

**К систематике и биоакустике саранчовых рода
Sphingonotus Fieber, 1852 (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae)**

А.А. Бенедиктов

**To the taxonomy and bioacoustics of grasshoppers of the genus
Sphingonotus Fieber, 1852 (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae)**

A.A. Benediktov

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва, 119991, Россия (Moscow State University, Biology Faculty, Moscow, 119991, Russia); e-mail: entomology@rambler.ru

Резюме. В составе рода *Sphingonotus* Fieb. описан новый подрод – *Parasphingonotus* Benediktov et Husemann, subgen. n. Название *Neosphingonotus* Benediktov, 1998, stat. n., первоначально предложенное как родовое, восстановлено из синонимов в качестве подродового. Установлены новые синонимы для двух видов и одного подвида: *S. eurasius eurasius* Mistshenko, 1936 = *S. beybienkoi percomis* Steinmann, 1968, syn. n. = *S. tenuipennis secundus* Steinmann, 1968, syn. n.; *S. maculatus maculatus* Uvarov, 1925 = *S. maculatus culpatus* Steinmann, 1968, syn. n. Описаны прекопуляционные сигналы *S. coerulipes djakonovi* Mistsh.

Ключевые слова. Orthoptera, Acrididae, *Sphingonotus*, *Neosphingonotus*, *Parasphingonotus*, новый подрод, синонимия, омонимия, акустические сигналы.

Abstract. A new subgenus of the genus *Sphingonotus* Fieb., *Parasphingonotus* Benediktov et Husemann, subgen. n. is described. The name *Neosphingonotus* Benediktov, 1998, stat. n. originally supposed as generic one is resurrected from synonyms as a subgeneric name. New synonyms for two species and one subspecies are established: *S. eurasius eurasius* Mistshenko, 1936 = *S. beybienkoi percomis* Steinmann, 1968, syn. n. = *S. tenuipennis secundus* Steinmann, 1968, syn. n.; *S. maculatus maculatus* Uvarov, 1925 = *S. maculatus culpatus* Steinmann, 1968, syn. n. Courtship signals of *S. coerulipes djakonovi* Mistsh. are described.

Key words. Orthoptera, Acrididae, *Sphingonotus*, *Neosphingonotus*, *Parasphingonotus*, new subgenus, synonymy, homonymy, acoustical signals.

Введение

В систематике саранчовых подсемейства Oedipodinae часто используют признаки строения акустического аппарата. В трибе Sphingonotini, где имеется множество габитуально схожих видов, морфология стридуляционного аппарата служит достаточно хорошим диагностическим признаком таксонов надвидового ранга. Помимо различий в крыловом стридуляционном аппарате, по признакам которого описаны некоторые самостоятельные роды (например, *Mistshenkoa* Bey-Bienko, 1950 и *Helioscirtus* Saussure, 1884), существуют различия и в строении тегмино-феморального акустического аппарата (Бей-Биенко, 1950; Шумаков, 1963; Benediktov, 1998).

Изучение богатых коллекций Зоологического института РАН (ЗИН, С.-Петербург) по роду *Sphingonotus* Fieber, 1852 позволило мне обнаружить особый вариант тегмино-феморального акустического аппарата у *Sphingonotus airensis* Чор. Независимо этот же аппарат был обнаружен

коллегами из Университета Оснабрюка (UOG, Universitat Osnabruck) в Германии (М. Husemann – личное сообщение). Это послужило поводом для совместного описания в этой статье нового подрода. В то же время выяснилось (Hochkirch, Husemann, 2008), что другой своеобразный вариант стридуляционного аппарата, свойственный видам бывшего рода *Neosphingonotus* Benediktov, 1998, имеется и у некоторых представителей бывшего рода *Wernerella* Karny, 1907, описанных первоначально в составе самостоятельного рода *Fortunata* I. Bolivar, 1908, который был сведен в синонимы *Wernerella*. Эти обстоятельства заставили меня, учитывая также последние данные по синонимии и молекулярной филогении саранчовых рода *Sphingonotus* (Defaut, 2008; Hochkirch, Husemann, 2008), предложить новую подродовую систему указанного рода, установив ряд новых синонимов и комбинаций. Кроме этого, были изучены коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва), а также Венгерского музея естественной истории (ТМВ, Termesztudomanyi Muzeum, Budapest), где хранится материал по роду *Sphingonotus*, обработанный Г. Штайнманном (H. Steinmann), а позднее частично переопределенный Л.Л. Мищенко.

Автор искренне благодарен А.В. Горохову и Л.Н. Анисюткину (ЗИН), А.Л. Озерову (ЗММУ) и Г. Сираки (G. Sziraki, ТМВ) за предоставленную возможность изучить коллекционные материалы названных музеев, А.П. Михайленко (Ботсад МГУ) за помощь в поисках типового материала, а также нашим коллегам М. Хуземану и А. Хохкирху (М. Husemann & А. Hochkirch, UOG) за полезные обсуждения. Работа поддержана грантом РФФИ № 04-04-48189 и программой «Биологическое разнообразие: структура, устойчивость, эволюция» (проект РНП 2.1.1.7167).

Методы

Звуковые сигналы записывались на полевом стационаре с помощью магнитофона «Электроника-302-1» (диапазон воспроизводимых частот 63-10000 Гц) с микрофоном «Октава» МКЭ-9 (диапазон воспринимаемых частот 50-18000 Гц). Насекомые помещались под лампу накаливания мощностью 60W, расположенную на расстоянии 15–20 см. Запись проводилась при температуре 27–29°. Обработка и анализ сигналов осуществлялись на компьютере.

При описании сигналов использована следующая терминология: *пульс* – относительно продолжительная простая звуковая посылка, с нарастанием амплитуды в начале и убыванием ее в конце; *серия* – повторяющаяся последовательность пульсов; *сигнал* и *фраза* (используются как синонимы) – последовательность серий, имеющих различные амплитудно-временные характеристики.

Результаты и обсуждение

Род *Sphingonotus* Fieber, 1852

Типовой вид – *Sphingonotus caerulans* (Linnaeus, 1767).

Таксономические замечания. Недавно на основании молекулярных данных по некоторым представителям рода *Sphingonotus* Канарских островов был установлен ряд родовых синонимов (Hochkirch, Husemann, 2008). К этому роду были отнесены виды, ранее включаемые в состав самостоятельных родов *Sphingonotus* s.str., *Neosphingonotus* Benediktov, 1998 (= *Pseudosphingonotus* auct.), *Fortunata* I. Bolivar, 1908 и *Wernerella* Karny, 1907 (см. раздел «Таксономические замечания» к подроду *Neosphingonotus* ниже). В результате этого род *Sphingonotus* sensu Hochkirch & Husemann стал представлять гетерогенную группу видов, обладающих различным строением тегмино-феморального стридуляционного аппарата. Другие исследователи не придерживаются таких радикальных взглядов, предлагая, например, выделить «*Pseudosphingonotus*» в самостоятельный подрод (Defaut, 2008). Я также согласен с мнением о необходимости деления

рода *Sphingonotus* на ряд подродов, очерченных различиями в строении тегмино-феморального акустического аппарата, но состав этих подродов понимаю несколько иначе.

Тегмино-феморальный стридуляционный аппарат у большинства представителей рода *Sphingonotus* состоит из различного рода бугорков на выпуклой ложной жилке надкрылья, о которые трется гладкое ребро, расположенное на внутренней поверхности заднего бедра. Этот аппарат парный, т. е. такая ложная жилка развита на обоих надкрыльях, а гладкий киль – на обоих бедрах. У самцов и у самок в пределах одного вида стридуляционные аппараты сходны, но степень их развития может быть различной – у самцов этот аппарат почти всегда хорошо развит, а у самок бугорки в той или иной степени могут быть редуцированы. Однако, кроме этого варианта акустического аппарата, в настоящее время известны еще два, причем оба с низкой ложной жилкой, участия в стридуляции не принимающей.

Отметим, что ранее уже предпринималась попытка деления рода *Sphingonotus* на подроды. Так, Харц (Harz, 1975) выделял два подрода: номинативный и *Sphingoderus* Bey-Bienko, 1950. Строение акустических аппаратов при этом не учитывалось. Однако такая подродовая дифференциация не нашла общей поддержки, и в настоящее время *Sphingoderus* вновь считается самостоятельным родом, как он и был описан (Бей-Биенко, 1950). В его состав сейчас включают два вида: *S. carinatus* (Saussure, 1888) и *S. angustus* Descamps, 1967. Мы придерживаемся той же точки зрения.

Акустическая коммуникация. Анализ работ ряда исследователей (Faber, 1936, 1953; Jacobs, 1953; Bland, 1985), к сожалению, не подкрепленных осциллограммами сигналов, показал, что виды этого рода довольно хорошо различаются прекопуляционными звуками. До настоящего времени тегмино-феморальные сигналы описаны по осциллограммам для единичных видов (García et al., 1997, 2001). Результаты этих работ также говорят в пользу использования прекопуляционных звуков видов рода *Sphingonotus* для их таксономической идентификации (рис. I). Тегмино-феморальная стридуляция *Sphingonotus* spp., как и подавляющего большинства Oedipodinae, происходит на близких дистанциях (переключка самцов, прекопуляционные сигналы), т. е. в пределах визуального контакта особей. Заслуживает внимания то, что основная часть стридуляционного аппарата в виде зазубрин или бугорков расположена у многих видов сфинготусов на светлом участке надкрылья (рис. III: 1, 3) между передней и задней темными полосами (если таковые присутствуют). Во время эмиссии сигнала эта область периодически открывается и закрывается движением задних бедер, создавая эффект мелькания, наряду с мельканием темных пятен на задних ногах. Можно предположить, что мелькание светлой и темной областей надкрылий усиливает эффект, получаемый только от одних задних конечностей, и может играть немаловажную роль в подкреплении звука зрительным стимулом.

Определительная таблица подродов рода *Sphingonotus*

- 1 (2). Ложная жилка в центральном поле надкрылий высокая, часто (особенно у самцов) с хорошо выраженными бугорками или зазубринами, в своей вершинной части выше или не ниже медиальной (*M*) и радиальной (*R*) жилок (такой тегмино-феморальный акустический аппарат является типичным для многих видов подсемейства Oedipodinae). В надкрыльях выпуклые поперечные жилки между *M* и *R* отсутствуют, причем *R* на всем протяжении ровная, без бугорков.....Подрод ***Sphingonotus*** s. str.
- 2 (1). Ложная жилка в центральном поле надкрылий низкая, в своей вершинной части ниже *M* и *R*, у обоих полов более или менее гладкая, участия в стридуляции не принимает.
- 3 (4). Между *M* и *R* в области вершины ложной жилки имеются в разной степени развитые выпуклые поперечные жилки (*z*), наиболее хорошо выраженные у самцов (рис. III: 2, 2a).....
.....Подрод ***Neosphingonotus*** Benediktov, 1998, stat. n.
- 4 (3). Выпуклые поперечные жилки (*z*) между *M* и *R* отсутствуют; *R* в области вершины ложной жилки с многочисленными выпуклыми бугорками (рис. III: 4, 4a).....
.....Подрод ***Parasphingonotus*** Benediktov et Husemann, subgen. n.

Подрод *Sphingonotus* s. str.

= *Wernerella* Karny, 1907: 355.

= *Pseudosphingonotus* Shumakov [Шумаков, 1963: 158–160].

Таксономические замечания. Виды, относящиеся к этому подроду, распадаются на две большие группы по форме ложной жилки надкрылий. У видов из первой группы ложная жилка достаточно сильно S-образно изогнута на конце и приближена к *M*, а у видов из второй группы – более или менее прямая, практически параллельная *M*. Придание этим группам какого-либо самостоятельного надвидового статуса в настоящее время без анализа всего материала по этому подроду преждевременно.

Состав. Подрод включает большое число таксонов (около 170 видов и подвидов), часто весьма трудно различающихся между собой по морфологическим признакам. Кроме того, следует отметить, что из 9 опубликованных Штайнманом (Steinmann, 1965) новых видовых и подвидовых названий для рода *Sphingonotus*, были снабжены описанием только 3 (Steinmann, 1968). Все они (*S. beybienkoi percomis*, *S. tenuipennis secundus* и *S. maculatus culpatus*) сводятся в синонимы в настоящей работе (см. ниже). Остальные 6 названий видового («*S. fuscus*», «*S. arduus*», «*S. longus*», «*S. skopinii*») и подвидового («*S. lucidus pascori*», «*S. tzaidamicus decorus*») рангов являются nomina nuda, а первое из них – еще и младшим омонимом *S. fuscus* Predtetschensky, 1936 (in Mistshenko, 1936), описанного из Ирана (Курдистан); во время переисследования материала из коллекции ТМВ, с которым работал Штайнман, экземпляры с соответствующими определительными этикетками не обнаружены.

Sphingonotus (Sphingonotus) eurasius eurasius Mistshenko, 1936

= *S. percomis* Steinmann, 1965: 117, **nom. nud.**

= *S. beybienkoi percomis* Steinmann, 1968: 284, 293, figs. 7–10, **syn. n.**

= *S. tenuipennis secundus* Steinmann, 1965: 119, **nom. nud.**; 1968: 287, 295, figs. 15–20, **syn. n.**

Материал. **Казахстан** (ТМВ): 8 самок (голотип *S. beybienkoi percomis* Stein. и 7 паратипов *S. tenuipennis secundus* Stein.), река Чарын, Картогай, 4–6 VII 1959 (Н. Скопин); 2 самца, 4 самки (1 самка – голотип *S. eurasius bazylyuki* Stein., а остальные экземпляры – голотип и паратипы *S. tenuipennis secundus* Stein.), Чулак-Тай, 24–28 VIII 1962 (Н. Скопин). **Южная Россия и Средняя Азия** (ЗММУ, ЗИН): свыше 120 экз. из разных точек, включая типовой материал *S. eurasius eurasius* Mistsh. из Туркмении (ЗИН).

Таксономические замечания. Голотип *S. beybienkoi percomis* (описан по единственной самке) был переопределен Мищенко как *S. eurasius eurasius*, а голотип *S. tenuipennis secundus* переопределен им же как *S. eurasius kazakus*. Еще один подвид – *S. eurasius bazylyuki* Steinmann, 1968 был недавно (Бенедиктов, 2000) сведен в синоним также к *S. eurasius eurasius*, так как его типовой экземпляр (самка) оказался склеенным из частей представителей двух разных подсемейств саранчовых: Oedipodinae (*S. eurasius eurasius*) и Pyrgomorphae (*Chrotogonus turanicus* Kuthy, 1905). Заметим, что *S. eurasius bazylyuki* был также переопределен Мищенко как *S. eurasius eurasius*. Обращает на себя внимание то, что экземпляры из типовых серий двух таксонов Штайнмана (голотипы и паратипы), судя по этикеткам, происходят из одного и того же места, однако переопределены Мищенко как представители разных подвидов *S. eurasius*.

В монографии по саранчовым СССР и сопредельных стран Бей-Биенко (1951) отметил, что на территории Казахстана и сопредельных с ним областей вид *S. eurasius* состоит из двух подвидов: номинативного (с более узкой черной перевязью и прозрачной вершиной крыла) и *S. eurasius orientalis* Bey-Bienko, 1948 (nec Mistshenko, 1936) с более широкой темной перевязью и затемненной вершиной; позднее для последнего подвида было предложено замещающее название *S. eurasius kazakus* Uvarov, 1954. Позже Бей-Биенко (1964) рассматривал этот вид для европейской части СССР уже без подвидового деления, вероятно, в связи с его сильной изменчивостью. При

изучении большого количества материала заметно, что ширина и интенсивность окраски темной перевязи на крыльях значительно варьируют. Типовой материал *S. eurasius orientalis* В.-Бенко в ЗИН не обнаружен. Не исключено, что *S. eurasius eurasius* и *S. eurasius kazakus* являются сильно уклонившимися (крайними) формами, и их названия в будущем придется считать синонимами.

О голотипе *S. beybienkoi percomis* можно сказать следующее. Голова и тело этой самки сильно помяты, что свидетельствует о мягкости покровов, очевидно, в связи с недавней линькой насекомого на имаго. Таким образом, становится понятна слабо выраженная (но хорошо заметная) темная перевязь на крыльях. Вместе с тем необходимо отметить, что у *S. beybienkoi* Mistshenko, 1936 темная перевязь на крыльях всегда отсутствует. У типовых экземпляров *S. tenuipennis secundus* форма задне-нижнего угла боковой лопасти переднеспинки, как и у всех указанных выше видов и подвидов, подвержена значительной изменчивости и не может являться таксономически значимым признаком.

***Sphingonotus (Sphingonotus) maculatus maculatus* Uvarov, 1925**

= *Sphingonotus maculatus culpatus* Steinmann, 1965: 116, **nom. nud.**; 1968: 282, 292, figs. 1–6, **syn. n.**

= *Sphingonotus maculatus petraeus*; Steinmann, 1968: 283 (nec Bey-Bienko, 1951).

= *Sphingonotus turcmenus*; Steinmann, 1968: 281 (nec Bey-Bienko, 1951).

Материал. Казахстан (ГМБ): 3 самца (2 из них определены Штайнманом как *S. maculatus maculatus* Uv., а 1 – как *S. maculatus petraeus* Stein., nec Bey-Bienko), река Чарын, Картогай, 4–6 VII 1959 (Н. Скопин); 6 самцов, 7 самок (2 самца и самка – голотип и паратипы *S. maculatus culpatus* Stein., 6 самок определены Штайнманом как *S. maculatus maculatus* Uv., и 3 самца – как *S. turcmenus* Stein., nec Bey-Bienko), Центральный Или, Аян-Калкан, 13 VII 1960 (Н. Скопин); 2 самца, 1 самка (1 самец – паратип *S. maculatus culpatus* Stein., самка определена Штайнманом как *S. maculatus maculatus* Uv., и другой самец – как *S. turcmenus* Stein., nec Bey-Bienko), Тюлкубас, 4 IX 1960 (В. Задорин); самец (определен Штайнманом как *S. maculatus maculatus* Uv.), Чулак-Тау, 24 VIII 1962 (Н. Скопин).

Таксономические замечания. Легко заметить, что особи номинативного и описанного Штайнманом «нового подвида» были собраны вместе, что лишний раз говорит об их принадлежности, по крайней мере, к одному подвиду. В то же время признаки, указанные для различия *S. maculatus culpatus* от других подвидов *S. maculatus*, являются таксономически незначительными и довольно изменчивыми, имеющими на большом материале все переходы. Экземпляры, указанные Штайнманом (Steinmann, 1968) для Казахстана под названиями «*Sphingonotus maculatus petraeus* Bey-Bienko, 1951» и «*S. turcmenus* Bey-Bienko, 1951», неверно определены и также принадлежат к *S. maculatus maculatus*.

***Sphingonotus (Sphingonotus.) coeruleipes djakonovi* Mistshenko, 1936**

Материал. Украина (коллекция Кафедры энтомологии Биологического факультета Московского университета): самец, Херсонская область, западный берег оз. Сиваш, 4 км В с. Дружелюбовка, солончаки напротив о. Зеленовский, 7.VIII.1997, А. Бенедиктов.

Описание прекопуляционного сигнала. Сигналы издавал самец непосредственно перед каждой из четырех попыток копуляции. Сигнал представляет собой фразу длительностью 530–680 мс и с нарастающей амплитудой от начала к концу; эта фраза состоит из 12–16 серий (рис. I: 1–4) со сложной 2–3-пульсовой структурой; серии следуют с периодом повторения 38–48 мс; отдельные пульсы часто имеют различную амплитуду и длительность (рис. I: 5–8). Такая структура серий вызвана асинхронным движением задних ног во время стридуляции. Нижняя частотная граница сигнала лежит в пределах 2–3 кГц, а главный частотный максимум – в диапазоне 3–5 кГц. Нужно заметить, что частотный спектр с начала фразы к ее окончанию плавно изменяется от узкополосного (2–5 кГц) до широкополосного (2–12 и более кГц) (рис. I: 9).

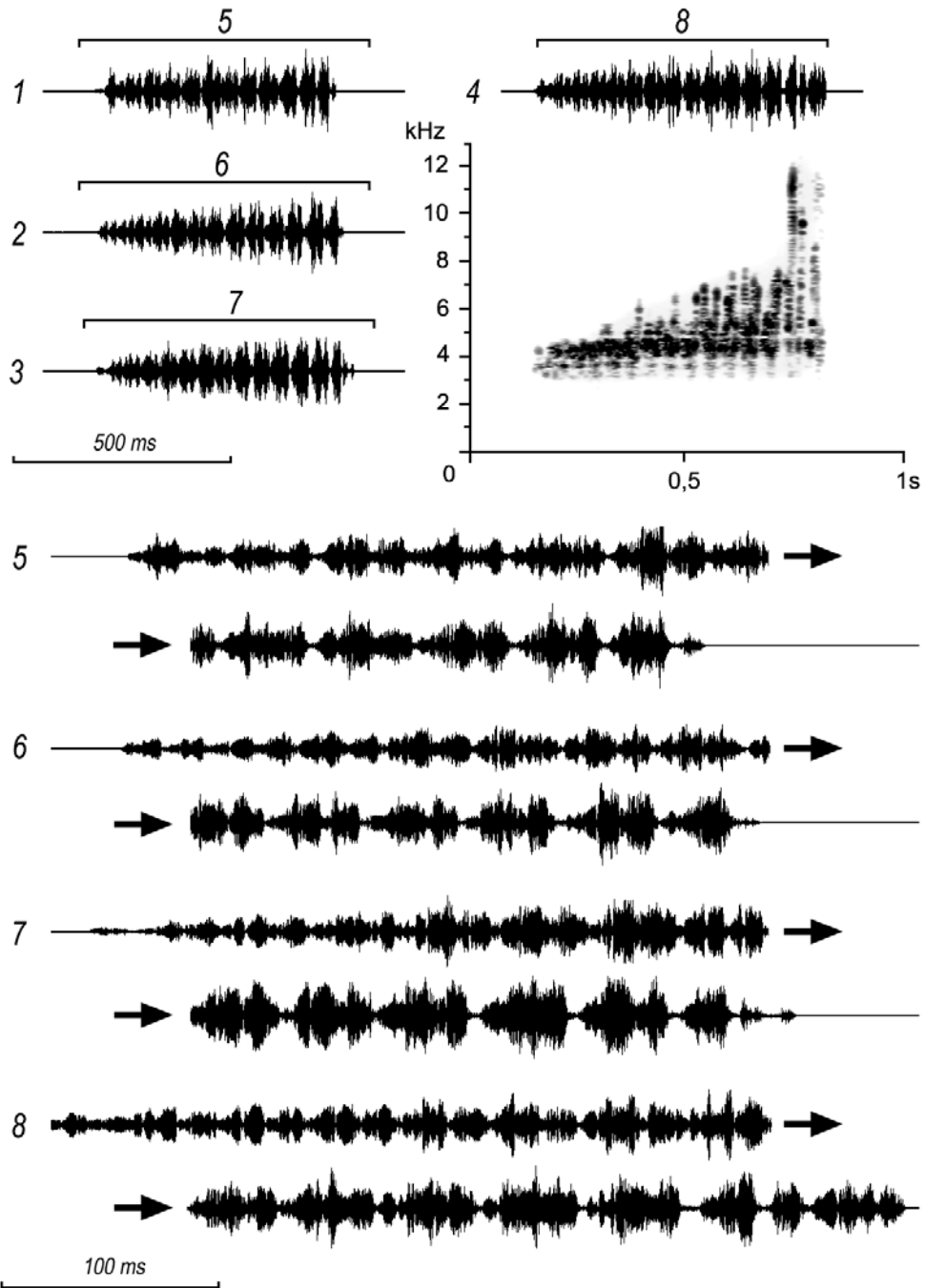


Рис. 1. Осциллограммы (1–8) различных фраз прекопуляционного сигнала самца *Sphingonotus (Sphingonotus) coerulipes djakonovi* Mistsh. при разной временной развертке и частотный спектр (сонограмма) к осциллограмме 4.

Подрод *Neosphingonotus* Benediktov, 1998, stat. n.

= *Fortunata* I. Bolivar, 1908: 323 (nec *Fortunata* Chan, 1889: 532 – Crustacea).

= *Pseudosphingonotus*; Defaut, 2005a: 19–20 (nec Shumakov); 2008: 29 (nec Shumakov).

Типовой вид – *Sphingonotus paradoxus* Bey-Bienko, 1950, по первоначальному обозначению.

Таксономические замечания. Под родовым названием *Fortunata* I. Bolivar, 1908 были описаны два вида саранчовых *F. pachecoi* I. Bolivar, 1908 и *F. sublaevis* I. Bolivar, 1908. Однако название *Fortunata* является младшим омонимом *Fortunata* Chan, 1889 (Crustacea). Кроме того, самостоятельность этого рода саранчовых другими исследователями не была принята, и в разное время виды, описанные Боливаром, относили то к *Wernerella*, то к *Sphingonotus*, считая *Fortunata* их синонимом и не обращая внимания на морфологию акустического аппарата. Только недавно во время исследования видов рода *Sphingonotus* Канарских островов (Hochkirch, Husemann, 2008) было обнаружено, что *S. pachecoi* и *S. sublaevis* обладают специализированным акустическим аппаратом, сходным с таковым ряда видов, помещавшихся в разное время в роды *Pseudosphingonotus* и *Neosphingonotus*. Кроме того, в цитированной выше работе родовое название *Wernerella*, тип которого (*Thalpomena picteti* Krauss, 1892) близок к *S. caeruleans* (типовой вид номинативного подрода, обладающий зазубренной ложной жилкой), было сведено в синонимы *Sphingonotus*. В связи с тем, что название *Fortunata* является младшим омонимом, то, следуя статьям 52.1, 53.2 и 60.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международная комиссия..., 2000), валидным названием для выделяемого нами подрода саранчовых должно стать старейшее пригодное название из числа синонимов, которым является *Neosphingonotus* Benediktov, 1998. В свою очередь, к этому подроду относится *Pseudosphingonotus sensu* Defaut, 2005 (nec Shumakov, 1963); неправильное определение этого таксона явилось следствием ошибки в понимании типового вида *Pseudosphingonotus*, допущенной в работе Дефо (Defaut, 2005a). Считаем необходимым подробно рассмотреть этот сложный вопрос.

Название *Neosphingonotus* было установлено мной (Benediktov, 1998) в качестве родового с типовым видом *Neosphingonotus paradoxus* (Bey-Bienko, 1950) для видов, обладающих особым вариантом стридуляционного аппарата и частично относившихся ранее к бывшему роду *Pseudosphingonotus* Shumakov, 1963. Само название *Pseudosphingonotus* в той же работе было сведено нами в синонимы к названию рода *Sphingonotus*, так как типовые виды обоих родов, как оказалось, имеют сходные таксономические признаки, включая строение акустического аппарата. Типовой вид *Pseudosphingonotus* – *S. savignyi* Saussure, 1884 (Шумаков, 1963) по всем признакам принадлежит к роду *Sphingonotus*. Недавно Дефо (Defaut, 2005a) высказал мнение, что Шумаков не различал виды *S. savignyi* и *S. paradoxus*, из-за чего ошибочно обозначил *S. savignyi* типовым видом *Pseudosphingonotus*, имея дело с *S. paradoxus*. Опираясь на эту, как будет показано ниже, неверную предпосылку и, ссылаясь на статью 70.3.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры, Дефо вновь восстановил название *Pseudosphingonotus* в качестве родового, свел *Neosphingonotus* к нему в синонимы и указал, что типовым видом *Pseudosphingonotus* нужно считать *S. paradoxus*. При этом, восстанавливая статус *Pseudosphingonotus*, Дефо исключил из его состава *S. savignyi* и оставил в качестве родовых признаков стридуляционного аппарата лишь наличие выпуклых поперечных жилок между *M* и *R*, не обсуждая других признаков *Pseudosphingonotus*, указанных Шумаковым (1963). Это привело к неверной трактовке *Pseudosphingonotus*, отличной от понимания его Шумаковым. В результате *Pseudosphingonotus sensu* Defaut и *Pseudosphingonotus* Shumakov оказались абсолютно различными таксонами.

Дело в том, что в диагнозе *Pseudosphingonotus* у Шумакова (1963) ясно указано наличие у видов, входящих в его состав, двух разных вариантов стридуляционного аппарата: «По форме головы и переднеспинки сходен со *Sphingonotus*. На надкрыльях имеется специализированный орган стрекотания в виде зазубренной жилки или ряда выпуклых жилок между *M* и *R*. Задние бедра изнутри светлые, желтые, с одной предвершинной темной перевязью. На крыльях, бесцветных или слегка голубоватых, имеется темная перевязь, либо хорошо выраженная, либо в виде слабых, но ясно заметных темных пятен; иногда перевязь полностью исчезает (*S. dentatus*

Predt.). Тип рода – *Sphingonotus savignyi* Sauss.». Таким образом, в понимании Шумакова разные виды *Pseudosphingonotus* обладают (причем не одновременно – поставлен союз «или», что важно!) двумя различными вариантами стридуляционного аппарата, один из которых – типичный для большинства Oedipodinae аппарат в виде зазубренной ложной жилки в центральном поле надкрылья. Поскольку в состав своего рода Шумаковым включен *S. savignyi* – единственный вид с таким стридуляционным аппаратом, становится понятным, почему именно его Шумаков выбрал в качестве типового вида. Все остальные виды, отнесенные им к *Pseudosphingonotus*, никакой «зазубренной жилки» не имеют. Заметим, что стридуляционные аппараты обоих видов (*S. savignyi* и *S. paradoxus*) до этого были подробно и неоднократно описаны в работах Бей-Биенко (1950, 1951).

Кроме морфологических признаков, Шумаков указывает на диагностическое значение опознавательной окраски и рисунка на внутренней стороне задних бедер и голеней, описание которых полностью совпадает с таковыми *S. savignyi*. Эти признаки в понимании Шумакова имеют не меньшее значение, чем строение стридуляционного аппарата. На основании их анализа он заключает, что *S. savignyi* и *S. paradoxus* «различаются только особенностями жилкования надкрылий», а «окраска и генитальный аппарат самцов совершенно одинаковы» (хотя им же приведены рисунки различных по форме эпифаллусов); «Эти виды встречаются вместе...», «Оба вида стрекочут на лету. Возможно, что характер стрекотания их несколько различается, так как одну и ту же функцию выполняют различные жилки; однако, как и близкие к ним виды (*S. canariensis*, *S. finotianus*, *S. dentatus* и *S. pictus*), существенно отличаются от всех других видов *Sphingonotus* именно тем, что имеют специализированный стридуляционный аппарат и лишены контрастной опознавательной окраски на внутренней стороне бедер и голеней, которая у других видов *Sphingonotus*, как правило, хорошо развита» (Шумаков, 1963). Таким образом, у меня не возникает никакого сомнения в том, что Шумаков не только хорошо различал виды *S. savignyi* и *S. paradoxus*, но сознательно включил *S. savignyi* в состав *Pseudosphingonotus* и обозначил его типовым видом (статья 70.1 Международного кодекса зоологической номенклатуры). Однако, судя по описанию, Шумаков явно переоценил значение окраски и на основании этого сблизил *S. savignyi* и *S. paradoxus*, включив последний вид в *Pseudosphingonotus*. За последние сорок лет было описано значительное количество видов рода *Sphingonotus*, особенно с территории Китая, обладающих всеми возможными комбинациями контрастной окраски или лишенных такой окраски на задних конечностях. В связи с этим достоверно различить *Pseudosphingonotus* и *Sphingonotus*, основываясь на морфологических признаках акустических аппаратов, оказалось невозможно, что и заставило считать эти родовые названия синонимами (Benediktov, 1998).

Что же касается способности *S. savignyi* и *S. paradoxus* к эмиссии сигналов двумя различными способами (крыловым и тегмино-феморальным), на что делают акцент различные авторы, сближая эти виды (Шумаков, 1963; Hochkirch, Husemann, 2008), то она отнюдь не уникальна. Так, некоторые представители номинативного подрода, например *S. rubescens* (Walker, 1870) и *S. obscuratus latissimus* Uvarov, 1925 (далекие от *S. savignyi* и *S. paradoxus*), также способны стрекотать в полете (Бей-Биенко, 1951; Blant, 1985) и при этом обладают зазубренной ложной жилкой для стридуляции на земле. Заметим также, что среди богатых материалов по этому роду в ЗИН, с которыми имел дело и Шумаков, мне не удалось найти ни одного экземпляра с наличием в надкрыльях как зазубренной ложной жилки, так и выпуклых поперечных жилок между *M* и *R*, т. е. экземпляров обладающих комбинированным тегмино-феморальным аппаратом. Возможность обнаружения таких особей в будущем мы не отрицаем, так как их появление может быть связано с межвидовой гибридизацией. Это не является чем-то из ряда вон выходящим, поскольку среди других Orthoptera, обитающих совместно, известны случаи образования межвидовых природных гибридов (например для саранчовых группы «*Chorthippus biguttulus*»). Для решения этого вопроса, наряду с цитогенетическим анализом, необходимы биоакустические исследования, поскольку известно, что гибридные особи издают промежуточные, «гибридные» сигналы.

В силу вышесказанного название *Pseudosphingonotus* нужно считать синонимом подрода *Sphingonotus* (ранее оно было сведено в синонимы рода *Sphingonotus*; Benediktov, 1998), а под названием *Neosphingonotus* понимать совсем другую группу видов, имеющую другой набор признаков (тегминальная часть тегмино-феморального стридуляционного аппарата состоит только

из ряда выпуклых поперечных жилок между *M* и *R*; ложная жилка участия в стридуляции не принимает). В свою очередь, *Pseudosphingonotus* sensu Defaut, 2005 (nec Shumakov) нужно считать результатом ошибочной интерпретации типового вида.

Видовой состав. К этому подроду отнесены 14 видов и подвидов (Benediktov, 1998; Defaut, 2005a, b, c; 2008; Hochkirch, Husemann, 2008): *Sphingonotus* (*Neosphingonotus*) *pachecoi* (I. Bolivar, 1908) – западная часть Марокко, Канарские о-ва; *S. (N.) sublaevis* (I. Bolivar, 1908) – Канарские о-ва; *S. (N.) paradoxus* Bey-Bienko, 1950 – Пакистан, Афганистан, Иран, Аравийский п-ов, Магриб; *S. (N.) pictus pictus* Werner, 1905 – Египет, Аравийский п-ов; *S. (N.) pictus onerosus* Mistshenko, 1936 – Пакистан, Иран; *S. (N.) dentatus* Predtetschensky, 1936 – Иран, восточная часть Аравийского п-ова; *S. (N.) canariensis canariensis* Saussure, 1884 – О-ва Зеленого Мыса, Канарские о-ва, Судан, Эфиопия, Сомали; *S. (N.) canariensis orientalis* Mistshenko, 1936 – Йемен; *S. (N.) finotianus* (Saussure, 1886) – Марокко, Алжир, Тунис; *S. (N.) azurescens* (Rambur, 1838) – запад Средиземноморья; *S. (N.) morini* (Defaut, 2005) – Испания; *S. (N.) fuerteventurae* Husemann, 2008 – Канарские о-ва; *S. (N.) tricinctus* (Walker, 1870) – Северная Африка от Марокко до Египета; *S. (N.) angulatus* Uvarov, 1922 – Палестина, Израиль. Требуют проверки на наличие специализированного стридуляционного аппарата другие таксоны, ранее относимые к роду *Wernerella*, а также *S. hyalopterus* Zheng et Cao, 1989 из Китая, включенный Сергеевым (Sergeev, 1995) в *Pseudosphingonotus*.

Ранее мной (Benediktov, 1998) в состав *Neosphingonotus* был включен еще один вид *S. airensis* Chop. из Нигера на основании изучения нерасправленного самца из типовой местности с этикетками «Air / Tassesset / Chop VIII. 47» и «*Sphingonotus airensis* / Chopard 1950 / M. Descamps det. 1966». Однако, как показало его переисследование, определение этого исследователя ошибочно, и этот экземпляр относится к виду *S. (N.) canariensis canariensis* (с темной перевязью на крыльях), который обитает в Тассессете (Chopard, 1950) совместно с *S. airensis* (без темной перевязи на крыльях). В то же время сравнение оригинального описания *S. airensis* (Chopard, 1950) со вторым экземпляром (самка с этикетками «Targouadji / 900 m. / Chop. VIII. 47» и «*Sphingonotus airensis* / Chopard 1950 / M. Descamps det. 1966») не оставило сомнений в его правильной идентификации. Однако тегмино-феморальный стридуляционный аппарат этой самки оказался совсем иным, образованным стридуляционными бугорками (вполне различимыми, хотя и довольно слабыми, что вполне закономерно для самок), расположенными на жилке *R* (рис. III: 3, 4). К такому же заключению независимо пришли немецкие исследователи (M. Husemann – личное сообщение). По нашему мнению, на основании важных отличий в стридуляционном аппарате данный вид заслуживает выделения в самостоятельный подрод, описание которого приводится ниже.

Подрод *Parasphingonotus* Benediktov & Husemann, subgen.n.

Типовой вид – *Sphingonotus airensis* Chopard, 1950.

Диагноз. Саранчовые небольших размеров, по общему габитусу и окраске напоминают представителей подродов *Sphingonotus* и *Neosphingonotus*, но отличаются от них строением тегмино-феморального стридуляционного аппарата на надкрыльях, представленного жилкой *R* с выпуклыми бугорками (рис. III: 3, 4), которая в месте зазубренности приподнята над всеми остальными жилками (рис. III: 4a). Ложная жилка в центральном поле надкрылий низкая и гладкая. Выпуклых поперечных жилок (*z*), характерных для видов подрода *Neosphingonotus*, между *M* и *R* нет, хотя отдельные редкие и низкие поперечные жилки имеются.

Видовой состав. Только типовой вид.

Таксономические замечания. Можно было бы предположить, что этот аппарат является переходным вариантом от типичного, свойственного видам подрода *Sphingonotus*, к специализированному, характерному для видов подрода *Neosphingonotus*. Однако это не так. Бугорки на *R* в надкрыльях *Parasphingonotus* не имеют ничего общего с выпуклыми поперечными

жилками (z) между M и R в надкрыльях *Neosphingonotus*, что хорошо видно при большом увеличении (рис. III: 2a, 4a).

Sphingonotus (Parasphingonotus) airensis Chopard, 1950

Материал. Нигер (ЗИН): самка с этикетками – «Targouadji / 900 m. / Chop. VIII. 47» и «*Sphingonotus airensis* / Chopard 1950 / M. Descamps det. 1966».

Описание. Самка (рис. II: 1–5; III: 3, 4). Голова небольшая; темя между глазами вдавленное; наибольший диаметр глаза в 1.4 раза превосходит длину субокулярной бороздки. Усики короткие, заходят за тазики средних ног, но не достигают тазиков задних ног. Переднеспинка почти квадратная, пересечена 3 поперечными бороздками. Переднегрудка между тазиками передних ног очень слабо вздута. Среднегрудной промежуток прямоугольный; его наибольшая ширина в 1.8 раза превосходит наибольшую длину. Заднегрудной промежуток прямоугольный, его наибольшая

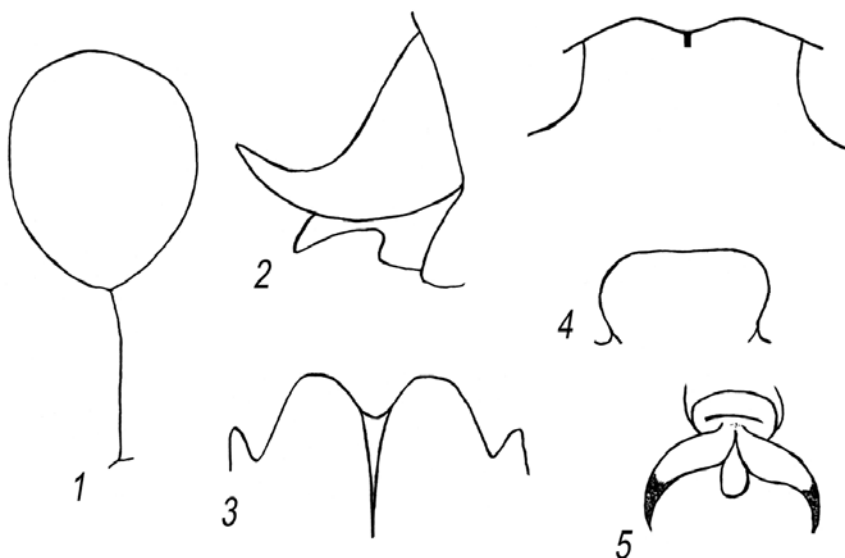


Рис. II. Детали строения самки *Sphingonotus (Parasphingonotus) airensis* Chop.: 1 – левый глаз и субокулярная бороздка, 2 – створки яйцеклада сбоку, 3 – генитальная пластина, 4 – среднегрудной (вверху) и заднегрудной (внизу) промежутки, 5 – коготки с присоской передней левой лапки.

ширина в 1.5 раза превосходит наибольшую длину. Тимпанальный орган широкоовальный, прикрыт тимпанальной лопастью почти на 1/3. Надкрылья далеко заходят за вершину задних бедер, в 5.8 раз длиннее своей ширины, с двумя темными желто-коричневыми перевязями, из которых срединная более темная только у переднего края надкрылья. Радиальная жилка (R) на светлом участке между двумя темными перевязями с 1 рядом слабых бугорков, хорошо видных при 32-кратном увеличении; этот ряд немного заходит на центральную перевязь. Остальные жилки на участке надкрылья вокруг этих бугорков (включая ложную жилку) низкие и гладкие; ложная жилка почти прямая, на вершине слегка волнистая; поперечные жилки, образующие отдельные ячейки, низкие и слегка зернистые. Крыло удлиненное, прозрачное, с тонкими и гладкими главными жилками, которые в базальной части желтоватые, а далее – коричневатосерые. Задние бедра коренастые (их длина в 3.14 раза превосходит ширину), с затемненной у основания внутренней стороной и предвершинной коричневой перевязью, переходящей по верхнему краю бедра на его наружную сторону; внутренняя нижняя коленная лопасть частично с

коричневым пятном, отсылающим луч с верхней стороны бедра на предколенную часть. Задние голени короче задних бедер, желтоватые, с темным коричневым пятном на внутренней стороне колена, с 11 шипами по внутреннему краю и 8–9 шипами по наружному краю; вершины шипов черные. Внутренние шпоры менее чем в 1.5 раза короче наружных, с зачерненными вершинами. Коготки симметричные, с зачерненной вершиной. Присоска на лапках маленькая, не достигает половины коготка. Яйцеклад короткий, массивный; верхние створки гладкие, а нижние – с резкой предвершинной вырезкой. Генитальная пластинка по переднему краю с округлым вырезом, от которого идет небольшая конусообразная бороздка. Церки короткие, конические, опущенные.

Промеры (в мм). Длина тела (от вершины головы до кончика яйцеклада) 22, переднеспинки – 4.2, надкрылья – 25 и заднего бедра – 11; ширина прозоны переднеспинки 4; ширина надкрылья 4 и заднего бедра – 3.5.

Распространение. Мавритания, Нигер, Чад.

Литература

- Бей - Биенко Г. Я. 1950. Саранчовые рода пустынных (*Sphingonotus* Fieb.) и их близкие родичи (Orthoptera, Acrididae). *Энтомологический обзор*. **31**(1–2): 198–205.
- Бей - Биенко Г. Я. 1951. Подсемейство Oedipodinae. *Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Ч. 2. Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР*. **40**: 552–640.
- Бей - Биенко Г. Я. 1964. Надсемейство Acridoidea – саранчовые. *Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. М.–Л.* Наука: 243–284.
- Бенедиктов А. А. 2000. Видовая синонимия некоторых саранчовых (Orthoptera, Acrididae) Палеарктики. *Вестник зоологии*. **34**(3): 79–82.
- Международная комиссия по зоологической номенклатуре. 2000. *Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое*. СПб. Зоол. инст. РАН. 221 с.
- Шумаков Е. М. 1963. Саранчовые Афганистана и Ирана. *Труды ВЭО*. **49**: 3–248.
- Benediktov A. A. 1998. To the taxonomy of the tribe Sphingonotini (Orthoptera, Acrididae). *Russian Entomol. J.* **6**(1–2), 1997: 11–13.
- Blair R. G. 1985. Field behavior and sound production by the grasshopper *Sphingonotus rubescens* (Orthoptera: Acrididae) on the Tenerife, Canary Islands. *Ent. News*. **96**(1): 37–42.
- Chopard L. 1950. Contribution a l'etude de l'Air, Orthopteroides. *Memoires de l'Institut Francais D'Afrique Noire*. **10**: 127–145.
- Defaut B. 2005a. L'appartenance generique de *Gryllus azurescens* Rambur (Caelifera, Acrididae, Oedipodinae). *Materiaux Orthopteriques et Entomocenotiques*. **10**: 19–23.
- Defaut B. 2005b. Considerations taxonomiques sur *Oedipoda arenaria* Lucas. *Materiaux Orthopteriques et Entomocenotiques*. **10**: 25–33.
- Defaut B. 2005c. *Pseudosphingonotus morini* sp. n. et *P. lluciapomaresi* sp. n., deux especes nouvelles en Espagne (Acrididae, Oedipodinae). *Materiaux Orthopteriques et Entomocenotiques*. **10**: 49–55.
- Defaut B. 2008. Sur la signification du vocable generique *Pseudosphingonotus* Shumakov, 1963 (Caelifera, Acrididae, Locustinae). *Materiaux Orthopteriques et Entomocenotiques*. **13**: 29–31.
- Faber A. 1936. Die Laut- und Bewegungsäuberungen der Oedipodinen. *Z. wissensch. Zool.* **149**: 1–85.
- Faber A. 1953. *Laut- und Gebardensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflugler). Teil I. Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihren Funktionen*. Stuttgart. Staat. Mus. Naturkunde. 198 S.
- Garcia M. D., Clemente M. E., Hernandez A., Pressa J. J. 1997. First data on communicative behaviour of three Mediterranean grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *J. Orth. Res.* **6**: 113–116.

- García M. D., Hernández A., Clemente M. E., Pessa J. J. 2001. Sound production in *Sphingonotus octofasciatus* (Serville, 1839) (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae). *Anales de Biología*. **23**, 1998: 85–92.
- Harz K. 1975. *Die Orthopteren Europas II*. Hague. W. Junk N.V. 939 S.
- Hochkirch A., Husemann M. 2008. A review of the Canarian Sphingonotini with description of a new species from Fuerteventura (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae). *Zoological Studies*. **47**(4): 495–506.
- Jacobs W. 1953. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. **1**: 1–228.
- Mistshenko L. L. 1936. Revision of palearctic species of the genus *Sphingonotus* Fieb. (Orthoptera, Acrididae). *Eos*. **12**: 65–282.
- Sergeev M. G. 1995. The general distribution of Orthoptera in the eastern parts of the Saharan-Gobian and Scythian Subregion. *Acta zool. cracov.* **38**(2): 213–256.
- Steinmann H. 1965. The Oedipodinae (Orthoptera) of Western, Central and East Asia. *Folia Entomol. Hung.* **18**(6): 93–122.
- Steinmann H. 1968. The genus *Sphingonotus* Fieb. (Orthoptera) in Kazakhstan (USSR). *Ann. zool.* **26**(10): 281–296.

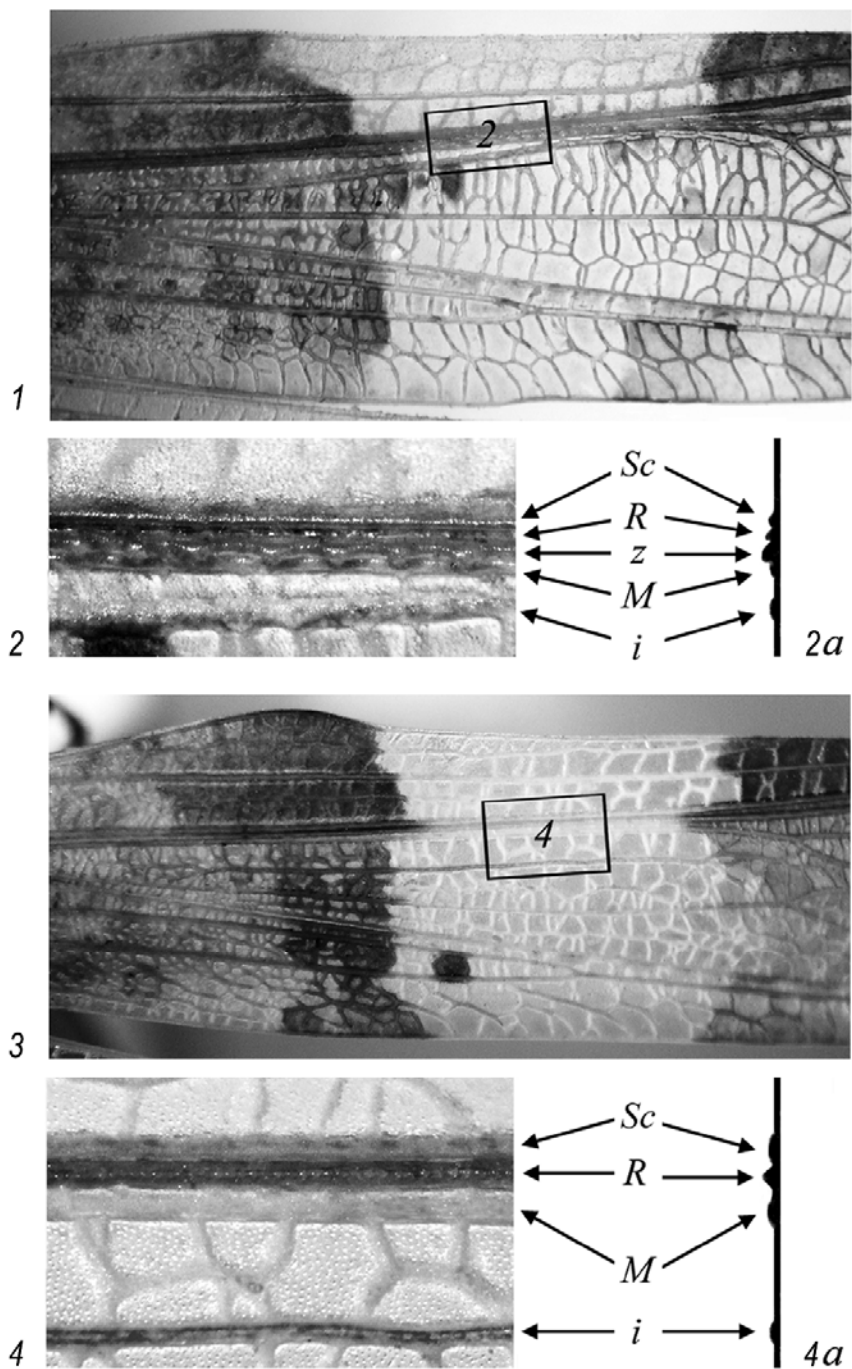


Рис. III. Стридуляционный аппарат правого надкрылья под световым микроскопом при увеличениях 6х (1, 3) и 32х (2, 4), а также реконструкция участка его профиля (2а, 4а). 1, 2, 2а – самец *S. (Neosphingonotus) paradoxus* В.-Вип.; 3, 4, 4а – самка *S. (Parasphingonotus) airensis* Чор. Обозначения жилок: *Sc* – субкостальная, *R* – радиальная, *z* – зона поперечных жилок, *M* – медиальная, *i* – ложная.