

УДК 595.72

**О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ
СЕМЕЙСТВА GRYLLOBLATTIDAE (INSECTA: GRYLLOBLATTIDA)**

С.Ю.Стороженко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Обсуждаются происхождение, филогенез и историческое развитие семейства Grylloblattidae. На основании распределения 12 наиболее важных признаков составлена кладограмма, отражающая родственные отношения между 4 современными родами. Анализ распространения, особенностей экологии и биологии современных видов и филогенеза на родовом уровне позволяет предположить, что становление современных родов происходило в олигоцене-миоцене, а видов - в плейстоцене.

Отряд гриллоблаттидовых (Grylloblattida) в ископаемом состоянии известен с карбона по нижний мел; в современной фауне он представлен одним семейством (Grylloblattidae), объединяющим 24 вида, относящихся к 4 родам (Стороженко, 1986, 1988, 1995).

Долгое время положение отряда в системе насекомых оставалось дискуссионным. Были лишь очевидными его принадлежность к когорте Polyneoptera (=инфракласс Gryllones) и необычайная примитивность отряда, выражающаяся в наличии членистых церков, сохранении отчлененных коксоподитов (грифельков) у личинок обоих полов и у имаго самцов и ряда других плезиоморфных признаков. Современных гриллоблаттид последовательно сближали с прямокрылыми, уховертками, веснянками, тараканами, палочниками, однако после описания А.П.Расницыным (1976) юрского *Blattogryllus karatavicus* Rasnitsyn стало очевидным, что они должны быть

Состояние наиболее важных на родовом уровне признаков
(плезиоморфное - 0, апоморфное - 1)

№	Название признака	Состояние признака
1	Анальная пластинка самца	0 - симметричная 1 - асимметричная
2	Вооружение лацинии по внутреннему краю	0 - 2 зубца 1 - 1 зубец
3	Места обитания	0 - под пологом леса 1 - по окраинам ледников
4	Оптимальная температура	0 - 9-15°C 1 - от -1.3°C до 11°C
5	Цервикальные склериты по внешнему краю	0 - без щетинок 1 - с 4-8 щетинками
6	Правый коксоподит самца	0 - широкий, коренастый 1 - узкий, удлинённый
7	Рудименты параноталий на переднеспинке	0 - есть 1 - нет
8	Гоностили (грифельки) у личинки самки последнего возраста	0 - отчленены от 3-й створки яйцеклада 1 - слиты с 3-й створкой яйцеклада
9	Задний край переднеспинки	0 - прямой 1 - вырезанный
10	Цервикальные склериты по внутреннему краю	0 - без щетинок 1 - с 3 щетинками
11	Церки имаго	0 - 9-10-члениковые 1 - 7-9-члениковые
12	Пульвиллы на 1-4 члениках лапки	0 - относительно короткие 1 - длинные

объединены в обширный, наиболее разнообразный в перми и триасе, отряд насекомых (Расницын, 1980; Стороженко, 1992).

Действительно, Grylloblattidae габитуально весьма сходны с пермско-нижнемеловыми Blattogryllidae (исключая естественные различия между крылатыми свободноживущими фитофильными и бескрылыми скрытоживущими геофильными формами), однако последние характеризуются такими апоморфными признаками как более короткие тазики, ноги без коготков и шпор (но с одиночными шипами на внутренней стороне члеников лапки и крупным аролием на последнем членике) и сильно скульптурированной головой, что не позволяет рассматривать их в качестве непосредственных предков современных гриллоблаттид. Поэтому Grylloblattidae, Blattogryllidae

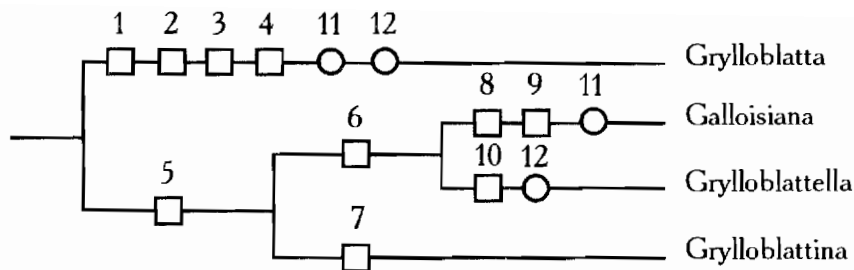


Рис. 1. Кладограмма родственных отношений между 4 родами семейства Grylloblattidae. Условные обозначения: квадрат - апоморфии; круг - гомоплазии.

и близких к ним пермско-триасовые Megakhosaridae следует рассматривать в качестве сестринских групп. Таким образом, есть все основания полагать, что современные Grylloblattidae возникли в мезозое в результате адаптации к геофильному образу жизни от форм, близких к блаттогриллидам или мегакхосаридам.

Для филогенитического анализа семейства Grylloblattidae были взяты различные по объему как собственно признаки, так и комплекс признаков или структуры, но для краткости изложения ниже используется термин "признак". Всего проанализировано более 30 признаков, из которых 12 являются особо важными на родовом уровне; их состояние дано в таблице 1 (плезиоморфное обозначено как 0, апоморфное - 1). На основании распределения этих признаков составлена кладограмма, отражающая родственные отношения между родами современных гриллоблаттид (рис. 1). Эволюция семейства шла, во-первых, в направлении адаптации к жизни при низких температурах у окраин ледников (род *Grylloblatta* Walker). В результате второй дивергенции обособились роды *Galloisiana* Caudell и *Grylloblattella* Storozhenko, причем оба этих рода характеризуются редуццией параноталий на переднеспинке. Отсутствие параноталий является отличительной чертой личинок всех современных гриллоблаттид, поэтому это направление следует рассматривать как процесс ювенилизации имаго. Наиболее полным набором плезиоморфных признаков обладает род *Grylloblattina* Bey-Bienko, что заставляет считать его близким к исходным для семейства формам.

Современные гриллоблаттиды отмечены из умеренных широт Азии и Северной Америки (рис. 2). 11 видов рода *Grylloblatta* известны из Северной Америки, причем 5 видов - из Калифорнии (*G. bifractilecta* Gurney, *G. washoa* Gurney, *G. barbary* Caudell, *G. chandleri* Kamp, *G. gurneyi* Kamp), 2 - из Орегона (*G. rothi* Gurney, *G. sculleni* Gurney), 2 - из Вашингтона (*G. chirurgica*

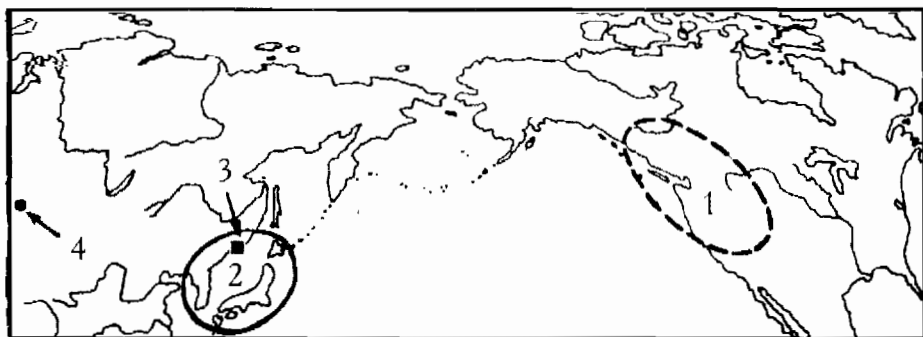


Рис. 2. Распространение родов гриллоблаттид. 1 - *Grylloblatta*, 2 - *Galloisiana*, 3 - *Grylloblattina*, 4 - *Grylloblattella*.

Gurney, *G. occidentalis* Silvestri), 1 - из Британской Колумбии (*G. scudderi* Kamp), а *G. campodeiformis* Walker широко распространен в Канаде (Британская Колумбия, Альберта) и США (Айдахо, Вашингтон) и разделяется на 3 подвида (*G. c. nahanni* Kamp, *G. c. athapaska* Kamp и номинативный) (рис. 3). Род *Galloisiana* представлен 11 видами, распространенными в Японии, Корее, Северо-Восточном Китае и Приморском крае, причем 4 вида известны с Хонсю (*G. nipponensis* Caudell et King, *G. kiyosawai* Asahina, *G. yuasai* Asahina, *G. chujoji* Gurney), 1 - с Хоккайдо (*G. yezoensis* Asahina), 1 - с Кюсю (*G. notabilis* Silvestri), 3 - из Кореи (*G. kosuensis* Namkung, *G. sofiae* Szepytycki, *G. biriongensis* Namkung), 1 - из Северо-Восточного Китая (*G. sinensis* Wang) и 1 - из Приморья (*G. ussuriensis* Storozhenko) (рис. 4). Род *Grylloblattella* известен по одному виду (*G. pravdini* Storozhenko et Oligier) с гор Алтая. Род *Grylloblattina* распространен в Приморском крае и представлен 1 видом, разделяющимся на 2 подвида (*G. djakonovi djakonovi* Bey-Bienko и *G. d. kurentzovi* Pravdin et Storozhenko) (рис. 5).

Следует отметить, что особенности биологии и экологии современных бескрылых гриллоблаттид существенно снижают их миграционные возможности. Цикл развития гриллоблаттид замедлен и занимает от 5 до 10 лет (Nagashima et al., 1982). Питаются гриллоблаттиды разными мелкими членистоногими, причем долгое время (личинки до 2-5 месяцев) могут обходиться без пищи, сохраняя при этом активность. Гриллоблаттиды очень чувствительны к изменению влажности воздуха и обитают только в тех микростациях, где влажность не бывает ниже 80-100%. Они не имеют метаболических приспособлений для перенесения неблагоприятной, особенно повышенной температуры (Edwards & Nutting, 1950). Оптимальная температура для видов рода *Grylloblatta* лежит в пределах 2.5-11.3°C, хотя они сохраняют активность и при -1.3°C (Rentz, 1982). Азиатские гриллоблаттиды не переносят

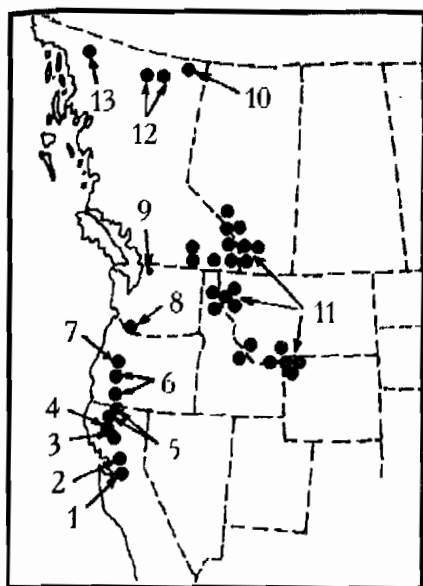


Рис. 3. Распространение видов и подвидов рода *Grylloblatta*. 1 - *G. bifractilecta*, 2 - *G. washoa*, 3 - *G. barberi*, 4 - *G. gurneyi*, 5 - *G. chandleri*, 6 - *G. rothi*, 7 - *G. sculleni*, 8 - *G. chirurgica*, 9 - *G. occidentalis*, 10 - *G. scudderi*, 11 - *G. campodeiformis campodeiformis*, 12 - *G. campodeiformis nahani*, 13 - *G. campodeiformis athapaska*

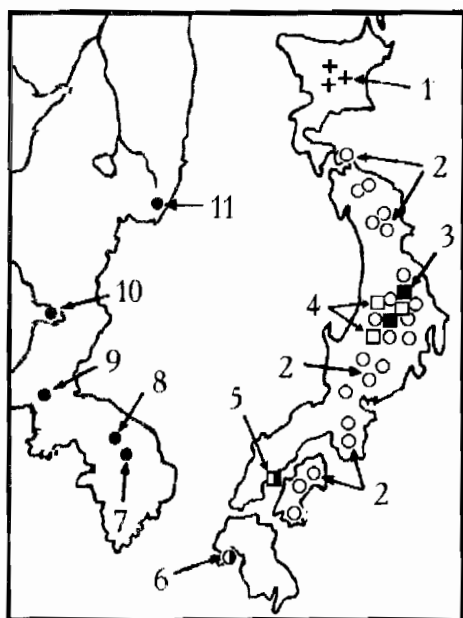


Рис. 4. Распространение видов рода *Galloisiana*. 1 - *G. yezoensis*, 2 - *G. nipponensis*, 3 - *G. kiyosawai*, 4 - *G. yusai*, 5 - *G. chujoi*, 6 - *G. notabilis*, 7 - *G. kosuensis*, 8 - *G. biriongensis*, 9 - *G. sofiae*, 10 - *G. sinensis*, 11 - *G. ussuriensis*

отрицательных температур, а оптимум лежит в пределах 9-15°C. При нагревании до 20.5°C (*Grylloblatta*) или 25-28°C (*Grylloblattina*, *Galloisiana*) эти насекомые погибают от перегрева. Популяции всех современных видов гриллоблаттид являются локальными, причем отдельная популяция занимает площадь от 10-15 до 300, как исключение до 1000 м в диаметре (Kamp, 1979; Storozhenko, 1979; Rentz, 1982).

Сравнивая родственные отношения между родами, распространение, особенности экологии и биологии гриллоблаттид, можно предположить, что в историческом плане эволюция семейства протекала следующим образом. В

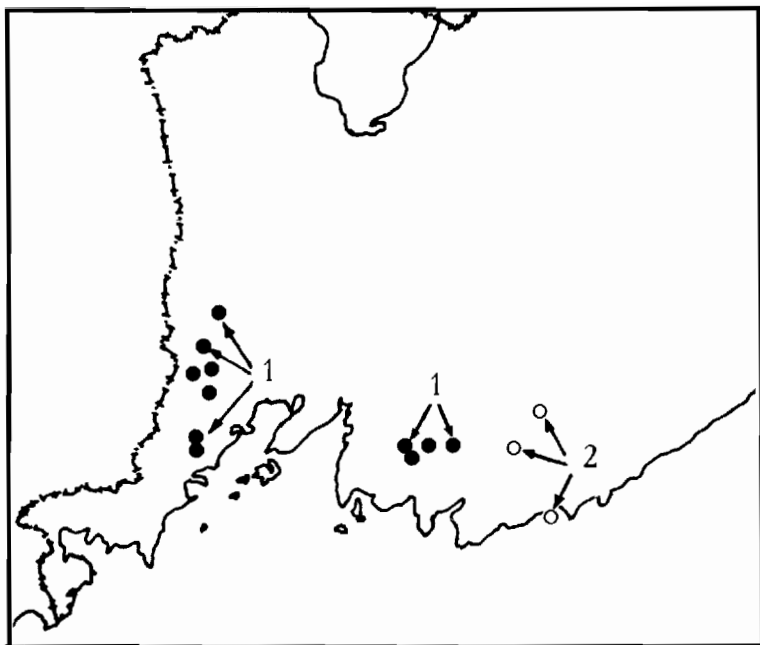


Рис. 5. Распространение подвидов рода *Grylloblattina*. 1 - *G. djakonovi djakonovi*, 2 - *G. djakonovi kurentzovi*.

эоцене в бореальных областях циркумполярной суши в зоне тургайских лесов обитали формы, близкие к роду *Grylloblattina*. Эоценовые *Grylloblattidae* произошли от мезозойских гриллоблаттидовых в результате приспособления к геофильному образу жизни под пологом леса. В позднем эоцене - раннем олигоцене под воздействием вулканической деятельности, особенно ярко выраженной на Сихотэ-Алине, здесь сложилась четкая вертикальная поясность. В это время гриллоблаттиды, по-видимому, обитали в смешанных хвойно-широколиственных и смешанных хвойных лесах умеренного облика, занимавших верхние горные пояса. Не исключено, что именно в это время сложились предпосылки для возникновения форм, адаптированных к жизни на окраинах ледников высоко в горах. Позднеолигоценый-раннемиоценовый этап вулканизма вызвал формирование и становление предковых форм современных родов и их расселение, причем особую роль в обеспечении миграционных процессов между Евразией и Северной Америкой играл Берингийский сухопутный мост. Вероятно, что в южных частях ареала семейства в миоцене обособился ствол, в дальнейшем разделившийся на две ветви: эндемичный для Алтая род *Grylloblattella* и притихоокеанский род *Galloisiana*. Похолодание в конце плиоцена и особенно в раннем-среднем плейстоцене вызвало бурное видообразование у рода *Grylloblatta* (Kamp,

1963, 1979) и оказало большое влияние на становление современных ареалов гриллоблаттид. Дивергенция на виды у рода *Galloisiana* связана как с ореографическими отдельностями и островной изоляцией, так и с приспособлением к жизни в пещерах и на различных высотах в горах. Наиболее примитивные формы гриллоблаттид (род *Grylloblattina*) сохранились в горах Сихотэ-Алиня.

ЛИТЕРАТУРА

- Расницын А.П. Гриллоблаттиды - современные представители отряда протоблаттоид (Insecta, Protoblattodea) // Докл. АН СССР. 1976. Т. 228. № 2. С. 502-504.
- Расницын А.П. Отряд Grylloblattida Walker, 1914 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 150-154. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 178).
- Стороженко С.Ю. Условия обитания и поведение гриллоблаттиды *Galloisiana kurentzovi* Pravdin et Storozhenko (Insecta, Grylloblattida) в южном Приморье // Биол. науки. 1979. № 2. С. 18-21.
- (Стороженко С.Ю.) Storozhenko S. The annotated Catalogue of living Grylloblattida (Insecta) // Articulata. 1986. Bd II, Folge 9. P. 279-292.
- (Стороженко С.Ю.) Storozhenko S. A review of the family Grylloblattidae (Insecta) // Articulata. 1988. Bd III, Folge 5. P. 167-181.
- (Стороженко С.Ю.) Storozhenko S. Permian fossil insects of North-East Europe: new and little-known Ideliidae (Insecta, Plecopteroidea, Grylloblattida) // Entomol. Fennica. 1992. Vol. 3. P. 21-39.
- Стороженко С.Ю. К познанию рода *Grylloblattella* (Grylloblattida, Grylloblattidae) // Дальневосточный энтомолог. 1995. № 10. С. 19-20.
- Edwards G.A., Nutting W.L. The influence of temperature upon the respiration and heart activity of *Thermobia* and *Grylloblatta* // Psyche. 1950. Vol. 57. P. 33-44.
- Kamp J.W. Description of two new species of Grylloblattidae and of the adult of *Grylloblatta barberi*, with an interpretation of their geographical distribution // Ann. ent. Soc. Amer. 1963. Vol. 56. P. 53-68.
- Kamp J.W. Taxonomy, distribution, and zoogeographic evolution of *Grylloblatta* in Canada (Insecta: Notoptera) // Canad. Ent. 1979. Vol. 111. P. 27-38.
- Nagashima T., Ando H., Fukushma G. Life history of *Galloisiana nipponensis* (Caudell et King) // Biology of the Notoptera. Nagano. 1982. P. 43-59.
- Rentz D.C.F. A review of the systematics, distribution and bionomics of the North American Grylloblattidae // Biology of the Notoptera. Nagano. 1982. P. 1-18.

ON ORIGIN AND HISTORICAL DEVELOPMENT OF THE FAMILY GRYLLOBLATTIDAE (INSECTA: GRYLLOBLATTIDA)

S.Yu.Storozhenko

Institute of Biology and Pedology, Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690022, Russia

Origin, phylogeny and historical development of the family Grylloblattidae are discussed. The cladogram based on the 12 most important characters of four recent genera is given. Analysis of the distribution, bionomy and biology of recent species and phylogenetic relationships between genera shows that divergation of Grylloblattidae into genera seems to take place in Oligocene-Miocene and genera into the species in Pleistocene.