

А. В. Горохов

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ ПОДОТРЯДА ENSIFERA (ORTHOPTERA)

A. V. Gorochov. Principal stages of historical development of the suborder Ensifera (Orthoptera)

В палеонтологической летописи отряд прямокрылых присутствует с позднего карбона. До триаса он представлен только подотрядом Ensifera (Горохов, 1987). Отпечатки второго подотряда — Caelifera — появляются лишь с триаса (Шаров, 1968), но почти до неогена отпечатки Ensifera продолжают доминировать среди ископаемого материала по Orthoptera. Вполне возможно, что это является отражением действительного преобладания Ensifera над Caelifera по численности на протяжении почти всей истории Orthoptera. Однако среди современных прямокрылых может иметь место обратное соотношение, хотя какими-либо конкретными цифрами я не располагаю.

Развитие прыжка, который вполне можно рассматривать как ведущую адаптацию, приведшую к обособлению отряда (Горохов, 1987), скорее всего было связано с защитой от хищников. Среди возможных потребителей прямокрылых особое внимание следует уделить наземным позвоночным, поскольку, вероятно, пресс с их стороны был основным для Orthoptera и оказал сильнейшее влияние на их эволюцию. Довольно крупные размеры, отсутствие у подавляющего большинства современных Orthoptera (особенно Ensifera) ядовитых форм, более или менее открытый образ жизни, сравнительно небольшое (относительно многих других насекомых) значение полета, многочисленность (как современных, так и ископаемых форм) — все это должно было с самого возникновения отряда привлекать к питанию прямокрылыми разнообразных наземных насекомоядных позвоночных. Значение иных хищных и насекомоядных форм (паукообразные, насекомые, рыбы и пр.) для прямокрылых, как представляется, должно быть явно меньше. Даже некоторые Hymenoptera и Diptera, охотящиеся и паразитирующие на современных Orthoptera, должны иметь меньшее значение для эволюции Ensifera, поскольку они появляются в ископаемом состоянии значительно позднее прямокрылых (в мелу и позже) (Историческое развитие класса насекомых, 1980), когда большинство современных семейств Ensifera уже

должно было сформироваться. К тому же явных адаптаций к защите от этих насекомых (по крайней мере у *Ensifera*) обнаружить не удается, в то время как явные адаптации к защите от позвоночных обнаруживаются легко и во множестве. Не исключено, что это связано с большей специализацией в питании данных перепончатокрылых и мух по сравнению с большинством насекомоядных позвоночных.

У специализированных хищников и паразитов их численность может вступать в те или иные саморегулирующиеся соотношения с численностью жертв, тогда как у неспециализированных хищников этого не происходит, и усиление пресса с их стороны должно приводить либо к вымиранию той или иной жертвы, либо к появлению у жертвы какого-либо защитного механизма. Кроме того, эволюция важных морфологических признаков у *Ensifera*, а, следовательно, и эволюция их образа жизни, значительно лучше связывается с эволюцией наземных позвоночных, чем с эволюцией каких-либо других возможных потребителей прямокрылых.

Таким образом, прыжок, впервые выделивший прямокрылых среди других ортоптероидных насекомых, видимо, был в значительной степени средством защиты от карбоновых наземных позвоночных. Ведь именно в карбоне появляются и получают распространение первые рептилии, еще довольно мелкие и, скорее всего, с неспециализированным хищным питанием. Возможно, что в это же время встречаются и более или менее приспособленные к жизни на суше амфибии, в питании которых насекомые могли занимать важное место.

Карбоновых прямокрылых известно очень мало, зато в перми они многочисленны и разнообразны. Для всех известных палеозойских *Ensifera* характерно отсутствие развитого стридуляционного аппарата и тимпанальных органов. Окраска, сохранившаяся на многих отпечатках, совсем не похожа на расчленяющую криптическую окраску, столь распространенную у более поздних форм. У многих палеозойских *Ensifera* из самых разных групп (инфраотряды *Elcanidea* и *Oedischiidea*) она представляет собой несколько мелких, но ярких и заметных пятен на светлом или прозрачном фоне. Значение такой окраски я могу интерпретировать лишь как сигнальное. Никакого явного намека на обычное у современных форм подражание листьям, ветвям или другим объектам не обнаружено. Иногда, правда, окраска бывает более или менее однотонно темной. Сигнальная окраска пермских *Ensifera* могла обеспечивать узнавание половыми партнерами друг друга (развитая звуковая коммуникация, очевидно, отсутствовала).

Если учесть, что головной мозг у пермских рептилий, даже у многочисленных и разнообразных в то время териоморфных рептилий (Татаринов, 1976), был очень мал и, видимо, не сильно отличался по своим возможностям от такового примитивных амфибий, вполне можно предположить, что они еще плохо вычле-

няли неподвижную притаившуюся добычу среди окружающих неживых объектов вследствие слабого развития зрительного анализатора. Защитное поведение прямокрылых в таких условиях могло состоять из прыжка, удлиненного полетом, и последующего затаивания в неподвижной позе (элементы такого поведения сохранились у большинства прямокрылых до сих пор). Криптическая окраска при этом необязательна. Этот первый этап в эволюции *Ensifera* продолжался до конца палеозоя.

Второй этап — с триаса по позднюю юру или ранний мел. Обращает внимание тот факт, что уже среди триасовых *Ensifera* форм с окраской, которую можно интерпретировать как сигнальную, почти не обнаруживается. Обычно окраска криптическая, расчленяющая, состоящая из чередующихся крупных темных и светлых полос или пятен. Сразу в двух ветвях *Ensifera* независимо появляется хорошо развитый эллтральный стридуляционный аппарат. У *Mesoedischiiidae* стридуляционная жилка образуется из поперечной жилки, а у *Hagloidea* — из продольной (у последних появляются и тимпанальные органы). Следовательно, можно предположить, что зрительная сигнализация частично исчезает, частично замещается на звуковую сигнализацию, причем формы со звуковой коммуникацией с триаса начинают преобладать в палеонтологической летописи. У нестридулирующих форм сильнее развивается способность к полету (*Meselcanidae*, *Elcanidae*), вероятно, появляется слабое подражание листьям растений (*Phasmomimoidea*, некоторые *Bintoniellidae* и *Propagryllacrididae*), развивается облигатная фитофилия (*Propagragryllacridinae*), тогда как образ жизни у всех известных палеозойских *Ensifera* был не столь тесно связан с растительностью (яйцекладку они, видимо, производили в почву).

Раннемезозойские рептилии в целом имели еще довольно мелкий и примитивный головной мозг, но все же у многих групп он должен был быть более совершенным, чем у палеозойских форм. В первую очередь это относится к зрительному анализатору. Во всяком случае у современных рептилий зрительный анализатор лучше развит, чем слуховой. Правда у многих современных рептилий распространена звуковая коммуникация, но их слуховой анализатор, вероятно, настроен на ограниченное восприятие. Во всяком случае использование слуха для добывания пищи даже у современных рептилий не распространено, а у раннемезозойских рептилий слуховой анализатор должен был быть еще слабее развит. Возможности головного мозга примитивных млекопитающих, появившихся в первой половине мезозоя, вероятно, еще мало отличались от современных им рептилий. Таким образом, исчезновение выраженной сигнальной окраски палеозойского типа и появление звуковой сигнализации у *Ensifera* вполне может быть связано со значительным развитием зрительного анализатора у насекомоядных наземных позвоночных при сохранении относительно слабого развития их слухового анализатора.

Третий этап эволюции Ensifera характеризуется еще большим усилением криптозма, с одной стороны, и заметными модификациями стридуляционного аппарата, с другой. Среди сверчковых появляются, а затем и начинают преобладать формы с выраженной дорсовентральной сплюснутостью тела, сопровождающейся соответственной перестройкой в строении надкрылий (звукопрекращающие поля стридуляционного аппарата перемещаются на спинную плоскость, значение ланцетовидного поля как звукопрекращающей структуры уменьшается, а само это поле постепенно превращается вrudимент, входящий в состав бокового поля или веерообразно складывающегося интеркалярного треугольника), что позволяло шире использовать различные щели субстрата в качестве укрытий (Горохов, 1985). Образ жизни сверчковых, видимо, становится более скрытым. У *Hagloidea* и ранних *Tettigonioidea* происходит уменьшение величины стридуляционного аппарата и смещение его в основание надкрылий. Это преобразование связано с изменением положения надкрылий при стридуляции. Надкрылья стридулирующего насекомого не разводятся сильно в стороны, как у более ранних *Hagloidea* и *Grylloidea*, а остаются более или менее сближенными друг с другом, что должно существенно повысить криптозм насекомого во время стридуляции (Горохов, 1988). У *Stenopelmatidae* и, возможно, *Vitimiidae*, происходит исчезновение стридуляционного аппарата.

Все высказывание указывает на появление пресса со стороны каких-то явно более высокоорганизованных хищников, с более совершенной нервной системой, т. е. с более развитыми зрительными и слуховыми анализаторами. Такими хищниками, по-видимому, вполне могли быть живородящие млекопитающие, а также птицы, значение которых среди наземных позвоночных начинает возрастать с начала второй половины мезозоя (поздняя юра—ранний мел).

Начало четвертого этапа и, соответственно, конец третьего этапа в эволюции Ensifera еще труднее выделить, чем начало третьего этапа. Дело в том, что остатков ископаемых прямокрылых в верхнем мелу, палеогене и даже неогене известно меньше, чем в более ранних отложениях. Кроме того, эти остатки гораздо хуже изучены. Граница между этими этапами вполне могла проходить в палеогене или даже в неогене.

О направлении эволюции Ensifera на четвертом этапе можно судить главным образом по современным формам. Основной особенностью Ensifera становится появление и распространение высших форм криптозма. Появляются представители, весьма совершенно имитирующие различные объекты. Особенно распространена имитация листьев, которая в той или иной степени свойственна большинству кузнечиковых, но встречается также среди сверчковых и даже среди *Gryllacridinae*. У кузнечиковых из подсемейств *Phaneropterinae*, *Scambophyllinae*, *Mecopodinae*, *Phyllophorinae*, *Pseudophyllinae*, *Pleminiinae*, *Simoderinae*, *Ptero-*

chrozinae, *Conocephalinae* и некоторых других имитация листьев может быть весьма совершенной. У многих *Phaneropterinae* на надкрыльях развиваются специальные полупрозрачные участки, имитирующие миньи на листьях, рисунок и окраска, имитирующие капли росы на листе, участки листа, пораженные различными инфекциями и др. *Acridoxyenini* весьма совершенно имитируют сухие листья. У *Pterochrozinae* не только форма тела и окраска, но и расположение жилок надкрылий имитируют лист (систему его сосудов). Широко распространена также имитация коры дерева (*Pseudophyllinae*, *Pleminiinae*, *Gryllacridinae*), лишайниковых наростов (*Phaneropterinae*, *Conocephalinae*), различных несъедобных насекомых (личинки многих *Phaneropterinae* имитируют муравьев, а имаго по крайней мере I рода *Phaneropterinae* и некоторых сверчков имитируют ос и т. д.). Появляется много форм с различными выростами, крупными шипами, причем не только у *Orthoptera*, но и у многих других насекомых. Большинство этих насекомых ведет открытый образ жизни на листьях. Они, как правило, хорошо заметны, но в связи с необычной формой тела кажутся упавшими на лист веточками, засохшими цветками и прочим мусором, который в изобилии покрывает крупные листья лесных тропических растений. Кроме того, причудливая форма тела насекомых может выполнять ту же роль, что и расчленяющая окраска, и является как бы ее последовательным развитием.

Следует отметить, что эти высшие формы криптизма распространены больше среди обитателей деревьев и кустарников, чем среди обитателей почвенного яруса и травянистых ассоциаций, что может быть следствием более открытого в целом образа жизни первых. Отмечу, что в тропиках, особенно в тропических лесах, высшие формы криптизма распространены шире, чем в других местах, что логично вытекает из предыдущего (в тропических лесах больше дендрофильных фитофилов).

Наряду с высшими формами криптизма у современных *Ensifera* из самых разных групп очень часто происходит утрата стридуляционного аппарата и (особенно у скрыто живущих форм) частичная или полная редукция крыльев.

Надо сказать, что на всем протяжении исторического развития прямокрылых, как и большинства других насекомых, форм со всеми вышеперечисленными особенностями, кроме редукции стридуляционного аппарата, видимо, не было. Во всяком случае, среди всех известных остатков *Ensifera* докайнозойского возраста мне не удалось обнаружить ни одного, носящего следы высших форм криптизма или хотя бы частичной редукции крыльев.

Складывается впечатление, что в кайнозое, особенно во второй его половине, резко усилился пресс со стороны насекомоядных форм, имеющих еще более высокоорганизованную нервную систему. Такими формами вполне могли быть современного облика млекопитающие и птицы, формировавшиеся на протяжении кайно-

зоя. Из них наибольшее значение должны иметь воробышные птицы, особенно обитатели крон деревьев и кустарников.

Четвертый этап эволюции *Ensifera* продолжается по настоящее время, хотя, если продолжать экстраполировать связь эволюции прямокрылых с высшими позвоночными и в будущем, можно выявить предпосылки пятого этапа в их эволюции. Это, прежде всего, резкое увеличение антропогенного давления, причем этот пресс сильно отличается от предыдущих. Происходит неуклонное уничтожение целых ландшафтов (степей, саванн, тропических лесов и пр.) вместе с их обитателями. Их вытесняют различные агроценозы, рудеральная растительность, промышленные и городские ландшафты. Однако антропогенный пресс достиг серьезной силы лишь относительно недавно и, видимо, не успел вызвать каких-либо заметных адаптаций к защите от него у прямокрылых на морфологическом уровне, хотя на биохимическом (привыкание к ядохимикатам вредителей сельского хозяйства) и этологическом (у синантропных форм) уровнях такие адаптации уже, очевидно, имеются. Этот пресс в настоящее время отражается главным образом на численности тех или иных видов: одни виды увеличиваются в количестве и расширяют свой ареал без каких-либо видимых новых адаптаций, другие сокращаются количественно, сужается их ареал.

Попытка предсказать возможные направления эволюции *Ensifera* в связи с антропогенным фактором в будущем — весьма безнадежное дело. Нет сомнения только, что защитные механизмы будут совершенствоваться и дальше. Неясен и итог этого этапа эволюции. Он может завершиться вымиранием или новым типом приспособления к преобразованному человеком миру, причем в последнем случае неизвестно, станут ли прямокрылые отрицательным, нейтральным или положительным фактором для человека. Во многом, возможно, это зависит от того, какой путь преобразования природы выберет человечество.

ЛИТЕРАТУРА

- Горохов А. В. Сверчковые (*Orthoptera, Grylloidea*) мезозоя Азии // Палеонтол. журн., 1985.— № 2.— С. 59—68.
- Горохов А. В. Пермские прямокрылые инфраотряда *Oedischiiidea* (*Orthoptera, Ensifera*) // Палеонтол. журн., 1987.— № 1.— С. 62—75.
- Горохов А. В. Классификация и филогения кузнециковых (*Gryllida-Orthoptera, Tettigonioidea*) // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых.— М.: Наука, 1988.— С. 145—190.
- Историческое развитие класса насекомых // Труды ПИН АН СССР, 1980.— Т. 175.— 269 с.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики.— Л.: Наука, 1976.— 258 с.
- Шаров А. Г. Филогения ортолтероидных насекомых // Труды ПИН АН СССР, 1968.— Т. 118.— 216 с.

Summary

History of Ensifera is considered as evolution of methods of defence against predators, mainly against terrestrial insectivorous vertebrates. This history is divided into 4 principal stages. First stage (from the Carboniferous to the Permian) is characterized by presence of evident visual communication and absence of evident acoustic communication between different sexes of Ensifera. It may be connected with insufficiently developed visual analyzer of palaeozoic vertebrates. Second stage (from the Triassic to the Late Jurassic — the Early Cretaceous) is characterized by presence of acoustic communication and decrease of importance of visual communication between different sexes of Ensifera. It is connected with well developed visual analyzer together with insufficiently developed acoustic analyzer of terrestrial vertebrates in the early Mesozoic. Third stage of evolution of Ensifera (from the Late Jurassic — Early Cretaceous to Paleogene — Neogene) is characterized by strengthening of cryptism and some decrease of importance of acoustic communication. It is connected with further perfecting of visual and acoustic analyzers of vertebrates in the Late Mesozoic and the Early Caenozoic. Fourth stage of history of Ensifera (from Paleogene—Neogene to present) is characterized by spreading of higher forms of cryptism. It is connected with spreading of modern groups of vertebrates, especially of Passeriformes. Premises of development of fifth stage in evolution of Ensifera is considered in connection with anthropogenous factor.