

УДК 595.726

**СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ
ПРЯМОКРЫЛЫХ НАДСЕМЕЙСТВ HAGLOIDEA
И STENOPELMATOIDEA (ORTHOPTERA)
С ОПИСАНИЕМ НОВЫХ ТАКСОНОВ**

СООБЩЕНИЕ 2

A. V. ГОРОХОВ

Семейство Stenopelmatidae подразделяется на две группы. Первая состоит из подсемейств *Siiinae* subfam. n., *Stenopelmatinae* и *Oryctopinae* subfam. n., вторая объединяет *Gryllacridinae* и *Schizodactylinae*. Cooloolidae, возможно, следует рассматривать лишь как подсемейство Stenopelmatidae, которое, вероятно, близко к первой группе. Даны диагнозы рассматриваемых таксонов и описаны новый род и новая триба. Предлагается схема филогенетии Stenopelmatidae и обсуждаются некоторые вопросы их эволюции.

В данном сообщении рассматриваются третье и последнее семейство Stenopelmatidae — Stenopelmatidae, а также филогения Stenopelmatidae. Список литературы приводится для первого (Горохов, 1988) и второго сообщений. Названия групп подсемейств даны в соответствии с опубликованным ранее принципом (Горохов, 1986а).

STENOPELMATIDAE BURMEISTER, 1838

Крупнейшее семейство надсемейства, распространенное главным образом в тропиках и субтропиках.

Переднее дыхальце груди состоит всего лишь из 2 мембранных лопастинок, прикрывающих трахеальные отверстия; 3-я лопастинка может присутствовать только в видеrudimenta (рис. 4, 4—8). Передние голени без тимпанальных органов. Задние бедра без характерного перистого рисунка на наружных боковых поверхностях. Лапки с 4 более или менее развитыми подушечками, 2 из которых расположены на нижней поверхности 1-го членика лапок (рис. 4, 17, 19, 20), но иногда те или иные подушечки могут редуцироваться (рис. 4, 18, 21). Абдоминальный стридуляционный аппарат состоит из вертикальных рядов шипиков, расположенных на нижних поверхностях первых тергитов брюшка (рис. 4, 1—3), о которые трутся особые участки внутренних поверхностей задних бедер. Часто стридуляционный аппарат редуцируется. Яйцеклад с нижним наружным краем верхних створок, прикрывающим снаружи нижние створки (рис. 4, 28), или в различной степени редуцированный.

Группа 1 («Stenopelmatidae»)

Характерные черты подсемейств, входящих в эту группу, следующие: подошвенные подушечки лапок не превращены в крупные и торчащие в стороны лопасти (рис. 4, 17); глаза не смешены кверху; рострум более или менее редуцирован и не смешен вверх (рис. 1, 1—6); переднее грудное дыхальце с относительно горизонтальной щелью и без заднего вы-

ступа (рис. 4, 4—6); средне- и заднеспинка бескрылых форм очень маленькие (по сравнению с переднеспинкой), отчего тело сверху выглядит резко суженным между переднегрудью и брюшком (рис. 1, 11—14). Кроме того, на внутренней поверхности основания церков имеются грушевидные сенсиллы (рис. 5, 1).

Siinae Gorochov, subfam. n.

Типовой род — *Sia* Giebel, 1861 (Малайский архипелаг).

Половой диморфизм незначительный. Голова (рис. 1, 1, 3) с небольшим остатком рострума. Глаза крупные. Глазков нет. Усики довольно длинные. Мандибулы не превращены в острый прокалывающий орган (рис. 1, 26). Максиллы с трехзубой лацинией и длинной галеа, вершина которой несколько заходит за вершину лацинии (рис. 1, 27). Переднее

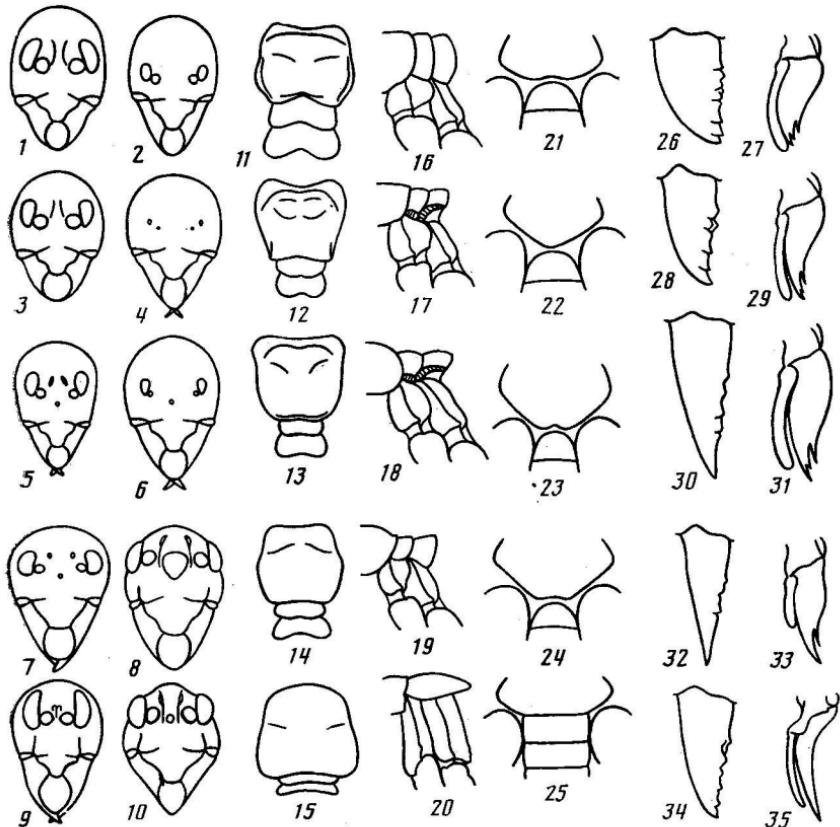


Рис. 1. Строение представителей Stenopelmatidae (схематично): голова спереди (1—10), тергиты груди сверху (11—15), плевриты среднегруди и заднегруди сбоку (16—20), стерниты заднегруди и основания брюшка снизу (21—25), мандибула и дистальная часть максиллы (26—35); 1—4, 6, 11—15, 17, 21—33 — самка; 5, 7—10, 16, 18—20, 34, 35 — самец; 1, 17, 22 — *Sia*; 2, 13, 19, 25, 28, 29 — *Stenopelmatus*; 3, 11, 16, 21, 26, 27 — *Maxenius*; 4, 14, 24, 32, 33 — *Oryctopus*; 5, 6, 12, 18, 23, 30, 31 — *Oryctopterus*; 7, 15, 20, 34, 35 — *Cooloola*; 8 — *Dictyogryllacris*; 9 — *Schizodactylus*; 10 — *Eugryllacris*; 7, 15, 20, 34, 35 — по Rentz, 1980

дыхальце груди в виде удлиненной выпуклости со щелью; имеетсяrudимент 3-й лопастинки (рис. 4, 5). Передние и средние голени не роющего типа, с шипами на верхних и нижних сторонах (рис. 4, 9, 10). Задние голени также не роющего типа. Лапки с нормально развитыми подушечными подушечками и коготками. Плевриты среднегруди короткие (рис. 1, 16, 17). Первый стернит брюшка неширокий и не приымкает вплотную к стерниту заднегруди (рис. 1, 21, 22).

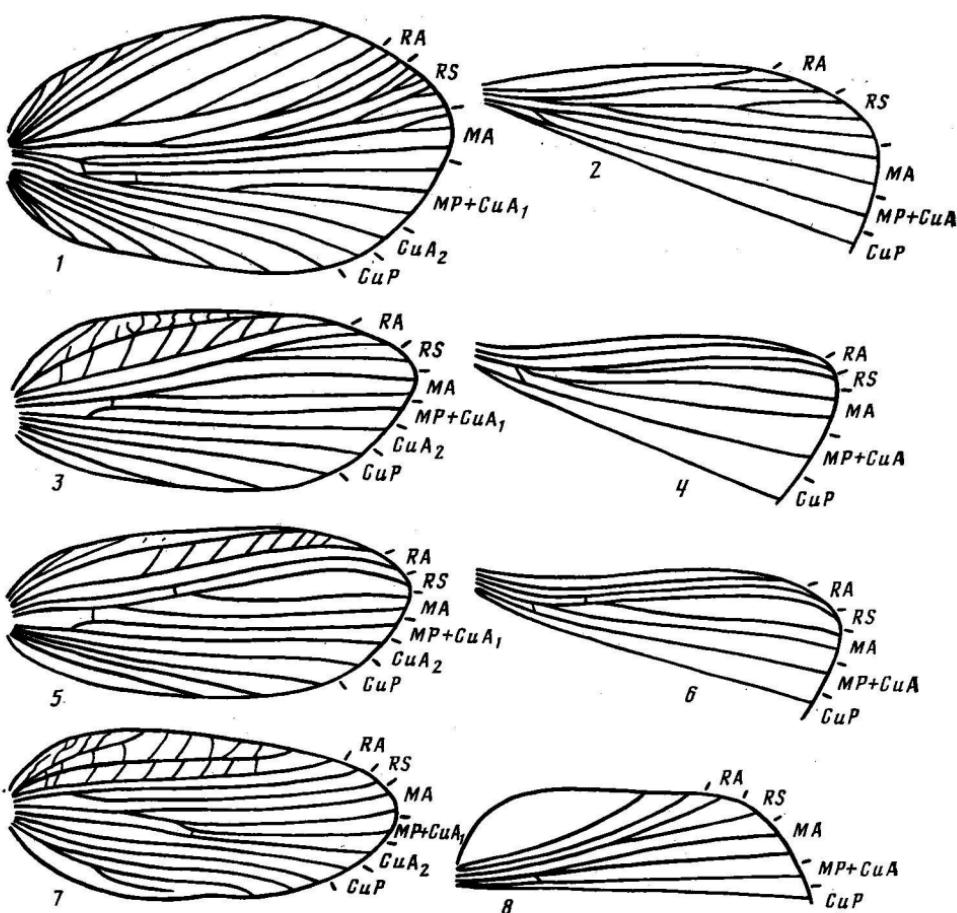


Рис. 2. Надкрылье (1, 3, 5, 7) и заднее крыло (2, 4, 6, 8), схематично: 1, 2, 7, 8 — самка; 3—6 — самец; 1, 2 — *Sia*; 3—6 — *Oryctopterus*; 7, 8 — *Stenopelmatopterus*; 3, 4 — по Кагпу, 1937; 7, 8 — по Кагпу, 1929

Стридуляционный аппарат развит, состоит из правильных рядов шипиков, вокруг которых разбросаны еще и неупорядоченные шипики (рис. 4, 1). Крылья развиты или отсутствуют. Надкрылья с параллелизацией ветвей *Sc* с ложной *C* (что встречается и у *Mimnermina*), с двуветвистой *MA*, с одиночной, дву- или трехветвистой *MP+CuA*, с более или менее прямой *CuP* и без слияния *RS* с *MA* (рис. 2, 1). Задние крылья также без слияния *RS* с *MA*, но со слившимися почти на всем протяжении одноветвистой *MP+CuA* и *CuA₂* (рис. 2, 2). Девятый тергит брюшка самца обычный, а 10-й — слит с эпипроктом в анальную пластинку и несет сверху пару крючочеков. Парапрокты самца без специализаций. Генитальная пластинка самца без грифельков. Гениталии самца мембранные, хаглоидного типа (рис. 4, 29). Яйцеклад частично редуцированный, короткий, без подвижных сочленений между створками; нижние и внутренние створки слиты друг с другом лишь в основании (рис. 4, 22—25).

Кроме типового рода, к подсемейству относится род *Maxentius* Stål, 1876 (Южная Африка).

От других «*Stenopelmatidae*» отличается строением головы, ног, 1-го стернита брюшка, яйцеклада, наличием стридуляционного аппарата и отсутствием резкого полового диморфизма.

Stenopelmatidae — Burmeister, 1838.

Объединяет несколько американских родов.

Половой диморфизм незначительный. Голова (рис. 1, 2) без рострума. Глаза среднего размера или небольшие. Глазков нет. Усики относительно длинные. Мандибулы еще не превращены в острый прокалывающий орган, но уже заметно длиннее и тоньше, чем в предыдущем подсемействе (рис. 1, 28). Максиллы с трехзубой лацинией и относительно длинной галеа, вершина которой несколько не достигает вершины лации (рис. 1, 29). Переднее грудное дыхальце как у *Siiuae*, ноrudimenta 3-й лопастинки нет (рис. 4, 6). Передние, средние и даже задние голени имеют приспособления к рытью в виде мощных шипов на вершинах. Передние голени (рис. 4, 11) с шипами на обеих сторонах, а средние — лишь на верхней. Лапки, а также плевриты средне- и заднегруди (рис. 1, 19) как у *Siiuae*. Первый стернит брюшка широкий и плотно примыкает к стерниту заднегруди (рис. 1, 25).

Стридиляционный аппарат и крылья отсутствуют, но у *Stenopelmatopterus* gen. n. имеются укороченные крылья (рис. 2, 7, 8), жилкование которых отличается от *Siiuae* лишь отсутствием параллелизации ветвей *Sc* с ложной *C* и наличием лишь одной ветви *MP+CuA*, в надкрыльях. Девятый и 10-й тергиты брюшка, эпипрокт, парапрокты, генитальная пластинка и гениталии самца (рис. 4, 30) как у *Siiuae*, лишь крючки 10-го тергита расположены не сверху, а по бокам анальной пластинки. Яйцеклад отличается от такового *Siiuae* лишь слиянием на большом протяжении нижних и внутренних створок (рис. 4, 26, 27).

Stenopelmatopterus Gorochov, gen. n.

Типовой вид — *Stenopelmatatus sartorianus* Saussure, 1859 (Центральная Америка).

Глаза довольно крупные для подсемейства (среднего размера). На лицевой части головы имеется V-образная бороздка с закругленным углом, направленным вверх и расположенным между глазами. Ноги довольно стройные. Крылья развиты, но значительно укорочены, надкрылья овальные, задние крылья дисковидные (рис. 2, 7, 8). Описание составлено по литературным данным (Saussure, 1859; Saussure, Pictet, 1899; Karpuk, 1929).

Кроме типового вида, к роду, возможно, относится *Stenopelmatatus sallei* Saussure, 1859. Существуют предположения, что названия *S. sallei* и *Stenopelmatatus sumichrasti* Saussure, 1859 могли быть присвоены личинкам *S. sartorianus*, причем в первом случае — старшей личинке с зачатками крыльев, а во втором — молодой еще без зачатков крыльев (Hembard, 1932; Strohecker, 1945). От других *Stenopelmatinae* новый род отличается характерной лицевой бороздкой и наличием крыльев.

Oryctopinae Gorochov, subfam. n.

Типовой род — *Oryctopus* Brunner-Wattenwyl, 1888 (Индия).

Половой диморфизм значительный. Глаза на голове самца много крупнее (средней или небольшой величины) (рис. 1, 5), чем у самок (мелкой величины или почти редуцированные) (рис. 1, 4, 6). Глазки бывают развитыми, причем у самца лучше, чем у самки (рис. 1, 5, 6), или отсутствуют (рис. 1, 4). Рострум головы не развит. Усики более или менее длинные у самца и очень короткие у самки. Мандибулы превращены в острый прокалывающий орган (рис. 1, 30, 32). Максиллы с трех- или двузубой лацинией и короткой галеа, которая значительно не достигает вершины лации (рис. 1, 31, 33). Переднее грудное дыхальце в

виде удлиненной выпуклости, которая снабжена сверху отгибающейся крышечкой;rudiment 3-й лопастиинки отсутствует (рис. 4, 4).

Передние голени разнообразного строения (рис. 4, 12, 13). Средние и задние голени имеют приспособления к рытью, наподобие таковых Stenopelmatinae, причем средние на нижней стороне без шипов, а на верхней с шипами или без таковых. Задние голени иногда могут быть без шипов на верхней стороне, в отличие от всех других Stenopelmatidae, кроме *Cooloola* Rentz. Лапки у самца (рис. 4, 20) как в предыдущих подсемействах, но у самки они с незначительной или сильной редукцией подушечек и коготков (рис. 4, 21). Плевриты средне- и заднегруди короткие (рис. 1, 18). Первый стернит брюшка (рис. 1, 23, 24) как у *Siiinae*. Стридуляционный аппарат не развит. Крылья у самцов могут быть развитыми, у самок их нет. Жилкование крыльев отличается от такового *Siiinae* отсутствием параллелизации ветвей *Sc* с ложной *C* и одиночной *MP+Cu₁*, в надкрыльях, а также слиянием на небольшом участке *RS* с передней ветвью *MA* в надкрыльях и в задних крыльях (рис. 2, 5, 6). Однако, судя по рисунку Карни (Карпу, 1937: Taf. 7, Fig. 2), слияния *RS* с *MA* в крыльях может не происходить (рис. 2, 3, 4).

Девятый и 10-й тергиты брюшка, эпипрокт, парапрокты и генитальная пластинка самца как у предыдущих подсемейств, лишь крючки 10-го тергита неразвиты. В подсемействе обнаружен модифицированный тип хаглоидных гениталий самца, представляющих собой мембранные кольцо, состоящее из сросшихся дорсальной и вентральной складок и окружающее длинные уплотненные парные выросты, вероятно, средних лопастей дорсальной складки (рис. 4, 31). Яйцеклад редуцирован.

К подсемейству, кроме типового, относится род *Oryctopterus* Karny, 1937 (Шри-Ланка), который, тем не менее, настолько отличен от *Oryctopus*, что заслуживает выделения в отдельную трибу.

От прочих «Stenopelmatidae» отличаются особенностями строения головы, ног, 1-го стернита брюшка, отсутствием стридуляционного аппарата и наличием резкого полового диморфизма.

Oryctopterini Gorochov, trib. n.

Типовой род — *Oryctopterus* Karny, 1937 (Шри-Ланка).

От трибы *Ogustopini* Gorochov отличается трехзубой, а не двузубой лапинией и многое менее короткой галеа в максиллах (рис. 1, 31, 33), ясно более длинной и разделенной пополам склеротизованной частью стернита среднегруди, не приспособленными к рытью узкими передними голенями, снабженными лишь несколькими слабыми вершинными шипами (рис. 4, 12), тогда как у *Ogustopini* передние голени расширенные, снабженные крепкими шипами на верхней и нижней сторонах, приспособленные к рытью (рис. 4, 13).

К трибе относится лишь типовой род, отличающийся от трибы Огустопини (с единственным родом *Oryctopus*) перечисленными выше особенностями.

Группа 2 («Gryllacrididae»)

Для этой группы характерны: превращение подошвенных подушечек 2-го и 3-го члеников лапок в крупные и торчащие в стороны лопасти (у одного подсемейства такие лопасти развиваются и из дистальных подушечек 1-го членика лапок) (рис. 4, 18, 19), смещение глаз вверху, наличие относительно развитого рострума (рис. 1, 8–10), более или менее вертикальное положение щели переднего грудного дыхальца, снабженного задним выступом (рис. 4, 7, 8), нормальная величина среднеспинки и заднеспинки у бескрылых форм и отсутствие на внутренней поверхности основания церков грушевидных сенсилл (рис. 5, 2). Кроме того, нижние стороны передних и средних голеней обычно с длинными хватательными шипами, отсутствующими у других Stenopelmatidae, а верхняя сторона передних голеней без шипов (рис. 4, 15, 16).

Крупнейшее подсемейство не только среди Stenopelmatidae, но и среди Stenopelmatoidae. Распространено в тропиках и субтропиках почти всюду. Вопрос о возможности деления Gryllacridinae на трибы здесь не рассматривается.

Половой диморфизм незначительный. Голова (рис. 1, 8, 10) с заметным рострумом, сильно смещенный вверх. Глаза крупные. Глазки развиты, причем средний глазок бывает очень крупным (рис. 1, 8). Усики длинные. Переднее грудное дыхальце в виде округлой выпуклости со

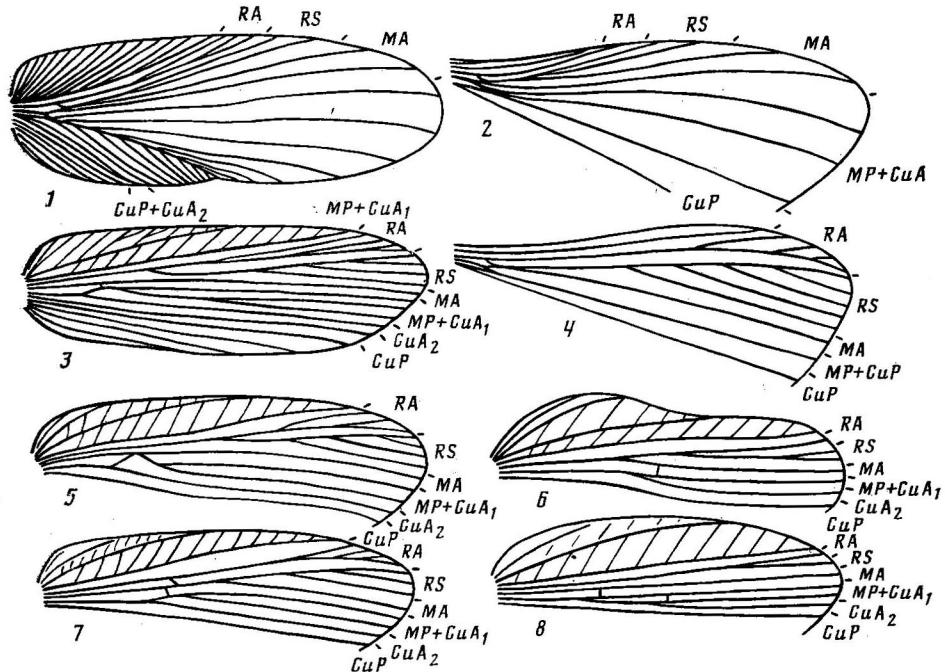


Рис. 3. Надкрылье (1, 3, 5—8) и заднее крыло (2, 4), схематично: 1, 2, 5, 6, 8 — самка; 3, 4, 7 — самец; 1, 2 — *Schizodactylus*, 3 — *Hadrogyrracris*, 4 — *Paragryllacris*, 5 — *Borneogryllacris*, 6 — *Caustogryllacris*, 7 — *Dictyogryllacris*, 8 — *Larnaga*

щелью; имеютсяrudiment 3-й лопастинки и крупный задний выступ (рис. 4, 8). Средние голени без шипов на верхних сторонах. Лапки с 3 парами присосковидных лопастей (рис. 4, 19). Стридуляционный аппарат развит, но состоит лишь из правильных рядов шипиков (рис. 4, 2); нередко этот аппарат отсутствует. Крылья развиты, изредка отсутствуют. Надкрылье в наиболее примитивном варианте похоже на таковое *Siinae*, но отличается отсутствием параллелизации ветвей *Sc* с ложной *C* и одиночной *MA*; *MP+CuA₁* может быть дву- или трехветвистой (рис. 3, 3).

Встречаются следующие основные преобразования надкрылий: возможно перемещение основания *MP+CuA₁* на *MA* за счет смещения точки слияния *MP* с *CuA₁* до основания *MP* (рис. 3, 5); резкое уменьшение интеррадиального поля вследствие смещения основания *RS* к вершине крыла (рис. 3, 8); слияние проксимальной части *M* с *R* и сокращение числа ветвей *MP+CuA₁* до одной (рис. 3, 6); слияние на небольшом участке *RS* с *MA* (рис. 3, 7). Заднее крыло отличается от такового *Siinae* наличием последнего из перечисленных преобразований и одиночной *MA* (рис. 3, 4).

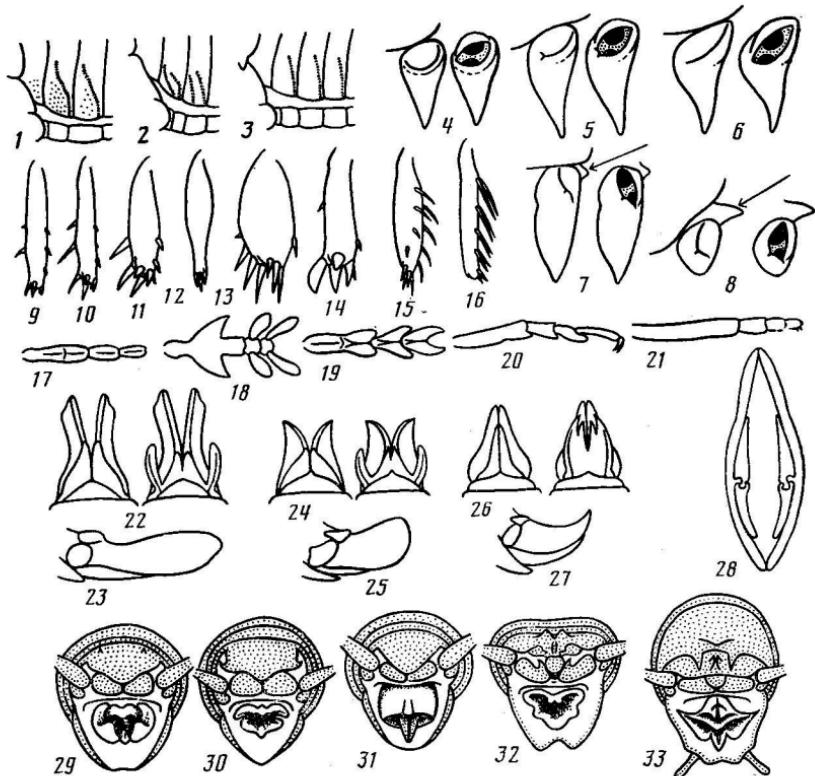


Рис. 4. Нижняя часть основания брюшка сбоку (1—3), переднее грудное дыхальце с сомкнутыми и раздвинутыми лопастишками (стрелка — задний выступ) (4—8), передняя голень сбоку (9—16), задняя лапка без последнего членика снизу (17—19), задняя лапка сбоку (20, 21), яйцеклад с сомкнутыми и раздвинутыми нижними створками снизу (22, 24, 26), яйцеклад сбоку (23, 25, 27), поперечное сечение основания яйцеклада (28), вершина брюшка с отогнутой генитальной пластинкой сзади (точками покрыты склеротизованные части) (29—33), схематично: 1, 2, 5—13, 15—19, 21—28 — самка; 4, 14, 20, 29—33 — самец; 3 — личинка; 1, 5, 9, 24, 25, 29 — *Maxentius*; 2, 19 — *Boreogryllacris*; 3, 7, 15, 18, 32 — *Schizodactylus*; 4, 12, 20, 31 — *Oryctopterus*; 6, 11, 26, 27, 30 — *Stenopelmatus*; 8 — *Gryllacris*; 10, 17, 22, 23 — *Sia*; 13, 21 — *Oryctopus*; 14 — *Cooleola*; 16, 28, 33 — *Diaphanogryllacris*; 14 — по Rentz, 1980

Девятый тергит брюшка самца увеличенный, чашевидный, прикрывает большую часть вершины брюшка, 10-й — небольшой, разнообразной формы, подвернут под 9-й тергит, реже частично слит с ним, но не слит с эпипроктом. Эти тергиты часто снабжены разнообразными выростами или крючками. Парапрокты самца без специализаций. Генитальная пластинка самца с грифельками, нередко с выемкой сзади или преобразована в пару крючков. Гениталии самца могут представлять весьма модифицированный вариант хаглоидного типа; дорсальная складка увеличенная и уплотненная, нередко с разнообразной склеротизацией; иногда между складками располагается узкий мягкий язычок (рис. 4, 33). Яйцеклад хорошо развит, длинный, с сочленениями между створками (рис. 4, 28); вершина яйцеклада гладкая и заостренная.

Schizodactylinae

Schizodactylidae — Handlirsch, 1926.

Включает два рода — *Schizodactylus* Brullé и *Comicus* Br.-W., распространенные на юге Азии и в Южной Африке. Не исключено, как полагает Кеван (Kevan, 1982), что они относятся к разным трибам одного подсемейства.

Половой диморфизм незначительный. Голова (рис. 1, 9) с ростртом, состоящим из 2 крохотных сближенных друг с другом бугорков, не смещенных вверх. Глаза крупные. Глазки не развиты. Усики длинные. Переднее грудное дыхальце в виде удлиненной выпуклости со щелью; имеютсяrudiment 3-й лопастинки и небольшой задний выступ (рис. 4, 7). Передние и средние голени могут быть с длинными шипами на нижних сторонах или почти без шипов. Верхние стороны средних голеней также могут быть с шипами или без них. Лапки с 2 парами кеглевидных лопастей, которые не могут служить присосками и расположены на 2-м и 3-м члениках лапок; на 1-м членике задних лапок развита пара боковых выростов (рис. 4, 18).

Стридуляционный аппарат у *Schizodactylus*, в отличие от прочих Stenopelmatidae, развит только у личинок, состоит лишь из правильных рядов шипиков (рис. 4, 3); имеется ли стридуляционный аппарат у *Comicus*, неизвестно.

Крылья развиты или отсутствуют. Жилкование крыльев сильно изменено в связи с характерным коробчатым складыванием надкрылий и свертыванием вершин обеих пар крыльев в колечки. Надкрылье с параллелизацией ветвей *Sc* с ложной *C*, с двухветвистой *MA*, со слиянием на небольшом участке *RS* с передней ветвью *MA*, с очень многоветвистой *MP+CuA₁*, образующей веерообразно складывающуюся часть накрылья, и со сливавшимися дистальными частями *CuA₂* и *CuP* (рис. 3, 1). Жилкование заднего крыла частично отражает таковое переднего; *RS* сливается на небольшом участке с передней ветвью двухветвистой *MA*; *MP+CuA* трехветвистая (рис. 3, 2). Девятый и 10-й тергиты брюшка самца простые, только посередине 10-го тергита есть пара специализированных бугорков. У самца парапрокты с крючочками, эпипрокт обособленный, генитальная пластинка без грифельков, лишь с небольшой выемкой сзади, гениталии мембранные, хаглоидного типа (рис. 4, 32). Яйцеклад редуцирован.

STENOPELMATIDAE INCERTAE SEDIS

Сравнение морфологических особенностей, указанных Рентцем (Rentz, 1980) при описании семейства Cooloolidae Rentz, 1980 (с единственным родом и видом из Австралии), с таковыми других Ensifera заставляет предположить, что этот таксон, может быть, следует рассматривать лишь как одно из подсемейств Stenopelmatidae. Он, кажется, близок к группе «Stenopelmatidae», особенно к подсемейству Ogyctopinae, но более уверенно о его положении можно будет сказать лишь после того, как станет известно, имеются ли грушевидные сенсиллы на церках у *Cooloola* Rentz.

Половой диморфизм и голова (рис. 1, 7) почти как у Ogyctopinae. Мандибулы (рис. 1, 34) промежуточного типа между таковыми Stenopelmatinae и Ogyctopinae. Строение ног очень близко к таковому Ogyctopini; средние и задние голени лишь с вершинными шипами для рытья; лапки самца нередуцированные, с нормальными коготками, а у самки — частично редуцированные, с крохотными коготками; передние голени приспособлены для рытья, хотя и несколько другой формы, чем у *Oryctopterus* Br.-W. (рис. 4, 14). Строение средне- и заднеспинки (рис. 1, 15) как у «Stenopelmatidae». Стридуляционный аппарат и яйцеклад, как и у Ogyctopinae, редуцированы. Изучение провентрикулюса *Oryctopterus* Кагпу не показало принципиальных отличий от такового *Cooloola*.

Главные отличия рассматриваемого таксона от Ogyctopinae и от прочих Stenopelmatidae следующие: лации в максиллах очень узкая и не несет дополнительных зубцов (рис. 1, 35), плевриты средне- и заднегруди очень длинные (рис. 1, 20), парапрокты самца с крючками и генитальная пластинка самца с грифельками. Описание составлено по вышеуказанной работе Ренца.

Семейство *Mimnermidae* наиболее близко к *Hagloidea* (рис. 5, 6). Об этом говорит строение крыльев (в особенности задних) и вершины брюшка самца (особенно велико сходство у подсемейств *Cratomelinae* и *Cyphoderrinae*). Тип сочленения створок яйцеклада *Mimnermidae* промежуточный между *Tettigonioidae* и остальными *Stenopeltatoidea*. Возможно, такой тип был свойствен и *Hagloidea* (у одних современных *Hagloidea* неизвестна самка, а у других — яйцеклад редуцирован в связи с обитанием в укрытиях почвы). *Mimnermidae* могли произойти непосредственно от *Hagloidea*, точнее от каких-то *Prophalangopsidae*. Наследием последних являются тимпанальные органы на передних голенях, что предполагает возможность звуковой коммуникации внутри вида, хотя вместо элитрального стридуляционного аппарата развивается слабый феморо-абдоминальный. Образ жизни ранних *Mimnermidae* должен был мало отличаться от такового их предков. Представляется, что наиболее древний образ жизни сохранился у *Anabropsinae*, которые имеют габитус, очень сходный с таковым представителей крупнейшего подсемейства *Prophalangopsidae* — *Aboilinae*, ныне вымершего.

Anabropsinae — ночные хищники, которые днем прячутся под камнями, в щелях почвы и скал, в дуплах и полостях упавших древесных стволов, а ночью взбираются на растительность в поисках добычи. У принадлежащего к этому подсемейству рода *Brachyporus* Br.-W. имеются мелкие аролиевидные выступы между коготками (рис. 5, 3). Это уникальный случай среди поздних *Tettigoniidae*, так как аролий исчезает в этом инфраотряде, вероятно, уже в первой половине мезозоя. Аролиевидные выступы *Brachyporus* вряд ли выполняют функцию настоящего аролия, как, например, у саранчовых (рис. 5, 4) и, видимо, являются вторичным разрастанием претарзальных пластинок, имеющихся у всех *Tettigoniidae* (рис. 5, 5). По широко расставленным и крупным крючкам 10-го тергита брюшка самца *Anabropsinae* близки к *Cratomelinae*, которые сохранили еще более примитивные черты: характерно изогнутую *CuP* надкрылий и в целом хаглоидное строение вершины брюшка самца. Современные *Cratomelinae* имеют более геофильный облик, чем *Anabropsinae*. У них, возможно, даже появляется некоторая способность к рытью почвы.

«*Mimnermidae*» синапоморфны по сближенным и мелким крючкам 10-го тергита брюшка самца. Они представляют более продвинутую ветвь *Mimnermidae*, обособившуюся от общего с «*Cratomelidae*» ствола. У *Lezininae* эпипрокт отделен от 10-го тергита брюшка самца лишь узкой мембранный перемычкой, тогда как у *Lutosinae*, *Mimnerminae* и *Deinacridinae* — широким мембранным участком (синапоморфия). Обособление *Lezininae*, возможно, произошло в связи с приспособлением к обитанию в пустынях. Днем они прячутся в норах, а ночью ищут добычу на растительности. Обитание в норах привело к редукции яйцеклада, а ослабление роли прыжка — к уменьшению массы мышц заднего бедра, а, следовательно, и к редукции характерного для семейства перистого рельефа задних бедер.

Обособление *Lutosinae*, вероятно, вызвано переходом к образу жизни, близкому к таковому *Rhaphidophoridae*. Для последних характерны улучшение способности к лазанию по шероховатым поверхностям и усиление прыжка, что сопровождается удлинением конечностей, укорочением тела, которое становится подковообразным, и укрупнением задних бедер. Для *Mimnerminae* и *Deinacridinae* характерно наличие значительного полового диморфизма. Мандибулы самца резко увеличиваются в размерах, причем у самцов *Mimnerminae* они становятся даже крючковатыми. У *Deinacridinae* происходит резкое ослабление прыжка, вследствие чего задние бедра утончаются и теряют перистый рисунок. Образ:

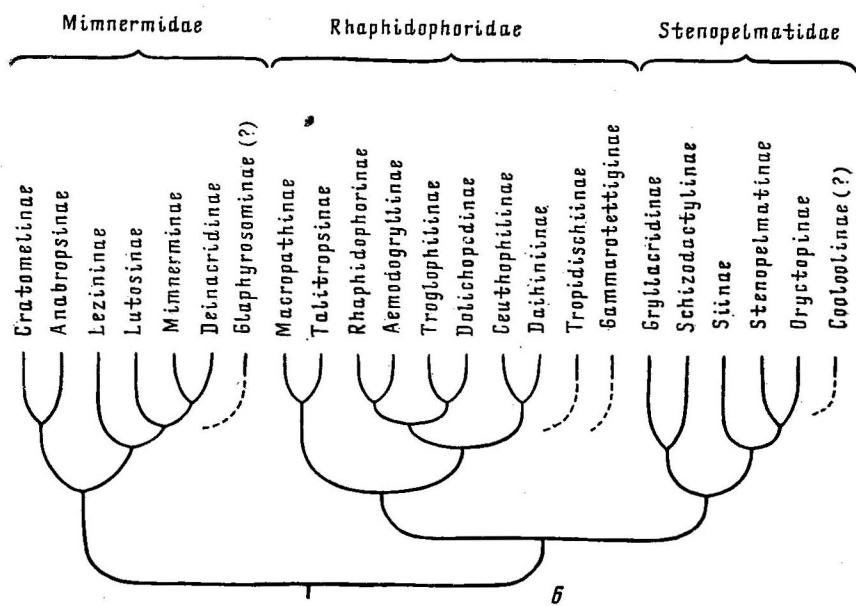
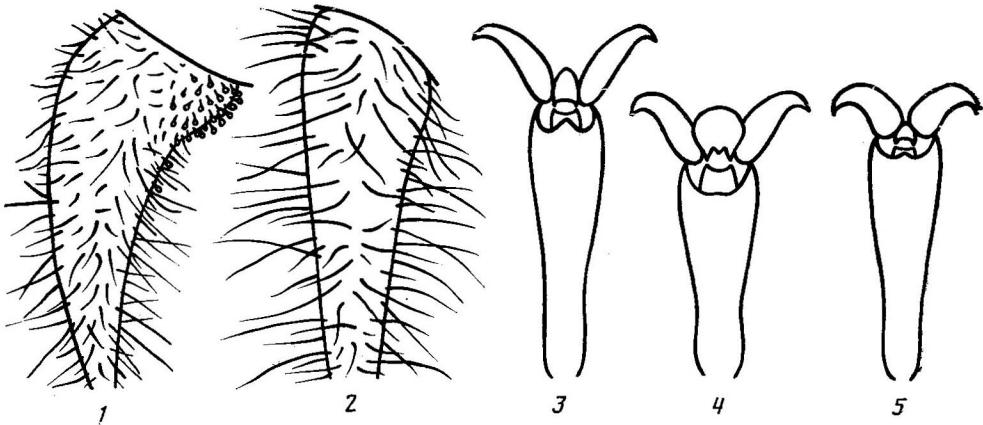


Рис. 5. Проксимальная часть церка сверху (1, 2), последний членник передней лапки снизу (3—5) и схема филогении Stenopelmatoidae (6): 1 — *Maxenius*, 2 — *Gryllacris*, 3 — *Brachyporus*, 4 — *Celes*, 5 — *Tettigonia*

жизни представителей этих двух подсемейств недостаточно ясен. Что касается Glaphyrosominae (?), представители которых почти постоянно живут в выстланных шелком норках среди песчаных дюн (Rentz, Weissman, 1973), то можно сказать только, что они, вероятно, происходят от общей с другими подсемействами «Mimnermidae» ветви.

Семейство Rhaphidophoridae синапоморфно с Stenopelmatidae по строению яйцеклада, нижний наружный край верхних створок которого частично или полностью прикрывает снаружи нижние створки. Предками этих семейств, скорее всего, были Mimnermidae. Обособление Rhaphidophoridae от общего со Stenopelmatidae ствола было, возможно, связано с улучшением способности к лазанию по шероховатым поверхностям и с усилением прыжка. При этом происходили такие же, как и у Lutosinae, преобразования, но Rhaphidophoridae пошли по этому пути дальше. У них происходит слияние подошвенных подушечек 1-го членика лапок. В 1978 г. была предложена схема филогении этого семейства (Hubbell, Norton, 1978), в которую вкраплялся ряд ошибок. Troglophilinae

сближались с Rhaphidophorinae, а не с Dolichopodinae. Триба Hadenocini помещалась в Dolichopodinae, а не в Ceuthophilinae.

Филогенетическая схема семейства, предлагаемая в настоящей работе, заключается в следующем. Прежде всего, Rhaphidophoridae распадаются на две группы: «Rhaphidophoridae» — с 1 рядом шипиков на задних лапках и «Macropathinadae» — с 2 рядами. Первую группу можно разделить на ряд подгрупп: 1) Rhaphidophorinae и Aemodogryllinae (синапоморфны по наличию двух длинных шипов на вершине средней голени); 2) Dolichopodinae и Troglophilinae (обладают склеротизованной пластинкой с выростом над дорсальной складкой гениталий самца); 3) Ceuthophilinae и Daihiniinae (имеют крупные и редкие шипы на задних голенях, между которыми расположены мелкие шипики, и уплотненную дорсальную складку гениталий самца, представляющую собой единую крупную лопасть). Первая и вторая подгруппы, вероятно, ближе друг к другу, чем к 3-й, так как у Rhaphidophorinae и Troglophilinae 1-й членник задних лапок несет сверху многочисленные шипики, а Aemodogryllinae и Dolichopodinae, у которых эти шипики редуцируются параллельно, в большей степени специализированы к лазающему образу жизни. В третьей подгруппе таких шипиков нет даже у относительно мало специализированных к лазающему образу жизни форм. Положение недостаточно изученных Tropidischiiinae, также относящихся к «Rhaphidophoridae», неясно.

Интересно отметить, что почти всюду, где встречаются Rhaphidophoridae, они дивергируют на два габитуальных типа: менее специализированный с относительно короткими ногами (в Средиземноморье — Troglophilinae, в восточной части Азии — Rhaphidophorinae, в Северной Америке — Ceuthophilini, в Новой Зеландии — Talitropsinae) и более специализированный (к пещерному или тому подобному образу жизни) с очень длинными ногами (в Средиземноморье — Dolichopodinae, в восточной части Азии — Aemodogryllinae, в Северной Америке — Hadenocini, в Новой Зеландии — Macropathinidae). К последнему типу относятся и Tropidischiiinae. Характерный облик Daihiniinae вызван уменьшением способности к лазанию и появлением способности к рытью почвы, что, возможно, привело к укорочению лапок, обусловившему слияние двух членников в передних и задних лапках. Положение и образ жизни Gammarotettiginae неясны.

У Stenopelmatidae редуцированы тимпанальные органы на передних голенях, но феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат развит даже лучше, чем у Mirmecidae. Возможно, стридуляционный аппарат в этом семействе используется не для звуковой коммуникации внутри вида, а, например, для отпугивания хищников.

Одна из ветвей семейства («Stenopelmatidae») пошла по пути приспособления к роющему образу жизни, сопровождающемуся частичной редукцией яйцеклада. Наиболее примитивное подсемейство — Siinae, сохранившее стридуляционный аппарат, совмещающий особенности Mirmecidae и остальных Stenopelmatidae, и ротовые органы без специализации, вероятно, начинает утрачивать способность к рытью. Для Stenopelmatinae и Ogyctopinae, синапоморфных по удлинению мандибул и укорочению галея в максиллах, характерно дальнейшее приспособление к роющему образу жизни, причем Ogyctopinae, видимо, более специализировались в этом отношении, чем Stenopelmatinae.

Другая ветвь семейства («Gryllacrididae») перешла к фитофилии. Подушечки лапок начали преобразовываться в крупные лопасти, выполняющие роль присосок для прикрепления к поверхности листьев. Одни представители этой ветви испытали дальнейшую специализацию к фитофилии и достигли большого разнообразия (Gryllacridinae). Другие — вернулись к геофилии и даже начали рыть норы (Schizodactylinae). Крылья у последних стали складываться наподобие таковых Grylloidea,

но веерообразно складывающаяся часть надкрылья достигла очень крупной величины, что отразилось на жилковании обеих пар крыльев. Положение ведущих роющих образ жизни Cooloolinae(?) требует уточнения. Складывается впечатление, что они могут оказаться близки к группе «Stenopelmatidae», особенно к Oryctopinae.

ЛИТЕРАТУРА

- Горохов А. В., 1986. Триасовые прямокрылые надсемейства Hagloidea (Orthoptera) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 143, 65—100.—1986а. О системе и морфологической эволюции сверчковых семейства Gryllidae (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщ. 1//Зоол. ж., 65, 4, 516—527.—1988. Система и филогения современных прямокрылых надсемейств Hagloidea и Stenopelmatoidea (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщ. 1//Там же, 67, 3.
- Шаров А. Г., 1968. Филогения ортоптероидных насекомых. М.: Наука, 1—218.
- Beier M., 1955. Embioidea und Orthopteroidea//Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5, 3, 6. Leipzig, 1—304.
- Brunner-Wattenwy C., 1888. Monographie der Stenopelmatiden und Gryllacriden. Wien, 1—150.
- Gorochov A. V., 1984. On the higher classification of the recent Ensifera (Orthoptera) // Verh. SIEEC 10, 1983. Budapest, 187—189.
- Hebard M., 1932. New species and records of Mexican Orthoptera//Trans. Amer. Entomol. Soc., 58, 3, 201—371.
- Hubbel Th. H., Norton R. M., 1978. The systematics and biology of the cave-crickets of the North American tribe Hadenoecini (Orthoptera Saltatoria: Ensifera: Rhaphidophoridae: Dolichopodinae)//Misc. publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 156, 1—124.
- Karny H. H., 1926. Gryllacridae (China-Ausbeute von R. Mell) //Mitt. Zool. Mus. Berlin, 12, 2, 355—394.—1929. Revision der Gryllacriden des Naturhistorischen Museums in Wien einschließlich der Collection Brunner v. Wattenwy//Ann. Nat. Hist. Mus. Wien, 43, 35—186.—1930. Über das Flügelgeäder der Gryllacriden//Arch. Zool. Ital., 15, 193—244.—1937. Orthoptera. Fam. Gryllacrididae//P. Wytsman. Genera Insectorum, 206. Bruxelles, 1—317.
- Kevan D. K. McE., 1982. Orthoptera. Synopsis and classification of living organisms, 2// N. Y. et al.: McGraw Hill, 352—383.
- Kevan D. K. McE., Wighton D. C., 1981. Paleocene orthopteroids from south-central Alberta, Canada//Canad. J. Earth Sci., 18, 12, 1824—1837.—1983. Further observations on North American tertiary orthopteroids (Insecta: Grylloptera)//Ibidem, 20, 2, 217—224.
- Rentz D. C. F., 1980. A new family of ensiferous Orthoptera from the coastal sands of southeast Queensland//Mem. Queensland Mus., 20, 1, 49—63.
- Rentz D. C., Weissman D. B., 1973. The origins and affinities of the Orthoptera of the Channel Islands and adjacent mainland California. Part 1. The genus *Cnemotettix*// Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 125, 6, 89—120.
- Saussure H., 1859. Orthoptera nova Americana//Rev. Mag. Zool., 2, 11, 201—212.
- Saussure H., Pictet A., 1899. Locustidae//Biologia Centrali-Americanana, Insecta, Orthoptera, 1. London, 285—457.
- Strohecker H. F., 1945. Notes on and descriptions of Mexican Orthoptera//Ann. Entomol. Soc. Amer., 38, 2, 207—215.
- Zeuner F. E., 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. London, 1—321.

ЗИН АН СССР (Ленинград)

Поступила в редакцию
23 сентября 1986 г.

SYSTEM AND PHYLOGENY OF THE RECENT ORTHOPTERA OF THE SUPERFAMILIES HAGLOIDEA AND STENOPELMATOIDEA WITH A DESCRIPTION OF NEW TAXA

COMMUNICATION 2

A. V. GOROKHOV

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

The family Stenopelmatidae is subdivided into two groups. The first one consists of the subfamilies Siinae subfam. n., Stenopelmatinae and Oryctopinae subfam. n., the second group includes Gryllacridinae and Schizodactylinae. Cooloolidae, perhaps, should be regarded only as a subfamily in Stenopelmatidae, which, probably, is close to the first group. Taxa in question are diagnosed, a new genus and a new tribe are described. A scheme of Stenopelmatoidea phylogeny is suggested and certain issues of their evolution are discussed.