

УДК 595.7 : 576.3 + 591.5

АНАЛИЗ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ КОРОТКОУСЫХ ПРЯМОКРЫЛЫХ (ORTHOPTERA, CAELIFERA, EUMASTACOIDEA И ACRIDOIDEA) ФАУНЫ СССР НА ОСНОВЕ СИНТЕЗА ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ, ТАКСОНОМИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

И. В. СТЕБАЕВ, А. Г. БУГРОВ, Л. В. ВЫСОЦКАЯ

Путем сопоставления цитогенетических данных с морфоадаптационными, экологическими и зоогеографическими предлагается схема эволюции саранчовых семейства Acrididae на арене жизни на берегах Тетис и в Ангариде. Специализация морфоадаптационного недифференцированных обитателей лесных ландшафтов в сторону выработки признаков, связанных с обитанием на поверхности почвы и на травах, сопровождалась нарастающей блокировкой рекомбинационной изменчивости.

Короткоусые прямокрылые своеобразны по сочетанию древности происхождения, длительности эволюции и несомненного процветания в современности. Последнее в основном относится к саранчовым (Шаров, 1968; Историческое развитие..., 1980). Систематика саранчовых, особенно в СССР, благодаря трудам Г. Я. Бей-Биенко и Л. Л. Мищенко (1951) разработана лучше, чем многих других групп насекомых. Хорошо исследовано и богатейшее морфологическое разнообразие обитателей различных ландшафтов. Между тем филогению разных групп саранчовых, а особенно семейства Acrididae, нельзя считать окончательно установленной. Решению этого вопроса может помочь применение цитогенетических данных.

В предыдущей публикации (Высоцкая с соавт., 1983) мы обращали внимание на то, что большое морфологическое разнообразие саранчовых сочетается со значительным единообразием их кариотипов, что в большинстве случаев затрудняет выяснение филогенетических взаимосвязей этих насекомых. Наряду с тем была показана применимость для этих целей такого показателя, как среднее число хиазм на мейотическую клетку у того или иного вида в сочетании с показателем вариабельности этой величины. Основная тенденция изменения упомянутых величин в эволюции саранчовых — их уменьшение вследствие как Робертсоновских перестроек, так и других механизмов, снижающих частоту кроссинговера, а значит и сокращающих рекомбинационную изменчивость (рис. 1). По-видимому, эволюционное значение уменьшения числа хиазм состоит в том, что естественный отбор таким путем поддерживает устойчивость наиболее благоприятных генных комбинаций, способствуя тесному сцеплению генов в хромосоме (Солбриг О. и Д., 1982). Учет цитогенетических показателей совершенно необходим, но его нельзя считать вполне достаточным для целей филогенетического исследования. Несомненно, нужен синтез таких данных с данными адаптационной морфологии и этологии, объединяемых в концепции жизненных форм, а также с данными по характеру географического распространения видов и по биотопическому распределению их популяций внутри ареала.

В этой статье мы опираемся на сведения ранее вышедших в свет публикаций нашего коллектива — по цитогенетике: Бугров, Высоцкая (1981); Высоцкая с соавт. (1983); по морфоадаптационным типам: Стебаев (1970); Стебаев, Омельченко (1981); по этологии: Стебаев, Никитина (1975а, б; 1976); Никитина (1978); Соболев, Омельченко (1981); по пищевой специализации: Стебаев, Пшеницына (1978); Пшеницына (1981); по экологии и зоогеографии: Стебаев (1957); Сергеев (1981); Стебаев, Сергеев (1982), а также на работы других авторов, в частности Ф. Н. Правдина и

Л. Л. Мищенко (1980). В основу развиваемого ниже взгляда положены эколого-эволюционные представления Б. П. Уварова (Uvarov, 1938, 1966) и Г. Я. Бей-Биенко (1948, 1950а, б, 1959 и др.).

Мы располагаем данными для территории Сибири, Советского Дальнего Востока и части Средней Азии. Естественно, что материалы из этого региона не дают возможности полно решить филогенетические вопросы, для чего нужны данные по мировой фауне. Однако следует иметь в виду, что наш регион связан с древними и стабильными платформами (Ангарида), включает в себя часть Древнего Средиземноморья, а также территории, фауна которых связана с районами Юго-Восточной Азии. Все это, а также разнообразие местообитаний в пределах выше-названной территории позволяет надеяться, что предложенная ниже схема может послужить основой для дальнейшей дискуссии.

Мы считаем приятным долгом принести сердечную благодарность за консультации по вопросам таксономии и зоогеографии сотруднику Исследовательского центра по изучению вредных насекомых (Лондон) Г. В. Попову и вспомнить о многих добрых советах, данных в свое время создателем центра Б. П. Уваровым и особенно Г. Я. Бей-Биенко.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФИЛОГАНИИ САРАНЧОВЫХ

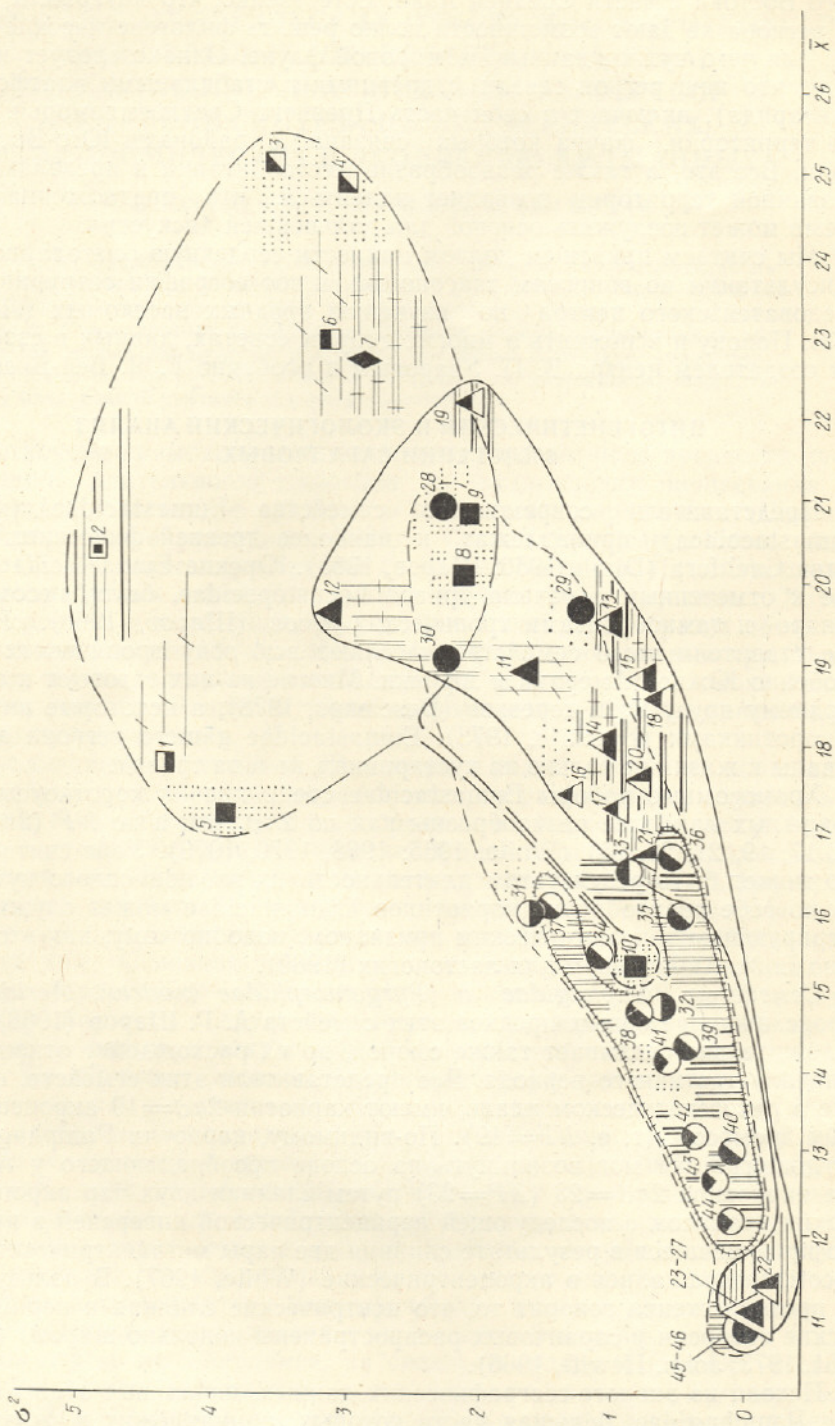
Представители современного семейства Eumastacidae (надсем. Eumastacoidea) принадлежат к наиболее древней филогенетической ветви Caelifera (Dirsh, 1956; Шаров, 1968). Юрские Eumastacidae, близкие к отмеченным с начала триаса Locustopseidae, были, несомненно, дендро- и тамнобионтами тропических лесов (Шаров, 1968). И ныне представители этого семейства населяют всю зону тропических лесов, особенно Южной Америки и Африки. Многие из них тяготеют к самому верхнему ярусу крон деревьев (Descamps, 1978), а некоторые питаются папоротниками (Blackith, 1973). Eumastacidae нашего региона адаптированы к жизни не только на кустарниках, но и на травах.

Хромосомные наборы Eumastacidae среди прочих короткоусых прямокрылых наиболее разнообразны как по $2n\sigma$, так и по NF ($2n\sigma=14, 15, 17, 19, 21, 23, 25$) (White, 1965, 1968, 1970, 1973). Уайт считает, что это может быть результатом длительности их эволюционного пути. Само по себе разнообразие кариотипов Eumastacidae может служить интегрирующим таксономическим признаком, подобно тому, как это показано Е. М. Анбиндером для ластоногих (1980).

Семейства Pamphagidae и Pyrgomorphidae (надсем. Acridoidea). Происхождение общих предков этих семейств А. Г. Шаров (1968) предположительно связывает также с юрой, но их расхождение отнесено им к началу третичного периода. Все представители этих семейств, изученные в цитогенетическом плане, имеют кариотип $2n\sigma=19$ акроцентрических хромосом (т. е. $NF=19$). По-видимому, кариотип Pamphagidae и Pyrgomorphidae мог возникнуть на основе преобладающего у Acridoidea кариотипа $2n\sigma=23$ ($NF=23$) путем слияния двух пар акроцентрических хромосом с последующей перичентрической инверсией в них, так что получившиеся в результате слияния две пары метацентрических хромосом превращались в акроцентрические (White, 1967). В пользу такого предположения говорит то, что центрические слияния и перичентрические инверсии у саранчовых распространены довольно широко (White, 1951, 1973; John, Hewitt, 1966).

Исходя из эколого-географических данных, начальные этапы эволюции Pamphagidae, большая часть которых принадлежит к жизненной форме обитателей открытой поверхности почвы или геобионтов (Бей-Биенко, 1948), были связаны с каменисто-пустынными ландшафтами Южной и Восточной Африки. На грани кайнозоя присоединение Иранского микроконтинента к Евразии создало, по-видимому, вторичный, но сходный по условиям центр их формирования в Юго-Западной Азии (Правдин, Мищенко, 1980). Схематически это (как и в других раз-

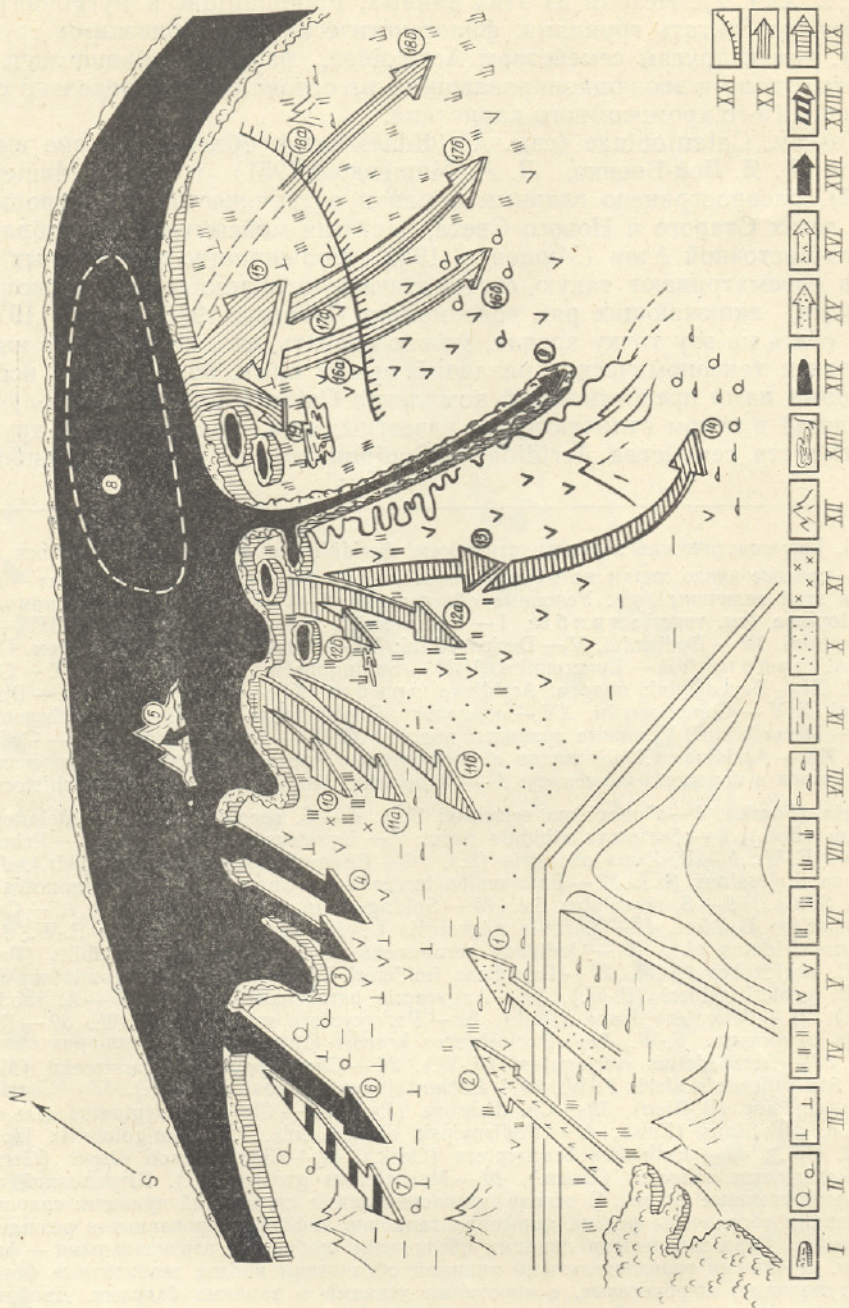
- I I
- II II
- III III
- IV IV
- V V
- VI VI
- VII VII
- VIII VIII
- IX IX
- X X
- XI XI
- XII XII
- XIII XIII
- XIV XIV
- XV XV
- XVI XVI
- XVII XVII
- XVIII XVIII
- XIX XIX
- XX XX
- XXI XXI



бираемых нами случаях) показано на рис. 2 (XV, 1). Эволюция Pyrgomorphidae протекала, вероятно, на тех же территориях, но была связана с приспособлением к относительно влажным лесным и отчасти травянистым местообитаниям, в том числе и внутри аридных районов (рис. 2, XVI, 2). Исходя из этих данных, Pamphagidae и Pyrgomorphidae можно считать группами, филогенетически более близкими друг к другу, чем к другим семействам Acridoidea, рано обособившимися от общего ствола и эволюционировавшими на основе своего предельно стабильного 19-го хромосомного кариотипа.

Подсем. Catantopinae (сем. Acrididae) в том объеме, как оно выделяется Г. Я. Бей-Биенко, Л. Л. Мищенко (1951) и Л. Л. Мищенко (1952), распространено главным образом в тропических и субтропических лесах Старого и Нового Света, достигая максимума разнообразия в Юго-Восточной Азии (Мищенко, 1952). Большинство зарубежных авторов рассматривают такую систематическую общность как несколько семейств, включающих ряд подсемейств (Uvarov, 1966; Dirsh, 1975). Если стать на эту точку зрения, можно сказать, что, несмотря на высокие ранги таксономических различий между ними, большинство исследованных нами представителей комплекса Catantopinae (как его лучше называть) в целом отличаются от известных нам представителей других подсемейств семейства Acrididae — Oedipodinae и Acridinae наиболь-

Рис. 1. Цитогенетические характеристики сем. Acrididae из фауны СССР. По оси абсцисс — среднее число хиазм на мейотическую клетку вида (\bar{x}), по оси ординат — дисперсия этой величины (σ^2). Условные обозначения: I—V — таксономический комплекс Catantopinae (см. текст); трибы: I — Calliptamini, II — Cyrtacanthacridini, III — Conophymatini, IV — Podismini, V — Dericorythini; VI — подсем. Egnatiinae, подсем. Oedipodinae, трибы: VII — Epacromiini, VIII — Sphingonotini, IX — Locustini, X — Oedipodini, XI — Bryodemini; подсем. Acridinae, трибы: XII — Arcypterini, XIII — Dociostaurini, XIV — Gomphocerini, XV — подтриба Chorthippina, XVI — Chrysochraontini, XVII — Mecostethini. Условные границы: подсем. XVIII — Catantopinae, XIX — Oedipodinae, XX — Acridinae; XXI — видов с уменьшенным числом хромосом (17 хромосом). Виды (даны в порядке изложения): 1 — *Calliptamus barbarus* (Costa), 2 — *Schistocerca gregaria* (Forsk.), 3 — *Conophima semenovi* Zub., 4 — *C. socolovi* Zub., 5 — *Melanoplus frigidus* (Boh.), 6 — *Dericorys albidula* Serv., 7 — *Egnatius apicalis* Stol., 8 — *Primnoa primnoa* F.-W., 9 — *Podisma pedestris* (L.), 10 — *Eirenephilus longipennis* (Shir.), 11 — *Aiolopus thalassinus* (F.), 12 — *Epacromius tergestinus* (Charp.), 13 — *Sphingonotus savignyi* Sauss., 14 — *S. maculatus* Uv., 15 — *Sphingoderus carinatus* (Sauss.), 16 — *Oedauleus asiaticus* B.-Bien., 17 — *Locusta migratoria* L., 18 — *Pyrgodera armata* F.-W., 19 — *Psophus stridulus* (L.), 20 — *Oedipoda cerulescens* (L.), 21 — *Celes variabilis* (Pall.), 22 — *C. skalozubovi* Adel., 23 — *Bryodema holdereri* Kraus., 24 — *B. tuberculatum* (F.), 25 — *B. gebleri gebleri* (F.-W.), 26 — *Angaracris barabensis* (Pall.), 27 — *A. rhodopa* (F.-W.), 28 — *Arcyptera fusca* (Pall.), 29 — *Pararcyptera microptera* F.-W., 30 — *Ramburiella turcomana* F.-W., 31 — *Dociostaurus kraussi* (Ingen.), 32 — *Eremippus simplex* (Ev.), 33 — *Aeropedellus variegatus* (F.-W.), 34 — *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.), 35 — *Stauroderus skalaris* F.-W., 36 — *Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.), 37 — *Chorthippus intermedius* (B.-Bien.), 38 — *Ch. dichrous* (Ev.), 39 — *Ch. albomarginatus* (De G.), 40 — *Ch. aethalinus* (Zub.), 41 — *Podismopsis altaica* Zub., 42 — *Mongolotettix japonicus* (I. Bol.), 43 — *Euthistira brachyptera* (Ocsk.), 44 — *Chrysochraon dispar* (Germ.), 45 — *Parapleurus alliaceus* (Germ.), 46 — *Mecostethus grossus* (L.). Штриховкой обозначены жизненные формы. В основе штриховки лежит следующий принцип: сплошными линиями обозначены формы, морфоадаптивно дифференцированные в разных направлениях. Горизонтальными линиями обозначены геобионты, вертикальными — фитобионты. Двойными горизонтальными линиями обозначены вполне геобионтные формы, т. е. туполицы, ширококрылые, с короткими усиками и задними бедрами. Двойными вертикальными линиями обозначены вполне фитобионтные формы, отличающиеся комплексом противоположных геобионтам морфометрических параметров. Одинарными линиями обозначены формы, по одной из пар признаков отклоняющиеся в противоположную сторону. Тонкие линии во всех случаях обозначают представителей обычных, а толстые — сильно специализированных жизненных форм. Штрихи на линиях обозначают второстепенные морфоадапционные «оттенки»: вертикальные штрихи — оттенки фитобионтности у геобионтов, горизонтальные — оттенки геобионтности у фитобионтов. Наклон штрихов относительно осевой линии символизирует степень выраженности этих «оттенков». Пунктирными линиями обозначены малодифференцированные формы: горизонтальными — тяготеющие к геобионтам, вертикальными — тяготеющие к фитобионтам. Двойными такими линиями обозначены виды, тяготеющие к вполне выраженным гео- и фитобионтам, а одинарными обозначены виды, тяготеющие к гео- и фитобионтам только по одной паре признаков.



шим средним числом хиазм, а также большей вариабельностью этого показателя (рис. 1, I—V, 1—9). Наименьшее количество хиазм и их вариабельность отмечены нами у части представителей трибы Podismini (рис. 1, IV).

Представители триб Calliptamini и Cyrtacanthacridini обладают наибольшей вариабельностью числа хиазм, т. е. наибольшей степенью рекомбинационной изменчивости (рис. 1, I, II, 1, 2). С морфоадаптивной точки зрения (т. е. по сочетанию ширины и высоты тела, величины лицевого угла, относительной длины усиков и бедер), представители этих триб не могут быть отнесены ни к фито-, ни к геобионтам. Их следует считать недифференцированными жизненными формами (Стебаев, Омельченко, 1981).

Исследование поведения *Calliptamus barbarus* (Costa) в естественных условиях показало, что при движении и в покое насекомое связано с поверхностью почвы (но только прикрытой растительным опадом) и с самими растениями, что можно рассматривать как указание на его исходную фитобионтность. В этой связи существенно, что виды Calliptamini распространены в области Древнего Средиземноморья и обитают не только в пустынях и степях, но и в маквисах и даже на юге лесной зоны на участках обнажения горных пород. Видимо, все это указывает на освоение более или менее открытой среды первичными Catantopinae при переходе от фитобионтности к геобионтности.

Если принять близость рода *Schistocerca* Stål. (триба Cyrtacanthacridini) к олигоценовому представителю этой трибы — *Proschistocerca oligosaenica* Zeun. (Zeuner, 1941), то можно допустить, что он сформировался на окраинах сухих саваноидных субтропических лесов Старого Света и лишь позднее расселился по пустынным ландшафтам. В упоминавшейся системе морфоадаптивных типов оба вышеназванных рода относятся к фитогеобионтам широкотелым и туполицым (что характерно для геобионтов), но с длинными усиками и бедрами. Таким образом, в комплексе Catantopinae выработка геобионтных форм происходила благодаря возможности широкой рекомбинации генетического материала (о чем свидетельствуют большое количество хиазм на мейотическую клетку и дисперсия этой величины) на сухих кромках лесов, возможно, на опушках и полянах (т. е. в азональных участках лесных ландшафтов, которые имели важное значение для эволюции саранчовых). Это могло происходить в третичном периоде одновременно с началом формирования травянистых экосистем саваноидного и степного типов (рис. 2, XVII, 3, 4).

Представители трибы Conophymatini (рис. 1, III, 3, 4) и трибы Podismini *Melanoplus frigidus* (Boh.) (рис. 1, IV, 5) в системе морфоадап-

Рис. 2. Схема возможной эволюции саранчовых на арене жизни во внутритропической Азии. Условные обозначения графические: I—XIII — арена жизни. I — леса, II — кустарники и кустарнички, III — разреженные травостой полян, опушек, в том числе саваноидного типа, IV — лугово-степные травостой, V — степные травостой, VI — луговые травостой, VII — прибрежные лугово-болотные травостой, VIII — щебнистые поверхности, IX — глинистые поверхности, X — пески, XI — засоление, XII — горы, XIII — водоемы, в том числе моря, реки, XIV—XX — основные направления филадаптагенеза семейств и подсемейств саранчовых: XIV — таксономический «комплекс» лесных Catantopinae, XV — сем. Pamphagidae, XVI — сем. Pyrgomorphidae, XVII — подсем. Catantopinae в нелесных ландшафтах, XVIII — подсем. Egnatiinae, XIX — подсем. Oedipodinae, XX — подсем. Acridinae, XXI — граница, соответствующая уменьшению числа хромосом в каротидах видов подсем. Acridinae. Цифровые: в кружках — различные таксономические группы в порядке упоминания их в тексте: 1 — сем. Pamphagidae, 2 — сем. Pyrgomorphidae, 3 — триба Calliptamini, 4 — триба Cyrtacanthacridini, 5 — триба Conophymatini, 6 — триба Dericorythini, 7 — подсем. Egnatiinae, 8 — триба Podismini, 9 — *Eirenephilus longipennis* (Shir.), (триба Podismini), 10 — триба Epracromiini, 11 — триба Sphingonotini: а) роды *Sphingonotus*, *Sphingoderus*; б) роды *Leptopternis*, *Hyalorrhapis*, 12 — триба *Locustini*: а) все роды, кроме *Locusta*; б) *Locusta migratoria* (L.), 13 — триба *Oedipodini*, 14 — триба *Bryodemini*, 15 — триба *Arcypterini*, 16 — триба *Dociostaurini*: а) *Dociostaurus Kraussi*, б) *Eremippus simplex*, 17 — триба *Gomphocerini*: а) *Aeropedellus variegatus*, *Chorthippus hammarstroemi*, б) подтриба *Chorthippina*, 18 — триба *Chrysochraontini*: а) *Podismopsis altaica*, б) остальные виды этой трибы, 19 — триба *Mecostelhini*

тационных типов принадлежат также к недифференцированным формам, но наиболее широколетым и туполицым, т. е. переходным к геобионтам (Стебаев, Омельченко, 1981). Представители трибы *Soporythini* в основном эндемики гор Средней Азии. Видимо, они возникли при выходе их предков из зональных лесных ландшафтов в горные леса и луга (рис. 2, XIV, 5). *Melanoplus frigidus* (Boh.), морфоадапционно тяготея к грациальным фитобионтам, по своему поведению оказывается, однако, близким к фитобионному *Calliptamus barbarus* (Costa). В монголо-сибирских горностепных ландшафтах *M. frigidus* локализуется на теневых склонах гор, обычно перемещаясь по распластанным по земле дерновинам *Carex pediformes* С. А. Мей.

Среди недифференцированных морфоадапционных форм, но с более длинными, чем у остальных, бедрами и усиками, т. е. с признаками фитобионности, наиболее фитобионты представители трибы *Dericorythini*, имеющие также относительно большое число хиазм на мейотическую клетку, столь свойственное большинству изученных нами представителей *Catantopinae* (рис. 1, V, 6). Судя по географическому распространению представителей трибы *Dericorythini*, ее возникновение можно приурочить к опустыненным ландшафтам Древнего Средиземноморья при освоении ее предками подгорных пустынных ландшафтов Юго-Западной Азии с разреженной древесно-кустарниковой растительностью (рис. 2, XVII, 6). Дефицит влаги и избыток тепла могли преодолевать этими насекомыми путем выработки способности к постоянному пребыванию в кроне растений, особенно солянок (Правдин, Мищенко, 1980). Г. Я. Бей-Биенко (1948) специально обращал внимание на сочетание у *Dericorys tibialis* (Pall.) плезiomорфных геобионтных и позднее возникших фитобионтных морфологических признаков.

Со сходным происхождением приспособлений следует связывать и появление рода *Egnatius Stål.* в Юго-Западной Азии, тесно приуроченного к полукустарничкам полевой (рис. 2, XVIII, 7) (например, *Artemisia pauciflora* Web.). Г. Я. Бей-Биенко (Бей-Биенко, Мищенко, 1951) выделяет этот род вместе с некоторыми другими в подсемейство *Egnatiinae*, к которому, по их мнению, среди *Catantopinae* ближе всего стоит триба *Dericorythini*. И по цитогенетическим показателям *Egnatius apicalis Stål.* близок к *Dericorys albidula* Serv. (рис. 1, VI, 7)¹.

Виды трибы *Podismini*, принадлежащие к родам *Primnoa* F.-W. и *Podisma* Berth., наиболее близки по своим цитогенетическим показателям к представителям подсемейств *Acridinae* и *Oedipodinae* (рис. 1, IV, 8, 9). Они относятся к недифференцированным, но тяготеют (по морфоадапционным признакам) к фитобионтным формам (Стебаев, Омельченко, 1981). Для *Primnoa primnoa* F.-W. отмечено постоянное пребывание на растениях и растительном опаде и избегание открытой поверхности почвы. Что касается *Podisma pedestris* (L.), то, например, на юге Западной Сибири ее скопления обнаружены нами на опушках, в том числе и на ветвях деревьев. В то же время для них характерно проникновение на многие десятки метров в глубь окружающей дерновинно-злаковой степи. Таким образом, у морфологически слабо выраженных фитобионтов проявляется склонность к геобионтности поведения. Можно думать, что их предки, обитая в лесах, держались на деревьях, используя широкие субстраты — стволы и толстые ветви, переходя с дерева на дерево по земле, усыпанной опадом, и по листьям широколиствя (рис. 2, XIV, 8). Это могло привести к переходу как к геобионности (жизни на поверхности почвы), так и к фитобионности (на травянистых растениях), т. е. к тем направлениям приспособлений, которые свойственны в первом случае большинству *Oedipodinae* в пустынных ландшафтах, а во втором *Acridinae* — в травянистых. Роль подобных микробиотопов внутри леса как мест становления форм, ставших в

¹ Для *E. apicalis Stål.* есть данные только по среднему числу хиазм на мейотическую клетку.

дальнейшем характерными для почв и травостоев степи, показана В. Г. Мордковичем (1977) на чернотелках (Tenebrionidae).

Особое место среди прочих известных нам Catantopinae занимает один вид трибы Podismini — *Eirenephilus longipennis* (Shir.) (рис. 1, IV, 10). Он резко отличается малым средним количеством хиазм на мейотическую клетку и малой вариабельностью этого показателя, что говорит о наименьшей среди изученных видов Catantopinae рекомбинационной изменчивости этого вида, а следовательно, о наибольшей специализации. Характерный для разреженных участков леса по берегам рек Дальнего Востока, этот вид проникает по узким полосам приречных тополевых лесов через северную Монголию вплоть до Алтая. Он держится на нижних ветвях деревьев и даже на почве под их кронами (рис. 2, XVII, 9). Этот вид можно рассматривать как экологически узкоспециализированный. Он принадлежит к той же категории недифференцированных форм, что и остальные Podismini. Видимо, специализация к очень своеобразным условиям в данном случае сопровождалась значительным уменьшением рекомбинационной изменчивости. В целом же можно сказать, что среди Catantopinae при сохранении значительной рекомбинационной изменчивости по краям лесов от их коренных обитателей возникли исходные формы жителей открытых ландшафтов, что сопровождалось заметными морфоадаптационными перестройками. Такие процессы могли происходить и в Ангариде, например на южной границе лесной зоны так называемой тургайской флоры.

Подсемейство Oedipodinae. На рис. 1 видно, что в области перекрытия цитогенетических показателей Catantopinae и представителей других подсемейств в основном оказываются формы, несущие морфологические признаки фитобионтности (рис. 1, показано элементами вертикальной штриховки). Это относится и к Oedipodinae, для которых фитобионты в основном не характерны. Таковые представлены в этой части цитогенетической скаттер-диаграммы видами трибы Erascomiini (рис. 1, VII).

Род *Aiolopus* Fieb. (рис. 1, VII, 11) считается эволюционно исходным для этой трибы (Правдин, Мищенко, 1980), широко распространен в Старом Свете, особенно в Африке и далее вплоть до Меланезии. В Африке он встречается в саваннах; в пустынных районах он расселяется главным образом по прибрежным ландшафтам (Уваров, 1942). Становление второго рода этой трибы *Erascomius* Uv. могло происходить уже в Ангариде (Уваров, 1942). Этот род отличается и наиболее ярким проявлением геобионтных признаков (укороченные бедра и усики) на фоне фитобионтных, а также наибольшим сходством цитогенетических особенностей с таковыми у Catantopinae (рис. 1, VII, 12). Становление трибы Erascomiini как в тропической части Старого Света, так и в Ангариде происходило, по-видимому, преимущественно в древесно-травянистых местообитаниях (рис. 2, XIX, 10) и было связано с существенными перестройками морфоадаптационных признаков, в то время как цитогенетические признаки оставались еще весьма близкими к таковым большинства Catantopinae.

Можно допустить, что освоение более суровых по условиям открытых местообитаний прибрежных зон Тетиса (галечников, песков, солончаков, солонцов) сопровождалось некоторым ограничением рекомбинационной изменчивости, что свидетельствует о специализации таксона. Именно таковы уже типичные геобионты, несущие, однако, еще некоторые признаки фитобионтности представители трибы Sphingonotini. На цитогенетической скаттер-диаграмме (рис. 1, VIII, 13—15) представители этой трибы занимают место, непосредственно прилегающее к области перекрытия цитогенетических показателей Catantopinae и Oedipodinae. Вероятно, Sphingonotini отражают следующий этап освоения прибрежных ландшафтов, как бы начатого представителями трибы Erascomiini. Статистический анализ доли использования различных субстратов в пределах одной растительной ассоциации для видов рода *Sphingonotus* Fieb. показал их постоянную связь с участками поверх-

ности почвы при несомненном избегании растений (рис. 2, XIX, 11a). По-видимому, как бы боковую адаптационную ветвь этой трибы, связанную с освоением древнеаллювиальных песков бывшего Средиземноморья, представляют виды родов *Leptopternis* Sauss. и *Hyalorrhapis* Sauss. (рис. 2, XIX, 11b).

Менее определена история трибы *Locustini* (рис. 1, IX). По совокупности цитогенетических показателей представители рода *Oedaleus* Fieb. из этой трибы ближе всего к трибе *Erasromiini*. Особенно это относится к виду *Oedaleus asiaticus* B.-Bienko (рис. 1, IX, 16). В отличие от большинства *Oedipodinae* он принадлежит к недифференцированным жизненным формам, характерным для *Catantopinae*, а по характеру питания, как и другие известные нам виды этого рода, резко отличается от большинства *Oedipodinae* потреблением не полукустарничков, а почти исключительно злаков (Пшеницына, 1981). Количественное изучение поведения показало тенденцию этого вида к геобионтности. Во всяком случае при передвижении он избегает растений. Не исключено, что становление *Locustini* в той мере, в какой оно может быть понято на основе характеристик *Oedaleus*, было связано с заселением их предками (также в какой-то мере близкими к *Catantopinae*) семиаридных лугово-степных и степных ландшафтов. Начало этого процесса мыслимо на злаковых полянах, опушках и редколесьях (рис. 2, XIX, 12a). В связи с этим следует отметить, что виды рода *Oedaleus* встречаются в лесных ландшафтах Африки и Восточной Азии лишь в горных районах с полубезлесными участками (Ritchie, 1981). В Африке виды этого рода тяготеют к саваннам, распространяясь в Евразии по типично средиземноморским фриганным ландшафтам, а также по злаковым степям.

Locusta migratoria L. (рис. 1, IX, 17; рис. 2, XIX, 12b) может иллюстрировать адаптацию предков к лугово-болотным биотопам в жарких местообитаниях. В связи с этим нужно отметить, что один из наиболее примитивных родов трибы *Locustini* — *Gastrimargus* Sauss. заселяет субтропические леса, но выходит и в летнелистопадные саванноидные (Ritchie, 1982). По-видимому, этот род происходит от общего предка с эфиопским родом *Locustana* Uv., достаточно близкого также и к роду *Oedaleus* Fieb.

Монотипический род *Pyrgodera* F.-W. (рис. 1, IX, 18), судя по его распространению, имеет «атлантическое происхождение» (Правдин, Мищенко, 1980), однако он довольно широко проникает в остепненные местообитания. Самцы *Pyrgodera armata* F.-W. в отличие от видов рода *Oedaleus* Fieb. избегают открытых поверхностей и тяготеют не только к участкам, покрытым растительным опадом, но и к самим растениям, причем довольно высоким, т. е. их поведение (в отличие от морфологии) указывает на фитобионтность, возможно, в основном былую. О том же, видимо, свидетельствует и характерный обитатель прогреваемых лесных опушек транспалеарктический *Psophus stridulus* (L.), занимающий по своим цитогенетическим признакам особенно близкое место к области *Catantopinae* (рис. 1, IX, 19).

В целом специализация видов трибы *Locustini* при освоении ими открытых ландшафтов (по сравнению с лесными, где, по-видимому, возникли предки *Locustini*) нашла свое отражение в ограничении их рекомбинативной изменчивости, хотя еще и не большой.

Расположение на цитогенетической скаттер-диаграмме трех изученных нами видов трибы *Oedipodini* (рис. 1, X, 20—22), принадлежащих по морфологии и поведению к сильно специализированным открытым геобионтам, отражает их возможную филогенетическую близость к *Locustini*. По цитогенетическим параметрам особое место занимает из них *Celes scalozubovi* Adel. (рис. 1, X, 22), резко отличающийся от другого вида этого рода *C. variabilis* (Pall.) (рис. 1, X, 21) предельно малым числом хиазм и отсутствием его варибельности. Своеобразен и характер географического распространения этого вида. Будучи характерен для лугово-степных местообитаний Дальнего Востока СССР и, вероятно, Маньчжурии, *C. scalozubovi* обнаружен нами в массе в аридных

горно-котловинных степях у границ Монголии и СССР, где он питается, подобно сугубо местным видам трибы *Bryodemini*, кустарниками рода *Saragana* Fabr. (Пшеницына, 1981). По-видимому, это крайне специализированный к аридным экстраконтинентальным условиям вид трибы *Oedipodini*. Определенный сдвиг в сторону предельного сокращения числа хиазм у видов трибы *Oedipodini* совпадает с их геобионтной внешней организацией. Распространение видов этой трибы в прибрежных областях древнего океана Тетис и связь некоторых из них с приречными биотопами показывает, что эта триба в отличие от *Locustini* отражает направление приспособлений предковых форм к освоению не только лугово-степных и степных, но и настоящих пустынных (в том числе и водораздельных) ландшафтов (рис. 2, XIX, 13).

Наиболее своеобразна триба подсемейства *Oedipodinae* — *Bryodemini*, все виды которой по морфологическим и поведенческим признакам — специализированные геобионты. По цитогенетическим признакам они занимают крайне обособленное положение (рис. 1, XI, 23—27). Минимальное количество хиазм свидетельствует о почти полной блокировке рекомбинационной изменчивости. По-видимому, этим достигается устойчивое физиологическое функционирование генома в экстремальных криоаридных условиях центральноазиатских пустынно-степных ландшафтов (рис. 2, XIX, 14). Эти ландшафты являются внутренней частью Ангариды, с которой, несомненно, связан центр происхождения видов этой трибы (Уваров, 1938; Правдин, Мищенко, 1980). Все эти виды питаются местными видами полыней, потребляя и листву мелких кустарников рода *Saragana* Fabr. (Пшеницына, 1981). Распространение некоторых видов рода *Bryodema* Fieb. к северу, по-видимому, было связано в ледниковый период с обширнейшей так называемой «криоаридной зоной», простиравшейся на запад вплоть до Скандинавии, где обитает ныне *Bryodema tuberculatum* (F.), а на востоке контактировавшей, возможно, через Берингию с Америкой.

Таким образом, на основании сопоставления цитогенетических, экологических и биогеографических данных вырисовывается эволюционный адаптогенез подсемейства *Oedipodinae* как постепенный переход от обитания в околосельных и приводных биотопах (предковые формы *Erasmodini* и некоторые *Locustini*) к лугово-степным и степным ландшафтам (триба *Oedipodini*), к пустынным ландшафтам средиземноморского (триба *Oedipodini*), а также центральноазиатского (в основном *Bryodemini*) типов. Это было связано со все более полным переходом к геобионтности наряду с уменьшением рекомбинационной изменчивости. Уменьшение числа хиазм на мейотическую клетку у вида при этом происходило без изменения числа хромосом, т. е. на базе 23-хромосомного кариотипа.

Подсемейство *Acridinae*². Его истоки проявляются еще более четко, чем у *Oedipodinae*. В области перекрывания цитогенетических показателей с таковыми у *Catantopinae* и, в частности, с *Podismini* и представителей других подсемейств, о которой мы говорили в связи с *Oedipodinae*, очень компактно помещаются виды трибы *Argypterini* (рис. 1, XII, 28—30). По числу хромосом ($2n\sigma=23$, $NF=23$), числу хиазм и вариабельности последнего показателя они ближе к *Catantopinae*, чем к другим изученным нами представителям *Acridinae* (рис. 1, 31—44). В этом отношении особенно характерен вид *Argyptera fusca* (Pall.) (рис. 1, XII, 28), относящийся к той категории морфоадаптивно недифференцированных форм, к которым принадлежит большинство *Catantopinae*, особенно *Podismini*. Этот вид связан с лесостепной и степной зонами всей Палеарктики, где тяготеет к опушечным биотопам. *Paragyptera micropyga* F.-W. (рис. 1, XII, 29) также принадлежит к категории недифференцированных и, по-видимому, отражает направление приспособления предковых форм в сторону освоения биотопов более засушливых

² Это название используется нами в объеме, принятом Г. Я. Бей-Биевко и Л. Л. Мищенко (1951), однако по Б. П. Уварову (Уваров, 1966) исследованные нами виды относятся к менее обширному подсемейству *Gomphocerinae*.

настоящих степей также всей Палеарктики. *Ramburiella turcomana* F.-W. (рис. 1, XII, 30) относится к типичным узкотелым и остролицым, длинноусиковым и длиннобедрым фитобионтам пустынь Средней Азии и Казахстана.

Таким образом, триба *Argypterini* может рассматриваться как исходная для *Acridinae*. Ее становление можно связать с опушечными, а затем со степными местообитаниями Ангариды (рис. 2, XX, 15).

Все остальные изученные нами представители подсемейства *Acridinae* отличаются от *Argypterini* значительно меньшей степенью рекомбинационной изменчивости за счет сокращения числа хиазм, причем в большинстве случаев уменьшение числа хиазм связано с изменением числа хромосом в кариотипе того или иного вида. На рис. 1 они оказываются за пределами области, занятой *Oedipodinae*, как бы за чертой, соответствующей приблизительно двойному уменьшению среднего числа хиазм по сравнению с *Catantopinae*. Здесь помещаются некоторые представители триб *Dociostaurini* и *Gomphocerini*, еще сохранившие 23-хромосомный кариотип, свойственный большинству *Acrididae*.

Dociostaurus kraussi (Ingen.) (рис. 1, XIV, 31) среди *Acridinae*, подобно *Oedaleus asiaticus* среди *Oedipodinae*, является недифференцированной жизненной формой, однако морфоадаптивно тяготеющим к геобионтам, и имеет, как и другой представитель рода *D. brevicollis* (Ev.), средиземноморское распространение. Поведение *D. brevicollis* демонстрирует связь этого вида, с одной стороны, с растениями, а с другой — с открытой поверхностью почвы при избегании опада. Предпочитаемая им пища (полыни, овсяницы) соответствует его распространению в типичных степях. Представитель же близкого, но более пустынного рода *Notostaurus albicornis* (Ev.) при передвижении избегает растений, т. е. является более выраженным пустынным геобионтом. Возникновение трибы *Dociostaurini* следует связывать с освоением степей и пустынь Древнего Средиземноморья (рис. 2, XX, 16a). Дальнейшее продолжение этой тенденции можно проследить в видах рода *Eremippus* Uv. Виды этого рода являются пустынными микротамнобионтами, живущими в кронах полыней (рис. 2, XX, 16b). Такая специализация сопровождалась сильным уменьшением рекомбинационной изменчивости путем робертсоновских слияний, в результате которых число хиазм на мейотическую клетку у *Eremippus simplex* (Ev.) оказывается значительно уменьшенным (рис. 1, XIV, 32). Сокращение числа хромосом в роде *Eremippus* до 19 ($NF=23$) (*E. mistshencoi* Steb.) и 17 ($NF=23$) (*E. simplex* Ev.) может свидетельствовать о более позднем происхождении этого рода по сравнению с другими родами этой трибы (например, *Dociostaurus*) (Бугров, Высоцкая, 1981).

В трибе *Gomphocerini* (в широком ее понимании) положение в системе используемых цитогенетических признаков, аналогичное таковому *Dociostaurus kraussi*, в нашем материале занимает *Aeropedellus variegatus* (F.-W.), являющийся, однако, довольно специализированным фитобионтом (рис. 1, XIII, 33). Вся эта триба, а особенно названный род, — типичные ангарские элементы фауны, связанные с лесостепными и прохладными степными районами (рис. 2, XX, 17a). Судя по всему, позже возникшая часть этой трибы, которую можно выделить как подтрибу *Chorthippina*, отличается несколько большей степенью блокировки рекомбинационной изменчивости, что является результатом робертсоновских перестроек. Первый этап уменьшения числа хиазм мы наблюдаем у *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.) (рис. 1, XV, 34), у которого в отличие от других *Chorthippina* произошла только одна робертсоновская перестройка. Следует отметить, что *Ch. hammarstroemi* — зоогеографически сибирско-притихоокеанский вид и на большей части своего ареала обитает на кустах караган, питаясь главным образом их листьями.

Остальные виды подтрибы *Chorthippina* имеют три робертсоновские перестройки, уменьшающие число хромосом в кариотипе до 17 (рис. 1, XV, 35—40). В своей жизни они постоянно связаны с травянистой рас-

тительностью (рис. 2, XX, 176). Виды родов *Stauroderus* I. Bol. и *Euchorthippus* Tarb. связаны с наиболее густыми скоплениями стеблей и листьев. *Stauroderus scalaris* (F.-W.) по облику фитобионтный вид, но с признаками геобионтности, проявляющейся в некоторой укороченности бедер и усиков. По распространению это европейско-сибирско-монгольский, северостепной представитель ангарской фауны. Экологически он, подобно *Arcyptera fusca*, связан с густыми травянистыми участками опушек местных лесов. Возможно, что этот вид является специализированным потомком родоначальников всей подтрибы *Chorthippina*. *Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.) — специализированный фитобионт с европейско-казахстанским распространением. Видимо, он показывает возможность проникновения лугово-лесных ангарских элементов в при-средиземноморские степи, в которых он является облигатным обитателем крупнодерновинных злаков.

Chorthippus intermedius (B.-Bienko) — в нашем материале как бы веха основного направления адаптации подтрибы *Chorthippina* и соответствующей тенденции уменьшения рекомбинационной изменчивости (рис. 1, XV, 37). Этот вид также ангарского происхождения. Завершают названное направление приспособлений к жизни в сплошном густом травостое *Ch. dichrous* (Ev.), а также, вероятно, *Ch. albomarginatus* (De G.)³. Эти виды также, несомненно, ангарские и тесно связаны со злаковыми луговыми ассоциациями. Наибольшую степень уменьшения рекомбинационной изменчивости в роде *Chorthippus*, свидетельствующую о специализации вида, иллюстрирует положение на рис. 1 (XV, 40) тоже сибирско-притихоокеанского *Ch. aethalinus* (Zub.). Этот вид обитает исключительно в опушечных биотопах с густой травянисто-кустарниковой растительностью.

Таким образом, эволюция трибы *Gomphocerini* характеризуется уменьшением рекомбинационной изменчивости, связанной с уменьшением числа хромосом до 17 путем Робертсоновских слияний акроцентрических хромосом в суб- и метацентрические. Процесс подавления кроссинговера шел параллельно с постепенным освоением видами этой трибы чисто травянистых, особенно злаковых, растительных формаций.

Сходная тенденция обнаруживается и в трибе *Chrysochraontini*. Наибольшим количеством хиазм обладает представитель рода *Podisomopsis* Zub.— *P. altaica* Zub. (рис. 1, XVI, 41), горный сибирский эндемик, связанный с каменистыми кустарничково-злаковыми степями на горных склонах (рис. 2, XX, 18a). Его можно характеризовать как недифференцированную форму, лишь тяготеющую к фитобионтам. Другие изученные нами роды этой трибы представлены специализированными фитобионтами. Из них *Mongolotettix japonicus* (I. Bol.) (рис. 1, XVI, 42), будучи сибирско-притихоокеанским видом, далеко проникает в районы засушливых сибирско-монгольских степей, где он является облигатным обитателем крупных дерновин чия (*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski), растущего по участкам с подпитным грунтовым увлажнением. Что касается *Euthystira brachyptera* (Ocsk.) и *Chrysochraon dispar* (Germ.), то эти полизональные транспалеаркты всюду связаны с достаточно влажными луговыми, а в более сухих районах — с лугоболотными биотопами (рис. 2, XX, 18б). Вероятно, при адаптации к столь своеобразным условиям естественный отбор способствовал тесному сцеплению генов в хромосомах, о чем свидетельствует малое количество хиазм на мейотическую клетку (рис. 1, XVI, 43, 44). Близкое положение двух последних видов и видов своеобразной трибы *Bryodemini* показывает отнюдь не их филогенетическую близость, а лишь подчеркивает, что для блокировки рекомбинационной изменчивости существен не характер, а степень специфичности и экстремности условий.

Наконец, следует остановиться на представителях родов *Mecostethus* Fieb. и *Parapleurus* Fisch. Г. Я. Бей-Биенко и Л. Л. Мищенко (1951) относят эти роды к подсемейству *Acridinae*, в то время как некоторые ав-

³ Данные по *Ch. albomarginatus* базируются на небольшом сравнительном материале, не позволяющем достоверно подсчитать среднее число хиазм и его варибельность.

торы сближают их с трибой *Eucromiini* из *Oedipodinae*. Мы относим два эти рода в качестве трибы *Mecostethini* к подсемейству *Acridinae*. Не исключено, что виды этой трибы отражают филогенетическую связь с предковыми формами обоих подсемейств, которые, возможно, еще принадлежали к комплексу *Catantopinae* или были к нему очень близки, подобно тому, как мы это предположили для *Arcypterini*.

В рамках используемых нами цитогенетических показателей эти виды представляют крайнюю степень блокировки рекомбинационной изменчивости (рис. 1, XVII, 45, 46). Напомним, что сходную картину хиазмотипии в первой профазе мейоза имеют виды центральноазиатской трибы *Bryodemini*, связанные тоже с экстремальными, но аридными условиями. В этой связи существенно, что *Mecostethini*, будучи специализированы к обитанию во влажных, высокотравных луговых и болотных биотопах (рис. 2, XX, 19), где другие *Acridinae* редки, в морфоадаптационном плане они являются фитобионтами, но главным образом по признакам контакта с субстратом. По признакам же движения по нему и ориентации на нем (длина усиков и бедер задних ног) они сходны с недифференцированными формами. Учитывая, что в кариотипах видов *Mecostethini* 23 хромосомы, можно предполагать, что они внутри своего подсемейства близки к представителям трибы *Arcypterini*. Допустимо думать, что *Mecostethini* и *Arcypterini* филогенетически близки, причем представители трибы *Mecostethini*, по-видимому, раньше встали на путь свойственной им специализации. Исходя из характера их географического распространения, можно полагать, что они дифференцировались в Ангариде.

Таким образом, для *Acridinae* выявляются предковые связи с какой-то группой *Catantopinae*, особенно, по-видимому, с теми из них, к которым близки современные представители трибы *Podismini*. Экологические условия возникновения этого филогенетического узла соответствуют луговым биотопам окраин лесов древнего материка Ангариды, откуда могло идти расселение в более аридные, уже типично травянистые ландшафты. Начальные этапы освоения последних сопровождалось некоторым уменьшением рекомбинационной изменчивости без изменения числа хромосом, что характерно для некоторых *Dociostaurini* и *Gomphocerini*. Более полное освоение таких травянистых ландшафтов, по-видимому, было связано с распространением в Средиземноморье и Европу более специализированных фитобионтных форм, что сопровождалось нарастанием блокировки рекомбинаций, часто связанной с робертсоновскими перестройками хромосом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление цитогенетических, морфоадаптационных, экологических, этологических и зоогеографических данных показывает их взаимодополняющее соответствие друг другу. Наиболее древние обитатели тропических лесов, представленные в современной фауне семейством *Eumastacidae*, обладают наиболее разнообразными кариотипами. Кариотипы представителей семейств *Pamphagidae* и *Pygomorphidae* наиболее сходны и стабильны, но сильно отличаются от кариотипов остальных семейств саранчовых, что позволяет предполагать близость этих двух семейств при значительных морфологических различиях. В семействе *Acrididae* наибольшим разнообразием используемых цитогенетических параметров обладают представители таксономического комплекса *Catantipinae*, что позволяет считать их обладающими наибольшими эволюционными потенциями в этом семействе.

Из числа *Oedipodinae* и *Acridinae* цитогенетическими признаками, наиболее близкими к таковым у *Catantopinae*, обладают те, которые имеют недифференцированную адаптационную морфологию и фитобионтное поведение. Они, как правило, связаны с опушечными или при-

брежными, но осушающимися местообитаниями — Oedipodinae в Африке и Древнем Средиземноморье, а Acridinae в основном в Ангариде. Освоение Oedipodinae пустынно-степных ландшафтов, возникших вблизи Тетис, сопровождалось уменьшением рекомбинационной изменчивости, что закрепляло экологическую специализацию, характерную для геобионтных представителей этого подсемейства. Освоение представителями Acridinae лугово-степных ландшафтов в Ангариде и выработка у них фитобионтного облика и поведения также сопровождалась уменьшением рекомбинационной изменчивости. Однако в отличие от Oedipodinae у большинства Acridinae это происходило наряду с уменьшением числа хромосом. Только немногие Acridinae, которые по совокупности таксономических, морфоадаптационных, эволюционных и зоогеографических данных могут считаться близкими к истокам подсемейства, характеризуются числом хромосом и числом хиазм на мейотическую клетку, близкими к таковому у Catantopinae.

В целом эволюционный адаптогенез Acrididae при освоении возникших в кайнозое травянистых экосистем сопровождался все большей блокировкой рекомбинационной изменчивости. Наибольшую роль в становлении таксонов играли крупные экотопы на границах лесных и травянистых биогеоценозов, а также в прибрежных полосах.

Корреляция морфологических и экологических признаков с данными цитогенетического анализа на примере Acrididae в Северной Евразии показывает, что этот анализ может служить дополнением к гекекелевскому комплексу подходов к познанию эволюции, а также справедливость кардинальных применительно к саранчовым эволюционно-экологических положений Б. П. Уварова (Uvarov, 1966) и Г. Я. Бей-Биенко (1948, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

- Анбиндер Е. М. Карносистематика ластоногих. М.: Наука, 1980, с. 151.
- Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые Orthoptera и кожистокрылые Dermaptera.— В кн.: Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 270—291.
- Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые Orthoptera и кожистокрылые Dermaptera.— В кн.: Животный мир СССР. Т. 3. Зона степей. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950а, с. 379—423.
- Бей-Биенко Г. Я. Фауна прямокрылых (Orthoptera) пустынь Средней Азии и задачи ее изучения.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение. Т. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950б, с. 130—140.
- Бей-Биенко Г. Я. Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов.— Ж. общ. биол., 1959, т. 20, № 5, с. 351—358.
- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Т. 1, 2. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 667 с.
- Бугров А. Г., Высоцкая Л. В. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока.— В кн.: Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиоценозами. Новосибирск: Наука, 1981, с. 3—13.
- Высоцкая Л. В., Бугров А. Г., Стебаев И. В. Частота хиазм как цитогенетический критерий эволюционных отношений в семействе Acrididae.— Ж. общ. биол., 1983, т. 44, № 4, с. 480—490.
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 256 с.
- Мищенко Л. Л. Фауна СССР. Насекомые прямокрылые. Т. 4, вып. 2 (нов. сер. № 54). Саранчовые (Catantopinae). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 610 с.
- Мордкович В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 110 с.
- Никитина С. И. Сравнительная эволюционная характеристика малой крестовички (*Dociostaurus brevicollis* Ev.) и белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* De G.) на лугах западносибирской степи.— Вopr. экологии. Новосибирск, 1978, вып. 4, с. 60—69.
- Правдин Ф. Н., Мищенко Л. Л. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.: Наука, 1980. 156 с.
- Пишеницына Л. Б. Трофическая специализация саранчовых одного биотопа и распределение их нагрузки на растительность (на примере караганово-злаковой ассоциации сухой ковыльно-мелкозлаковой кустарниковой степи Южной Тувы).— В кн.: Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиоценозами. Новосибирск: Наука, 1981, с. 66—84.
- Сергеев М. Г. Классификация ареалов кузнечиковых и саранчовых Сибири и сопредельных территорий.— Там же, с. 116—143.

- Соболев Н. Н., Омельченко Л. В. Сопоставление морфологических и поведенческих особенностей саранчовых в использовании арены жизни.— Там же, с. 39—57.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Стебаев И. В. Фауна и экология прямокрылых насекомых Северо-Западного Прикаспия. К биогеографическому познанию ландшафтов Ергеней и Прикаспийской низменности. Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. биол. наук. Л.: ЛСХИ, 1957. 16 с.
- Стебаев И. В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая.— Зоол. ж., 1970, т. 49, № 3, с. 325—336.
- Стебаев И. В., Никитина С. И. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы. Сообщ. 1.— Зоол. ж., 1975а, т. 54, № 5, с. 688—700; Сообщ. 2.— Зоол. ж., 1975б, т. 54, № 9, с. 1326—1334.
- Стебаев И. В., Никитина С. И. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы. Сообщ. 3.— Зоол. ж., 1976, т. 55, № 5, с. 715—720.
- Стебаев И. В., Омельченко Л. В. Общие особенности морфоадаптивных типов, или жизненных форм, саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий.— В кн.: Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогенезами. Новосибирск: Наука, 1981, с. 13—38.
- Стебаев И. В., Пшеницина Л. Б. Избирательность питания доминантных видов саранчовых приртышских степей и пойменных лугов, определяемая методом диагностики ботанического состава экскрементов.— Вопр. экологии. Новосибирск, 1978, вып. 4, с. 18—59.
- Стебаев И. В., Сергеев М. Г. Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых.— Ж. общ. биол., 1982, т. 43, № 3, с. 399—410.
- Шаров А. Г. Филогения ортоптеронидных насекомых. М.: Наука, 1968. 217 с.
- Blackith R. E. Aperçu sur l'évolution mésozoïque des eumastacides. Clues mesozoic evolution of the Eumastacidae.— Acrida, 1973, № 2, p. 5—18.
- Descamps M. Etude des écosystèmes guianais III — Acridomorpha dendrophiles (Orthoptera : Caelifera).— Ann. Soc. entomol. France, 1978, v. 14, № 3, p. 301—349.
- Dirsh V. M. The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy.— Trans. Roy. Entomol. Soc. L., 1956, v. 108, № 7, p. 223—356.
- Dirsh V. M. Classification of the acridomorphoid insects. Farington: E. V. Classey, 1975. 171 p.
- John B., Hewitt G. M. Patterns and pathways of chromosome evolution within the Orthoptera.— Chromosoma (Berl.), 1966, v. 25, p. 40—74.
- Ritchie J. M. A taxonomic revision of the genus Oedaleus Fieber. (Orthoptera : Acrididae).— Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Entomol., 1981, v. 42, № 3, p. 83—183.
- Ritchie J. M. A taxonomic revision of the genus Gastrimargus Saussure (Orthoptera : Acrididae).— Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Entomol., 1982, v. 44, № 3, p. 239—329.
- Uvarov B. P. Ecological and biogeographical relation of eremian Acrididae.— Mém. Soc. Biogeogr., 1938, v. 6, p. 231—273.
- Uvarov B. P. New and less-known southern palearctic Orthoptera.— Trans. Amer. Entomol. Soc., 1942, v. 67, № 4, p. 303—361.
- Uvarov B. P. Grasshoppers and Locusts: A Handbook of general acridology. V. 1. Cambridge: Camb. Univ. Press, 1966. 481 p.
- White M. J. D. Cytogenetics of Orthopteroid insects.— In: Advances in genetics. Cold Spring Harbor. N. Y., 1951, v. 4, p. 266—330.
- White M. J. D. Chiasmatic and achiasmatic meiosis in African eumastacid grasshoppers.— Chromosoma (Berl.), 1965, v. 16, № 3, p. 271—307.
- White M. J. D. Karyotypes of some members of the grasshoppers families Lentulidae and Charilaidae.— Cytologia, 1967, v. 32, № 2, p. 184—189.
- White M. J. D. Karyotypes and nuclear size in spermatogenesis of grasshoppers belonging to the subfamilies Gomphomastacinae, Chininae, Biroellinae (Orthoptera, Eumastacidae).— Caryologia, 1968, v. 21, p. 167—170.
- White M. J. D. Karyotypes and meiotic mechanisms of some eumastacid grasshoppers from East Africa, Madagascar, India and South America.— Chromosoma (Berl.), 1970, v. 30, p. 62—97.
- White M. J. D. Animal cytology and evolution. Cambridge: Camb. Univ. Press, 1973.
- Zeuner F. F. The fossil Acrididae (Orthoptera: Salt.). Part 1. Catantopinae.— Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 11, 1941, v. 8, p. 510—522.

Новосибирский государственный университет

Биологический институт
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
23.IX.1982

AN ANALYSIS OF PHYLOGENETICAL RELATIONS
IN THE EUMASTACOIDEA AND ACRIDOIDEA (ORTHOPTERA,
CAELIFERA) OF THE FAUNA OF THE USSR ON THE BASIS
OF CYTOGENETICAL, TAXONOMICAL AND ECOLOGICAL DATA

I. V. STEBAEV, A. G. BUGROV, L. V. VYSOTZKAYA

*State University of Novosibirsk and Biological Institute, Siberian Branch
of the Acad. Sci. USSR, Novosibirsk*

Summary

Different species of Acridoidea have rather stable chromosome sets at the level of subfamilies and tribes but differ distinctly by the number of chiasmata per meiotic cell and by the variation of this index, i. e. by the degree of recombination frequency (Vysotzkaya et al., 1983). The most representatives of the taxonomical complex Catantopinae are characterized by the highest number and variation of chiasmata. They occur mainly in the forests but also in the steppes and deserts (including a peculiar subfamily Egnatiinae). These latter have the features of life forms of geobionts (sensu Bey-Bienko, 1948). Among the Oedipodinae, the Epacromiini and, partially, Locustini occurring in the bank biotopes are close to the Catantopinae. All the rest with the blocked recombination frequency and morphological geobiontness inhabit steppes and deserts (see Fig. 1, Nos. 16—27; Fig. 2, Nos. 10—13). Among the Acridinae, the Arcypterini occurring in the forest margins are closer to the Catantopinae. In all other representatives of the subfamily, the more expressed is phytobiontness, the higher is the blocked recombination frequency, in some of them due to the decrease in the number of chromosomes down to 17. They occur in different meadows, steppes, deserts (see Fig. 2, Nos. 15—18). The forms occurring in very humid biotopes (Mecostethini) and cryoarid regions (Bryodemini) are characterized by the low recombination frequency due to a small number of chiasmata.
