrypterini	Acrypterini		Acrypterini	Acrypterini
<i>Stenobothrus</i> Fischer, 1853				<i>Aulocara</i> g. g.		Dociostaurini			Aulacobothrini	Dociostaurini
<i>Omocestus</i> I. Bolívar, 1879				<i>Stenobothrus</i> g. g.			Stenobothrini		Dociostaurini	
<i>Gomphocerus</i> Thunberg, 1815										Gomphocerini
<i>Aercys</i> Gyll., 1848										
<i>Aeropedellus</i> Hebard, 1935										
<i>Dasythippus</i> Uvarov, 1930										
<i>Stauricerus</i> I. Bolívar, 1867										
<i>Glyptobothrus</i> Chapard, 1941										
<i>Chorthippus</i> Fieber, 1852										
<i>Euchorthippus</i> Serg. Tarbinsky, 1925										
<i>Orphulella</i> Giglio-Tos, 1894										
<i>Eritetix</i> Bruner, 1869										
<i>Locusta</i> Linnaeus, 1758										
<i>Oedaleus</i> Fieber, 1853										
<i>Psophus</i> Fieber, 1853										
<i>Celes</i> Saussure, 1884										
<i>Oedipoda</i> Latreille, 1829										
<i>Bryodemis</i> Fieber, 1853										
<i>Angeracris</i> Bey-Bienko, 1930										
<i>Spingonotus</i> Fieber, 1852										
<i>Spharagemon</i> Soudalet, 1875										
<i>Dissosteira</i> Soudalet, 1876										
<i>Arphia</i> Stål, 1873										

Примечание. Названия семейств выделены полужирным шрифтом и разделены двойной чертой, подсемейства — соответственно обычным шрифтом и полужирной чертой, а трибы — обычным шрифтом и разделены тонкой чертой. Если представления какого-то автора не позволяют точно отнести род или группу близких родов к тому или иному таксону, то тогда соответствующая ячейка окрашена в серый цвет.

Notes. Family names are in bold and divided by double lines, subfamilies are in normal font and divided by thin lines, tribes — in normal font and by thin lines. Grey colour of a cell shows that the author(s) did not exactly determined the position of this taxon.

виды различных подсемейств, триб и родов, причём их родственные отношения совершенно не очевидны и, соответственно, разные авторы относят их к различным надвидовым таксонам (табл. 1). Следует подчеркнуть, что наряду с более или менее традиционными взглядами, например, Г.Я. Бей-Биненко и Л.Л. Мищенко [1951], есть и весьма экзотические [Yin, 1984]. В последней сводке многие предлагаемые подсемейства разделяются на основании единственного признака (например, наличия булав на усиках), что обычно приводит к неоправданному объединению одних таксонов и к сомнительному отнесению к разным подсемействам других.

Во-вторых, сопоставляются таксоны, резко различающиеся по характеру распространения: (а) представленные по обе стороны Атлантического океана, например, трибы *Melanoplina*, *Chrysochraontini*, *Gomphocerini*, роды *Chorthippus* и *Sphingonotus*, (б) ограниченные Палеарктикой (трибы *Hypernerphini*, *Bryodemini*, роды *Podismopsis*, *Ecliphphleps*, *Aeropus* и др.) и (в) ограниченныеNearктикой (триба *Arphiini*, роды *Eritettix*, *Spharagemon*, *Dissosteira*, *Arphia*).

Материалы и методы

Насекомые, относящиеся к 33 видам, собраны в период с 1986 по 1999 гг. на юге Сибири и Дальнего Востока, на Северном Кавказе, в Казахстане, Кыргызстане и в Северной Америке. В окончательный анализ включены данные ещё для 4 видов саранчовых (*Locusta migratoria*, *Gomphocerus rufus*, *Stauroderus scalaris*, *Arcyptera fusca*) и сверчка (*Gryllus fultoni*), взятые из базы данных NCBI (National Center for Biotechnology Information).

Из живого материала (3-5 особей каждого вида) выделяли семенники и фиксировали в 96% этаноле или в смеси 96% этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1) после обработки 0,9% цитратом натрия. Материал хранили в растворе 70% этанола при 4° С. Тотальную ДНК выделяли из фиксированных семенников описанными ранее методами [Bender et al., 1983; Charco et al., 1992; Sunnucks, Hales, 1996] с некоторыми модификациями.

Затем ДНК использовали для амплификации участка митохондриального гена 16S рРНК размером около 500 пар нуклеотидов (пн) с помощью метода полимеразной цепной реакции (ПЦР). Для этого применялись праймеры, синтезированные в Институте цитологии и генетики СО РАН и имевшие следующую структуру: CCGGTCTGAACTCAGATCACGT и CGCCTGTTTATCAAAAACAT.

Данные праймеры предназначены для выделения исследуемого сегмента митохондриальной ДНК [Simon et al., 1994]. Определение нуклеотидной последовательности ДНК осуществляли по методу, предложенному Ф. Сэнгером с соавторами [Sanger et al., 1977]. Выравнивание полученных последовательностей проводилось с помощью программы ClustalX [Thompson et al., 1994].

Дальнейшая обработка полученных данных осуществлялась с использованием программ пакета PHYLIP 3.6. [Felsenstein, 2004]. Дендрограммы сходства строились методами максимального правдоподобия (ML) [Felsenstein, 1981], максимальной экономии (MP) [Fitch, 1971] и методами, базирующимися на анализе матриц расстояний. Оценка достоверности полученных разными способами дендрограмм проводилась методом бутстреп-анализа [Felsenstein, 1985] при количестве повторов равном 1000.

Результаты

При анализе дендрограмм принимались во внимание только ветви, для которых бутстреп-коэффициенты были больше 50. По этим позициям полученные разными методами дендрограммы принципиально не отличаются. На рис. 1 представлена дендрограмма, созданная программой DNAPARS из пакета PHYLIP. Ветви с бутстреп-поддержкой более 50 отмечены жирной линией.

Все включенные в анализ саранчовые семейства Acrididae резко обособлены от сверчка *Gryllus fultoni* (Gryllidae), используемого нами в качестве внешней группы. Внутри Acrididae чётко выделяются два кластера, в одном из которых объединены формы из группы Locustinae, в другом — виды подсемейства Acridinae s.l. и единственный представленный в данном исследовании представитель подсемейства Catantopinae s.l. — *Ognevia longipennis*, явно располагающийся особняком.

Крупный кластер, объединяющий виды группы Locustinae, разделяется на три более мелкие группы. В первую входят три nearктические формы — *Spharagemon collare*, *Dissosteira carolina* и *Arphia xantoptera*, причём внутри неё первые два вида образуют подгруппу с довольно высокой бутстреп-поддержкой (88,5). Вторая группа включает *Celes variabilis* и *Sphingonotus maculatus*, а третья — *Oedaleus decorus*, *Locusta migratoria* и *Angaracris barabensis*, причём последние два вида обособляются внутри неё с бутстреп-оценкой 96.

Следует отметить, что очень близкие дендрограммы для ряда nearктических представителей Locustinae (в том числе и для всех изученных нами) были получены по данным анализа того же фрагмента ДНК У. Чапко с соавторами [Charco et al., 1997]. Показана также значительная обособленность видов этой группы, обитающих в Новом Свете, в том числе и двух своеобразных видов характерного преимущественно для пустынь Африки и Внутренней Азии рода *Sphingonotus* [Rowell, Flook, 2004].

Кластер, сформированный представителями подсемейства Acridinae s.l., расчленяется на 5 более или менее чётко выраженных групп. Первая из них несколько неожиданно объединяет *Euchorthippus pulvinatus*, *Podismopsis poppiusi* и *Euthystira brachyptera*. Вторая включает *Chorthippus curtipennis*, *Aeropedellus variegatus*, *Stenobothrus lineatus*, *S. eurasius*, *Chorthippus albomarginatus* и *Omocestus*

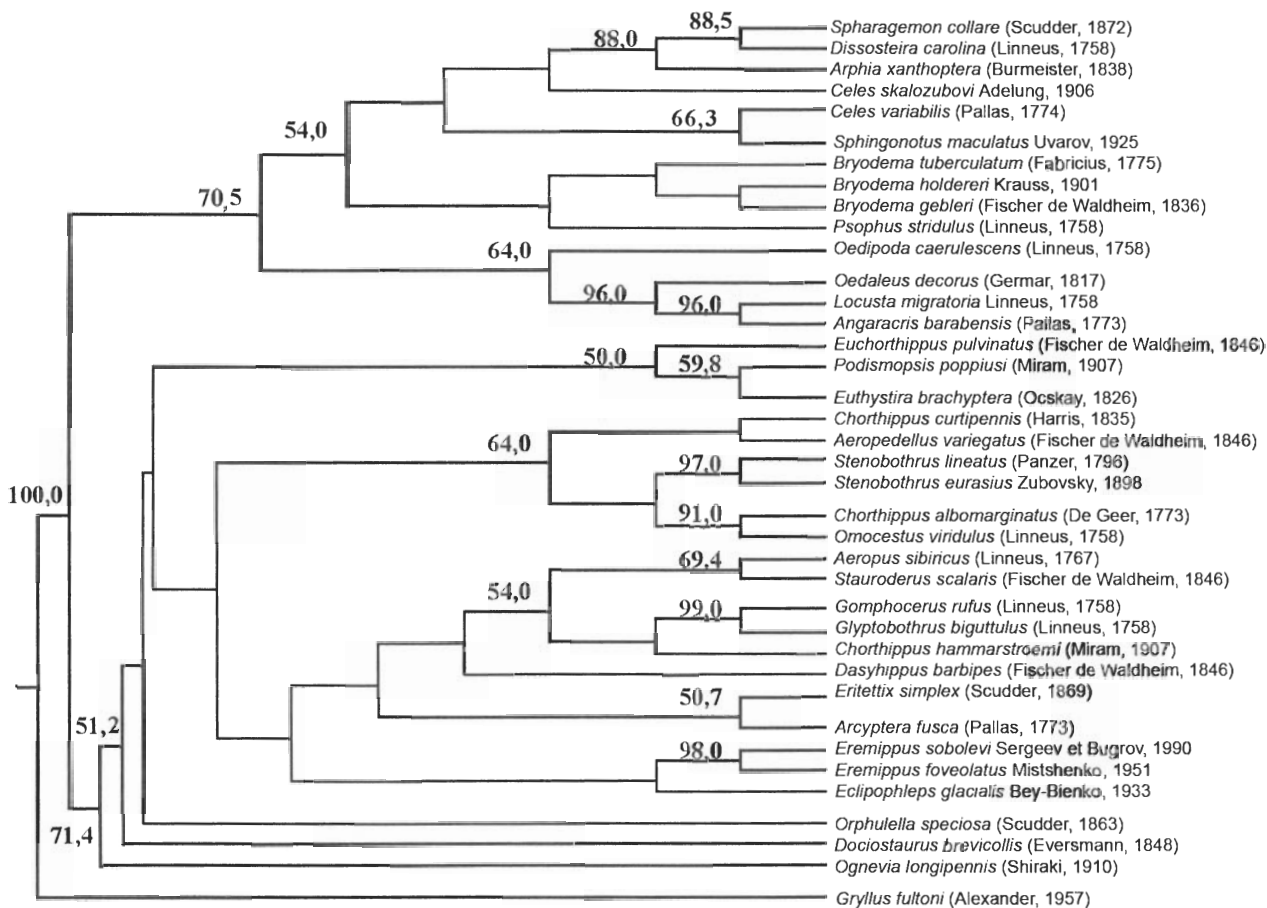


Рис. 1. Консенсусное древо сходства видов семейства Acrididae, построенное по правилу большинства с использованием метода максимальной экономии на основе анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена 16S рРНК. Обозначены ветви с оценкой достоверности >50 % (1 000 повторов). В качестве внешней группы использован вид *Gryllus fultoni*.

Fig. 1. Bootstrap majority rule consensus tree of Acrididae species (using parsimony) based on nucleotide sequences of portions of the mitochondrial 16S rRNA gene. Values >50 % (1 000 replicates) are above each branch. Outgroup is *G. fultoni*.

viridulus. В третью группу входят *Chorthippus hammarstroemi*, *Gomphocerus rufus*, *Glyptobothrus biguttulus*, *Aeropus sibiricus* и *Stauroderus scalaris*. В четвёртой объединяются *Eritetix simplex* и *Arcyptera fusca*. Наконец, к пятой группе относятся два вида рода *Eremippus*: *E. sobolevi* и *E. foveolatus*. Обращают на себя внимание низкие значения бутстреп-оценок для этих групп. Вместе с тем интересно, что только внутри них с высокой достоверностью выделяются пары видов как одного рода: *Stenobothrus lineatus* — *S. eurasius*, *Eremippus sobolevi* — *E. foveolatus*, так и разных: *Chorthippus albomarginatus* — *Omocestus viridulus*, *Gomphocerus rufus* — *Glyptobothrus biguttulus*.

Так как хорошо известно, что разные методы построения дендрограмм часто дают весьма различающиеся результаты, встаёт вопрос о выборе параметров, определяющих предпочтительность того или иного варианта. Фактически, так же как и в традиционной систематике, возникает проблема оценки значимости того или иного признака.

Конечный продукт изучаемого нами гена — рибосомная РНК — в составе рибосомы имеет вторичную

структуру (рис. 2), в которой можно выделить участки с разной степенью консервативности. Центральную, кольцевую часть образуют очень консервативные последовательности, которые идентичны не только у изученных нами саранчовых, но и у насекомых из разных классов [Buckley et al., 2000], что, по-видимому, отражает функциональную важность именно первичной структуры данного района.

Анализ последовательностей, входящих в состав шпилек, показывает, что их консервативность в спиральных участках выше, чем в петлях [Buckley et al., 2000]. Одинаковая длина идентичных шпилек у разных видов свидетельствует о том, что именно она контролируется отбором. Это означает, что фиксация замен в спиральных участках шпилек зависит от того, нарушают замены вторичную структуру или нет. Другими словами, замены, случайно возникающие в разных частях изучаемого гена, имеют разное значение и с различной скоростью закрепляются в процессе эволюции. Особый вес имеют двойные (так называемые компенсаторные) замены (например, замена А–Т на G–C), поскольку они не меняют стабильность вторичной структуры

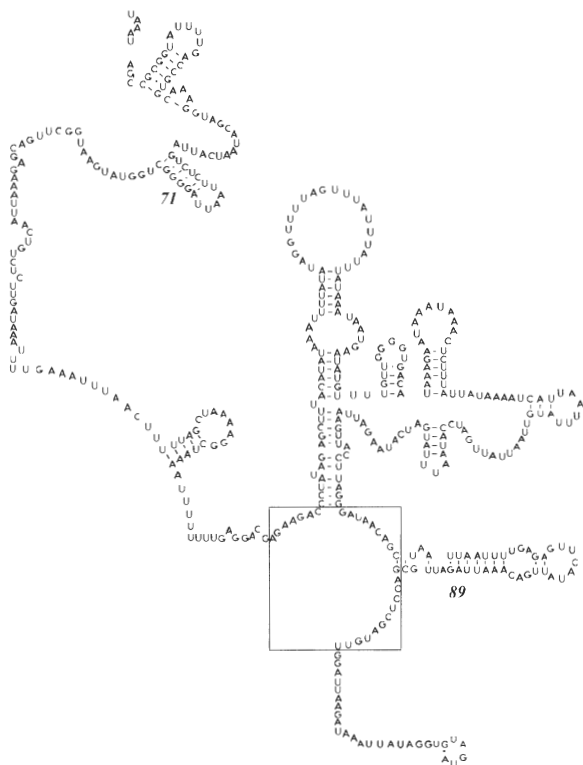


Рис. 2. Вторичная структура фрагмента РНК большой субъединицы рибосом митохондрий у саранчового *Ateliacris annulicornis* (Bruner, 1908) в соответствии с моделью Guttel с соавторами [Buckley et al., 2000; Cannone et al., 2002]. Нумерация шпилек приведена согласно модели Gutell [Buckley et al., 2000]. Рамкой выделен консервативный участок последовательности.

Fig. 2. Secondary structure for portions of rRNA of the grasshopper *Ateliacris annulicornis* (Bruner, 1908) mitochondrial large subunit based on the model of Guttel et al. [Buckley et al., 2000; Cannone et al., 2002]. Numbers of helices are marked following the Gutell's model [Buckley et al., 2000]. Conservative portion of the sequence is shown with the frame.

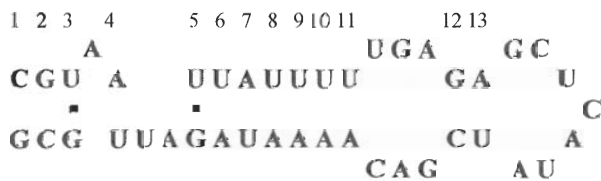


Рис. 3. Спираль 89 вторичной структуры РНК большой субъединицы рибосом митохондрий *Ognevia longipennis*.

Fig. 3. Helix 89 of the secondary structure of rRNA of the *Ognevia longipennis* mitochondrial large subunit.

РНК. Хотя, очевидно, что возникновение компенсаторных замен процесс двухступенчатый и случайный, но зато они закрепляются в процессе отбора гораздо быстрее, чем две случайные некомпенсаторные замены. Следовательно, компенсаторные замены должны иметь приоритетное значение при анализе филогенетических отношений.

Важно подчеркнуть, что, анализ замен в двухцепочечных участках шпилек позволит предположить последовательность мутационных событий (табл. 2). Их анализ у изученных нами видов дополнительно подтверждает некоторые позиции полученной

дендрограммы (см. рис. 1). Так, сопоставление замен в спиральных 89 (табл. 2, рис. 3) и 71 (нумерация спиралей приведена на рис. 2 [см. Buckley et al., 2000]) показывает, что сравниваемые виды распадаются на три кластера, которые соответствуют группам высокого ранга: Locustinae, Catantopinae s.l. и Acridinae s.l.

В кластере, объединяющем представителей Locustinae, подтверждение получают две ветви. Первая из них включает неарктические *Arphia xantoptera*, *Dissosteira carolina* и *Spharagemon eollare*. Анализ спирали 71 демонстрирует их явное сходство с палеарктическим *Celes skalozubovi*. Во второй ветви располагаются *Locusta migratoria* и *Angaracris barabensis*, имеющие одинаковые замены в спиральных 71 и 80. В целом по количеству замен наиболее консервативным видом в данной группе является *Oedipoda caerulescens*, а *Oedaleus decorus*, напротив, в сумме в спиральных шпилек имеет наибольшее количество замен.

В кластере, объединяющем виды Acridinae s.l., подтверждается достоверность следующих позиций: 1) *Glyptothorus biguttulus* и *Gomphoceris rufus* имеют две некомпенсаторные замены в спирали 71, отличающие их от других видов; 2) *Ecliphleps glacialis* и виды рода *Eremippus* сближает компенсаторная (Т–А на С–G) замена в той же спирали; 3) объединение *Podismopsis poppiusi* и *Euthystira brachyptera* поддерживается анализом спирали 80. Вместе с тем очевидна определённая обособленность *Podismopsis poppiusi* из-за сравнительно большой специфики нуклеотидного состава спирали 72. Неарктические *Eritetix simplex* и *Orphulella speciosa* демонстрируют явные отличия от большинства палеарктических видов по разным спиральям.

Заключение

Итак, наши результаты, с одной стороны, подтверждают некоторые традиционные взгляды на таксономические отношения и филогенетические связи саранчовых, с другой же, привлекают внимание к положению многих видов и, в результате, ставят вопросы, поиск ответов на которые требует дополнительных исследований.

Во-первых, чётко прослеживается обособленность изученных представителей группы Locustinae (=Oedipodinae) от прочих саранчовых Голарктики. Это свидетельствует в пользу целесообразности восстановления данного подсемейства, однако не решает одну из важнейших проблем: какие таксоны входят в его состав? В первую очередь необходимо исследование таких триб, как Eragromiini и Parapleuini. Хотя данные по некоторым видам последних и свидетельствуют об их определённом родстве с Locustinae [Rowell, Flook, 2004], но отсутствие в цитированной статье сопоставления с Acridinae s.l. не позволяет ответить на поставленный вопрос.

Во-вторых, очевидное расхождение видов родов *Eremippus* и *Dociostaurus* ещё раз подтверждает их обособленность друг от друга [Бугров и др., 1993] и говорит о целесообразности отнесения их к

Таблица 2. Последовательности нуклеотидов в спирали 89 16S рРНК митохондрий у исследованных видов семейства Acridinae.

Table 2. Nucleotide sequences of the helix 89 of the mitochondrial 16S rRNA in the examined Acridinae species.

Вид или группа видов		Номер позиции в петле (рис. 3)												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Oedaleus decorus</i>	↑	C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	C—G	A—U	U·G	U—A	U—A	U—A	G·U	A—U
<i>Bryodema tuberculatum</i>	↑	C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	C—G	A—U	U—A	U—A	U—A	U—A	G·U	A—U
Остальные Locustinae	↑	C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	C—G	A—U	U—A	U—A	U—A	U—A	G—C	A—U
<i>Ognevia longipennis</i>		C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	U—A	A—U	U—A	U—A	U—A	U—A	G—C	A—U
<i>Eritettix simplex</i>	↓	C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	U—A	G—C	U—A	U—A	U—A	U—A	G—C	A—U
<i>Orphulella speciosa</i> <i>Dociostaurus brevicollis</i> <i>Euchorthippus pulvinatus</i> <i>Podismopsis poppiusi</i>	↓	C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	U—A	G—C	U·G	U—A	U—A	U—A	G—C	A—U
Остальные Acridinae	↓	C—G	G—C	U·G	A—U	U·G	U—A	G—C	U·G	U—A	U—A	U—A	G·U	A—U

Примечание. Полу жирным курсивом выделен вид, имеющий промежуточный набор нуклеотидов. Стрелками обозначена последовательность возникновения замен (позиции 6, 7, 8, 12).

Notes. A species with the intermediate nucleotide sequences is in bold italics. Arrows indicate successive substitution rises (positions 6, 7, 8, 12).

разным надродовым группам [Jago, 1996a]: соответственно **трибам Aulacobothrini и Dociostaurini** [Лачининский и др., 2002].

В-третьих, подтверждается близость саранчовых, входящих в род *Bryodema* s.l. (иногда относимых даже к разным подсемействам [Yin, 1984]). Очевидное сходство демонстрируют представители родов *Podismopsis* и *Euthystira* (триба **Chrysochraontini**). Следует также подчеркнуть объединение с очень высоким уровнем поддержки двух изученных видов рода *Stenobothrus*, относимых к разным под родам. То же можно сказать и о двух довольно разных представителях рода *Eremippus*.

В-четвёртых, прослеживается расхождение саранчовых ряда часто выделяемых надродовых таксонов (ранга трибы и подтрибы). В разных группах оказываются представители Sphingonotini (североамериканские *Spharagemon* и *Dissosteira*, с одной стороны, и палеарктический *Sphingonotus maculatus*, с другой), Oedipodini (*Celes skalozubovi*, *C. variabilis*, *Oedipoda*), Locustini (*Psophus*, с одной стороны, и *Oedaleus* — *Locusta*, с другой). **Перемешаны** представители всех подтриб трибы Gomphocerini, в том числе исследованные виды рода *Chorthippus* оказываются близкими к формам из достаточно далёких (с традиционной точки зрения) родов: *Chorthippus curtipennis* — с *Aeropedellus variegatus*, *Chorthippus albomarginatus* — с *Omocestus viridulus*, *Chorthippus hammarstroemi* — с *Gomphocerus rufus* и *Glyptobothrus biguttulus*. Но, пожалуй, больше всего интригует положение *Euchorthippus pulvinatus*, который с довольно высокой поддержкой попадает в один кластер с типичными представителями Chrysochraontini, с которыми он сходен и по морфологии двулучных хромосом.

Наконец, необходимо подчеркнуть совершенно обособленное положение единственного в проведённом анализе представителя крайне своеобразной трибы Нурпернепиини — *Ecliphleps glacialis*.

Этот таксон характерен преимущественно для гор Центральной и Средней Азии [Sergeev, 1993, 1995], а его положение среди других саранчовых до сих пор не вполне ясно. Так, данную трибу пытаются связать не только с Chrysochraontini [Сергеев, 1986], но и с Gomphocerini [Bugrov, 1994]. Более того, её (как Asoninae и Dyaneminae [см. Sergeev, 1995]) включают даже в состав семейства Oedipodidae [Yin, 1984].

Благодарности

Мы искренне признательны С.М. Закияну и А.И. Шевченко за предоставленную возможность определения нуклеотидных последовательностей. Сбор и обобщение данных выполнены благодаря частичной финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (проект Э0415), Программ «Университеты России» (07.01.020, 07.01.211) и «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект 8308).

Литература

- Бей-Бисенко Г.Я., Мищенко Л.Л. 1951. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Т. 1–2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 667 с.
- Бугров А.Г., Сергеев М.Г., Высоцкая Л.В. 1993. Филогенетическое положение саранчовых рода *Eremippus* Uv. (Orthoptera, Acrididae). Цитогенетический анализ // Кариосистематика беспозвоночных. II. СПб. С.18–21.
- Лачининский А.В., Сергеев М.Г., Чильдебаев М.К., Черняховский М.Е., Локвуд Дж.А., Камбулин В.Е., Гаппаров Ф.А. 2002. Саранчовые Казахстана, Средней Азии и сопредельных территорий. Международная ассоциация прикладной акридологии. Ларами: Университет Вайоминга. vii+387 с.
- Мищенко Л.Л. 1973. Саранчовые рода *Ecliphleps* Serg. Tarb. (Orthoptera, Acrididae) // Энтомологическое обозрение. Т.52. Вып.1. С.94–107.
- Мищенко Л.Л. 1974. К познанию саранчовых рода *Dociostaurus* Fieb. (Orthoptera, Acrididae) // Энтомологическое обозрение. Т.53. Вып.2. С.334–342. Вып.3. С.589–601.
- Мищенко Л.Л. 1980. V.M. Dirsh. Classification of the acridomorph insects. E.W. Classey Ltd., Farringdon, Oxon, 1975, vii+171 pp. — рецензия // Энтомологическое обозрение. Т.59. Вып.3. С.699–702.

- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 237 с.
- Стебаев И.В., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В. 1984. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera, Eumastacoidea и Acridoidea) фауны СССР на основании синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных // Журнал общей биологии. Т.45. No.4. С.456–471.
- Стороженко С.Ю. 1986. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — прямокрылые (прыгающие прямокрылые) // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.1. Л.: Наука. С.241–317.
- Филиппенко М.Л., Тимофеева О.А., Гусаченко А.М., Сергеев М.Г., Высоцкая Л.В. 2000. Реконструкция филогении саранчовых семейства Acrididae (Orthoptera) на основе анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рибосомной РНК митохондрий // Генетика. Т.36. No.10. С.1355–1361.
- Шумаков Е.М. 1963. Саранчовые Афганистана и Ирана // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т.49. С.3–248.
- Bender W., Pierre S., Hogness D.S. 1983. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from the ice and rosy loci and Bitorax complex in *Drosophila melanogaster* // Journal of Molecular Biology. Vol.1. P.17–33.
- Бей-Бенко Г.А. 1930. A monograph of the genus *Bryodema* Fieb. (Orthoptera, Acrididae) and its nearest allies // Ежегодник Зоологического музея АН. Т.31. No.1. С.71–127.
- Buckley T.R., Simon C., Flook P.K., Misof B. 2000. Secondary structure and conserved motifs of the frequently sequenced domains IV and V of the insect mitochondrial large subunit rRNA gene // Insect Molecular Biology. Vol.9. P.565–580.
- Bugrov A.G. 1994. Karyotype of the grasshopper *Eclipophleps glaucis* B.-Bienko, 1933 (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae, Hypernephini) from south east Altai // Folia biologica (Krakow). Vol.42. Nos 1-2. P.19-21.
- Cannone J.J., Subramanian S., Schnare M.N., Collett J.R., D'Souza L.M., Du Y., Feng B., Lin N., Madabusi L.V., Müller K.M., Pande N., Shang Z., Yu N., Gutell R.R. 2002. The comparative RNA Web (CRW) site: an online database of comparative sequence and structure information for ribosomal, intron, and other RNAs // BMC Bioinformatics. <http://www.biomedcentral.com/1471-2105/3/2>.
- Chapco W., Kelln R.A., McFadyen D.A. 1992. Intraspecific mitochondrion DNA variation in the Migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* // Journal of Heredity. Vol.69. P.547–557.
- Chapco W., Kuperus W.R., Litzberger G. 1999. Molecular phylogeny of melanopline grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): the genus *Melanoplus* // Annals of the Entomological Society of America. Vol.92. No.5. P.617–623.
- Chapco W., Litzberger G. 2002. A molecular phylogenetic study of two relict species of Melanopline grasshoppers // Genome. Vol.45. No.2. P.313–318.
- Chapco W., Martel R.K.B., Kuperus W.R. 1997. Molecular phylogeny of North American band-winged grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // Annals of the Entomological Society of America. Vol.90. No.5. P.555–562.
- Dirsh V.M. 1975. Classification of the Acridomorphoid insects. Oxon: E.W. Classey Ltd. 171 p.
- Felsenstein J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach // Journal of Molecular Evolution. Vol.17. P.368–376.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. Vol.39. P.783–791.
- Felsenstein J. 2004. PHYLIP. Version 3.6b // <http://evolution.gs.washington.edu/phylip.html>.
- Fitch W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology // Systematic Zoology. Vol.20. P.406–416.
- Flook P.K., Rowell C.H.F. 1997a. The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mtDNA gene sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.8. No.1. P.89–103.
- Flook P.K., Rowell C.H.F. 1997b. The effectiveness of mitochondrial rRNA gene sequences for the reconstruction of the phylogeny of an insect order (Orthoptera) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.8. No.2. P.177–192.
- Flook P.K., Rowell C.H.F. 1998. Inferences about Orthopteroid phylogeny and molecular evolution from small subunit nuclear ribosomal DNA sequences // Insect Molecular Biology. Vol.7. No.2. P.163–178.
- Guljaeva O.N., Shevchenko A.I., Vysotskaya L.V., Sergeev M.G. 2001. Possible phylogenetic relations of some Holarctic acridids as derived from mitochondrial ribosomal RNA sequences // Metalepica. Special Meeting Issue. P.29–30.
- Harz K. 1975. Die Orthopteren Europas. The Orthoptera of Europe. II. The Hague: Dr. W. Junk. 939 S.
- Jago N.D. 1971. A review of the Gomphocerinae of the World with a key to the genera (Orthoptera, Acrididae) // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Vol.123. No.8. P.205–343.
- Jago N.D. 1996a. Review of western and eastern African genera of the *Dnopherula* complex (Orthoptera, Acridoidea, Gomphocerinae) with description of new genera and species // Journal of Orthoptera Research. No.5. P.69–124.
- Jago N.D. 1996b. Song, sex and synonymy: The Palaearctic genus *Acrida* Linnaeus (Orthoptera, Acrididae, Acridinae) and synonymy of the subfamily Truxalinae under the subfamily Acridinae // Journal of Orthoptera Research. No.5. P.125–129.
- Johnston H.B. 1956. Annotated catalogue of African grasshoppers. Cambridge: University Press. 833 p.
- Knowles L.L., Otte D. 2000. Phylogenetic analysis of montane grasshoppers from the western North America (Genus *Melanoplus*, Acridida: Melanoplineae) // Annals of the Entomological Society of America. Vol.93. No.3. P.421–431.
- Litzberger G., Chapco W. 2003. The North American Melanopline (Orthoptera: Acrididae): a molecular phylogenetic study of their origins and taxonomic relationships // Annals of the Entomological Society of America. Vol.96. No.4. P.491–497.
- Orthoptera Species File. 2004. <http://osf2x.orthoptera.org>.
- Rehn J.A.C., Grant H.J. 1960. A new concept involving the subfamily Acridinae (Orthoptera: Acrididae) // Transactions of the American Entomological Society. Vol.86. No.3. P.173–185.
- Rowell C.H.F., Flook P.K. 2004. A dated molecular phylogeny of the Proctolabinae (Orthoptera, Acrididae), especially the Lithoscirtae, and the evolution of their adaptive traits and present biogeography // Journal of Orthoptera Research. Vol.13. No.1. P.35–56.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol.74. P.5463–5467.
- Sergeev M.G. 1993. The general distribution of Orthoptera in the main zoogeographical regions of North and Central Asia // Acta zoologica cracoviensia. Vol.36. No.1. P.53–76.
- Sergeev M.G. 1995. The general distribution of Orthoptera in the eastern parts of the Saharan-Gobian and Scythian Subregions // Acta zoologica cracoviensia. Vol.38. No.2. P.213–256.
- Simon C., Frati F., Beckenbach A., Crespi B., Liu H., Flook P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers // Annals of the Entomological Society of America. Vol.87. P.651–701.
- Sunnucks P., Hales D.F. 1996. Numerous transposed sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I-II in aphids of the genus *Sitobion* (Hemiptera: Aphididae) // Journal of Molecular Biology and Evolution. Vol.13. P.510–524.
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Research. Vol.22. P.4673–4680.
- Uvarov B.P. 1966. Grasshoppers and locusts: a handbook of general acridology. Vol.1. Cambridge: University Press. 475 p.
- Vickery V.R. 1997. Classification of the Orthoptera (sensu stricto) or Caelifera // Gangwere S.K. et al. (Eds.): The Bionomics of Grasshoppers, Katydid and Their Kin. Oxon, New York: CAB International. P.5–40.
- Weissman D.B., Rentz D.C.F. 1980. Cytological, morphological, and crepitation characteristics of the trimerotropine (*Aer choreutes*, *Circotetix*, and *Trimerotropis*) grasshoppers (Orthoptera: Oedipodinae) // Transactions of the American Entomological Society. Vol.106. P.253–272.
- Yin Xiangchu. 1984. Grasshoppers and locusts from Qinghai-Xizang Plateau of China. Xining: Northwest Plateau Institute of Biology. X+287 p. (In Chinese with English summary).