

УДК 595.729 : 592/599 : 001.4

**О СИСТЕМЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ СВЕРЧКОВЫХ  
СЕМЕЙСТВА GRYLLIDAE (ORTHOPTERA) С ОПИСАНИЕМ  
НОВЫХ ТАКСОНОВ. СООБЩЕНИЕ 2**

A. V. ГОРОХОВ

Подсемейства *Gryllomiminae* subfam. n., *Itarinae*, *Gryllomorphinae* и *Gryllinae* объединяются в одну группу, характеризующуюся наличием гипофарингеального хоботка. Подсемейство *Cachoplistinae* сближается с подсемейством *Oecanthinae*, а недостаточно изученное подсемейство *Pteroplistinae* помещается отдельно. Описываются одна новая триба и один новый вид. Восстанавливается родовое название *Melolimpha* Walk. и этот род вместе с *Homoeogryllus* Guér.-Mén. переносится в *Cachoplistinae*. Рассматриваются филогения и некоторые вопросы морфологической эволюции семейства.

Во втором сообщении настоящей работы рассматриваются подсемейства *Gryllomiminae* subfam. n., *Itarinae*, *Gryllomorphinae*, *Gryllinae*, *Cachoplistinae*, *Oecanthinae* и *Pteroplistinae*. Здесь же обсуждается филогения *Gryllidae* и приводится список литературы для всей работы.

Рассматриваемые подсемейства объединены в несколько групп, условные названия которым даются в соответствии с принципом, изложенным в первом сообщении этой работы.

**ГРУППА 4 («GRYLLIDAE»)**

Объединяет формы, у которых гипофаринкс не несет волосков, но снабжен выворачивающимся хоботком с псевдотрахеями (подробнее о строении хоботка см. Rietschel, 1953). Кроме того, группе «*Gryllidae*» свойственна характерная полушаровидная голова.

***Gryllomiminae* Gorochov, subfam. n.**

Типовой род — *Gryllomimus* Chopard, 1936.

Глаза округлые, сдвинуты несколько книзу. Гипофаринкс с ясным хоботком. Наличник не вздут. Стридуляционный аппарат хорошо развит, с крупным зеркалом, снабженным 2 делящими жилками (рис. 1, 1, 2). Второй членник лапки узкий. Задние голени с отчлененными шипами, расположенными вперемешку с мелкими зубчиками. Гениталии самца примитивного типа, без рамусов, эктопарамеров и эндопарамеров; направляющий стержень почти слит со средним задним выступом эпифаллуса, в связи с чем эндопарамеральные аподемы редуцированы, но формочка и парные склеротизации мембранны присутствуют (рис. 1, 3—5). Яйцеклад слегка сжат с боков; его вершина сходна с примитивной вершиной яйцеклада «*Eneopteridae*».

К подсемейству относится только типовой род.

От других подсемейств отличается вооружением задних голеней и строением лапок в сочетании с наличием гипофарингеального хоботка.

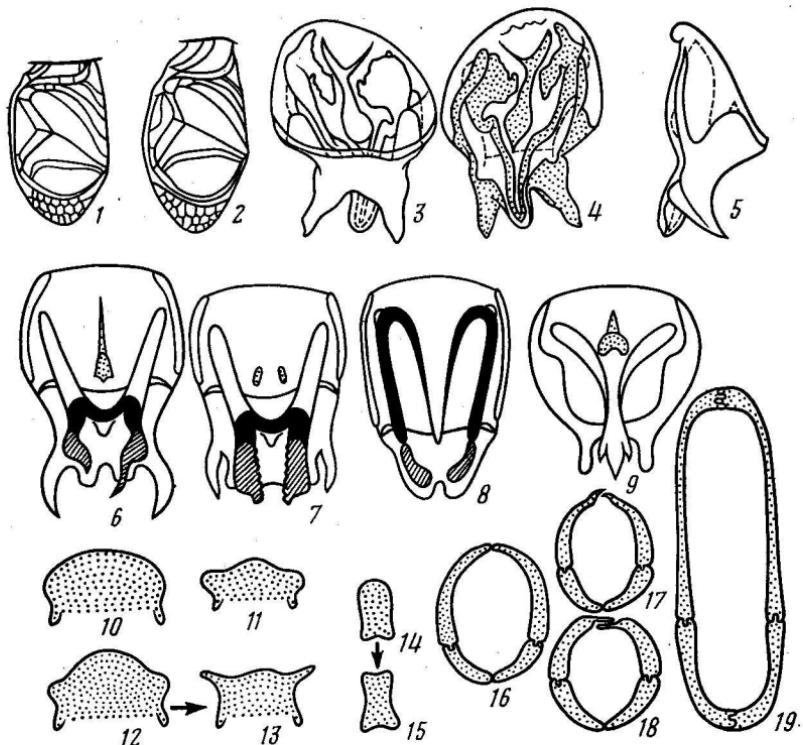


Рис. 1. *Gryllomimus chopardi* (по Chopard, 1936) (1), *G. perfectus* sp. n. (2—5), *Homoegryllus* (6, 12, 14, 17), *Cachoplistus* (7, 13, 15), *Oecanthus* (8, 18), *Pteroplistus* (9, 19), *Endacusta* (10, 16), *Xabea* (11): 1—2 — спинная плоскость надкрылья самца; 3—5 — гениталии самца (3 — сверху, 4 — снизу, 5 — сбоку); 6—9 — строение гениталий самца (вид снизу, схематично); 10—19 — схема поперечного сечения (10—13 — переднеспинки, 14—15 — задней голени, 16—19 — яйцеклада)

### *Gryllomimus perfectus* Gorochov, sp. n.

М атериал. Буркина-Фассо, «Poundou, Haute Volta», 18—20.IX 1927, 1 ♂ (голотип) (Олсуфьев), в коллекции ЗИН АН СССР (Ленинград).

Описание голотипа. Маленький сверчок с однотонной шоколадно-коричневой окраской. Голова и переднеспинка блестящие. Ротовые органы светло-коричневые. Переднеспинка сильно сужается кпереди. Надкрылья крупные, прозрачные, заметно сужаются в базальной части и расширяются в области зеркала; зеркало очень крупное, без оконтуривающей ячейки; его длина почти равна ширине; часть зеркала, расположенная дистальнее делящих жилок, явно крупнее проксимальной части; струны относительно слабо изогнутые; косых жилок 5; диагональная жилка короткая и слабо наклонная; базальная часть надкрылья весьма длинная (рис. 1, 2). Задние крылья выдаются сзади изпод надкрылий. Бедра и голени коричневые, с несколько более светлыми основаниями и вершинами; лапки светло-коричневые. Передние голени с довольно крупными овальными отверстиями тимпанальных органов на обеих сторонах. Гениталии асимметричные как на рис. 1, 3—5.

Длина (мм): тела 11, тела с крыльями 15, переднеспинки 1,8, надкрылья 10, заднего бедра 6,5.

Самка неизвестна.

З а м е ч а н и я. От *G. chopardi* (Ebn.) отличается жилкованием надкрылий самца (рис. 1, 1) и коричневыми, а не желтыми бедрами.

*Itarinae* Chopard, 1931. Глаза округлые. Гипофаринкс со слабо развитым или даже иногда редуцированным (*Parapentacentrus* Shir.) хоботком. Наличник не вздут. Второй членик лапок расширен в виде присоски. Задние голени с крупными отчлененными шипами в дистальной части и с мелкими зубчиками в проксимальной. Гениталии самца с рамусами, эктопарамерами, сперматофорным мешком и палочковидными эндопарамерами (как у *Aphonoides* Chop.). Яйцеклад схож с таковым *Grylloimitinae*, но его вершина напоминает специализированную вершину яйцеклада *Phalangopsisinae*, только вместо выемки на верхнем крае верхних створок развит перепончатый участок.

Надкрылья и крылья обычно развиты. Стридуляционный аппарат развит, похож на таковой *Eneopterinae* (у *Itara* Walk. даже имеется тенденция к образованию оконтуривающей ячейки по типу *Eneopterinae*), но может редуцироваться вследствие феминизации. Внутреннее отверстие тимпанального органа может становиться щелевидным.

*Gryllomorphinae* (*Gryllomorphites* Saussure, 1877). Глаза треугольные. Гипофаринкс с ясным хоботком. Наличник вздутый. Второй членик лапок узкий. Задние голени как у *Itarinae*. Гениталии самца разнообразного строения. Яйцеклад схож с таковым *Hemigryllinae* и *Itarinae*, но его вершина устроена как у некоторых *Eneopterinae* (*Eneoptera* Burm.), только с укороченной вершиной нижних створок.

Надкрылья и крылья обычно отсутствуют или сильно редуцированы (без стридуляционного аппарата). Тимпанальные органы у изученных форм отсутствуют.

Гениталии самца примитивного типа (без сперматофорного мешка, со слабо отчлененными рамусами и эктопарамерами, с формочкой, снабженной аподемой, и с эндопарамерами, подобными таковым большинства *Phalangopsisinae*), свойственны трибе *Petaloptilini*. Внутри трибы происходит лишь склеротизация направляющего стержня. Гениталии самца трибы *Gryllomorphini* являются производными от таких *Petaloptilini*. У них развивается сперматофорный мешок, эндопарамеры становятся дуговидными, как у некоторых *Podoscirtinae* (*Hapithus* Uhler), но обе дуги остаются связанными друг с другом склеротизованной перемычкой, эндопарамеральные аподемы уменьшаются, а от формочки остается лишь маленький поперечный склерит.

*Gryllinae* (*Grylloides* Laicharting, 1781). Глаза округлые. Гипофаринкс с ясным хоботком. Наличник не вздут. Второй членик лапок узкий. Задние голени разнообразного строения. Гениталии самца устроены как у *Gryllomorphini*, только формочка не превращается в поперечный склерит. Яйцеклад как у *Gryllomorphinae*, но вершина нижних створок не укорочена.

Голова изменяется от округлой до сплюснутой спереди или сверху. У самцов она может быть угловатой с плоской лицевой частью, вооруженной различными выступами спереди или лобным пластинчатым образованием, служащими для борьбы или привлечения самок. Иногда сильно увеличиваются мандибулы. Преобразования надкрылий не менее разнообразны, чем у всех предыдущих подсемейств, только не развивается оконтуривающая ячейка, да редко встречается феминизация надкрылий самца (в зеркале 1 делящая жилка или она отсутствует). Тимпанальные органы не щелевидные или отсутствуют. Задние голени обычно лишь с крупными отчлененными шипами, реже с неотчлененными шипами, но у трибы *Sclerogryllini* они только с мелкими зубчиками.

Преобразования гениталий самца идут по нескольким направлениям: превращение направляющего стержня в склеротизованный прут — виргу, образование средних лопастей эктопарамеров, поддерживающих виргу, расчленение эктопарамеров, возникновение лигамента, подвижно сочленяющего эндопарамеры и виргу, сильное увеличение размеров

сперматофорного мешка и развитие его аподем. Яйцеклад *Gryllinae* может испытывать редукцию. У *Sclerogryllini* на его вершине развиваются зубчики.

Филогенетические отношения «*Grylidae*». По строению головы (очень маленькой относительно тела) *Grylomiminae* сближаются с *Itarinae*. Обособление их общих предков могло произойти в результате перехода к частично лазающему образу жизни, вероятно, свойственному *Grylomiminae* (об этом говорят длинные и тонкие лазательные ноги *Grylomiminae*). *Itarinae* же приобрели некоторые черты фитофильности (присоску из среднего членика лапок), сохранив яйцекладку в почву. *Grylomorphinae* и *Gryllinae* объединяет строение гениталий самца, а именно эндопарамеров. *Grylomorphinae*, возможно, обособились от общих с *Gryllinae* предков вследствие специализации к полупещерному образу жизни, а *Gryllinae* (самая процветающая ныне группа сверчковых), вероятно, сохранили малоспециализированный геофильный образ жизни, свойственный предкам *Grylidae*. Интересно отметить, что сперматофорный мешок в гениталиях самца возникал в этой группе трижды: у *Itarinae*, *Grylomorphinae* и у *Gryllinae*.

#### ГРУППА 5 («CACHOPLISTIDAE»)

Гипофаринкс без хоботка и без волосков по бокам. Вершинное поле в надкрыльях самца обычно укороченное. Стридуляционный аппарат напоминает таковой *Podoscirtinae*. Второй членик лапки узкий. Вооружение задних голеней и первых члеников задних лапок, а также строение вершины яйцеклада довольно разнообразны.

*Cachoplistinae* (*Cachoplistites* Saussure, 1877). Голова небольшая, удлиненная, но гипогнатическая, с глазами, смещенными кверху. Надкрылья и крылья развиты. Стридуляционный аппарат очень крупный, широкий; зеркало с оконтуривающей ячейкой и 2 или более делящими жилками. Надкрылья самки с характерным сетчатым жилкованием в спинной плоскости. Ноги длинные и тонкие, в том числе задние бедра. Задние голени с отчлененными шипами вперемешку с мелкими зубчиками или только с зубчиками. Первые членики задних лапок с зубчиками. Внутреннее и наружное отверстия тимпанальных органов небольшие и не щелевидные. Коготки лапок без крупных зубцов в основании. Гениталии самца напоминают таковые большинства *Phalangopsinae*: эктопарамеры и эндопарамеры более или менее срастаются друг с другом, рамусы развиты, сперматофорный мешок отсутствует (рис. 1, 6, 7). Яйцеклад напоминает примитивный яйцеклад «*Epeopteridae*», но верхние края верхних створок несколько отогнуты и даже могут слегка налегать друг на друга (рис. 1, 17).

Обнаружены следующие морфопреобразования: развитие характерных пластинчатых ребер переднеспинки из боковых валиков (рис. 1, 12, 13), полная потеря способности к прыжку (задние бедра становятся палочковидными, а голени четырехугольными в поперечном сечении) (рис. 1, 14, 15), потеря отчлененных шипов задних голеней и редукция формочки в гениталиях самца (рис. 1, 6, 7). Эти преобразования заставляют разделить подсемейство на две трибы, хотя строение стридуляционного аппарата очень постоянно (характер образования оконтуривающей ячейки не ясен).

#### *Homoeogryllini* Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Homoeogryllus* Guérin-Méneville, 1847.

Переднеспинка без пластинчатых ребер (рис. 1, 12), у самцов резко сужена спереди. Задние голени не лишены отчлененных шипов, не четырехугольные в поперечном сечении (рис. 1, 14). Задние бедра очень

слабо утолщенные в основании. Гениталии самца с развитой формочкой (рис. 1, 6).

Кроме типового рода, к трибе относится род *Meloimorpha* Walk. (этот род, считавшийся синонимом *Homoeogryllus*, нужно восстановить, так как относящиеся к нему индо-малайские виды существенно отличаются от африканских видов рода *Homoeogryllus* гениталиями самца).

От другой трибы подсемейства — *Cachoplistini* отличается перечисленными выше признаками.

**Oecanthinae** (Oecanthidae Seoane, 1878). Голова близка по строению к таковой *Cachoplistinae*, но прогнатическая. Надкрылья и крылья развиты (представители трибы *Prognathogryllini*, которую в последнее время включают в *Oecanthinae*, не изучены и поэтому не рассматриваются). Стридуляционный аппарат крупный, но не широкий; зеркало с 1 делящей жилкой. Жилкование спинной плоскости надкрыльев самки параллельное. Ноги как у *Cachoplistinae*, но передние голени вздутые и с крупными отверстиями тимпанальных органов, а коготки лапок с крупными зубцами в основании; задние голени бывают не вооружены; первые членики задних лапок без зубчиков. В гениталиях самца (рис. 1, 8) развиты рамусы, эктопараметры, сперматофорный мешок и эндопараметры, как у *Hapithus*. Яйцеклад сверлящий, как у некоторых *Podoscirtinae* (*Phalaria* Stål), но верхние края верхних створок образуют перепончатые полоски, налегающие друг на друга (рис. 1, 18).

Морфопреобразования состоят в смене сгиба основания надкрылья самца по *M* и *CuA* на сгиб по полю между *CuA* и *CuP*, образовании оконтуривающей ячейки, как у некоторых *Podoscirtinae* (*Orocharis* Uhler), редукции вершинного поля в надкрыльях самца, исчезновении шипов и зубчиков на задних голенях, ослаблении склеротизации гениталий самца.

Филогенетические отношения «*Cachoplistidae*». За объединение этих двух подсемейств говорят следующие факты: наличие у некоторых *Oecanthinae* боковых валиков переднеспинки, не развитых в других группах, кроме *Cachoplistinae* (рис. 1, 10—13), характерное строение верхних краев верхних створок яйцеклада, не встречающееся у большинства *Gryllidae* (рис. 1, 16—18) и тенденция к утрате прыжка. Возникновение «*Cachoplistidae*» было, очевидно, связано с переходом к лазающему образу жизни, сопровождавшемуся утратой прыжка, что позволило сильно увеличить стридуляционный аппарат. В дальнейшем, возможно, одна ветвь специализировалась на фитофилии вплоть до яйцекладки в стебли или ветки растений (*Oecanthinae*), а другая ветвь, сохранив яйцекладку в почву, специализировалась к обитанию, видимо, не на растениях (*Cachoplistinae*). Для *Meloimorpha*, например, отмечено обитание в щелях терmitников (*Homoeogryllus* — см. Bhargava, 1982).

#### ГРУППА 6 («PTEROPLISTIDAE»)

Эту группу скорее нужно назвать «*incertae sedis*», так как к ней относится единственное явно недостаточно изученное подсемейство (неизвестно, например, строение гипофаринкса). От прочих *Gryllidae* это подсемейство отличается уникальным строением яйцеклада, боковые половинки которого связаны сверху и снизу скользящими швами, аналогичными швам, связывающим верхние и нижние створки (рис. 1, 19).

**Pteroplistinae** (Pteroplistidae Chopard, 1951). Голова слегка сплюснутая сверху. Надкрылья и крылья развиты. Стридуляционный аппарат напоминает таковой *Podoscirtinae*; в зеркале 2 делящих жилки; оконтуривающая ячейка развита, но неясно ее происхождение. Второй членик лапок узкий. Тимпанальные органы с маленькими не щелевидными отверстиями. Задние ноги прыгательные, с зубчиками на голенях.

нях и первых члениках лапок; на вершине голени имеется несколько мелких отчлененных шипов. Гениталии самца примитивного типа, без сперматофорного мешка, рамусов, эктопараметров и эндопараметров; направляющий стержень с парой крючьев, связан с эндопараметральными аподемами; формочка развита (рис. 1, 9). Яйцеклад твердый, сжатый с боков и высокий (рис. 1, 19).

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ GRYLLIDAE

По тенденции к образованию зубчатой вершины яйцеклада группа «Trigonidiidae» сближается с группой «Podoscirtidae». Группы «Eneopteridae» и «Gryllidae» сближают яйцеклад с роющей вершиной. Разделение этих двух основных стволов семейства, возможно, было связано с адаптацией предков второго ствола к обитанию на поверхности плотной почвы. В дальнейшем этот ствол распался на две части, вероятно, в связи с переходом предков «Eneopteridae» к другому типу питания, тогда как у «Gryllidae» тип питания, очевидно, остался прежним (сохранился гипофарингеальный хоботок, служащий, видимо, для всасывания жидкостей). Первый ствол, сохранив приуроченность к рыхлым почвам, также перешел к иному типу питания и затем распался на фитофилов («Podoscirtidae») и геофилов, специализированных, возможно, к обитанию среди высоких трав («Trigonidiidae»). Хотя взаимоотношения этих групп с «Cachoplistidae» и «Pteroplistidae» все еще не ясны, тем не менее можно построить более или менее обоснованную схему филогenetических отношений большинства подсемейств Gryllidae (рис. 2, 7).

Дальнейшее уточнение этой схемы потребует более тщательных морфологических исследований, особенно в отношении ряда не рассмотренных выше органов, функция которых связана с копуляцией. Прежде всего это касается железы самцов, секрет которой поедается копулирующими самками. Она может быть расположена на среднегруди (Gryllocephalinae), на заднегруди (Podoscirtinae, Euscyrtinae, Landrevinae, Itarinae, Oecanthinae), на надкрыльях (Podoscirtinae) и на задних голенях (Nemobiinae). В ряде случаев эта железа несомненно является новообразованием, но в других случаях она может быть наследием общих предков или проявлением определенной тенденции в эволюции семейства. Модификации анальной пластинки самцов и специализация церок (Podoscirtinae, Oecanthinae), возможно, также возникают независимо в разных подсемействах в связи с особенностями копуляции.

Особо следует остановиться на преобразованиях стридуляционного аппарата и гениталий самца Gryllidae. У большинства современных Gryllidae стридуляционный аппарат несет зеркало, перечеркнутое лишь одной делящей жилкой. Но в самых разных подсемействах (Podoscirtinae, Phalangopsinae, Gryllomiminae, Cachoplistinae, Pteroplistinae) встречаются формы, у которых зеркало перечеркнуто двумя делящими жилками или более. Если сопоставить это с тем, что у всех известных Baissogryllidae (ископаемое нижнемеловое семейство Grylloidea, которое, скорее всего, было предковым для Gryllidae) зеркало несет многочисленные делящие жилки, то наличие нескольких делящих жилок в зеркале следует считать плезиоморфией, а редукцию их в разных подсемействах — следствием параллельного развития (у Gryllinae иногда встречаются аберрантные формы с раздвоенной делящей жилкой, что может быть отражением предкового состояния зеркала, несшего когда-то две или более делящие жилки).

Гениталии самца также показывают замечательный пример параллельной эволюции. Почти во всех подсемействах Gryllidae происходит преобразование гениталий примитивного типа (наподобие таковых *Nemobius* A.-Serv.) в различных, часто сходных, направлениях. Прежде всего происходят: отчленение эктопараметров и рамусов, образование

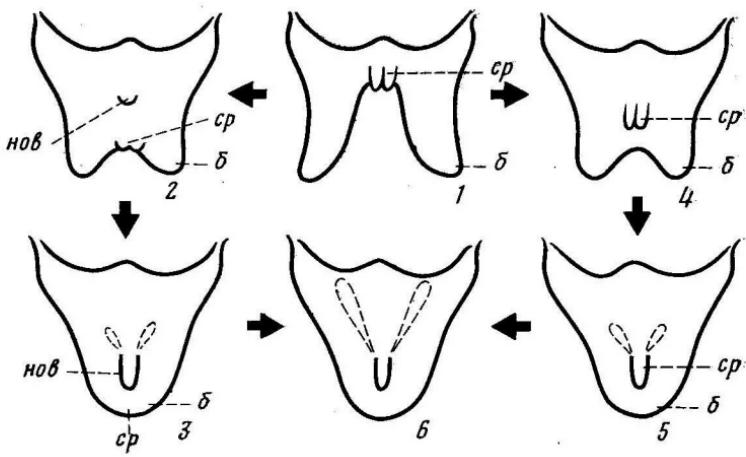


Рис. 2. Возможные пути возникновения гениталий самца Gryllidae (1—6, вид снизу, схематично) и схема филогении Gryllidae (7): 1 — хаглоидный тип гениталий (*Paramogoplistes*); 2—5 — гипотетические промежуточные типы гениталий (2—3 — направляющий стержень возникает как новообразование, 4—5 — направляющий стержень возникает из средних лопастей дорсальной складки); 6 — примитивные гениталии Gryllidae; б — боковая лопасть дорсальной складки, нов — новообразование, cp — средняя лопасть дорсальной складки

эндопарамеров и сперматофорного мешка. Кроме того, следует отметить преобразование примитивных эндопарамеров в палочковидные, дуговидные или сросшиеся друг с другом образования, склеротизацию направляющего стержня и редукцию формочки. Интересно также попытаться проследить возможный путь эволюции хаглоидных гениталий, состоящих лишь из мембранных дорсальной и вентральной складок (Горохов, 1984), в примитивные гениталии типа *Nemobius*. Главная особенность последних гениталий — наличие направляющего стержня и склеротизированного эпифаллуса. Возникновение их могло идти двумя путями. Во-первых, направляющий стержень мог образоваться в результате слияния средних лопастей дорсальной складки (Горохов, 1984) и смещения их вниз (рис. 2, 1, 4—6). При этом боковые лопасти дорсальной складки слились друг с другом, склеротизовались и образовали эпифаллус. Во-вторых, направляющий стержень мог возникнуть как новообразование на нижней стенке дорсальной складки (рис. 2, 1—3, 6), все лопасти которой в этом случае слились друг с другом и образовали склеротизированный эпифаллус. Эндопарамеральные аподемы возникли,

вероятно, как новообразования, для обеспечения подвижности направляющего стержня. Новообразованиями также являются, возможно, и другие склеротизованные структуры гениталий типа *Nemobius*.

## ЛИТЕРАТУРА

- Gорохов А. В.*, 1984. О классификации современных сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) с описанием новых таксонов.—*Зоол. ж.*, 63, 11, 1641—1651.  
*Bhargava R. N.*, 1982. A note on the ecology of the cricket, *Homeogryllus cincticornis* (Walker) with extension of its range.—*Geobios New Reports*, 1, 42—43.  
*Chopard L.*, 1936. On a small collection of Tridactylidae and Grylliidae from Anglo-Egyptian Sudan made by Mr. H. B. Johnston.—*Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 10)*, 17, 539—546.  
*Hubbel T. H.*, 1938. New cave-crickets from Yucatan.—*Carnegie Inst. Washington Publ.*, 491, 191—233.  
*Rietschel P.*, 1953. Der Hypopharynx von *Gryllus* und anderen Gryllinae, ein dem fliegenrüssel analoges Organ.—*Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 41, 4, 386—410.  
*Saussure H.*, 1877. Gryllides.—*Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, 25, 1, 1—352.

ЗИН АН СССР  
(Ленинград)

Поступила в редакцию  
21 января 1985 г.

## SYSTEM AND MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF CRICKETS FROM THE FAMILY GRYLLIDAE (ORTHOPTERA) WITH DESCRIPTION OF NEW TAXA. COMMUNICATION 2

A. V. GOROCHOV

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

### С у м м а г у

The subfamilies Grylloiminae subfam. n., Itarinae, Gryllomorphinae and Gryllinae are combined in a group characterized by presence of the hypopharyngeal proboscis. The subfamily Cachoplistinae is drawn closer to the subfamily Oecanthinae, and the subfamily Pteroplistinae studied insufficiently is placed separately. A new tribe and a new species are described. A generic name, *Meloimorpha* Walk., is reestablished and this genus together with *Homoeogryllus* Guér.-Mén. are brought to the subfamily Cachoplistinae. Phylogeny and some problems of morphological evolution of the family are considered.