УДК 595.726/.729 (591.4 + 591.150)

СТРОЕНИЕ ЯЙЦЕКЛАДОВ И КЛАДОЭНДЕЗИС ПРЫГАЮЩИХ ПРЯМОКРЫЛЫХ (SALTATORIA, ИЛИ ORCHESOPIA)

© Н. Ю. Клюге

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7—9, С.-Петербург, 199034, Россия
E-mail: n.kluge@spbu.ru
Поступила 25.02.2016

Старшими циркумскриптными названиями для рассматриваемого здесь таксона являются Orchesopia Rafinesque, 1815 и Saltatoria Latreille, 1817. Современные Saltatoria делятся на 2 подчиненных таксона с циркумскриптными названиями Dolichocera Bey-Bienko, 1964 и Caelifera Ander, 1936 [= Metorthoptera Crampton, 1927 = Brachycera Bey-Bienko, 1964 (non Brachycera Zetterstedt, 1842)]. Название Ensifera Chopard, 1920, согласно его исходной циркумскрипции, относится к таксону, включающему Tridactylidae; название Caelifera Ander, 1936 исходно относится к таксону, также включающему Tridactylidae, поэтому эти два циркумскриптных названия не могут быть использованы в одной и той же классификации. Saltatoria относится к Tegminoptera Kluge, 2013, в составе Rhipineoptera Kluge, 2012. Голофилия Saltatoria хорошо обосновывается аутапоморфиями, среди которых наиболее доказательными являются стагнофеморальная прыгательная специализация задних ног с необратимо редуцированным вертлугом и перевернутое положение протоптеронов на стадиях пенультимонимфы и ультимонимфы. Всех Saltatoria можно разделить на вымерший плезиоморфон Permorchesopia **taxon n.** (характеризующийся примитивными 5-члениковыми лапками) и Neorchesopia **taxon n.** (характеризующийся частичным или полным слиянием 1-го и 2-го члеников лапки).

Обсуждаются строение и эволюция яйцекладов. Термин **кинетапофизы** предложен в качестве общего названия для гомологичных абдоминальных придатков — втяжных пузырьков на прегенитальных сегментах Triplura и Diplura и первых и вторых створок яйцеклада на VIII и IX брюшных сегментах у самок Amyocerata. Участок стернита, который включает мышцы, идущие к кинетапофизам и стилусам, может быть назван либо **стилигер**, либо **бистилигер**, либо парой **унистилигеров**; термин «коксит» следует исключить как указывающий на сомнительную гомологизацию придатков. Аутапоморфией Dolichocera является наличие вторичных олистетеров, сцепляющих IX стилигеры (третьи створки) с первичным яйцекладом (состоящим из первых и вторых створок, т. е. VIII и IX кинетапофизов). Среди Dolichocera наиболее примитивный яйцеклад имеется у Rhaphidophoridae, у которых вторичный рахис представляет собой компактный выступ, сцепляющийся с аулаксом на IX кинетапофизе. Rhaphidophoridae и Stenopelmatidae могут быть объединены в плезиоморфон Stratensifera **taxon n.**, характеризующийся тем, что IX стилигер налегает на VIII на IX кинетапофизы с латеральной стороны (как в примитивном яйцекладе) и сцеплен только с IX кинетапофизом. Плезиоморфон Mesensifera **taxon n.** включает Anostostomatidae и имеет строение яйцеклада, промежуточное между Stratensifera и Tettigensifera: IX стилигер сохраняет сцепку с IX кинетапофизом, но его вентральный край вставлен в желоб на дорсальной стороне VIII кинетапофиза. В таксоне Tettigensifera **taxon n.** (включающем Tettigoniidae и родствен-

ные группы) IX стилигер утратил сцепку с IX кинетапофизом и стал сцепленным только с VIII кинетапофизом, так что IX кинетапофиз утратил свое значение. В таксоне Gryllensifera **taxon n.** (включающем Gryllidae и родственные группы) яйцеклад претерпел дальнейшее преобразование, состоящее в редукции IX кинетапофизов. Эта гипотеза о полярности признаков в строении яйцекладов хорошо согласуется с предлагаемой здесь гипотезой об эволюции стридуляционного и слухового аппаратов у Saltatoria. В копательном яйцекладе Caelifera укороченные IX кинетапофизы (вторые створки) и первичные олистетеры являются не остаточными деталями, а компонентами, необходимыми для копательной функции. Изучение *Ripipteryx* позволяет понять происхождение своеобразных латеральных аподем, имеющихся в яйцекладах других Caelifera; все Caelifera, кроме Tridactylidae, образуют голофилетический таксон Vectocaelifera **taxon n.**

Обсуждается эволюция звуковой коммуникации Saltatoria. Общий предок Dolichocera и Caelifera имел феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат, сохраняющийся у некоторых представителей Dolichocera и Caelifera. Наружные тимпанальные слуховые органы исходно отсутствуют и появляются независимо на разных местах в определенных таксонах среди Dolichocera и Caelifera. Среди Dolichocera голофилетический таксон Acoustopoda **taxon n.** объединяет Mesensifera, Tettigensifera и Gryllensifera и характеризуется появлением наружных тимпанальных слуховых органов на передних голенях. Среди Acoustopoda голофилетический таксон Striduloptera **taxon n.** объединяет Tettigensifera и Gryllensifera и характеризуется появлением тегминального стридуляционного аппарата, который заменяет предковый феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат. У части Caelifera феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат заменяется сходным феморо-тегминальным способом стридуляции. Среди Caelifera голофилетический таксон Acoustogastra **taxon n.** объединяет Acrididae, Pamphagidae, Pyrgomorphidae и родственные группы и характеризуется появлением наружного тимпанального слухового аппарата на первом сегменте брюшка.

Ключевые слова: прямокрылые, яйцеклад, стридуляция, циркумскриптная номенклатура, кладоэндезис, филогения, эволюция, Orthoptera, Saltatoria, Orchesopia, Dolichocera, Ensifera, Caelifera, Rhaphidophoridae, Stenopelmatidae, Anostostomatidae, Tettigoniidae, Tridactylidae, *Ripipteryx*, Tetrigidae, Acrididae.

Кладоэндезис представляет собой метод реконструирования филогении путем построения классификации, состоящей из голофилетических таксонов и плезиоморфонов; применяемая при этом двойственная система номенклатур обеспечивает однозначными названиями таксоны всех иерархических уровней независимо от наличия у них формальных рангов (Клюге, 2012).

В процессе работы над будущей книгой «Кладоэндезис насекомых» были выявлены значительные пробелы в существующих представлениях о тех особенностях строения и онтогенеза, которые представляют собой важнейшие апоморфии крупных таксонов насекомых. Для восполнения этих пробелов мне пришлось провести оригинальные исследования, результаты которых приведены в нескольких публикациях. Это новые данные о сегментарном составе брюшка насекомых (Клюге, 2000) и о строении каудалий у Amyocerata (Kluge, 2004a); новые синапоморфии в строении груди Idioprothoraca (Embioptera и Notoptera) (Kluge, 2012); новые данные о метаморфозе кокцид (Gallinsecta) (Kluge, 2010b) и о метаморфозе насекомых с полным превращением (Metabola) (Kluge, 2005a); новые данные о гомологии и онтогенезе личиночного ротового аппарата сетчатокрылообразных (Birostrata и Nothomegaloptera) (Kluge, 2005a), о строении и гомологии личиночных ног Nannomecoptera (Kluge, 2004b), о строении и гомологии крыловых вестигиев [термин по: Клюге, 2004c] у Boreidae и Aphaniptera (Kluge, 2013) и о гомологии и онтогенезе ротового аппарата блох (Aphaniptera) (Клюге, 2002).

В данной статье приведены новые сведения о строении яйцеклада Caelifera, позволяющие понять его происхождение. В связи с этим обсуждаются

известные данные о строении яйцекладов Saltatoria и предлагается гипотеза о филогении Saltatoria, учитывающая эволюцию их яйцекладов и аппаратов звуковой коммуникации.

НАЗВАНИЯ ТАКСОНОВ

Принципы номенклатуры

В данной статье все названия таксонов использованы в соответствии с правилами двойственной системы безранговых номенклатур, разработанной автором; использовавшийся ранее термин «объемный» (Клюге, 1999, 2000) заменен на термин «циркумскриптный» (Kluge, 2010a). Согласно этим правилам, в качестве **циркумскриптных названий** используются все нетипифицированные названия, опубликованные начиная с 1758 г., с их исходными авторством и датой опубликования; каждое циркумскриптное название может быть применено только к тому таксону, которому соответствует его исходная циркумскрипция.

Типифицированные названия высших таксонов используются по правилам для названий группы семейства Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН), если распространить эти правила на таксоны любых рангов и на таксоны без ранга. Чтобы избежать дискуссий о рангах таксонов, здесь используются безранговые типифицированные названия — либо в виде **названий в базальной форме**, либо в виде **иерархических названий**. В обоих случаях название включает название типового рода, косую черту и буквы «f» и/или «g», где «f» означает группу семейства, а «g» — группу рода в значении, определенном МКЗН. Иерархические названия, образованные от идентичных родовых названий, пронумерованы в последовательности соподчинения, начиная с наивысшего из них. Для указания циркумскрипции после такого типифицированного названия в круглых скобках могут быть указаны одно или несколько родовых названий с отметками «incl.» (включая) или «sine» (без).

Недостатком существующего МКЗН является наличие отдельной группы семейства, в которой принцип координации используется независимо от принципа координации в родовой группе. Поскольку исходной датой приоритета во всех случаях является 1758 г., а широкое употребление таксонов группы семейства в зоологии началось лишь в XIX в. (Latreille, 1802—1804), авторство названий группы семейства часто оказывается спорным. В некоторых случаях изменение статуса родового названия приводит к противоречию между правилами МКЗН о названиях группы семейства и сложившимися традициями в употреблении этих названий.

В частности, в 1945 и 1954 гг. решениями Международной комиссии по зоологической номенклатуре были консервированы (т. е. сделаны пригодными) названия *Locusta* Linnaeus, 1758 с типовым видом *Gryllus migratorius* Linnaeus, 1758 (Opinion 158) и *Tettigonia* Linnaeus, 1758 с типовым видом *Gryllus viridissimus* Linnaeus, 1758 (Opinion 299). Прежде статус этих названий был спорным, поскольку в классификации Линнея они использовались не для родов, а для безранговых таксонов внутри рода *Gryllus*. В связи с этим ранее в литературе широко использовались омонимичные родовые названия *Locusta* Fabricius, 1775 (с типовым видом *Gryllus viridissimus* Linnaeus, 1758) и *Tettigonia* Fabricius, 1775 (с типовым видом *Tibicen linnei* Smith et Grossbeck, 1907), а также образованные от них названия группы семейства. В современной классификации *Tettigonia* Linnaeus, 1758 и *Locusta* Fabricius, 1775, будучи объективными синонимами, относятся к Dolichocera; *Locusta* Linnaeus, 1758 относится к Caelifera, а *Tettigonia* Fabricius, 1775 отно-

сится к Auchenorrhyncha. Название *Tettigonia* Linnaeus, 1758 является старшим родовым названием в таксоне, включающем *Conocephalus* Thunberg, 1815, *Bradyporus* Charpentier, 1825, *Meconema* Serville, 1831, *Phaneroptera* Serville, 1831, *Pseudophyllus* Serville, 1831 и родственные таксоны. Сейчас существует устойчивая традиция называть этот таксон типифицированным названием, образованным от родового названия *Tettigonia* — Tettigoniidae, Tettigonioidea или др. Однако, согласно правилам МКЗН, эти названия группы семейства имеют авторство «Krauss, 1902», что подтверждено решением Комиссии (Opinion 647) и зафиксировано в Официальном списке, т. е. уступают в приоритете названиям, образованным от родовых названий *Conocephalus*, *Bradyporus*, *Meconema*, *Phaneroptera* и *Pseudophyllus* и имеющим авторство «Burmeister, 1838». Некоторые авторы (Vickery, Kevan, 1983; Горохов, 1995а) считают авторство названия Conocephalidae более ранним и приписывают его Кирби и Спенсу (Kirby, Spense, 1826); мне не удалось найти в указанной книге какое-либо название группы семейства, образованное от *Conocephalus*; в ней есть лишь название рода *Conocephalus* и его ошибочное написание в женском роде как «*Conocephala*» (Kirby, Spense, 1826: с. 679). Названиям группы семейства, образованным от названия *Tettigonia*, иногда приписывают авторство «Stoll, 1788» (Vickery, Kevan, 1983; Горохов, 1995а); однако название Tettigoniae Stoll, 1788 было образовано не от *Tettigonia* Linnaeus, 1758, а от *Tettigonia* Fabricius, 1775, т. е. относится к цикадовым. В иерархической номенклатуре можно обозначать таксон, включающий *Tettigonia*, *Conocephalus*, *Bradyporus*, *Meconema*, *Phaneroptera* и *Pseudophyllus* названием Tettigonia/g1, избежав таким образом употребления названия группы семейства. Здесь для этого таксона предлагается также новое циркумскриптное название Tettigensifera (см. ниже).

Помимо циркумскриптной и типифицированной номенклатур некоторые авторы пытаются разработать новую **филогенетическую** (или **кладотипическую) номенклатуру** и предполагают заменить ею все существующие номенклатуры. Однако правила филогенетической номенклатуры, предложенные к настоящему времени, непригодны для практического использования, поскольку они позволяют любому автору произвольно присваивать любое название любому таксону.

В качестве такой несостоятельной попытки применения кладотипической номенклатуры можно указать название для таксона, объединяющего кузнечиков и сверчков и характеризующегося исходным наличием элитрального стридуляционного аппарата. В данной статье в соответствии с правилами циркумскриптной номенклатуры я предлагаю для этого таксона новое циркумскриптное название Striduloptera (см. ниже). Основываясь же на правилах кладотипической номенклатуры, Бету (Bethoux, 2012) предложил для этого таксона название «Grylloptera» с авторством «Haeckel, 1896» и новым определением, которое он считает первым филогенетическим определением названия «Grylloptera». Данное им определение названия «Grylloptera Haeckel, 1896» включает апоморфию (наличие стридуляционной жилки) и два кладотипа (*viridissimus* Linnaeus, 1758 [*Gryllus*] и *campestris* Linnaeus, 1758 [*Gryllus*]), для каждого из которых он обозначил новые типовые экземпляры, что противоречит правилам МКЗН. В действительности именно Геккель ввел термины «филогения» и «филогенетическая классификация», и все установленные им таксоны и их названия филогенетически определены самим Геккелем. В составе подотряда Grylloptera Геккель указал семейства с типифицированными названиями Blattida, Mantida, Phasmida, Acridida, Locustida и Gryllida. Поэтому, если применить правила кладотипической номенклатуры к названию Grylloptera Haeckel, 1896, то кладотипами этого названия следует считать типовые экземпляры типовых видов названий родовой группы *Blatta*, *Mantis*, *Phasma*, *Acrida*, *Tettigonia* (вместо «*Locusta*»)

и *Gryllus*, из которых *Blatta* указан в качестве приоритетного типа (Haeckel, 1896: 710). На филогенетическом древе (Haeckel, 1896: 711) подотр. Grylloptera с входящим в него сем. Blattariae показан как единая филогенетическая ветвь, сестринская подотряду Dermatoptera. В тексте Геккеля (Haeckel, 1896: 700, 701) голофилия подотряда Grylloptera не обоснована, но и в тексте Бету голофилия таксона, называемого им «Grylloptera», тоже не обоснована «should gryllacrididaeans and their kin be demonstrated to have derived from a Grylloptera and then lost the file, they would de facto belong to the Grylloptera, without need for nomenclatural emendation» (Bethoux, 2012: 56). Здесь, как и во всех остальных случаях применения «филогенетической» или «кладотипической» номенклатуры, новое определение старого названия является не более филогенетическим, чем исходное определение этого названия, поскольку уже начиная с дарвиновского периода все биологи строят классификацию как отражение их представлений о филогении, а до этого, начиная с линнеевского периода, строили ее как отражение «естественной системы», которая фактически является ранним представлением о филогении. Таким образом, название Grylloptera Haeckel, 1896 не имеет отношение к рассматриваемому таксону и является младшим циркумскриптным синонимом названия Orthoptera Olivier, 1789 (см. ниже).

Названия Orthoptera, Saltatoria и Orchesopia

Таксон, объединяющий кузнечиков, сверчков, саранчовых и родственные им группы, не имеет ни традиционного русского названия, ни общепринятого латинского названия.

Многие авторы, присваивая этому таксону ранг отряда, присваивают ему и название «Orthoptera», и его буквальный перевод — «прямокрылые». Исходно название Orthoptera Olivier, 1789 было дано для отряда, включавшего роды *Blatta*, *Gryllus*, *Mantis*, *Truxalis*, *Acrydium* и *Tridactylus* (Olivier, 1789), что соответствует таксонам Neoblattariae, Raptoriae, Spectra и Saltatoria вместе взятым. Циркумскриптными синонимами названия Orthoptera являются Euorthoptera Dominique, 1893 и Grylloptera Haeckel, 1896 (Dominique, 1893; Haeckel, 1896). В дальнейшем разные авторы присваивали название Orthoptera таксонам самого разного состава, имеющим ранг отряда, т. е. использовали это нетипифицированное название как ранговое, не обозначая при этом номенклатурного типа. Однако использование нетипифицированных названий в качестве ранговых нецелесообразно (Клюге, 1996, 1999). Наиболее дробный таксон, к которому относят название Orthoptera, — это Caelifera (Vickery, Kevan, 1983), а наиболее крупный — это таксон, включающий всех Hexapoda, кроме Arthroidignatha и Metabola (Gerstaecker, 1863). Впервые название Orthoptera применительно к Saltatoria использовал Гандлирш (Handlirsch, 1903); однако в дальнейшем этот же автор использовал название Orthoptera в значении, близком к исходному, а рассматриваемый здесь таксон называл Saltatoria (Handlirsch, 1925).

Название Saltatoria Latreille, 1817 является широко принятым. По своей исходной циркумскрипции это название соответствует тому таксону, к которому его сейчас применяют, и поэтому оно должно считаться правильным, несмотря на то что преоккупировано (Kluge, 2010a).

Старшее название Orchesopia Rafinesque, 1815 соответствует по исходной циркумскрипции тому же таксону. По-видимому, оно образовано от греческого слова ορχηστης — плясун (однокоренное слово — «оркестр»). Это название является предпочтительным для данного таксона, но до настоящего времени почти не употреблялось.

Названия крупных таксонов в составе Saltatoria

Типифицированные безранговые названия	Gryllus/fg (incl. *Tettigonia*)	Tridactylus/fg1	Acrida/fg (incl. *Tetrix*)
Циркумскриптные названия	**Digastria** = **Diplogastera** Graber, 1875 = **Ensifera** Chopard, 1920		
	Dolichocera Bey-Bienko, 1964	**Metorthoptera** Crampton, 1927 = **Caelifera** Ander, 1936 = **Brachycera** Bey-Bienko, 1964 (non Brachycera Zetterstedt, 1842)	

Младшими циркумскриптными синонимами названий Orchesopia Rafinesque, 1815 и Saltatoria Latreille, 1817 являются названия Salientia Claus, 1868 (non Salientia Laurenti, 1768), Orthopterida Pearce, 1936 и Orthopteroida Kevan et Knipper, 1961.

Названия Ensifera, Caelifera, Dolichocera и Brachycera

Двум подчиненным таксонам в составе Saltatoria принято присваивать названия Ensifera Chopard, 1920 и Caelifera Ander, 1936. При этом названия Dolichocera Bey-Bienko, 1964 и Brachycera Bey-Bienko, 1964 считаются младшими синонимами соответственно Ensifera и Caelifera (Бей-Биенко, 1964). Однако исходно название Ensifera Chopard, 1920 было введено для таксона, включавшего, помимо прочего, тридактилид (в качестве подсем. Tridactylinae) (Chopard, 1920); это название является младшим циркумскриптным синонимом названия Digastria (или Diplogastera) Graber, 1875. Название Caelifera Ander, 1936 было исходно введено для таксона, также включавшего тридактилид (в качестве надсем. Tridactyloidea); при этом для альтернативного таксона было использовано название «Ensifera». Такое использование названия Ensifera противоречит принципу циркумскриптной номенклатуры: если следовать исходным циркумскрипциям названий Ensifera и Caelifera, то тридактилиды (Tridactylus/fg1) должны относиться одновременно и к Ensifera, и к Caelifera, чего в одной и той же классификации быть не может.

Бей-Биенко (1964) ввел новое название Dolichocera, указав в качестве его синонима название Ensifera, и новое название Brachycera, указав в качестве его синонима название Caelifera. При этом он использовал ту же классификацию, что и Андер (Ander, 1936), так что название Brachycera действительно является циркумскриптным синонимом Caelifera, а название Dolichocera не является циркумскриптным синонимом Ensifera (см. таблицу).

Таким образом, если мы придерживаемся классификации, в которой тридактилиды отнесены к Caelifera, то правильными циркумскриптными названиями таксонов являются Dolichocera Bey-Bienko, 1964 и Caelifera Ander, 1936.

Название Metorthoptera Crampton, 1927 является старшим циркумскриптным синонимом названия Caelifera, поскольку таксон под названием Metorthoptera исходно включал тридактилид (в качестве семейства Tridactylidae). При выборе между двумя правильными циркумскриптными названиями Metorthoptera и Caelifera название Caelifera предпочтительно, поскольку широко употребляется в литературе, в то время как название Metorthoptera малоизвестно. Младший циркумскриптный синоним Brachycera Bey-Bienko, 1964 не должен употребляться в качестве валидного названия, поскольку его старший омоним Brachycera Zetterstedt, 1842 широко употребляется в качестве валидного названия таксона в составе Diptera.

Единственным подходом, позволяющим понять филогению, является классическая систематика или ее усовершенствованный вариант — кладоэндезис, тогда как противопоставляемые ей матричные методы не имеют научного смысла (Kluge, 2000; Клюге, 2012).

Некоторые авторы полагают, что для реконструкции филогении достаточно построить дендрограмму по какой-нибудь произвольно составленной формуле на основе матрицы таксон/признак, где признаки также выбраны произвольно. При составлении такой матрицы все признаки оказываются сформулированы по диалектическому принципу и тем самым утрачивают первоначально вложенный в них филогенетический смысл. При этом вычисляется наиболее «экономное» древо, несмотря на то что принятая этими авторами дарвиновская теория эволюции отрицает возможность экономии в эволюционном процессе (Клюге, 2000; Kluge, 2004a). В качестве «внешней группы» эти авторы используют произвольно выбранный вид.

В действительности принцип внешней группы, используемый для определения полярности признака, имеет смысл только в том случае, если в качестве внешней группы берется не какой-нибудь частный таксон, а вся совокупность живых организмов за пределами рассматриваемой нами филогенетической ветви. В этом случае аргументом в пользу апоморфного состояния признака является его отсутствие во внешней группе при том, что альтернативный ему плезиоморфный признак встречается у тех или иных представителей внешней группы. Этот подход основан на предположении о неповторимом возникновении данного признака. Если же считать внешней группой произвольно выбранный частный таксон, то отсутствие у него какого-либо признака никак не помогает определить полярность этого признака, и такой подход к определению полярности не основан ни на каком научном предположении.

Полагаясь лишь на матричный метод, Гвинн (Gwinne, 1995) и Деситтер-Гранкола (Desitter-Grandcolas, 2003) вычисляли «экономное» древо Dolichocera по случайному набору морфологических признаков, в котором такой простой признак, как «длина переднего тазика больше его ширины» («forecoxa longer than broad»), и такой сложный признак, как наличие тибиального тимпанального органа, считаются равноценными. Древеса у этих авторов получились различными, но на их основании оба автора пришли к выводу, что тибиальный тимпанальный аппарат и тегминальный стридуляционный аппарат возникли независимо у разных Dolichocera. В качестве «внешней группы» они использовали только Phasmatodea и Acrididae, у которых такие искусственно сформулированные признаки, как пропорция переднего тазика, случайным образом совпадают с некоторыми таксонами в составе Dolichocera.

Если же вместо этого при анализе филогении Dolichocera считать внешней группой все живые организмы за пределами Dolichocera, то становится очевидным, что тибиальный тимпанальный слуховой аппарат и тегминальный стридуляционный аппарат не встречаются во всей внешней группе и, следовательно, являются апоморфиями, возникшими однократно в пределах Dolichocera.

В последнее время появились многочисленные публикации, в которых филогения реконструируется по молекулярным данным. Поскольку в этих публикациях древо вычисляется на основе того же принципа «экономности» с использованием той же произвольно выбранной «внешней группы», они также не могут считаться филогенетическими древесами. Это лишь дендрограммы, в той или иной мере отражающие сходство по отдельно взятым генам или по совокупностям генов. Отдельные ветви таких молекулярных

древес могут соответствовать филогенетическим ветвям в той же мере, в какой некоторые из таксонов, формально установленных по морфологическим признакам, оказываются голофилетическими. Флук с соавт. (Flook et al., 1999) на основе последовательности оснований в рибосомальных и митохондриальных ДНК построили дендрограмму, в которой Grylloidea противопоставлены всем остальным Dolichocera вместе взятым. Джост и Шоу (Jost, Shaw, 2006) предложили другую дендрограмму, также основанную на рибосомальных ДНК. В ней Caelifera не образуют единой ветви, а Grylloidea группируются с Schizodactylidae, далее с Rhaphidophoridae и далее — с Tettigoniidae. Эти авторы не предложили никакого объяснения для различий между своими выводами и выводами в работе Флука с соавт. (Flook et al., 1999). Лежендр с соавт. (Legendre et al., 2010) на основании тех же данных построили другое древо, в котором Caelifera является парафилетической группой, а Rhaphidophoridae противопоставляются всем остальным Dolichocera, вместе взятым. Фенн с соавт. (Fenn et al., 2008) построили отдельную «филогению» Saltatoria, основанную только на митохондриальных ДНК; при этом они указали на конкретную особенность транспортной РНК, как на возможную аутапоморфию Caelifera, что, вероятно, может быть использовано для анализа настоящей филогении.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ SALTATORIA

Ранее сальтаторий относили к Polyneoptera Martynov, 1923. Поскольку Polyneoptera не имеют ни одной аутапоморфии и статус этого таксона неясен (Kluge, 2012), вместо него предлагается рассматривать два голофилетических таксона — Idioprothoraca Kluge, 2012 и Rhipineoptera Kluge, 2012. Первый из них объединяет эмбий (Embioptera) и гриллоблаттид (Notoptera) и характеризуется особой модификацией переднегруди, двучлениковыми церками хотя бы в первом возрасте и исходной гомономностью крыльев. Таксон Rhipineoptera характеризуется наличием анального веера на заднем крыле, т. е. признаком, ранее ошибочно приписывавшимся всем Polyneoptera. В составе Rhipineoptera сальтатории относятся к таксону Tegminoptera Kluge, 2013, который приблизительно соответствует таксону под названиями Dermaptera De Geer, 1773 и Ulonata Fabricius, 1775, но в отличие от него включает термитов (Isoptera), вторично утративших характерные для этого таксона признаки. Таксон Tegminoptera включает подчиненные таксоны Pandictyoptera Crampton, 1917 (тараканы, термиты и богомолы), Dermatoptera Burmeister, 1838 (уховертки), Spectra Latreille, 1802 (палочники) и Saltatoria. Филогенетические связи между этими четырьмя таксонами остаются неясными; ни одна из предлагавшихся версий не подтверждена надежными апоморфиями.

Систематическое положение Saltatoria среди крылатых насекомых представляется следующим образом (Kluge, 2000, 2010a, 2012, 2013). Здесь «nom. hier.» означает иерархическое типифицированное название.

1. Pterygota Gegenbauer, 1878; nom. hier.: Scarabaeus/fg5
1.1. Ephemeroptera Hyatt et Arms, 1890; nom. hier.: Ephemera/fg1
1.2. Metapterygota Börner, 1909; nom. hier.: Scarabaeus/fg6
1.2.1. Odonata Fabricius, 1793; nom. hier.: Libellula/fg1
1.2.2. Neoptera Martynov, 1923; nom. hier.: Scarabaeus/fg7
1.2.2.1. Idioprothoraca Kluge, 2012; nom. hier.: Embia/fg1
1.2.2.1.1. Embioptera Lameere, 1900; nom. hier.: Embia/fg2
1.2.2.1.2. Notoptera Crampton, 1915; nom. hier.: Grylloblatta/fg1
1.2.2.2. Rhipineoptera Kluge, 2012; nom. hier.: Gryllus/f1=Forficula/g1

1.2.2.2.1. Plecoptera Burmeister, 1839; nom. hier.: Perla/fg1
1.2.2.2.2. Tegminoptera Kluge, 2013; nom. hier.: Gryllus/f2=Forficula/g2
1.2.2.2.2.1. Pandictyoptera Crampton, 1917; nom. hier.: Mantis/f1=Blatta/g1
1.2.2.2.2.2. Dermatoptera Burmeister, 1838; nom. hier.: Forficula/f1=g3
1.2.2.2.2.3. Spectra Latreille, 1802; nom. hier.: Phasma/fg1
1.2.2.2.2.4. Orchesopia Rafinesque, 1815, или Saltatoria Latreille, 1817; nom. hier.: Gryllus/f3=g1
1.2.2.3. Eumetabola Hennig, 1953; nom. hier.: Scarabaeus/fg8
1.2.2.3.1. Parametabola Crampton, 1938; nom. hier.: Cimex/f1=Cicada/g1
1.2.2.3.2. Metabola Burmeister, 1832; nom. hier.: Scarabaeus/fg9

СТАТУС И АУТАПОМОРФИИ SALTATORIA

История вопроса

Несмотря на очевидное сходство между кузнечиками, сверчками и саранчовыми, их объединение в один таксон долгое время было предметом разногласий. Старейшие названия для этого таксона датируются лишь 1815 и 1817 гг. (см. выше), тогда как многие другие таксоны насекомых были установлены значительно раньше. По меньшей мере до 1980-х годов ведущие энтомологи продолжали оспаривать голофилию таксона Saltatoria.

Крэмптон (G. C. Crampton), внесший большой вклад в развитие представлений о филогении насекомых, отрицал естественность таксона Saltatoria и писал: «The fact that the „Acridiidae", Gryllidae and „Locustidae" are all saltatorial should have no great weight, for on this basis, we would have to group together the flea-beetles, Psyllidae, and any other forms which happened to have developed the power of leaping» (Crampton, 1915: 345).

Шопар (Chopard, 1920), установивший искусственный таксон Ensifera (см. выше), считал его одним из четырех подчиненных таксонов в составе так называемых «Orthoptera», причем расположил эти таксоны в такой последовательности, что представители Saltatoria даже не оказались рядом: (1) «Dictyoptera» (т. е. Notoptera + Oothecaria); (2) Ensifera; (3) Phasmodea; (4) «Locustodea» (т. е. Acrida/fg).

Гандлирш и Бейер (Handlirsch, 1925; Beier, 1969) признавали отряд Saltatoria (или Saltatoptera Beier, 1955) как таксон, отдельный от палочников, уховерток, тараканов и богомолов, но при этом включали в него гриллоблаттид (Notoptera).

Шаров (1968) формально признавал таксон Saltatoria (под названием «Orthoptera»), но считал его парафилетическим, поскольку считал палочников сестринской группой для Caelifera (Шаров, 1968: рис. 10).

В разных версиях филогенетической классификации насекомых Хеннига таксон Saltatoria либо имеется (Hennig, 1962), либо отсутствует, и в этом случае «Ensifera» (т. е. Dolichocera) и Caelifera фигурируют как таксоны того же статуса, что и палочники в составе «Orthopteria» (non Orthopteria Rafinesque, 1815) или «Orthopteroidea» (non Orthopteroidea Handlirsch, 1903) (Hennig, 1953, 1969, 1981).

Авторы, которые признают таксон Saltatoria голофилетическим, до сих пор не смогли ясно аргументировать эту точку зрения. Хенниг, впервые предложивший термин «апоморфия», сомневался в голофилии Saltatoria и поэтому не указал для них ни одной апоморфии (см. выше). Будро (Boudreaux, 1979) указал лишь 2 апоморфии («the advanced features»): 1) увеличенный пронотум (an expanded pronotum) и 2) удлиненные задние ноги, пригодные для прыжка (elogate hind legs fitted for leaping). Те же два признака в

той же формулировке повторяют и некоторые другие авторы. Эти признаки действительно присущи общему предку Saltatoria и поэтому являются апоморфиями этого таксона, но данные формулировки признаков явно недостаточны для отличия Saltatoria от многих других насекомых.

В широко цитируемой монографии Гримальди и Энджела (Grimaldi; Engel, 2005) в качестве аутапоморфий Saltatoria указаны те же два признака: 1) «A cryptopleuron, developed from the lateral extension of the pronotum over the pleural sclerites and desclerotization of the latter, is typical of Orthoptera, though this feature is lost in Proscopiidae» и 2) «the possession of saltatorial (i. e., jumping) hind legs, with straightening of the femur-tibia articulation for maximal leg extension, and a thick femur packed with muscles» и дополнительные признаки («additional defining features of the order»): 3) два продольных ряда зубцов на задней голени (the hind tibia with paired, longitudinal rows of teeth or spines on the dorsal surface), 4) горизонтальное деление переднегрудного дыхальца (a horizontal division of the prothoracic spiracle), 5) крылья в покое наклонены к брюшку (wings inclined over the abdomen during rest) и 6) перевернутые протоптероны у нимф поздних возрастов (a reversal in the orientation of nymphal wings during later instars).

В действительности первый из этих признаков не утрачен у Proscopiidae; судя по изученным мною экземплярам *Apioscelis bulbosa* (Scudder, 1869) из Перу, криптоплейриты лишь срослись с пронотумом. Подобное срастание встречается и у многих других представителей Saltatoria (Горохов, 1995а). Помимо Saltatoria, в той или иной степени выраженные криптоплейриты есть и у некоторых других насекомых, в частности у Idioprothoraca (Kluge, 2012: Figs. 1, 2, 4) и у Coleoptera.

В признаке (4) под «prothoracic spiracle» подразумевается стеноторакальное, т. е. переднее грудное дыхальце, тогда как проторакальных (переднегрудных) дыхалец у насекомых не бывает (Клюге, 2004); здесь имеется в виду перегородка между трахеальными отверстиями, которых в переднем грудном дыхальце Saltatoria бывает два или более (Горохов, 1995а). В действительности модификация стеноторакального дыхальца связана с развитием тимпанальных слуховых органов на передних ногах и присуща Striduloptera в составе Acoustopoda в составе Dolichocera, а не Saltatoria в целом (см. ниже, раздел Преобразования звуковой коммуникации у Dolichocera).

Признак (5), вероятно, также не является аутапоморфией Saltatoria, если исходным для Saltatoria является облегающее складывание крыльев, присущее Stratensifera и Mesensifera (см. ниже).

В коллективной монографии «History of Insects» в качестве апоморфий Saltatoria («Orthoptera») указаны следующие признаки (Gorochov, Rasnitsyn, 2002): 1) голова гипогнатная; 2) задние ноги прыгательные; 3) задние голени с 2 правильными рядами крепких шипов дорсально; 4) передние крылья складываются продольно, с передними частями свешивающимися свободно, латерально; 5) у заднего крыла передняя ветвь 2A без пучка ветвей; 6) на обоих крыльях *CuP* простая; 7) нимфальные крыловые зачатки перевернуты. В действительности признак (1) является исходным для членистоногих, но во многих таксонах, включая Saltatoria, происходило многократное изменение положения головы с гипогнатного на прогнатное и с прогнатного на гипогнатное; судя по стабильному отсутствию гулы, гипогнатное положение головы у Saltatoria является первичным. О признаке (4) см. выше. Признак (5) является плезиоморфией и отличает Saltatoria лишь от палочников (Spectra), аутапоморфией которых является особое ветвление жилок в передней части анального веера. Признак (6) является общим с большинством насекомых и отличает Saltatoria лишь от вымершего таксона Titanoptera Sharov, 1968.

Несмотря на то что в литературе подробно описаны детали строения, присущие общему предку Saltatoria (прыгательные задние ноги с 2 рядами шипов на голени и др.), из приведенных выше диагнозов, как и из других опубликованных диагнозов Saltatoria, неясно, какие из описанных признаков неизменно сохраняются у всех представителей Saltatoria, а какие являются лишь исходными для этого таксона, но утрачены у части представителей. Поэтому имеющиеся диагнозы Saltatoria не позволяют доказать голофилию этого таксона и очертить его границы.

Аутапоморфии, доказывающие голофилию Saltatoria

Диагноз Saltatoria, позволяющий отвергнуть высказывавшиеся ранее предположения о включении в эту же филогенетическую ветвь гриллоблаттид, палочников и других насекомых, включает, помимо прочего, две аутапоморфии — особую специализацию задних ног и положение протоптеронов.

1. Задние ноги имеют стагнофеморальную прыгательную специализацию с редуцированным вертлугом. Здесь я предлагаю использовать специальный термин «стагнофеморальная» (т. е. приводящая к обездвиживанию бедра при прыжке), чтобы не путать эту специализацию с другими прыгательными специализациями задних ног и избежать таких недоразумений, как в приведенной выше цитате из Крэмптона. Стагнофеморальная специализация задней ноги включает: 1) укорочение вертлуга до узкого канта между тазиком и бедром (рис. 3); часто этот кант скрыт в сочленовной впадине тазика и не виден, так что бедро кажется причлененным прямо к тазику; 2) удлинение бедра, утолщение его в проксимальной части и увеличение находящейся в нем мышцы, отводящей голень; 3) наличие двух продольных рядов гиподермосодержащих шипов или шпор на наружной стороне голени; 4) на вершине внутренней стороны голени обычно имеются 4 или 6 гиподермосодержащих шпор (в отличие от 2 шпор на передних и средних ногах и на ногах большинства насекомых). Прыжок обеспечивается только одной мышцей — абдуктором голени: перед прыжком бедро направлено вершиной назад, а голень прижата к бедру; при прыжке голень поворачивается на 180° и вытягивается назад в одну линию с бедром, в то время как бедро остается неподвижным. У некоторых Saltatoria (Eumastacidae, Gryllidae) при прыжке обездвиженные бедра направлены не назад, а в стороны.

В отличие от задних передние и средние ноги сохраняют обычное строение: вертлуг вполне развит (рис. 2); бедро без проксимального утолщения, с одинаково развитыми аддуктором и абдуктором голени; на голени шипы и/или шпоры не образуют двух правильных рядов на наружной стороне. В отличие от задней, на передней и средней голенях иногда имеются два правильных продольных ряда гиподермосодержащих шипов и/или шпор на внутренней стороне (рис. 1).

У некоторых сальтаторий способность к прыжкам ослаблена или утрачена; в этих случаях названные различия между ногами разных пар могут быть в той или иной мере сглажены или утрачены, но устойчиво сохраняется отличие вертлуга задней ноги от вертлугов передней и средней ног (рис. 2, 3). Форма вертлугов позволяет надежно отличить всех Saltatoria от представителей других таксонов.

2. У пенультимонимфы и ультимонимфы протоптероны перевернуты. Термины «ультимонимфа» и «пенультимонимфа» (или «ультимоларва» и «пенультимоларва»), означают нимф (или личинок) последнего и предпоследнего возрастов; термин «протоптерон» относится к наружному выросту на груди нимфы (личинки), являющемуся предшественником имагинально-

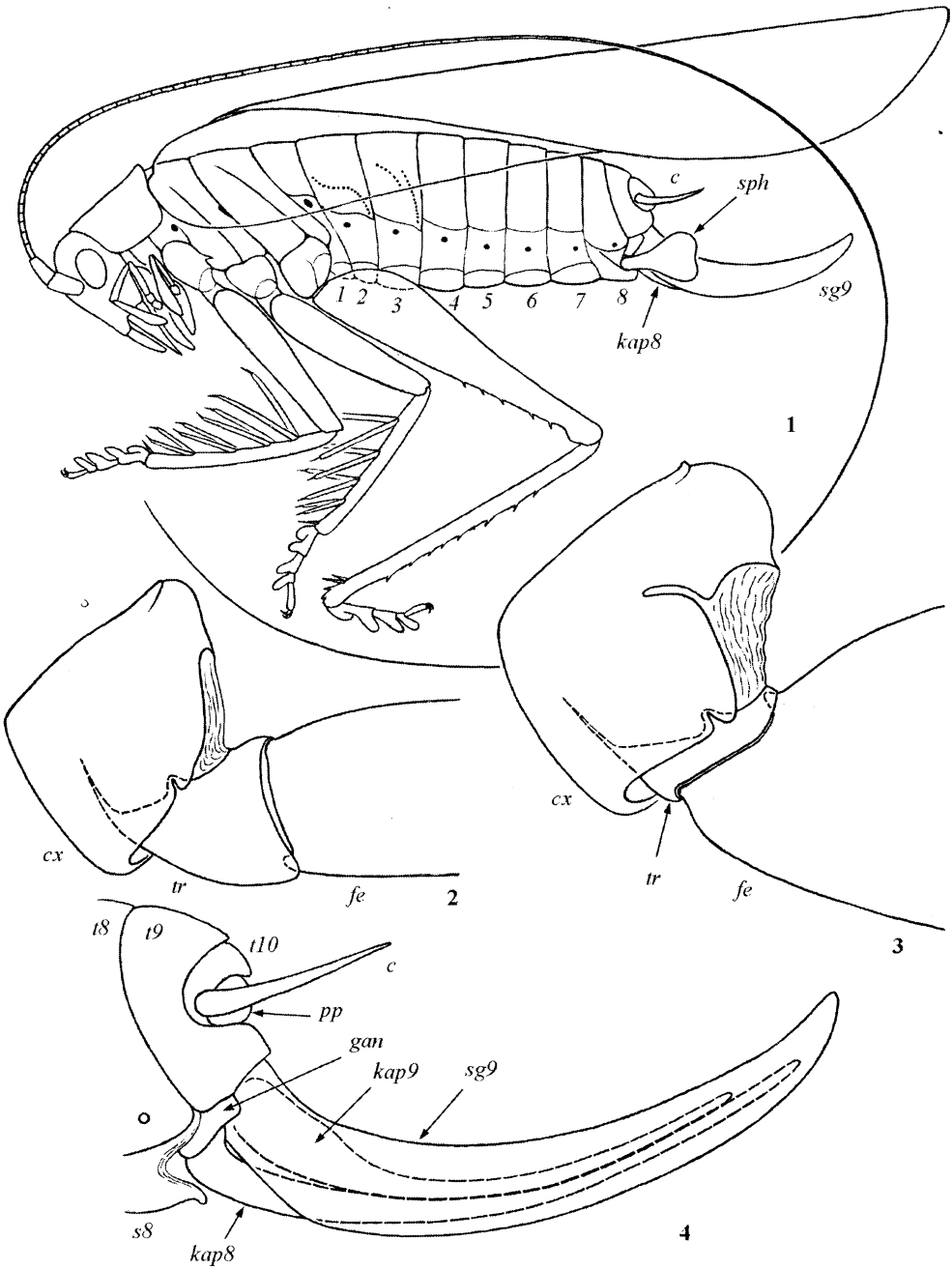

Рис. 1—4. Stratensifera-Gryllacridinae: *Hyperbaenus* sp., оплодотворенная самка со сложенными крыльями (жилкование передних крыльев и задние крылья не показаны).

1 — общий вид; 2 — тазик, вертлуг и основание бедра средней ноги; 3 — то же, задней ноги; 4 — яйцеклад (створки, скрытые между третьими створками, показаны прерывистыми линиями). *1—8* — сегменты брюшка; *c* — церк; *cx* — тазик; *fe* — бедро; *gan* — гонангулюм; *kap8*, *kap9* — кинетапофизы VIII и IX пар (1-я и 2-я створки яйцеклада); *pp* — парапрокт; *s8* — VIII уростернит; *sg9* — стилигер IX пары (3-я створка яйцеклада); *sph* — сперматофор; *t8*, *t9*, *t10* — VIII—X уротергиты; *tr* — вертлуг.

го крыла; эти термины были введены в статьях о метаморфозе, где они необходимы для описания сложных линочных процессов (Kluge, 2005, 2010b). Пенультимонимфу и ультимонимфу Saltatoria иногда называют «протонимфой» и «дейтеронимфой», что не соответствует применению термина «нимфа» к большинству насекомых (у которых протоптероны не перевернуты во всех нимфальных возрастах).

У всех Saltatoria, имеющих на стадии имаго либо действующие крылья, либо производные от них стридуляционные органы, либо не функционирующие, но отчлененные вестигии крыльев, у ультимонимфы и пенультимонимфы протоптероны перевернуты, а в предшествующем возрасте протоптероны направлены вершинами вентрально и налегают на плейриты груди. Этот признак не выражен только у тех представителей Saltatoria, имагинальные крылья которых полностью утрачены или редуцированы до неподвижных выростов нотума (т. е. у имаго сохраняют строение личиночных протоптеронов).

Помимо Saltatoria, перевернутое положение протоптеронов имеется только у стрекоз (Odonata), у которых в отличие от Saltatoria протоптероны перевернуты, начиная с самого их появления.

КЛАССИФИКАЦИЯ SALTATORIA И ГРАНИЦЫ ТАКСОНА DOLICHOCERA

Всех Saltatoria принято делить на 2 подчиненных таксона — Dolichocera и Caelifera (о названиях см. выше). Применительно к современным представителям такое деление выглядит вполне обоснованным, поскольку каждый из этих таксонов является голофилетическим, что доказывается уникальными апоморфиями в строении яйцеклада (см. ниже).

Вымерших представителей Saltatoria, помещаемых в семейства Oedishiidae Handlirsch, 1906, Pruvostitidae Zalessky, 1929, Tcholmansvissiidae Zalessky, 1934, Proparagryllacrididae Riek, 1956 и Permelcanidae Sharov, 1962, принято относить к таксону под названием «Ensifera» (правильным циркумскриптным названием которого является Dolichocera — см. выше). Однако признаки этих таксонов не соответствуют общей характеристике Saltatoria, сформулированной для современных представителей. У всех современных Saltatoria по крайней мере 1-й и 2-й членики лапки слиты неподвижно; если граница между этими члениками сохраняется, то исходный 1-й членик обычно сравнительно короткий. В отличие от всех современных таксонов, у некоторых ископаемых форм лапка сохраняет все пять хорошо разделенных исходных члеников, первый из которых сравнительно длинный. Такие лапки описаны для пермских видов с исходными названиями *Metoedischia longipes* Martynov, 1940, *Uraloedischia permiensis* Sharov, 1968, *Jubilaeus beybienkoi* Sharov, 1968, *Gryllacrimima perfecta* Sharov, 1968, *Permelcana kukalovae* Sharov, 1968 и для остатков, предположительно относящихся к Silvoedischiinae Gorochov, 1987 (Шаров, 1968; Горохов, 1995a).

Отнесение этих ископаемых сальтаторий к Dolichocera («Ensifera») основано на наличии у них длинных щетинковидных антенн и саблевидного яйцеклада. Щетинковидные антенны являются плезиоморфией; помимо Dolichocera, антенны такого типа свойственны Triplura, личинкам Ephemeroptera, личинкам и имаго Plecoptera, Palaeoblattariae и Neoblattariae; по всей видимости, такие антенны являются исходными для Amyocerata (Клюге, 2012).

Яйцеклады ископаемых сальтаторий с пятичлениковыми лапками принято считать похожими на яйцеклады Dolichocera, поскольку они состоят из длинных сомкнутых створок и этим явно отличаются от яйцекладов Cae-

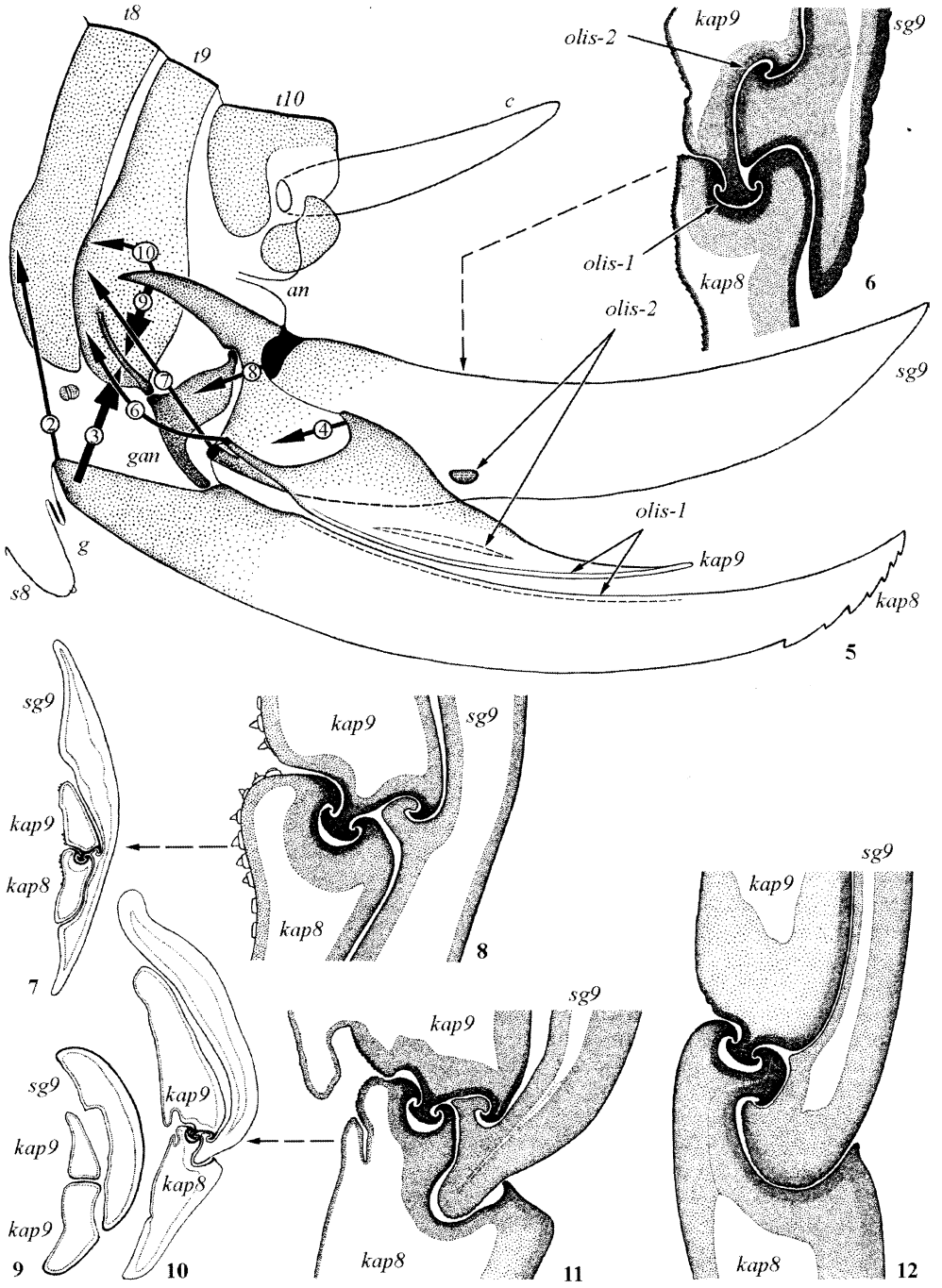

Рис. 5—12. Яйцеклады Dolichocera.

5 — Rhaphidophoridae gen. sp., схема строения яйцеклада, медиальный срез, вид медиально; сворки яйцеклада расцеплены и неестественно раздвинуты так, что виден рахис вторичного олистетера на третьей створке (мышцы, двигающие яйцеклад, условно показаны в виде толстых стрелок с номерами в кружках; срезы поперечных мостов, соединяющих парные створки яйцеклада, показаны черным). 6—12 — поперечные срезы правых створок яйцеклада и увеличенные срезы правых олистетеров: 6 — то же, что на рис. 5, но со сцепленными створками (прерывистая стрелка указывает уровень поперечного слеза); 7, 8 — Stenopelmatidae-Gryllacridinae: *Papuogryllacris* sp.; 9—11 — Anostostomatidae: *Cratomelus armatus* Blanchard, 1851: 9 — личинка; 10, 11 — имаго; 12 — Tettigensifera: Mecopodinae gen. sp. Гомологичные мышцы на

lifera. Однако по ископаемым остаткам яйцекладов невозможно определить, имелся ли у них вторичный олистетер, наличие которого является аутапоморфией Dolichocera (см. ниже). Не исключено, что яйцеклады этих примитивных Saltatoria имели такое же строение, как яйцеклады других насекомых (таких как Odonata, Hemelytrata, Hymenoptera), т. е. состояли из первичного яйцеклада, образованного двумя парами сцепленных створок и способного поворачиваться относительно третьей пары створок, образующих ножны (см. ниже). Изученные мною типовые экземпляры *Metoedischia longipes* и *Gryllacrimima perfecta*, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН, не позволили мне ответить на этот вопрос.

Модификация лапки, присущая современным Saltatoria, встречается у различных других насекомых, что говорит о ее способности возникать в эволюции многократно. Однако тот факт, что эта модификация свойственна всем современным Saltatoria без исключения, позволяет предположить ее возникновение у их общего предка. На основании этого предположения всех Saltatoria можно разделить на вымерший плезиоморфон Permorchesopia **taxon n.**, характеризующийся плезиоморфией — сохранением исходной пятичлениковой лапки с длинным 1-м члеником, и голофилетический таксон Neorchesopia **taxon n.**, характеризующийся неподвижным слиянием 1-го и 2-го члеников лапки. Таксон Neorchesopia, в свою очередь, делится на Dolichocera и Caelifera.

Permorchesopia, возникнув в палеозое, существовали до палеогена. Судя по опубликованной фотографии (Zompro, 2005: Fig. 4), *Ensiferophasma velociraptor* Zompro, 2005, описанный из балтийского янтаря и отнесенный к Mantophasmatodea, в действительности является молодой личинкой Permorchesopia (Kluge, 2013).

ЭВОЛЮЦИЯ ЯЙЦЕКЛАДА
(рис. 4—16)

Придатки брюшка и яйцеклад насекомых

Каждый из I—IX сегментов брюшка Hexapoda исходно несет 2 пары вентральных придатков, подвижно причлененных к заднему краю стернита (рис. 16). Более латеральные из этих придатков обозначают общепринятым термином «стилусы» (styli), а более медиальные называют по-разному, в зависимости от их строения и специализации на определенных сегментах брюшка, — «втяжные пузырьки», «коксальные придатки», «субкоксальные придатки», «гонапофизы» (gonapophyses), «вальвы» или «псевдопарамеры». При этом нумерация придатков зависит от их названия: например, если они называются «гонапофизами» или «вальвами яйцеклада», то нумеруются начиная от VIII сегмента брюшка, т. е. I гонапофизы находятся на VIII уромере, а II гонапофизы находятся на IX уромере. Я предлагаю использовать для всех этих сериально гомологичных придатков единый термин **кинетапофизы** — kinetapophyses (в единственном числе kinetapophysis) и нумеровать их так же, как сегменты брюшка, которым они принадлежат, т. е. с I по IX.

рис. 5 и на рис. 13, 14 обозначены одинаковыми номерами. Мышцы, показанные на рис. 5: (2) — 1-я створка—VIII уротергит; (3) — 1-я створка—IX уротергит; (4) — 2-я створка—3-я створка; (6) — вентральный мост между основаниями 2-х створок—IX уротергит; (7) — вентральный мост между основаниями 3-х створок—IX уротергит; (8) — 3-я створка—гонангулюм; (9) и (10) — 3-я створка—IX уротергит. *an* — анальное отверстие; *g* — половое отверстие; *olis-1* — рахис и аулакс первичного олистетера; *olis-2* — рахис и аулакс вторичного олистетера. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4.

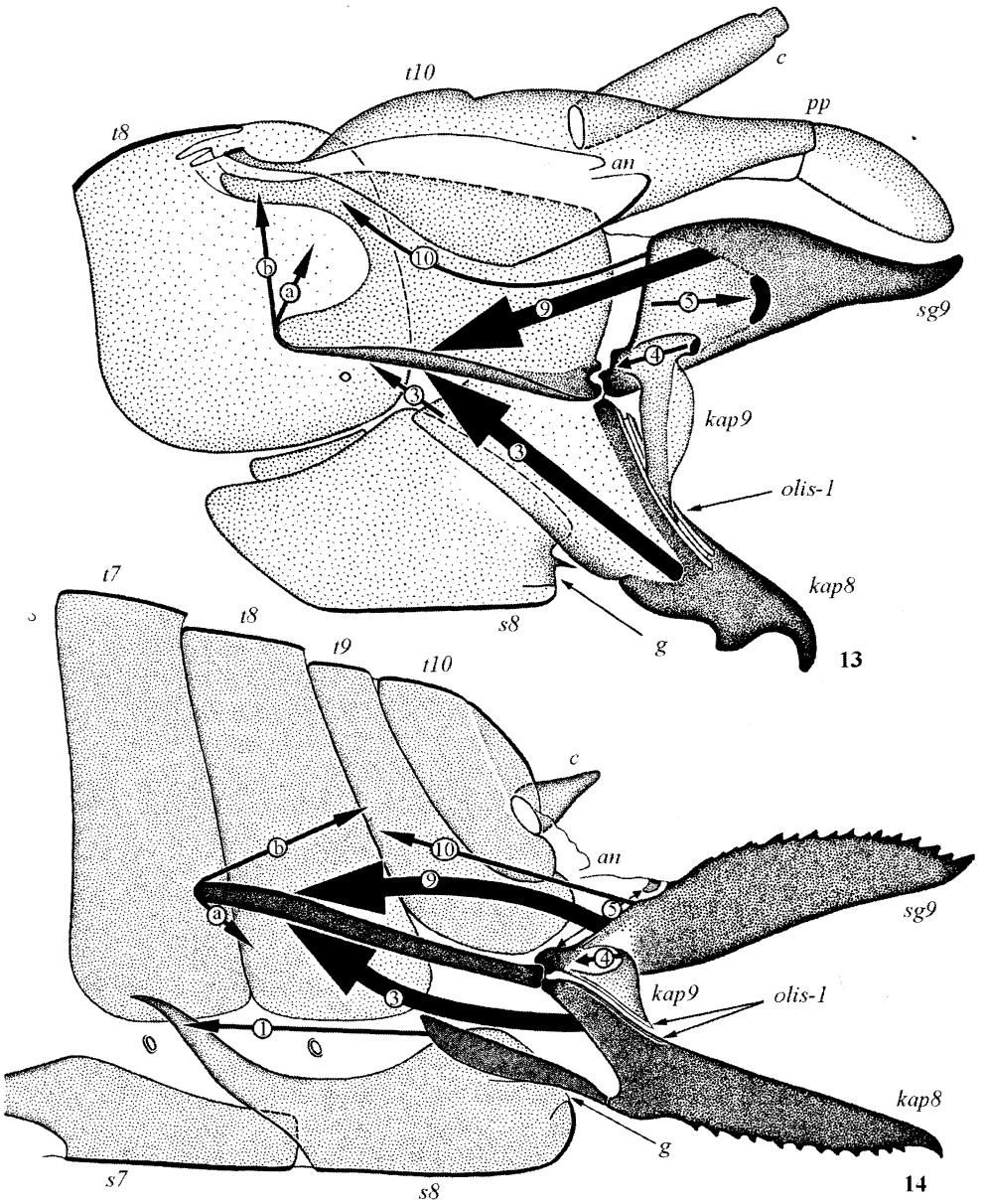

Рис. 13, 14. Caelifera: схемы строения яйцекладов, медиальный срез, вид медиально (мышцы, двигающие яйцеклад, условно показаны в виде толстых стрелок с номерами в кружках; срезы поперечных мостов, соединяющих парные створки яйцеклада, показаны черным).

13 — *Ripipteryx* (*Mirhipipteryx*) *peruviana* Saussure, 1896. 14 — *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758) (первая и вторая створки яйцеклада расцеплены и неестественно раздвинуты). Гомологичные мышцы на рис. 13 и 14 и на рис. 5 обозначены одинаковыми номерами. Мышцы, показанные на рис. 13 и 14: (1) — 1-я створка—VIII уростернит; (3) — 1-я створка—IX уротергит; (4) — 2-я створка—3-я створка; (5) — 3-я створка-мост между третьими створками; (9) и (10) — 3-я створка—IX уротергит. Обозначения те же, что и на рис. 1—12.

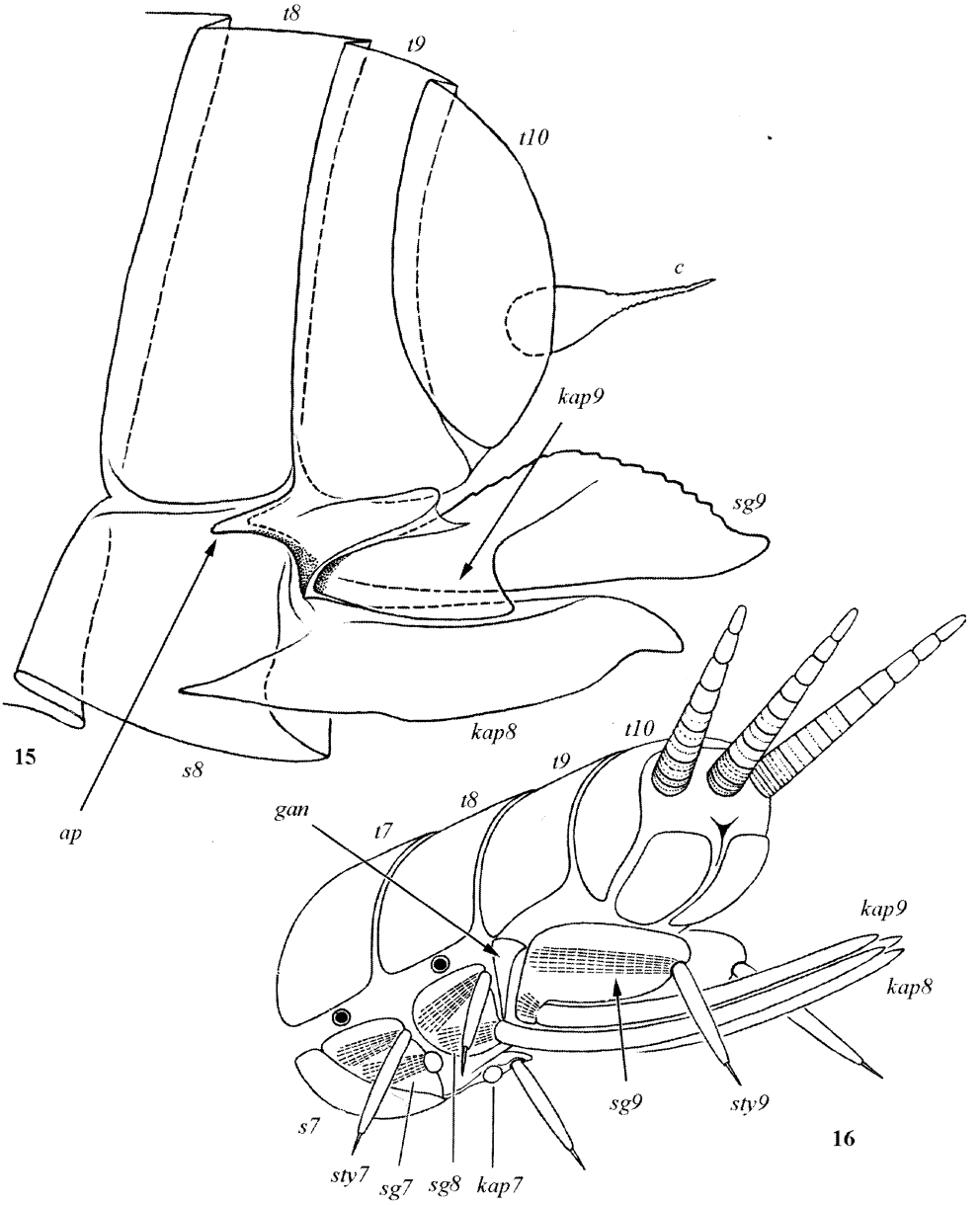

Рис. 15, 16.

15 — зачаток яйцеклада у личинки *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758) (медиальный срез кутикулы вершины брюшка, вид медиально), 16 — схема строения вершины брюшка и яйцеклада у самки Amyocerata. *ap* — зачаток латеральной аподемы; *kap7* — кинетапофизы VII уромера; *s7* — VII уростернит; *sg7*, *sg8* — стилигеры VII и VIII уромеров; *sty7*, *sty8*, *sty9* — стилусы VII—IX уромеров; *t7* — VII уротергит. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—14.

На прегенитальных сегментах брюшка (т. е. на I—VII уромерах) кинетапофизы обычно имеют вид втяжных пузырьков — они небольшие, мембранозные, способные вворачиваться и втягиваться в тело. Такие втяжные пузырьки развиты на всех или на некоторых прегенитальных сегментах у многих первичнобескрылых насекомых — Triplura (Zygentoma и Micro-

coryphia) и Diplura (Rhabdura, Prodicellura и Dicellurata). У многих Microcoryphia на тех или иных сегментах брюшка имеются по две пары кинетапофизов в виде втяжных пузырьков, из которых более латеральная пара является вторичной. У Rhabdura и Prodicellura кинетапофизы первой пары склеротизованы и не способны втягиваться, так что не являются втяжными пузырьками.

На генитальных сегментах брюшка самки (т. е. на VIII и IX уромерах) кинетапофизы представляют собой длинные склеротизованные створки яйцеклада, неспособные вворачиваться и втягиваться. Некоторые авторы используют для них и только для них термин «гонапофизы», однако это не вполне соответствует исходному значению данного термина. Впервые термин «гонапофизы» («gonapophyses») был опубликован в описании строения таракана *Blatta orientalis* и относился ко всем трем парам створок яйцеклада (Huxley, 1878: 349). Это же значение термина «гонапофизы» указано в более поздних морфологических сводках. Снодграсс (Snodgrass 1909: 575) дал следующее определение: «Gonapophyses (Gon.) — The chitinous processes of the eighth and ninth abdominal sterna which form the ovipositor or sting. Two arise from the eighth segment and four from the ninth. Gonapophyses Huxley (1878)». Таким образом, термин «гонапофизы» исходно относится не только к кинетапофизам VIII и IX уромеров, но и к стилигерам IX уромера (см. ниже).

На генитальном сегменте брюшка самца (т. е. на IX уромере) у некоторых Triplura (Zygentoma и Microcoryphia) кинетапофизы представляют собой невтягивающиеся образования, называемые псевдопарамерами; по строению они бывают сходными со створками яйцеклада самки (у Microcoryphia), либо с втяжными пузырьками прегенитальных уромеров (у некоторых Zygentoma), либо имеют особую форму.

Мышцы, двигающие стилусы и кинетапофизы, исходно идут к ним от стернита того же уромера. В некоторых случаях задняя часть стернита, включающая места прикрепления этих мышц, морфологически обособлена и/или отделена швом от остальной части стернита. Эту заднюю часть стернита часто называют «кокситами», что связано с представлением об ее происхождении от редуцированных конечностей брюшка. Однако по своему строению эти «кокситы» не имеют ничего общего с конечностями, и их происхождение от конечностей сомнительно. Поэтому для этих частей уромера лучше употреблять нейтральный термин **стилигер**. Этот термин широко используется применительно к соответствующей части генитального (IX) уромера самцов поденок (Ephemeroptera), стилусы которого преобразованы в половые придатки — гоностили. Если стилигер представляет собой одну непарную пластинку, к которой причленена пара стилусов, его можно называть **бистилигер**; если же на сегменте имеется пара обособленных стилигеров, каждый из которых несет один стилус (на прегенитальных уромерах Microcoryphia и части Zygentoma и на генитальных уромерах разных насекомых), каждый такой стилигер можно называть **унистилигер** (Kluge, Novikova, 2011). Часть стернита кпереди от стилигера (или пары унистилигеров) часто называют «стернитом», предполагая, что стилигер не является частью стернита, а происходит из конечностей. Поскольку это предположение сомнительно, для этой части сегмента можно использовать нейтральный термин **престилигер**.

Таким образом, стернит абдоминального сегмента (уромера) бывает либо цельным (на прегенитальных уромерах части Zygentoma и всех Pterygota и на всех I—IX уромерах Diplura), либо разделен поперечным **стилигеральным швом** на престилигер и стилигер (бистилигер) или на престилигер и пару стилигеров (унистилигеров).

Первичный яйцеклад насекомых состоит из двух пар створок — VIII кинетапофизов (первая пара створок) и IX кинетапофизов (вторая пара ство-

рок); с каждой стороны (левой и правой) VIII кинетапофиз соединен с IX кинетапофизом посредством скользящей сцепки — олистетера, образованной желобом (аулаксом) на дорсальной стороне первой створки и входящим в него гребнем (рахисом) на вентральной стороне второй створки. Наиболее примитивное строение яйцеклада присуще всем Triplura, будучи одинаковым у Zygentoma и Microcoryphia: их IX стилигеры сохраняют некоторое сходство со стилигерами предыдущих сегментов, а первичный яйцеклад, состоящий из сцепленных створок первой и второй пар, подвижен относительно стилигеров. У крылатых насекомых стилигеры IX пары образуют третью пару створок яйцеклада; обычно они не участвуют в работе яйцеклада, а служат его ножнами: в покое первичный яйцеклад, состоящий из двух пар сцепленных створок, скрыт между створками третьей пары; в активном состоянии первичный яйцеклад поворачивается вентрально, освобождаясь из ножен. Такой яйцеклад с ножнами имеется у представителей далеких друг от друга таксонов Odonata, Hemelytrata и Hymenoptera, что говорит о его первичности для Pterygota. У Notoptera (которых некоторые авторы объединяли с Saltatoria — см. выше) IX стилигеры не служат ножнами, а вместо этого двигаются одновременно с первичным яйцекладом, так что все три пары створок образуют рабочую часть яйцеклада. В этом отношении яйцеклад Notoptera напоминает яйцеклад Dolichocera, но принципиально отличается от него способом, которым третьи створки соединены с остальными: у Notoptera это произошло брагодаря утрате подвижности в сочленении кинетапофизов и стилигеров IX уромера (т. е. вторых и третьих створок яйцеклада), тогда как у Dolichocera подвижность этого сочленения сохраняется, а соединение створок обеспечивается вторичными олистетерами (см. ниже). У большинства насекомых первичный яйцеклад утратил свою функцию и подвергся редукции вплоть до полного исчезновения.

Яйцеклад Saltatoria

У Saltatoria сохраняются скользящие сцепки между VIII и IX кинетапофизами первичного яйцеклада (т. е. первичные олистетеры), но взаимодействие кинетапофизов с IX стилигерами принципиально изменено, причем эти изменения у Dolichocera и у Caelifera противоположны. У Dolichocera первичный яйцеклад приобрел скользящие сцепки с IX стилигерами (вторичные олистетеры), так что отодвигание первичного яйцеклада от IX стилигеров стало невозможным, и все три пары створок яйцеклада, сцепленные между собой, двигаются вместе и образуют единый канал для проведения яиц (см. ниже). У Caelifera, наоборот, отодвигание первичного яйцеклада от IX стилигеров происходит с увеличенной силой и используется для рытья земли, тогда как функция проведения яиц утрачена (см. ниже).

Несмотря на противоположные направления специализации яйцекладов у Dolichocera и Caelifera, у них есть общие особенности в мускулатуре: имеется мощная парная мышца, идущая от основания первой створки яйцеклада (VIII кинетапофиза) к внутреннему гребню на латеральной стороне тергита IX уромера (мышца «3» на рис. 5 и 13); к другой стороне того же гребня крепится мощная мышца, идущая от основания третьей створки яйцеклада (мышца «9» на этих рисунках). У Dolichocera все створки яйцеклада сцеплены олистетерами, поэтому эти две пары мышц служат антагонистами; у Caelifera те же две пары мышц сокращаются одновременно, вызывая раздвигание створок яйцеклада (см. ниже).

Строение и эволюция яйцеклада у Dolichocera

В яйцекладе Dolichocera помимо первичного олистетера, сцепляющего VIII и IX кинетапофизы, имеется вторичный олистетер, который сцепляет IX стилигер либо с IX кинетапофизом, либо с VIII кинетапофизом (рис. 5—12). У личинок яйцеклад похож на яйцеклад имаго, но олистетеры отсутствуют (рис. 9). Вторичный олистетер не встречается ни у каких других насекомых, и его наличие является аутапоморфией Dolichocera, доказывающей голофилию этого таксона. Очевидно, что вторичный олистетер, появившись у общего предка Dolichocera, в ходе дальнейшей эволюции менял свое положение. Разногласие вызывает вопрос об исходном строении вторичного олистетера и направлении его изменения.

Мне представляется, что наиболее примитивным является строение вторичного олистетера у Rhaphidophoridae (рис. 5, 6). В этом случае IX стилигеры охватывают VIII и IX кинетапофизы с боков (как в яйцекладах тех насекомых, у которых IX стилигеры служат ножнами яйцеклада); рахис вторичного олистетера представляет собой компактный выступ на внутренней стороне IX стилигера, сцепляющийся с аулаксом на латеральной стороне IX кинетапофиза. У Stenopelmatidae (включая Gryllacridinae) IX стилигеры также охватывают VIII и IX кинетапофизы с боков и сцеплены с IX кинетапофизами (рис. 4, 7, 8), но рахис вторичного олистетера представляет собой не компактный выступ, а длинный гребень, подобный рахису первичного олистетера. Stenopelmatidae и Rhaphidophoridae можно объединить в таксон под нетипифицированным циркумскриптным названием Stratensifera **taxon n.**, который характеризуется тем, что IX стилигеры сцеплены с IX кинетапофизами и налегают с боков на VIII кинетапофизы. Название «Stratensifera» («слоистомеченосные») связано с налеганием третьих створок яйцеклада на первые, что придает слоистость мечевидному яйцекладу. Stratensifera представляет собой плезиоморфон, т. е. нельзя исключить вероятность его парафилии. Представление о примитивности Stratensifera согласуется с тем, что у представителей этого таксона всегда отсутствуют тимпанальные слуховые органы и тегминальный стридуляционный аппарат, а у некоторых представителей сохраняется исходный для Saltatoria феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат (см. ниже). Вероятно, к Stratensifera следует относить также Schizodactylidae, у которых отсутствуют тимпанальные органы и тегминальный стридуляционный аппарат, а яйцеклад редуцирован.

У Anostostomatidae IX стилигер сохраняет сцепку с IX кинетапофизом, но не налегает с боку на VIII кинетапофиз, а входит своим вентральным краем в паз, тянущийся по дорсальной стороне VIII кинетапофиза (рис. 10, 11). Для этого таксона я предлагаю нетипифицированное циркумскриптное название Mesensifera **taxon n.**, отражающее тот факт, что строение яйцеклада у его представителей промежуточное между таковым у Stratensifera и Tettigensifera (см. ниже).

У Tettigonia/g1 (неверно называемых «Tettigoniidae» или «Tettigonioidea» — см. выше, раздел «Названия таксонов») паз на дорсальной стороне VIII кинетапофиза, появившийся у Mesensifera, преобразован в аулакс вторичного олистетера, тогда как аулакс на IX кинетапофизе исчез. Таким образом, вторичный олистетер сцепляет IX стилигер не с IX, а с VIII кинетапофизом (рис. 12; Cappe de Baillon, 1919: Fig. 34—49). Для этого таксона я предлагаю нетипифицированное циркумскриптное название Tettigensifera **taxon n.** Это название перекликается с диагнозом, который Линней дал пятому подчиненному таксону в составе рода *Gryllus*: «TETTIGONIA. *Cauda ensifera feminis.*» (Linnaeus, 1758: 429).

Для функционирования яйцекладов Stratensifera и Mesensifera необходимы все три пары створок, потому что антагонистические мышцы, опуска-

ющие и поднимающие яйцеклад (мышцы «3» и «9» на рис. 5), крепятся к основаниям первых и третьих створок, а эти створки сцеплены друг с другом лишь опосредованно, через вторые створки. В яйцекладе Tettigensifera первые и третьи створки сцеплены друг с другом непосредственно, поэтому вторые створки для функционирования яйцеклада стали не нужны. Дальнейшее преобразование яйцеклада произошло у Grylloidea, у которых вторые створки (IX кинетапофизы) подверглись редукции. Для этого таксона я предлагаю нетипифицированное циркумскриптное название Gryllensifera **taxon n.**

Противоположная точка зрения состоит в том, что эволюция яйцеклада шла не от Stratensifera через Mesensifera к Tettigensifera, а от Mesensifera в двух противоположных направлениях — к Stratensifera и к Tettigensifera; при этом предполагается, что древние Haglidae имели такое же строение яйцеклада, как у Mesensifera, и представляли собой предковую группу для всех современных Dolichocera (Горохов, 1995а). Из этого предположения следует, что вторичный олистетер исходно возник в наиболее сложном виде и состоял из рахиса на IX стилигере, аулакса на IX кинетапофизе и паза на VIII кинетапофизе, причем все три эти образования были точно подогнаны друг к другу и в поперечном сечении, и вдоль яйцеклада, а в ходе дальнейшей эволюции происходило упрощение этой конструкции. Это предположение невозможно ни доказать, ни опровергнуть, поскольку у всех известных современных Haglidae яйцеклад редуцирован и его исходное строение неизвестно.

Версия об эволюции от Stratensifera к Tettigensifera представляется мне более правдоподобной, поскольку предполагает, что наиболее примитивный вторичный олистетер имел наиболее простое строение, и в ходе эволюции строение яйцеклада постепенно удалялось от предкового состояния. Исходно (у всех насекомых с первичным яйцекладом, кроме Dolichocera) IX стилигер не имеет рахиса и не имеет точного совпадения своего края с какой-либо частью первичного яйцеклада. У Stratensifera на IX стилигере появился рахис, в поперечном сечении совпадающий с вторичным аулаксом, появившимся на IX кинетапофизе; при этом у Rhaphidophoridae рахис компактный, гораздо короче вторичного аулакса IX кинетапофиза (рис. 5). У всех Stratensifera края IX стилигера сохраняют очертания, не имеющие точной зависимости от очертаний первичного яйцеклада (рис. 4). Лишь у Mesensifera, Tettigensifera и Gryllensifera вентральный край IX стилигера приобрел точное совпадение с желобом на VIII кинетапофизе.

Строение яйцеклада у Tettigensifera стало более рациональным, чем у Stratensifera, поскольку у Tettigensifera необходимая сцепка первых и третьих створок обеспечивается одной парой олистетеров, а у Stratensifera — двумя; в яйцекладе Stratensifera первичный олистетер является необходимым элементом, а в яйцекладе Tettigensifera он утратил свое значение.

Такое представление об эволюции яйцеклада хорошо согласуется с изложенным ниже представлением об эволюции стридуляционных и слуховых органов: таксон Acoustopoda, характеризующийся появлением тибиального тимпанального органа (см. ниже), характеризуется также появлением на VIII кинетапофизе паза, в который входит край IX стилигера, а таксон Striduloptera, характеризующийся появлением тегминального стридуляционного аппарата (см. ниже) характеризуется также появлением сцепки между IX стилигером и VIII кинетапофизом и утратой сцепки между IX стилигером и IX кинетапофизом.

Строение яйцекладов позволяет полностью исключить такие гипотезы о филогении, как объединение Grylloidea с Rhaphidophoridae и противопоставление их Tettigensifera (Jost, Shaw, 2006), поскольку яйцеклад Gryllensifera с редуцированными IX кинетапофизами мог произойти только из яйцеклада Tettigensifera, но не из яйцеклада Rhaphidophoridae, скрепленного благодаря IX кинетапофизам.

Яйцеклад Caelifera

До сих пор считалось, что у всех Caelifera яйцеклад состоит из двух пар роющих створок (первые и третьи створки, т. е. VIII кинетапофизы и IX стилигеры) и пары нефункционирующих створок между ними (вторые створки, т. е. IX кинетапофизы), а основания роющих створок обеих пар всегда причленены к паре длинных подвижных латеральных аподем. При такой интерпретации остается непонятным следующее: 1) какие мышцы сдвигают роющие створки яйцеклада, если все мышцы, идущие от них к латеральным аподемам и к стенкам тела, могут только раздвигать их; 2) чему гомологичны аподемы и идущие к ним мышцы. Ответы на эти вопросы удалось получить, изучив строение яйцекладов нескольких видов Caelifera.

Функция створок яйцеклада у Caelifera. Существует ошибочное мнение, что в функционировании роющего яйцеклада Caelifera участвуют только две пары створок, способные с большой силой раздвигаться дорсально-вентрально: вентральным компонентом этого роющего аппарата считаются VIII кинетапофизы, а дорсальным компонентом — IX стилигеры, тогда как IX кинетапофизы, расположенные между ними, редуцированы и не функционируют. Поскольку IX стилигеры и VIII кинетапофизы причленяются к латеральным аподемам вплотную друг к другу (рис. 14), при такой конструкции все подходящие к ним мышцы должны были бы работать на раздвигание створок, и ни одна мышца не могла бы служить сдвигателем этих створок. Снодграсс полагал, что сдвигание створок производится каким-то косвенным действием «The closing of the valvulae evidently is produced by muscles of the anterior intervalvula, there being no muscles inserted on the valvulae that directly oppose the opening muscles» (Snodgrass, 1935: 42). Здесь ошибка состоит в том, что на всех рисунках, изображающих яйцеклад Caelifera, IX кинетапофизы неверно изображены торчащими между IX стилигерами и VIII кинетапофизами (Wakler, 1919: Pl. XX, Figs. 22—28; Snodgrass, 1935: Figs. 17A, B, 18 B, 20A и др.). Такое положение створки яйцеклада приобретают только у неаккуратно зафиксированных экземпляров, тогда как в естественном положении VIII и IX кинетапофизы плотно сцеплены друг с другом с помощью олистетеров.

В действительности необходимыми компонентами роющего яйцеклада Caelifera являются не две, а все три пары створок; его вентральным компонентом является не одна пара VIII кинетапофизов, а весь первичный яйцеклад, состоящий из сцепленных между собой VIII и IX кинетапофизов (рис. 13, 14). Дорсально-вентральное раздвигание створок яйцеклада, совершаемое саранчовыми при рытье, представляет собой движение, исходно присущее яйцекладу насекомых. У насекомых с исходным строением яйцеклада (таких как стрекозы, цикадовые и перепончатокрылые) это же самое дорсально-вентральное раздвигание створок представляет собой освобождение собственно яйцеклада (состоящего из сцепленных VIII и IX кинетапофизов) от ножен яйцеклада (образованных IX стилигерами). Обратное движение — сдвигание створок — у Caelifera, как и у насекомых с исходным строением яйцеклада, вызывается парой мышц, идущих от IX кинетапофизов к IX стилигерам и сдвигающих эти сворки (мышца «4» на рис. 13 и 14). Поскольку IX кинетапофизы сцеплены с VIII кинетапофизами первичными олистетерами, сокращение этой пары мышц вызывает сдвигание IX стилигеров и VIII кинетапофизов.

У Caelifera вентральные края IX кинетапофизов входят между VIII кинетапофизами, а олистетеры ориентированы так, что желоб (аулакс) на VIII кинетапофизе обращен не дорсально, а медиально, а гребень (рахис)

на IX кинетапофизе обращен не вентрально, а латерально (рис. 13); это придает большую прочность сцепке при дорсовентральных движениях створок.

Из-за того, что у Caelifera VIII кинетапофизы и IX стилигеры сильно склеротизованы и несут копательные зубцы, а IX кинетапофизы уменьшены, кажется, что копательный аппарат состоит только из VIII кинетапофизов и IX стилигеров, однако без IX кинетапофизов, их мышц и полноценно развитого олистетера он не мог бы функционировать.

Яйцеклад *Ripipteryx* и гомология частей яйцеклада у Caelifera. Уокер, основываясь на изучении *Ripipteryx forceps* Saussure, 1896 (под названием «*R. forcipata*»), писал о яйцекладе Tridactylidae: «... a prominent, shelf-like apodeme (ap 9), extending from the angle between the valvulae along the ventral edge of the ninth tergite and projecting a short distance under the eighth. This ridge is quite similar in relation to the valvulae to the free rod of the Acridoidea, but is a true ninth tergal apodeme, like that of the Gryllidae and Tettigoniidae. It is in this feature that the genitalia of the Tridactylidae differ most from those of the Acridoidea» (Walker, 1919: 288). На его рисунке (Walker, 1919: Fig. 19) яйцеклад изображен правильно, но мелко и поэтому не вполне понятно; мышцы не показаны. Снодграсс (Snodgrass, 1935), основываясь на изучении другого вида, *Ripipteryx biolleyi* Saussure, 1896, утверждал обратное: «The writer, however, finds no tergal connection of the apodemes in *R. biolleyi*, in which the structures appear to be identical with the intervalvular apodemes of Acrididae». Его рисунки (Snodgrass, 1935: Fig. 19) более подробны, но содержат следующее несоответствие: на рисунке 19C (вид IX сегмента брюшка слева) тергит IX сегмента имеет точно такую же форму, как на рисунке Уокера, т. е. с длинным вентральным краем, вдающимся в VIII сегмент, тогда как на рисунке 19E (вид IX тергита брюшка с вентральной стороны) вентральные края этого тергита показаны очень короткими и закругленными. На рисунке 19D показана свободная аподема необычной лопатковидной формы, причлененный к ней VIII кинетапофиз и соединяющие их мышцы, но из этого рисунка неясно, куда причленяется IX стилигер и куда крепятся его мышцы. Это непонятно и из текста: «The lateral apodemes of the ovipositor of *Ripipteryx* are long spatulate plates arising between bases of the valvulae, but each is more specifically connected with the corresponding ventral valvula, rather than with the dorsal valvula as in Acrididae».

Мое исследование яйцеклада *Ripipteryx* (*Mirhipipteryx*) *peruviana* Saussure, 1896 позволяет сделать вывод, что строение яйцеклада у всех этих видов должно быть одинаковым; верным является описание Уокера, а не Снодграсса; из рисунков Снодграсса верным является рисунок 19C, тогда как его рисунок 19E неверен, а на рисунке 19D показана не вся аподема, а лишь ее вентральный слой, служащий местом прикрепления VIII кинетапофиза и его мышц.

Таким образом, у *Ripipteryx* латеральные аподемы не отделены от IX тергита брюшка (рис. 13). Такая аподема представляет собой плоский внутренний гребень, т. е. впячивание покрова по краю IX уротергита. К дорсальной стороне этого внутреннего гребня крепится мощная мышца «9», идущая от IX стилигера; к вентральной стороне этого гребня крепится мощная мышца «3», идущая от VIII кинетапофиза.

Гонангулюм (который исходно подвижно сочленен в трех разных точках с IX уротергитом, с VIII кинетапофизом и с IX стилигером) у всех Caelifera полностью слился с тем местом IX уротергита, которое вошло в состав латеральной аподемы, а места сочленений гонангулюма с VIII кинетапофизом и с IX стилигером сдвинуты вместе.

Все остальные Caelifera, кроме Tridactyloidea, образуют голофилетический таксон, для которого можно использовать нетипифицированное циркумскриптное название Vectocaelifera **taxon n.** (от слов *vectis* — рычаг, *caelum* — резец и *fero* — нести). Он характеризуется тем, что латеральные аподемы полностью обособились от IX уротергита и вообще от наружных стенок тела, оставаясь связанными с ними эластичной мембраной лишь в области сочленений со створками яйцеклада (рис. 14). Такая аподема представляет собой трубчатое цилиндрическое врастание, со всех сторон покрытое крепящимися к нему мышцами «3» и «9». Пара латеральных аподем, прочно сочлененные с ними створки яйцеклада и соединяющие их мышцы «3» и «9» образуют цельный копательный аппарат, подвижный относительно остальных частей брюшка. Благодаря мышцам, идущим от вершин аподем к VIII и IX уротергитам (мышцы «a» и «b» на рис. 14), этот копательный аппарат способен выдвигаться назад. У личинки последнего возраста зачатки латеральных аподем представляют собой впячивания на границе IX уротергита и IX стилигера (рис. 15), а при линьке на имаго превращаются в длинные аподемы, обособленные от тергита (рис. 14).

Таксон, по циркумскрипции соответствующий Vectocaelifera, фигурирует во многих классификациях, а до включения его в состав Caelifera был общепризнанным. Для него используют названия Acrydiana (sensu Latreille, 1802), Acridina (sensu MacLeay, 1821), Locustidae (sensu Stephens, 1829) и многие другие типифицированные названия, образованные от родовых названий *Acrydium* Geoffroy, 1768, *Acrida* Linnaeus, 1758 и *Locusta* Linnaeus, 1758. Однако мне не удалось найти в литературе ни одного нетипифицированного названия для этого таксона, которое можно было бы использовать в качестве циркумскриптного.

ЭВОЛЮЦИЯ СТРИДУЛЯЦИИ И СЛУХА У SALTATORIA

Большинство представителей Saltatoria способно издавать звуки и слышать их. При этом у большинства видов Dolichocera звуки издаются тегминальным стридуляционным аппаратом и воспринимаются тибиальным тимпанальным слуховым аппаратом, а у большинства видов Caelifera звуки издаются посредством феморо-тегминальной стридуляции и воспринимаются абдоминальным тимпанальным слуховым аппаратом. Тегминальный и феморо-тегминальный способы стридуляции не имеют ничего общего между собой и требуют принципиально разных движений насекомого при стрекотании: при тегминальной стридуляции налегающие друг на друга надкрылья делают латеральные движения при неподвижных ногах, тогда как при феморо-тегминальной стридуляции задние ноги делают дорсо-вентральные движения при неподвижных надкрыльях; морфологические приспособления для этих двух видов стридуляции также совершенно различны. Несомненно, эти способы стридуляции имеют независимое происхождение. Тибиальный и абдоминальный тимпанальные слуховые аппараты, будучи расположенными в совершенно разных местах, также возникли независимо друг от друга. Поэтому может сложиться впечатление, что способность к звуковой коммуникации возникла независимо у Dolichocera и Caelifera, а их общий предок такой способностью не обладал.

По-видимому, это не так, и приспособления к звуковой коммуникации возникли у общего предка Saltatoria, а затем претерпели различные эволюционные изменения в разных таксонах. Эволюция звуковой коммуникации Saltatoria представляется следующим образом.

Исходное состояние

Исходной для Saltatoria является феморо-абдоминальная стридуляция. У сальтаторий с этим типом стридуляции на боках III сегмента брюшка имеются дуговидные ряды бугорков (рис. 1), а на внутренней стороне задних бедер имеются продольные гребни; при дорсо-вентральных движениях задних ног гребни на бедрах трутся о бугорки на брюшке и издают звук. О первичности этого стридуляционного аппарата свидетельствует то, что он встречается и у Dolichocera, и у Caelifera: среди Dolichocera он имеется у Stenopelmatidae (включая Gryllacridinae и Shizodactylinae), а среди Caelifera — у Pneumoridae, Tanaoceridae и Xyronotidae. У Stenopelmatidae помимо рядов бугорков на боках III сегмента брюшка имеются подобные ряды бугорков на боках соседних II и/или IV сегментов брюшка (рис. 1). Среди Dolichocera феморо-абдоминальная стридуляция встречается также у Anostostomatidae, но вместо правильных рядов бугорков у них имеются лишь беспорядочно расположенные бугорки или шероховатости. Среди Caelifera феморо-абдоминальный способ стридуляции сохраняется помимо названных таксонов у Pamphagidae, но вместо ряда бугорков на боках III тергита брюшка у них имеется шероховатое поле на боках II тергита брюшка.

Исходно Saltatoria не имеют наружных тимпанальных органов слуха и воспринимают звуки, издаваемые феморо-абдоминальным аппаратом, лишь с помощью внутренних хордотональных органов (Staaden et al., 2003). Среди таксонов, способных к феморо-абдоминальной стридуляции, наружные тимпанальные органы слуха отсутствуют у Stenopelmatidae, Pneumoridae, Tanaoceridae и Xyronotidae.

Дальнейшая эволюция стридуляционных и слуховых органов происходила по-разному у Dolichocera и Caelifera.

Преобразования звуковой коммуникации у Dolichocera

У Stenopelmatidae (включая Gryllacridinae и Schizodactylinae) и у Rhaphidophoridae наружные тимпанальные слуховые органы первично отсутствуют и звуки могут восприниматься только внутренними сенсорными органами.

В составе Dolichocera можно выделить голофилетический таксон под нетипифицированным циркумскриптным названием Acoustopoda **taxon n.**, который характеризуется появлением тибиального тимпанального слухового аппарата. Этот слуховой аппарат расположен в проксимальной части передней голени; его резонатор состоит из двух участков тонкой кутикулы (в виде двух овальных окошек по бокам голени) и подстилающего их изнутри вздутия ножной трахеи, а рецептором служит подколеный хордотональный орган (имеющийся в ногах всех пар у различных насекомых). У некоторых представителей Acoustopoda, утративших звуковую коммуникацию, тибиальный тимпанальный слуховой аппарат вторично утрачен. К Acoustopoda относятся Mesensifera, Tettigensifera и Gryllensifera.

Наиболее примитивным таксоном в составе Acoustopoda являются Mesensifera (т. е. Anostostomatidae), у которых сохраняется исходная для Saltatoria феморо-абдоминальная стридуляция. О примитивности Mesensifera свидетельствует также то, что у них стеноторакальные дыхальца (т. е. дыхальца самой передней пары, расположенные на границе переднегруди и среднегруди) не модифицированы, несмотря на то что используются для наполнения воздухом трахейных вздутий тибиального слухового аппарата. В отличие от Mesensifera у Tettigensifera и Gryllensifera стеноторакальные дыхальца в большей или меньшей степени модифицированы так, что каж-

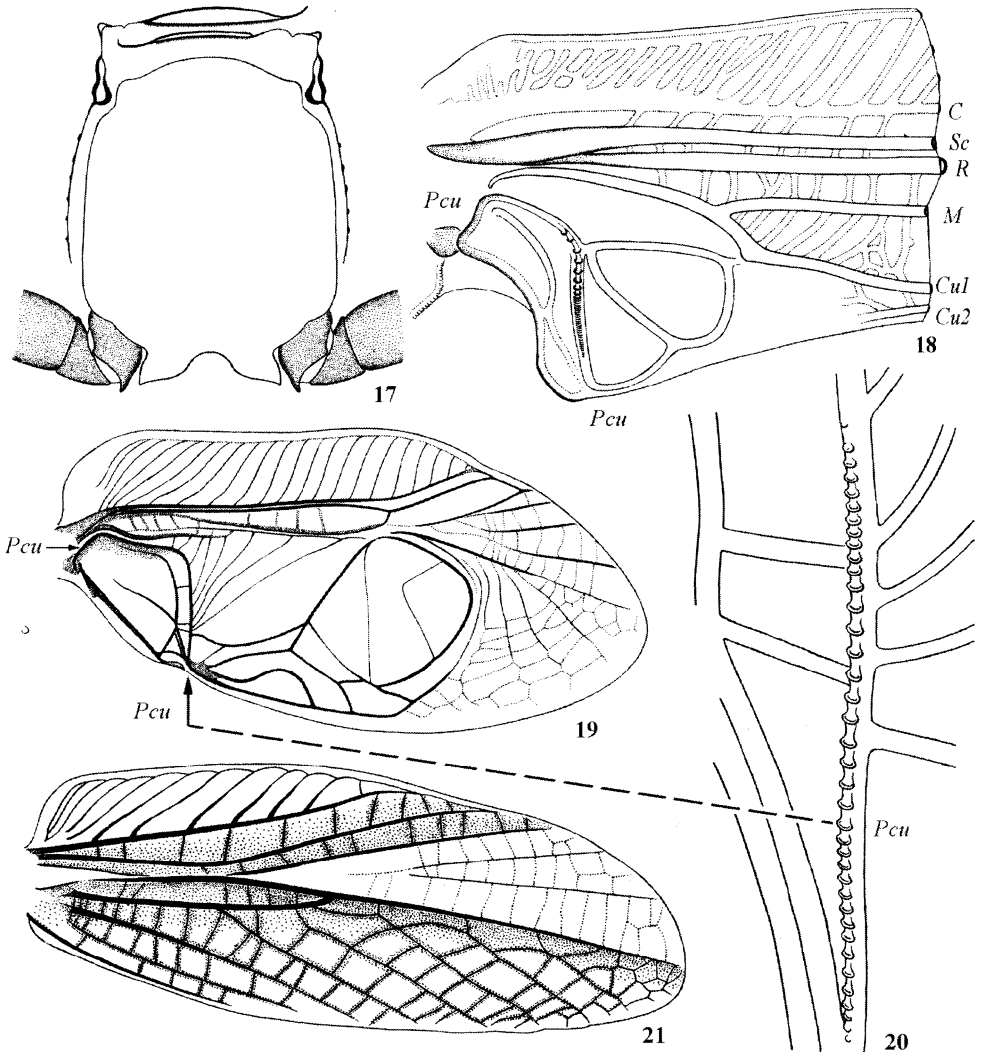

Рис. 17—21. Тегминальный стридуляционный аппарат Striduloptera.

17 — *Tettigonia cantans* (Fuessly, 1775): поперечный разрез среднегруди самца имаго со сложенными крыльями на уровне стридуляционных жилок и плектрумов сложенных надкрылий; фрагмент ноги за плоскостью среза пунктирован. 18 — Tettigensifera: *Conocephalus* sp., проксимальная часть левого надкрылья, вентрально. 19—21 — Gryllensifera: *Phaloria* (*Papuloria*) *aspersa* Gorochov, 1996 (19 — переднее крыло самца имаго, вентрально; 20 — то же, стридуляционная жилка *Pcu*; 21 — переднее крыло самки).

дое из них разделено на две части, от передней из которых идет обособленная трахея в переднюю ногу (Zeuner, 1939: 73).

В составе Acoustopoda Tettigensifera и Gryllensifera образуют голофилетический таксон под нетипифицированным циркумскриптным названием Striduloptera **taxon n.**, характеризующийся появлением тегминального стридуляционного аппарата. Бету (Bethoux, 2012) использовал для этого таксона название «Grylloptera Haeckel, 1896», которое в действительности является младшим циркумскриптным синонимом названия Orthoptera Olivier, 1789 (см. раздел «Названия таксонов»).

Тегминальный стридуляционный аппарат имеется на передних крыльях самца и состоит из стридуляционной жилки, медиатора и резонатора; стри-

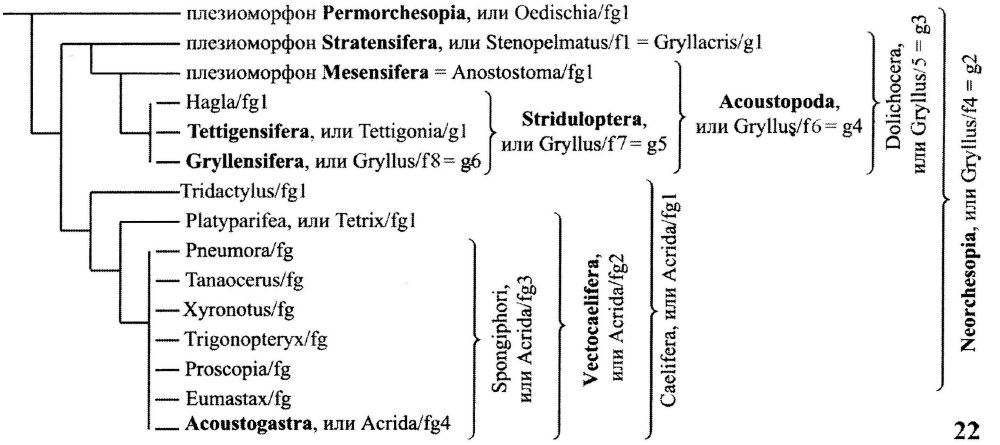

Рис. 22. Филогения Saltatoria (новые циркумскриптные названия выделены жирным шрифтом).

дуляционная жилка представляет собой поперечный участок S-образно изогнутой посткубитальной жилки (*Pcu*), несущий на вентральной стороне множество поперечных гребней (рис. 18, 21) и служащий смычком при латеральных движениях передних крыльев, где медиатором служит приподнятый склеротизованный задний край противоположного крыла той же пары (рис. 17); резонатором служит одно или несколько полей крыла, расположенных дистальнее стридуляционной жилки (рис. 18, 19). У некоторых представителей Striduloptera, утративших звуковую коммуникацию, тегминальный стридуляционный аппарат вторично утрачен.

Высказывалось утверждение, что стридуляционная жилка и способность к тегминальной стридуляции возникли независимо у Tettigensifera и Gryllensifera (Ander, 1939; Шаров, 1968). Это мнение основано на том, что стридуляционную жилку кузнечиков считали посткубитальной (*Pcu* = *1A*), а стридуляционную жилку сверчков считали задней ветвью кубитальной жилки (Cu_2). Ошибки в гомологизации жилок вызваны тем, что некоторые авторы считают все жилки изначально отходящими от основания крыла и ветвящимися подобно ветвям дерева. В действительности же в онтогенезе все жилки возникают одновременно на ранней стадии развития протоптерона. Как в ходе эволюции, так и в порядке индивидуальной изменчивости одна и та же жилка может менять, утрачивать или приобретать место своего проксимального прикрепления так же, как и место своего дистального прикрепления.

Горохов (1995а) и Бету (Bethoux, 2012) продемонстрировали, что стридуляционная жилка гомологична у всех Striduloptera. Эти авторы считают ее задней ветвью кубитальной жилки (*CuP* или *CuPb*). Возможно, и у кузнечиков, и у сверчков стридуляционная жилка является продолжением посткубитальной жилки (*Pcu* = *1A*), т. е. продольной жилки, идущей сразу позади клавального желоба (рис. 18—20).

Согласно другой версии, тегминальный стридуляционный аппарат и тибиальный слуховой аппарат изначально присущи Dolichocera, а их отсутствие у всех Stenopelmatidae и Rhaphidophoridae, а также отсутствие тегминального стридуляционного аппарата у всех Anostostomatidae объясняется вторичной редукцией (Горохов, 1995а). Аргументом в пользу этой версии является предположение, что сходство в жилковании передних крыльев и в способе их складывания у Stenopelmatidae и Anostostomatidae является их синапоморфией. У полнокрылых представителей этих таксонов жилки зад-

ней части переднего крыла тянутся параллельно заднему краю крыла, а крылья складываются облегающе (рис. 1); такой способ складывания передних крыльев не позволяет делать ими латеральные движения и исключает возможность тегминальной стридуляции. Эта версия предполагает, что Stenopelmatidae сохранили тегмины, но утратили присущий их предкам тегминальный стридуляционный аппарат и вместо него приобрели феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат, по строению совпадающий с таковым у некоторых Caelifera. Такое предположение представляется менее правдоподобным, чем предположение о том, что у Dolichocera исходно отсутствуют тегминальный стридуляционный аппарат и исходно имеется феморо-абдоминальный аппарат, унаследованный от общего предка с Caelifera.

Голофилия таксонов Acoustopoda и Striduloptera помимо строения слухового и стридуляционного аппаратов подтверждается строением яйцекладов: только у Acoustopoda на створке первой пары имеется паз, в который входит край створки третьей пары, и только у Striduloptera вторичный олистетер сцепляет третьи створки не со вторыми, а с первыми (см. выше).

Природа стридуляционной жилки. Большинство жилок насекомых имеет гладкую полуцилиндрическую поверхность, но определенные жилки несут правильные полукольцевые поперечные гребни, внешне напоминающие тенидии трахей. Термин «тенидия» (taenidium, множественное число: taenidia) был введен Паккардом (Packard, 1886) для нитевидных выступов, образующих рельеф в виде колец или спирали на внутренней кутикулярной выстилке трахей. В отличие от тенидий трахей поперечные гребни на жилках крыла находятся не внутри, а снаружи цилиндрической поверхности жилки и не образуют замкнутых колец и спиралей, поскольку сама жилка является не трубкой, а лишь рельефным образованием на поверхности крыла. По аналогии с тенидиями эти наружные поперечные гребни можно назвать **экзотенидии**. Экзотенидии обычно имеются на эластичных жилках, не имеющих жесткости в продольном направлении. В некоторых таксонах насекомых определенные экзотенидии на определенных жилках модифицированы и выполняют особую функцию. Поперечные гребни на вентральной стороне стридуляционной жилки Striduloptera, по-видимому, являются модифицированными экзотенидиями этой жилки. Наличие у других насекомых экзотенидиев не является аргументом против представления о едином происхождении тегминального стридуляционного аппарата у Dolichocera, поскольку ни в каких таксонах за пределами Dolichocera (т. е. во внешней группе) не встречается такой тегминальный стридуляционный аппарат, в котором смычком является поперечный отрезок S-образно изогнутой посткубитальной жилки, трущийся при сдвигании и раздвигании крыльев.

Преобразования звуковой коммуникации у Caelifera

У Pneumoridae, Tanaoceridae и Xyronotidae сохраняется исходный для Saltatoria феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат при отсутствии наружных тимпанальных слуховых органов. В таких таксонах, как Tridactyloidea, Tetrigidae, Trigonopterygidae, Proscopiidae и Eumastacidae, способность к феморо-абдоминальной стридуляции вторично утрачена.

В составе Caelifera можно выделить голофилетический таксон под нетипифицированным циркумскриптным названием Acoustogastra **taxon n.**, который характеризуется появлением уникального тимпанального слухового аппарата на боках первого сегмента брюшка. К Acoustogastra относятся Acrididae, Pamphagidae, Pyrgomorphidae и родственные таксоны. Так-

сон Acoustogastra соответствует семейству Acrididae по Горохову (1995b), тогда как некоторые авторы считают семейством Acrididae более дробный таксон.

Среди Acoustogastra феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат сохранятся у Pamphagidae, у которых он находится не на III, а на II сегменте брюшка и представляет собой не правильные ряды бугорков, а шероховатое поле. У других Acoustogastra феморо-абдоминальный способ стридуляции заменяется похожим на него феморо-тегминальным способом: при стридуляции ноги так же двигаются вверх—вниз, но трутся не о бока брюшка, а о жилки сложенных надкрылий.

КЛАССИФИКАЦИЯ SALTATORIA

Классификация, в которой представление о полярности признаков строения яйцеклада согласуется с представлением о направлениях эволюции стридуляционных и слуховых аппаратов, выглядит следующим образом (**«nom. hier.»** означает иерархическое типифицированное название).

1. Orchesopia Rafinesque, 1815, или Saltatoria Latreille, 1817; nom. hier.: Gryllus/f3=g1 [f:1781; g:1758]. Аутапоморфии: 1) задние ноги исходно прыгательные, всегда с редуцированным вертлугом (см. выше); 2) у пенультимоларвы и ультимоларвы протоптероны перевернуты (см. выше).

1.1. † Плезиоморфон Permorchesopia **taxon n.**; nom. hier.: Oedischia/fg1 [f:1906; g:1885]. Плезиоморфия: лапки явственно 5-члениковые, первый членик длиннее второго (см. выше).

1.2. Neorchesopia **taxon n.**; nom. hier.: Gryllus/f4=g2 [f:1781; g:1758]. Аутапоморфия: 1-й и 2-й членики лапки слились неподвижно; если граница между ними сохраняется, то 1-й членик короче 2-го.

1.2.1. Dolichocera Bey-Bienko, 1964 (non Dolichocera Latreille, 1829); nom. hier.: Gryllus/f5=g3 [f:1781; g:1758]. Аутапоморфия: третьи створки яйцеклада приобрели сцепку с первичным яйцекладом (исходно — со вторыми створками первичного яйцеклада) (см. выше).

1.2.1.1. Плезиоморфон Stratensifera **taxon n.**; nom. hier.: Stenopelmatus/f1=Gryllacris/g1 (incl. *Rhaphidophora*) [f:1838; g:1831]. Плезиоморфия: третьи створки яйцеклада сохраняют сцепку со вторыми [см. Dolichocera] и налегают с боков на первые створки (см. выше).

1.2.1.2. Acoustopoda **taxon n.**; nom. hier.: Gryllus/f6=g4 [f:1781; g:1758]. Аутапоморфии: 1) появились тибиальные тимпанальные слуховые органы (см. выше); 2) вентральные края третьих створок яйцеклада вставлены в пазы на первых створках (см. выше).

1.2.1.2.1. Плезиоморфон Mesensifera **taxon n.**; nom. hier.: Anostostoma/fg1 [f:1859; g:1837]. Плезиоморфия: третьи створки яйцеклада [вентральные края которых вставлены в пазы на первых створках — см. Acoustopoda (2)] сохраняют сцепку со вторыми створками (см. выше).

1.2.1.2.2. Striduloptera **taxon n.**; nom. hier.: Gryllus/f7=g5 [f:1781; g:1758]. Аутапоморфии: 1) появился тегминальный стридуляционный аппарат (см. выше); 2) третьи створки яйцеклада [вентральные края которых вставлены в пазы на первых створках — см. Acoustopoda (2)] утратили сцепку со вторыми и приобрели сцепку с первыми створками (см. выше).

1.2.1.2.2.1. Hagla/fg1 [f:1906; g:1856] (incl. *Prophalangopsis*).

1.2.1.2.2.2. Tettigensifera **taxon n.**; nom. hier.: Tettigonia/g1 [g:1758]. Аутапоморфия: в тегминальном стридуляционном аппарате [см. Striduloptera (1)] зеркало правого надкрылья имеет вид небольшого четко очерченного округлого прозрачного поля, окаймленного изогнутой жилкой; плектрум

лучше развит на правом надкрылье, а смычок лучше развит на левом надкрылье. Плезиоморфия: сохраняются вторые створки яйцеклада [утратившие сцепку с третьими и сцепленные только с первыми створками — см. Striduloptera (2)].

1.2.1.2.2.3. Gryllensifera **taxon n.**; nom. hier.: Gryllus/f8=g6 [f:1781; g:1758]. Аутапоморфия: вторые створки яйцеклада редуцированы.

1.2.2. Caelifera Ander, 1936; synn. circ.: Metorthoptera Crampton, 1927; Brachycera Bey-Bienko, 1964 (non Brachycera Zetterstedt, 1842); nom. hier.: Acrida/fg1 [f:1821; g:1758]. Аутапоморфия: первые и третьи створки яйцеклада копательные, их места причленения к гонангулюмам сближены, гонангулюмы слиты с латеральными аподемами IX тергита брюшка (см. выше).

1.2.2.1. Tridactylus/fg1 [f:1835; g:1789] (incl. *Ripipteryx*, *Cylindacheta*). Аутапоморфия: на задней ноге претарсус и коготки утрачены, лапка нерасчлененная; вероятно, это связано с усилением прыгательной специализации задних ног, утративших способность к ходьбе; у *Cylindacheta* в связи с переходом к подземному образу жизни задние ноги вторично стали ходильными, но с вестигиальной лапкой. Плезиоморфия: латеральные аподемы яйцеклада [слитые с гонангулюмами — см. Caelifera] не отделены от IX тергита брюшка (см. выше) (рис. 13).

1.2.2.2. Vectocaelifera **taxon n.**; nom. hier.: Acrida/fg2 [f:1821; g:1758]. Аутапоморфия: латеральные аподемы яйцеклада [слитые с гонангулюмами — см. Caelifera] полностью обособлены от IX тергита брюшка (см. выше) (рис. 14).

1.2.2.2.1. Platyparyphea Fieber, 1852; nom. hier.: Tetrix/fg1 [f:1838; g:1802]. Предполагаемая плезиоморфия: аролий отсутствует (среди Saltatoria то же у Tridactylus/fg1 и Dolichocera).

1.2.2.2.2. Spongiphori Audinet-Serville, 1838; synn. circ.: Choeratotrachela Fieber, 1852; Acridomorpha *sensu* Dirsh, 1966; nom. hier.: Acrida/fg3 [f:1821; g:1758]. Предполагаемая апоморфия: аролий имеется (то же у многих других насекомых).

1.2.2.2.2.1—3. Таксоны Pneumora/fg [f:1845; g:1775], Tanaocerus/fg [f:1948; g:1906] и Xyronotus/fg [f:1909; g:1884]. Плезиоморфия: сохраняется феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат в виде рядов бугорков на III сегменте брюшка (см. выше).

1.2.2.2.2.4—6. Таксоны Trigonopteryx/fg [f:1870; g:1841], Proscopia/fg [f:1838; g:1820] и Eumastax/fg [fg:1899].

1.2.2.2.2.7. Acoustogastra **taxon n.**; nom. hier: Acrida/fg4 [f:1821; g:1758]. Аутапоморфия: появились тимпанальные слуховые органы на I сегменте брюшка (см. выше).

ОБСУЖДЕНИЕ

Эта классификация противоречит традиционным, в которых Tettigensifera объединены со Stratensifera и вместе с ними противопоставляются Gryllensifera; это вызвано разными представлениями о направлениях эволюции яйцеклада и способов звуковой коммуникации (см. выше).

Некоторые авторы (Beier, 1955; Dirsch, 1961; Шаров, 1968) объединяли Tridactylidae с Tetrigidae на основании сходства в строении крыльев и отсутствия аролия. Однако яйцеклад Tetrigidae (рис. 14) имеет такие же полностью обособленные латеральные аподемы, как и у других Vectocaelifera, что доказывает отсутствие родства между Tetrigidae и Tridactylidae.

ПРОТИВОПОЛОЖНАЯ ТОЧКА ЗРЕНИЯ НА СТИСТЕМУ DOLICHOCERA

Приведенные выше соображения о полярности признаков и филогении Saltatoria не учитывают многих признаков, в частности, признаков жилкования крыльев. В то же время именно жилкование крыльев у Saltatoria изучено наиболее подробно и широко используется в систематике и для реконструкции филогении. Применительно к большинству ископаемых форм жилкование крыльев является единственным источником информации, позволяющим судить об их филогенетическом положении, что в полной мере относится к Dolichocera. При этом имеются существенные противоречия между приведенной выше классификацией и классификацией Dolichocera, построенной преимущественно на основе жилкования крыльев (Горохов, 1995а):

Инфраотряд Tettigoniidea
  Надсем. Hagloidea
  Надсем. Tettiginioidea (соответствует Tettigensifera)
  Надсем. Stenopelmatoidea (соответствует Stratensifera + Mesensifera)
Инфраотряд Gryllidea (соответствует Gryllensifera).

Аутапоморфии таксона, называемого здесь инфраотрядом Tettigonioidea, в литературе не указаны (формально этот таксон отделен от Gryllidea только по плезиоморфному сохранению четырех члеников лапки). По устному сообщению А. В. Горохова, аутапоморфиями этого таксона являются: 1) раздвоенная капсула сперматофора (рис. 1) и 2) появление дополнительной жилки в анальном веере заднего крыла между жилками $MP + CuA_1$ и CuA_2; дистально эта дополнительная жилка сливается с CuA_2 (Горохов, 1995а: рис. 90). Дополнительная жилка возникла в связи с тем, что линия перегиба, по которой анальный веер подворачивается под ремигиум, смещена вперед и пересекает CuA_2 и $MP + CuA_1$ (Горохов, 1995а: 53). Эта дополнительная жилка выражена у некоторых представителей Hagloidea, Tettiginioidea и Stenopelmatoidea.

Аутапоморфией таксона Stenopelmatoidea (объединяющего Stratensifera и Mesensifera) считается параллелизация жилкования переднего крыла, при которой жилки задней части крыла CuA_2, CuP и PCu на большом протяжении идут вдоль заднего края крыла и оканчиваются в дистальной четверти крыла (Горохов, 1995а: 186). Благодаря этому у некоторых представителей линия перегиба переднего крыла при его складывании на спине оказывается смещенной вперед так, что сложенное переднее крыло свешивается своим задним краем на противоположную сторону (рис. 1). Такое облегающее складывание крыльев характерно для полнокрылых представителей Stratensifera и Mesensifera. Однако такое же параллелизованное жилкование переднего крыла встречается и среди Permorchesopia, в частности у *Gryllacrimima perfecta* Sharov, 1968 (Шаров, 1968: рис. 33); предположительно, складывание крыльев у таких видов было облегающим (Горохов, 1995а: рис. 207).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А. В. Горохову (Зоологический институт РАН) за плодотворную критику и замечания по тексту рукописи.

Работа выполнена в Санкт-Петербургском государственном университете, НИР 1.42.289.2012, 1.42.506.2013 и 1.42.1278.2014.

Материал, использованный при изготовлении рисунков 1—15 и 17—21

Рис. 1—4. *Hyperbaenus* sp. Перу, регион Лорето, провинция Укаяли, 17 км NNE Контамана, горячие источники (Aguas Termales), 26:VII—4.VIII.2013 (Н. Клюге и Л. Шейко), 1 ♀ имаго.

Рис. 5, 6. Rhaphidophoridae gen. sp. Чили, X регион — Лос Логос, провинция Льянкиуэ (Llanquihue), Petrohue, lago de Todos los Santos, 3.II.2012 (Н. Клюге и Л. Шейко), 1 ♀ имаго.

Рис. 7, 8. *Papuogryllacris* sp. Индонезия, провинция Папуа (о. Новая Гвинея), Джаяпура, окрестности Депапре (Depapre), 25—28.VIII.2012 (Н. Клюге и Л. Шейко), 2 ♂ и 2 ♀ имаго, 1 ♂ личинка.

Рис. 9—11. *Cratomelus armatus* Blanchard, 1851. Чили, VII и X регионы, 30.XII.2011—11.II.2012 (Н. Клюге и Л. Шейко), ♂♂ и ♀♀ имаго и личинки.

Рис. 12. Mecopodinae gen. sp. Индонезия, провинция Папуа (о. Новая Гвинея), Джаяпура, окрестности Депапре (Depapre), 25—28.VIII.2012 (Н. Клюге и Л. Шейко), 1 ♀ имаго.

Рис. 13. *Ripipteryx* (*Mirhipipteryx*) *peruviana* Saussure, 1896. Перу, регион Лорето, провинция Укаяли, 17 км NNE Контамана, горячие источники (Aguas Termales), 26.VII—4.VIII.2013 (Н. Клюге и Л. Шейко), 9 ♂ и 7 ♀ имаго.

Рис. 14, 15. *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758). Ленинградская обл., Лодейнопольский р-н, Заостровье, VI.2001, имаго и личинки.

Рис. 17. *Tettigonia cantans* (Fuessly, 1775) (*Gryllus*). Россия, Белгородская обл., Борисовка: ♂ имаго.

Рис. 18. *Conocephalus* sp. Индонезия, провинция Папуа (о. Новая Гвинея), долина Балием, Элагаима (Elagaima), 15—19.VIII.2012 (Н. Клюге и Л. Шейко), 1 ♂ имаго.

Рис. 19—21. *Phaloria* (*Papuloria*) *aspersa* Gorochov, 1996. Индонезия, провинция Папуа (о. Новая Гвинея), Джаяпура, Вайна (Waena), 9—13.VIII.2012 (Н. Клюге и Л. Шейко), ♂♂ и ♀♀ имаго.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горохов А. В. 1995а. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Труды Зоологического института РАН. 260 (1), 224 с.; (2), 212 с.

Горохов А. В. 1995б. О системе и эволюции отряда прямокрылых (Orthoptera). Зоологический журнал. 74 (10): 39—45.

Клюге Н. Ю. 1996. Мифы в систематике насекомых и принципы зоологической номенклатуры. Энтомологическое обозрение. 75 (4): 939—944.

Клюге Н. Ю. 1999. Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов. Энтомологическое обозрение. 78 (1): 224—243. Английский перевод: Kluge N. J. 1999. A system of alternative nomenclatures of supra-species taxa. Linnaean and post-Linnaean principles of systematics. Entomological Review. 79 (2): 133—147.

Клюге Н. Ю. 2000. Современная систематика насекомых. Часть I. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб.: Лань. 336 с.

Клюге Н. Ю. 2002. Гомология ротовых частей блох (Aphaniptera). Энтомологическое обозрение. 81 (4): 808—816. Английский перевод: Kluge N. J. 2002. The homology of mouthparts in fleas (Aphaniptera). Entomological Review. 82 (8): 1020—1026.

Клюге Н. Ю. 2004с. Некоторые соображения из области общей энтомологии, возникшие в процессе подготовки к печати монографии «Phylogenetic System of Ephemeroptera». Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России (Материалы второго Всероссийского

симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 15—17 сентября 2003). Воронежский государственный университет. 88—94.
Клюге Н. Ю. 2012. Кладоэндезис и новый взгляд на эволюцию метаморфоза у насекомых. Энтомологическое обозрение. 91 (1): 63—78. Английский перевод: Kluge N. J. 2012. Cladoendesis and a new look at the evolution of insect metamorphosis. Entomological Review. 92 (6): 622—632.
Шаров А. Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых. Труды Палеонтологического института АН СССР. 118: 1—216, 12 табл.
Ander K. 1939. Vergleichend-Anatomische und Phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria). Opuscula Entomologica. Suplementum II: 1—306.
Beier M. 1955. Embioidea und Orthopteroidea, Ordnung Saltatoria. In: Bronn H. G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, Abt. 3, Buch 6, Lief 1: 1—304.
Beier M. 1969. Klassifikation. In: J. G. Helmcke, D. Stark, H. Wermuth (eds). Handbuch der Zoologie. Bd. 4 (Arthropoda), Häfte 2 (Insecta), Teil 1 (Allgemeins). 5: 1—7.
Bethoux O. 2012. Grylloptera — a unique origin of the stridulatory file in katydids, crickets, and their kin (Archaeorthoptera). Arthropod Systematics & Phylogeny. 70 (1): 43—68.
Boudreaux H. B. 1979. Arthropod Phylogeny, with Special Reference to Insects. New York: J. Wiley & Sons. 320 p.
Cappe de Baillon P. 1919. Contribution anatomique et physiologique a l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grrilloniens. La Cellule. Recuel de Cytologie et d'Histologie Générale. 31 (1): 7—245, Pl. 1—8.
Crampton G. C. 1915. The thoracic sclerites and the systematic position of *Grylloblatta campodieformis* Walker, a remarkable annectant, «Orthopteroid» insect. Entomological News. 26 (10): 337—350.
Desutter-Grandcolas L. 2003. Phylogeny and the evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). Zoologica Scripta. 32 (6): 525—561.
Dirsch V. M. 1961. A preliminary revision of the families and subfamilies of Acridoidea (Orthoptera, Insecta). Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology. 9: 351—419.
Dirsch V. M. 1966. Acridoidea of Angola. I. Museo de Dondo. Companghia de Diamantes de Angola (Diamang), Publicacoes Culturais. 74: 1—527.
Dominique J. J. 1893. Catalogue des Orthopteres de la Loire-Inferieure. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France. 3 (1): 71—93.
Fenn J. D., Song H., Cameron S. L., Whiting M. F. 2008. A preliminary mitochondrial genome phylogeny of Orthoptera (Insecta) and approaches to maximizing phylogenetic signal found within mitochondrial genome data. Molecular Phylogenetics and Evolution. 49: 59—68.
Fieber F. X. 1852. Orthoptera Oliv. (et omn. auct.) Oberschlesiens. In: Zu der öffentsichen Prüfung aller Klassen des Königlichen Gymnasiums zu Ratibor. 1—6.
Flook P. K., Klee S., Rowell C. H. F. 1999. Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics. Systematic Biology. 48 (2): 233—253.
Gerstaecker A. 1863. Arthropoden. In: W. C. H. Peters, J. V. Carius, A. Gerstaecker (eds). Handbuch der Zoologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 2: 1—414.
Gorochov A. V., Rasnitsyn A. P. 2002. Superorder Gryllidea Laicharting, 1781 (= Orthopteroidea Handlirsch). In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers: 293—303.
Gwynne D. T. 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orhoptera): A hypothesis supporting multiple origins of acoustic signalling, complex spermatophores and maternal care in crickets, katids, and weta. Journal of Orthoptera Research. 4: 203—218.
Haeckel E. 1896. Systematische Phylogenie. Zweiter Theil: Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere (Invertebrata). Berlin: Verlag von Georg Reimer. 720 p.
Handlirsch A. 1903. Zur Pylogenie der Hexapoden. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse. 112 (1): 1—23.
Handlirsch A. 1925. Geschichte, Literatur, Technik, Paläontologie, Phylogenie, Systematik. In: Schröder Ch. Handbuch der Entomologie. Bd. III. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 1201 p.

Hennig W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insecten. Beiträge zur Entomologie, Sonderheft. 3: 1—85.
Hennig W. 1962. Veränderungen am phylogenetischen System der Insecten seit 1953. Tagungsberichte. Nr. 45. Bericht über die 9. Wanderversammlung Deutscher Entomologen 6. bis 9 Juni 1961 in Berlin. 29—42.
Hennig W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insecten. Frankfurt am Main: W. Kramer, Senckenberg-Buch. 49: 1—436.
Hennig W. 1981. Insect Phylogeny. Translated and edited by A. C. Pont, revisionary notes by D. Schlee. J. Wiley & Sons. 514 p.
Jost M. C., Shaw K. L. 2006. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. Molecular Phylogenetics and Evolution. 38: 510—530.
Kirby W., Spence W. 1826. An Introduction to Entomology. Vol. 3. London: Longman, Hurst, Rees, Orme & Brown. 720 p.
Kluge N. J. 2004a. The Phylogenetic System of Ephemeroptera. Kluwer Academic Publishers. i-xiii + 442 p.
Kluge N. J. 2004b. Larval leg structure of *Nannochorista* and characteristics of Mecoptera. Russian Entomological Journal. 12 (4): 349—354.
Kluge N. J. 2005a. Larval/pupal leg transformation and a new diagnosis for the taxon Metabola Burmeister, 1832 = Oligoneoptera Martynov, 1923. Russian Entomological Journal. (2004) 13 (4): 189—229.
Kluge N. J. 2005b. Metamorphosis and homology of mouthparts in Neuropteroidea (Hexapoda: Metabola), with remarks on systematics and nomenclature. Russian Entomological Journal. 14 (2): 87—100.
Kluge N. J. 2010a. Circumscriptional names of higher taxa in Hexapoda. Bionomina. 1: 15—55.
Kluge N. J. 2010b. Paradoxical moulting process in *Orthezia urticae* and other coccids (Arthroidignatha, Gallinsecta). Zoosystematica Rossica. 19 (2): 246—271.
Kluge N. J. 2012. General system of Neoptera with description of a new species of Embioptera. Russian Entomological Journal. 21 (4): 371—384.
Kluge N. J. 2013. Additions to the system of neopterous insects (Neoptera). Труды Русского энтомологического общества. 84 (2): 53—60.
Kluge N. J., Novikova E. A. 2011. Systematics of the mayfly taxon *Acentrella* (Ephemeroptera, Baetidae), with description of new Asian and African species. Russian Entomological Journal. 20 (1): 1—56.
Latreille P. A. 1802—1804. Histoire naturelle, générale et particuliere des Crustacés et des Insectes. Paris: de l'Imprimerie de F. Dufar, T. 1—12.
Legendre F., Robillard T., Song H., Whiting M. F., Desutter-Grandcolas L. 2010. One hundred years of instability in ensiferan relationships. Systematic Entomology. 35: 475—488.
Linnaeus C. 1758. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Holmiae: Impensis Direct. Laurentii Salvii. 824 p.
MacLeay W. S. 1821. Horae entomologicae, or essay on the annulose animals. Vol. I. Part II. Containing an attempt to ascertain the rank and situation which the celebrated Egyptian insect, *Scarabaeus Sacer*, holds among organized beings. London: Printed for S. Bagster by Richard and Arthur Taylor. 161—524.
Olivier A. G. 1789. Insectes. Characteres des genres des insectes. In: Encyclopedie methodique. Histoire naturelle. T. 4. 19—44.
Packard A. S. 1886. On the nature and origin of the so-called «spiral thread» of tracheae. The American Naturalist. 20 (5): 438—442.
Snodgrass R. E. 1935. The abdominal mechanisms of a grasshopper. Smithsoian Miscellaneous Collections. 94 (6): 1—89.
Stephens J. F. 1829. A Systematic Catalogue of British Insects: Being an Attempt to Arrange all the Hitherto Discovered Indigenous Insects in Accordance with Their Natural Affinities. London: Baldwin and Cradock. 388 p.
Vickery V. R., Kevan D. K. 1983. A monograph of the orthopteroid insects of Canada and adjacent regions. Lyman Entomological Museum and Research Laboratory. Mem. No. 13. 1: 1—679.

Walker E. M. 1919. The terminal abdominal structures of Orthopteroid insects: a phylogenetic study. Annals of the Entomological Society of America. 12: 267—316, pl. 20—28.
Zeuner F. E. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. London: British Museum (Natural History). 321 p.
Zompro O. 2005. Inter- and intra-ordinal relationships of the Mantophasmatodea, with comments on the phylogeny of polyneopteran orders (Insecta: Polyneoptera). Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg. 89: 85—116.

STRUCTURE OF OVIPOSITORS AND CLADOENDESIS OF SALTATORIA, OR ORCHESOPIA

N. Ju. Kluge

Key words: ovipositor, stridulation, circumscriptional nomenclature, cladoendesis, phylogeny, evolution, Orthoptera, Saltatoria, Orchesopia, Dolichocera, Ensifera, Caelifera, Rhaphidophoridae, Stenopelmatidae, Anostostomatidae, Tettigoniidae, Tridactylidae, *Ripipteryx*, Tetrigidae, Acrididae.

SUMMARY

The oldest circumscriptional names of the taxon under consideration are Orchesopia Rafinesque, 1815 and Saltatoria Latreille, 1817. Recent Saltatoria are divided into two subordinated taxa, whose circumscriptional names are Dolichocera Bey-Bienko, 1964 and Caelifera Ander, 1936 [= Metorthoptera Crampton, 1927 = Brachycera Bey-Bienko, 1964 (non Brachycera Zetterstedt, 1842)]. The name Ensifera Chopard, 1920, according to its original circumscription, belongs to the taxon which includes Tridactylidae; the name Caelifera Ander, 1936 originally belongs to the taxon which also includes Tridactylidae, so these two circumscriptional names cannot be used in the same classification. Saltatoria belong to Tegminoptera Kluge, 2013, which belong to Rhipineoptera Kluge, 2012. Holophyly of Saltatoria is well proven by autapomorphies, among which the most conclusive are the stagnofemoral leaping specialization of hind legs with trochanter irreversibly reduced, and the inverted pose of protoptera in penultimolarval and ultimolarval stages. All Saltatoria can be divided into an extinct plesiomorphon Permorchesopia **taxon n.** (characterized by primitively 5-segmented tarsi) and Neorchesopia **taxon n.** (characterized by partial or complete fusion of 1st and 2nd tarsomeres).

Structure and evolution of the ovipositors is discussed. The term **kinetapophyses** is proposed as a common name for homologous abdominal appendages — retractile vesicles on pregenital segments of Triplura and Diplura and the 1st and 2nd valves of ovipositor on VIII and IX abdominal segments of female Amyocerata. The portion of sternum, which contains muscles running to kinetapophyses and styli, can be termed either **styliger**, or **bistiliger**, or pair of **unistyligers**; the term «coxite» should be avoided as referring to doubtful homologization of the appendages. Autapomorphy of Dolichocera is the presence of a secondary olistheters coupling IX styligers (3rd valves) with the primary ovipositor (consisted of 1st and 2nd valves, i. e. VIII and IX kinetapophyses). Among Dolichocera, the most primitive ovipositor occurs in Rhaphidophoridae, whose secondary rhachis represents a compact projection coupled with secondary aulax on IX kinetapophysis. Rhaphidophoridae and Stenopelmatidae can be united to a plesiomorphon Stratensifera **taxon n.**, whose IX styliger overlaps VIII and IX kinetapophyses from lateral side (as in the primitive insect oviposi-

tor) and is coupled only with IX kinetapophysis. The plesiomorphon Mesensifera **taxon n.** includes Anostostomatidae and has ovipositor structure intermediate between that of Stratensifera and Tettigensifera: IX styliger retains coupling with IX kinetapophysis, but its ventral margin is inserted into a groove on dorsal side of VIII kinetapophysis. In the taxon Tettigensifera **taxon n.** (comprising Tettigoniidae and related groups) IX styliger lost coupling with IX kinetapophysis and became coupled only with VIII kinetapophysis, so that IX kinetapophysis lost its significance. In the taxon Gryllensifera **taxon n.** (comprising Gryllidae and related groups) the ovipositor undergoes further change, which is the reduction of IX kinetapophyses. This hypothesis about character polarity in ovipositors structure well agrees with the hypothesis about evolution of stridulatory and hearing apparatuses of Saltatoria given in this paper. In the burrowing ovipositor of Caelifera, shortened IX kinetapophyses (2nd valves) and primary olistheters are not vestiges, but components necessary for the burrowing function. Examination of *Ripipteryx* allows understanding the origin of the peculiar lateral apodemes, which are present in ovipositors of other Caelifera; all Caelifera other than Tridactylidae form a holophyletic taxon Vectocaelifera **taxon n.**

Evolution of sound communication of the Saltatoria is discussed. Common ancestor of Dolichocera and Caelifera had femoro-abdominal stridulatory apparatus, which is retained in certain representatives of Dolichocera and Caelifera. External tympanal hearing organs are initially absent and appeared independently on different places in certain taxa of Dolichocera and Caelifera. Within Dolichocera, the holophyletic taxon Acoustopoda **taxon n.** comprises Mesensifera, Tettigensifera and Gryllensifera and is characterized by appearing of external tympanal hearing organs on fore tibiae. Within Acoustopoda, the holophyletic taxon Striduloptera **taxon n.** comprises Tettigensifera and Gryllensifera and is characterized by appearing of tegminal stridulatory apparatus, which substituted the ancestral femoro-abdominal stridulatory apparatus. In a part of Caelifera the femoro-abdominal stridulatory apparatus is substituted by a similar femoro-tegminal mode of stridulation. Within Caelifera, the holophyletic taxon Acoustogastra **taxon n.** comprises Acrididae, Pamphagidae, Pyrgomorphidae and related taxa and is characterized by appearing of external tympanal hearing organs on the first abdominal segment.

ISSN 0367-1445

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

ТОМ XCV 2016 ВЫПУСК 4

Санкт-Петербург
«НАУКА»

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РАН
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Б. А. КОРОТЯЕВ

Редакционная коллегия:

Л. Н. АНИСЮТКИН (ответственный секретарь), С. А. БЕЛОКОБЫЛЬСКИЙ,
А. Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ, Р. Д. ЖАНТИЕВ, В. А. ПАВЛЮШИН,
А. В. ПУЧКОВ, А. П. РАСНИЦЫН, С. Я. РЕЗНИК,
А. В. СЕЛИХОВКИН, А. А. СТЕКОЛЬНИКОВ, И. Х. ШАРОВА

Журнал основан в 1901 г.

Выходит 4 раза в год

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2016
© Санкт-Петербургский филиал ФГУП «Издательство «Наука», 2016
© Составление. Редколлегия журнала «Энтомологическое обозрение», 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Резник С. Я., Войнович Н. Д. Ритм вылета и контроль качества при лабораторном и массовом разведении трихограмм (Hymenoptera, Trichogrammatidae) 705

Овчинникова А. А., Овчинников А. Н., Резник С. Я., Долговская М. Ю., Белякова Н. А. Динамика веса самок из инвазионной и автохтонной популяций *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) в ходе индукции репродуктивной диапаузы . . . 717

Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. Изменчивость параметров развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) в течение жизненного цикла как генотипическая адаптация данного вида . 729

Раздобурдин В. А., Козлова Е. Г. Взаимодействия в системе «растение—паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae)—клещеядная галлица *Feltiella* sp. (Diptera, Cecidomyiidae)» на различных сортообразцах огурца 748

Шамшев И. В., Селицкая О. Г. Метилсалицилат — аттрактант для мухи-толкунчика *Rhamphomyia gibba* (Fallén) (Diptera, Empididae) . 758

Клюге Н. Ю. Строение яйцекладов и кладоэндезис прыгающих прямокрылых (Saltatoria, или Orchesopia) 765

Медведев С. Г. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 4: общая характеристика и признаки строения брюшка 801

CONTENTS

Page

Reznik S. Ya., Voinovich N. D. Emergence rhythm and quality control in laboratory and mass rearing of *Trichogramma* species (Hymenoptera, Trichogrammatidae) 705

Ovchinnikova A. A., Ovchinnikov A. N., Reznik S. Ya., Dolgovskaya M. Yu., Belyakova N. A. Weight dynamics in females from invasive and autochthonous populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) during the induction of reproductive diapause 717

Vereschagina A. B., Gandrabur E. S. Variability of the development parameters of the bird cherry—oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) clones during life cycle as a genotypic adaptation of this species 729

Razdoburdin V. A., Kozlova Ye. G. Interactions in the system «host plant—the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae)—the predatory midge *Feltiella* sp. (Diptera, Cecidomyiidae)» on cucumber cultivars 748

Shamshev I. V., Selitskaya O. G. Methyl salicylate, an attractant to the dance fly *Rhamphomyia gibba* (Fallén) (Diptera, Empididae) 758

Kluge N. Ju. Structure of ovipositors and cladoendesis of Saltatoria, or Orchesopia 765

Medvedev S. G. Morphological diversity of fleas' structures (Siphonaptera). Part 4: General characteristics and the features of the abdomen 801

Халин А. В., Айбулатов С. В. Диагностические признаки плейритов груди кровососущих комаров (Diptera, Culicidae): топология щетинок у видов родов *Anopheles* Meigen, 1818; *Coquillettidia* Dyar, 1905; *Culex* Linnaeus, 1758; *Culiseta* Felt, 1904; *Lutzia* Theobald, 1903 и *Uranotaenia* Lynch Arribalzaga, 1891 823
Евдокарова Т. Г., Зварикова М. Новый род бахромчатокрылых (Thysanoptera, Thripidae) в фауне Сибири 848
Гапон Д. А. Первые находки восточноазиатского мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera, Pentatomidae) в России, Абхазии и Грузии 851
Джапошвили Г., Костюков В. В. Первое сообщение о видах рода *Pronotalia* Gradwell, 1957 (Hymenoptera, Eulophidae) в Грузии 855
Аше М., Емельянов А. Ф. Обзор неотропического рода *Sparnia* Stål (Hemiptera, Fulgoroidea: Delphacidae) 860

Устюжанин П. Я., Ковтунович В. Н. Два новых вида веерокрылок рода *Alucita* Linnaeus (Lepidoptera, Alucitidae) с Мадагаскара 889
Астахов Д. М. Обзор ктырей родов *Trichardopsis* Oldroyd, 1958 и *Udenopogon* Becker, 1913 (Diptera, Asilidae) и описание новой палеарктической трибы Udenopogonini trib. n. 892

Краткие сообщения

Коротяев Б. А. О появлении новых видов долгоносиков сем. Apionidae (Coleoptera, Curculionoidea) в Приморском крае России 897
Авторский указатель за 2016 г., том XCV 900

Khalin A. V., Aibulatov S. V. Diagnostic characters of the thoracic pleurites of mosquitoes (Diptera, Culicidae): topology of setae in species of the genera *Anopheles* Meigen, 1818, *Coquillettidia* Dyar, 1905, *Culex* Linnaeus, 1758, *Culiseta* Felt, 1904, *Lutzia* Theobald, 1903, and *Uranotaenia* Lynch Arribalzaga, 1891 823
Evdokarova T. G., Zvarikova M. A new genus of the Thysanoptera (Thripidae) in the fauna of Siberia 848
Gapon D. A. First records of the brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera, Pentatomidae) in Russia, Abkhazia and Georgia 851
Japoshvili G., Kostjukov V. V. First record of *Pronotalia* Gradwell, 1957 (Hymenoptera, Eulophidae) wasps from Georgia 855
Asche M., Emeljanov A. F. A review of the Neotropical planthopper genus *Sparnia* Stål (Hemiptera, Fulgoroidea: Delphacidae) 860
Ustjuzhanin P. Ya., Kovtunovich V. N. Two new species of the many-plumed moth genus *Alucita* Linnaeus (Lepidoptera, Alucitidae) from Madagascar . . 889
Astakhov D. M. A review of robber-flies of the genera *Trichardopsis* Oldroyd, 1958 and *Udenopogon* Becker, 1913 (Diptera, Asilidae) and description of the new Palaearctic tribe Udenopogonini trib. n. 892

Short communications

Korotyaev B. A. On the appearance of new weevils of the family Apionidae (Coleoptera, Curculionoidea) in Primorskiy Territory, Russia 897
Author index for 2016, volume XCV 900

Учредители:
Российская академия наук
Отделение биологических наук РАН
Русское энтомологическое общество
199034, Университетская наб., 1, С.-Петербург
Телефон: (812) 328-12-12
res@zin.ru

Журнал зарегистрирован Министерством печати и информации
Российской Федерации
Регистрационный номер 0110267 от 8 февраля 1993 г.

Издатель: Санкт-Петербургский филиал ФГУП «Издательство «Наука»
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru; www.naukaspb.com

Зав. редакцией *И. А. Алексеева*
Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *Н. И. Журавлева*, *Л. Д. Колосова* и *И. В. Смирнова*
Компьютерная верстка *Т. Н. Поповой*

Подписано к печати 21.12.2016. Дата выхода 30.12.2016. Формат 70×100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 18.9. Уч.-изд. л. 21.3.
Тираж 89 экз. Тип. зак. № 943. Цена свободная

Адрес редакции: 199034, Санкт-Петербург,
Университетская набережная, 1
Телефон: (812) 328-46-09 (335)
main@nauka.nw.ru

Отпечатано в ППП «Типография «Наука» с готового оригинал-макета
121099, Москва Г-99, Шубинский пер., 6

«Наука»

Индекс
71110

ISSN 0367-1445 «Энтомологическое обозрение», 2016, том XCV, вып. 4, с. 705—912.