



УДК 595.727

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ УЗОРА НА КРЫЛЬЯХ САРАНЧОВЫХ ТРИБЫ BRYODEMINI BEY-BIENKO (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE)

А.А. Бенедиктов

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия;  
e-mail: entomology@yandex.ru

### РЕЗЮМЕ

Изучены изменчивость узора, распределения темного пигмента и окраски крыльев у *Bryodemella tuberculatum* (Fabricius, 1775), *Bryodema luctuosum* (Stoll, 1813), *B. gebleri* (Fischer-Waldheim, 1836) и *Angaracris barabensis* (Pallas, 1773). Выяснено, что узор на крыльях у видов *B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri* видоспецифический, но подвержен значительной изменчивости. Наиболее крайние варианты, имеющие четкие контуры, хорошо различимы, однако обнаружены особи с переходными признаками, имеющие размытые границы узоров. Среди видов *B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri* отмечено отдаленное сходство вариантов узоров на крыльях. Не исключено, что в данном случае наглядно продемонстрирован «закон гомологических рядов», открытый Н.И. Вавиловым еще в 1920 г. Согласно этому закону изменчивость близких по происхождению родов и видов осуществляется общим (параллельным) путем. В пределах рода *Angaracris* Bey-Bienko, 1930 узор и окраска крыльев наиболее сильно подвержены изменчивости. Однако на имеющемся материале с учетом литературных данных по видам из Китая можно выстроить ряды перехода от наиболее уклонившихся форм к типичным. Высказывается мнение о необходимости таксономической ревизии рода *Angaracris*.

**Ключевые слова:** изменчивость, прямокрылые, саранчовые, узор на крыльях, Acrididae, Bryodemini, Orthoptera

## VARIABILITY OF WINGS PATTERN OF THE LOCUSTS FROM THE TRIBE BRYODEMINI BEY-BIENKO (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE)

A.A. Benediktov

Moscow State University, Biology Faculty, Department of entomology, Moscow, 119991, Russia;  
e-mail: entomology@yandex.ru

### ABSTRACT

Variability of the pattern of distribution of dark pigment and colouring of the wings *Bryodemella tuberculatum* (Fabricius, 1775), *Bryodema luctuosum* (Stoll, 1813), *B. gebleri* (Fischer-Waldheim, 1836) and *Angaracris barabensis* (Pallas, 1773) were studied. It was found that the pattern on the wings in the species of *B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri* is species-specific, but subjected to considerable variability. The most extreme variants, with clear contours are well distinguishable; however, forms with transitional morphological features fuzzy boundaries of the patterns were detected. Among the species of *B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri*, a vague resemblance to variants of the patterns on the wings was noted. It is possible that in this case «the law of homologous series» established by N.I. Vavilov in 1920 is demonstrated. According to this law, the variability of the closely related genera and species goes in common (parallel) way. Within the genus *Angaracris* Bey-Bienko, 1930, the pattern and coloration of the wings is most strongly affected by the variability. However, the available material including published data from China allow creating transitional rows from most aberrant to typical forms. The opinion is expressed about necessity of taxonomic revision of the genus *Angaracris*.

**Keywords:** variability, locusts, wing color, Acrididae, Bryodemini, Orthoptera

## ВВЕДЕНИЕ

Традиционно в видовой систематике саранчовых подсемейства Oedipodinae (Acrididae) используют признаки распределения темного пигмента на крыльях, который часто образует узоры из перевязей и пятен. Особое место в этом списке занимают представители трибы Bryodemini, среди которых за последние 35 лет с территории Центральной Азии было описано большое число видов из родов *Bryodema* Fieber, 1853, *Bryodemella* Yin, 1982 и *Angaracris* Bey-Bienko, 1930 (Bi 1986; Huang 1981; Li 1981; Lian and Zheng 1984; Zheng and Han 1998; Zheng and Ren 1993, 1994). Практически все из них известны по 1–2 типовым экземплярам, а главными отличительными признаками являются узор крыльев и их окраска. Вместе с тем до настоящего времени неизвестно, насколько указанные признаки подвержены изменчивости в пределах даже самых обычных и широко распространенных видов, так как специальных исследований на эту тему никогда не проводилось. Отметим, что в истории изучения этой группы уже были случаи описания таксонов по крайним вариантам проявления изменчивости узора, в связи с чем впоследствии все они были сведены в синонимы (см. примеры при соответствующих видах).

Цель настоящей работы заключалась в попытке впервые за всю историю изучения саранчовых трибы Bryodemini проанализировать степень изменчивости узора и окраски крыльев у наиболее широко распространенных и богато представленных в коллекциях видов, а именно: *Bryodemella tuberculatum* (Fabricius, 1775), *Bryodema luctuosum* (Stoll, 1813), *B. gebleri* (Fischer-Waldheim, 1836) и *Angaracris barabensis* (Pallas, 1773).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основным материалом для написания данной работы послужили коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург: ЗИН), Зоологического музея МГУ (Москва: ЗММУ), кафедры энтомологии МГУ (Москва: КЭ).

Изучали изменчивость в пределах вида у обоих полов, если таковые обладали необходимыми признаками (были макроптерными). У представителей рода *Bryodema* самок не изучали, поскольку, являясь брахиптерными, они не обладают четко выраженным узором и цветом на крыльях. Про-

рисовку узоров осуществляли по фотографиям с обработкой на компьютере. Мы приводим этикетки только для единичных и наиболее интересных экземпляров, а также для типов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Bryodemella tuberculatum* (Fabricius, 1775)

**Материал.** 262 самцов и самок из разных точек ареала, в том числе из Европы, России, Монголии.

**Замечания.** Как в свое время указывал Б.П. Уваров (Uvarov 1914), узор на крыльях самцов и самок *B. tuberculatum* сходен, а между крайними его вариантами пигментации имеются всевозможные переходы. Описанный (Zacher 1919) по более темной окраске подвид *B. tuberculatum bavaria* с более темными крыльями (как на Рис. 1с), и не имеющий каких-либо других морфологических отличий, был ранее сведен в синоним к номинативному подвиду (Harz 1975).

Из общего числа только 127 экз. (48%), т.е. меньше половины, обладали четко выраженным контрастным узором крыла, а у остальных 135 экз. (52%) его границы были размыты и представляли всевозможные переходные варианты с нечеткими контурами, отнести которые к тому или другому типу не представлялось возможным. У всех особей базальная часть имела красный или розовый цвет.

Среди особей с контрастным узором подавляющее большинство имело узор крыла из затемненной базальной половиной первой лопасти крыла, отсылающей более или менее узкую перевязь к его заднему краю (Рис. 1а – 101 экз.; 80%). Все остальные вариации узоров, по нашему мнению, являлись производными от нее; при этом сам луч мог либо частично редуцироваться и присутствовать в виде отдельных пятен (Рис. 1d – 9 экз., 7%), либо апикальная часть первой лопасти крыла была частично (Рис. 1b – 7 экз., 5%) или полностью (Рис. 1с – 10 экз., 8%) затемнена.

### *Bryodema luctuosum* (Stoll, 1813)

**Материал.** 64 самца из Восточной Сибири, Монголии и Китая, включая самца (голотип, обозначен по монотипии) *B. luctuosum* var. *vitrea* Ikonn. с этикетками «Irkutsk» и «*Bryodema luctuosum* var. *vitrea* n. var., Fauna Rossica, Ikonnikov det. 1823» (ЗММУ). Самки брахиптерные.

**Замечания.** На большом материале имеются все переходы, о чем сообщал Б.П. Уваров (Uvarov 1914), а изменчивость распределения темного пигмента на крыльях самцов этого вида имеет широкий спектр. Некоторые особи ранее были описаны в ранге самостоятельных таксонов, например, *B. luctuosum* var. *vitrea* с прозрачными крыльями (Ikonnikov 1911) и *B. argunense* с полностью затемненными в базальной части (Щелкановцев [Stshelkanovtzev] 1911); сейчас все они рассматриваются в составе номинативного подвида.

Из всех изученных самцов 56 экз. (88%) обладали четко выраженным узором на крыле, и только 8 экз. (12%) имели переходы с расплывчатыми контурами, отнести которые к тому или иному варианту было затруднительно. У отдельных особей внешняя часть крыла у заднего края имела беловатый молочный оттенок, о чем также сообщал Я.П. Щелкановцев (Stshelkanovtzev 1911).

Среди изученных экземпляров наиболее распространенными узорами крыла оказались два противоположных варианта: первый – с практически полным отсутствием темного пигмента в базальной части (Рис. 2с – 18 экз., 32%), а второй – с полностью затемненной базальной частью (Рис. 2д – 19 экз., 34%).

Не исключено, что остальные узоры также являются промежуточными вариантами, когда пигмент редуцируется в разной степени, оставаясь только у главных жилок югальной области (Рис. 2а – 11 экз., 20%), или же в виде темной перевязи, идущей от переднего края крыла к его заднему краю (Рис. 2б – 7 экз., 13%). Наиболее же редким оказался узор с полностью затемненной базальной частью и темным пятном в апикальной части первой лопасти крыла (Рис. 2е – 1 экз., 1%; «ущ. Хату, сев. Бурхан Будда 10800' Козлов. кVI–нVII 01»).

### ***Bryodema gebleri* (Fischer-Waldheim, 1836)**

**Материал.** 79 самцов из Южной Сибири, Казахстана, Киргизии, Монголии и Китая. Самки брахиптерные.

**Замечания.** Из изученных самцов 49 экз. (62%) имели четкий узор на крыле, и только 30 экз. (38%) имели переходные, расплывчатые и неясные границы узора.

Наиболее темная по окраске крыла форма у этого вида в коллекционных сборах оказалась

самой многочисленной (Рис. 3с – 27 экз., 55%), причем красная окраска в его базальной части могла практически отсутствовать, оставаясь местами, например, только на утолщенных жилках. Прочие типы узоров, вероятно, являются ее производными за счет редукции темного пигмента в апикальной части первой лопасти (самая редкая вариация, Рис. 3д – 2 экз., 4%), или недалеко от ее вершины (Рис. 3б – 13 экз., 27%); иногда же этот светлый участок захватывает две передние лопасти (Рис. 3а – 7 экз., 14%).

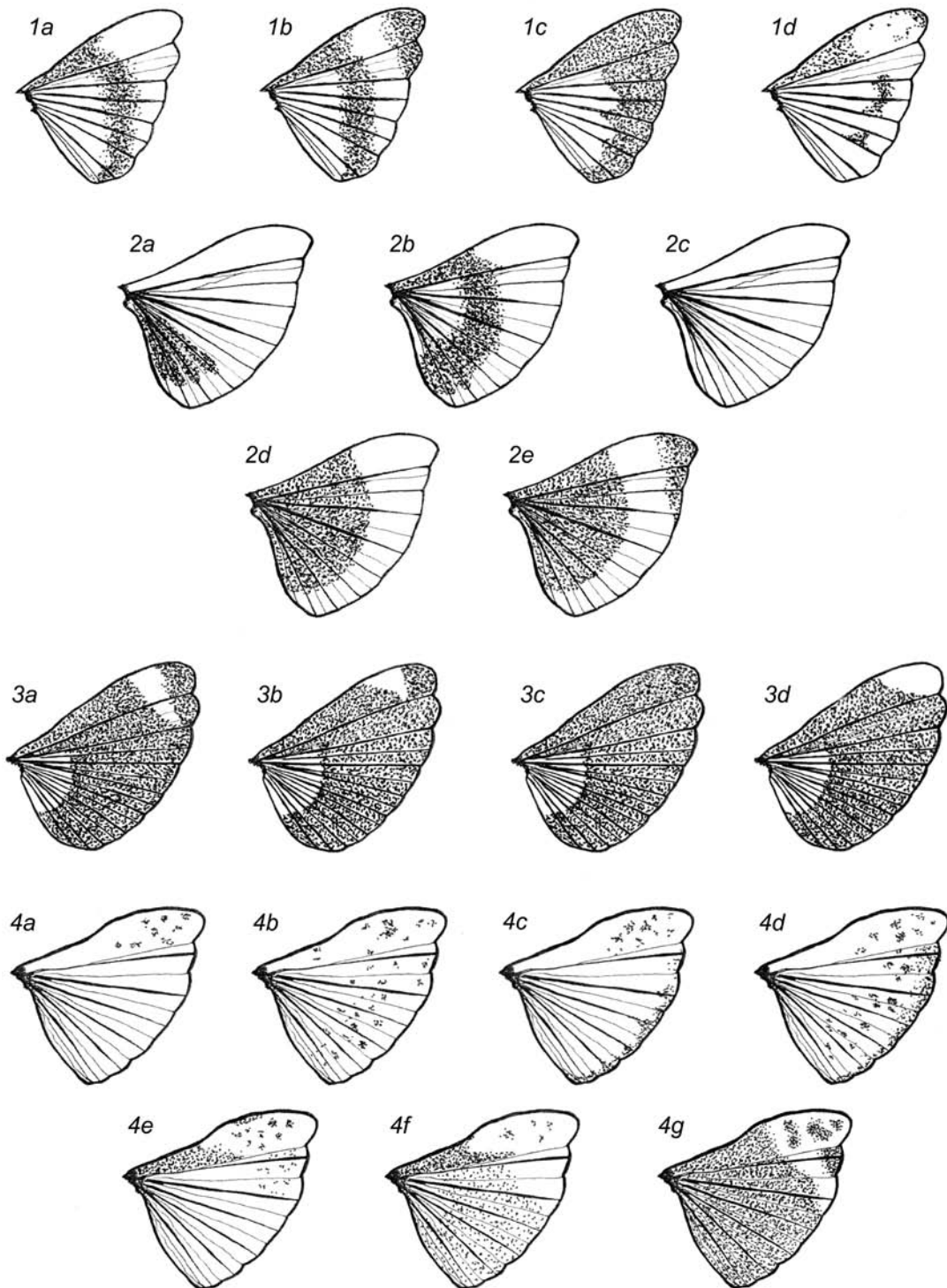
### ***Angaracris barabensis* (Pallas, 1773)**

**Материал.** 295 самцов и самок из Казахстана, Западной Сибири, Алтая, Тывы, Забайкалья, Монголии и Китая.

**Замечания.** Рассматриваемый ранее в ранге самостоятельного вида *A. rhodopa* (F.-W.) с розовым пигментом на крыльях был сведен нами в синоним к *A. barabensis*, имеющему зеленоватый цвет таковых в базальной части (Бенедиктов [Benediktov] 1998), поскольку присутствуют все цветовые переходы между этими формами. При этом строение копулятивного аппарата и акустические сигналы самцов в полете сходные. Для удобства дальнейшего изложения материала будем говорить о зеленовато- и розовокрылых особях как о двух цветовых формах: «f. *barabensis*» и «f. *rhodopa*».

С 1981 г. китайскими исследователями было обнаружено большое число вариантов узоров на крыльях единичных особей самцов и самок. Все они были описаны в ранге самостоятельных «эндемичных» видов (*A. morulimarginis* Huang, 1981; *A. ulashanicus* Li, 1981; *A. nigripennis* Lian et Zheng 1984; *A. acrohylina* Bi, 1986; *A. nigrimarginis* Zheng et Ren, 1993; *A. morulipennis* Zheng et Ren 1994; *A. neimongolensis* Zheng et Han, 1998), однако общий анализ изменчивости указанного признака в трибе сделан не был. Но еще в 1964 г. отмечалось наличие дымчатой окраски и расплывчатой темной перевязи на крыльях некоторых отдельных особей *A. barabensis* из юго-восточного Забайкалья (Попов [Popov] 1964). Более того, недавно похожие особи были обнаружены в Павлодарской области Казахстана, и на их основании установлена синонимия (Childebaev et al. 2013) между названиями *A. barabensis* и *A. nigripennis*.

По нашему мнению, все таксоны рода *Angaracris*, описанные по признакам различия узора на



**Рис. 1–4.** Схемы узоров на крыльях представителей трибы Bryodemini: 1 – *Bryodemella tuberculatum*; 2 – *Bryodema luctuosum*; 3 – *B. gebleri*; 4 – *Angaracris barabensis*.

**Fig. 1–4.** Scheme patterns on the wings of the representatives of the tribe Bryodemini: 1 – *Bryodemella tuberculatum*; 2 – *Bryodema luctuosum*; 3 – *B. gebleri*; 4 – *Angaracris barabensis*.

крыльях и их окраски, заслуживают отдельной новой ревизии. Не исключено, что все они являются только уклонившимися меланическими формами широко распространенного *A. barabensis*. Во всяком случае об этом свидетельствует новый материал, обнаруженный нами в коллекциях музеев и рассмотренный ниже.

На коллекционном материале ЗИН, ЗММУ и КЭ нами отмечены 6 вариантов узоров на крыльях *A. barabensis*. При этом многие варианты присутствуют в обеих цветовых формах *f. barabensis* и *f. rhodopa*.

Отсутствием контрастного узора (Рис. 4а) обладало подавляющее большинство особей 285 самцов и самок (97%) обеих цветовых форм. Остальные варианты (в сумме 10 экз., 3%) были представлены единичными экземплярами и имели разнообразные варианты распределения темного пигмента по полю крыльев:

1) довольно крупные диффузные пятна по всему полю крыла (Рис. 4б (КЭ) – 1 самец (*f. barabensis*) «Бай-Хак, Тува, Тандинский р-он, С.В. Шарова, VI 1959»);

2) затемненный нижний внешний край крыла (Рис. 4с (КЭ) – 1 самка (*f. rhodopa*) «Тува Тандинск. р-н, пос. Бай-Хак. Луг., 59 г., С.В. Шарова»);

3) затемненный внешний край крыла от первой лопасти, при этом на центральном поле крыла могут присутствовать рассеянные темные пятна (Рис. 4д (ЗИН) – 1 самец (*f. rhodopa*) «юж. бер. оз. Куку-Нор, ок. 10500', Козловь ср. VIII. 01»; 1 самка (*f. barabensis*) «Северная Славг. у Омска г. 6 VII 1923 Раевский»; 1 самец (*f. barabensis*) «с. Иро Селенг. р. 24 / VIII 1935 А.С. Фетисов.»);

4) затемненная базальная часть первой лопасти крыла, а также крупные пятна в ее апикальной части (Рис. 4е (ЗИН) – 1 самка «Приморская обл., окр. с. Тыргетуй, 17.IX 27 Токарева», 1 самка «близь г. Омска, сентябрь, 5 1902»);

5) затемненная базальная часть первой лопасти крыла, отсылающая перевязь к его нижнему краю, а также пятно на апикальной части второй лопасти (рис. 4ф (КЭ) – 1 самка (*f. rhodopa*) «Тува, окр. Эрзина, 26.VIII 59 г., Н.Н. Филиппов»);

6) полностью затемненная базальная часть, светлая только апикальная часть первой лопасти (может нести в разной степени выраженные темные пятна) и полоса у вершины второй и третьей лопасти (Рис. 4г (ЗИН) – 1 самец (*f. barabensis*) «р. Тополевка, пр. Аргута Бийс., Силант. 22.VIII

97»; 1 самец (*f. rhodopa*) «W пред. Ихэ-богдо Гоб. Алтай, Монг. Кириченко 22.VIII.26»).

На изученном материале все обнаруженные нами особи, имеющие темную пигментацию крыльев, собраны одновременно и вместе с совершенно типичными особями обеих цветовых форм. Кроме того, самцы и самки могут обладать разным по контрасту узорами сходного или близкого типов (Рис. 4 f и g). Большой интерес представляет тот факт, что все имеющиеся в нашем распоряжении варианты узоров (с привлечением литературных данных по китайским «видам») можно выстроить в ряды по локализации и контрастности темного пигмента.

Таким образом, в пользу того, что описанные китайскими исследователями виды на самом деле могут быть только формами одного изменчивого *A. barabensis*, по нашему мнению, свидетельствуют следующие соображения.

Во-первых, узор каждого из описанных из Китая таксонов является по сути переходным к узору следующего, а недостающие элементы этого ряда обнаруживаются среди многочисленных коллекционных материалов. В связи с этим между некоторыми крайними формами можно выстроить ряды переходов не только по характеру расположения, но и, что не маловажно, по контрастности темного пигмента на крыле от «меланистов» до обычных форм.

Во-вторых, некоторые близкие по узору «виды» известны в двух формах: зеленовато- и розовокрылой, что свойственно также типичному *A. barabensis*.

В-третьих, совместное обитание единичных «меланистов» в популяциях типичных особей не оставляет у нас сомнения в том, что в данном случае мы имеем дело с уклонившимися формами.

В-четвертых, в связи с обнаружением близких по узору на крыльях форм из России и сопредельных государств мы считаем безосновательным заключение китайских исследователей, что ряд описанных ими видов появился на Тибете в результате изоляции в условиях ледника (Huang et al. 1981). Скорее всего, изменчивость узоров на крыльях во всей трибе *Bryodemini* определяется генетически, хотя не исключены другие факторы (например, воздействие низких температур в процессе развития яиц или личинок). Этот вопрос требует отдельного специального исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости узора на крыльях четырех наиболее широко распространенных видов трибы Bryodemini (*B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri* и *A. barabensis*) показал некоторые закономерности.

Во-первых, узор на крыльях в пределах видов *B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri* видоспецифический, но подвержен значительной изменчивости. Ее степень у разных видов различная. Наиболее крайние варианты, имеющие четкие контуры, хорошо различимы между собой. Вместе с тем во всех этих видах присутствует ряд особей с переходными признаками, характеризующимися размытыми границами узоров, отнести которые к тому или другому типу не представляется возможным.

Во-вторых, у особей *B. tuberculatum*, *B. luctuosum*, *B. gebleri* наблюдается отдаленное сходство плана построения узоров на крыльях (например, Рис. 1с–3с, 1а–2b–3d, 1b–2е–3а, 3b). Связано ли это со сходными механизмами образования узора как такового в данной трибе (или даже подсемействе Oedipodinae), или же свидетельствует о близком родстве таксонов, требует отдельного выяснения. Не исключено, что в данном случае наглядно продемонстрирован «закон гомологических рядов», открытый Н.И. Вавиловым еще в 1920 г., согласно которому изменчивость близких по происхождению родов и видов осуществляется общим (параллельным) путем.

В-третьих, в пределах рода *Angaracris* изменчивость узора и окраски крыльев выражена наиболее сильно. Однако на коллекционном материале с учетом литературных данных по видам из Китая можно выстроить ряды перехода от наиболее уклонившихся форм к типичным. В связи с этим необходима новая ревизия рода *Angaracris*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает огромную признательность А.В. Горохову и Л.Н. Анисюткину (ЗИН), А.Л. Озерову (ЗММУ) за предоставленную возможность изучить коллекции названных музеев, а также С.Ю. Стороженко (Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН, Владивосток) за консультации по видам рода *Angaracris*.

Работа с коллекционными фондами ЗИН выполнена при поддержке РФФ (№ 14-50-00029), с коллекциями ЗММУ – РФФИ (№ 16-04-00706), с коллекциями КЭ – НИОКТР (№ АААА-А16-116021660095-7).

## ЛИТЕРАТУРА

- Benediktov A.A. 1998.** To the Systematics of Palaearctic representatives of tribe Bryodemini (Orthoptera, Acrididae). *Russian Journal of Zoology*, **77**(7): 788–799. [In Russian].
- Bi D. 1986.** Description of five new grasshoppers from China (Orthoptera, Acrididae). *Contributions from Shanghai Institute of Entomology*, **5**: 195–206.
- Childebaev M.K., Temreshev I.I. and Kolov S.V. 2013.** To the synonymy of *Angaracris barabensis* (Pallas, 1773) (Orthoptera, Acrididae) with clarifying the peculiarities of its feeding and distribution. *Far Eastern entomologist*, **263**: 1–7.
- Harz K. 1975.** Die Orthopteren Europas II. Dr. W. Junk b.v. Publishers. The Hague. **11**: 939 p.
- Huang Ch. 1981.** Orthoptera: Acrididae – Catantopinae, Pyrgomorphae, Oedipodinae. *Insects of Xizang*, **1**: 63–86.
- Huang F., Huang Ch. and Liu J. 1981.** Studies on the acridoid fauna of Xizang and its evolution. *Entomotaxonomia*, **3**(3): 157–170.
- Ikonnikov N. 1911.** Zur Kenntnis der Acridiideen Sibiriens. *Annuaire du Musee Zoologique de l'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersbourg*, **16**(3): 242–270.
- Li H. 1981.** Studies on the fauna of the genus *Angaracris* B.-Bienko (Orthoptera: Acrididae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, **6**(2): 167–173.
- Lian Zh. and Zheng Zh. 1984.** New genera and new species of grasshoppers from Gansu, China. *Entomotaxonomia*, **6**(4): 299–311.
- Popov G.A. 1964.** On the Acridid fauna of south-east Transbaikalia. *Zoologicheskij Zhurnal*, **53**(9), 1309–1316. [In Russian].
- Stshelkanovtzev Ja.P. 1911.** II. Eine neue Art Schwarzflugel *Bryodema argunense* n.sp. *Arbeit aus dem Laboratorium des Zoologischen Cabinet der kaiserlichen Universitat Warschau 1910-Jahre. Warschau*: 178–180. [In Russian].
- Uvarov B.P. 1914.** Materiaux pour l'etude de la faune des Orthopteres de l'Asie Centrale. *Revue russe d'entomologie*, **14**(2–3): 217–234. [In Russian].
- Zacher F. 1919.** Beitrage zur Kenntnis der Geradflüglerfauna des deutschen Alpengebietes. *Entomologische Mitteilungen*, **8**(4–6): 96, 99–101.
- Zheng Zh. and Han Y. 1998.** Two new species of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) from Nei Mongol. *Entomotaxonomia*, **20**(1): 25–28.
- Zheng Zh. and Ren G. 1993.** Four new species of grasshoppers from northern west of China (Orthoptera: Acridoidea). *Journal of Hubei University (Natural Science)*, **15**(4): 424–429.
- Zheng Zh. and Ren G. 1994.** Two new species of grasshoppers (Orthoptera: Oedipodidae) from Gansu and Ningxia. *Entomotaxonomia*, **16**(4): 249–253.

Представлена 17 августа 2016; принята 31 октября 2016.