

1995, том 74, вып. 10

УДК 595.72

© 1995 г. А. В. ГОРОХОВ

О СИСТЕМЕ И ЭВОЛЮЦИИ ОТРЯДА ПРЯМОКРЫЛЫХ (ORTHOPTERA)

Обобщены сведения по системе и эволюции высших таксонов подотряда Ensifera, опубликованные ранее автором. Предложены оригинальная трактовка системы и эволюции высших таксонов подотряда Caelifera. Описано новое ископаемое семейство прямокрылых (*Regiatidae fam. n.*). Приведена гипотетическая схема филогенетических взаимоотношений между надсемействами всего отряда.

Несмотря на то что прямокрылые — один из наиболее изученных отрядов насекомых, в наших знаниях о системе и эволюции этого отряда остаются обширные белые пятна. Особенно эффективны для заполнения этих пятен палеонтологические исследования, хотя они имеют ряд недостатков, связанных с особенностями захоронения ископаемых насекомых (очень плохая сохранность тел). Однако, как ни странно, внимание ортоптерологов, занимающихся вопросами высшей таксономии Orthoptera, часто привлекают не столько эти зияющие пустоты в наших знаниях, сколько второстепенные вопросы о ранге высших таксонов. Этот интерес уместен и необходим при упорядочивании рангов внутри какого-либо изучаемого таксона, но малопонятно стремление поднимать или опускать ранги всех высших таксонов прямокрылых без сопоставления с классификацией остальных насекомых. Придание Ensifera и Caelifera ранга отрядов должно, по-моему, вызвать несоответствие между этими отрядами и такими стабильными и разнообразными отрядами, как Coleoptera и Hymenoptera. Другое дело, если бы Ensifera и Caelifera были конвергентными группами, независимо происшедшими от каких-то предков, принадлежащих к другому отряду или к другим отрядам. Известный ортоптеролог Кеван (Kevan, 1986) привел большое количество существенных признаков, различающих эти группы, как доказательство их отрядного ранга. Эти различия вполне можно трактовать и как подотрядные, поскольку подотряды — это также крупные таксоны, существенно отличающиеся друг от друга. Кроме того, при подборе признаков Кеваном были опущены ископаемые формы, которые позволяют выводить Caelifera из Ensifera или, по крайней мере, оба подотряда от общего ствола. С другой стороны, ни среди приведенных им признаков, ни среди тех, что известны мне, нет таких, которые могли бы служить даже косвенным доказательством независимого происхождения этих подотрядов. Напротив, имеются признаки, предполагающие синапоморфию: прыгательные задние ноги, гипогнатическая голова, сгиб передних крыльев, перевернутое положение зачатков крыльев у нимф (прямые синапоморфии), развитие брюшных тимпанальных органов у Acrididae и, видимо, соответствующих им псевдотимпанальных органов у Gryllotalpidae, развитие феморо-абдоминального стридуляционного аппарата у Acridoidea и у Stenopelmatoidea (косвенные синапоморфии, вызванные развитием сходных признаков на основе предрасположенности к этому их общих предков).

Происхождение Orthoptera рассматривалось в моей работе о пермских Oedischiiidea (Горохов, 1987). Там же была показана несостоятельность включения в Orthoptera «подотрядов» Mesotitanina (Titanoptera) и Stenaropodina (Gerarida).

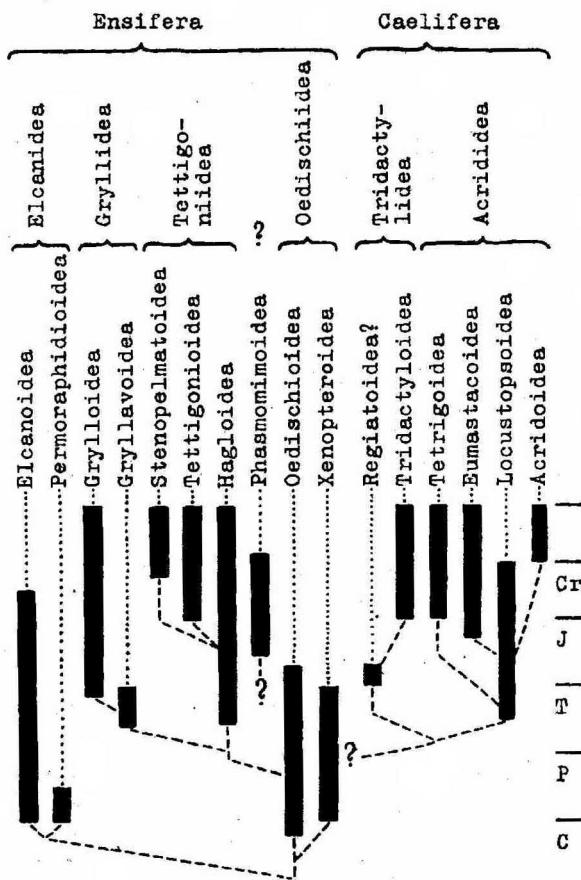


Рис. 1. Схема филогенетии Orthoptera (вертикальными линиями, от которых под острым углом отходят другие линии, обозначены предковые таксоны; если от одной точки отходят более двух линий, последовательность их ответвления неизвестна)

Последняя группа оказалась весьма далекой от Orthoptera и была исключена из возможных предков прямокрылых. Прямокрылые и палочники (а, возможно, и Titanoptera) рассматриваются теперь как близкие отряды, происшедшие от общих предков, которые не относились к Orthoptera; но кто были эти предки, остается неизвестным. Обособление Orthoptera от этих предков связывается с возникновением способности к сильному прыжку. Вся дифференциация прямокрылых проходила на фоне сохранения этой фундаментальной для Orthoptera адаптации. Эта дифференциация в настоящей статье будет рассмотрена лишь до уровня надсемейств (рис. 1). Более низкие таксоны (семейства, подсемейства) будут затрагиваться только по мере необходимости.

Древнейших прямокрылых традиционно относят к *Ensifera*. Я не нахожу в этом каких-либо противоречий и согласен с точкой зрения тех ортоптерологов, которые выводят *Caelifera* из *Ensifera*. Примитивнейшие *Ensifera*, вероятно, еще в карбоне распались на два инфраотряда. В одном из них (*Elcanidea*) проходило усиление летных свойств переднего крыла, т. е. совершенствовался функционально четырехкрылый полет. Этот инфраотряд распался на два надсемейства (*Permaphidioidea* и *Elcanoidea*), одно из которых исчезает из палеонтологической летописи в перми, а другое — в мелу (Горохов, 1987а, 1989). В другом инфраотряде (*Oedischiiidae*), который провизорно принимается как предковый для *Elcanidea*,

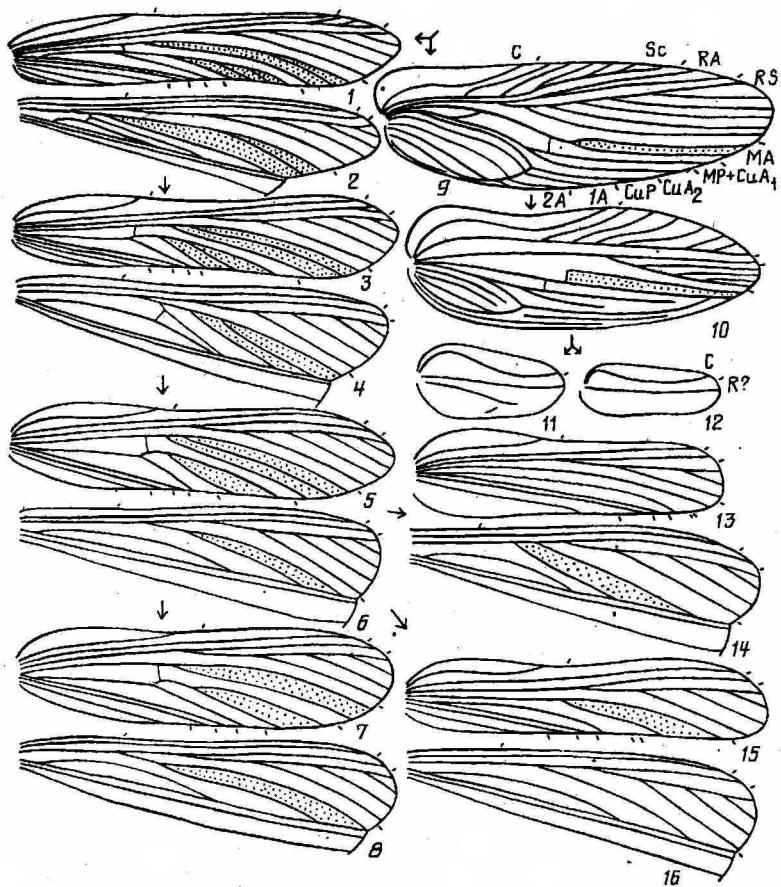


Рис. 2. Схема жилкования надкрылья (1, 3, 5, 7, 9—13, 15) и костальной части заднего крыла (2, 4, 6, 8, 14, 16) Caelifera (точками покрыты поля между ветвями *MA* и между ветвями *MP + CuA₁*): 1, 2 — *Locustavidae*; 3—6 — *Locustopsidae* (3, 4 — примитивные; 5, 6 — продвинутые); 7, 8 — примитивные *Acridoidea*; 9 — *Regiatidae*; 10—12 — *Tridactylidae* (10 — *Mongoloxyninae*, 11 — *Tridactylinae*, 12 — *Rhipipteriginae*); 13, 14 — примитивные *Tetrigoidea*; 15, 16 — примитивные *Eumastacoidea*.

возобладала тенденция к элитризации переходного крыла, т. е. к функционально двукрылому полету. Oedischiidea распадаются также на два надсемейства (Oedischioidea и Xenopteroidea). Одно из них известно с карбона по юру, а другое — с перми по триас (Горохов, 1987, 1987а, 1987б, 1989).

Надсемейство Oedischioidea было, наиболее вероятно, предковым для инфраотряда Tettigoniidea, примитивные триасовые представители которого (Hagloidea) приобрели элитральный стридуляционный аппарат и слуховые органы на передних голенях (Шаров, 1968; Горохов, 1986). В предыдущих инфраотрядах элитральный стридуляционный аппарат появлялся лишь у Mesoedischioideae из надсемейства Oedischioidea, но о строении их слуховых органов ничего неизвестно (Шаров, 1968; Горохов, 1987а). Hagloidea в виде отдельных реликтов дожили до наших дней. Но в юре или в мелу от них произошли кузнециковые (Tettigonioidea), испытавшие специализацию элитрального стридуляционного аппарата (Zeuner, 1939; Gorochov, 1984; Горохов, 1988), и лжекузнециковые (Stenopelmatoidae), утратившие этот аппарат и приобретшие феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат (Шаров, 1968; Горохов, 1988а, 1988б). Еще раньше, видимо, в триасе от примитивных Hagloidea обособился инфраотряд Gryllidea, триасовые представители которого из надсемейства Grylavoidea stat. p. имели элитральный стридуляционный аппарат, еще очень похожий на таковой Hagloidea (Шаров,

1968; Горохов, 1986). У сверчковых (Grylloidea), являющихся потомками Gryllovoidea, происходит также некоторая специализация стридуляционного аппарата. Они известны с самых верхов триаса (Горохов, 1985). Положение юрско-палеогенового надсемейства Phasmomimoidea (рис. 1) до сих пор неясно. Оно может быть отнесено как к инфраотряду Oedischiiidae, так и к инфраотряду Tettigoniidae (Горохов, 1988в). В таком же и даже, может быть, еще более неопределенном положении находится также юрско-меловое семейство Vitimiidae (Горохов, 1989).

Происхождение Caelifera от Oedischiiidae, которые еще не имели эллтрального стридуляционного аппарата, было обосновано Шаровым (1968). Однако он ошибочно выводил их из форм, включаемых ныне в надсемейство Oedischioidea (Горохов, 1987). Имеются определенные основания сближать Caelifera не с Oedischioidea, а с Хеноптероидеа, хотя это очень проблематично в связи с недостаточной изученностью Хеноптероидеа, известных лишь по крыльям (рис. 1). Некоторые элементы сходства обнаруживаются, например, в жилковании передних крыльев триасовых Хеноптероидеа из семейства Xenopteridae и примитивнейших Caelifera (рис. 2, 1, 9). На дифференциации Caelifera следует остановиться подробнее. Прежде всего этот подотряд следует подразделять на два инфраотряда: Tridactylidea и Acrididea. Между ними есть достаточно глубокие различия как в морфологии, так и в анатомии (Подгорная, 1974).

Наиболее примитивным среди Tridactylidea является новое ископаемое семейство, известное лишь по переднему крылу.

Regiatidae Gorochov, fam. n.

Типовой род — *Regiata* Whalley, 1985 (нижняя юра Англии).

От примитивнейших представителей Tridactylidae из позднего мезозоя (рис. 2, 10) отличается значительно более примитивным жилкованием надкрыльй (рис. 2, 9): относительно короткой и не очень изогнутой *C*, ветвистой *RA*, длинной и многоветвистой *RS*, сближенной с *R* (а не с *Cu*), изогнутой *M*, нормальным строением развила *MA* (разделяющейся на две ветви) и вершин *MP + CuA₁*, *CuA₂*, *CuP*, а также отсутствием явной беспорядочности в строении *1A* и *2A*.

Первоначально *Regiata* была помещена в семейство Hagiidae (Hagloidea). Ее надкрылья трактовались как принадлежащие самке. Отнесение их к Tridactylidea основано на наличии характерного замкнутого базального поля, состоящего из проксимальных ветвей *CuP*, *1A* и *2A*, ограниченных выстроенным в линию утолщенными поперечными жилками, что хорошо видно на рис. 2, 9, составленном по фотографиям голотипа и паратипов из статьи с описанием единственного вида рода *Regiata* (Whalley, 1985, f. 17—20). Такое же поле развито в надкрыльях ископаемых Mongoloxyinae (рис. 2, 10), для которых известны отпечатки тел, несущих основные особенности Tridactylidae (Шаров, 1968, рис. 39А).

Жилкование надкрыльй Regiatidae столь своеобразно, что им, может быть, следует придать ранг надсемейства. Что касается их потомков — Tridactyloidea, то к ним относится семейство Tridactylidae, куда помимо Mongoloxyinae и Tridactylineae я отношу и Rhipipterinae, которые явно синапоморфны с Tridactylineae (относительно Mongoloxyinae) по строению надкрыльй (рис. 2, 11, 12). Бескрылых Cylindrachetidae я провизорно рассматриваю как второе семейство Tridactyloidea, но, не имея возможности изучить его представителей, воздерживаюсь от дискуссии о его ранге и филогенетическом положении.

Инфраотряд Acrididea известен с триаса. В настоящей работе принято деление его на четыре надсемейства. Примитивнейшее надсемейство Locustopoidea включает триасовых Locustavidae и триасово-меловых Locustopsidae. Их объединяют 3-ветвистая *MA* и ветвистая *MP + CuA₁* надкрыльй, а также ветвистая *MA* задних крыльев (рис. 2, 1—6). Основные отличия Locustavidae от Locustopsidae заключаются в многоветвистых *RA*, *MP + CuA₁* и *2A* надкрыльй, а также в относительно

примитивном строении $MP + CuA_1$ задних крыльев (рис. 2, 1, 2). У примитивных Locustopsidae сохраняются еще 2-ветвистая, 3-ветвистая $MP + CuA_1$ и 2-ветвистая $2A$ надкрылий, а также 3-ветвистая MA и модифицированная $MP + CuA_1$ задних крыльев, причем последняя превращена как бы в дополнительную ветвь MA (рис. 2, 3, 4). У продвинутых Locustopsidae в надкрыльях RA и $2A$ становятся одноветвистыми, а $MP + CuA_1$ становится 2-ветвистой (рис. 2, 5) (но иногда третья ветвь MA может перескакивать на $MP + CuA_1$, которая в этом случае выглядит 3-ветвистой), в задних крыльях MA становится 2-ветвистой, и $MP + CuA_1$ редуцируется (рис. 2, 6). Locustopsidae с таким продвинутым типом жилкования могли быть предками для трех остальных надсемейств. Примитивным нижнемеловым Tetridoidea свойственна редукция $MP + CuA_1$ и двух ветвей MA в надкрыльях, а также смещение одной из ветвей MA на R в задних крыльях (рис. 2, 13, 14). При этом у всех Tetridoidea, объединяемых лишь в одно семейство, сохраняются примитивное расположение дыхалец брюшка на мемbrane между тергитами и стернитами и обособленные друг от друга IX и X тергиты брюшка. Эти плезиоморфные особенности встречаются у Tridactylidea, у Ensifera и, видимо, были свойственны многим Locustopoidea, в том числе и предкам Tetridoidea.

Eumastacoidea и Acridoidea свойственно слияние IX и X тергитов брюшка, особенно заметное у самок, что является синапоморфией. Однако Eumastacoidea имеют плезиоморфное расположение дыхалец на мемbrane между тергитами и стернитами брюшка, а брюшные дыхальца Acridoidea включены в состав тергитов, что является их аутапоморфией. Следовательно, Eumastacoidea не могут происходить от Acridoidea. Но и Acridoidea не могут происходить от Eumastacoidea, так как имеют более примитивный тип жилкования крыльев. У Eumastacoidea в надкрыльях $MP + CuA_1$ исчезает, и MA становится 2-ветвистой, а в задних крыльях MA становится одноветвистой (рис. 2, 15, 16). У Acridoidea в надкрыльях сохраняется 2-ветвистая $MP + CuA_1$, а в задних крыльях сохраняется 2-ветвистая MA (рис. 2, 7, 8). Таким образом, единственное отличие крыльев Acridoidea от Locustopoidea — наличие 2-ветвистой MA (признак довольно сомнительный). Следовательно, наиболее логично будет предположить происхождение Eumastacoidea и Acridoidea от Locustopsidae, которые приобрели слияние IX и X тергитов брюшка, но еще не приобрели жилкования, как у Eumastacoidea, и расположения дыхалец брюшка, как у Acridoidea. Eumastacoidea известны с верхней юры, объединяются мной только в одно семейство с несколькими подсемействами. Acridoidea целесообразно подразделять лишь на три семейства: бескрылых Proscopidae без тимпанальных и стридуляционных органов, но со специализированными сегментами груди (наподобие таковых палочников), бескрылых и крылатых Pneumoridae с феморо-абдоминальным стридуляционным аппаратом, но без тимпанальных органов и без подобных специализаций груди, и обычно крылатых Acrididae со стридуляционным аппаратом, образованным из заднего бедра, трущегося при стридуляции о крылья (реже с феморо-абдоминальным стридуляционным аппаратом или другим звукопроизводящим устройством), с брюшными тимпанальными органами и с неспециализированной или малоспециализированной (по сравнению с Locustopoidea) грудью. Всем этим трем семействам свойственно включение брюшных дыхалец в состав тергитов брюшка (синапоморфия). Бытующая среди многих ортоптерологов точка зрения о необходимости деления Acrididae на несколько семейств (Pamphagidae, Rughtomorphidae, Acrididae и др.) мне представляется несколько дробительской, поскольку различия между ними явно не достигают такого размаха, как между семействами Ensifera. Например, гениталии самца у всех Acrididae однотипного строения, тогда как у кузнечиковых или сверчковых гениталии самца могут различаться сильнее у близких подсемейств или даже внутри одного подсемейства.

Экологический сценарий эволюции Caelifera видится в следующем (рис. 1). Обособление Caelifera могло быть связано, как и у Elcanidea, с возобновлением древней тенденции к функционально четырехкрылому полету. В дальнейшем

одна ветвь Caelifera продолжала развивать эту тенденцию. Ее представители вели более или менее открытый образ жизни, возможно, фитофильный. Их передние крылья становились все более и более аэродинамически совершенными. Это направление эволюции характерно для Acrididea. Вторая ветвь — Tridactylidea — возвращается к элитризации переднего крыла, т. е. к функционально двукрылому полету, ведет более скрытый геофильный образ жизни, возможно, адаптируется к рытью почвы, в связи с чем приобретает некоторую параллелизацию жилкования надкрылий, слияние членников лапок и редукцию аролия. Среди Acrididea лишь Tetrigoidea начали повторять путь Tridactylidea. У них произошли элитризация передних крыльев, а затем замена их разросшейся переднеспинкой, появился несколько более скрытый геофильный образ жизни, началось слияние членников лапок, редуцировался аролий. Но до рытья почвы Tetrigoidea так и не дошли. Экологические причины обособления надсемейства Eumastacoidea и Acridoidea пока не выявлены даже в самом упрощенном виде. Можно лишь предположить, что бурный расцвет Acridoidea — ныне самой многочисленной группы Caelifera — связан с формированием в кайнозое (особенно в его второй половине) обширных безлесных пространств, покрытых травянистой растительностью.

В эволюции трофических связей удается выявить лишь общую тенденцию к постепенному переходу от плотоядного питания, свойственного примитивным Ensifera — возможным предкам Caelifera, к довольно специализированному растительноядному питанию (филлофагии), доминирующему у Acrididea (у Ensifera имеются лишь два слепых отростка средней кишки, у Tridactylidea — их от двух до четырех, а у Acrididea — шесть отростков).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горохов А. В., 1985. Сверчковые (Orthoptera, Grylloidea) мезозоя Азии // Палеонтол. журн. № 2. С. 59—68.— 1986. Триасовые прямокрылые надсемейства Hagloidea (Orthoptera) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 143. С. 65—100.— 1987. Пермские прямокрылые инфраотряда Oedischiiidea (Orthoptera, Ensifera) // Палеонтол. журн. № 1. С. 62—75.— 1987а. Новые ископаемые прямокрылые семейства Bintoniellidae, Mesoedischiiidae fam. n. и Pseudelcanidae fam. n. (Orthoptera, Ensifera) из пермских и триасовых отложений СССР // Вестн. зool. № 1. С. 18—23.— 1987б. Новые ископаемые прямокрылые семейства Adumbratomatophidae fam. n., Pruvostitiidae и Proparagryllacrididae (Orthoptera, Ensifera) из пермских и триасовых отложений СССР // Вестн. зool. № 4. С. 20—28.— 1988. Классификация и филогения кузнециковых (Gryllida — Orthoptera, Tettigonioidae) // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С. 145—190. 216—228.— 1988а. Система и филогения современных прямокрылых надсемейств Hagloidea и Stenopelmatoidea (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщ. 1 // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 3. С. 353—366.— 1988б. Система и филогения современных прямокрылых надсемейств Hagloidea и Stenopelmatoidea (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщ. 2 // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 4. С. 518—529.— 1988в. О классификации ископаемых прямокрылых надсемейств Phasmomimoidea (Orthoptera) с описанием новых таксонов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 178. С. 32—44.— 1989. Новые таксоны прямокрылых семейств Bintoniellidae, Xeporiteridae, Permelmanidae, Elcanidae и Vitimiidae (Orthoptera, Ensifera) из мезозоя Азии // Вестн. зool. № 4. С. 20—27.*
- Подгорная Л. И., 1974. Анатомические особенности короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Brachycera — Caelifera) и их систематическое взаимоотношение // Тр. Всес. энтомол. о-ва. Т. 57. С. 66—85.*
- Шаров А. Г., 1968. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 118. С. 1—217.*
- Gorochov A. V., 1984. On the higher classification of the recent Ensifera (Orthoptera) // Verh. SIEEC. 10 (1983). Budapest. P. 187—189.*
- Kevan D. K. McE., 1986. A rationale for the classification of orthopteroid insects — the saltatorial orthopteroids or grigs — one order or two? // Proc. 4th Trienn. Meeting Pan Amer. Acridol. Soc. (1985). P. 49—68.*
- Whalley P. E. S., 1985. Systematics and palaeogeography of the lower jurassic insects of Dorset, England // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), geol. ser. V. 39. № 3. P. 107—189.*
- Zeuner F. E., 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. London. P. 1—321.*

A. V. GOROKHOV

CONTRIBUTION TO THE SYSTEM AND EVOLUTION
OF THE ORDER ORTHOPTERA

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
St.-Petersburg, Russia*

S u m m a r y

The order Orthoptera is considered as monophyletic with two suborders. The suborder Ensifera is divided into 4 infraorders: Elcanidea (Permaphidioidea, Elcanoidea), Oedischiidea (Oedischioidea, Xenopteroidea), Tettigoniidea (Hagloidea, Tettigonioidea, Stenopelmatoidea) and Gryllidea (Gryllavoidea stat. n., Grylloidea). The systematic position of two taxa of Ensifera (Phasmomimoidea and Vitimiidae) is yet unclear. The suborder Caelifera is divided into two infraorders: Tridactylidea (Regiatidae fam. n., maybe a separate superfamily, and Tridactyloidea), Acrididea [Locustopoidea, Tetridoidea, Eumastacoidea, Acridoidea (Proscopidae, Pneumoridae, Acrididae)]. A scheme of the phylogeny of Orthoptera is suggested and certain issues of their evolution are discussed (with special attention to Caelifera).