

А. А. Махотин

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ОСНОВНЫХ ГРУПП ПРЫГАЮЩИХ ПРЯМОКРЫЛЫХ И МОРФОЛОГИЯ ИХ ЯЙЦЕКЛАДА

Несмотря на то, что при эволюции происходит изменение всей организации и всех отношений животных к среде, все же эта эволюция заключается главным образом в изменении определенных сторон организации, отправления и поведения, которое оказывается «ведущим» в эволюции группы. В связи с этим адаптивная радиация каждой группы наиболее демонстративна при изучении именно «ведущих» особенностей. Справедливость высказанного положения каждый специалист может проверить на конкретном филогенезе изучаемой им группы.

В эволюции *Orthoptera saltatoria*, как стало очевидно при проведении исследования, такими ведущими изменениями оказались изменения яйцекладки, наложившие отпечаток на всю организацию и поведение животных.

Более первичным яйцекладущим аппаратом обладают кузнечики (рис. 1). Более первичными у них надо считать также соотношения элементов абдомена — тергитов, плеуритов, стернитов, расположение стигм и т. д. Сходные соотношения имели, видимо, и общие предки прыгающих прямокрылых. Наличие длинного яйцеклада, расположенного по длинной оси тела, потребовало для откладки яиц только сгибания конца брюшка к этой оси, что легко осуществлялось при незначительных интерсегментальных складках, наиболее развитых в середине абдоминального тергита и сходящих на нет к плеуритам.

Совершенно другие соотношения имеют место у саранчевых. Следует предполагать, что у группы весьма древних *Protosaltatoria* произошли изменения в скорости и дружности созревания яиц. В итоге большое количество яиц стало откладываться одновременно. Длинный яйцеклад теттигониоидного типа оказался мало приспособленным к выполнению этой измененной функции. Начал вырабатываться новый яйцеклад, выкапывающийся в почву. Верхние и нижние створки превратились в короткие прочные лопатки с изогнутой копательной поверхностью. *subsoxa* ушла внутрь тела, образовав основной элемент для прикрепления главной мускулатуры яйцеклада. Появились новые сочленения створок друг с другом и т. д.

Изменения, связанные с одновременным откладыванием — закапыванием — большого числа яиц, не могли ограничиться изменением только яйцекладущего аппарата. Короткий яйцеклад не мог обеспечить выкапывания ямки достаточной глубины, при абдомене типа кузнечиков, когда треугольные интерсегментальные пленки между тергитами позволяли только сгибать брюшко, чтобы вертикально поставить длинный яйцеклад, скореллированный с длинными ножками насекомого (рис. 1А).

Начали развиваться большие интерсегментальные складки по всем границам сегмента. Одновременно усиливались эндоскелет и мускулатура брюшка. Мягкие, с большими плеуритами абдоминальные сегменты кузнечикообразных форм оказались неудобными для новых задач. Началось увеличение тергальной области, захватившей плеуриты вместе со стигмами, дошедшей до прямого стыка со стернитом. Этот процесс рекапитулируется постэмбриональным развитием саранчи. Кольцо сегмента стало уже и константнее. Более узкое, цилиндрическое, подвижное брюшко легко следовало за работающим яйцекладом в почву. Массовая откладка яиц потребовала правильного их расположения. Соскальзывание яйца между створками яйцеклада в щель почвы, допустимое при откладке одного или немногих яиц, оказалось недостаточным. Роль укладочного аппарата приняли на себя сросшиеся и укороченные внутренние створки 9-го абдоминального сегмента совместно с шипом 8-го сегмента, высовывающимся при развернутых створках между нижними створками яйцеклада. Одновременно дифференцировались добавочные железы, принявшие на себя выделение пенистой массы, выстилающей и образующей пробку в кубышке.

Одновременная массовая откладка яиц в кубышках, синхронное развитие и вылупление нимф явились предпосылкой для проявления инстинкта стадности, характерного для многих видов саранчевых. За этими изменениями последовали другие, например изменение дыхательных движений — дорзовентральные сокращения брюшка за счет плеуральных складок заменились продольными его сокращениями за счет интерсегментальных складок и т. д.

Protorthoptera — *Oedischiiidae* и *Stenerapodidae* — дали группу кузнечиков, у которых морфологические изменения, за исключением жилкования и развития слухового и музыкального аппаратов, были весьма незначительны.

Развитие группы сверчков в основном шло по линии увеличения связи насекомых с почвой. Уход трубачиков (*Oecanthus*) на растения, видимо, вторичен. Откладка яиц в почву связана с развитием прямого

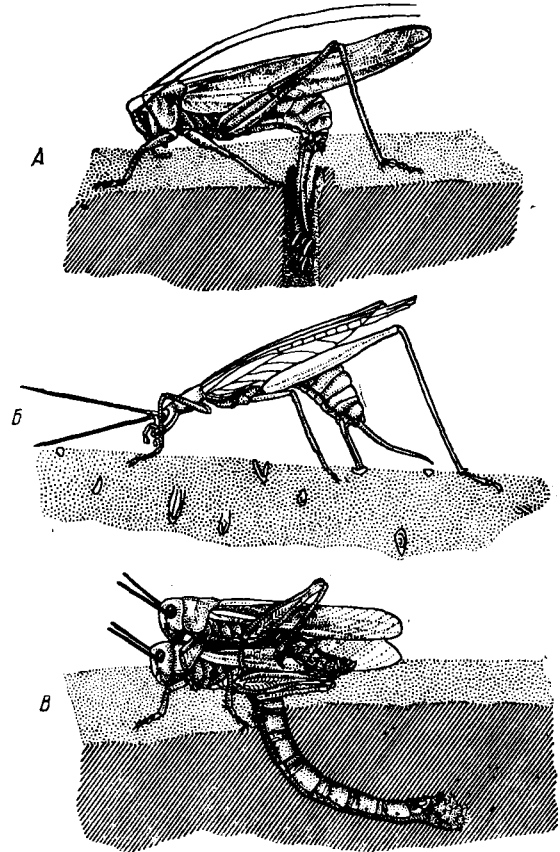


Рис. 1. Откладывание яиц: А — кузнечиком (по Берлезе, с изменениями); В — сверчком *Oecanthus niveus* De Geer (по Меткальфу и Флинту, с изменениями); В' — саранчей (по Никольскому, с изменениями).

яйцеклада и редукцией внутренних створок. Наоборот, откладка яиц в ткани растений, характерная в качестве первичной для кузнечиков, связана с саблевидным яйцекладом и сильным развитием внутренних створок.

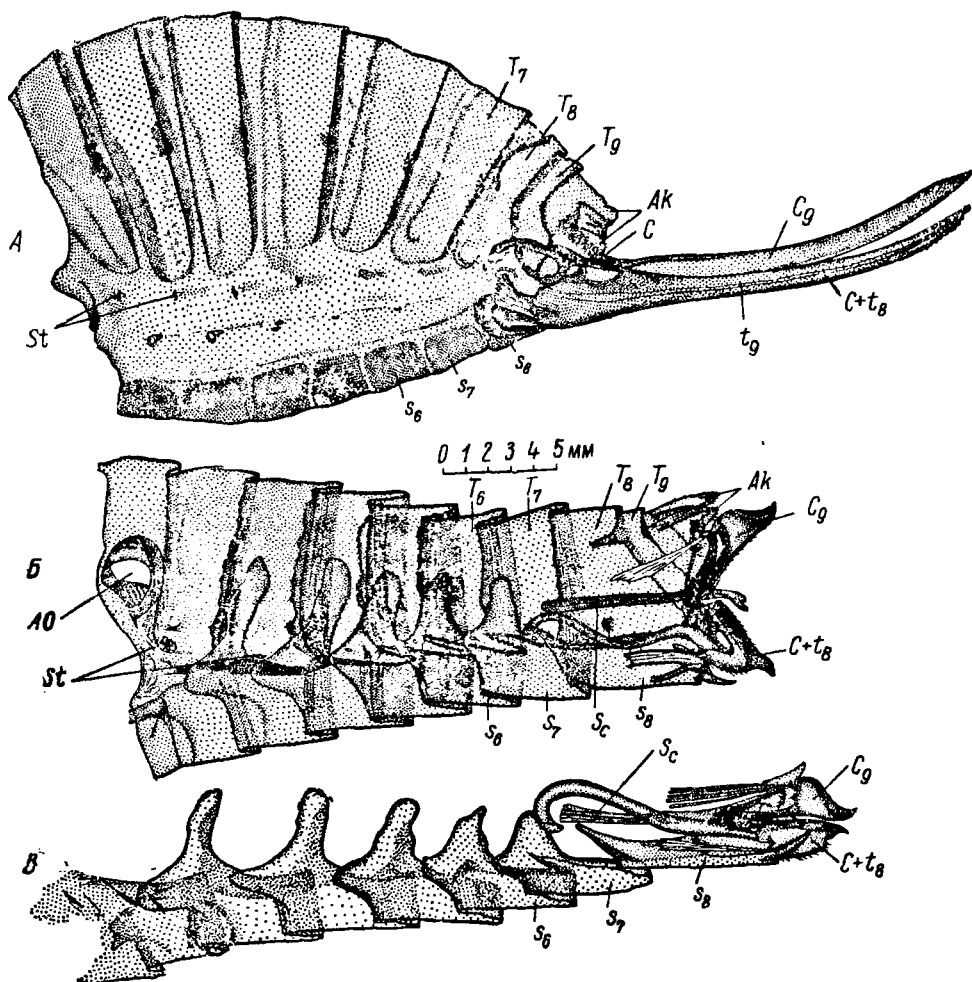


Рис. 2. Правая половина сагиттально разрезанного abdomena (вид изнутри).

А — *Decticus vettusichorus* L.; Б — *Calliptamus italicus* L.; В — *Calliptamus italicus* L., стерральная часть abdomena с эндоскелетными выростами. T_6 , T_7 , T_8 и т. д. — тергиты соответствующих абдоминальных сегментов; s_6 , s_7 , s_8 и т. д. — стерниты; С — перни; Ак — анальные клапаны; C_g — наружные створки 9-го сегмента; $C+t_8$ — створки 8-го сегмента; Sc — эндоскелетный отросток (subsoxa) 9-го абдоминального сегмента; АО — слуховой орган; St — стигмы; t_9 — внутренние створки 9-го сегмента.

Существуют две теории морфологического значения наружных половых придатков насекомых. Одна, защищавшаяся Геймонсом (Heymons, 1896а, 1896б) и Цандером (Zander, 1899), принимает, что наружные половые придатки — новообразования, выпячивания кожи сегментов, не связанные с абдоминальными конечностями. В защиту своих положений Цандер, работавший с медоносной пчелой, выдвинул следующие наблюдения им факты. У эмбриона пчелы появляется гомонимный ряд конечностей, начиная от головы и кончая последними сегментами abdomena.

Затем зачатки на голове и на груди превращаются в ротовые и локомоторные конечности, а абдоминальные ножки полностью исчезают, и только значительно позже на 8-м и 9-м абдоминальных сегментах вновь появляются бугорки, превращающиеся в жало взрослой пчелы. Таким образом в развитии абдоминальных конечностей и жала пчелы имеет место перерыв, а преемственность в развитии, которая позволила бы говорить о гомологии жала абдоминальным конечностям, отсутствует.

Другая группа исследователей (Беккер, 1925, 1932; Ежиков, 1925; Махотин, 1929, 1934) на основании исследования большого количества насекомых разных отрядов, главным образом сравнительно-морфологическим методом, защищала гоноподную теорию наружных половых придатков насекомых. Однако исследованный материал не опровергал окончательно возражений Цандера.

В более ранних работах я отмечал, что объект для решения вопроса был избран Цандером неудачно. Высшие Hymenoptera претерпели в своем онтогенезе такие изменения, которые окончательно замаскировали особенности, характерные для первичного развития насекомых. Следовало обратиться к насекомым с неполным превращением.

Действительно, Рунвал (Roönwal, 1937), не осведомленный о вышеизложенных точках зрения, в эмпирической работе показал, что при эмбриональном развитии азиатской саранчи заложенные на 9-м абдоминальном сегменте конечности без всякого перерыва переходят в верхние створки яйцеклада. На материале той же *Locusta migratoria* L., любезно присланном Е. М. Шумаковым, мне удалось заметить, что нижние створки также образуются из имажинальных дисков 8-го сегмента, а зачатки конечностей 9-го сегмента дают и верхние и внутренние створки яйцеклада.

Следовательно, сейчас можно считать, что гоноподная теория наружного полового аппарата окончательно доказана, а факты, отмеченные Цандером, — вторичного происхождения и позволяют сделать общий вывод, что отсутствие преемственности в развитии тех или других органов может быть вызвано какими-либо адаптивными изменениями развития вторично и не является достаточным аргументом для отрицания гомологий.

Постэмбриональное развитие яйцеклада саранчи, прослеженное мною на материале пруса (*Calliptamus italicus* L.; рис. 3), показывает, что оно полностью соответствует развитию яйцеклада ранее изученных насекомых: стрекоз, палочников, перепончатокрылых, *Thysanura*, бабочек и т. д.

Таким образом последние данные по морфологии наружного полового аппарата насекомых еще раз подтверждают гомологию этого аппарата у основных групп Hexapoda, в чем большинство исследователей теперь и не сомневается.

Полученные новые материалы позволили наметить связи отдельных групп прыгающих прямокрылых, вернее — исправить построения предшествующих авторов. В настоящее время картина происхождения Orthoptera saltatoria вырисовывается достаточно четко и разногласия возможны только в частности.

Выведение Orthoptera saltatoria из Protorthoptera Гандлирша было уточнено А. В. Мартыновым (1925); из отряда Protorthoptera Гандлирша был выделен отряд Protorthoptera s. str., илц Protorthoptera saltatoria, причем оставшиеся после этого выделения насекомые образовали так называемых Paraplecoptera. По представлениям Мартынова, Protorthoptera связаны не с Palaeodictyoptera, как предполагал Гандлирш, а с Protoblattodea.

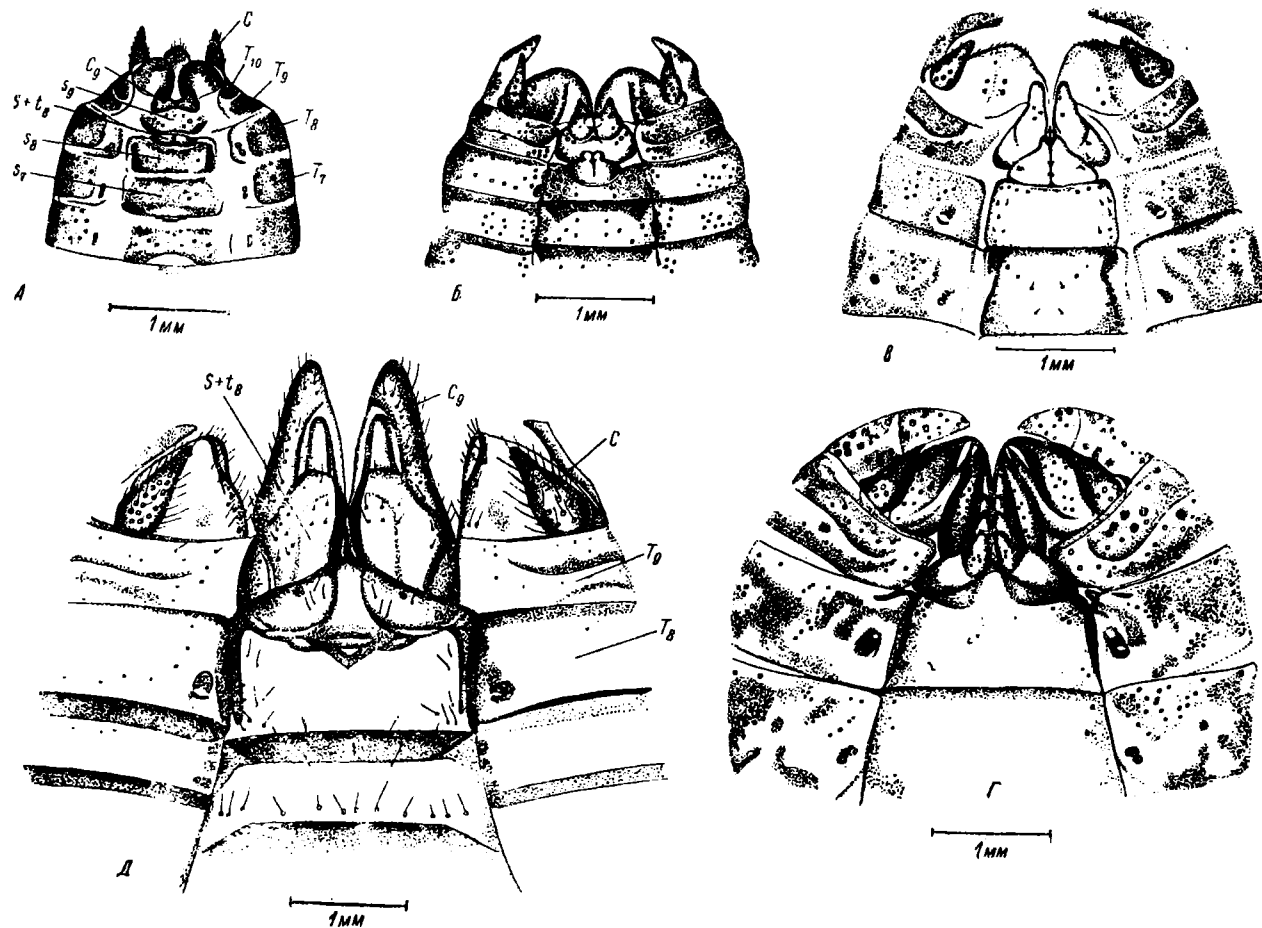


Рис. 3. Развитие яйцеклада *Calliptamus italicus* L.

А — нимфа первого возраста; Б — нимфа второго возраста; В — нимфа третьего возраста; Г — нимфа четвертого возраста; Д — нимфа пятого возраста. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Палеозойские *Protorthoptera saltatoria* переходят в мезозойских *Orthoptera*. Мартынов предполагает, что основное подразделение *Protorthoptera* на два ствола произошло в каменноугольный период. Один из стволов дал ископаемое семейство *Oedischiidae*, с прекрасно сохранившейся и описанной Мартыновым *Metoedischia*, а также ответившиеся от этого ствола *Elcanidae* и *Acridioidea*. Вторая ветвь — каменноугольно-пермская группа *Stenerapodidae*. От этой ветви в одну сторону отошли *Tettigoniodea* с веточкой *Locustopsidae*, а в другую — *Gryllacridoidea* с веточкой *Naigloidea* и низко отходящая ветвь *Gryllodea*.

От построений Мартынова отличаются построения Цейнера (Zeuner, 1939). Этот автор выводит всех *Orthoptera saltatoria* от примитивных *Stenopelmatidae*, которые в свою очередь произошли от *Oedischiidae*. Позже Цейнер дал описание предполагаемого примитивного представителя *Protorthoptera* и пришел к выводу, что таким «живым» представителем древних *Protorthoptera* оказывается изучаемая и описанная Уокером *Grylloblatta campodeiformis* Walk. Цейнер старался показать, какие изменения должна была претерпеть *Grylloblatta*, чтобы превратиться в *Plecoptera*, *Phasmidae*, *Dermaptera*, *Orthoptera saltatoria* и многих других.

К выводам, сходным с выводами Цейнера, пришел и Андер (Ander, 1939), который считал *Grylloblatta* прямокрылым и наиболее близким к *Saltatoria*. Андер не соглашался с Ламеером, относившим ее к *Protoblattodea*. Возражения Андера сводились к тому, что Ламеер «не обратил внимания» на то, что *Grylloblatta* имеет ясно выраженный яйцеклад — признак, не свойственный тараканам. В настоящее время это возражение не имеет значения, так как нам известны хорошие отпечатки пермских тараканов с сильно развитыми яйцекладами. Другие признаки, вроде 5-члениковой лапки, бегательных, а не прыгательных конечностей и т. д., позволяют скорее связать эту форму с тараканами, чем с *Orthoptera saltatoria*. Однако и эти признаки недостаточны, так как усики, церки и проч. ближе к таковым *Plecoptera*.

Куда же в конце концов отнести *Grylloblatta*? Действительно, это насекомое имеет много примитивных черт, которые, по мнению Уокера (Walker, 1938), позволяют ставить его между таракановыми и прямокрылыми, и в то же время оно имеет много сходных черт с *Plecoptera*, куда относил его и Мартынов.

Благодаря любезности Г. Я. Бей-Биенко мне удалось ознакомиться с интересным экземпляром самки *Grylloblattina djakonovi* В.-Биенко, пойманным А. М. Дьяконовым в 1935 г. на Петровом острове в Японском море и хранящимся в коллекции Зоологического музея Академии Наук СССР (Бей-Биенко, 1951).

Насколько мне удалось исследовать яйцеклад этой формы (рис. 4), без выварки его в едкой щелочи и без какой-либо препаровки, его можно считать яйцекладом ортоптероидного типа с явными чертами вторичной редукции. Створки мягкие, плохо хитинизированные и неравной длины, что стоит, вероятно, в связи со способом яйцекладки. Наиболее длинные верхние створки, наиболее коротки — внутренние. У основания створок 8-го сегмента, так же как у кузнечиков или, — еще более сходно, — у стрекоз, расположен склерит, которому я приписываю значение соха 8-го сегмента. В основании наружных (верхних) створок 9-го сегмента лежит треугольный склерит — subsoxa 9-го сегмента. Однако такое ортоптероидное в типе строение яйцеклада, при учете всех остальных признаков, все-таки не дает достаточных оснований связывать *Grylloblatta* с *Orthoptera*. Яйцеклад — чрезвычайно древнее образование, полученное

Pterygota еще от первично бескрылого предка почти чисто в ортоптероидном виде.

По своей внешности *Grylloblattoidea* напоминают в самых общих чертах уховертку, стафилина или личинку жука. Уокер находил свои экземпляры в каменистых россыпях. А. М. Дьяконов любезно описал мне историю своей находки. Петров остров — небольшой величины, середина его покрыта густым смешанным лесом. Разломав полусгнивший пенёк, находившийся в середине леса, А. М. Дьяконов среди обычных многочисленных обитателей гнилого дерева обнаружил довольно быстро бегущее насекомое, принятое им первоначально за личинку, которое при более тщательном осмотре оказалось новым видом и родом *Grylloblattoidea*, описанным Г. Я. Бей-Биенко. *Grylloblattoidea* до сих пор по какой-то ошибочной инерции рассматривается в качестве подотряда *Orthoptera saltatoria*, хотя авторы неизменно оговаривают неправильность включения его в состав прыгающих прямокрылых. *Grylloblattoidea* ни по своим морфологическим признакам, ни по экологическим особенностям не имеют достаточно общих черт с *Orthoptera saltatoria*, которые позволили бы включить ее в эту группу насекомых. Присутствие яйцекада, как уже сказано, не может являться признаком принадлежности к какой-либо группе, так как ортоптероидный яйцекад — весьма древний и примитивный признак. Чрезвычайно затрудняет нахождение систематического места отсутствие у этого своеобразного насекомого крыльев.

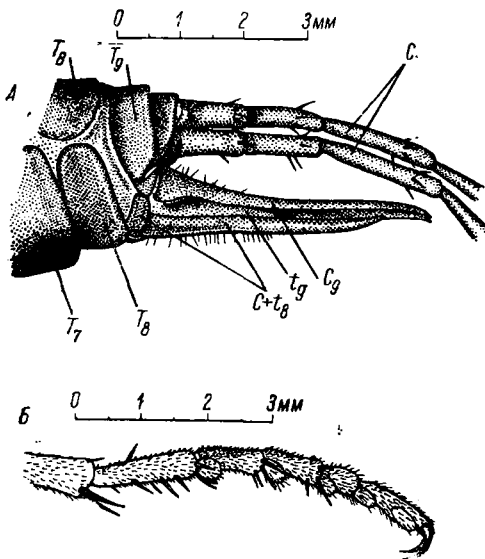


Рис. 4. *Grylloblattina djakonovi* B.-Bienko (тип).

А — конец abdomen; Б — левый метатарзус. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Весьма вероятно, что неопределенность морфологических признаков и личинковидная внешность *Grylloblattoidea* являются результатом неотении. Однако неотения, при условии отсутствия прямых признаков выпадения конечных стадий развития, как это может иметь место и в данном случае, является недоказуемой. Можно безусловно признать, что в процессах эволюции различных групп полная или неполная неотения принимает достаточно большое участие, что очень затрудняет установление филогенетических взаимоотношений групп между собой.

Oedischiidae и *Stenaropodidae*, как отмечает А. В. Мартынов, чрезвычайно сходны между собой. Однако близкое родство указанных групп делает непоятым, почему они помещены Мартыновым на разные ветви расщепившегося ствола *Protorthoptera*: *Oedischiidae* — на ветвь саранчевых, а *Stenaropodidae* — в основание ветви кузнечиковых. Жилкование, на котором совершенно правильно базируется Мартынов, говорит за то, что обе эти группы должны оказаться в основании ветви кузнечиковых и сверчковых. Именно от этих групп должны были произойти и кузнечики и сверчки, которые на схеме Мартынова отведены гораздо ниже. Этого требует строение кубитального комплекса, предвещающее развитие стри-

дуляционного аппарата типа *Ensifera*, отмеченное и самим А. В. Мартыновым. Наоборот, музыкальный аппарат саранчевых развился совершенно самостоятельно, так же как и ряд других признаков, в связи с чем саранчевых приходится отводить от *Protorthoptera saltatoria* до появления у них музыкального аппарата типа *Tettigoniodea* и *Gryllodea*.

Современные *Orthoptera saltatoria* должны иметь общих предков среди *Protosaltatoria* (*Protosaltatoria primitiva*), еще не имевших ни музыкального аппарата, ни особенностей строения кубитального комплекса, послуживших базой для развития музыкального аппарата. Эти формы имели яйцеклад теттигониоидного типа с шестью створками, хорошо развитые абдоминальные плевры, несущие стигмы, вероятно четырехчлениковую лапку, недлинные и нечленистые церки, три простых глазка и довольно длинные усики. В отношении внутренней организации *Protosaltatoria primitiva* должны были обладать женским половым аппаратом, в котором яйцевые трубочки последовательно впадали в длинный яйцевод, сходно с тем, что наблюдается у наиболее примитивных современных саранчевых или у их личинок. Кишечник длинный, теттигониоидного типа, с небольшими зачатками слепых выростов и небольшим провентрикулусом. Указанные насекомые, будучи фитополифагами, вели, вероятно, открытый образ жизни на травянистой луговой растительности. Они откладывали яйца по нескольку яиц в почву; возможно, им было уже свойственно сперматофорное оплодотворение. Таким образом, они по общему облику были сходны с современными кузнечиками. Эти насекомые дали начало двум очень близким между собой каменноугольно-пермским группам *Oedischiidae* и *Stenerapodidae*. Насекомые, входящие в состав этих групп, были, видимо, очень сходны с той реконструкцией, которую А. В. Мартынов (1938) привел для *Metoedischia longipes* Mart.¹ Думается, однако, что разбираемые формы имели более развитые плевры, чем это показано на рисунке в книге А. В. Мартынова (на отпечатке, по которому была произведена реконструкция, эта область очень неясна), а также 4-члениковые лапки, вероятно, имевшие уже боковые лопасти и типичный концевой членик (об этом говорят хорошо дифференцированные прыгательные ножки), а не лапки из пяти одинаковых члеников, как это изображено на реконструкции (лапки на отпечатке также в значительной степени обломаны и не ясны). Рассматриваемые формы имели кубитальный комплекс, готовый превратиться в стридуляционный аппарат, а возможно даже, что они и издавали уже звуки, так как *Си. р.* была у них для этого достаточно развита. Вероятно, им был свойствен и примитивный слуховой аппарат, расположенный на передних голених.

После того как настоящая статья была подготовлена к печати, я получил от Б. Б. Родендорфа отпечаток насекомого из коллекции Палеонтологического института Академии Наук СССР, за № 514/6. Этот отпечаток (прямой и обратный), из сборов Е. В. Пермяковой 1948 г. с левого берега р. Сылвы близ д. Чекарды, должен быть отнесен к нижней перми. Таким образом, и по геологическому и по территориальному местонахождению этот отпечаток близок к тому отпечатку *Metoedischia*, который послужил основой для реконструкции, сделанной А. В. Мартыновым. Вновь найденное насекомое близко к *Metoedischia* и систематически; оно безусловно должно быть отнесено к сем. *Tcholmanvissiidae*.

¹ Насекомое, реконструированное А. В. Мартыновым, должно быть отнесено не к роду *Metoedischia*, а к роду *Tcholmanvissia*, описанному в 1929 г. М. Д. Залеским. Семейства *Oedischiidae* и *Tcholmanvissiidae* чрезвычайно близки, и ошибка Мартынова не имеет значения для наших выводов.

На отпечатке видны грудь, брюшко, хорошо развитый яйцеклад, сломанный посередине своей длины, сложенные и приподнятые над брюшком крылья с весьма примитивным жилкованием, дистальная часть задней ножки с хорошо заметным тарзусом. Голова и обе передние пары конечностей отсутствуют. Строение проторакса очень примитивно; метатарзус (рис. 5) 4-члениковый, с типичным удлиненным концевым члеником и расширенными базальными члениками с боковыми лопастями. Брюшко по общей форме и по форме склеритов напоминает брюшко кузнечиков.

Не вдаваясь в характеристику весьма примитивного жилкования, важно указать подтверждение фактами приведенной выше характеристики *Protorthoptera saltatoria*, которая была сделана для частей тела, отсутствовавших в экземпляре Мартынова.

В другую сторону от *Protosaltatoria primitiva* отделились саранчевые. Эволюция этой группы в значительной мере связана с изменением яйцекладки. Яйца стали откладываться более

с более синхронным их созреванием. На этом вопросе я уже останавливался.

Ветвь *Oedischiiidae*—*Stenerrapididae* дала, почти не изменившись, группу кузнечиков. Отличие этой группы от предков заключалось в редукции парных простых глазков, быть может слившихся со сложными глазами, и в дальнейшем развитии музыкального и слухового аппаратов. Яйцеклад сохранил полное сходство с яйцекладом предков. Понятно, что у некоторых форм вторично появились отклонения и в строении этих органов.



Рис. 5. Отпечаток метатарзуса представителя *Tcholmanoissiidae*. (По экземпляру из коллекции Палеонтологического института Академии Наук СССР).

От этого ствола и, вероятно, несколько ранее (но, как показал Мартынов, также в каменноугольном периоде) отходят три веточки: *Haglodea*, *Gryllodea* и *Gryllacridodea*. *Haglodea* — в основном ископаемая группа, имеющая только двух рецентных, реликтовых представителей; она изучена еще очень плохо, и положение ее не совсем ясно. Сходство со сверчками, указанное Цейнером и, в особенности, Мартыновым, позволяет поставить ее близко к сверчкам. Однако последний автор указал на ряд особенностей жилкования, которые не позволяют объединять эти группы, а заставляют вести их от одного общего корня. С этим согласуется присутствие у *Haglodea* хорошо развитого яйцеклада с шестью створками, напоминающего яйцеклад кузнечиков.

Сверчки отделились от главного ствола *Protosaltatoria* позже саранчевых. Они сохранили три простых глазка и длинные усики, свойственные им, общим с кузнечиковыми, предкам. Также параллельно с кузнечиковыми из общего примитивного состояния развивались у них музыкальный и слуховой аппараты. Переход с травянистой растительности на почву, к жизни в трещинах и норках, вызвал ряд изменений их организации — плечевую складку крыла, удлинение церок и превращение 4-членикового тарзуса в 3-члениковый. Некоторые авторы рассматривают 3-члениковую лапку как признак большой примитивности, но это не

кажется обоснованным достаточно серьезно; больше вероятия считать сокращение числа члеников за адаптацию к беганию по почве и к жизни в щелях и норках. Из сверчков 4-члениковый тарзус, причем только на задних ножках, имеют *Oecanthidae*. Большая величина первого членика лапки сверчков, так же как и у саранчевых, позволяет предположить, о слиянии двух первых члеников первичной лапки в один. Кроме того, лапки сверчков не имеют боковых лопасти и подушечек, свойственных кузнечикам. Вместо лопасти подошвенная поверхность члеников покрыта шипиковидными щетинками, направленными остриями к дистальному концу лапки, что дает ей вполне достаточную опору. Откладка яиц в почву, в разлагающиеся вещества и в растения путем втыкания, но отнюдь не путем разрезания, как это лежит в основе яйцеграда кузнечиков, повела к развитию у сверчков ланцетовидного утолщения конца створок, выпрямлению всего яйцеграда и к редукции внутренних створок 9-го сегмента. Здесь имеет место именно редукция, а не срастание боковых створок, как это описывается в ряде руководств, например в известной сводке Тюмпеля.

Связь с почвой у некоторых групп сверчков, например у медведок, стала в процессе эволюции еще большей, и эти формы почти всю жизнь стали проводить в толще почвы. В связи с этим у них выработался ряд широко известных адаптаций к жизни в почве: копательные передние конечности, длинные, гибкие, но все же нечленистые черки, особая форма тела и т. д. Откладка яиц в вырытых в почве норках сделала яйцеград не только бесполезным, но даже вредным, в связи с чем он редуцировался настолько полно, что даже следов его присутствия у имагинальной фазы и у нимф обнаружить не удастся. Закладка и развитие крыльев у медведок, по сравнению с собственно сверчками, запаздывают на один-два возраста, что говорит о еще большем удалении медведок от первичных форм *Ensifera*, чем сверчков.

Gryllacridodea многими авторами считаются чрезвычайно примитивными насекомыми. Некоторые авторы, как, например, Тарбинский (1929), считают их семейством подотряда *Tettigonioidea*. Мартынов (1938) на основании изучения как рецентных, так и ископаемых форм выделяет их в качестве подотряда.

Gryllacridodea характеризуются, по сравнению с основными группами *Ensifera*, более всего признаками отсутствия: отсутствием простых глазков, отсутствием музыкального аппарата, слуховых органов и т. д. Вместе с тем известно, что кажущаяся примитивность их жилкования — явление вторичное. В противоположность мнению Цейнера и согласно с Ламеем, можно считать вторичным же и отсутствие музыкального и слухового аппаратов. Все сказанное, как и общий облик, очень сходный с *Gryllodea*, позволило бы поставить эту группу очень близко к сверчкам, даже отделив ее от сверчков в качестве боковой ветви, перешедшей к питанию животной пищей и к скрытому образу жизни на деревьях и кустарниках, в дуплах и листве. Однако наличие 4-члениковой лапки, сохранившейся опять-таки в связи с жизнью на растениях, говорит о том, что эти насекомые отошли от основного ствола независимо от сверчков, которые приобрели свой 3-члениковый тарзус в самом начале своей специализации. Яйцеград *Gryllacridodea*, который назван Гандлиршем (Handlirsch, 1930) «нормально развитым», состоит из шести створок. Последнее, так же как и 4-члениковая лапка и наличие стилей у самцов, отсутствующих у *Gryllodea*, ставит *Gryllacridodea* ближе к кузнечикам, чем к сверчкам, или, вернее, к общему предку, большинство особенностей которого кузнечики сохранили в более неизменном

состоянии, чем сверчки. Болдырев (1915) указывает, что *Stenopelmatidae*, например *Dolichopoda*, по ряду признаков и, в частности, по строению сперматофорного аппарата представляют собой промежуточное звено между кузнечиками и сверчками.

Подводя итоги всему сказанному о соотношении основных групп Orthoptera saltatoria, можно заметить, что произведенный разбор приводит к схеме, чрезвычайно близкой к построениям А. В. Мартынова. Действительно, эти построения, проведенные на колоссальном материале рецентных и ископаемых форм, оказываются наиболее глубокими и последовательными из всех исследований, посвященных филогении насекомых, в особенности в отношении взаимосвязи отрядов, надотрядов и семейств.

Отношение, а также происхождение более крупных систематических групп, как и всегда, остается более спорным. Поэтому новый фактический материал, привлеченный к построению соотношений Orthoptera saltatoria и ближайших к ним групп, дает, за исключением небольших исправлений, скорее подтверждение, чем изменение схемы Мартынова.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Бисенко Г. Я. 1951. Новый представитель ортоптероидных насекомых из группы Grylloblattoidea (Orthoptera) в фауне СССР. Энтом. обозр., XXXI, 3—4 : 50—509. — Беккер Э. Г. 1925. К строению и происхождению наружных половых придатков Thysanura и Hymenoptera. Тр. Н.-и. инст. зоол. Моск. Гос. унив., 1 : 157—206. — Беккер Э. Г. 1932. К эволюции наружного полового аппарата низших Pterygota. I. К строению и развитию яйцекалада кузнечиковых (Tettigoniodea). Зоол. журн., XI, 3—4 : 173—191; II. К развитию яйцекалада сверчковых (Gryllodea). Зоол. журн., XI, 3—4 : 192—194. — Болдырев В. Ф. 1915. Материалы к познанию строения сперматофор и особенностей спаривания Locustodea и Gryllodea. Тр. Русск. Энтом. общ., XLI : 1—245. — Ежиков И. И. 1925. К вопросу о морфологическом значении яйцекалада и жала насекомых. Тр. Н.-и. инст. зоол. Моск. Гос. унив., 1 : 141—153. — (Мартынов А.) Мартынов А. 1925. To the knowledge of fossil insects from Jurassic beds in Turkestan. Изв. Акад. Наук СССР, XIX : 569—598. — Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, VII, 4 : 1—149. — Махотин А. А. 1929. К морфологическому значению наружных половых придатков Odonata и Carausius morosus Br. Русск. Зоол. журн., IX, 4 : 23—84. — Махотин А. А. 1934. Морфологическое значение придатков IX абдоминального сегмента самцов Odonata. Зоол. журн., XIII, 4 : 639—663. — Тарбинский С. П. 1929. Прямокрылые (Orthoptera). В: Н. А. Холодовский. Курс энтомологии, II : 48—72. — Тарбинский С. П. 1940. Прыгающие прямокрылые насекомые Азербайджанской ССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—246. — Ander K. 1939. Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensiferen (Saltatoria). Opuscula Entom., Suppl. 2 : 1—306. — Handlirsch A. 1930. Insecta. В: W. Kükenthal und P. Krumbach. Handbuch der Zoologie. Berlin, 4 : 801—892. — Heymons R. 1896a. Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anh. Abh. Akad. Berlin : 1—66. — Heymons R. 1896b. Zur Morphologie der Abdominalanhänge der Insekten. Morph. Jahrb., XXIV : 178—204. — Roönwal M. L. 1937. Studies on the embryology of the African migratory Locust, Locusta migratoria migratorioides Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae). II. Organogeny. Phil. Trans. Soc. London, (B), 227 : 175—244. — Walker E. M. 1938. On the anatomy of Grylloblatta campodeiformis Walker. 3. Ann. Entom. Soc. Amer., 31 : 588—640. — Zander E. 1899. Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Ztschr. wiss. Zool., LXVI : 289—333. — Zeuner F. E. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. Brit. Mus. Nat. Hist., London : 1—321.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР,
Москва