

УДК 595.729 : 592/599 : 001.4

## О СИСТЕМЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ СВЕРЧКОВЫХ СЕМЕЙСТВА GRYLLIDAE (ORTHOPTERA) С ОПИСАНИЕМ НОВЫХ ТАКСОНОВ. СООБЩЕНИЕ 1

А. В. ГОРОХОВ

Подсемейства *Nemobiinae* и *Trigonidiinae* объединяются в одну группу, подсемейства *Pentacentrinae*, *Podoscirtinae* и *Euscyrtinae* — в другую, а *Hemigryllinae* subfam. n., *Epeopterinae*, *Phalangopsisinae* и *Landrevinae* — в третью. Рассматриваются основные морфопреобразования, происходящие в этих подсемействах. Описываются шесть новых триб и два новых вида.

Настоящая работа является продолжением ранее опубликованной статьи, посвященной проблеме классификации надсемейства *Grylloidea* (Горохов, 1984). В ней делается попытка выяснить взаимоотношения между подсемействами *Gryllidae* и проследить основные пути важных для систематики морфологических преобразований. Вопрос деления подсемейств на трибы затрагивается только по мере необходимости.

В первом сообщении рассматриваются подсемейства *Nemobiinae*, *Trigonidiinae*, *Pentacentrinae*, *Podoscirtinae*, *Euscyrtinae*, *Hemigryllinae* subfam. n., *Epeopterinae*, *Phalangopsisinae* и *Landrevinae*. Второе сообщение будет посвящено остальным подсемействам и филогении *Gryllidae*; в нем будет дан список литературы для всей работы.

Среди *Gryllidae* выделено несколько групп, объединяющих близкие подсемейства. Для удобства эти группы называются по старейшему названию подсемейства с окончанием, соответствующим семейству, но в кавычках.

### ГРУППА 1 («TRIGONIDIINAE»)

Гипофаринкс без хоботка и без волосков по бокам. Надкрылья самца с коротким вершинным полем даже у f. *macroptera*. Стридуляционный аппарат, если развит, лишь с одной косой жилкой в арфе; возле диагональной жилки нет дополнительной жилки, связывающей струны с зеркалом (рис. 1, 20, 22). Второй членник лапки узкий или расширен. Задние голени только с крупными отчлененными шипами. Первый членник задней лапки без зубчиков. Вершина верхних створок яйцеклада не обособлена.

*Nemobiinae* (Nemobiites Saussure, 1877). Голова округлая в профиль. Стридуляционный аппарат с более или менее редуцированным зеркалом и диагональной жилкой, отчасти уподобляющейся струнам (рис. 1, 20). Второй членник лапки узкий. Число шипов и шпор задних голеней незначительно варьирует. Яйцеклад прямой или слабо изогнутый, незначительно сжат с боков; его длина может быть весьма различной (рис. 1, 21).

Голова испытывает преобразования от округлой (анфас) с расположенным в средней части головы глазами до треугольной (анфас) с глазами, смешенными кверху. Надкрылья и крылья бывают полностью развитыми или укороченными. Иногда они совсем отсутствуют. Стридуляционный аппарат может редуцироваться или заменяться контрастной

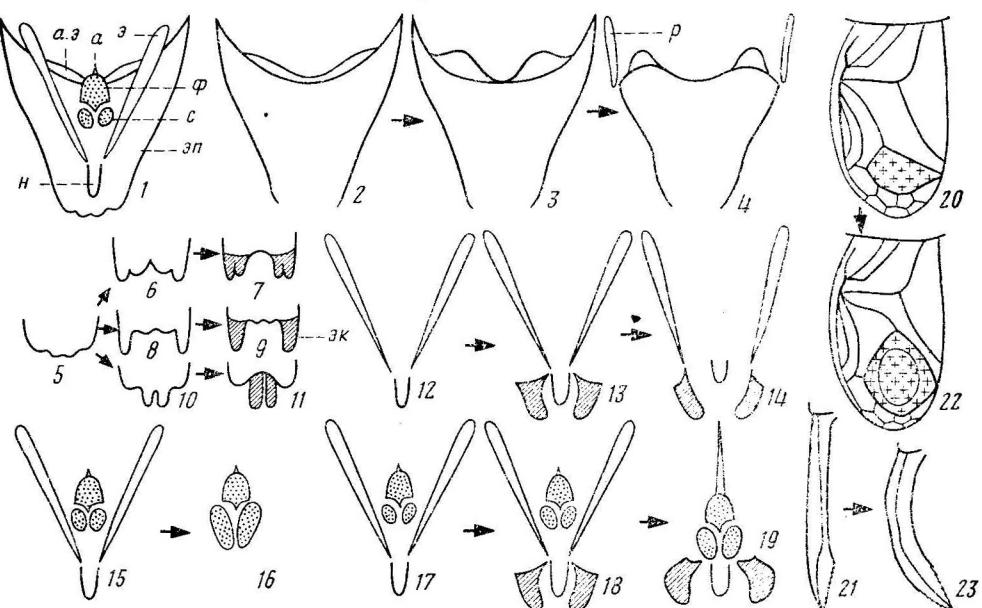


Рис. 1. Схема возможных путей морфопреобразований в группе «Trigonidiidae»: 1—19 — преобразования гениталий самцов *Nemobiinae* [*Nemobius* — 1, 2, 5, 12, 15, 17; *Polionemobius* — 3, 6, 8; *Dianemobius* — 3, 9, 13, 18; *Grylliscus* — 4, 19; *Pteronemobius* — 7, 13, 18; *Parapteronemobius* — 10; *Marinemobius* — 11, 14; *Paranemobius* — 16; 1 — простейшие гениталии, снизу; 2—4 — отчленение рамусов; 5—11 — отчленение эктопарамеров; 12—14 — переход эндопарамеральных аподем к эктопарамерам; 15—19 — редукция эндопарамеральных аподем вследствие уменьшения роли направляющего стержня (15, 16) или передача их функции аподеме формочки (17—19)]; 20—23 — преобразования стридуляционного аппарата (20, 22) и яйцеклада (21, 23); 20, 21 — *Nemobiinae*; 22, 23 — *Trigonidiinae*

окраской для зрительной сигнализации. Тимпанальные органы с округлыми отверстиями или не развиты. Число и размеры шипов задней голени могут уменьшаться или увеличиваться. Одна из шпор задней голени может исчезнуть (*Marinemobiini*).

Более интересные преобразования происходят в гениталиях самца. Наиболее просто устроенные и, возможно, примитивные гениталии (*Nemobius* A.-Serv.) представляют собой вытянутую дорсальную складку, верхняя поверхность которой склеротизована (эпифаллус), а нижняя — мембраннызная и несет мембранный выступ (направляющий стержень) и склеротизованное углубление перед ним (формочка), несущее небольшую аподему. Рядом с формочкой расположены парные склеротизированные мембранны. От направляющего стержня отходит пара длинных и узких эндопарамеральных аподем (рис. 1, 1). Гениталии подобного строения испытывают следующие преобразования: отчленение рамусов вследствие увеличения подвижности эпифаллуса (рис. 1, 2—4), возникновение эктопарамеров, необходимых для схватывания копулятивной папиллы самки (рис. 1, 5—11), переход эндопарамеральных аподем от направляющего стержня к эктопарамерам в связи с ослаблением роли направляющего стержня (рис. 1, 12—14), редукция эндопарамеральных аподем вследствие уменьшения значения направляющего стержня (рис. 1, 15—16) и передача функции обслуживания направляющего стержня и эктопарамеров от мышц, связанных с эндопарамеральными аподемами, к мышцам, связанным с аподемой формочки, что сопровождается увеличением аподемы формочки и редукцией эндопарамеральных аподем, причем связь формочки с эктопарамерами и направляющим стержнем осуществляется через склеротизацию мембранны (рис. 1, 17—19). Послед-

ний высоко модифицированный тип гениталий, свойственный роду *Grylliscus* Tarb., указывает на необходимость выделения этого рода в особую трибу. Преобразования яйцеклада заключаются в основном в появлении различных зубцов на его вершине. Вероятно, этот процесс связан с переходом некоторых *Nemobiinae* от яйцекладки в почву к откладке яиц в растительную ткань.

### *Grylliscini* Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Grylliscus* Tarbinsky, 1930.

Голова округлая анфас. Надкрылья развиты. Задние голени с 6 шпорами. Гениталии самца с отчлененными эктопарамерами и рамусами, но без эндопарамеральных аподем; аподема формочки очень крупная (рис. 1, 4, 19). Яйцеклад слабо зазубрен на вершине.

К трибе относится только типовой род.

От *Nemobiinae* отличается строением гениталий самца, от *Pteropeltobiinae*, кроме того, — отсутствием железистого шипа на задних голенях самца, а от *Marinembobiinae*, помимо строения гениталий, — полным набором шпор задней голени.

*Trigonidiinae* (*Trigonidiens* Saussure, 1870). Голова с уплощенно выдающимся вперед лбом между усиками. Стридуляционный аппарат с развитым зеркалом без делящих жилок; диагональная жилка не уподобляется струнам (рис. 1, 22). Второй членник лапки расширен в виде присоски. Число шипов (3 пары) и шпор (5) постоянно. Яйцеклад довольно короткий, заметно изогнутый и сжатый с боков; его вершина зазубрена (рис. 1, 23).

Строение *Trigonidiinae* очень однообразно. Некоторые флюктуации в форме головы и размере щупиков связаны, очевидно, с частными адаптациями. Наличие развитых тимпанальных органов с округлыми отверстиями у многих форм с редуцированным стридуляционным аппаратом можно объяснить тем, что, в отличие от *Nemobiinae*, редукция этого аппарата у *Trigonidiinae*, вероятно, связана с частичной феминизацией самцов. Это подтверждается тем фактом, что при редукции стридуляционного аппарата у самцов *Trigonidiinae* происходит уподобление жилкования надкрылий таковому самок, тогда как у *Nemobiinae* этот процесс обычно идет по пути накопления беспорядочности в жилковании самцов, без явного уподобления жилкованию самок. В последнем случае корреляция между степенью развития тимпанальных органов и стридуляционного аппарата выступает достаточно отчетливо. В случае феминизации эта корреляция нарушается, так как развитые тимпанальные органы свойственны самкам не менее, чем самцам. Редукция стридуляционного аппарата путем феминизации представляется более выгодной для организма, так как сохраняются хорошо развитые органы слуха.

Гениталии самца *Trigonidiinae* очень близки по строению к примитивным гениталиям *Nemobiinae*. Преобразования их довольно незначительны. Удалось выявить лишь начальные этапы образования эктопарамеров, да частичную склеротизацию направляющего стержня. Однобразие строения подсемейства, включая род *Phylloscyrtus* Guér.-Mén., наводит на мысль о нецелесообразности делить его на трибы.

Филогенетические отношения «*Trigonidiidae*». *Nemobiinae*, а именно та ветвь, которая утратила нижнюю внутреннюю шпору задних голеней, возможно, были предками *Trigonidiinae*, обособление которых было, очевидно, связано с переходом к фитофильному образу жизни. Фитофилам свойственно возникновение присоски из 2-го членника лапок, причем это характерно лишь для прыгающих форм (присоска, вероятно, позволяет мгновенно прикрепиться к гладкой поверхности листа в момент приземления после сильного прыжка). У фитофилов, утративших

частично способность к прыжку, присоска может не возникать (*Oecanthinae*). Переход к фитофилии позволил снова усилить функцию стридуляционного аппарата, в связи с чем происходит вторичное развитие зеркала из небольшой ячейки, оставшейся от зеркала у *Nemobiinae*. Косвенно свидетельствуют об этом отсутствие делящей жилки в зеркале (ложная кольцевая жилка внутри зеркала некоторых форм явно вторична) и сохранение укороченного вершинного поля в надкрыльях самца *Trigonidiinae*. Яйцеклад *Trigonidiinae*, вероятно, специализировался на откладке яиц в ткани растений.

## ГРУППА 2 («PODOSCIRTIDAE»)

Гипофаринкс без хоботка и без волосков по бокам. Вершинное поле в надкрыльях самца различной величины. Стридуляционный аппарат, если развит, с несколькими косыми жилками в арфе; возле диагональной жилки имеется дополнительная жилка, связывающая струны с зеркалом (рис. 2, 1—8). Второй членник лапки расширен в виде присоски. Задние голени вооружены крупными отчлененными шипами в сочетании с различной величины неотчлененными шипами или зубчиками. Первый членник задней лапки с зубчиками. Вершина верхних створок яйцеклада не обособлена.

*Pentacentridae* (Pentacentridae Bäbler, 1916). Голова без углообразно выступающего лба между усиками. Глаза расположены в средней части головы. Второй членник лапок очень незначительно расширен, но уже образует присоску. Первый членник лапок довольно длинный (рис. 2, 39). Задние голени в дистальной части с крупными отчлененными шипами, а в проксимальной — с мелкими зубчиками. Яйцеклад очень схож с таковым *Nemobiinae*, только почти не сжат с боков (рис. 2, 35).

Автор располагает слишком незначительным материалом, чтобы можно было проследить основные направления морфопреобразований в подсемействе. Единственно, что можно отметить, так это флуктуации в форме головы, редукцию стридуляционного аппарата в связи с феминизацией (все изученные формы полнокрылые) и преобразования в гениталиях самца, связанные с отчленением рамусов, переходом эндопараметальных аподем от направляющего стержня к эктопарамерам, модификациями в строении парных вертикальных выростов вершины эпифаллуса (рис. 2, 11, 14) и слиянием направляющего стержня и формочки в единую структуру (рис. 2, 17, 18).

*Podoscirtidae* (*Podoscirtites* Saussure, 1878). Голова с углообразно выступающим вперед лбом между усиками. Глаза расположены в верхней части головы. Второй членник лапок сильно расширен в виде присоски. Первый членник лапок укорочен (рис. 2, 40). Задние голени вооружены крупными отчлененными шипами вперемешку с неотчлененными шипами или зубчиками. Яйцеклад не сжат с боков; его вершина разнообразна по строению, но не является постепенно утончающимся продолжением основной части (рис. 2, 35—37).

Морфологические преобразования у *Podoscirtidae* могут достигать значительного размаха. Голова может становиться высокой и почти опистогнатической (*Phalangiini*). Надкрылья испытывают преобразования, аналогичные таковым в предыдущих подсемействах. Широко распространена феминизация самцов. Стридуляционный аппарат бывает очень хорошо развит; крупное зеркало с 1 или 2 делящими жилками, обычно охвачено с дистальной стороны особой оконтуривающей ячейкой, полностью отделяющей его от вершинного поля. Эта ячейка появлялась в подсемействе по меньшей мере дважды (рис. 2, 1—4). Преобразования стридуляционной и косых жилок показаны на рис. 2, 5—8. Тимпанальные органы развиты или отсутствуют; их отверстия обычно округлые, но

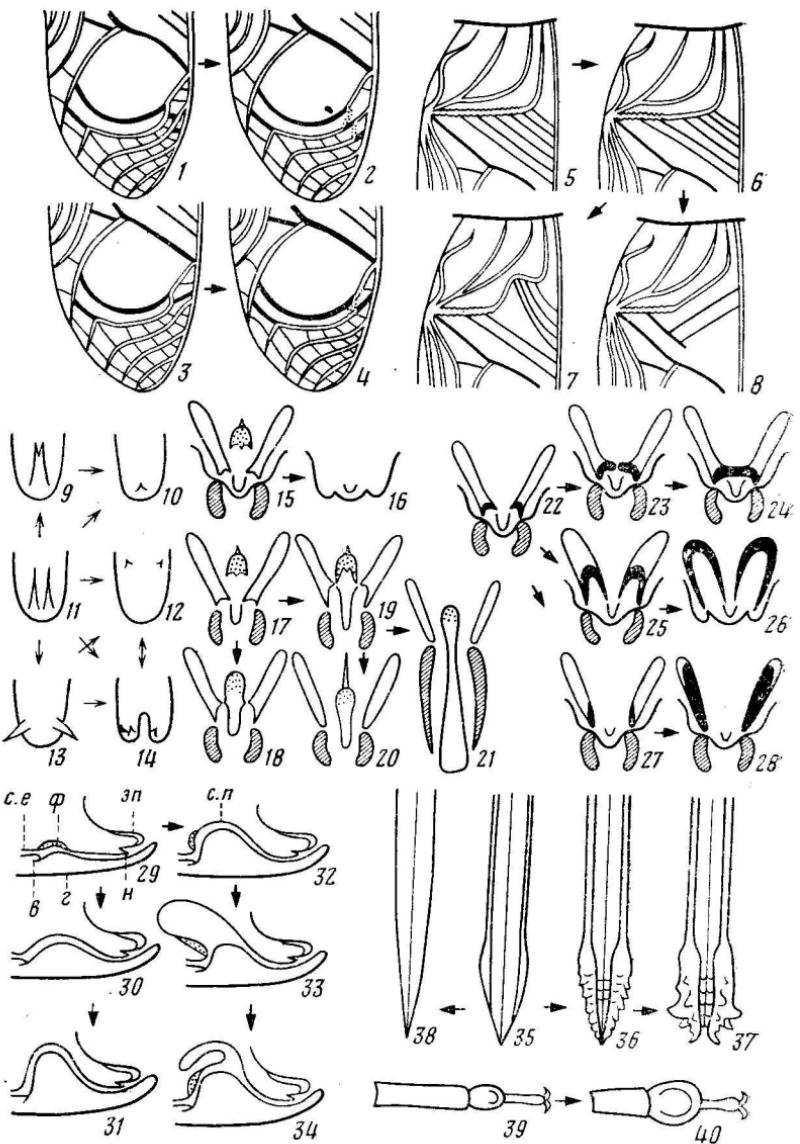


Рис. 2. Схема возможных путей морфопреобразований в группе «Podoscirtidae» (Pentacentrinae — 39; *Pendleburyella* — 1; *Pentacentrodes* — 11, 27, 29, 35; *Pentacentrus* — 11, 18, 35; *Homalogryllus* — 14, 15, 17, 22, 29; *Podoscirtinae* — 40; *Phalaria* — 2, 5, 14, 15, 17, 22, 29, 37; *Hapithus* — 3, 8, 13, 26, 31, 36; *Orocharis* — 4, 8, 12, 13, 25, 30, 36; *Madasumma* — 5, 6, 11, 14, 19, 20, 37; *Truljalia* — 5, 21, 27, 36; *Paroecanthus* — 7, 13, 16, 36; *Podoscirtus* — 9, 15, 17, 22, 29; *Adenopterus* — 10, 23, 29, 36; неопределенный южноамериканский род — 24; *Munda* — 27, 32, 37; *Aphonoides* — 28, 33, 34, 37; *Euscyrtinae* — 40; *Euscyrtus* — 12—14, 31, 38; *Patiscus* — 10, 22, 31, 38): 1—8 — стридуляционный аппарат (двойными линиями обозначены ветви продольных жилок, одиночными — поперечные жилки; 1—4 — два пути образования оконтуривающей ячейки, 5—8 — преобразования стридуляционной и косых жилок); 9—34 — гениталии самца (9—14 — преобразования парных вертикальных выростов вершины эпифаллуса; 15, 16 — редукция основных элементов строения, 17—21 — объединение направляющего стержня и формочки в единую структуру и увеличение ее размеров, 22—28 — три пути образования эндопарамеров, эндопарамеры обозначены черным; 29—34 — образование сперматофорного мешка, сагittalное сечение); 35—40 — преобразования вершины яйцеклада (35—38) и лапки (39, 40)

нередко внутреннее отверстие становится щелевидным, причем это, очевидно, происходит не однажды.

Примитивные гениталии самца у изученных видов снабжены рамусами и эктопарамерами и представляют тот же тип строения, что и в предыдущих подсемействах. Преобразования их идут по следующим направлениям: модификации вертикальных парных выростов вершины эпифаллуса (рис. 2, 9—14), объединение формочки с направляющим стержнем (рис. 2, 17, 19, 20), причем образующаяся структура может стать самой крупной в гениталиях (рис. 2, 21), образование эндопарамеров (склеротизованных участков мембранны, к которым прикреплены или были прикреплены эндопарамеральные аподемы), идущее тремя путями (рис. 2, 22—28), возникновение сперматофорного мешка, который появляется в подсемействе по меньшей мере два раза (рис. 2, 29—34), и, наконец, редукция многих элементов строения (аподем, формочки, частично направляющего стержня) (рис. 2, 15—16). Вторичность последнего преобразования вытекает из явной продвинутости форм (по другим признакам), обладающих такими гениталиями. Объяснить эту редукцию можно тем, что эпифаллус становится чем-то вроде крючка, зацепляющегося за соответствующую структуру самки при копуляции. Последние, достаточно серьезные преобразования позволяют выявить три ветви Podoscirtinae, заслуживающие выделения в отдельные трибы. Основная тенденция развития яйцеклада — специализация его вершины для сверления плотных растительных тканей (рис. 2, 35—37), происходившая в подсемействе неоднократно.

### Aphonoidini Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Aphonoides* Chopard, 1940.

Небольшие сверчки со вздутыми голенями передних ног, несущими обычно крупное овальное отверстие тимпанального органа только на внутренней стороне. Стридуляционный аппарат отсутствует. Гениталии самца со сперматофорным мешком и палочковидными эндопарамерами (рис. 2, 27, 28, 32—34). Яйцеклад со сверлящей вершиной.

В трибу входят роды: *Aphonoides*, *Munda* Stål и, возможно, *Umbulgaria* Otte et Alex. и *Unka* Otte et Alex.

От *Podoscirtini* и *Phaloriini* отличается наличием сперматофорного мешка в гениталиях самца.

### Hapithini Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Hapithus* Uhler, 1864.

Средней величины сверчки с узкими передними голенями, несущими с обеих сторон небольшие овальные отверстия тимпанального органа. Стридуляционный аппарат с характерно изогнутой стридуляционной жилкой и угловидными косыми жилками (рис. 2, 8). Гениталии самца со сперматофорным мешком и эндопарамерами в виде двух дуг (рис. 2, 25, 26, 30, 31). Яйцеклад как на рис. 2, 36.

К трибе относятся роды: *Hapithus*, *Orocharis* Uhler и, возможно, *Lauropa* Walk.

От других триб подсемейства отличается характерным строением стридуляционного аппарата и эндопарамеров в сочетании с наличием сперматофорного мешка.

### Paroecanthini Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Paroecanthus* Saussure, 1859.

Средней величины сверчки со вздутыми передними голенями, несущими снаружи овальное, а изнутри щелевидное отверстия тимпанально-

го органа. Стридуляционный аппарат с очень сильно изогнутой стридуляционной жилкой, но с простыми косыми жилками (рис. 2, 7). Гениталии самца с крючкообразным эпифаллусом и с сильно редуцированными другими элементами строения (рис. 2, 16). Яйцеклад как у предыдущей трибы (рис. 2, 36).

К трибе относятся типовой род и еще один род из Южной Америки, определить который не удалось.

От прочих триб подсемейства отличается строением стридуляционного аппарата и гениталий самца.

*Euscyrtinae* Goročov, 1985. Голова с острым углообразно выступающим вперед лбом между усиками. Глаза расположены в верхней части головы. Лапки как в предыдущем подсемействе, только обычно с зазубренными коготками. Задние голени также сходны с таковыми *Podoscirtinae*. Яйцеклад несколько уплощен дорсо-вентрально—постепенно утончающийся к узкой и заостренной вершине (рис. 2, 38).

Подсемейство представляет собой довольно компактную группу, не делящуюся на трибы. Голова испытывает тенденцию к удлинению. Преобразования надкрыльев и крыльев сходны с таковыми у *Podoscirtinae*, но стридуляционный аппарат известен только у одного рода, да и то в весьма редуцированном состоянии (*Merrinella* Otte et Alex.). Тимпанные органы развиты или нет, но не щелевидные. В гениталиях самца всех изученных родов развит сперматофорный мешок, но происходят и примитивные преобразования: модификации парных вертикальных выростов вершины эпифаллуса (рис. 2, 10, 12—14), отчленения эктопараметров и рамусов.

Филогенетические отношения «*Podoscirtidae*». Наличие характерных парных вертикальных выростов вершины эпифаллуса у многих представителей всех трех подсемейств объединяет их в единую по происхождению группу. *Pentacentrinae* выглядят наиболее примитивной группой (слабо развитые присоски, неукороченные лапки). Не исключено, что они могли быть предками *Podoscirtinae*, возникновение которых, вероятно, связано с дальнейшей адаптацией к фитофильному образу жизни, при которой происходит переход от яйцекладки в почву к откладке яиц в плотную растительную ткань (ветки кустарников и деревьев). *Euscyrtinae*, вероятно, произошли от каких-то очень примитивных *Podoscirtinae*, возможно, в связи со специализацией к обитанию на злаках и яйцекладке в пазухи листьев.

### ГРУППА 3 («ENEOPTERIDAE»)

В эту группу включены подсемейства, объединяемые уникальным строением гипофаринкса, снабженного по бокам волосками (гипофарингеального хоботка нет).

#### *Hemigryllinae* Goročov, subfam. n.

Типовой род — *Hemigryllus* Saussure, 1877.

Голова невысокая, округлая спереди. Глаза расположены в средней части головы. Волоски гипофаринкса короткие. Стридуляционный аппарат развит не очень сильно; зеркало небольшое, без оконтуривающей ячейки (рис. 3, 1—3). Надкрылья самца с развитым вершинным полем. Задние крылья развиты. Второй членик лапки узкий. Тимпанные органы не щелевидные. Задние голени только с крупными отчлененными шипами. Гениталии самца состоят из эпифаллуса, рамусов, эктопараметров, направляющего стержня и связанных с ним и эктопараметрами эндопараметральных аподем (формочка и сперматофорный мешок не развиты) (рис. 3, 7—12). Яйцеклад сильно редуцирован.

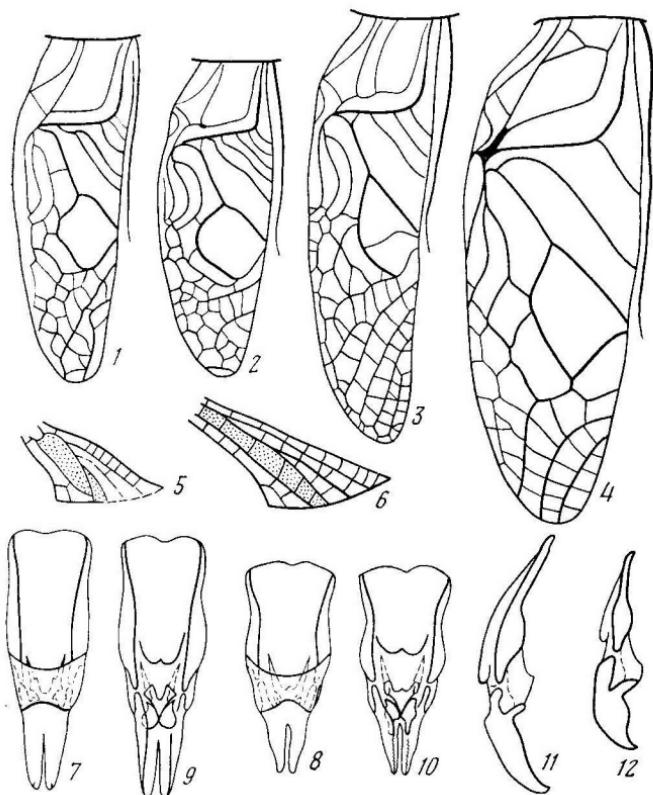


Рис. 3. Самец *Hemigryllus ortonii* (по Saussure, 1877: *H. kriechbaumeri*) (1), *H. woronovi* sp. n. (2, 5, 8, 10, 12), *H. femineus* sp. n. (3, 6, 7, 9, 11), *Nisitrus brunnerianus* (4): 1–6 — надкрылье (1–4 — спинная плоскость; 5, 6 — интеркалярный треугольник); 7–12 — гениталии (7, 8 — сверху, 9, 10 — снизу, 11, 12 — сбоку)

К подсемейству относится лишь типовой род.

От других подсемейств Gryllidae отличается гипофаринксом с волосками, но без хоботка, в сочетании с узкими вторыми члениками лапок и отсутствием мелких зубчиков на задних голенях.

### *Hemigryllus woronovi* Gorochov, sp. n.

Материал. Колумбия, «Rio Magdalena», 12–17.IV 1926, 1 ♂ (голотип), 2 ♀♀, «Barranca-Bergmeja, Magdalena», 21–22.IV 1926, 2 ♀♀, «Presidio, Rio Magdalena», 13.IV 1926, 8.V 1926, 2 ♀♀, «Mosquitero, Rio Magdalena», 9.V 1926, 1 ♀ (паратипы), «Worogonov» (Воронов). Голотип и паратипы в коллекции ЗИН АН СССР (Ленинград).

Описание. Самец (голотип) — небольшой сверчок, окраска типичная для рода. Надкрылья с довольно коротким вершинным полем, 5 косыми жилками, сильно изогнутыми струнами, диагональной жилкой, не связанный со струнами поперечной жилкой, зеркалом без делящей жилки и с приблизительно равными длиной и шириной (рис. 3, 2) и развитой ланцетовидной ячейкой в интеркалярном треугольнике (рис. 3, 5). Ноги довольно короткие. Передние голени с крупным отверстием тимпана органа лишь изнутри. Передние лапки укорочены. Первый членник задних лапок крупный, несколько расширенный и плоский или почти вогнутый сверху. Гениталии с относительно коротким эпифаллусом и эктопарамерами, снабженными выступом на вершине (рис. 3, 8, 10, 12).

Самка сходна с самцом. Жилкование спинной плоскости надкрыльй несколько сетчатое. От яйцеклада остаются лишь короткиеrudimentы.

Длина (мм): тела ♂ 10,5, ♀ 11–12; тела с крыльями ♂ 16, ♀ 17–19; переднеспинки ♂ 1,6, ♀ 1,8–2; надкрылья ♂ 7, ♀ 7,5–8; заднего бедра ♂ 6, ♀ 7–7,5; яйцеклада 0,8–1.

Замечания. От *H. ortonii* (Scud.) отличается длиной вершинного поля, формой струн и зеркала в надкрыльях самца (рис. 3, 1).

### *Hemigryllus femineus* Gorochov, sp. n.

Материал. Перу, «Upper Amazons.» (верховья Амазонки), 1905, 1 ♂ (голотип), «E. Robuchon», Бразилия, «Manaos» (Манаус), 1.II 1896, 1 ♀ (паратип), «E. E. Austen». Голотип и паратип в коллекции ЗИН АН СССР (Ленинград).

Описание. Самец (голотип) похож на самца предыдущего вида, но несколько крупнее и чуть более длинный. От него и *H. ortonii* отличается надкрыльями с весьма длинным вершинным полем, 3 косыми жилками, не сильно, но хорошо изогнутыми струнами, сильно вытянутым зеркалом, отсутствием ланцетовидной ячейки в интеркалярном треугольнике (рис. 3, 3, 6), длинным эпифаллусом и эктопарамерами без выступа на вершине (рис. 3, 7, 9, 11). Диагональная жилка не связана со струнами поперечной жилкой. Зеркало на одном надкрылье с делящей жилкой, на другом — без нее.

Самка почти неотличима от самки предыдущего вида, лишь чуть крупнее и с несколько более длинными ногами.

Длина (мм): тела ♂ 12,5, ♀ 12,5; тела с крыльями ♂ 20, ♀ 19; переднеспинки ♂ 2, ♀ 2; надкрылья ♂ 10, ♀ 8,5; заднего бедра ♂ 7,8, ♀ 7,8; яйцеклада 0,7.

Замечания. Стридуляционный аппарат нового вида несколько редуцирован вследствие феминизации, о чем свидетельствуют уменьшение зеркала, ослабление изгиба ветвей кубитальной жилки, образующих зеркало, и исчезновение ланцетовидной ячейки в интеркалярном треугольнике.

*Eneopterinae* (*Eneopterites* Saussure, 1874). Гипофаринкс с длинными волосками. Второй членник лапки расширен в виде присоски. Тимпанальные органы на внутренней стороне передней голени с щелевидным отверстием. Задние голени с крупными отчлененными шипами, расположеными вперемешку с мелкими зубчиками. Яйцеклад сжат с боков, без зубцов; вершина его верхних створок в той или иной степени обособлена от остальной части (рис. 4, 3, 4).

Голова бывает сходна с таковой *Hemigryllinae*, но у большинства становится более высокой со смещеными кверху глазами. Надкрылья и крылья полностью развитые или испытывают сходные с *Podoscirtinae* преобразования. Стридуляционный аппарат близок к таковому *Podoscirtinae*. Появляется даже тенденция к образованию оконтуривающей ячейки у форм с крупным зеркалом (рис. 4, 1, 2). Несколько редуцированный стридуляционный аппарат (как у *Hemigryllus femineus*) может вновь усилить свою функцию, но при этом может произойти не возврат к исходному состоянию, а превращение всего надкрылья, в том числе и вершинного поля, в звукоизлучающую структуру (рис. 3, 4).

Гениталии самца сходны с примитивными гениталиями «*Trigonidiidae*» и «*Podoscirtidae*». Обнаружены следующие преобразования их: отчленение рамусов и эктопарамеров, образование эндопарамеров (как на рис. 2, 22–24) и переход их аподем от направляющего стержня к эктопарамерам. Образование специализированной вершины яйцеклада изображено на рис. 4, 3, 4. Вершина верхних створок способна отгибаться вверх тем сильнее, чем уже склеротизованная перемычка, связывающая ее с остальной частью яйцеклада. Попеременное раскрывание и за-

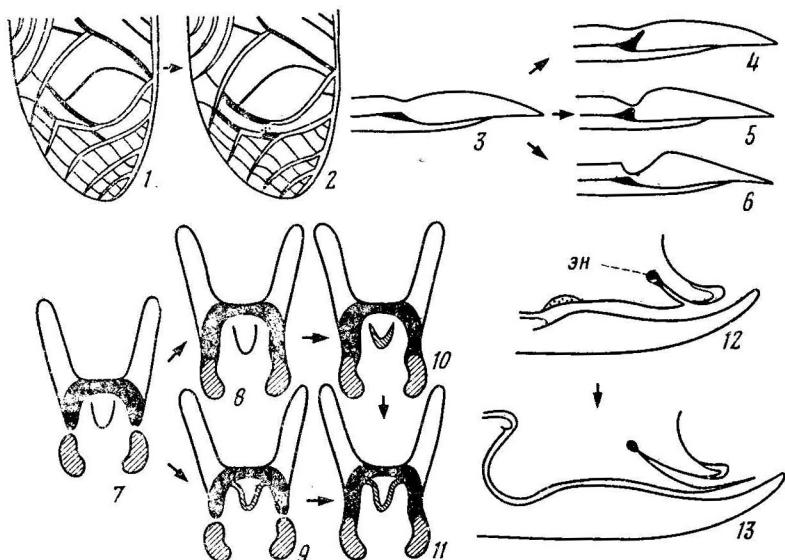


Рис. 4. Схема возможных путей морфопреобразований в группе «Eneopteridae» (Енеоптериды: *Eneoptera* — 1, 2, 4; *Xenogryllus* — 1, 3; *Cardiodactylus* — 3; *Nisitrus* — 4; *Phalangopsinae*: *Endacusta* — 3, 7, 13; *Luzaropsis* — 6; *Luzara* — 8; *Amphiacusta* — 9, 12; *Phaeophilacris* — 10, 11, 12; *Landrevinae*: *Duolandrevus* — 3; *Hemilandreva* — 5): 1—2 — образование оконтуривающей ячейки в стридуляционном аппарате; 3—6 — преобразования вершины яйцеклада (перепончатый участок верхней створки обозначен черным); 7—13 — гениталии самца (7—11 — объединение эндопарамеров, эктопарамеров и части направляющего стержня в единый склерит; 12—13 — образование загнутого вверх желоба из вытянутого основания направляющего стержня, слитого с формочкой, сагиттальное сечение)

крывание вершины яйцеклада способствует успешному погружению яйцеклада в почву. Этот механизм дает возможность тонкому яйцекладу проникать на значительную глубину, т. е. позволяет сильно увеличить длину яйцеклада.

*Phalangopsinae* (*Phalangopsites* Saussure, 1878). Гипофаринкс с длинными волосками. Второй членик лапки узкий. Тимпанальные органы, если развиты, не щелевидные. Задние голени как у Енеоптериды. Яйцеклад близок по строению к таковому Енеоптериды (рис. 4, 3, 6).

Преобразования головы сходны с таковыми Енеоптериды. Надкрылья также сходны с укороченными надкрыльями Енеоптериды или, как и задние крылья, отсутствуют (представители трибы *Heterogryllini* не изучены и, так как их положение в системе неясно, здесь не рассматриваются). Стридуляционный аппарат, если развит, может содержать в зеркале до 4 делящих жилок. Редукция его не связана с феминизацией. Верхнее надкрылье может стать более или менее склеротизированным.

Преобразования в гениталиях самца близки к таковым Енеоптериды: отчленение рамусов, образование эндопарамеров, кроме того, объединение направляющего стержня с формочкой, объединение эндопарамеров, эктопарамеров и части направляющего стержня в единый склерит (рис. 4, 7—11), образование сперматофорного мешка и вытягивание основания направляющего стержня, слитого с формочкой, в виде длинного загнутого вверх желоба (рис. 4, 12, 13). Два последних преобразования характеризуют две ветви, заслуживающие выделения в особые трибы. Что касается трибы *Luzarini* и группы *Amphiacustae* (Hubbel, 1938), то изучение представителей их типовых родов не выявило суще-

ственных отличий от Phalangopsini. Преобразования вершины яйцеклада аналогичны таковыми Елеоптерине, но идут несколько иным путем (рис. 4, 3—6).

### Luzaropsini Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Luzaropsis* Chopard, 1925.

Голова округлая. Глаза не смещены кверху. Надкрылья короткие, у обоих полов без стридуляционного аппарата. Гениталии самца с небольшим сперматофорным мешком, но без развитых эндопарамеров. Яйцеклад с ясно обособленной вершиной верхних створок (рис. 4, 6).

К трибе относится типовой род и, возможно, род *Larandopsis* Chop.

От прочих Phalangopsinae отличается формой головы и строением гениталий самца.

### Endacustini Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Endacusta* Brunner-Wattenwyl, 1873.

Голова высокая. Глаза смещены кверху. Надкрылья самца, если развиты, со стридуляционным аппаратом. Самки бескрылые. Гениталии самца с удлиненным в виде желоба основанием направляющего стержня, слитого с формочкой, и с развитыми эндопарамерами (рис. 4, 13). Яйцеклад с неясно обособленной вершиной верхних створок (рис. 4, 3).

К трибе относится типовой род и, возможно, роды *Tathra* Otte et Alex. и *Endotaria* Chop.

От остальных Phalangopsinae отличается строением гениталий самца и вершины яйцеклада.

Landrevinae (*Landrevites* Saussure, 1878). Гипофаринкс с короткими волосками,ющими в отдельных случаях исчезать (*Duolandrevus* Kirby). Лапки и тимпанальные органы как у Phalangopsinae. Задние голени с крупными отчлененными шипами в дистальной части и с мелкими зубчиками — в проксимальной. Яйцеклад близок к таковому Елеоптерине и Phalangopsinae (рис. 4, 3, 5).

Форма головы изменяется от небольшой и сплюснутой сверху до очень широкой и довольно высокой. Надкрылья и крылья представляют почти те же модификации, что и у Phalangopsinae, только зеркало в стридуляционном аппарате, если развито, без делящих жилок и верхнее надкрылье не склеротизуется.

Преобразования гениталий самца сходны с таковыми Елеоптерине и Phalangopsinae (отчленение рамусов и эктопарамеров, образование эндопарамеров и, кроме того, склеротизация направляющего стержня). Вершина яйцеклада претерпевает изменения промежуточные между таковыми Елеоптерине и Phalangopsinae (рис. 4, 3, 5).

Филогенетические отношения «Елеоптериды». Эволюцию этой группы можно представить следующим образом. Какие-то примитивные геофильные «Елеоптериды» дали две ветви, одна из которых, характеризующаяся крупными широкими эндопарамеральными аподемами в гениталиях самца, перешла к лазающему образу жизни на скалах и стволах деревьев, а затем распалась на две части, возможно, в связи с переходом некоторых форм к обитанию под отслоившейся корой мертвых деревьев (Landrevinae), тогда как другие формы (Phalangopsinae) испытывали дальнейшую специализацию к лазающему образу жизни, близкому к таковому пещерных лжекузнецов (Rhaphidophoridae). Вторая геофильная ветвь «Елеоптериды», характеризующаяся маленькими узкими эндопарамеральными аподемами в гениталиях самца, в свою очередь распалась на две ветви, одна из которых дала геофильных роющих Hemigryllinae, а другая приобрела некоторые черты фитофильности (присоску из 2-го членика лапок), но сохранила, как и дру-

гие «Eneopteridae», яйцекладку в почву (Eneopterinae). Удлинение гипофарингеальных волосков у Eneopterinae и Phalangopsinae, видимо, произошло параллельно.

ЗИН АН СССР  
(Ленинград)

Поступила в редакцию  
19 декабря 1984 г.

### Буквенные обозначения на рисунках

*a* — аподема формочки, *a.* *э* — аподема эпифаллуса, *в* — вальвы, *г* — генитальная пластиинка, *н* — направляющий стержень, *р* — рамус, *с* — склеротизация мембранны, *с. е* — семяизвергательный канал, *с. н* — сперматофорный мешок, *ф* — формочка, *эк* — эктопараметр, *э* — эндопараметральная аподема, *эн* — эндопараметр, *эн* — эпифаллус.

## SYSTEM AND MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF CRICKETS FROM THE FAMILY GRYLLIDAE (ORTHOPTERA) WITH DESCRIPTION OF NEW TAXA. COMMUNICATION 1

A. V. GOROCHOV

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

### Summary

The subfamilies Nemobiinae and Trigonidiinae are combined in a group, while the subfamilies Pentacentrinae, Podoscirtinae and Euscyrtinae in another, and Hemigryllinae subfam. n., Eneopterinae, Phalangopsinae and Landrevinae in the third group. Chief morphological transformations taking place in these subfamilies are considered. Six new tribes and two new species are described.