

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки  
Зоологический институт Российской академии наук

*На правах рукописи*

**Гнездилов  
Владимир Михайлович**

**Цикадовые семейства Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) Западной  
Палеарктики**

03.02.05 – энтомология

Диссертация  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2016

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	14
1.1 Полевые сборы, коллекционные материалы и их камеральная обработка.....	14
1.2 Методы реконструкции филогении по молекулярно-генетическим данным.....	16
1.2.1 Материал и выбор таксонов для анализа.....	16
1.2.2 Экстрагирование ДНК и секвенирование.....	17
1.2.3 Обработка данных и анализ.....	17
1.3 Методы реконструкции филогении по морфологическим данным.....	18
1.3.1 Выбор таксонов для анализа и использованные признаки.....	18
1.3.2 Парсимониальный анализ.....	19
ГЛАВА 2 КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ЗАПАДНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ.....	21
ГЛАВА 3 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГРУППЫ.....	30
3.1 Состав семейства <i>Issidae sensu stricto</i> с уточнением объема и классификации семейств иссидоидной группы <i>Fulgoroidea</i> .....	30
3.1.1 Семейство <i>Caliscelidae</i> .....	32
3.1.2 Семейство <i>Tropiduchidae</i> .....	37
3.1.3 Семейство <i>Nogodininae</i> .....	41
3.1.4 Семейство <i>Ricaniidae</i> .....	44
3.1.5 Семейство <i>Acanaloniidae</i> .....	46
3.1.6 Семейство <i>Issidae</i> .....	48
3.2 История изучения фауны семейства <i>Issidae</i> Западной Палеарктики.....	51
ГЛАВА 4 МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE.....	67
4.1 Общий план строения.....	67
4.2 Окраска.....	70
4.3 Внешнее строение имаго.....	71

4.3.1 Голова.....	71
4.3.2 Крыло.....	75
4.3.2.1 Переднее крыло.....	75
4.3.2.2 Заднее крыло.....	78
4.3.3 Ноги.....	88
4.3.4 Брюшко, сенсорные ямки у имаго и личинок.....	90
4.4 Половая система самцов.....	93
4.5 Половая система самок.....	100
4.5.1 Случай аналогичной модификации яйцеклада <i>Issidae</i> и <i>Nogodinidae</i> .....	105
4.6 Яйцо.....	108
4.7 Личинка.....	110
4.8 Кариотип.....	116
ГЛАВА 5 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕЙСТВА <i>ISSIDAE</i> .....	118
5.1 Фенология, кормовые растения и типы заселяемых сообществ.....	118
5.2. Паразиты и хищники.....	125
5.3 Мимикрия.....	126
5.4 Коммуникация.....	127
ГЛАВА 6 ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ СЕМЕЙСТВА <i>ISSIDAE</i> .....	131
6.1. Особенности распространения мировой фауны.....	131
6.2. Ареалогический анализ фауны Западной Палеарктики.....	143
6.3 Оценка фаунистического богатства отдельных хорионов.....	181
ГЛАВА 7 ФИЛОГЕНИЯ <i>ISSIDAE</i> .....	184
7.1 Анализ молекулярно-генетических данных.....	184
7.2 Анализ морфологических данных.....	195
7.2.1 Анализ кладограммы.....	203
7.2.2 Внутриродовые группировки.....	224
7.3 Заключение.....	230
ГЛАВА 8 ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ СЕМЕЙСТВА <i>ISSIDAE</i> .....	234
8.1 О возникновении семейства <i>Issidae</i> и путях формирования мировой фауны.....	234
8.1.1 Происхождение и расселение <i>Issidae</i> .....	235
8.1.2 Параллелизмы в эволюции высших <i>Fulgoroidea</i> .....	244

8.2 Фауногенез <i>Issidae</i> Западной Палеарктики.....	248
8.2.1 Палеогеография и биогеография региона.....	248
8.2.2 Филогенетико-географо-экологический сценарий.....	263
8.2.2.1 Анализ кладограммы.....	268
8.2.2.2 Эволюция кариотипа и изменчивость числа фолликулов.....	302
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	306
ВЫВОДЫ.....	312
ЛИТЕРАТУРА.....	315
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	377
ПРИЛОЖЕНИЕ А.....	377
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	385
ПРИЛОЖЕНИЕ В.....	393
ПРИЛОЖЕНИЕ Г.....	400
ПРИЛОЖЕНИЕ Д.....	420
ПРИЛОЖЕНИЕ Е.....	443

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Иссиды (Issidae) – всемирно распространенное семейство, являющееся одним из самых крупных по числу видов среди фулгоровидных цикадовых (Fulgoroidea). К настоящему времени в мировой фауне описано более 1000 видов в 173 родах (Гнездилов, 2013а; Bourgoïn, 2016), в том числе из Западной Палеарктики указано 57 родов с более чем 400 видами (Gnezdilov et al., 2014а; Гнездилов, 2016с).

Необходимость изучения этой группы насекомых продиктована ее таксономическим разнообразием и тем, что иссиды, являясь эпифитобионтами и, в большинстве своем, полифагами, выступают в роли обычных обитателей древесно-кустарниковых ассоциаций от северного до южного суббореальных поясов. В частности, иссиды широко представлены на территории южной России и сопредельных регионов. Есть среди иссид и хозяйственно значимые виды – представители рода *Agalmatium* Emeljanov, отмеченные в качестве вредителей виноградной лозы, плодовых и эфирномасличных культур (Doering, 1958; Батиашвили, Деканоидзе, 1973; Чумак, 2005).

Описание и анализ цельной фауны иссид региона Западной Палеарктики служит решению важной задачи структурирования биологического разнообразия на Земле с целью более рационального его использования и представляет собой хорошую модель для разработки теоретических вопросов исторической биогеографии и фауногенеза насекомых.

Большое значение для разработки системы фулгоровидных цикадовых имеет решение проблемы разграничения семейств Issidae, Caliscelidae, Acanaloniidae, Tropiduchidae и Nogodinidae, представители которых традиционно объединялись в составе семейства Issidae *sensu lato* в силу, так называемого, «иссидообразного» внешнего строения. Уточнение классификации и состава этих групп приводит к пересмотру концепций их глобального распространения и истории расселения, а также дает необходимое основание для дальнейших филогенетических исследований Fulgoroidea и цикадовых в целом.

**Степень разработанности темы исследования.** Выбор фауны семейства Issidae Западной Палеарктики в качестве предмета изучения определяется, во-первых, цельностью этой фауны, которая, по-видимому, имеет монофилетическое происхождение, что подкрепляется морфологическими данными настоящей работы, во-вторых, высокой степенью изученности – бóльшая часть таксонов выявлена (Gnezdilov et al., 2014 a) и, в-третьих, физико-географической обособленностью региона с господством климата средиземноморского типа (Емельянов, 1974). Несмотря на то, что фауна семейства Issidae Западной Палеарктики является одной из богатейших провинциальных фаун мира, она никогда до сих пор не была предметом монографического исследования.

**Цель исследования.** Комплексное изучение фауны цикадовых семейства Issidae Западной Палеарктики, с уточнением классификации, особенностей морфологии, биологии, распространения и эволюции.

В ходе работы решались следующие **задачи**:

1. Установление объема и состава семейства Issidae *sensu stricto*. Уточнение и упорядочение родовой системы западнопалеарктической подтрибы Issina;
2. Создание подробной морфологической характеристики семейства;
3. Обобщение сведений по биологическим особенностям семейства;
4. Описание распространения семейства Issidae в целом и хорологический анализ фауны Западной Палеарктики;
5. Выяснение филогенетических отношений западнопалеарктических родов Issidae на основе анализа морфологических данных;
6. Выдвижение гипотезы о возникновении семейства Issidae и путях формирования мировой фауны.
7. Разработка фауногенетического сценария для Issidae Западной Палеарктики.

**Научная новизна.** Впервые выявлен объем семейства Issidae *sensu stricto* в составе номинативного подсемейства с 3 трибами – Issini Spinola, Hemisphaeriini Melichar, Parahiraciini Cheng et Yang с уточнением их родового состава. Трибу Issini предложено рассматривать в составе двух подтриб – Issina Spinola и Thioniina Melichar. Ревизованы классификации и состав семейств Caliscelidae, Tropiduchidae, Nogodinidae, Acanaloniidae и Ricanidae. Предложены новые системы на уровне подсемейств и триб для семейств Caliscelidae, с установлением двух новых подтриб

(Coinquendina Gnezdilov et Wilson, 2006 и Pteriliina Gnezdilov et Wilson, 2006), и Trepiduchidae, с установлением двух новых триб (Chrysopuchini Gnezdilov, 2013 и Parathisciini Gnezdilov, 2013). Семейство Ricaniidae предложено рассматривать в составе двух подсемейств, одно из которых – Pharsalinae Gnezdilov, 2009, установлено, как новое.

В общей сложности описано, как новых для науки: 2 подсемейства, 3 трибы, 2 подтрибы, 73 рода и подрода и 111 видов, в том числе в семействах: Issidae (1 подтриба / 42 рода и подрода / 64 вида); Caliscelidae (2 подтрибы / 17 родов / 22 вида); Ricaniidae (1 подсемейство / 4 рода / 11 видов); Trepiduchidae (2 трибы / 4 рода / 9 видов); Nogodinidae (1 подсемейство / 1 триба / 4 рода / 4 вида); Flatidae (1 род / 1 вид); Acanaloniidae (1 род). Установлено 80 синонимов, в том числе: 3 – на уровне трибы, 35 – на уровне рода и 42 – на уровне вида. Предложено 167 новых комбинаций. В том числе на материале Западной Палеарктики установлено 16 новых родов и подродов и описано 32 новых вида из семейства Issidae.

Обосновано морфологическими признаками копулятивного аппарата включение триб Trienorini Fennah, 1954 и Elicini Melichar, 1915 в состав семейства Trepiduchidae, трибы Tongini Kirkaldy, 1907 – в состав семейства Nogodinidae, а трибы Adenissini Dlabola, 1980 – в состав семейства Caliscelidae. Установлена синонимия Elicini Melichar, 1915 и Gaetuliina Fennah, 1978. Ревизован состав трибы Colpropterini Gnezdilov, 2003 и обоснован ее перенос из семейства Issidae в состав семейства Nogodinidae в ранге подсемейства. Ревизована триба Adenissini Dlabola с подразделением ее на четыре подтрибы.

Впервые обобщены и проанализированы морфологические и анатомические особенности семейства Issidae с анализом строения и жилкования передних и задних крыльев, строения гениталий самцов и самок. Выявленные паттерны жилкования передних и задних крыльев позволили составить представление о примитивном и продвинутом состояниях в группе. Рассмотрены этапы редукции заднего крыла в рамках всей группы.

Впервые обобщены сведения по биологии представителей семейства Issidae.

Впервые проанализировано распространение семейства Issidae *sensu stricto* в объеме мировой фауны, выявлен характер распространения триб и уровень эндемизма отдельных хорионов. Показана бедность афротропической,

австралийской и океанической фаун семейства. Достоверно установлено отсутствие представителей семейства в Южной Африке, на Мадагаскаре, Коморских и Сейшельских островах, показан адвентивный характер фауны иссид Маскаренских островов. Впервые предложена гипотеза о возникновении и распространении семейства Issidae.

Впервые целиком выявлена и проанализирована фауна иссид Западной Палеарктики в широком формате, предложенным А.Ф. Емельяновым (1974) с проведением детального хорологического анализа фауны (до вида) и выявлением центров диверсификации родов и подродов.

Впервые проведен филогенетический анализ на уровне родов и подродов подтрибы Issina.

**Теоретическое значение и практическая ценность работы.** Постулировано возникновение семейства Issidae в эоцене в регионе Юго-Восточной Азии с последующим его распространением в Палеарктику и в Америку (через Берингийский перешеек) и его сравнительно недавнее проникновение в Австралию и тропическую Африку. Предложен фауногенетический сценарий для Issidae Западной Палеарктики.

Описан феномен «иссидизации», проявляющийся в возникновении сходных биоморф – иссидного внешнего облика, что отражено в коробчатой форме тела, облекаемого колеоптероидными передними крыльями, у представителей разных семейств высших фулгороидных цикадовых (Issidae, Caliscelidae, Tropiduchidae, Nogodinidae, Acanaloniidae, Ricaniidae, Flatidae). Рассмотрен феномен параллельно-конвергентного возникновения вентрально изогнутого яйцевода у представителей семейств Issidae и Nogodinidae.

Обоснована важность использования признаков строения гениталий самцов и самок при диагностике родов в семействе Issidae и для доказательства самостоятельности семейств Caliscelidae, Tropiduchidae, Ricaniidae, Nogodinidae и Acanaloniidae. Дополнена номенклатурная часть морфологии гениталий самцов и самок на основе работ Т. Бургуэна (Bourgoin, 1993) и Яна и Чана (Yang, Chang, 2000) применительно к иссидоидной группе семейств высших Fulgoroidea.

Составлены и опубликованы иллюстрированные определительные таблицы к родам и под родам Issidae Западной Палеарктики с фотографиями 95 видов (по 1-5

представителей для каждого рода и подрода), что впервые в мировой практике позволяет даже непрофессионалам определять представителей семейства до рода. В ходе работы по ревизии состава семейства *Issidae sensu lato* выполнены обзоры родов и видов семейства в фаунах Северной и Южной Америки и Австралии (с публикацией определительной таблицы в Интернет). Завершены ревизии родов *Issus sensu lato*, *Hysteropterum sensu lato*, *Bardunia* Stål, *Falcidius* Stål, *Mycterodus* (подрод *Semirodus* Dlabola), *Latilica* Emeljanov (группа видов *maculipes*), *Oronoqua* Fennah, *Semissus* Melichar).

Установлен завоз средиземноморского вида *Agalmatium bilobum* (Fieber, 1877) в Калифорнию (США) и зафиксирован первый случай завоза неарктического вида *Thionia simplex* (Germar, 1830) в Европу.

Подготовлено три видовых очерка для Красной книги Краснодарского края и один очерк для списка особо охраняемых видов Кавказского заповедника.

Материалы диссертации использованы в учебном практикуме со студентами Аграрного университета Афин (Греция).

**Методология и методы исследования.** Методологической основой работы послужили положения синтетической теории эволюции, общей биогеографии, палеогеографии и палеоклиматологии. В ходе исследования использовались методы полевых сборов и наблюдений, лабораторных анализов, статистической обработки данных, визуализации и интерпретации полученной информации.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Семейство *Issidae sensu stricto* представлено номинативным подсемейством с 3 трибами: *Issini* Spinola, *Hemisphaeriini* Melichar, *Parahiraciini* Cheng et Yang. Трибу *Issini* следует рассматривать в составе двух подтриб – *Issina* Spinola и *Thioniina* Melichar.

2. Возникновение семейства *Issidae* может быть датировано эоценом и связано с регионом Юго-Восточной Азии, что подтверждается присутствием здесь всех триб семейства, наибольшим таксономическим разнообразием и сравнительной бедностью афротропической, австралийской и океанической фаун.

3. Основные этапы эволюции и диверсификации подтрибы *Issina* связаны с регионом Западной Палеарктики, где своего наибольшего разнообразия эта группа достигает в Средиземноморье.

4. В составе подтрибы *Issina* на основе филогенетического анализа выявляются 7 групп родов, последовательная дивергенция которых отражает основные этапы эволюции группы, обусловленные продвижением сообществ средиземноморского типа с востока на запад в течение кайнозоя и соответственным освоением типичных средиземноморских, степных, полупустынных и мезофитных стадий представителями *Issina* с переходом от обитания преимущественно на древесно-кустарниковой растительности к обитанию на травянистых растениях.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Результаты исследований, явившихся основой настоящей работы, докладывались на отчетной научной сессии ЗИН РАН (2015), на научных семинарах Национального музея Уэльса (National Museum Wales, Cardiff, United Kingdom) (2003) и энтомологического музея Северо-Западного университета Китая (Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi, China) (2014), на российских и международных конгрессах: 11<sup>th</sup> International Auchenorrhyncha Congress, Potsdam/Berlin, Germany, 2002; 3<sup>rd</sup> European Hemiptera Congress, St. Petersburg, Russia, 2004; 12<sup>th</sup> International Auchenorrhyncha Congress, Berkeley, USA, 2005; 14. Tagung der mitteleuropäischen Zikaden, Ivrea, Italy, 2007; 4<sup>th</sup> European Hemiptera Congress, Ivrea, Italy, 2007; 13-й съезд Русского энтомологического общества, Краснодар, Россия, 2007; 5<sup>th</sup> European Hemiptera Congress, Velence, Hungary, 2009; 13<sup>th</sup> International Auchenorrhyncha congress, Vaison-la-Romaine, France, 2010; 1<sup>st</sup> Iranian International Congress of Entomology, Tehran, Iran, 2015.

**Публикации.** Результаты диссертационного исследования изложены в двух монографиях, 89 статьях, опубликованных в журналах и сборниках (в том числе 66 статей в журналах из списка ВАК) общим объемом 67 печатных листов, а также в 10 тезисах докладов (в том числе 8 на международных конгрессах).

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 8 глав с результатами собственных исследований, заключения, выводов, списка литературы, насчитывающего 689 наименований, в том числе 492 на иностранных языках, и приложения с тремя списками, 5 таблицами и 66 рисунками. Основной текст работы изложен на 314 страницах, включая 45 рисунков.

**Личный вклад автора.** Формулировка гипотез и концепций о возникновении, распространении и эволюции семейства Issidae и других групп фулгориодных

цикадовых и постановка задач исследования. Планирование и организация полевых сборов и лабораторных работ. Статистическая обработка данных. Формулирование выводов, подготовка текста диссертации с иллюстративным материалом. Написание монографий, статей и тезисов по диссертационной работе, а также подготовка и презентация докладов по результатам работ на международных и российских съездах осуществлялась автором преимущественно самостоятельно или при его участии не менее 90 %.

**Благодарности.** Успех моей работы во многом был обеспечен участием и добрым отношением ко мне моих коллег и друзей. Я хочу вспомнить профессора А. Дрозопулоса и д-ра А. Тсагкарakisа, благодаря которым я собирал цикадовых в типичных восточносредиземноморских сообществах и проникся колоритом Греции. Возможностью моих поездок в Париж и работой с коллекциями Пютона, Фибера, Бержевена и Длаболы я обязан профессору Т. Бургуэну, д-рам А. Сулье, Д. Уврару и Д. Плюо-Сигвалд. Богатейшие средиземноморские сборы были предоставлены в мое распоряжение в Нидерландах д-ми Х. Дуффелсом и В. Хогенесом (Амстердам), К. ден Биманом (Улвенхут) и Я. ван Толем (Лейден). Знакомство с итальянскими коллекциями произошло благодаря профессору В. Д'Урсо (Катания, Италия), профессору А. Гульелмино (Витербо, Италия), д-ру Р. Поджи (Генуя, Италия), д-ру В. Маццони и д-ру А. Лукки (Пиза, Италия). Неоценимую поддержку и прекрасные условия для работы были мне созданы д-ми П. Кментом в Праге, П. Лаутерером и И. Маленовским в Брно, г-н М. Уэббом в Лондоне, д-р М. Уилсоном в Кардиффе, м-ром Ж. Констаном в Брюсселе, профессором К. Шеницером в Мюнхене, д-ром В. Шавалером в Штутгарте, д-ром К. Шюте в Гамбурге, д-ром К. Шмидтом в Дрездене, д-ром Д. Редери и м-ром А. Оросом в Будапеште. Целых полтора года моей жизни связано с Берлином и музеем естественной истории, где я был радушно принят профессором Г. Гох и д-ми М. Аше, Р. Мюлеталером и Ю. Деккертом. Ценные материалы были получены мной от д-ров А. Марьянской-Надаховской (Краков, Польша) и А. Строинского (Варшава, Польша), профессора И.Д. Митяева (Алма-Ата, Казахстан) и от д-ра Л. Гульдена (Хельсинки, Финляндия) при посредстве д-ра А.Г. Зиновьева (США), д-ра Х. Абдул-Нура (Ливан) и д-ра Г. Селяка (Словения). Материал по роду *Camponotus* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) был любезно определен д-ром А. Гъоновой (София, Болгария).

Цитогенетические исследования *Issidae* были выполнены профессором В.Г. Кузнецовой и д-ром А. Марьянской-Надаховской с моим участием. Экстрагирование ДНК и последующее секвенирование было проделано на базе музея естественной истории в Париже и в Монпелье при посредстве профессора Т. Бургуэна, а финальная обработка молекулярно-генетических данных и построение кладограмм было выполнено при активном участии д-ров Ф. Мозаффариан и С. Манцари (Тегеран, Иран). Большую помощь в обработке материалов к морфологической филогении я получил от А.В. Бочкова и Л.Н. Анисюткина (ЗИН РАН) и Ф.В. Константинова (Санкт-Петербургский университет).

Множество фотографий типовых экземпляров было любезно выполнено для меня д-ром Г. Линдбергом в Стокгольме и г-ном Л. Февром в Париже. В Кардиффе я много пользовался советами д-ров Д. Диминга и Д. Тернера и профессора М. Клариджа.

На разных этапах моей работы я получал поддержку от отечественных и зарубежных научных фондов, что позволило мне лично посетить крупнейшие европейские коллекции. Я глубоко признателен Лондонскому Королевскому Обществу (the Royal Society' London, UK), Российскому фонду фундаментальных исследований (проекты 06-04-48427а, 08-04-00134а и 16-04-01143), фонду Александра Гумбольдта (Alexander von Humboldt Stiftung, Bonn, Deutschland) и Национальному музею естественной истории Парижа (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France). Работа в музее естественной истории в Будапеште (Венгрия) была осуществлена в рамках межакадемического обмена.

Благодаря г-ну И.В. Гьонову (София, Болгария) были осуществлены совместные полевые сборы в Болгарии, что значительно обогатило коллекцию ЗИН РАН материалами из Юго-Восточной Европы. По приглашению д-ра А. ван Хартена (Португалия) и при поддержке правительства Объединенных Арабских Эмиратов состоялась моя поездка и полевые сборы в ОАЭ. При посредничестве проф. Т. Бургуэна (Париж, Франция) и под руководством Э. Венденбаума (Гренобль, Франция) состоялась моя поездка и полевые сборы на Мадагаскаре и, наконец, поддержка и обеспечение полевых работ во Вьетнаме были осуществлены Российско-Вьетнамским научно-технологическим центром (Сайгон, Вьетнам) при активном участии А.Н. Кузнецова (Хошимин, Вьетнам) и А. Аничкина (Москва,

Россия). Большую поддержку в подготовке моей поездки в Казахстан и осуществлении сборов мне оказали В.А. Кривохатский, М.Г. Волкович и М.Ю. Долговская (ЗИН РАН), И.В. Цимлянская и А. Попов (Волгоград).

На всех этапах моей работы в Зоологическом институте РАН я ощущал поддержку и пользовался советами и эрудицией профессора А.Ф. Емельянова. Я всегда чувствовал симпатию со стороны всего коллектива лаборатории систематики насекомых. Особенно много времени я оторвал у Б.А. Коротяева и покойного профессора И.М. Кержнера, обсуждая и готовя к публикации свои работы. С глубоким уважением я вспоминаю покойных профессоров М.А. Козлова и Е.С. Сугоняева.

Мое стремление к занятию энтомологией было поддержано и обеспечено моими родителями М.П. Гнездиловым и Н.С. Гнездиловой. Многим я обязан моему дяде В.С. Покровскому, приобщившему меня еще школьником к коллекционированию насекомых, а позже и к чтению биологической литературы. Важную роль в формировании естественнонаучного направления моей деятельности сыграл мой прадед – профессор патологической анатомии Императорского Томского университета М.М. Покровский, интерес к биографии которого я проявил еще в раннем детстве.

На протяжении всей работы над рукописью я пользовался благожелательным расположением моей жены М.А. Гнездиловой и участливым интересом моего сына М.В. Гнездилова.

## ГЛАВА 1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### *1.1 Полевые сборы, коллекционные материалы и их камеральная обработка*

Для сбора материала в природе были предприняты экспедиционные поездки в различные регионы Старого Света: Болгария, 2000; Россия (Краснодарский край), 2001–2007; Словения, 2001; Греция, 2003, 2007, 2015; Италия, 2004; Франция, 2010; Казахстан, 2006; Объединенные Арабские Эмираты, 2010; Мадагаскар, 2011; Вьетнам, 2012, 2014.

Сбор насекомых осуществлялся традиционным методом кошения энтомологическим сачком с последующим отбором насекомых с помощью эксгаустера и умерщвлением их этилацетатом (Голуб и др., 2012). Для хранения собранных материалов использовались ватные матрасики. В ОАЭ, на Мадагаскаре и во Вьетнаме также использовался лов насекомых на свет в ночное время суток. Часть материалов, полученных из иностранных коллекций, была собрана в ловушки Малеза. Насекомые для цитогенетических исследований фиксировались живьем в раствор этанола с ледяной уксусной кислотой (в соотношении 3 : 1), а для молекулярных исследований – в 95 % этанол.

Основой для работы послужила богатейшая коллекция ЗИН РАН, в которой представлены практически все западнопалеарктические роды Issidae, включая типовые материалы видов, описанных В.Н. Кузнецовым, Г.А. Сидорским, Л. Мелихаром, И.Д. Митяевым, А.Ф. Емельяновым, В.Н. Логвиненко, Ж.М. Челпаковой, О.Н. Лукьяновой, Г.А. Ануфриевым и мной. В ходе работы были также использованы коллекции многих российских и зарубежных музеев и частных собраний: Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия; Бельгийский королевский институт естественных наук (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), Брюссель, Бельгия; Британский музей (the Natural History Museum), Лондон, Великобритания; Национальный музей Уэльса (National Museum of Wales), Кардифф, Великобритания; Зоологический музей Гамбурга (Zoologisches Museum Hamburg), Германия; Государственный зоологический музей Мюнхена (Zoologische Staatssammlung München), Германия; коллекция проф. Г. Гох и д-ра М. Аше, Берлин, Германия;

Музей естественной истории Натуралис (Museum of Natural History Naturalis), Лейден, Нидерланды; коллекция д-ра К. ден Бимана, Улвенхут, Нидерланды; Национальный музей естественной истории Парижа (Muséum national d'Histoire naturelle), Франция; Музей естественной истории Вены (Naturhistorisches Museum Wien), Австрия; Моравский музей (Moravian Museum), Брно, Чешская Республика; Музей естественной истории Праги (Museum of Natural History), Чешская Республика; Венгерский национальный музей естественной истории (Hungarian Natural History Museum), Будапешт, Венгрия; коллекция проф. В. Д'Урсо, Катания, Италия; коллекция проф. А. Гульелмино, Витербо, Италия; Государственный музей естественной истории Генуи (Museo Civico Storia Naturale), Италия; Аграрный университет Афин (Agricultural University of Athens), коллекция проф. А. Дрозопулоса, Греция; Зоологический музей университета Хельсинки (Zoological Museum of Helsinki University), Финляндия; Королевский музей естественной истории (Naturhistoriska Riksmuseet), Стокгольм, Швеция; Иранский институт защиты растений (Hayk Mirzayans Insect Museum, Iranian Research Institute of Plant Protection), Тегеран, Иран; Коллекция С. Матсумуры в университете Хоккайдо (Matsumura collection, Hokkaido University), Саппоро, Япония; Калифорнийская академия наук (California Academy of Sciences), Сан-Франциско, США; Национальный музей естественной истории Соединенных штатов Америки (United States National Museum of Natural History), Вашингтон, США.

При описании головы и груди принята терминология Г.А. Ануфриева и А.Ф. Емельянова (1988), гениталий самцов – А.Ф. Емельянова (1987), Г.А. Ануфриева и А.Ф. Емельянова (1988), В.М. Гнездилова (2003) и В.М. Гнездилова с соавторами (Gnezdilov et al., 2014a). При описании особенностей морфологии яйцеклада у Issidae мной (Гнездилов, 2002) была детализирована номенклатура, предложенная Т. Бургуэном (Bourgoin, 1993). Номенклатура жилок и складок крыла дана по Р.Е. Снодграссу (Snodgrass, 1935), А.Ф. Емельянову (1977) и Д.Е. Щербакову (1981). Я, в целом, согласен с недавно предложенной схемой наименования жилок и ячеек переднего крыла Т. Бургуэна с соавторами (Bourgoin et al., 2014), однако, данная схема представляется мне громоздкой для рутинных описаний и я использую в морфологической части формулу-аббревиатуру для наименования основных жилок –  $R_{\text{[порядковый номер ветки от переднего края крыла]}}$ ,  $M$  [число ветвей],  $CuA$ ,  $CuP$ ,  $Pcu$ ,  $A$ . В данном

случае, «R» соответствует таковым «ScP+R(+MA) и RA, RP», а «M» соответствует «MP» Бургуэна с соавторами (Bourgoin et al., 2014). Личиночная морфология описана с использованием терминологии А.Ф. Емельянова (Емельянов, 1995; Emeljanov, 2001).

При изучении и описании генитальных структур концевые сегменты брюшка подвергались мацерированию в кипящем 10% растворе КОН в течение 1–2 минут с последующей промывкой в дистиллированной воде и помещением их в глицерин для изучения под световым микроскопом. Для приготовления рисунков с этих препаратов генитальные сегменты помещались в водорастворимый желатин-глицериновый гель (Brunel Micro Ltd, United Kingdom). В последующем генитальные сегменты помещались для постоянного хранения в глицерин в пластиковых капсулах, подкальываемых под препарированными экземплярами.

В ходе изучения и описания материала использованы стереомикроскопы Leica MZ95 и Микмед-1. Рисунки изготавливались с применением камеры-обскуры. Фотографии сделаны с использованием микроскопов Leica MZ95 с видеокамерой DFC290, Leica MZ8 с видеокамерами JVC KY F70B и Nikon SMZ 1500 и Leica Z16 APOA с Leica видеокамерой DFC490 на базе ЗИН РАН, а также музеев Парижа (Франция) и Кардиффа (Великобритания). Полученные снимки (разные их категории) были обработаны с помощью программ Helicon Focus 5.3, Synoptics Automontage, АСТ-2U Combine Z5 и Adobe Photoshop CS6.

Фотографии усиков, выполнены на сканирующем электронном микроскопе HITACHI S-3400N в низко вакуумных условиях в лаборатории сканирующей микроскопии института зоологии в Варшаве и были предоставлены д-ром А. Строинским (Варшава, Польша).

## ***1.2 Методы реконструкции филогении по молекулярно-генетическим данным***

### ***1.2.1 Материал и выбор таксонов для анализа***

Материал для молекулярных исследований был собран мной во время полевых работ в Краснодарском крае (Россия) (2004), Италии (2004) и Казахстане (2006), а также получен от д-ра Х. Абдул-Нура из Ливана (2004), д-ра Г. Селяка из Словении (2004, 2005), д-ра А. Марьянской-Надаховской из Испании (2004), д-ра А. Сулье из Лаоса (2004), с Мадагаскара (2005, 2006) и Вануату (2006), д-ра Н. Пенни с

Мадагаскара (2003, 2006) и д-ра Д. Увара из Панамы (2006) (Таблица А.1 Приложения А).

Для молекулярного анализа были взяты представители 37 видов из 30 родов семейств Issidae, Caliscelidae, Tropiduchidae, Nogodinidae, Ricaniidae, Dictyopharidae, Flatidae и Aphrophoridae.

### ***1.2.2 Экстрагирование ДНК и секвенирование***

Экстрагирование ДНК было выполнено мной на базе музея естественной истории в Париже (Франция) в 2008 году. Для экстрагирования ДНК использовались фрагменты брюшных сегментов отдельных экземпляров каждого вида с использованием DNeasy Tissue Kit (Qiagen) по стандартному протоколу (Gnezdilov et al., 2015b). Экстрагирование и последующее секвенирование с набором использованных праймеров осуществлялись по стандартной методике, приведенной в работе П. Цеотто с соавторами (Ceotto et al., 2008). Секвенирование проводилось в Национальном институте агрономических исследований в Монпелье (Франция) (CBGP – INRA Montpellier) при посредстве проф. Т. Бургуэна (Париж, Франция).

### ***1.2.3 Обработка данных и анализ***

Реконструкция филогенетических связей была проведена д-ми Ф. Мозаффариан и Ш. Манцари в Иранском институте защиты растений (Тегеран, Иран) методом максимальной парсимонии. Методика приведена в работе В.М. Гнездилова с соавторами (Gnezdilov et al., 2015b). Число пар для амплифицированных участков следующее: COI (602–666); 28S, D4–D5 (630–651); 28S, D6 (668–741); 18S (775–1407). Полученные хроматограммы были просмотрены и переведены в нуклеотидные последовательности с помощью SEQUENCER 4.10.1 для WINDOWS. Секвенсы выравнивались с использованием программы BioEdit version 7.2.5 (Hall, 1999), при необходимости выравнивания редактировались вручную. Выравнивание белоккодирующего гена COI проверялось с помощью трансляции нуклеотидной последовательности в аминокислотную (Artimo et al., 2012). Для анализа были использованы следующие генные участки: COI, 28S (D4, D5, D6) и 18S (helix 17 – helix 50), которые были успешно секвенированы для 32 (по COI), 30 (по 18S) и 33 (по 28S) видов соответственно (Таблица А.2 Приложения А).

Данные анализировались тремя блоками: 18S-28S-полный набор таксонов; COI-18S-28S-только западнопалеарктические таксоны; COI-18S-28S-полный набор таксонов. Парсимониальный анализ проводился с использованием программы RAUP версия 4 (Swofford, 2000). Эвристический поиск осуществлялся с использованием метода случайного порядка добавления таксонов в анализе (20000 random additions) и активированного алгоритма деления-соединения ветвей древа (tree bisection-reconnection – TBR). Пропуски трактовались, как потерянные данные. Использован метод бутстрепинга (bootstrap), когда в исходной матрице поочередно замещаются признаки и их комбинации случайными числами и вычисляются для производных матриц деревья с оценкой частоты, с которой группы выделяются на этих деревьях (Павлинов, 2005). На представленных деревьях показаны только поддержки более 50 (Gnezdilov et al., 2015b).

В дополнение к опубликованным результатам парсимониального анализа был предпринят Байесов анализ блока «COI-18S-28S-полный набор таксонов» с использованием программы MrBayes версия 3.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003).

### **1.3 Методы реконструкции филогении по морфологическим данным**

#### **1.3.1 Выбор таксонов для анализа и использованные признаки**

Для анализа были взяты конкретные виды (по 1-2 вида от каждого рода и подрода подтрибы Issina фауны Западной Палеарктики), как это рекомендуют Д. Итс (Yeates, 1995), Л. Прендини (Prendini, 2001) и А.В. Бочков (2011), а не обобщенные характеристики надвидовых таксонов. В качестве внешней группы взят примитивный неотропический представитель подтрибы Thioniina (Issidae) – *Oronoqua deina* Fennah, 1947. Кроме того в анализ включены еще два представителя Thioniina из родов *Eusarima* и *Chimetopon*. Всего задействовано 64 таксона: *Pseudohemisphaerius piceus*, *Latematium latifrons*, *Kervillea conspurcata*, *Corymbius tekirdagicus*, *Bootheca taurus*, *Atticus graecicus*, *Scorlupella discolor*, *Rhissolepus ergenese*, *Alloscelis vittifrons*, *Thalassana ephialtes*, *Acrestia (Capititudes) jatagana*, *Acrestia (Acrestia) suturalis*, *Zopherisca tendinosa*, *Tshurtshurnella eugeniae*, *Montissus batathen*, *Mycterodus (Aconosimus) goricus*, *Mycterodus (Semirodus) pallens*, *Mycterodus (Mycterodus) drosopoulozi*, *Mycterodus (Comporodus) ovifrons*, *Mycterodus (Aegaeum) phoenicicus*, *Palmallorcus biemani*, *Webbisanus ochreicolor*, *Bubastia taurica*, *Apedalmus*

*oculatus*, *A. abruzicus*, *Falcidius apterus*, *Semissus pliadicus*, *Kovacsiana abyssinica*, *Latilica maculipes*, *Pamphylium cingulatum*, *Clybeccus declivus*, *Hysteropterum reticulatum*, *Conosimus baenae*, *Granum pooti*, *Sfaxia producta*, *Palaeolithium distinguendum*, *Fieberium nigradorsale*, *Tingissus tangirus*, *Iberanum dlabolai*, *Agalmatium flavescens*, *Lindbergatium sp.*, *Numidius litus*, *Chimetopon camerunensis*, *Libanissum talhouki*, *Anatolodus pictifrons*, *Mulsantereum maculifrons*, *Inflatodus viridans*, *Bergevinium lividum*, *Lethierium reiberi*, *Celyphoma fruticulina*, *Iranodus repandus*, *Quadriva sp.*, *Scorlupaster asiaticus*, *Tautoprosopa transcaspia*, *Anatonga alosa*, *Phasmena nigrodorsalis*, *Brachyprosopa umnovi*, *Cavatorium ardakanum*, *Eusarima iranica*, *Pentissus bamicus*, *Caepovultus sp.*, *Latissus dilatatus*, *Issus muscaeformis*, *Oronoqua deina*. На кладограмме приняты сокращения родовых и подроковых названий (от 1 до 9 начальных букв) при полном сохранении видовых.

В анализ включены только качественные морфологические признаки (всего 78, в том числе, 20 – внешняя морфология, 1 – окраска, 57 – гениталии самцов и самок), которым априорно был придан равный вес (Список признаков Приложения Б). Признаки, имевшие множественные состояния, не разбивались на бинарные. В случае неизвестного состояния признака использовался знак «?», в случае неприменимости состояния признака – знак «-». Подготовка матрицы осуществлялась в программе NEXUS Date Editor 0.5.0 (Page, 2001) (Таблица А.3 Приложения А).

### **1.3.2 Парсимониальный анализ**

Реконструкцию филогенетических связей проводили с использованием метода максимальной парсимонии.

Данные анализировали в программе PAUP версия 4.0b.10 (Swofford, 2000) методом эвристического поиска со следующими параметрами: случайный порядок добавления таксонов в анализе (1 random addition sequence – 10 trees saved per replicate), активированный алгоритм деления-соединения ветвей дерева, основанный на обмене (tree bisection-reconnection (TBR) branch-swapping), активированная функция «множества сохраняемых древ» (MulTrees option). Всего было получено 34332 дерева длиной в 424 шага, CI (consistency index) – 0.247, RI (retention index) – 0.510. Идентичные топологии были получены в NONA, внедренной в оболочку

WINCLADA (Nixon, 1999; Goloboff, 1999), и в TNT (Tree analysis using New Technology) (Goloboff et al., 2000).

Схлопывание ветвей нулевой длины позволило получить 3960 уникальных равно-экономных дерева (строгий консенсус и 50% консенсус приведены на Рисунках Б.1 и Б.2 Приложения Б). Далее было применено апостериорное взвешивание (successive approximation weighting) с использованием масштабированного коэффициента соответствия (rescaled consistency index, RC) (Farris, 1969; Carpenter, 1988), которое дало два дерева, строгий консенсус между которыми и приведен в виде финальной кладограммы, отредактированной в программе WINCLADA (Nixon, 1999).

На полученном взвешенном древе черные круги – уникальные синапоморфии, белые круги – не уникальные синапоморфии, цифры над кругами – номера признаков, цифры под кругами – состояния признаков (список признаков Приложения Б).

## ГЛАВА 2 КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ЗАПАДНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

Западная Палеарктика географически определяется, как регион, ограниченный с запада Атлантическим океаном, а с востока реками Инд и Енисей, а также горными системами Алтай, Тарбагатай, Центральный Тяньшань и Западный Памир, а с юга – тропиком Рака (Емельянов, 1974) (Рисунок 2.1).

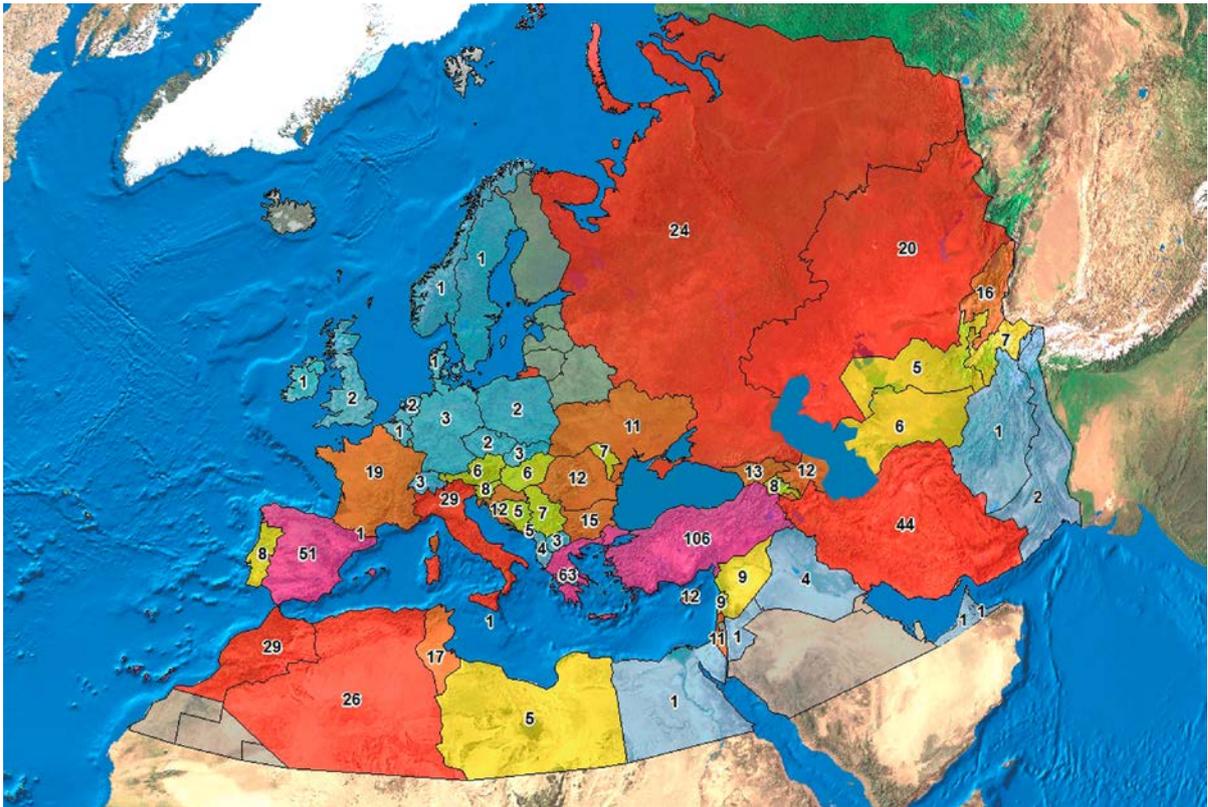


Рисунок 2.1 – Карта Западной Палеарктики с указанием числа видов по странам (по: Gnezdilov et al., 2014a, с дополнениями).

Таким образом, территория Западной Палеарктики лежит в пределах двух материков Африки и Евразии, целиком охватывая субконтинент Европу, часть субконтинента Северная Азия, в составе Западно-Сибирской равнины и Алтайской части Алтайско-Саянской горной страны, субконтинент Внутреннюю Азию, в составе Центарально-Казахстанской страны (Казахский мелкосопочник) и Тянь-Шаня с Памиро-Алаем, субконтинент Юго-Западную Азию (Переднюю Азию) и, наконец, горную страну Атлас и северную часть Сахары (номенклатура географических выделов по: Исаченко, Шляпников, 1989).

Значительная часть территории Западной Палеарктики лежит в пределах Древнего Средиземья М. Г. Попова (1950). К этой области Попов относил все Средиземноморье, всю Сахару, Эфиопию, Аравию, Малую, Переднюю, Среднюю и Центральную Азию (Лавренко, 1962). Е.М. Лавренко (1950) дополнил эту область также степной зоной Евразии.

Огромная площадь изучаемой территории определяет многообразие ландшафтной структуры этого региона. Ландшафт, в данном случае, определяется, как геосистема с единым происхождением, общей историей развития, формирующаяся в условиях одного преобладающего типа рельефа, одинакового климата с характерным сочетанием растительных сообществ (Исаченко, Шляпников, 1989). Под ландшафтной границей подразумевается условная линия или переходная полоса, за которой природные условия существенно меняются, что особенно ярко проявляется на контактах акватории и территории, леса и степи или гор и равнин (Барышникова и др., 2009).

В Западной Палеарктике отмечены следующие типы ландшафтов (Исаченко, Шляпников, 1989): 1 – арктические; 2 – субарктические (тундровые); 3 – бореально-субарктические (лесотундровые); 4 – бореальные, переходные к субарктическим (луговые и лесо-луговые); 5 – бореальные (таежные); 6 – бореально-суббореальные (подтаежные); 7 – суббореальные гумидные (широколиственнолесные); 8 – суббореальные гумидные, переходные к субтропическим (субсредиземноморские); 9 – суббореальные семигумидные (лесостепные и ариднолесные); 10 – суббореальные семиаридные (степные); 11 – суббореальные аридные (полупустынные); 12 – суббореальные экстрааридные (пустынные); 14 – субтропические семигумидные (средиземноморские); 16 – субтропические аридные (полупустынные); 17 – тропические экстараридные (пустынные).

Одним из важных качеств любого ландшафта является стадиальность его развития, то есть временная составляющая, которая выражается в соотношении реликтовых и прогрессивных элементов. Так, возраст ландшафта определяет степень его эрозионного расчленения, разнообразие сукцессионных стадий растительных сообществ и, соответственно, заселенность этой территории живыми организмами (Барышникова и др., 2009). Существующая система различных ландшафтов определяется зональностью и секторностью – фундаментальными физико-

географическими категориями. Широтная зональность обусловлена распределением солнечного тепла по шарообразной поверхности Земли (Исаченко, Шляпников, 1989). С широтой меняется продолжительность сезонов и фаз годового цикла (Барышникова и др., 2009). Секторы – крупные региональные единицы, обычно простирающиеся в направлении, близком к меридиональному, и сменяющие один другого по долготе (Исаченко, 1971). Обособление секторов происходит в результате изменения соотношения влияния на ландшафты океанов и материков. Основной секторальной границей в Палеарктике является раздел зон влияния Тихого и Атлантического океанов, проходящей по Енисею и далее через Тянь-Шань и к западу от Инда (Емельянов, 1974), что и определяет восточную границу Западной Палеарктики. На территориях к востоку от этой границы господствует климат муссонного типа с летним максимумом осадков, а к западу – климат средиземноморского типа с зимним максимумом осадков (Емельянов, 1974).

К секторным факторам относится также континентальность климата (Прокаев, 1983). В приокеанических секторах зональные контрасты сглажены, здесь преобладают ландшафты с пионерной растительностью или доминируют лесные типы ландшафтов. Распространение тех или иных типов ландшафтов ограничено определенными секторами. Так, влажные лесные субтропические и экваториальные ландшафты связаны с приокеаническими секторами, пустынные и полупустынные – с резко и крайне континентальными (Исаченко, Шляпников, 1989).

На территории Западной Палеарктики по В.И. Прокаеву (1983) выделяется пять поясов: арктический, субарктический, умеренный, субтропический, тропический. Е.А. Волкова (1997) умеренный пояс Прокаева подразделяет на собственно бореальный и суббореальный, а субтропический на суббореально-субтропический и собственно субтропический. Секторов на этой территории выделяют четыре – атлантический, субатлантический, субконтинентальный и континентальный (Емельянов, 1974) или три – западноевропейско-средиземноморский (приатлантический), центральновосточноевропейско-малоазиатский и западносибирско-переднеазиатский (Волкова, 1997). Э.П. Романова (1997) только на материале Европы выделяет три ландшафтных сектора: гумидный (океанический) бореальный, семигумидный (переходный) суббореальный и семиаридный (летнесухой) субтропический.

Особенности географической дифференциации биоты Палеарктики с характеристикой поясных и секторных различий подробно рассмотрены А.Ф. Емельяновым (1974). В дополнение я привожу несколько поздних работ (здесь я опускаю арктический, субарктический и бореальный пояса, поскольку представители семейства *Issidae* там отсутствуют).

В приатлантической части суббореального пояса в пределах западноевропейско-средиземноморского сектора имеется зона листопадных широколиственных лесов, где распространены дубы (*Quercus robur*, *Q. petraea*), граб, бук, ясень, в роли содоминантов выступают липа, клен и вяз. Эти ландшафты сравнительно молодые, что обусловлено четвертичными оледенениями (Исаченко, Шляпников, 1989). К югу от суббореального в суббореально-субтропическом поясе Е.А. Волковой (1997) в подлеске принимают участие вечнозеленые виды (*Ilex*, *Buxus*, *Laurocerasus*, *Arbutus*). Лето здесь теплое; средняя температура самого холодного месяца положительная. В Европе лесными эдификаторами являются дубы (*Quercus pyrenaica*, *Q. pubescens*, *Q. cerris*), на Кавказе состав лесов дополняется каштаном (*Castanea sativa*), зельковой (*Zelkova carpinifolia*) и паротией (*Parrotia persica*) с рододендроном (*Rhododendron ponticum*) в подлеске.

В южном направлении леса сменяются лесостепями, где коэффициент увлажнения ниже единицы, что приводит к постепенному исчезновению лесной растительности – здесь леса принимают вид островков, которые чередуются с луговыми степями и остепненными лугами. К югу от лесостепи располагается зона степей, формирующаяся в условиях континентального климата с недостаточным увлажнением. По направлению к центру континента степи сменяются полупустынями и пустынями из-за нарастания аридности. В полупустынях характерной чертой сообществ является содоминирование степных и пустынных видов растений.

Степи представляют собой дерновинно-злаковые формации суббореального и бореального климата с зимним морозным перерывом в вегетации. Зона степей подразделена на северную подзону разнотравно-злаковых степей с крупнодерновинными злаками и мезоксерофильным разнотравьем и южную подзону сухих дерновинно-злаковых степей с крупнодерновинными, мелкодерновинными и корневищными злаками с незначительным участием ксерофитного разнотравья.

Господствующей группой и жизненной формой в степях выступают дерновинные злаки, такие как ковыль, типчак, змеевка, житняк, также значительная роль в этих сообществах принадлежит сложноцветным (особенно полыням), бобовым, губоцветным и другим. Существенное место занимают кустарниковые степи с разреженным кустарниковым ярусом, образованным спиреей, караганой, вишарником, терном, бобовником и ракитником. Для степей характерен летний максимум осадков от весны на западе, сменяющийся к позднему лету на востоке. Это смещение максимума осадков влечет за собой и смену комбинаций степных доминантов. Так, в Причерноморье – это терн, вишарник, бобовник и ракитник, в Казахстане – спиреи, а в Монголии – караганы. Также и травянистые растения – на западе преобладают перистые ковыли, на востоке – волосатики, а в Монголии – змеевка. Заметную роль играют также солончаки с участием солянок (*Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda maritima*, *Salsola kali*, *Bassia sedoides*), солероса (*Salicornia europaea*), кермеков (*Limonium caspium*, *L. gmelinii*), полыни (*Artemisia maritima*) и других. В высоких горах Кавказа, Закавказья, Передней Азии, Северного Ирана и Северного Тянь-Шаня степи образуют горный пояс, замещающийся южнее поясом полусаванн с характерной летней засухой и замиранием вегетации.

Поясное распределение растительности разнообразно и зависит от распределения солнечного тепла, увлажнения и степени континентальности (Станюкович, 1955). Так, на Западном Кавказе, в Альпах и Карпатах, которые относятся к атлантическому (или альпийскому) типу поясности, все пояса слагаются мезофитными лесами, кроме высокогорных луговых ассоциаций, а в горах Средней Азии, которые относятся к континентальному типу поясности, мощность лесных поясов уже значительно меньше, к югу они замещаются разреженными лесами и редколесьями, перемежающимися с кустарниками, при этом нижняя часть профиля уже занята степями, полупустынями и пустынями; одновременно с исчезновением лесов идет и смещение поясных границ вверх (Станюкович, 1955).

Для кавказских и северо-иранских горных степей характерны полукустарнички из семейства губоцветных (*Thymus*, *Teucrium*, *Scutellaria* etc.) (Грибова и др., 1980). Кроме ковыльно-типчаковых ассоциаций здесь заметно присутствие бородачевых (*Bothriochloa ischaetum* L.). Также большого разнообразия в горах достигают гемиксерофитные деревья и кустарники, образующие ассоциации

шибляка (*Acer campestre* L., *Crataegus*, *Cornus*, *Viburnum*, *Ligusticum*, *Paliurus*, *Rhamnus*). На Анатолийском плоскогорье и Армянском нагорье распространены степные сообщества с типчаком (*Festuca valesiaca*) и ковылями (*Stipa tirsia*, *S. pellita*, *S. pulcherrima*) (Исаченко, Шляпников, 1989). Для Анатолии также характерны степи с полынями (*Artemisia fragrans*) и злаками (*Bromopsis*, *Poa*), в Армении – это горные ксерофиты (*Acantholimon*, *Astragalus*). В пустынях севера Аравийского полуострова, Месопотамии и Иранского нагорья часты полынные с *Artemisia herba-alba* с участием эфемеров, эфемероидов и горных ксерофитов (Волкова, 1997). Для горных районов Кавказа и Западного Ирана характерны и аридные редколесья, представленные фисташниками с *Pistacia mutica* и арчовниками с *Juniperus* spp. с богатым набором кустарников (*Rhamnus*, *Calutea*, *Cotinus*, *Cerasus*, *Amygdalus*, *Spiraea*, *Lonicera*, *Pyrus*, *Berberis*, *Ephedra*, *Rhus*, *Halimodendron* etc.).

На границе с субтропиками поясность выглядит следующим образом – внизу пустыни, далее степи, выше – лиственные леса, которые на Ферганском хребте представлены кленом, яблоней и грецким орехом, на Восточном Кавказе – дубами, грабом и ясенем, а в Крыму – разреженными дубово-можжевеловыми лесами, и наконец, верхняя часть профиля занята лугами и кустарниково-стланниковой растительностью (Станюкович, 1955).

По направлению к центру континента появляется сухой континентальный тип поясности. Так, на южных склонах Тянь-Шаня пустынный пояс представлен полынными пустынями, с заметным участием степных злаков на севере, далее следует пояс опустыненных степей или остепненных пустынь с господством полыней секции *Seriphidium* и злаков, в частности, типчака, далее – пояс степей с господством ковыльных и типчаковых ассоциаций, пояс арчевых стланников и среднетравных лугов с травяным покровом из типчака и овсеца и пояс кобрезиевых лугов (Станюкович, 1955). Наконец, иранский тип поясности относится к экстраконтинентальному типу и распространен в Копет-Даге, в Западном Тянь-Шане, широко представлен в Афганистане и Иране. Этот тип поясности характеризуется заметным распространением колючеподушечных и колючетравных ассоциаций в верхней части профиля, степей в его средней части и полусаванн в нижней. Здесь в поясе полусаванн господствуют пырейники, значительна роль зонтичных и фисташек (Станюкович, 1955).

Пустыни Северного полушария Старого Света по теплообеспеченности А.Ф. Емельянов (1972b) разделяет на пять подзон: холодноумеренная с суровыми зимами (Центральная Азия, Северный Туран, Кашгария); теплоумеренная с более мягкими зимами (Южный Туран); полусубтропическая с мягкими зимами и продолжением вегетации с перерывами зимой (Иран); субтропическая с не ежегодными заморозками и продолжением вегетации зимой (Сахаро-Синдские пустыни); тропическая без заморозков (Южносахарские, Сомалийские и Палеотропические пустыни).

В Центральной Азии эдификаторами пустынных сообществ являются реомюрия (*Reaumuria soongorica*), баглур (*Anabasis brevifolia*), борбудурган (*Salsola gemmascens*) и в самых суровых условиях – ильиния (*Iljinia regeli*) (Емельянов, 1972b). В растительном покрове пустынь Северного Прикаспия, Северного Турана и Джунгарии господствуют полукустарнички и кустарники из родов *Anabasis*, *Salsola*, *Artemisia*, также значительные площади заняты саксауловыми (*Haloxylon*) и джужгуновыми (*Calligonum*) (на песках) ассоциациями (Волкова, 1997). В Южном Туране большую роль играют солянковые (*S. gemmascens*, *S. rigida*, *S. arbuscula*) и полынные (*Artemisia kemrudica*, *A. diffusa*) ассоциации, а также эфемероидные осоки (*Carex physodes*, *C. pachystylis*) (Волкова, 1997).

На западе Палеарктики в субтропическом поясе распространены ландшафты средиземноморского типа с жарким сухим летом и теплой влажной зимой, преобладанием вечнозеленой жестколистной древесной и кустарниковой растительности. Средиземноморский климат можно определить как слабо- и умеренно континентальный (Исаченко, Шляпников, 1989). Первичный растительный покров средиземноморской зоны почти не сохранился. Видовой состав средиземноморской растительности исключительно богат и насчитывает до 10 000 видов. Господствуют средиземноморские леса, представленные дубовыми лесами и редколесьями (*Quercus ilex*, *Q. coccifera*), а также сосновыми лесами с *Pinus brutia* и *P. halepensis*. Часто доминирующим типом растительности является маквис – заросли вечнозеленых кустарников с *Ceratonia siliqua*, *Myrtus communis*, *Olea europaea*. В Восточном Средиземноморье распространена фригана – тип растительности, сформированный кустарниковыми видами семейства Lamiaceae.

Особенностью средиземноморского климата является зимний максимум увлажнения при относительно небольшой годовой сумме осадков (Исаченко, Шляпников, 1989).

Преобладающая часть территорий трех полуостровов Южной Европы (Пиренейского, Аппенинского и Балканского) относится к классу формаций вечнозеленых субтропических или средиземноморских лесов, признаком которых является господство вечнозеленых древесных и кустарниковых видов, что обеспечивается высокой теплообеспеченностью этих территорий и наличием теплых зим (Романова, 1997). На равнинах Европейского Средиземноморья типичными и наиболее распространенными были леса из каменного дуба (*Quercus ilex*), которые занимали юг Франции, Апеннин, Балкан и Кастильское плато на Пиренеях. В более влажных условиях – на плато Новой Кастилии и на равнинах Португалии в лесах господствовал пробковый дуб (*Quercus suber*). Позже в результате антропогенного воздействия эти леса деградировали в кустарниковые формации – маквис. В наиболее теплых и сухих районах (прибрежные равнины Сардинии и Сицилии, Андалусская равнина, плато Ла-Манча, Валенсия) господствуют редколесья из рожкового дерева (*Ceratonia siliqua*), оливы (*Olea oleaster*), фисташки (*Pistacia lentiscus*). При хозяйственном использовании такие леса деградируют во фригану или томилляры с молочаями, пальмой (*Chamaerops humilis*) и дроками (*Ulex*). На Арагонской равнине и на плато Ла-Манча господство переходит к ксерофильным кустарникам, с доминированием кермесового дуба, можжевельников, часто алепской сосны. Травяной покров представлен злаками (трава-альфа, эспарто (*Stipa tenacissima*)). Эти сообщества представляют собой закустаренную степь, которая является форпостом североафриканских сухих степей (Романова, 1997).

Субтропические ландшафты средиземноморского типа распространены на северо-западе Африки. Собственно средиземноморские ландшафты занимают периферические хребты Атласа и служат южной окраиной средиземноморской зоны, основная часть которой лежит в Евразии (Исаченко, Шляпников, 1989). Здесь жаркое и сухое лето, во время которого господствует континентальный тропический воздух и теплая и влажная зима, когда эта территория оказывается в сфере влияния атлантических циклонов. Наиболее типично ландшафты средиземноморского типа выражены в узкой приморской полосе и на прилегающих наветренных склонах гор.

Здесь лето менее жаркое, чем во внутриконтинентальных районах. Снег выпадает обычно только в горах (в поясе 700-1000 м).

Растительный покров средиземноморских ландшафтов Северной Африки сильно видоизменен антропогенным воздействием. На равнинах и в предгорьях от естественной растительности остались разреженные сообщества из маслины (*Olea europea*) и фисташки (*Pistacia lentiscus*) с участием филлиреи (*Phillyrea media*), карликовой пальмы (*Chamaerops humilis*) и кермесового дуба (*Quercus coccifera*). Распространены также сообщества маквиса с земляничником (*Arbutus unedo*), ладанником (*Cistus salvifolius*), древовидным вереском (*Erica arborea*), дроком (*Ulex*), миртом (*Myrtus communis*), олеандром (*Nerium oleander*). По мере усиления ксерофитизации к югу начинают преобладать сообщества с зизифусом (*Zizifus lotus*). Сообщества с каменным дубом (*Q. ilex*) имеются на относительно влажных склонах низкогорий. На еще более влажных склонах имеются сообщества из пробкового дуба (*Q. suber*). Для сухих склонов характерны разреженные леса из алеппской сосны (*Pinus halepensis*) и берберской туи (*Tetraclinis articulata*). На влажных склонах среднегорного яруса (Средний Атлас и частично Высокий Атлас) имеется пояс лесов из атласского кедра (*Cedrus atlantica*), падуба (*Ilex aquifolium*) и тиса (*Taxus baccata*) – на высоте 1300-2800 м. На Мадейре нижний пояс представлен лесами из эндемичного лавра (*Laurus azorica*). Средиземноморские ландшафты Северной Африки сменяются на юге и на востоке ландшафтами переходного предсахарского или присахарского типа, которые занимают межгорные высокие плато горной страны Атлас, Сахарский Атлас и восточную часть Африканского Средиземноморья (Исаченко, Шляпников, 1989).

## ГЛАВА 3 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГРУППЫ

### *3.1 Состав семейства Issidae sensu stricto с уточнением объема и классификации семейств иссидоидной группы Fulgoroidea*

Семейство Issidae Spinola относится к отряду полужесткокрылых насекомых (Hemiptera) с неполным превращением (Hemimetabola), который является пятым по величине отрядом этого класса, насчитывающим на сегодняшний момент 104165 описанных видов (Расницын, 2015).

Одним из важных результатов моей работы по ревизии семейства Issidae, была возможность и необходимость уточнения системы и состава семейств иссидоидной группы Fulgoroidea, в которую кроме иссид входят также Caliscelidae Amyot et Serville, Tropiduchidae Stål, Nogodinidae Melichar и Acanaloniidae Amyot et Serville (Гнездилов, 2013b), а также отчасти Ricaniidae Amyot et Serville, поскольку тех или иных представителей перечисленных семейств в разное время включали в состав Issidae sensu lato (Metcalf, 1958).

Первая группировка надродового уровня – Issoides, соответствующая современному таксону ранга семейства Issidae, была установлена М. Спинолой для рода *Issus* Fabricius – самого многочисленного европейского таксона, как отмечал сам автор семейства (Spinola, 1839). Дальнейшее развитие классификация семейства Issidae Spinola получила в блестящей, актуальной и поныне, монографии Л. Мелихара (Melichar, 1906) по мировой фауне. Он подразделил семейство на три подсемейства (Issinae, Hysteropterinae, Thioniinae) и установил отдельное семейство Hemisphaeriidae. Вслед за Мелихаром, Ф. Муир (Muir, 1930) уточнил классификацию семейства, понизив ранг мелихаровских подсемейств до триб и включив Hemisphaeriidae в ранге подсемейства в состав Issidae. Ф. Муир, однако, считал и калисцелид (Caliscelidae) подсемейством Issidae, в то время, как Л. Мелихар трактовал их в качестве отдельного семейства. Взгляды на систему семейства Issidae во второй половине XX века были определены Р.Г. Фенной (Fennah, 1954), который ввел в состав иссид также аканалониид (Acanaloniidae) в ранге подсемейства и добавил еще два подсемейства – Tonginae Kirkaldy и Trienorinae Fennah. В начале 90-

х годов прошлого века китайскими специалистами было установлено еще одно подсемейство в семействе иссид – *Parahiraciinae* (Cheng, Yang, 1991c).

В последнее десятилетие мной были разработаны современные классификации семейств *Issidae*, *Caliscelidae* и *Tropiduchidae* на уровне надродовых таксонов и уточнен состав семейств *Nogodinidae*, *Acanaloniidae* и *Ricaniidae* (Гнездилов, 2009а, 2012а, 2012b, 2013а, 2013с; Gnezdilov, 2007, 2009, 2013b). При этом значительные изменения были внесены в концепцию глобального ареала этих групп. Нужно сразу заметить, что окончательная разработка классификации таких семейств, как *Tropiduchidae* и особенно *Nogodinidae* – дело будущего, поскольку, как показали недавние молекулярные исследования, *Nogodinidae* в своем современном составе – полифилетическая группа (Urban, Cryan, 2007; Gnezdilov et al., 2015b).

Однако на данном этапе моей работы основной задачей являлось именно уточнение состава семейства *Issidae* в узком смысле и все произведенные таксономические перестановки в других упомянутых семействах были продиктованы необходимостью определить систематическое положение в системе *Fulgoroidea* тех или иных таксонов, выведенных из состава *Issidae*. С одной стороны, это привело к усложнению принятой системы, а именно к увеличению числа таксонов ранга трибы, например, в семействе *Tropiduchidae*, а с другой стороны, и это особенно ярко проявилось на примере *Caliscelidae*, классификация семейства приняла более или менее законченный вид, а монофилия этой группы получила, в том числе, и молекулярно-генетическое подтверждение (Gnezdilov et al., 2015b). Немаловажным является и то, что публикации последних лет способствовали изменению стереотипных представлений современных систематиков об объеме и классификации иссидоидной группы фулгороидных цикадовых и поставили в фокус интересов многих специалистов феномен иссидизации фулгороидных цикадовых и дальнейшую разработку семейств этого комплекса (Bartlett et al., 2014; Bourgoïn et al., 2014; Chen et al., 2014; Wang et al., 2015b).

Уточнение объема *Issidae* имеет не только теоретическое, но и вполне практическое значение при рассмотрении фауны Западной Палеарктики, поскольку в случае широкой трактовки этого таксона, мы должны были бы включить в анализ также калисцелид и некоторых иссидообразных тропидухид и ногодинид, что

значительно осложнило бы решение поставленных задач из-за невозможности работать с монофилетической группой.

Ниже приведены очерки по каждому из семейств иссидоидной группы в порядке, не имеющем прямой связи с их филогенетическими отношениями с семейством Issidae *s. str.*

### **3.1.1 Семейство Caliscelidae**

Со времени выхода работы Р.Г. Фенны (Fennah, 1954) по классификации семейства Issidae Spinola его система претерпела значительные изменения (Gnezdilov, 2008a). Так, снова со времен Л. Мелихара (Melichar, 1906) возобладала точка зрения о самостоятельности семейства Caliscelidae Amyot et Serville, которое рассматривалось в качестве подсемейства иссид (Fennah, 1954). Впервые в новейшее время о необходимости возвращения калисцелидам статуса отдельного семейства заявил А.Ф. Емельянов (Emeljanov, 1999), аргументируя свою точку зрения признаками внешнего строения и строения гениталий самцов и самок. В частности, калисцелиды характеризуются наличием вильчатого медиального киля корифы и отсутствием обособленной головки стилуса и соответственно латерального зубца на ней (Emeljanov, 1999). В этой же работе А.Ф. Емельянов предложил рассматривать Caliscelidae в составе двух подсемейств Caliscelinae Amyot et Serville и Ommatidiotinae Fieber, а последнее подсемейство в составе 3 триб: Ommatidiotini Fieber, Augilini Baker и Vocriini Emeljanov. В 2003 году я дополнил состав калисцелид еще одной трибой – Adenissini Dlabola, которая была перенесена мной из семейства Issidae на основе признаков строения яйцеклада, а именно, специфической формы задних соединительных пластинок гонапофизов IX, с широкими вершинами их дистальных частей и сильно выступающим медиальным полем, и узкой передней соединительной пластинки гонапофиза VIII, снабженной тремя закругленными зубцами в апикальной группе и тремя (у других таксонов до 9) длинными шиловидными зубцами в латеральной группе (Гнездилов, 2003) (Рисунок 3.1). К сожалению, Adenissini были ошибочно включены мной в состав подсемейства Caliscelinae на основе округлых гоноплак. Дальнейшая разработка системы семейства выявила эту ошибку и уже в 2006 году был предложен целый ряд уточнений (Gnezdilov, Wilson, 2006). Так, было обнаружено, что личинки

представителей Adenissini, в частности, изученного мной *Adenissus riadicus* Dlabola, обладают специфическими тандемами из трех сенсорных ямок в постеролатеральной группе переднеспинки, что сближает их с трибой Vocriini, а сенсиллы на краях этих сенсорных ямок четко показывают их принадлежность к подсемейству Ommatidiotinae по Емельянову (Emeljanov, 1999), напротив, представители Caliscelinae таких щетинок на краях сенсорных ямок не имеют. В этой же работе

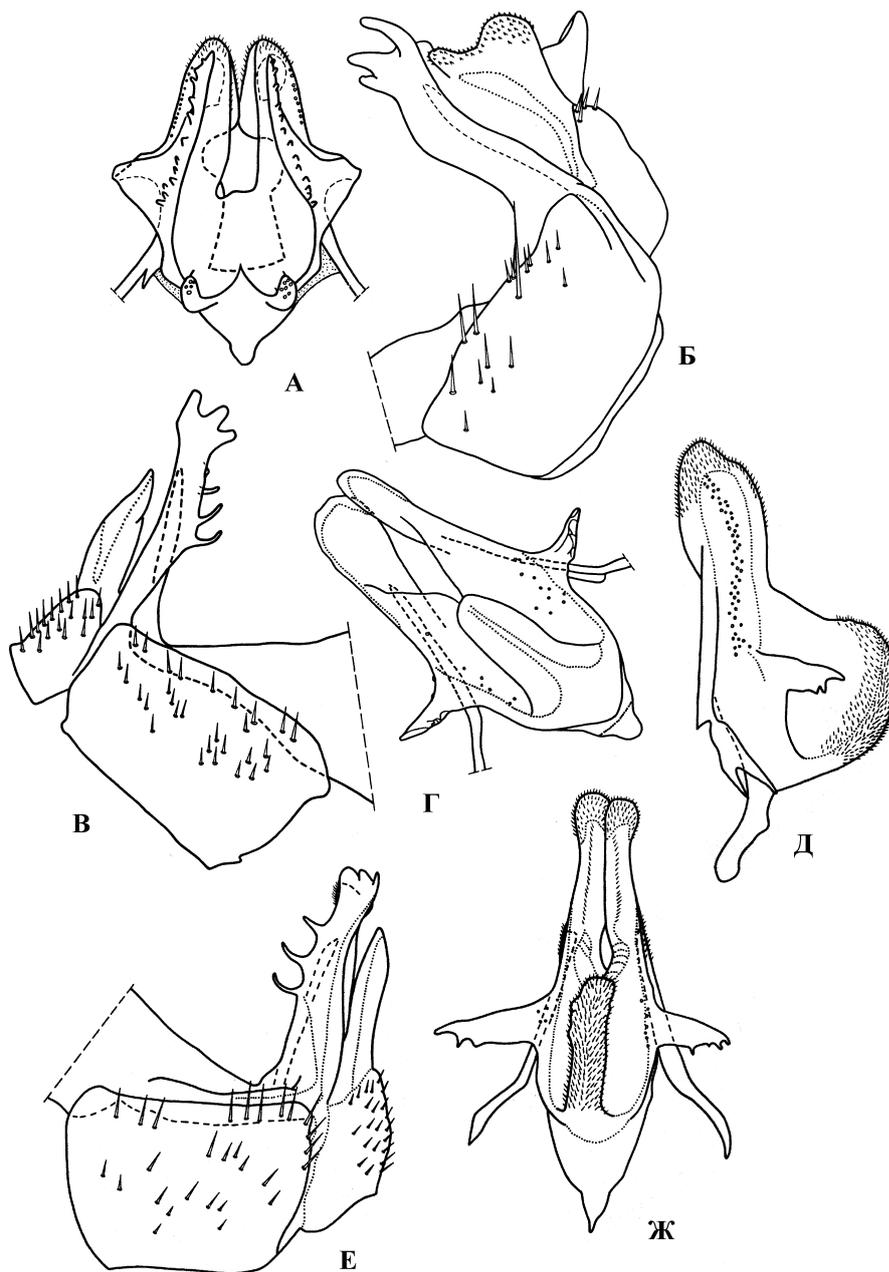


Рисунок 3.1 – Яйцеклад Caliscelidae, гонапофизы VIII (Б, В, Е) и IX (А, Г, Ж). А, Б – *Caliscelis affinis* (Fieber); В, Г – *Perissana dlabolai* Gnezdilov et Wilson; Д, Е, Ж – *Delhina eurybrachydoides* Distant (по: Гнездилов, 2003 и Gnezdilov, 2008b).

(Gnezdilov, Wilson, 2006) был уточнен диагноз семейства Caliscelidae и суммированы его отличительные признаки. Здесь же были установлены два новых таксона ранга трибы – монотипическая триба Coinquendini Gnezdilov et Wilson для индийского рода *Coinquenda* Distant и подтриба Pteriliina Gnezdilov et Wilson для трех ориентальных родов (*Pterilia* Stål, *Pterygoma* Melichar, *Distantina* Gnezdilov et Wilson) в трибе Adenissini. Триба Vocriini была в свою очередь понижена в ранге до подтрибы Adenissini. Все перечисленные роды, за исключением, установленного здесь же *Distantina*, числились до этого времени в составе семейства Issidae (Metcalf, 1958). Однако окончательно объем трибы Adenissini был установлен двумя годами позже (Gnezdilov, 2008b). В этой работе был решен вопрос о систематическом положении монотипического рода *Delhina* Distant, также числившегося в составе иссид (Distant, 1912, 1916). Изучение яйцеклада *Delhina eurybrachydoides* Distant показало большое сходство в строении задних соединительных пластинок гонапофизов IX и передних соединительных пластинок гонапофиза VIII с таковыми представителей родов *Perissana* Metcalf и *Coinquenda* Distant (Рисунок 3.1), уже перенесенными в состав Caliscelidae ранее (Gnezdilov, Wilson, 2006). По строению гениталий самцов *D. eurybrachydoides*, а именно, массивному эдеагусу, лишенному вентральных крючков и далеко выдающемуся за фаллобазу, которая несет пару раздвоенных субапикальных выростов и обладает узкой вентральной лопастью, очень близок к *Coinquenda nigroclavata* Distant. Анализ же признаков внешней морфологии *D. eurybrachydoides*, таких как хорошо развитые передние и двулопастные задние крылья, указывал на близость этого вида и рода к представителям подтрибы Pteriliina. Таким образом, *D. eurybrachydoides* является, в некотором смысле, связующим звеном между всеми перечисленными таксонами и дает нам основание с одной стороны поместить род *Delhina* в трибу Coinquendini, а с другой стороны, перенести эту трибу в ранге подтрибы в состав Adenissini, которая будет включать 4 подтрибы – Adenissina Dlabola, Vocrina Emeljanov, Coinquendina Gnezdilov et Wilson и Pteriliina Gnezdilov et Wilson. При этом, по-видимому, Pteriliina может рассматриваться в качестве наиболее примитивной группы из-за наиболее развитых, часто с прекостальным полем, передних крыльев, в то время как *D. eurybrachydoides* демонстрирует своего рода переходное состояние от примитивных Pteriliina к более

продвинутым *Coinquendina* (Gnezdilov, 2008b). В этой же работе состав последней был дополнен еще одним монотипическим родом из Вьетнама – *Phusta dantela* Gnezdilov. Современный состав подтрибы *Coinquendina* расширен до трех родов, с включением монотипического цейлонского рода *Lasonia* Melichar (Гнездилов, 2011a), который был установлен Л. Мелихаром (Melichar, 1903) для *Lasonia kirkaldyi* Melichar в семействе Ricianiidae, но позже Р.Г. Фенна (Fennah, 1978) перенес этот род в семейство Issidae и указал, что он близок к роду *Tubilustrium* Distant. Однако, по строению яйцеклада *L. kirkaldyi* очень близок к *D. eurybrachydoides* Distant и должен быть помещен в подтрибу *Coinquendina*, что и было сделано, а род *Tubilustrium* по строению и жилкованию передних и задних крыльев принадлежит к трибе *Augilini* (Гнездилов, 2011a). Трибу же *Ommatidiotini* Fieber следует считать монотипической, включающей лишь род *Ommatidiotus* Spinola с 13 видами, распространенными в Палеарктике. Недавно монофилия калисцелид и их обособленность от иссид были продемонстрированы и на основе секвенирования ДНК (Gnezdilov et al., 2015b).

Крупным шагом на пути развития системы семейства Caliscelidae и познания истории формирования мировой фауны явилась работа по инвентаризации фауны Афротропического царства с выявлением и первым описанием фауны Мадагаскара – кроме 6 родов трибы *Caliscelini*, были описаны два монотипических рода трибы *Augilini* (Gnezdilov, Bourgoin, 2009; Гнездилов, 2011a; Gnezdilov, 2014b), которая до этих пор считалась эндемиком Ориентального царства. Позже еще один род *Augilini* был обнаружен в миоценовом Доминиканском янтаре, что дало основания предполагать значительно более широкий ареал этой группы в прошлом (Bourgoin et al., 2015). Важным эволюционным аспектом работы по усовершенствованию классификации семейства Caliscelidae, кроме уже упомянутой гипотезы широко распространения трибы *Augilini*, также явилось постулирование территории происхождения семейства в районе современной Юго-Восточной Азии, где представлено большинство современных триб, и установление принадлежности всех нативных новосветских родов к трибе *Peltonotellini* Emeljanov, которые по наличию сенсорных ямок у имаго на голове, переднеспинке, среднеспинке и брюшке, вероятно, представляют собой монофилетическую группу – молекулярные данные по трем американским родам (Urban, Cryan, 2007) отчасти подтверждают эту гипотезу (Гнездилов, 2013c; Gnezdilov, 2015c). Современное распространение

подсемейства Ommatidiotinae ограничено исключительно Старым Светом. Состав и современное распространение семейства в целом выглядит следующим образом: Caliscelini – Старый Свет, 31 род, 72 вида; Peltonotellini – Палеарктика, Тайвань и Новый Свет, 19 родов, 85 видов; Ommatidiotini – Палеарктика, 1 род, 13 видов; Adenissini – Палеарктика и Ориентальная область, 10 родов, 22 вида; Augilini – Ориентальная область и Мадагаскар, 13 родов, 22 вида.

Работа, проведенная с семейством Caliscelidae, привела к созданию современной классификации группы (Гнездилов, 2013с), которая приведена ниже.

#### Семейство Caliscelidae Amyot et Serville

##### Подсемейство Caliscelinae Amyot et Serville

##### Триба Caliscelini Amyot et Serville

Роды: *Afronaso* Jacobi, *Ahomocnemiella* Kusnezov, *Annamatissus* Gnezdilov et Bourgoïn, *Asarcopus* Horváth, *Bambusicaliscelis* Chen et Zhang, *Bruchoscelis* Melichar, *Bolbonaso* Emeljanov, *Calampocus* Gnezdilov et Bourgoïn, *Caliscelis* Laporte, *Campures* Gnezdilov, *Chirodisca* Emeljanov, *Formiscurra* Gnezdilov et Viraktamath, *Gelastissus* Kirkaldy, *Griphissus* Fennah, *Gwurra* Linnavuori, *Homocnemia* Costa, *Issopulex* China et Fennah, *Madaceratops* Gnezdilov, *Myrmissus* Linnavuori, *Nenasa* Chan et Yang, *Nubianus* Gnezdilov et Bourgoïn, *Ordalonema* Dlabola, *Patamadaga* Gnezdilov et Bourgoïn, *Populonia* Jacobi, *Reinhardema* Gnezdilov, *Rhinoploeus* Gnezdilov et Bourgoïn, *Rhinogaster* Fennah, *Savanopulex* Dlabola, *Sphenax* Gnezdilov et Bourgoïn, *Thaiscelis* Gnezdilov, *Ugandana* Metcalf.

##### Триба Peltonotellini Emeljanov

Роды: *Acromega* Emeljanov, *Aphelonema* Uhler, *Bergrothora* Metcalf, *Bruchomorpha* Newman, *Ceragra* Emeljanov, *Concepcionella* Schmidt, *Fitchiella* Van Duzee, *Homaloplasia* Melichar, *Itatiayana* Metcalf, *Nenema* Emeljanov, *Ohausiella* Schmidt, *Papagona* Ball, *Paranaso* Schmidt, *Peltonotellus* Puton, *Peripola* Melichar, *Plagiopsis* Berg, *Plagiopsola* Schmidt, *Protrocha* Emeljanov, *Semiperipola* Schmidt.

##### Подсемейство Ommatidiotinae Fieber

Триба Ommatidiotini Fieber

Род: *Ommatidiotus* Spinola.

Триба Adenissini Dlabola

Подтриба Adenissina Dlabola

Роды: *Adenissus* Linnavuori, *Perissana* Metcalf.

Подтриба Vocrina Emeljanov

Род: *Vocra* Emeljanov.

Подтриба Coinquendina Gnezdilov et Wilson

Роды: *Coinquenda* Distant, *Delhina* Distant, *Lasonia* Melichar.

Подтриба Pteriliina Gnezdilov et Wilson

Роды: *Distantina* Gnezdilov et Wilson, *Phusta* Gnezdilov, *Pterilia* Stål, *Pterygoma* Melichar.

Триба Augilini Baker

Роды: *Anthracidium* Emeljanov, *Augila* Stål, *Augilina* Melichar, *Augilodes* Fennah, *Cano* Gnezdilov, *Cicimora* Emeljanov, *Discote* Emeljanov, *Pseudosymplanella* Che, Zhang et Webb, *Signoreta* Gnezdilov et Bourgoin, *Symplana* Kirby, *Symplanella* Fennah, *Symplanodes* Fennah, *Tubilustrium* Distant.

### 3.1.2 Семейство *Tropiduchidae*

Семейство *Tropiduchidae* Stål объединяет в настоящее время около 650 видов в 181 роде (Bourgoin, 2016). Вопрос самостоятельности и обособленности семейства является одним из самых сложных в современной систематике фулгороидных цикадовых. Одной из первых попыток в новейшей истории приступить к ревизии этой группы была работа Р.Г. Фенны (Fennah, 1982), установившего трибальную систему семейства. Фенна различал 15 триб современной фауны, три из которых

подразделял также на подтрибы. Спустя 20 лет Я. Шведо, А. Строинский и Д.Е. Щербаков добавили к этому списку четыре ископаемые трибы (Szwedo 2000; Shcherbakov 2006; Szwedo, Stroiński 2010, 2013). В это же время, на основе анализа признаков строения гениталий самцов я предложил перенести подтрибу *Gaetuliina* Fennah, 1978 (в составе родов *Gaetulia* Stål, *Nubithia* Stål, *Dyctidea* Uhler, *Dictyonia* Uhler, *Osbornia* Ball, *Dictyobia* Uhler, *Dictyonissus* Uhler, *Dictyssa* Melichar, *Danepteryx* Uhler, *Neaethus* Stål, *Gamergus* Stål, *Gamergomorphus* Melichar, *Paragamergomorphus* Synave, *Johannesburgia* Distant, *Alleloplasis* Waterhouse, *Salona* Stål) из трибы *Bladinini* Kirkaldy (Nogodinidae) в семейство *Tropiduchidae*. Ключевыми аргументами в пользу такого решения были особенности строения эдеагуса, имеющего форму узкой трубки с крючковатыми выростами, короткой фаллобазы и стилуса с характерным пальцевидным боковым зубцом (Рисунок 3.2) (Gnezdilov, 2007). Этот паттерн строения гениталий самцов является одним из самых распространенных в семействе тропидурид. В данном случае я сравнивал *Gaetuliina* с *Tryptetimorphini* Melichar. Высказанная мной точка зрения о систематическом положении *Gaetuliina* в составе тропидурид на основе морфологических данных в том же 2007 году получила неожиданное подтверждение со стороны молекулярных данных – Д. Урбан и Д. Крайан (Urban, Cryan, 2007) показали на основе анализа нуклеотидного секвенирования 4 генов, что американские роды *Dictyssa* и *Danepteryx* являются сестринской группой к «настоящим» тропидуридам (*Cyphoceratopini*, *Tangiini*). В дальнейшем выяснилось, что *Gaetuliina* Fennah является младшим синонимом *Elicini* Melichar (Gnezdilov, 2013b). По этим же признакам строения гениталий самцов к тропидуридам было отнесено и подсемейство *Trienorinae* Fennah, установленное Фенной в *Issidae* (Fennah, 1954), с понижением ранга до трибы. Было показано сходство *Trienorini* с *Eporini* Fennah. Близкое родство *Trienorini* и *Tryptetimorphini* и соответственно их положение в составе тропидурид было показано и по молекулярным данным (Gnezdilov et al., 2015b). *Trienorini* – очень своеобразная афротропическая группа характеризуемая двумя аутапоморфиями – наличием уховидного выроста костального переднего края крыла при его основании, имеющего мембранозную структуру и несущего щетинки по краю и, возможно, принимающего участие в рецепции, и очень узкой и длинной базальной ячейкой переднего крыла. В дополнение к этому четыре африканских рода *Hemithiscia*

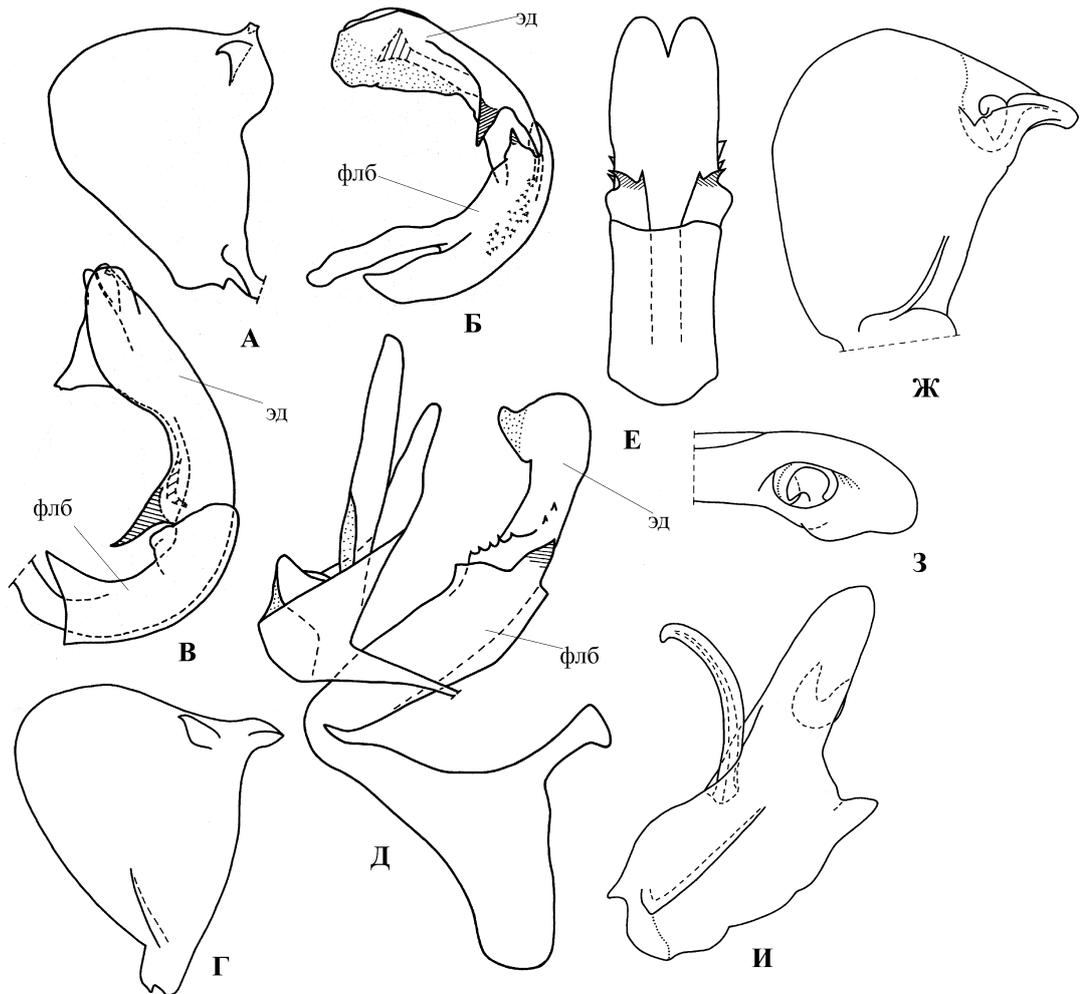


Рисунок 3.2 – Гениталии самцов Tropiduchidae. А, Б – *Gaetulia vulgaris* Caldwell (стилус, пенис) (по: Gnezdilov, 2007); В – *Trienopa flavida* Signoret (пенис) (по: Gnezdilov, 2007); Г, Д, Е – *Parathiscia conjugata* Melichar (пенис, стилус) (по: Gnezdilov, 2013b); Ж, З – *Exphora* sp. (стилус) (по: Gnezdilov, Bourgoïn, 2015); И – *Tropiduchus arisba* Fennah (стилус) (по: Gnezdilov, Bourgoïn, 2015). Обозначения: эд – эдеагус, флб – фаллобаза.

Schmidt (= *Thinea* Melichar), *Paraphilatis* Melichar, *Parathiscia* Melichar и *Pseudothiscia* Schmidt, числившихся в семействе Acanaloniidae (Metcalf, 1954; Fennah, 1954), также по упомянутым выше признакам строения гениталий самцов были атрибутированы к тропидухидам в составе отдельной трибы Parathisciini Gnezdilov, поскольку представители этих родов отличаются от других таксонов семейства специализированными, напоминающими листья, передними крыльями с рельефным сетчатым жилкованием, отсутствием боковых шипов на задних голеньях (по данному

признаку эти роды как раз и сближались с аканалонидами), рудиментарным X сегментом анальной трубки самок и очень длинным анальным столбиком (Gnezdilov, 2013b). В итоге, впервые для тропидухид была предложена система с двумя подсемействами *Tropiduchinae* Stål и *Elicinae* Melichar. Различия между подсемействами сводятся к следующему. Представители подсемейства *Tropiduchinae* обладают так называемым «типичным» тропидухидным яйцекладом, описанным мной, в частности, для *Trypetimorpha occidentalis* Huang et Bourgoïn (Гнездилов, 2003), что выражается в удлинённых (приблизительно треугольных), плоских, зубчатых по краю, гоноплаках, задних соединительных пластинках гонапофизов IX в форме хорошо склеротизованного равнобедренного треугольника и часто сравнительно узких, многозубчатых передних соединительных пластинках гонапофизов VIII. В подсемействе *Elicinae*, напротив, гоноплаки округлые – полусферические или плоские, без крупных краевых зубцов или с очень маленькими зубчиками, а задние соединительные пластинки гонапофизов IX удлинённые, но не треугольные (Gnezdilov, 2013b). Распределение триб по этим подсемействам приведено ниже.

#### Подсемейство *Tropiduchinae* Stål

Трибы: *Alcestini* Melichar, *Catulliini* Melichar, *Chrysopuchini* Gnezdilov, *Cixiopsini* Fennah, *Cyphoceratopini* Fennah, *Eporini* Fennah, *Eutropistini* Kirkaldy, *Isporisini* Fennah, *Neomatissini* Fennah, *Pericanini* Melichar, *Remosini* Fennah, *Tambiniini* Kirkaldy, *Tangiini* Melichar, *Trienopini* Fennah, *Tropiduchini* Stål, *Trypetimorphini* Melichar, *Turneriolini* Fennah. Вероятно, также ископаемые *Jantaritambiniini* Szwedo и *Emilianini* Shcherbakov.

#### Подсемейство *Elicinae* Melichar

Трибы: *Elicini* Melichar, *Parathisciini* Gnezdilov. Вероятно, также ископаемые *Austrini* Szwedo et Stroiński и *Patollini* Szwedo et Stroiński.

К подсемейству *Elicinae* относится и своеобразный род *Buca* Walker – еще один род, значившийся в семействе иссид (Muir, 1930; Metcalf, 1958). Для этого таксона следует установить отдельную трибу. Этот род отличается развитой

фаллобазой и эдеагусом, несущим вентральные крючки, что формально сближает его с представителями семейства Issidae. Однако, характер жилкования передних крыльев с лесенкой из поперечных жилок между ветвями медианы, простое жилкование задних крыльев, когда посткубитус (Pcu) и первая анальная (A<sub>1</sub>) жилки разобщены, и наконец, ромбическая (с закраинами) форма метопы, несущей только медиальный киль, говорят в пользу принадлежности этого вида к Tropiduchidae. Вместе с тем, этот род характеризуется двумя уникальными апоморфиями – ассиметричным расположением шипов на вершинах задних голеней и редукцией одного из латеро-апикальных шипов второго метатарзомера с замещением его разрастанием и вытягиванием одного из вершинных углов вентральной поверхности самого членика.

К сожалению, даже после проведенных перестановок в системе семейства, положение некоторых родов остается спорным. Так, южноамериканский род *Thiscia* Stål исключен мной из состава семейства Acanaloniidae (Гнездилов, 2012b) и пока остается в положении таксона «incerta sedis». Изучение строения гениталий самца типового вида этого рода *Thiscia semicircularis* Stål показало, что этот вид четко отличается от Acanaloniidae *sensu stricto* (Gnezdilov, 2013b). Другим «проблемным» таксоном является триба Hiraciini Melichar, установленная Л. Мелихаром (Melichar, 1914b) в семействе Tropiduchidae. Позже род *Hiracia* Walker был перенесен Р.Г. Фенной (Fennah, 1982) в семейство Issidae, но я не поддерживаю эту точку зрения и до завершения ревизии этого рода предпочитаю оставить его в категории «incerta sedis».

### 3.1.3 Семейство Nogodinidae

Надродовая система и филогения семейства Nogodinidae не разработаны. Р.Г. Фенна первым начал ревизию семейства, разделив его на два подсемейства – Nogodininae Melichar с 7 трибами (Nogodinini Melichar, Bladinini Kirkaldy, Mithymnini Fennah, Pisachini Fennah, Varciini Fennah, Epaeciini Fennah, Lipocalliini Fennah) и монотипическое Gastriniinae Fennah (Fennah, 1978, 1984, 1987b). В 2007 году я предложил ревизовать состав трибы Bladinini Kirkaldy, которая включала по Фенна (Fennah, 1978) три подтрибы – Bladinina Kirkaldy, Elicina Melichar и Gaetuliina Fennah, как выяснилось, весьма различных по строению гениталий самцов и самок

(таксономическое положение двух последних таксонов изложено выше в разделе, посвященном семейству Tropiduchidae). Базисом для определения принадлежности к семейству Nogodinidae *sensu stricto* я предложил считать сходство или различие в паттерне строения гениталий самцов, присущих типовому роду семейства – *Nogodina* Stål, представители которого обладают массивной фаллобазой со множеством выростов и лопастей и стилусом с длинной и узкой головкой, лишенной зубцов (Gnezdilov, 2007). Последний признак был отмечен в качестве характерного для ногодинид и риканиид ранее А.Ф. Емельяновым (Emeljanov, 1999). В соответствии с этим паттерном строения состав Nogodininae был дополнен трибой Tongini Kirkaldy, перенесенной мной из семейства Issidae (Gnezdilov, 2007). Таким образом, триба Bladinini получила статус монотипической группы в составе ногодинид.

Если в строении гениталий самцов определяется единый паттерн строения, то в строении яйцеклада в пределах семейства ногодинид выявляется два типа строения (Gnezdilov, 2007). Большинство таксонов принадлежат к типу с удлинненными гоноплаками и узкими гонапофизами VIII и IX (Рисунок 3.3). Этот тип строения описан мной на примере *Philbyella glareus* Dlabola et Heller (Гнездилов, 2003). Другой тип характерен как раз для рода *Bladina* Stål и выражается в округлых гоноплаках и широких гонапофизах VIII и IX, что сближает этот род с представителями семейств Fulgoridae и Caliscelidae (Гнездилов, 2003). В силу такого своеобразного строения яйцеклада Bladinini занимают обособленное положение в семействе Nogodinidae. Эта обособленность подтверждается и молекулярными данными (Urban, Cryan, 2007). Д.Е. Щербakov (Shcherbakov, 2006) в свою очередь считает, что ранние высшие фулгориоды могли походить на *Bladina* Stål.

Триба Colpopterini Gnezdilov, первоначально установленная в семействе Issidae (Gnezdilov, 2003), перенесена мной в состав Nogodinidae в ранге подсемейства (в составе родов *Bumerangum* Gnezdilov, *Caudibeccus* Gnezdilov et O'Brien, *Colpoptera* Burmeister, *Jamaha* Gnezdilov et O'Brien, *Neocolpoptera* Dozier, *Ugoa* Fennah) (Гнездилов, 2012a). Аргументы в пользу этого решения были получены в ходе описания и установления систематического положения южноафриканского рода *Bumerangum* (Гнездилов, 2012a). Признаки строения гениталий самцов,

обнаруженные у *Bumerangum deckerti* Gnezdilov, а именно, стилус с головкой, уплощенной с боков, без латерального зубца, показывают его принадлежность к

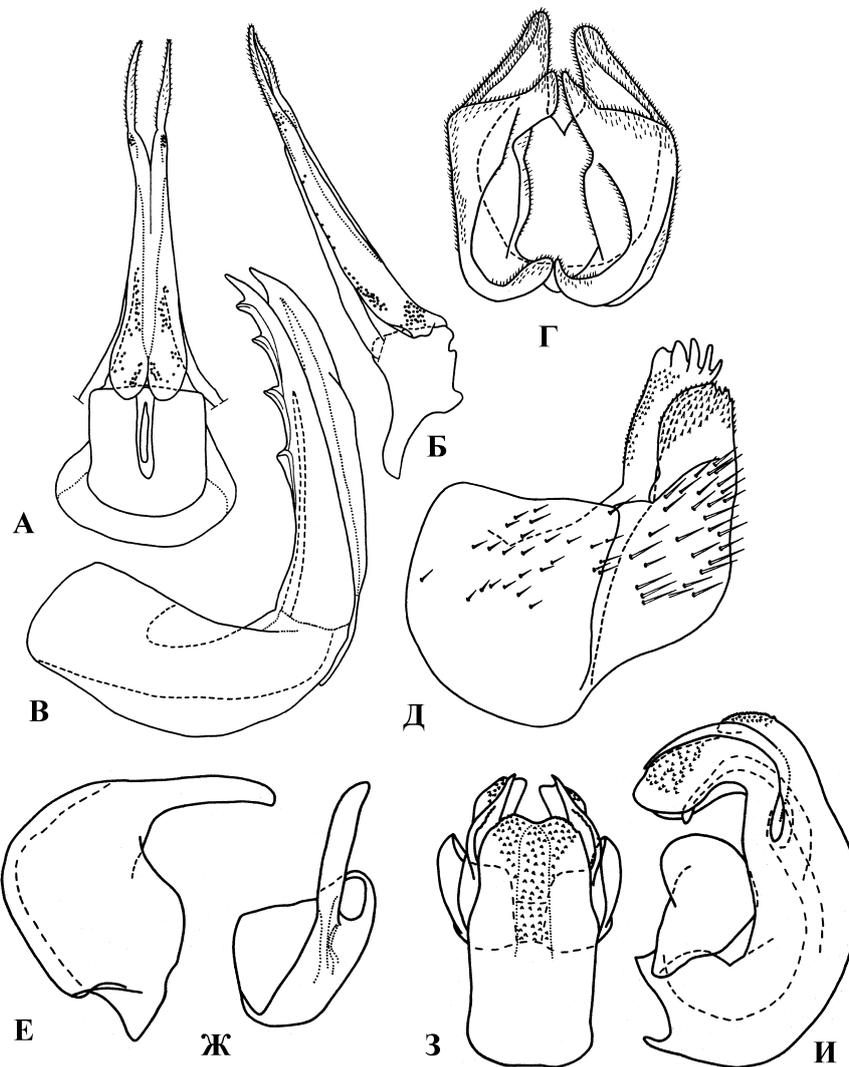


Рисунок 3.3 – Гениталии самцов и самок Nogodinidae. А, Б, В – *Philbyella glareus* Dlabola et Heller (гонапофизы VIII (В) и IX (А, Б)) (по: Гнездилов, 2003); Г, Д – *Bladina* sp. (гонапофизы VIII (Д) и IX (Г)) (по: Гнездилов, 2003); Е, Ж, З, И – *Fovealvus nama* Gnezdilov et Wilson (Е, Ж – стилус, З, И – пенис) (по: Gnezdilov, Wilson, 2007a).

семейству Nogodinidae, а поскольку внешнее строение *B. deckerti* и неотропических родов трибы (удлиненная метопа с медиальным килем, крупная среднеспинка с медиальным и латеральными киями, передние крылья с длинным клавусом и богатым поперечным жилкованием в дистальной части, характерная форма и упрощенное жилкование задних крыльев) говорит об их несомненном родстве, то и всей трибы Colpopterini в целом. Ранее именно признаки гениталий самцов (фаллобаза практически без отростков, за исключением субапикальных, стилус с

выраженной головкой, несущей латеральный зубец) позволяли мне относить Colpopterini к иссидам. Однако, уже у *Caudibeccus carlota* стилус сильно отличается от типично иссидного, когда головка не обособлена от пластинки и нет явного латерального зубца. Colpopterinae четко отличаются от других подсемейств Nogodinidae формой и жилкованием передних и задних крыльев. Стоит отметить, что простое жилкование задних крыльев (продольные жилки слабо ветвятся, поперечных жилок мало), свойственное Colpopterinae, характерно также для других семейств Fulgoroidea, таких как Delphacidae, Cixiidae, Derbidae и Tropiduchidae (Ануфриев, Емельянов, 1988). Положение *Bumerangum* среди представителей Colpopterinae не вполне ясно. С одной стороны, этот род характеризуется закрытым клавусом передних крыльев, что в целом свойственно низшим фулгороидам (Ануфриев, Емельянов, 1988) и может рассматриваться как примитивное состояние по сравнению с открытым клавусом, характерным для американских родов подсемейства. *B. deckerti* отличается также более сложным жилкованием заднего крыла, а именно двуветвистой медианой и трехветвистой первой анальной жилкой – у других родов подсемейства медиана простая, а первая анальная жилка двуветвистая, кроме того, вершины второй ветви CuA (CuA<sub>2</sub>) и CuP не слиты, как у видов американских родов. Неслившиеся вершины жилок CuA<sub>2</sub> и CuP также можно трактовать как плезиоморфное состояние. С другой стороны, по характеру отхождения Sc и R от базальной ячейки (общим стволом) на передних крыльях *B. deckerti* близок к родам *Caudibeccus* Gnezdilov et O'Brien и *Ugoa* Fennah. Однако, по мнению А.Ф. Емельянова (1987), разъединение базальных участков Sc и R, в частности у церкопоцикадоидов, видимо, вторично.

Таким образом, в настоящее время семейство Nogodinidae рассматривается мной в составе 9 триб в трех подсемействах – Nogodininae Melichar, Gastriniinae Fennah и Colpopterinae Gnezdilov.

### **3.1.4 Семейство Ricaniidae**

Семейство Ricaniidae Amyot et Serville насчитывает приблизительно 400 видов в 40 родах, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках Восточного полушария (Xu et al., 2006). К началу моих исследований надродовая система семейства не была разработана. Выясняя таксономическое положение

неотропического рода *Pharsalus* Melichar, описанного в семействе Issidae (Melichar, 1906), я предложил рассматривать семейство Ricaniidae в составе двух подсемейств – номинативного Ricaniinae Amyot et Serville и Pharsalinae Gnezdilov (Гнездилов, 2009а).

Выделенные подсемейства различаются, как по внешнему строению, так и по строению гениталий самцов и самок. Диагноз Ricaniinae выглядит следующим образом (Metcalf, 1955; Щербаков, 1981, 1982; Гнездилов, 2003, 2009а): корифа широкая и короткая; клипеус значительно уже метопы; радиус и медиана переднего крыла и передний кубитус переднего и заднего крыла, как правило, многоветвистые; стилус с клиновидной головкой, без латерального зубца; гоноплаки широкотреугольные, со слитыми долями, плоские, как правило, с маргинальными зубцами; передняя соединительная пластинка гонапофиза VIII узкая.

Род *Pharsalus* был установлен в семействе Issidae для *Pharsalus repandus* Melichar из Бразилии (Melichar, 1906). Однако у этого вида редуцирован 2-й членик задних лапок, чего никогда не наблюдается в семействе иссид. Принадлежность этого рода к Ricaniidae подтверждают особенности жилкования передних и задних крыльев, которые были указаны для Ricaniidae Д.Е. Щербаковым (1981, 1982), а именно, передние крылья широкотреугольные, с прекостальным полем, несущим многочисленные поперечные жилки, радиус впадает в передневершинный угол крыла, клавус закрыт, задневершинный угол крыла сразу за вершиной клавуса; передний край заднего крыла с сильным округлым выступом, задняя кубитальная (CuP) и посткубитальная (Pcu) жилки не соединены поперечной жилкой, 2-я анальная жилка простая. Следует отметить также многоветвистую медиану передних крыльев. Задняя соединительная пластинка гонапофизов IX в виде равнобедренного треугольника. По строению головы, передне- и среднеспинки и жилкованию передних и задних крыльев *Pharsalus* близок к роду *Silvanana* Metcalf (Metcalf, 1947; O'Brien, 1987), также известному из Бразилии. Род был установлен для *Silvanana omani* Metcalf в семействе Lophoridae (Metcalf, 1947), однако, после филогенетического анализа семейства, выполненного А. Сулье-Перкинс (Soulier-Perkins, 2001) род был исключен из его состава без четкого определения его систематического положения среди других семейств фулгороидных цикадовых.

Своеобразное строение стилуса, имеющего латеральный зубец, наличие приблизительно прямоугольных (сбоку) гоноплак с частично отделенными 3-ми

долями и лишенными маргинальных зубцов, а также простых радиуса и переднего кубитуса передних крыльев позволили мне выделить роды *Pharsalus* и *Silvanana* в отдельное подсемейство Pharsalinae.

### 3.1.5 Семейство Acanaloniidae

Семейство Acanaloniidae Amyot et Serville я предложил рассматривать в узком смысле, включающем только американские роды (Гнездилов, 2012b; Gnezdilov, 2012c, 2013b). В свое время Р.Г. Фенна (Fennah, 1954), рассматривая Acanaloniidae в качестве подсемейства Issidae, перечислил только 8 родов из Америки и Африки и справедливо отнес род *Andrewsiella* Izzard с о. Рождества в Индийском океане (Австралия) (Izzard, 1936) к трибе Tongini Kirkaldy. В этой же работе Фенна обратил внимание на различия в строении яйцеклада и пениса у представителей Acanaloniidae из Старого и Нового Света и указал, что роды из Нового Света образуют естественную группу, вполне отличную от родов из Старого Света. Я в свою очередь указал в качестве синапоморфий семейства длинные апикальные отростки фаллобазы, направленные от вершины к ее основанию, и стилус с длинной пластинкой и маленькой головкой (Gnezdilov, 2007). К числу этих синапоморфий можно добавить также крупные треугольные гоноплаки с зубчиками по краю, специфическую форму передних соединительных пластинок гонапофизов VIII (узких, с лесенкой из поперечных килей) и задних соединительных пластинок гонапофизов IX (в форме плоского равнобедренного треугольника), крупный мост гоноспикулума (Гнездилов, 2003, 2012b) (Рисунок 3.4). Изученные мной представители американских родов *Acanalonia* Spinola, *Batusa* Melichar, *Chlorochara* Stål и *Philatis* Stål, кроме упомянутых выше признаков, характеризуются также специфическим типом жилкования передних крыльев, а именно, субкоста + радиус (Sc + R) разветвляется на две основные ветви практически сразу от базальной ячейки или близко к ней и медиана (M) начинает ветвиться в нижней половине крыла. Исключение составляет неотропический род *Thiscia* Stål. Изученный мной по фотографиям, типовой экземпляр *Thiscia semicircularis* Stål (типовой вид рода) имеет богато ветвящуюся Sc+R и округлые гоноплаки, что резко отличает его от других американских родов и не позволяет нам относить его к семейству Acanaloniidae *sensu*

*stricto* (смотреть комментарии к семейству Tropiduchidae выше). Роды *Buehleria* Lallemand et Synave и *Sutteria* Lallemand et Synave, описанные из Индонезии

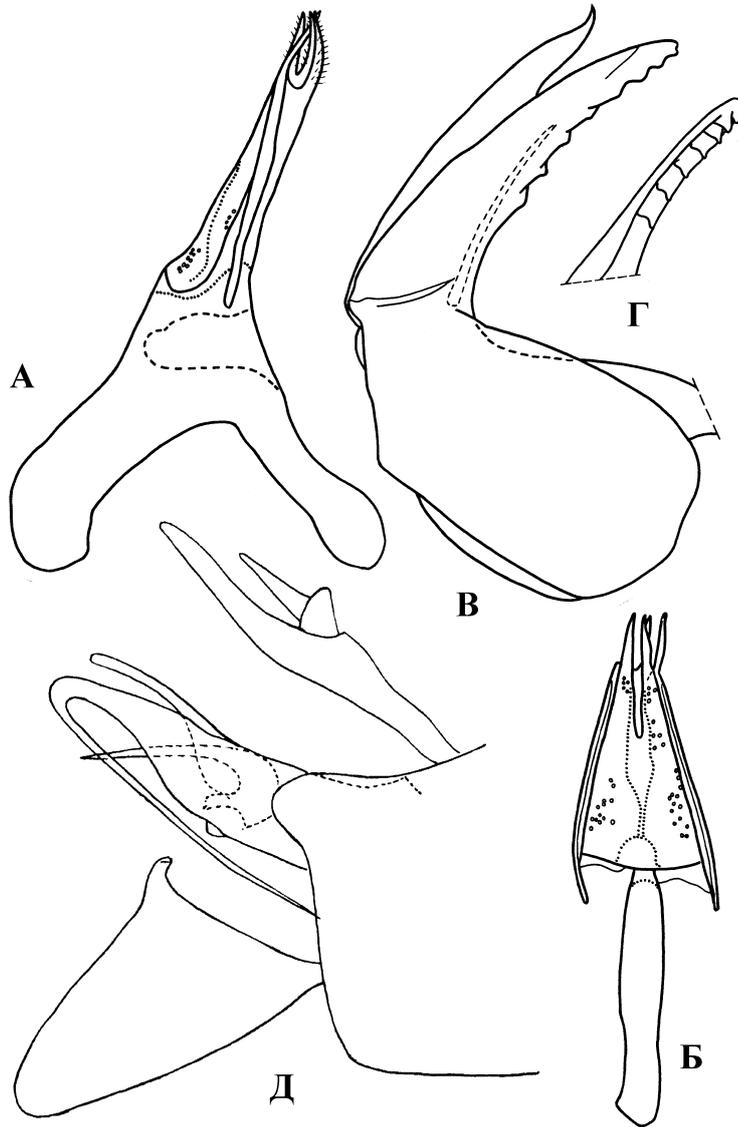


Рисунок 3.4 – Гениталии самцов и самок Acanaloniidae. А, Б, В, Г – *Acanalonia* sp. (гонапофизы VIII (В, Г) и IX (А, Б)) (по: Гнездилов, 2003); Д – *Philatis rostrifera* (Butler) (генитальный блок самца) (по: Fennah, 1967b).

(Lallemand, Synave, 1953) в составе семейства Acanaloniidae, были сведены в синонимы соответственно к родам *Oryxana* Distant и *Tonga* Kirkaldy, относящимся к трибе Tongini семейства Nogodinidae (Gnezdilov, 2009). В свою очередь, *Buehleria rabana* Lallemand et Synave является младшим синонимом *Oryxana suturalis* (Melichar). Положение афротропического рода *Aylaella* Demir et Ozdikmen (замещающее название для *Perinetia* Lallemand et Synave) (Demir, Ozdikmen, 2009) остается спорным. Учитывая вышесказанное, семейство Acanaloniidae *sensu stricto*

должно включать только 6 американских родов: *Acanalonia* Spinola, *Batusa* Melichar, *Bulldolonia* Gnezdilov, *Chlorochara* Stål, *Notosimus* Melichar, *Philatis* Stål.

### 3.1.6 Семейство Issidae

Таким образом, если к началу моих исследований семейство Issidae можно было отнести к группам, монофилия которых не доказана и не опровергнута, то после исключения целого ряда таксонов, перечисленных выше, мы можем говорить о том, что выявленная группа Issidae *sensu stricto* значительно больше соответствует монофилетической единице, чем это было в объеме, предложенном Р.Г. Фенной (Fenna, 1954). К синапоморфиям Issidae в узком смысле следует отнести: уплотненные передние крылья, с преобладанием суббрахиптеров-субмакроптеров (коробчатых форм); стилус с выраженной головкой, несущей латеральный лопастевидный зубец, за исключением, случаев его вторичной редукции (*Lindbergatium* spp.); развитую фаллобазу пениса, за исключением, случаев вторичной редукции, в частности в подроде *Aconosimus* рода *Mycterodus*; часто наличие субапикальных выростов фаллобазы и пары вентральных крючков; гоноплаки округлые или слегка удлинённые, за исключением, случаев специализации, связанных с методами яйцекладки (см. раздел по морфологии), выпуклые, без маргинальных зубцов; гонапофизы IX, как правило, достаточно широкие, не сужены и не в виде треугольника, со слабо склеротизованными латеральными полями и выраженным медиальным полем, которое может быть 2-лопастным или в виде длинного выроста; передняя соединительная пластинка гонапофиза VIII широкая с килеватыми зубцами в латеральной группе и с апикальной группой из 1-3 зубцов.

Принимая во внимание все вышеизложенное, семейство Issidae Spinola включает лишь три трибы Issini Spinola, Hemisphaerini Melichar и Parahiracini Cheng et Yang. Список родов по трибам приведен ниже (синонимы для западнопалеарктических родов приведены в таксономическом списке в Приложении Д). Предложенная трибальная система семейства недавно была подтверждена молекулярными данными (Sun et al., 2015). Система подтриб Issini, предложенная мной ранее только на материале западнопалеарктической фауны (Гнездилов, 2002; Gnezdilov et al., 2014a), нуждается в пересмотре и разработке на материале всей

мировой фауны – в качестве рабочей системы я предлагаю рассматривать трибу Issini в составе двух подтриб Issina и Thioniina (Гнездилов, 2016с) (см. главы по филогении и фауногенезу).

## Семейство Issidae Spinola

### Подсемейство Issinae Spinola

#### Триба Issini Spinola

Issoides Spinola, 1839 : 204. Типовой род: *Issus* Fabricius, 1803.

= Hysteropterinae Melichar, 1906 (Типовой род: *Hysteropterum* Amyot et Serville, 1843).

= Agalmatiina Gnezdilov, 2002 (типовой род: *Agalmatium* Emeljanov, 1971).

Роды: *Aboloptera* Gnezdilov et O'Brien; *Acrestia* Dlabola, *Agalmatium* Emeljanov; *Alloscelis* Kusnezov; *Apedalmus* Gnezdilov, *Amnisa* Stål, *Amphiscepa* Germar, *Anatolodus* Dlabola, *Anatonga* Emeljanov, *Apsadaropteryx* Kirkaldy, *Argepara* Gnezdilov et Brien, 2008, *Atticus* Gnezdilov, *Aztecus* Gnezdilov et O'Brien, *Balduza* Gnezdilov et O'Brien, *Balisticha* Jacobi, *Bergevinium* Gnezdilov, *Bootheca* Emeljanov, *Brachyprosopa* Kusnezov, *Brahmaloka* Distant, *Bubastia* Emeljanov, *Bumaya* Gnezdilov et O'Brien, *Caepovultus* Gnezdilov et Wilson, *Cavatorium* Dlabola, *Celyphoma* Emeljanov, *Cheiloceps* Uhler, *Chimetopon* Schmidt, *Chlamydopteryx* Kirkaldy (= *Phaeopteryx* Kirkaldy), *Clybeccus* Gnezdilov, *Conosimus* Mulsant et Rey, *Coruncanus* Distant, *Corymbius* Gnezdilov, *Darwallia* Gnezdilov, *Diceroptera* Gnezdilov, *Dracela* Signoret, *Delongana* Caldwell, *Devagama* Distant, *Duroides* Melichar, *Eupilis* Walker, *Euroxenus* Gnezdilov, *Eusarima* Yang, *Eusudasina* Yang, *Euxaldar* Fennah, *Exortus* Gnezdilov, *Falcidius* Stål, *Fieberium* Dlabola, *Gabaloecca* Walker, *Givaka* Distant, *Granum* Gnezdilov, *Hemisobium* Schmidt, *Heremon* Kirkaldy, *Hysteropterum* Amyot et Serville, *Jagannata* Distant, *Iberanum* Gnezdilov, *Ikonza* Hesse, *Inflatodus* Dlabola, *Incasa* Gnezdilov et O'Brien, *Iranodus* Dlabola, *Issus* Fabricius, *Kathleenum* Gnezdilov, *Katonella* Schmidt, *Kervillea* Bergevin, *Kivupterum* Dlabola, *Kodaiana* Distant, *Kodaianella* Fennah, *Kovacsiana* Synave, *Latematium* Dlabola, *Latilica* Emeljanov, *Latissus* Dlabola, *Lethierium* Dlabola, *Libanissum* Dlabola, *Lindbergatium* Dlabola, *Lusanda* Stål, *Macrodarumoides* Che, Zhang et Wang, *Montissus* Gnezdilov,

*Mulsantereum* Gnezdilov, *Mycterodus* Spinola, *Narayana* Distant (= *Sudasina* Distant), *Neokodaiana* Yang, *Neosarima* Yang, *Nikomiklukha* Gnezdilov, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Orinda* Kirkaldy, *Oronoqua* Fennah, *Palaeolithium* Gnezdilov, *Palmallorcus* Gnezdilov, *Pamphylium* Gnezdilov et Wilson, *Paralixes* Caldwell, *Paranipeus* Melichar, *Parasarima* Yang, *Pentissus* Dlabola, *Phasmena* Melichar, *Picumna* Stål, *Proteinissus* Fowler (= *Prothona* Caldwell = *Plummerana* Caldwell), *Pseudochoutagus* Che, Zhang et Wang, *Pseudohemisphaerius* Melichar, *Quadriva* Ghauri, *Radha* Melichar, *Redarator* Distant, *Rhissolepus* Emeljanov, *Samantiga* Distant, *Sarima* Melichar, *Sarimodes* Matsumura (= *Paravindilis* Yang), *Sarnus* Stål, *Scorlupaster* Emeljanov, *Scorlupella* Emeljanov, *Semissus* Melichar, *Sfaxia* Bergevin, *Sinesarima* Yang, *Sivaloka* Distant, *Sundorrhinus* Gnezdilov, *Syrgis* Stål, *Tatva* Distant, *Tautoprosopa* Emeljanov, *Tempsa* Stål, *Tetrica* Stål, *Thabenoides* Distant (= *Paratetrica* Distant), *Thabenula* Gnezdilov, Soulier-Perkins et Bougoïn, *Thalassana* Gnezdilov, *Thionia* Stål, *Thioniamorpha* Metcalf, *Thioniella* Metcalf, *Tingissus* Gnezdilov, *Traxanellus* Caldwell, *Traxus* Metcalf, *Tshurtshurnella* Kusnezov, *Tylanira* Ball, *Ulixes* Stål, *Ulixoides* Haupt, *Vindilis* Stål, *Vishnuloka* Distant (= *Ardelia* Melichar), *Webbisanus* Dlabola, *Zopherisca* Emeljanov.

#### Триба Parahiraciini Cheng et Yang

Parahiraciinae Cheng et Yang, 1991 : 338. Типовой род: *Parahiracia* Ouchi, 1940.

Роды: *Bardunia* Stål (= *Prosonoma* Melichar), *Duriopsilla* Fennah, *Flavina* Stål (= *Dolia* Kirkaldy, = *Nilalohita* Distant), *Folifemurum* Che, Zhang et Wang, *Fortunia* Distant (= *Clipeopsilus* Jacobi, = *Parahiracia* Ouchi), *Fusiissus* Zhang et Chen, *Mincopius* Distant, *Narinosus* Gnezdilov et Wilson, *Neodurium* Fennah, *Neotetricodes* Zhang et Chen, *Paratetricodes* Zhang et Chen, *Pinocchias* Gnezdilov et Wilson, *Rhombissus* Gnezdilov et Hayashi, *Scantinius* Stål (= *Dindinga* Distant), *Tetricodes* Fennah, *Thabena* Stål (= *Cibyra* Stål, = *Gelastyra* Kirkaldy, = *Gelastyrella* Yang, = *Borbonissus* Bonfils, Attié et Reynaud).

#### Триба Hemisphaeriini Melichar

Hemisphaeriidae Melichar, 1906: 3. Типовой род: *Hemisphaerius* Schaum, 1850.

Роды: *Bolbosphaerius* Gnezdilov, *Bruneastrum* Gnezdilov, *Choutagus* Zhang, Wang et Che, *Epyhemisphaerius* Chan et Yang, *Euhemisphaerius* Chan et Yang, *Gergithoides* Schumacher (= *Daruma* Matsumura, = *Darumara* Metcalf), *Gergithus* Stål (= *Ishiharanus* Hori), *Hemiphile* Metcalf, *Hemisphaerius* Schaum, *Hemisphaeroides* Melichar, *Hysteropterissus* Melichar, *Hysterosphaerius* Melichar, *Macrodaruma* Fennah, *Mongoliana* Distant, *Neogergithoides* Sun, Meng et Wang, *Rotundiforma* Meng, Wang et Qin.

Род неопределенного систематического положения: *Gilda* Walker.

### 3.2 История изучения фауны семейства Issidae Западной Палеарктики

История изучения фауны Issidae Западной Палеарктики тесно связана с развитием классификации семейства в целом, поскольку, многие роды и собственно семейство Issidae были установлены на материале Средиземноморья. Разработка родовой системы на материале западнопалеарктической фауны обоснована прежде всего работами А.Ф. Емельянова и И. Длаболы, задавшими вектор развития систематики семейства во второй половине XX века. В последние годы эта практика продолжена в моих работах.

Более 50 авторов приложили свои усилия к описанию многообразной фауны иссид региона Западной Палеарктики, при этом 76% описанных видов приходится на долю 11 авторов, однако, как не странно, «отец систематики» К. Линней среди них отсутствует. Сводная таблица с периодизацией и числом описанных видов дана в работе В.М. Гнездилова с соавторами (Gnezdilov et al., 2014a).

Начальный период изучения европейской и соответственно западнопалеарктической фауны приходится на конец XVIII – начало XIX века. Первая работа принадлежит перу Ж.-К. Фабрициуса, описавшего *Cicada coleoptrata* из Германии (Fabricius, 1781) – типовой вид, установленного им же рода *Issus* (Fabricius, 1803). Название рода *Issus* (типового рода семейства Issidae Spinola) происходит от названия древнего турецкого города Иссус, расположенного в 30 км к северу от Искендеруна (Kerzhner, 2006). В некотором смысле это символично, поскольку Турция обладает самой богатой фауной иссид в Западной Палеарктике (Рисунок 2.1). В том же 1781 году Ф.П. фон Шранком был описан из Австрии и

другой широко распространенный в Европе вид этого рода – *I. muscaeformis* (Schrank, 1781). Позже Фабрициусом был описан *Cercopis aptera* (ныне *Falcidius apterus*) из Северной Африки (Берберийского берега в оригинале) (Fabricius, 1794). К этому же периоду относятся работы А.Ф. Фуркруа и Г.А. Оливье, описавших *Cicada dilatata* (ныне *Latissus dilatatus*) (Fourcroy, 1785) и *Fulgora flavescens* (ныне *Agalmatium flavescens*) (Olivier, 1791) из Франции. В этой же работе Оливье описал и *Fulgora cinerea* – ныне этот вид числится в роде *Issus*. И наконец, А. Аренс описал *Issus lauri* из Греции (Ahrens, 1814). В целом, в период с 1781 по 1814 годы было описано 9 видов и установлен один род.

Рассмотрение дальнейшей истории изучения фауны иссид в соответствии с временными отрезками от 40 до 70 лет обусловлено, с одной стороны, вкладом тех или иных энтомологов в ее описание, работавших в одно время и знавших друг друга, а с другой стороны новым подходом к трактовке таксонов или использованием новых методов изучения группы. Таким образом, 200-летний период изучения Issidae Западной Палеарктики может быть разделен на 5 временных отрезков: 1) 1821–1860 – предложен таксон ранга семейства, который определил трактовку Issidae в его современном понимании; 2) 1861–1900 – впервые признаки строения гениталий самцов и самок использованы для идентификации видов и проиллюстрированы; 3) 1901–1947 – публикация первого руководства по мировой фауне, планомерное описание фауны иссид Магриба, первые работы по биологии и анатомии отдельных видов; 4) 1948–2015 – ревизия системы семейства Issidae с пересмотром его объема, описание фаун Средней Азии, Передней Азии и Ирана, публикация определителей по региональным фаунам, первые данные по биоакустике, биомеханике и тонкой структуре сенсорных органов.

В настоящее время мы находимся на пороге нового этапа в изучении группы, который связан с внедрением методов секвенирования ДНК и построения молекулярных и морфологических кладограмм с целью познания филогенетических отношений таксонов в пределах Issidae и выяснения родственных связей семейств высших Fulgoroidea в целом.

## 1821–1860

Г.А. Брюлле (Brullé, 1832) описал один вид *Issus* из Греции (Пелопоннес) – *I. analis*. Вид описан по самке, однако, судя по иллюстрации Брюлле (Pl. 31, fig. 9) этот экземпляр скорее напоминает представителей рода *Zopherisca* Emeljanov по коричневато-бурой окраске и темно-бурым крапинкам, но для окончательного решения этого вопроса необходимо изучение типового экземпляра, местонахождение которого не известно. В этой же работе Г.А. Брюлле, одним из немногих авторов того времени, приводит данные по экологии, описанного им вида, отмечая, что он обитает на деревьях (Brullé, 1832).

М. Спинола (Spinola, 1839) описал *Issus conspircatus* (ныне *Kervillea*), *Issus tendinosus* (ныне *Zopherisca*) и установил род *Mycterodus*. Ключевым моментом работы М. Спинолы является установление таксона надродового уровня – *Issoides*, который в последствие обрел статус семейства *Issidae* в его современном понимании (Metcalf, 1958).

Один из знаковых европейских видов – *Issus reticulatus* (типовой вид рода *Hysteropterum* Amyot et Serville) был описан Г.А.В. Геррих-Шэффером из Австрии (Herrich-Schäffer, 1835). Коллекция Г.А.В. Геррих-Шэффера была утеряна во время Великой Отечественной Войны и для *Hysteropterum reticulatum* был установлен неотип (Holzinger et al., 2003).

К. Амье и Ж. Сервилль (Amyot, Serville, 1843) в своей монографии, посвященной равнокрылым хоботным, кроме всего прочего, установили род *Hysteropterum*, который долгое время считался одним из самых крупных и широко распространенных родов семейства (Metcalf, 1958). Последние исследования, однако, показали его средиземноморский характер ареала в составе не более 6 современных видов (Gnezdilov et al., 2014a).

Ж.П. Рамбур (Rambur, 1840) описал *Palmallorcus punctulatus* (в оригинале *Hysteropterum*) из Андалузии (Испания).

Один из до сих пор нерасшифрованных видов (*Issus algericus*) описан П. Люка (Lucas, 1849a, 1849b) из Алжира. Возможно, он принадлежит к роду *Lindbergatium* Dlabola (Gnezdilov et al., 2014a).

Творческому союзу М.Э. Мюльзана и К. Рэя (Mulsant, Rey, 1855a, 1855b) мы обязаны появлением в печати описаний рода *Conosimus* с типовым видом *Conosimus coelatus* и *Mulsantereum maculifrons* (в оригинальном описании *Hysteropterum*) из

Франции. Сам К. Рэй (Rey, 1891) уже много позже описал еще два вида (*Falcidius chlorizans* и *Hysteropterum subangulare* – оба вида первоначально были описаны в роде *Hysteropterum*). Таксономическое положение последнего вида до сих пор остается неопределенным из-за невозможности изучить типовые материалы (Gnezdilov et al., 2014a).

### 1861–1900

Практически революция была совершена Ф.К. Фибером (Fieber, 1876, 1877), впервые проиллюстрировавшим гениталии самцов и самок некоторых видов. Его описания были переведены с немецкого на французский и опубликованы уже посмертно стараниями Ф. Райбера (F. Rieber) и, к сожалению, без рисунков, которые более ста лет хранились в энтомологической библиотеке музея естественной истории в Париже, поступив туда при посредстве А.Ж.Б. Пютона (A.J.V. Puton) и Л.Э. Бювье (L.E. Bouvier). Рукопись Фибера была передана в библиотеку наследниками М. Нуалье (M. Noualhier) в 1898 г. К счастью 14 замечательных акварелей Ф.К. Фибера, касающиеся иссид, увидели свет (Gnezdilov et al., 2011) (Рисунок 3.5). Это явилось важной историко-энтомологической публикацией, поскольку сопровождалось



Рисунок 3.5 – Рисунок Ф.К. Фибера, *Bubastia obsoleta* (Fieber) (по: Gnezdilov et al., 2011).

переизучением типовых материалов, выделением соответствующих лектотипов для 10 видов, установлением 6 новых комбинаций и 2 синонимов. В этой же работе было показано, что Ф.К. Фибер описал в числе европейских видов двух представителей ориентальной фауны – *Thabena fissala* (Fieber) и *Thabenula sulcata* (Fieber), для одного из которых был установлен новый род *Thabenula* Gnezdilov, Soulier-Perkins et Bourgoin. Публикация всех рисунков Ф.К. Фибера, к сожалению, дело неопределенного будущего. Каждая акварель, представляющая собой иллюстрацию одного вида, выполнена на листе бумаги размером 3.7 на 5.7 см. Отдельные акварельные листы сгруппированы по 10 штук на листы размером 11.5 на 18.5 см (Gnezdilov et al., 2011). Из региона Западной Палеарктики Ф.К. Фибер описал 17 видов (2 названия ушли в синонимы).

Два исключительно своеобразных вида – *Bootheca taurus* и *Alloscelis vittifrons* (в оригинале *Lusanda taurus* и *Hysteropterum vittifrons*) были описаны русскими энтомологами В.Ф. Ошаниным (1870) и П.Б. Ивановым (1885). В этой же работе П.Б. Иванов описал и еще один вид – *Scorlupella pulchella* (в оригинале *Hysteropterum pulchellum*) с Кавказа (Пятигорск).

А. Коста описал *Falcidius limbatus* (в оригинале *Hysteropterum*) с Сицилии (Costa, 1864), который долгое время смешивался с *F. apterus* Stål и только описание структуры гениталий самцов этих видов подтвердило их самостоятельность (Гнездилов, 2003; Gnezdilov, Wilson, 2008).

Благодаря работе А. Беккера (Becker, 1865) из окрестностей Сарепты (ныне в составе Волгограда) были описаны *Rhissolepus ergenense* и *Scorlupella montana* (в оригинале оба вида были описаны в роде *Issus*).

К.Л. Киршбаум (Kirschbaum, 1868) описал четыре вида из Венгрии, с Сицилии и Сардинии – два из этих названий валидны – это *Palaeolithium distinguendum* и *Tshurtshurnella zelleri* (в оригинале оба вида были описаны в роде *Hysteropterum*).

Два вида из Туниса (*Conosimus violantis* и *Falcidius doriae* – в оригинале – *Hysteropterum*) и один вид из Италии (*Mycterodus orthocephalus*) были описаны П.М. Феррари (Ferrari, 1884, 1885).

Известный французский энтомолог А.Ж.Б. Пютон описал 7 видов из родов *Agalmatium*, *Bubastia*, *Pseudohemisphaerius*, *Conosimus*, *Quadriva* и *Mycterodus* в их

современном понимании из Средиземноморья, Средней Азии и с Кавказа (Puton, 1884, 1887, 1890, 1895, 1898). В оригинале соответственно по порядку следования родов: *Hysteropterum piceovenosum*, *H. corniculatum*, *H. piceum*, *Conosimus noualhierii*, *C. ochaninei*, *Issus ovifrons*.

Бельгийский энтомолог Л.Ф. Летьерри описал в 1870-х годах XIX века четыре вида из Северной Африки и один вид из Узбекистана (Lethierry 1874, 1876, 1877, 1878) – все названия до сих пор валидны и распределены между родами *Falciidius*, *Lethierium*, *Scorlupaster*, *Sfaxia* и *Semissus*. В оригинале соответственно по порядку следования родов: *Hysteropterum maroccanum*, *H. reiberi*, *H. asiaticum*, *H. angusticeps*, *Issus acuminatus*.

К. Столь – знаменитый шведский энтомолог, занимавшийся, по большей части, тропической фауной, установил род *Falciidius* (Stål, 1866), описал три вида в роде *Mycterodus* Spinola (Stål, 1861), в частности, один из них – *M. intricatus* является эндемиком Крыма, и один вид в роде *Issus* из Алжира – *I. patruelis*. Его коллекция в прекрасном состоянии, доступна для изучения в Стокгольме (Швеция).

Одной из первых публикаций о румынской фауне является статья А.Л. Монтандона (Montandon, 1900).

### 1901–1947

Первой попыткой ревизии и установления надродовой системы семейства Issidae со времен М. Спинолы явилась монографическая обработка мировой фауны иссид в широком смысле, предпринятая замечательным чешским энтомологом, врачом по образованию, Л. Мелихаром, не потерявшая своего значения и поныне, благодаря большому объему и разнообразию, включенного в нее материала (Melichar, 1906). Значительная часть типовых экземпляров видов, описанных Л. Мелихаром, доступна для изучения в Моравском музее в Брно (Чешская Республика), куда поступила его коллекция после кончины автора. Много усилий к сохранению наследия Мелихара приложил доктор П. Лаутерер (P. Lauterer), проработавший долгие годы в Моравском музее. Мелихаровские типы хранятся также в музеях естественной истории Вены и Будапешта и в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге. В частности, в ЗИН РАН находятся типы двух видов рода *Phasmena* (*Ph. nasuta* и *Ph. telifera*), описанных Мелихаром из Ирана (Melichar, 1902) по сборам известного русского орнитолога Н.А.

Зарудного. Л. Мелихар рассматривал калисцелид и иссид в ранге самостоятельных семейств, а также установил семейство *Hemisphaeriidae* (ныне триба *Hemisphaeriini*). Собственно *Issidae* он подразделил на три подсемейства (*Issinae*, *Hysteropterinae*, *Thioniinae*) на основе степени развития (редукции) задних крыльев. При этом два последних таксона были установлены им впервые. В рамках фауны Западной Палеарктики Л. Мелихар описал три рода (*Phasmena*, *Pseudohemisphaerius*, *Semissus*) и 19 видов (три названия сведены в синонимы) (Melichar, 1902, 1906, 1914).

Э. де Бержевен – французский энтомолог, живший в Алжире и опубликовавший целый ряд статей в период с 1915 по 1925 год с описаниями 21 вида (5 названий сведены в синонимы) и трех родов (*Kervillea*, *Sfaxia*, *Theryana* – младший синоним *Semissus* Melichar) иссид (Bergevin, 1915, 1917a, 1917b, 1917c, 1917d, 1918a, 1918b, 1918c, 1918d, 1919a, 1919b, 1919c, 1920a, 1920b, 1921, 1922, 1923a, 1923b, 1925). Большая часть описанных им видов из Алжира, Туниса и Марокко и лишь один род и один вид (*Kervillea ancyrana*) был им описан из Турции. Работы де Бержевена внесли значительный вклад в познание фауны иссид средиземноморской Северной Африки. Коллекция Э. де Бержевена с типовыми материалами хранится в Париже.

С. Матсумура, много сделавший для изучения фауны цикадовых Японии и Тайваня, опубликовал лишь одну работу по западнопалеарктическим иссидам, которая явилась результатом его поездки по Средиземноморью, в которой он описал 10 видов из Греции, Испании, Алжира, Марокко и Туниса (7 из 10 его названий валидны до сих пор) (Matsumura, 1910). В современной трактовке виды, описанные Матсумурой, принадлежат к родам *Agalmatium*, *Kervillea*, *Latilica*, *Bergevinium*, *Fieberium* и *Tingissus*.

Один из столпов европейской гемиптерологии второй половины XIX – начала XX вв., член Венгерской академии наук, врач по образованию, Г. Хорват описал *Kervillea placophora* и *Libanissum laminatum* (оба вида в оригинальном описании – *Hysteropterum*) (Horváth, 1905), а также сделал ряд фаунистических указаний (Horváth, 1911, 1916, 1918).

Русский энтомолог В.Н. Кузнецов опубликовал в 1920–1930-х годах пять работ, касающихся иссид (Kusnezov, 1926, 1927, 1929, 1930a, 1930b). В частности, им были установлены роды *Alloscelis*, *Brachyprosopa* и *Tshurtshurnella*, причем, последний является одним из самых крупных в современной фауне семейства.

К заслугам другого русского энтомолога довоенного периода Г.А. Сидорского относится описание из Нахичеванской республики *Phasmena nigrodorsalis* (Сидорский, 1938).

Ф.С. Боденгеймер (Bodenheimer, 1937) опубликовал сводку по фауне Палестины, где проанализировал хорологические элементы фауны этого района.

Ценнейшие сведения по биологии *Agalmatium flavescens* (Olivier) и *Issus coleoptratus* (Fabricius) были получены Р. Сачи (Sacchi, 1930), Ф. Сильвестри (Silvestri, 1934) и Г. Мюллером (Müller, 1942).

### 1948–2015

Перу знаменитого финского энтомолога Х. Линдберга принадлежат классические монографии по фаунам цикадовых и клопов Кипра (Lindberg, 1948) и Канарских островов (Lindberg, 1954), а также ряд статей по цикадовым Марокко (1956, 1963, 1964, 1965). Важным вкладом Линдберга является описание марокканских видов рода *Lindbergatium*, установленного позже И. Длаболой (Dlabola, 1984), и описание единственного, известного на сегодняшний день, представителя иссид из Западной Сахары (*L. nigrosuturale aaiunense*) (Lindberg, 1965). Всего им описано 17 видов (3 названия ушли в синонимы).

Бельгийский специалист А. Синав, работая с африканскими фулгороидами, описал род *Kovacsiana* (Synave, 1956), поначалу монотипический, для *Kovacsiana abyssinica* Synave из Эфиопии, однако, недавно этот вид был обнаружен также на острове Родос (Gnezdilov, 2011a). Кроме того А. Синав отметил завоз *Issus coleoptratus* (Fabricius) на остров Святой Елены в Атлантике (Synave, 1976).

Профессор А.Ф. Емельянов первым начал ревизию рода *Hysteropetrum sensu lato* (Емельянов, 1971, 1975), установив 7 новых родов: *Agalmatium*, *Bubastia*, *Celyphoma*, *Latilica*, *Rhissolepus*, *Scorlupaster*, *Scorlupella*. Также им были описаны 11 видов иссид из Средней Азии и Монголии. В 1964 году Емельянов установил новый род *Bootheca* для очень своеобразного причерноморского вида *Lusanda taurus* Oshanin (Емельянов, 1964a), ошибочно сближенного В.Ф. Ошаниным (1870) по признаку роговидной выпуклой метопы с цейлонским видом *Lusanda fissiceps* Stål. Еще три рода (*Anatonga*, *Tautoprosopa* и *Zopherisca*) были установлены позже (Емельянов, 1978; Emeljanov,

2001a, 2001b). Ценные данные по экологии нескольких видов были опубликованы по результатам биокомплексных исследований в Казахстане (Емельянов, 1969).

С именем И. Длаболы (J. Dlabola) – крупного чешского энтомолога связана целая эпоха в описании иссид Западной Палеарктики. Он фактически открыл фауны Issidae Ирана и Передней Азии, а также расшифровал множество средиземноморских видов, описанных старыми авторами. Важным шагом на пути ревизии средиземноморской фауны иссид стала работа Длаболы (Dlabola, 1984) с переописанием и иллюстрацией типовых материалов Киршбаума, Бержевена, Хорвата и Матсумуры. Его публикационная активность охватывает период в 40 лет, с 1957 по 1997 год (Dlabola, 1957, 1958, 1959, 1961, 1964, 1968, 1971a, 1971b, 1974a, 1974b, 1974c, 1975, 1977, 1979a, 1979b, 1979c, 1980a, 1980b, 1981a, 1981b, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986, 1987a, 1987b, 1987c, 1989, 1994, 1997). На долю Длаболы приходится 36% (или 164 вида – из них лишь 9 названий ушли в синонимы) от общего числа описанных видов в фауне Западной Палеарктики! Большая часть таксонов, описанных Длаболой, хранится сейчас в коллекциях естественнонаучных музеев Праги и Парижа. Одной из бесспорных заслуг Длаболы является активная практика ревизии родовой системы семейства. Так, им было установлено 19 родов и подродов (лишь 3 названия ушли в синонимы): *Latissus*, *Latematium*, *Verticisium* (младший синоним *Tautoprosopa* Emeljanov), *Cavatorium*, *Acrestia*, *Fieberium*, *Iranodus*, *Lethierium*, *Libanissum*, *Pentissus*, *Anatolodus*, *Inflatodus*, *Planocostium* (младший синоним *Sfaxia* Bergevin), *Lyrofrontium* (младший синоним *Fieberium*), *Webbisanus*, *Lindbergatium*, *Aconosimus*, *Semirodus*, *Nepalius*. На закате своей карьеры энтомолога-системактика Длабола (Dlabola, 1987a) предложил трибальную систему подсемейства Issinae Spinola в составе двух триб – Issini Spinola и Hysteropterini Melichar. Свою классификацию Длабола основал на признаках внешнего строения имаго, а именно относительной длины и ширины головы с глазами и первого и второго члеников задних лапок и угла соединения метопы и корифы. Кроме того он ввел экологическую характеристику для триб, указав, что Issini связаны преимущественно с деревьями, а Hysteropterini – с травянистой растительностью. В составе Issini он объединял 17 родов, причем, четыре из них в современной трактовке относятся соответственно к семействам Achilidae (*Issidius* Puton) (Puton, 1898), Caliscelidae (*Perissana* Metcalf) (Gnezdilov, Wilson, 2006) и Nogodinidae (*Rileyopsis* Bergevin, *Iranissus* Dlabola) (Gnezdilov, 2007; Mozaffarian,

Wilson, 2011), еще три родовых названия (*Hysterodus*, *Irakopterum*, *Theryana*) были позже сведены в синонимы (Gnezdilov et al., 2004; Gnezdilov, Wilson, 2005a, 2007c). В трибу Hysteropterini попали 32 рода, часть из них (*Megissus*, *Verticisium*, *Quadrastylum*, *Planocostium*, *Lyrofrontium*) в последствие была сведена в синонимы. Несостоятельность классификации Длаболы была доказана тем, что отдельные родовые названия, числившиеся у Длаболы в разных трибах, на самом деле оказались синонимами: *Semissus* Melichar (= *Theryana* Bergevin), *Libanissum* Dlabola (= *Irakopterum* Dlabola).

Классик немецкой цикадистики В. Вагнер описал свой единственный вид иссид (*Apedalmus novaki* – в оригинальном описании *Hysteropterum*) из Хорватии (Novak, Wagner, 1962).

Основным вкладом профессора Р. Ремане в познание фауны иссид Западного Средиземноморья является его монография по Канарским видам рода *Issus* (Remane, 1985), где он описал 11 новых видов и собрал данные по их экологии.

Ученик Р. Ремане – Р. Сергел выпустил в 1986 г. пять статей, касающихся рода *Issus* (Sergel, 1986a, 1986b, 1986c, 1986d, 1986e). В частности, он установил новый подрод, *Archissus* (сведен в синонимы к *Issus*) для канарских видов, описал два новых вида этого рода из Алжира и с Канарских островов и проанализировал степень редукции задних крыльев у островных видов.

Благодаря многочисленным работам В.Н. Логвиненко, опубликованным за 12 лет в период с 1967 по 1978 годы, мы имеем представление о фауне иссид Причерноморья и Кавказа (Логвиненко, 1967, 1968, 1974, 1975a, 1975b, 1976, 1977a, 1977b, 1978). Кроме целого ряда описанных ею новых видов (24 вида – из них лишь два попали в синонимы), В.Н. Логвиненко установила род *Hysterella* (младший синоним *Kervillea* Bergevin) (Логвиненко, 1977a) и осуществила ревизию рода *Myceterodus* Spinola в пределах фауны бывшего СССР (Логвиненко, 1974), где обосновала подрод *Comporodus*, однако, не указала типового вида – в результате, формально автором подрода считается А. Кочак (Косак, 1982), сделавший это название пригодным с точки зрения зоологической номенклатуры. Типовые экземпляры видов, описанных Валентиной Николаевной, распределены между коллекциями института зоологии в Киеве (Украина) и ЗИН РАН (Санкт-Петербург).

Профессор И.Д. Митяев посвятил свою жизнь изучению цикадовых Казахстана. Кроме многочисленных статей (более 100) он опубликовал две монографии с обширным набором данных по биотопической специализации и трофическим связям иссид этого региона (Митяев, 1971, 2002). В целом, им описано 11 западнопалеарктических видов, в частности, из родов *Celyphoma* Emeljanov и *Scorlupaster* Emeljanov (Митяев, 1967, 1995, 2010). Типовой материал Митяева хранится в институте зоологии в Алма-Ате (Казахстан) и в ЗИН РАН (Санкт-Петербург).

Интересные, и во многом новые, данные по экологии *Scorlupella montana* и *Mycerodus ovifrons* в условиях Ботанического сада Алма-Аты получены Д.Б. Каримовой (2009, 2010) в рамках выполнения кандидатской диссертации.

Ж.М. Челпакова (1989, 1994) в ходе подготовки диссертационной работы, посвященной фауне цикадовых Северо-Восточной Киргизии описала три вида из рода *Celyphoma* и обобщила данные по биологии иссид этого региона. Еще два вида из родов *Celyphoma* и *Quadriva* соответственно были описаны О.Н. Лукьяновой (1991, 1992) из Юго-Западной Киргизии и Таджикистана.

Р. Линнавуори – финский специалист, один из патриархов современной гемиптерологии, опубликовал ряд статей с описаниями иссид и данными по их экологии из Средиземноморья (Linnavuori, 1952, 1956, 1957, 1962, 1965, 1971). Ему же принадлежит описание самого крупного вида рода *Tshurtshurnella* Kusnezov, для которого первоначально им был установлен отдельный род *Megissus* (Linnavuori, 1965), сведенный позже в синонимы (Dlabola, 1979a). В целом Линнавуори описал 18 западнопалеарктических видов (4 названия попали в синонимы). Последнее время он много собирал в Иране. Его обширные материалы рассредоточены между коллекциями музеев Нью-Йорка (США) и Кардиффа (Великобритания).

М. Гаури (M. S. K. Ghauri) – британский энтомолог индийского происхождения установил род *Quadriva* для *Quadriva artemisiae* Ghauri, 1965 из Пакистана, описав, таким образом, один из самых «восточных» западно-палеарктических видов. Позже выяснилось, что *Quadriva* оказался старшим синонимом *Hysterodus* Dlabola, богато представленного в Средней Азии (Gnezdilov et al., 2004).

Г.К. Дубовский (1966) в своей монографии по цикадовым Ферганской долины описал *Scorlupaster ferganense* из Киргизии и установил два новых синонима в родах *Scorlupaster* и *Brachyprosopa*.

Фауна Турции изучалась В. Карталом в период с 1983 по 1985 год (Kartal, 1983, 1985a, 1985b, 1985c) и его учениками А. Дурсуном, М. Каравином и А. Мироглу (Kartal, Dursun, 2009; Kartal, Karavin, 2010; Kartal, Miroğlu, 2011). В ходе этой работы были описаны новые виды из родов *Bubastia* Emeljanov, *Mycterodus* Spinola и *Tshurtshurnella* Kusnezov, а также сделаны новые фаунистические указания.

Известный венгерский энтомолог А. Шош описал *Conosimus horvathi* из Испании, первоначально установив для этого вида отдельный род *Sphenidius* (Soós, 1976), позже сведенный в синонимы к *Conosimus* (Dlabola, 1987b).

Своеобразная интервенция в западнопалеарктическую фауну была сделана Ч.-Т. Яном и Т.-И. Чан (Yang, Chang, 2000) в рамках крупной работы по морфологии гениталий самцов полужесткокрылых насекомых. Эти авторы проиллюстрировали генитальные структуры ряда западнопалеарктических видов, однако, часто эти виды были идентифицированы лишь до рода. При огромном количестве неточностей и ошибок в определении, допущенных в этой работе, следует подчеркнуть, что здесь, впервые был изображен эдеагус без фаллобазы для многих таксонов, что позволило в дальнейшем использовать для таксономических целей признаки эдеагуса, не заметные снаружи, и, соответственно не учитывавшиеся другими авторами.

Вклад в изучение биологии *Agalmatium bilobum* внесли американские специалисты Э. Шлингер (Schlinger, 1958) и К. Деринг (Doering, 1958), описавшие развитие этого вида на виноградной лозе в США и наносимый им ущерб, а собственно синонимия американских названий (*Hysteropterum biameri* и *H. severini*) и *A. bilobum* была установлена благодаря моему сотрудничеству с д-ром Л. О'Брайен (США) (Gnezdilov, O'Brien, 2006). Последняя работа заслуживает особого внимания, поскольку, тем самым был доказан первый случай ненамеренной интродукции и акклиматизации средиземноморского вида иссид в Новом Свете в послевоенное время. Недавно мной в соавторстве с Ф. Поджи (Италия) был доказан обратный случай – завоз в Европу американского вида *Thionia simplex* (Germar) (Gnezdilov, Poggi, 2014). Случай завоза кавказского эндемика *Mycterodus ovifrons* на юго-восток Казахстана описан Д.Б. Каримовой (2009) с моим уточнением (Gnezdilov, 2015d).

Г.А. Ануфриев – крупный российский фаунист и систематик цикадовых (Емельянов, Гнездилов, 2013), в основном специализирующийся на цикаделлидах (Cicadellidae) и дельфацидах (Delphacidae), выполнил первую ревизию одного из крупнейших родов – *Celyphoma* Emeljanov (Ануфриев, 2004). Здесь он впервые выделил группы видов по признакам строения гениталий самцов и описал пять новых видов из Киргизии и Узбекистана.

Важным этапом в познании Европейской фауны семейства стала коллективная монография В. Гольцингера, И. Каммерландер и Г. Никеля по цикадовым Центральной Европы (Holzinger et al., 2003), где были даны родовые и видовые определительные таблицы и собраны данные по биологии отдельных видов.

Моими первыми работами по семейству Issidae были заметка с иллюстрациями структуры гениталий самца *Scorlupella montana* (Becker) – вида, имеющего двуполые и партеногенетические популяции (Gnezdilov, 2001a), и описание обитателя субальпийских лугов Северо-Западного Кавказа *Mycterodus aspernatus* Gnezdilov (Gnezdilov, 2001b). В 2002 году на основе терминологии, разработанной профессором Т. Бургуэном (Bourgoin, 1993), я описал строение яйцеклада у представителей 20 родов трибы Issini Западной Палеарктики, с подразделением трибы на три подтрибы: Issina, Hysteroptera и Agalmatiina (Гнездилов, 2002). В этой же работе был установлен род *Mulsantereum*. Подтриба Agalmatiina Gnezdilov первоначально была установлена лишь для рода *Agalmatium*. Позже объем Agalmatiina был расширен до пяти родов (Гнездилов, 2003; Gnezdilov et al., 2014a). Годом позже мной была предложена система всего семейства в составе номинативного подсемейства с пятью трибами (Gnezdilov, 2003), которая, однако, окончательно установилась лишь недавно, после переноса Colpopterini Gnezdilov, 2003 в состав семейства Nogodinidae (Гнездилов, 2012a). В результате на данный момент в семействе Issidae числится только три трибы: Issini Spinola, Hemisphaeriini Melichar, Parahiraciini Cheng et Yang (Гнездилов, 2013a).

В том же 2002 году, ревизуя род *Kervillea*, я установил два родовых синонима (*Hysterella* и *Quadrastylum*) и описал новый подрод *Corymbius* (Gnezdilov, 2002b), впоследствии повышенный в ранге до рода (Гнездилов, 2010). Также мной были описаны новые виды рода *Tshurtshurnella* Kusnezov из Турции и Ливана (Gnezdilov, 2002c).

Одной из важных моих работ начала 2000-х явилась монографическая сводка по фауне иссид Европы, в которой я установил 7 новых родов (*Clybeccus*, *Granum*, *Iberanum*, *Tingissus*, *Bergevinium*, *Palaeolithium*, *Palmallorcus*) и три новых подрода в родах *Mycterodus* Spinola и *Latematium* Dlabola (*Atticus*, *Montissus*, *Aegaeum*) (Гнездилов, 2003). Здесь же были описаны четыре новых вида из родов *Mycterodus* Spinola, *Hysteropterum* Amyot et Serville и *Iberanum* Gnezdilov.

В период с 2004 по 2008 год мной была осуществлена ревизия рода *Palmallorcus* Gnezdilov с описанием нового вида из Испании (Gnezdilov, 2005) и описаны новые виды родов *Latilica* Emeljanov и *Mycterodus* Spinola из Ливана и Турции (Гнездилов, 2004, 2008). Немаловажное значение имела также статья по синонимии целого ряда таксонов родового и видового уровня фауны Западной Палеарктики (Гнездилов, 2010).

Ряд новых таксонов видового и родового (подродового) рангов (*Numidius*, *Caerovultus*, *Pamphylium*, *Capititudes*), включая ревизии родов *Falcidius* Stål и *Semissus* Melichar и подрода *Semirodus* Dlabola рода *Mycterodus* Spinola, был описан мной из Средиземноморья и с Аравийского полуострова вместе с новыми фунистическими находками и установлением новых синонимов, благодаря сотрудничеству с моими коллегами – профессорами Г. Гульелмино (Италия), В. Д'Урсо (Италия), А.С. Дрозопулосом (Греция) и докторами М.Р. Уилсоном (Великобритания), В. Маццони (Италия), Д. Агуин-Помбо (Португалия), И. Маленовским (Чехия) и И. Гъеновым (Болгария) (Gnezdilov, Guglielmino, D'Urso, 2003; Gnezdilov et al., 2004; Gnezdilov, Drosopoulos, 2005; Гнездилов, Дрозопулос, 2006; Gnezdilov, Mazzoni, 2004a, 2004b, 2004c; Gnezdilov, Wilson, 2005a, 2005b, 2007c, 2007d, 2008, 2011; Gnezdilov, Malenovský, 2008; Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014; Gnezdilov, Gjonov, 2015).

Многие виды из Греции были описаны благодаря полевой активности покойного профессора А.С. Дрозопулоса, который не только сам был прекрасным сборщиком, но и принимал у себя многих специалистов, обеспечивая им условия для работы. Им же была опубликована первая обобщающая заметка по иссидам Греции со списком из 51 вида (Drosopoulos, 1990). Коллекция Сакиса Дрозопулоса хранится в Аграрном университете Афин.

В результате моего сотрудничества с доктором Ф. Мозаффариан (Иран) впервые для Западной Палеарктики был указан род *Eusarima* Yang с описанием нового вида из Тегерана (Gnezdilov, Mozaffarian, 2011). В недавнее время мной был описан еще один

вид этого рода из палеарктического Пакистана (Гнездилов, 2016a) и начата работа по описанию афротропической фауны семейства (Гнездилов, 2016b).

Инвентаризация фауны иссид Словении была осуществлена Г. Селяком и В. Гольцингером (Seljak, Holzinger, 2001; Seljak, 2004).

Фауна Болгарии не изучалась планомерно, но сведения о распространении отдельных видов имеются в работах Б. Груева (Gruev, 1970, 1973), В. Байрямовой (1976, 1978, 1984), В.М. Гнездилова (2003) и В.М. Гнездилова и И.В. Гъенова (Gnezdilov, Gjonov, 2015).

Иллюстрированный каталог иссид Западной Палеарктики (Gnezdilov et al., 2014a) подытожил мои исследования последних лет, касающиеся родовой системы иссид этого региона и распространения, как отдельных видов и так и родов в целом. В рамках этой монографии впервые был составлен аннотированный список цикадовых семейства Issidae фауны Западной Палеарктики с определительными таблицами родов и подродов. Были учтены все синонимы после выхода каталога З. Меткафа (Metcalf, 1958), даны ссылки на публикации, которые могут использоваться для определения видов. В разделе распространения видов приведены только достоверные литературные сведения или данные, подтвержденные изученным материалом. Список снабжен фотографиями 95 видов, иллюстрирующими каждый род и подрод, что позволяет даже неспециалисту сделать предварительные определения.

Кроме авторов таксономических описаний и фаунистических сводок, необходимо упомянуть сборщиков, благодаря которым материалы по цикадовым стали доступны для описания. Так, значительные материалы по фауне иссид Средиземноморья были собраны докторами Х. Дуффелсом (J. Duffels) и К. ден Биemanом (K. den Bieman) из Голландии. Типы, описанных по их сборам, видов хранятся в Лейдене, Санкт-Петербурге, Париже и Афинах. Сведения по фауне иссид Ливана были получены благодаря сборам покойного доктора Х. Абдул-Нура (H. Abdul-Nour). Типы, описанных по его сборам, видов хранятся в коллекциях Санкт-Петербурга и Парижа. Материал по семейству Issidae с территории бывшего СССР, сосредоточенный в ЗИН РАН, является самым значительным среди мировых коллекций по числу представленных видов и длине видовых серий. Большая заслуга в создании этой коллекции принадлежит профессорам А.Ф. Емельянову и И.М. Кержнеру, а также многим другим сотрудникам ЗИН РАН и, в первую очередь,

членам лаборатории систематики насекомых, передавших свои сборы в отделение полужесткокрылых. Из-за пределов бывшего СССР ряд западнопалеарктических видов иссид поступил в коллекцию, благодаря полевой активности А.Ф. Емельянова в Эфиопии и профессора Е.С. Сугоняева в Афганистане. В последние 15 лет значительные европейские и особенно средиземноморские материалы поступили в нашу коллекцию, благодаря сборам А.Ф. Емельянова и моим собственным сборам в Болгарии, Словении, Франции, Греции и Италии.

Важные сведения по биологии *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov и *Issus coleoptratus* (Fabricius) были получены В.Г. Каплиным (1985, 1986), Д. Бадмином (Badmin, 2010) и М. Гиммельсбах с соавторами (Himmelsbach et al., 2016). М. Булар (Boulard, 1987) изучил половую систему *Agalmatium bilobum* (Fieber). Тонкая морфология личиночных сенсорных ямок и механика прыжка *I. coleoptratus* были блестяще изучены и описаны П. Браунигом с соавторами (Bräunig et al., 2012) и М. Барроузом с соавторами (Burrows, 2010; Burrows, Bräunig, 2010; Burrows, Sutton, 2013). Наконец, пионерные биоакустические данные по семейству Issidae были получены и проанализированы Д.Ю. Тишечкиным (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2003, 2006, 2008).

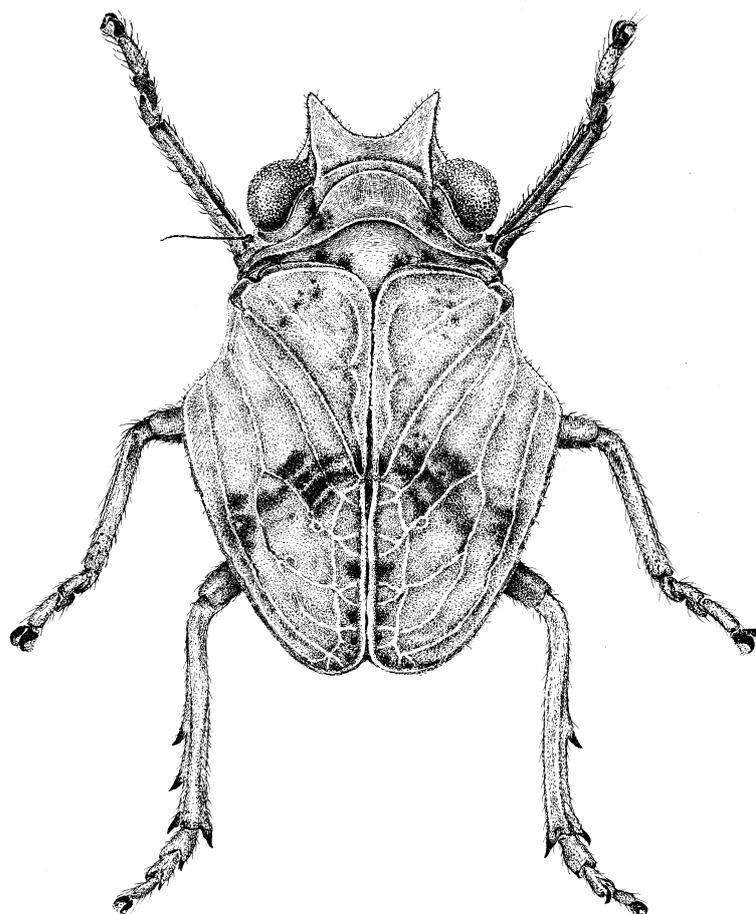
Все приведенные выше сведения вполне дают представление о разностороннем изучении семейства, выполненном к настоящему моменту.

## ГЛАВА 4 МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE

### 4.1 Общий план строения

Цикадовые небольших размеров, с длиной тела от 1.9 до 12.5 мм. Вторичный половой диморфизм выражается в больших размерах самок по сравнению с самцами. Масса тела была оценена М. Барроузом (Burrows, 2009) для *Issus coleoptratus* (Fabricius) с выявлением заметной разницы между самцами и самками. Так, самки при длине тела 8.1+(-)0.14 мм весили 32.2+(-)2.01 мг, в то время как самцы при длине тела 6.7+(-)0.07 мм весили – 21.5+(-)0.56 мг. В свою очередь В.Г. Каплин (1986а) приводит данные для *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov, оценив эти параметры, как для личинок, так и для имаго. Длина тела личинок меняется от 1-го к 5-му возрасту в пределах от 1.4 до 3.61 мм (даны средние показатели). Для взрослых особей длина – от 4.64 мм у самцов до 4.99 мм у самок; живой вес при этом изменяется у личинок от 0.25 до 2.38 мг и у имаго от 5.73 до 6.44 мг для самцов и самок соответственно (Каплин, 1986а).

Тело (в данном случае это голова с передними крыльями) коробчатое, слегка уплощенное с боков (триба Issini) (Рисунок 4.1), более или менее дорсо-вентрально уплощенное (триба Parahiraciini) или полусферическое (триба Hemisphaeriini). Метопы (лицо), как правило, широкая, или удлиненная, часто расширена над клипеусом, часто с медиальным и сублатеральными киями, при этом медиальный киль продолжается на постклипеус или отсутствует на постклипеусе. Корифы (темя) часто короткая и широкая (поперечная) или продолговато вытянутая. На висках у некоторых видов имеются глазки, среди западнопалеарктических иссид – это виды рода *Eusarima* Yang. Скапус короткий, цилиндрический. Педицелл сферический или слегка удлинен (Issini, Parahiraciini), либо приблизительно Г-образный, когда его апикальная часть разрастается в сторону, как это происходит в роде *Hemisphaerius* Schaum (Hemisphaeriini). Метопоклипеальный шов выгнут в сторону метопы или почти прямой. Постклипеус вздут, без латеральных килей. Хоботок состоит из трех члеников, при этом первый членник в 1.5 раза короче второго и третьего, которые примерно одинаковы по длине; от первого членника отходит аподема. Первый членник



Dr. Gröning 9.20.1977

Рисунок 4.1 – *Bubastia sakisi* Dlabola (© E. Gröning, по: Gnezdilov et al., 2014a).

склеротизован слабее по сравнению со вторым и третьим. У большинства видов хоботок достигает задних кокс либо выдается за них на длину апикального членика (*Pentissus bamicus* Dlabola), его апикальный членик цилиндрический (Hemisphaeriini) или конусовидно сужен к вершине (Issini, Parahiraciini); длина апикального членика составляет от  $1/2$  (*Granum pooti* Dlabola) до  $3/4$  длины второго членика (субапикального) (Рисунок 4.2). Переднеспинка с широкой срединной частью и узкими (за глазами) латеральными полями; паранотальные лопасти широкие, без килей. Переднеспинка может нести медиальный киль. У *Tshurtshurnella eugeniae* Kusnezov на переднеспинке у имаго сохраняются личиночные сенсорные ямки – это единственный описанный для иссид случай. Среднеспинка длиннее переднеспинки, с обособленной вершиной – щитком; несет латеральные и медиальный кили, которые могут быть в той или иной степени сглажены. Форма и длина передних крыльев изменчива – от удлинненно овальных до заметно расширяющихся к

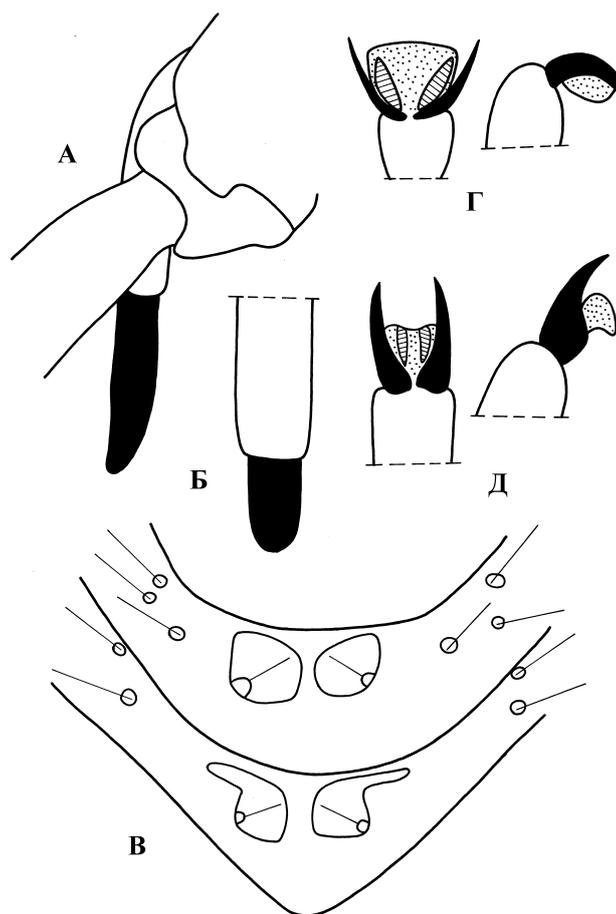


Рисунок 4.2 – Внешнее строение. Хоботок (А – *Pentissus bamicus* Dlabola, Б – *Granum pooti* (Dlabola)); В – брюшные стерниты имаго *Iranodus repandus* Dlabola; претарзус (Г – *Issus canariensis* Melichar, Д – *Inflatodus viridans* (Dlabola)).

каудальному краю и приблизительно круглых. Имеются полнокрылые и субмакроптерные-суббрахиптерные виды. Задние крылья от хорошо развитых 3-лопастных до рудиментарных (в виде овальных чешуек, лишенных жилкования). Многие виды обладают развитой в той или иной мере гипокостальной лопастью – пластинчатым расширением костального края крыла, лежащим перпендикулярно к крыловой пластинке (Емельянов, 1971). Передние ноги такой же длины как средние или несколько длиннее (Parahiraciini). Ось тазо-вертлужного сустава задних ног, как правило, более или менее горизонтальная (Ануфриев, Емельянов, 1988). Задние голени, как правило, с латеральными зубцами, но могут быть и лишены их, как в роде *Sfaxia* Bergevin. Первый членик задних лапок с рядом апикальных цокольных щетинок (или зубцов) на вентральной поверхности – два крупных боковых или латеро-апикальных зубца и один (*Tshurtshurnella*) или несколько интермедиальных

зубцов между ними в виде разорванного (3 + 1 или 4 + 1) (*Mycterodus*) или сплошного ряда (до 8 зубцов). Второй членик задних лапок несет только пару латеро-апикальных зубцов.

У некоторых видов (роды *Lethierium* Dlabola и *Iranodus* Dlabola) имеются сенсорные ямки на IV–VI брюшных стернитах у имаго (Рисунок 4.2 В).

#### 4.2 Окраска

От светло-желтого и зеленого до бурого, красного и черного. У многих видов имеет место полиморфизм в окраске, выражающийся в наличие светлых и пятнистых форм, как, например, у *Thalassana ephialtes* (Linnavuori) (Gnezdilov et al., 2014a, plate 22, figs a-e), *Hysteropterum albaceticum* Dlabola, *Kovacsiana abyssinica* Synave, *Latilica maculipes* (Melichar) (Gnezdilov et al., 2014a, plate 33, figs a-d). У *Phasmena cardinalis* Emeljanov есть как формы буро-желтые, пятнистые, так и формы с однотонными красными передними крыльями (Gnezdilov et al., 2014a, plate 44, figs d, e), за что этот вид и получил свое название. У *Issus lauri* Ahrens отмечены меланистические формы (Gnezdilov et al., 2014a, plate 12, fig. d). Цветовой полиморфизм канарских видов рода *Issus* был описан Р. Ремане (Remane, 1985). *Pseudohemisphaerius piceus* (Puton) целиком темно-бурый до черного, включая голову и передние крылья.

При сравнительно темной общей окраске светлыми, как правило, бывают кили метопы и передне- и среднеспинки (если развиты), также более светлыми могут оставаться продольные жилки передних крыльев, как, например, у *Mycterodus cuniceps* Melichar (Gnezdilov et al., 2014a, plate 4). Однако, имеет место и противоположные паттерн, когда у темно окрашенных видов, например, рода *Zopherisca* Emeljanov, продольные жилки передних крыльев черные, а метопа имеет густую пунктировку из желтых пятнышек. С другой стороны, светло окрашенные виды, например, *Iberanum dlabolai* Gnezdilov, имеют черные продольные жилки (Gnezdilov et al., 2014a, plate 15, figs e, f). Следы личиночных сенсорных ямок на метопе часто темные до черного. Часто остается более светлым костальный край передних крыльев, например, у *Mulsantereum maculifrons* (Mulsant et Rey), *Tshurtshurnella acuta* (Linnavuori) и *Agalmatium bilobum* (Fieber), и, наоборот, у зеленовато-желтой по общей окраске *Tshurtshurnella peloponica* Dlabola продольные жилки передних крыльев обрамлены темно-бурыми полосами (Gnezdilov et al.,

2014a, plate 51, figs d, f). Постклипеус часто с поперечными бурыми плосами. Вершины зубцов на ногах черные.

Весьма характерны для некоторых видов темно-бурые или черные пятна на передних крыльях. Так, *Issus coleoptratus* (Fabricius) отличается присутствием крупного овального пятна в дистальной части каждого крыла (Gnezdilov et al., 2014a, plate 12, figs a-c), а *Numidius litus* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso имеет на каждом крыле три мелких точковидных пятна, наличие которых служит хорошим диагностическим признаком этого вида. Похожий паттерн отмечен у *Latilica maculipes* (Melichar).

*Alloscelis vittifrons* (Ivanoff) отличается наличием характерных широких вертикальных черных полос, проходящих по средней линии метопы и постклипеуса и по паранотальным лопастям (Gnezdilov et al., 2014a, plate 17, fig. d). Характерные черные широкие поперечные полосы имеются у *Bootheca taurus* (Oshanin) на боковых частях головы (висках). Крупные черные пятна на метопе у *Falcidius duffelsicus* Dlabola и *Semissus acuminatus* (Lethierry) (Gnezdilov et al., 2014a, plate 27, fig. d, plate 49, fig. c). Для многих видов рода *Mycterodus* Spinola характерно наличие в средней части метопы широкого "V"-образного светлого пятна. У *Pamphylium cingulatum* (Dlabola) темно-бурая метопа рассечена широкой поперечной светлой перевязью.

В роде *Bubastia* Emeljanov у светло окрашенных (светло-желтых) видов *Acrestia (Capititudes) jatagana* (Dlabola) и *Acrestia (Acrestia) suturalis* (Fieber) клавиус передних крыльев бурый (Gnezdilov et al., 2014a, plate 21, figs e, i). У *Tshurtshurnella triasciata* (Linnavuori) темно-бурые передние несут три широкие поперечные светлые перевязи (Gnezdilov et al., 2014a, plate 51, fig. g).

На брюшных стернитах основания длинных щетинок (следы сенсорных ямок) темно-бурые или черные.

### 4.3 Внешнее строение имаго

#### 4.3.1 Голова

Метопа от широкой до узкой и от слабо выпуклой до почти полусферически выпуклой (заметной сверху). На метопе могут быть развиты медиальный и сублатеральные кили, которые иногда подвергаются в той или иной степени

редукции (сглаживанию), при этом остается различимым только медиальный киль или только сублатеральные кили (Рисунок 4.3). Степень развития этих килей также

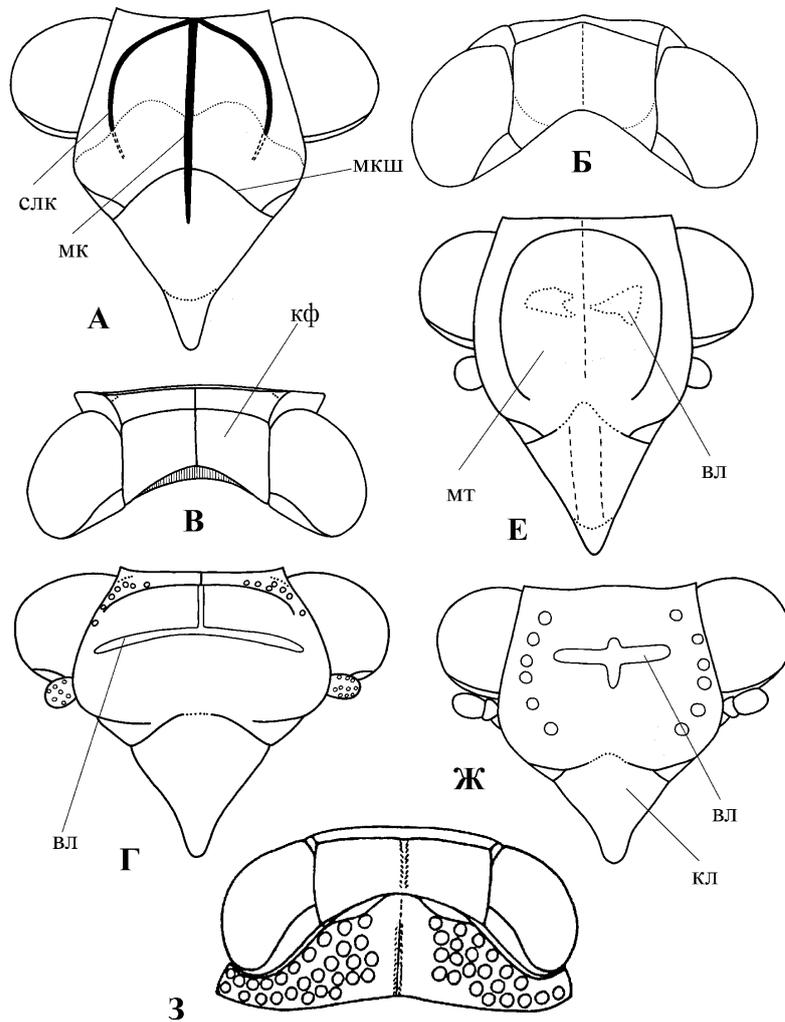


Рисунок 4.3 – Голова. А – *Eusarima albifrons* Gnezdilov, фронтальный вид, Б – то же, вид сверху (по: Гнездилов, 2016b), В – *Neokodaiana yayeyamana* Gnezdilov et Hayashi, вид сверху (по: Gnezdilov, Hayashi, 2015), Г – то же, фронтальный вид, Е – *Kovacsiana abyssinica* Synave, фронтальный вид, Ж – *Chimetopon camerunensis* Schmidt, фронтальный вид, З – *Tshurtshurnella eugeniae* Kusnezov, вид сверху (по: Gnezdilov, 2002b). Обозначения: мкш – метопоклипеальный шов, мк – медиальный киль, слк – сублатеральный киль, вл – валик, мт – метопа, кл – клипеус, кф – корифа.

неодинакова у разных представителей. Так, медиальный киль может достигать лишь середины метопы (от ее верхнего, то есть базального, края) или сублатеральные кили при неполном развитии могут напоминать подкову. Медиальный и сублатеральные кили соединяются у верхнего края метопы или заметно отступя от него книзу. У некоторых тропических видов (*Chlamydopterix mammoides* Gnezdilov et Fletcher,

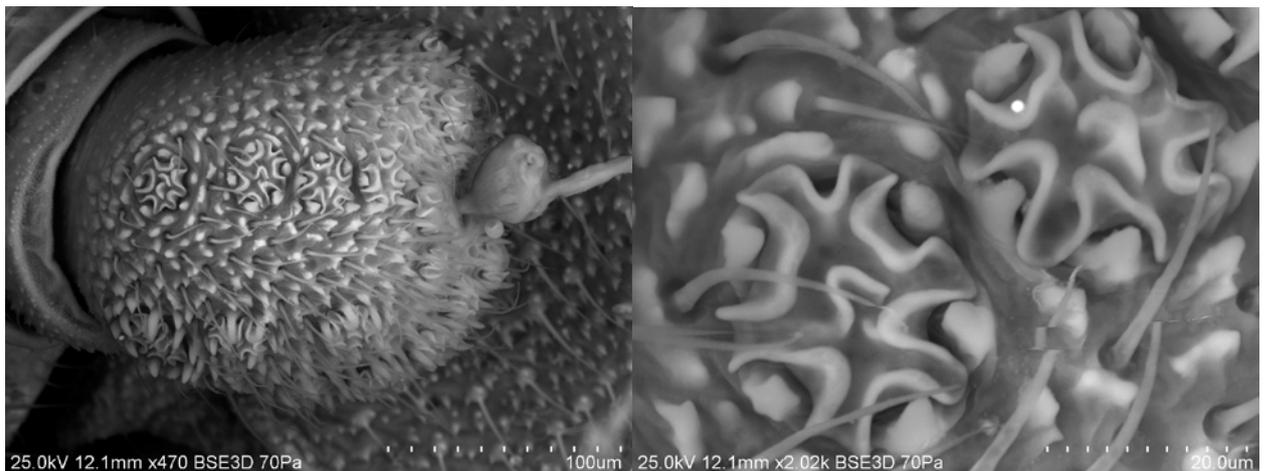
*Redarator bimaculatus* Distant, *Thabena frontocolorata* Gnezdilov) в промежутках между этими киями могут присутствовать блестящие мозоли, по всей вероятности, имитирующие глаза, что делает эти виды похожими на пауков из семейства Salticidae (Gnezdilov, Fletcher, 2010; Gnezdilov, 2015b).

Одной из характерных черт трибы Parahiraciini является выпячивание нижней части метопы и верхней части клипеуса в виде хобота.

У западно-палеарктического монотипического рода *Bootheca* Emeljanov метопа с двумя роговидными выростами.

Корифа от поперечной, с полого выгнутым или почти прямым передним краем, до продолговато вытянутой (характерно для представителей *Mycterodus* s. str.).

Усики иссид, как и всех фулгороидных цикадовых, состоят из четырех отделов: первый (базальный) низко цилиндрический членик – скапус, второй, близкий по форме к сферическому, членик – педицелл и, третий членик – луковицеобразный, вздутый и, наконец, длинный полимеризованный бич, начинающийся с 4-го членика (Silvestri, 1934; Marshall, Lewis, 1971; Емельянов, 1987; Bourgoïn, Deiss, 1994). Педицелл несет хорошо заметные сенсорные органы или плаки, как предполагается, имеющие обонятельную функцию (Marshall, Lewis, 1971) (Рисунок 4.4). Каждая плака представляет собой кутикулярную скульптурированную округлую площадку 20-25  $\mu\text{m}$  в диаметре, окруженную кольцом зубцов. Общее число плак на педицелле 12 и более (Marshall, Lewis, 1971). Кроме плак на педицелле имеются также трихонидные сенсиллы, для которых установлена хеморецептивная функция



А

Б

Рисунок 4.4 – Усик (фотографии электронно-сканирующего микроскопа) *Hysteropterum vasconicum* Gnezdilov. А – общий вид, Б – плаки педицелла.

(Aljunid, Anderson, 1983). Луковицеобразный третий членик усиков несет на вершине Бургуэнов орган, состоящий из двух отдельных камер со щетинками и, вероятно, участвующий в термо- и гидрорецепции, а также, возможно, в обонянии и детекции концентрации углекислого газа (Bourgoin 1985; Romani et al., 2009; Stroiński et al., 2011). Бич обладает проприоцептивной функцией (улавливает воздушные колебания, включая звуковые) (Romani et al., 2009).

В ходе недавно проведенных исследований строения антенны *Kallitaxila granulata* (Stål) из семейства Tropiciduchidae с помощью электронного сканирующего микроскопа были выявлены три типа трихоидных сенсилл, базиконические сенсиллы и три типа кампанулиформных сенсилл, причем, последние имеются как на педицелле, так и на скапусе (Wang et al., 2012). Весьма вероятно, что сходный набор сенсилл может быть в дальнейшем обнаружен и у иссид.

Плаки педицелла иссид относятся к так называемым «складчатым, или клеверолистным» (folded or clover-leaf like) (Риунок 4.4 Б), отмеченным также у Flatidae, Nogodinidae, Lophopidae, Tropiciduchidae и Caliscelidae (Marshall, Lewis, 1971; Stroiński et al., 2011; Гнездилов, О'Брайен, 2014).

Мной в сотрудничестве с д-ром А. Строинским (Польша, Варшава) было изучено строение антенн и, в частности, плак педицелла у представителей 23 видов из 21 рода из 3 триб Issidae с помощью электронного сканирующего микроскопа: *Bergevinium* sp., *Falcidius limbatus* (Costa), *Hysteropterum vasconicum* Gnezdilov (Риунок 4.4), *Iberanum dlabolai* Gnezdilov, *Kervillea* sp., *Latematium latifrons* (Fieber), *Latilica antalyica* (Dlabola), *L. maculipes* (Melichar), *Latissus dilatatus* (Fourcroy), *Libanissum talhouki* (Dlabola), *Mulsantereum maculifrons* (Mulsant et Rey), *Palmallorcus nevadensis* (Linnavuori), *Pamphylium cingulatum* (Dlabola), *Rhissolepus insulanus* (Dlabola), *Tingissus* sp., *Tshurtshurnella trifasciata* (Linnavuori), *Webbisanus ochreicolor* Dlabola, *Zopherisca skaloula* Gnezdilov et Drosopoulos, *Z. penelopeae* (Dlabola), *Narayana* sp., *Chlamydopteryx redicularis* (Kirkaldy), *Scantinius bruchoides* (Walker), *Hemisphaerius* sp. В результате анализа полученных фотографий было установлено, что Issini и Hemisphaeriini характеризуются 4-7 лучевыми звездчатыми (чаще 5 или 6 лучевыми) плаками с коническими зубцами между лучей, при этом, *Hemisphaerius* sp. отличается особенно мелкими плаками по сравнению с родами Issini. Напротив,

представитель трибы Parahiraciini (*Scantinius bruchoides*) отличается заметно более крупными, многогучевыми (до 10 лучей) плаками, каждая из которых обрамлена циклическим рядом из тесно сближенных уплощенных зубцов.

#### **4.3.2 Крыло**

Сравнительно-морфологическая характеристика переднего и заднего крыла всех групп цикадовых с целью диагностики их семейств была проведена Д.Е. Щербаковым (1981, 1982). Попытка унифицировать номенклатуру жилок переднего крыла и обосновать их гомологии у фулгуроидных цикадовых была недавно предпринята Т. Бургуэном с соавторами (Bourgoin et al., 2014).

По Д.Е. Щербакову (1981) в переднем и заднем крыле, как правило, нормально развиты все продольные жилки, кроме субкосты, которая на большом протяжении или полностью входит в состав радиального ствола, остатки основания субкосты малозаметны. Если костальная жилка отстоит от переднего края крыла, то поле между ней и краем называется прекостальным. Обычно развита клавальная складка.

По Б.Б. Родендорфу (1943) признаком примитивности в строении крыла насекомых является равномерное распределение жилок, которые одинаково многочисленны как в передней, так и в задней половине крыла, то есть в своем жилковании передняя часть крыла почти симметрична задней. Эта симметрия свидетельствует об одинаковом давлении, которое испытывает крыло в полете. Такого рода полет является планирующим. Увеличение скорости полета требовало укрепления его переднего края, что достигалось сдвигом жилок вперед, их утолщением, изменением формы переднего края, его выпрямлением и, наконец, изменением жилкования центральной и вершинной его частей. Механическое совершенство крыла достигается приобретением резко асимметричного строения, вследствие крайнего укрепления костального края и ослабления заднего – костализация, таковы крылья различных жуков.

У многих парахирациин (Parahiraciini) заднее крыло становится почти симметрично двулопастным с сетчатым жилкованием. Вероятно, это связано с изменением (упрощением) характера полета.

##### **4.3.2.1 Переднее крыло**

Переднее крыло от пролговато-овального (большинство родов) до почти круглого (*Pentissus bamicus* Dlabola), что связано с их укорочением, и от сферически выпуклого (*Hemisphaeriini*) до плоского (*Issini*: *Eupilis* Walker, *Oronoqua* Fennah).

Костальный край полого выгнут (*Alloscelis vittifrons* (Ivanoff)), заметно тупоугольно выпуклый (*Iranodus amygdalinus* Dlabola) или вогнут (самка *Issus coleopratus* (Fabricius)).

подавляющее большинство Ориентальных родов характеризуется ветвящимся (раздвоенным) передним кубитусом (CuA 2). Западнопалеарктические роды, наоборот, отличаются преобладанием родов с не ветвящимся передним кубитусом (CuA 1) (Таблица В.1 Приложения В). У западнопалеарктических иссид часто есть гипокостальная лопасть – разрастание костального края крыла в плоскости перпендикулярной плоскости самого крыла.

Многие *Hemisphaeriini* отличаются сильным сглаживанием жилок передних крыльев, что затрудняет идентификацию этих жилок. Одной из аутопоморфий *Hemisphaeriini* является редуцированный задний кубитус (CuP) передних крыльев. Конвергентно этот признак развит также у *Pseudohemisphaerius piceus* (Puton).

Клавус открыт (Pcu + A<sub>1</sub> впадает в A<sub>2</sub> на вершине клавуса) или закрыт (Pcu + A<sub>1</sub> впадает в A<sub>2</sub> перед вершиной клавуса).

Каудо-дорсальный угол крыла, как правило, тупой, что зависит от степени редукции крыла, но у *Rotundiforma nigrimaculata* Meng, Wang et Qin (*Hemisphaeriini*) он острый. Каудо-дорсальный угол клавуса может быть обособлен в виде треугольной лопасти, что характерно для представителей трибы *Parahiraciini* (Gnezdilov, 2015b) (Рисунок 4.5 А, Б).

Радиус от многоветвистого (например, *Darwallia barbata* Gnezdilov et Bourgoin) до двуветвистого (большинство видов) (Рисунок 4.6). Дополнительные ветви переднего радиуса имеются у ряда западнопалеарктических и афротропических родов: *Falciidius* Stål, *Semissus* Melichar, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Kovacsiana* Synave, *Chimetopon* Schmidt, *Hemisobium* Schmidt, *Latilica* Emeljanov, *Ikonza* Hesse, *Palaeolithium* Gnezdilov и *Pseudohemisphaerius* Melichar. Радиус ветвится базально, рядом с базальной ячейкой – это состояние отмечено у миоценового *Thionia douglundbergi* Stroiński et Szwedo (Stroiński, Szwedo, 2008) или на заметном расстоянии от нее (большинство западнопалеарктических родов).

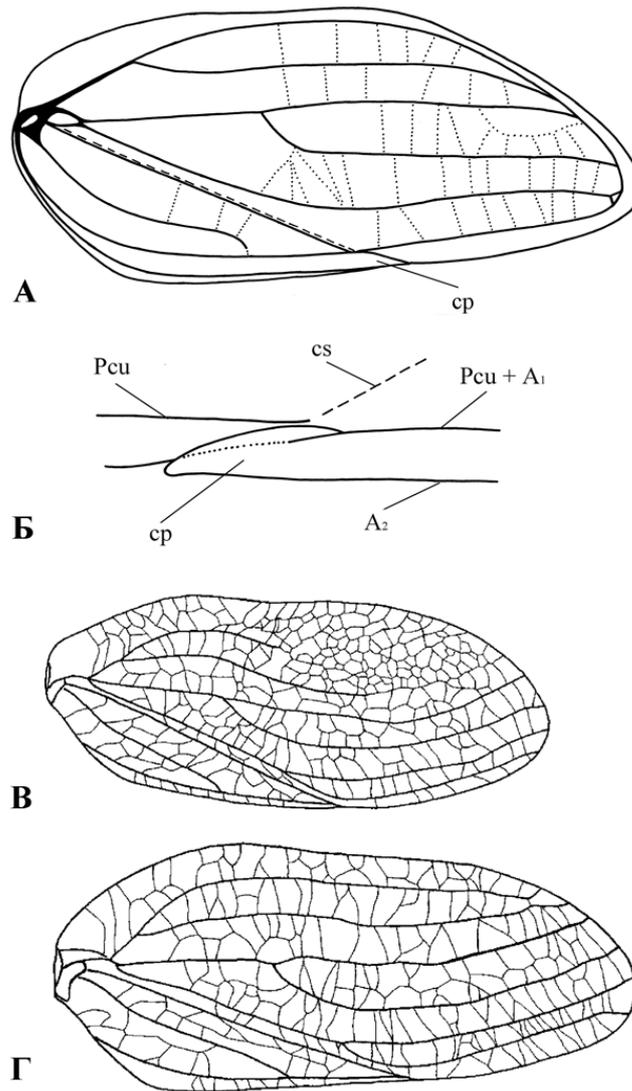


Рисунок 4.5 – Переднее крыло. А, Б – *Thabena frontocolorata* Gnezdilov (по: Gnezdilov, 2015b), *Issus coleoptratus* (Fabricius): В – самка, Г – самец (по: Holzinger et al., 2003). Обозначения: cp – вершина клавуса, cs – клавальный шов, Pcu – посткубитус, Pcu + A<sub>1</sub> – слившиеся посткубитус и первая анальная жилка, A<sub>2</sub> – вторая анальная жилка.

Медиана у подавляющего большинства видов 2-3-ветвистая (Таблица В.1 Приложения В), за исключением *Caepovultus* Gnezdilov et Wilson (Issini) и *Flavina* Stål (Parahiraciini) с одноветвистой медианой, а также *Darwallia* Gnezdilov и *Tetrica* Stål (Issini) у которых число жилок возрастает до 5-8 (Рисунок 4.6).

Половой диморфизм проявляется у некоторых видов в особенностях жилкования. Ярким примером служит *Issus coleoptratus* (Fabricius) у самок которого

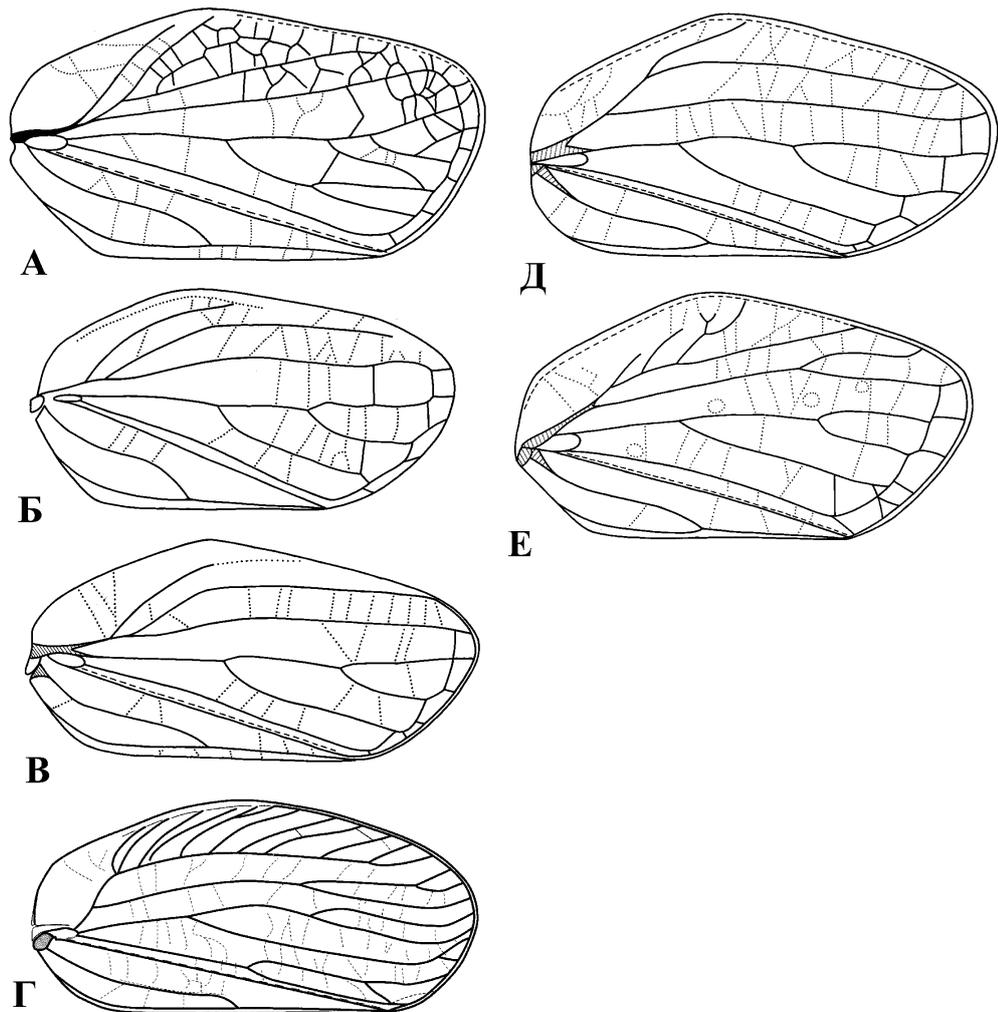


Рисунок 4.6 – Переднее крыло. А – *Chimetopon camerunensis* Schmidt (по: Гнездилов, 2016а), Б – *Ikonza lawrencei* Hesse (по: Гнездилов, 2016а), В – *I. angolensis* Gnezdilov (по: Гнездилов, 2016а), Г – *Darwallia barbata* Gnezdilov et Bourgoin (по: Gnezdilov et al., 2014с), Д – *Kovacsiana abyssinica* Synave, Е – *Numidius litus* Gnezdilov, Guglielmino et D’Urso.

передняя ветвь радиуса упирается в широкое поле сетчатого жилкования, ограниченного костальным краем крыла спереди и задней ветвью радиуса сзади, у самцов же такое поле не выражено (Gnezdilov et al., 2014а, plate 12, figs b, c) (Рисунок 4.5 В, Г).

#### 4.3.2.2 Заднее крыло

В пределах семейства Issidae есть виды, как с хорошо развитыми задними крыльями, так и с разной степенью их редукции вплоть до узкоовальных нефункционирующих единиц. У большинства видов, обитающих в тропических лесах, задние крылья развиты хорошо и имеют характерное трехлопастное строение,

где боковой край крыла имеет две выемки – кубитальную на ремигиуме (примерно между CuA и CuP) и ваннальную на ваннусе (сразу за A<sub>1</sub>), причем, кубитальная выемка всегда более глубокая. Редукция затрагивает, в первую очередь, ваннус и постепенно сдвигается к ремигиуму, однако, возможен и другой вариант. Так, у *Rhombissus harimensis* (Matsumura), наоборот, идет редукция (сужение) ремигиума при сохранении широкого ваннуса. Для трибы Parahiraciini, в целом, характерно двулопастное крыло, в этом случае анальная лопасть ваннуса почти целиком исчезает. При трех- и двулопастном крыле имеется сцепочная лопасть на костальном крае. У видов с редуцированным ваннусом исчезает и сцепочная лопасть.

Часто CuA и CuP, сливаясь вершинами, уплощаются или утолщаются в месте слияния, перед впадением жилок в кубитальную выемку крыла. В покое задние крылья сложены под передними за счет того, что вдоль продольных жилок имеются две или три линии перегиба (складки) – вдоль CuP, A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>. Так, у видов рода *Eusarima* Yang заднее крыло в покое под передним крылом крышевидно изогнуто по сторонам от кубитальной выемки, облегая брюшко, и сложено вдоль A<sub>1</sub>.

Неветвистость жилок CuP, Pcu и A<sub>1</sub> объясняется идущими рядом швами (Емельянов, 1977). Сложенные вместе Sc, R и M образуют основную ось и базальную опору крыла. Fulgoroidea не имеют периферической мембраны, окаймляющей периферическую жилку, однако, это состояние можно считать вторичным. Большинство древних цикадовых отличается от современных отсутствием периферической мембраны, но, по-видимому, при наличии периферической жилки. Конвергентное возникновение периферической мембраны связано с ее аэродинамической функцией – она имеется на крыльях только там, где воздух срывается с края крыла.

А.Ф. Емельянов (1977) дал оригинальную реконструкцию заднего крыла *Sojanonenura bimaculata* (Archescytionoidea) (Рисунок 4.7) – тип жилкования близок к таковому современных представителей семейств Tropiduchidae (Parathisciini) и Nogodinidae (Colpropterini). Особенно выразительна неветвистость и независимость (без слияния) жилок ваннуса.

А.Ф. Емельянов (1987) отметил, что у большинства Fulgoroidea Pcu и A<sub>1</sub> независимы, за исключением некоторых представителей семейства Tropiduchidae, у которых имеется вторичный конечный анастомоз, например, *Trypetimorpha*

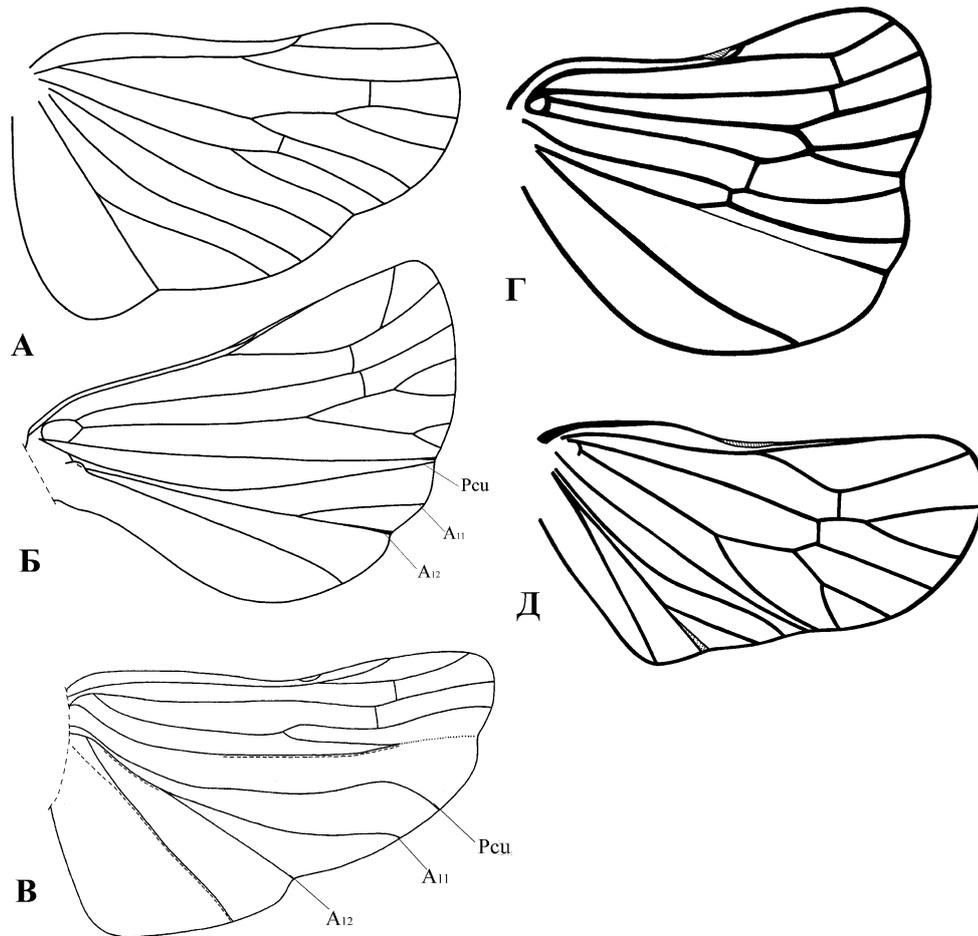


Рисунок 4.7 – Заднее крыло. А – *Sojanonenura bimaculata* (Archescytionioidea) (по: Емельянов, 1977), Б – *Hemithiscia* sp. (Tropiduchidae) (по: Gnezdilov, 2013b), В – *Bumerangum deckerti* Gnezdilov (Nogodinidae) (по: Гнездилов, 2012a), Г – *Trienopa flavida* Signoret (Tropiduchidae), Д – *Buca simplex* Walker (Tropiduchidae).

*occidentalis* Huang et Bourgoïn. Напротив, в роде *Trienopa* Signoret, представителя трибы Trienorini Fennah семейства Tropiduchidae, анастомоза нет, а имеется лишь поперечная жилка между Pcu и передней веткой A<sub>1</sub> (Рисунок 4.7). Состояние рода *Trienopa*, вероятно, следует принять за примитивное по сравнению с таковым *Trypetimorpha* Costa.

В семействе Issidae частичное слияние Pcu и A<sub>1.1</sub>, как правило, в средней части (за исключением, неотропического рода *Amphiscepa* Germar, где имеется конечный анастомоз), является распространенным состоянием. Однако в виду отсутствия этого анастомоза у большей части других фулгориодов, следует считать это слияние вторичным и продвинутым состоянием. Так, у афротропических видов *Chimetoron camerunensis* Shchmidt и *Ikonza angolensis* Gnezdilov A<sub>1</sub> ветвится, но не сливается с

Rcu (Рисунок 4.8), также у ориентального вида *Thabenula sulcata* (Fieber), Rcu и A<sub>1</sub> далеко отстоят друг от друга, но соединены несколькими поперечными жилками (Gnezdilov et al., 2011, fig. 18C), что встречается также в роде *Flavina* Stål (Zhang et al., 2010, figs 23, 33). Таким образом, свободные Rcu и A<sub>1</sub> следует рассматривать в качестве примитивного состояния, поскольку мы встречаем его также у Archescytionoidea, Tropiduchidae (Parathisciini) и Nogodinidae (Colpopterini). Промежуточным (переходным) состоянием следует считать явный «излом» A<sub>1</sub> по направлению к Rcu и наличие поперечной жилки между ними, что имеет место в роде *Trienopa* Signoret (Trienopini) (Рисунок 4.7) в семействе Tropiduchidae.

CuA и CuP у всех иссид стремятся к слиянию апикально. Так, у афротропических *Ch. camerunensis* и *I. angolensis* и у ориентального *Neokodaiana yaueyamana* Gnezdilov et Hayashi (Рисунок 4.8) они соединяются вершинами, я бы сказал «точечно». У многих ориентальных видов CuA и CuP сливаются дистально на значительном протяжении и при этом также уплощаются. На примере *Darwallia patula* (Walker) видна начальная стадия формирования этого протяженного слияния-уплощения через образование нескольких поперечных жилок, при этом не апикального точечного слияния CuA и CuP, а они, как бы, замкнуты по кругу (Gnezdilov, 2010). Точечное апикальное слияние с образованием одной поперечной жилки имеется у *Eusarima albifrons* (Gnezdilov). У неарктического *Picumna chinai* Doering, по-видимому, нет апикального точечного слияния, но также имеется одна поперечная жилка; ослабление A<sub>1,2</sub> связано с прохождением снаружи от нее складки. Однако имеются и исключения, как, например, у неотропического рода *Heremon* Kirkaldy у представителей которого CuA и CuP даже не соприкасаются, при этом, CuA загибается вверх, а вершина CuP впадает в кубитальную выемку края крыла.

В трибе Parahiraciini имеет место сближение апикальных участков CuA и CuP, но без слияния и уплощения, как у *Scantinus bruchoides* (Walker) (Гнездилов, 2012а). Rcu и A<sub>1,1</sub> слиты на коротком участке. Здесь уже заметно сильное дистальное ветвление продольных жилок, столь характерное для Parahiraciini.

В роде *Tempsa* Stål, одновременно с уплощением вершин CuA и CuP, также уплощается и периферическая жилка на участках от M до кубитальной выемки и от выемки до A<sub>1,1</sub> (Рисунок 4.8). Также имеется дополнительная складка между M и CuA, прерывающая CuA<sub>1</sub>. Сходное уплотнение периферической жилки имеется

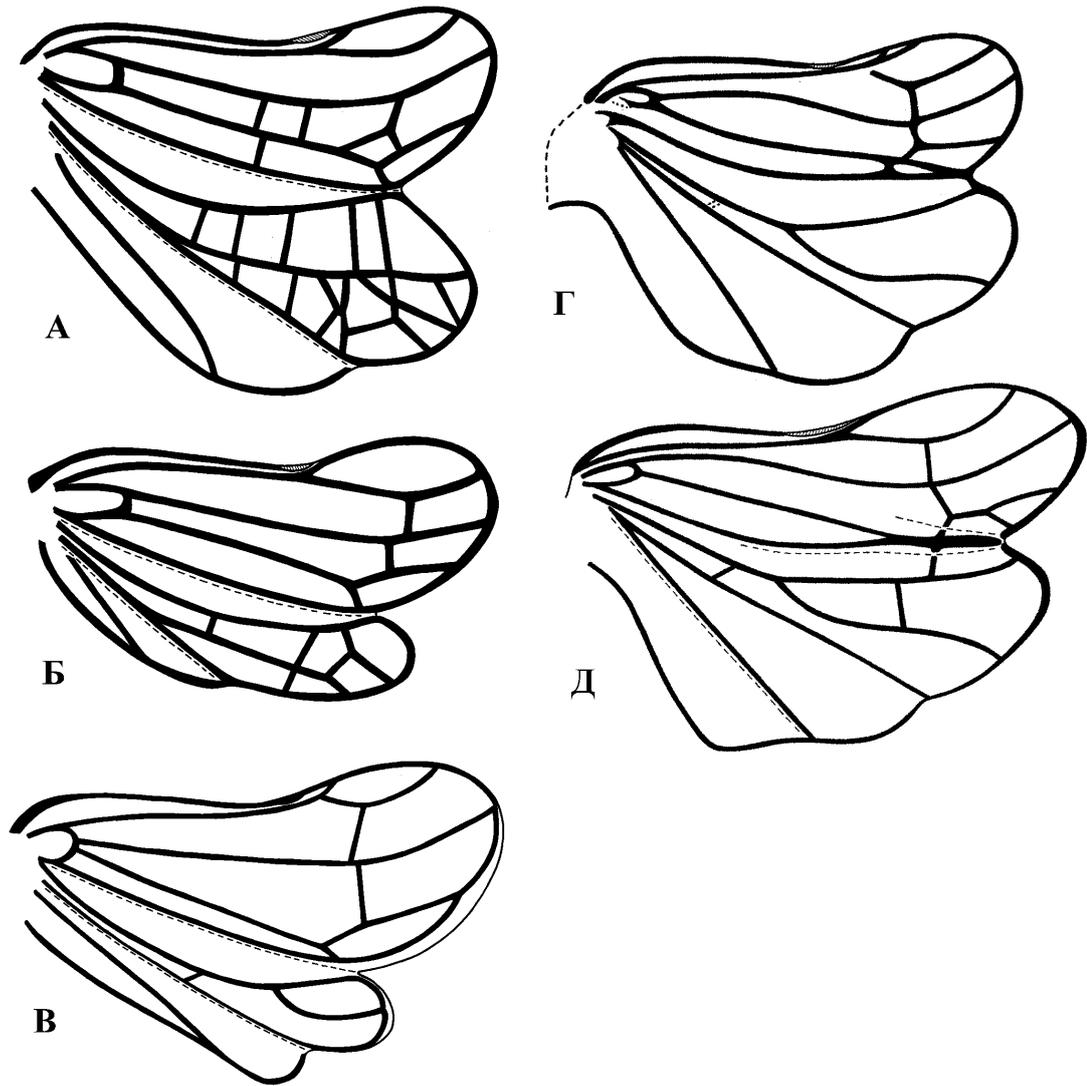


Рисунок 4.8 – Заднее крыло. А – *Chimetopon camerunensis* Schmidt (по: Гнездилов, 2016а), Б – *Ikonza angolensis* Gnezdilov (по: Гнездилов, 2016а), В – *Neokodaiana yayeyamana* Gnezdilov et Hayashi (по: Gnezdilov, Hayashi, 2015), Г – *Eusarima albifrons* Gnezdilov (по: Гнездилов, 2016б), Д – *Tempsa* sp. (по: Гнездилов, 2016а).

также у *Orinda scapularis* (Jacobi) (Gnezdilov, Fletcher, 2010).

У представителей Tropiduchidae и Nogodinidae CuA и CuP не сливаются вершинами, а  $A_{1.1}$  не сливается с Pcu (Рисунок 4.7).

У иссид этот эволюционный ряд может быть проиллюстрирован на примере неотропических и ориентальных родов: 1) примитивное состояние, *Oronoqua ibisca* Gnezdilov, Bonfils, Aberlenc et Basset – CuA<sub>2</sub> и CuP самостоятельно впадают в кубитальную выемку крыла (Рисунок 4.9); 2) Виды рода *Eupilis* Walker – CuA и CuP сливаются вершинами с незначительным уплощением; 3) Представители родов

*Tempsa* Stål, *Tetrica* Stål, *Eusarima* Yang, *Neokodaiana* Yang и другие – слившиеся вершины CuA и CuP могут быть сильно уплощены и обособлены от краевой жилки (Рисунок 4.8).

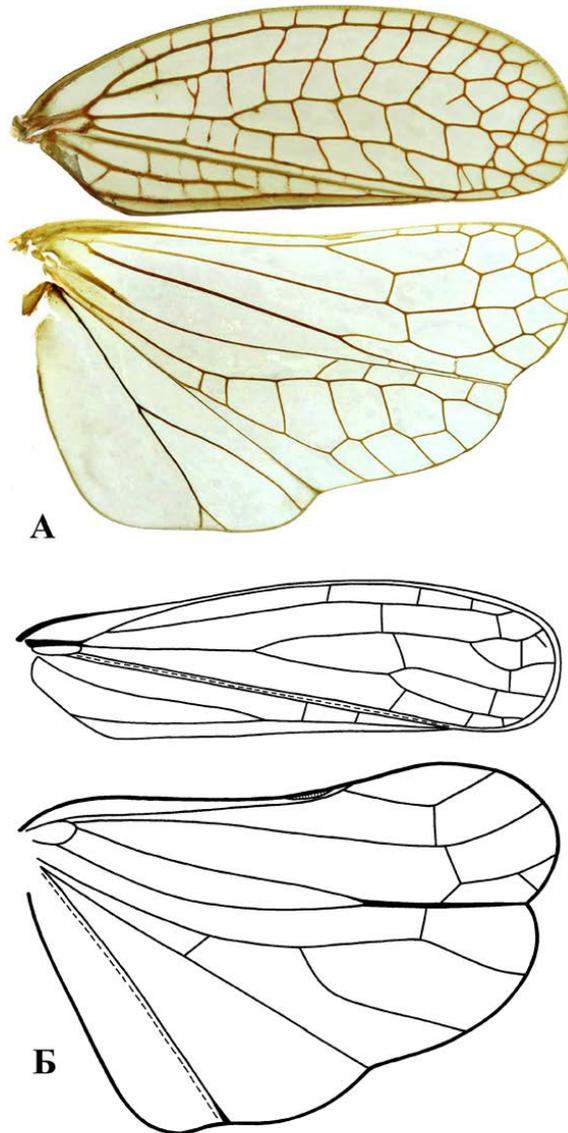


Рисунок 4.9 – Передние и задние крылья. А – *Oronoqua ibisca* Gnezdilov, Bonfils, Aberlenc et Basset (по: Gnezdilov et al., 2010), Б – *Eupilis* sp.

Для Fulgoroidea характерно отсутствие периферической мембраны на задних крыльях, которое часто трактуется, как первичное, но без аргументов, однако, снаружи от периферической жилки имеется узкий рудимент или зачаток периферической мембраны (Емельянов, 1987). У *Neokodaiana yauyutana* Gnezdilov et Hayashi (Рисунок 4.8) этот зачаток периферической мембраны особенно хорошо заметен на ремигиуме, несмотря на то, что, в целом, для этого вида характерна

редукция заднего крыла, выражающаяся в укорочении анальной лопасти, причем, характерно, что периферическая жилка замыкается на  $A_2$ .

В пределах одного рода, в частности, австралийского рода *Orinda* Kirkaldy, обнаруживаются виды с развитыми трехлопастными (*O. scapularis* (Jacobi)) и рудиментарными (*O. lucindae* Kirkaldy) задними крыльями (Gnezdilov, Fletcher, 2010). В случае видов рода *Orinda* описанное состояние крыла носит явно адаптивный характер. Так, *O. scapularis* обитает в дождевых лесах, а *O. lucindae* – на побережье (Gnezdilov, Fletcher, 2010).

Радиус (R) разветвляется, как правило, за сцепочной лопастью, но может разветвляться и до нее, как это имеет место у *Oronoqua ibisca* (Рисунок 4.9).

Типично дистальное раздвоение CuA (*Chimetopon* Schmidt, *Neokodaiana* Yang, *Tapirissus* Gnezdilov) (Рисунок 4.8).

По-видимому постепенное укорочение и редукция заднего крыла в процессе эволюции связана у иссид, в первую очередь, с колеоптеризацией (укорочением и уплотнением) передних крыльев, отказом от полета в пользу прыжка и, наконец, с переходом к обитанию в более ксерофильных условиях с разреженной растительностью саванного и пустынного типов, либо, наоборот в условиях сомкнутой густой растительности средиземноморского маквиса. Среди западнопалеарктических видов мы имеем полный ряд упрощения заднего крыла от двухлопастного в родах *Issus* Fabricius и *Latissus* Dlabola к однолопастному в родах *Latilica* Emeljanov, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Iberanum* Gnezdilov, *Mycterodus* Spinola (подроды *Semirodus* Dlabola и *Comporodus* Kocak), *Zopherisca* Emeljanov и др. (Рисунок 4.10). В конечном итоге этот процесс завершается рудиментацией заднего крыла до состояния одной лопасти удлиненно овальной формы без выраженных жилок. Такой рудимент далеко не достигает вершины брюшка – это состояние характерно для большинства западнопалеарктических видов. Рассматривая постепенную редукцию крыла, следует обратить внимание на то, что ваннус редуцируется до маленького придатка с простой  $A_2$  (Рисунок 4.10). Таким образом, единственная выемка края двухлопастного крыла, в данном случае, является ваннальной. Так обстоит дело у *Latissus dilatatus* Fourcroy, *Issus pospisili* Dlabola и *I. abdunnouri* Dlabola. У *Numidius litus* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso анальная лопасть очень сужена, а ваннальная выемка уже слабо заметна. У

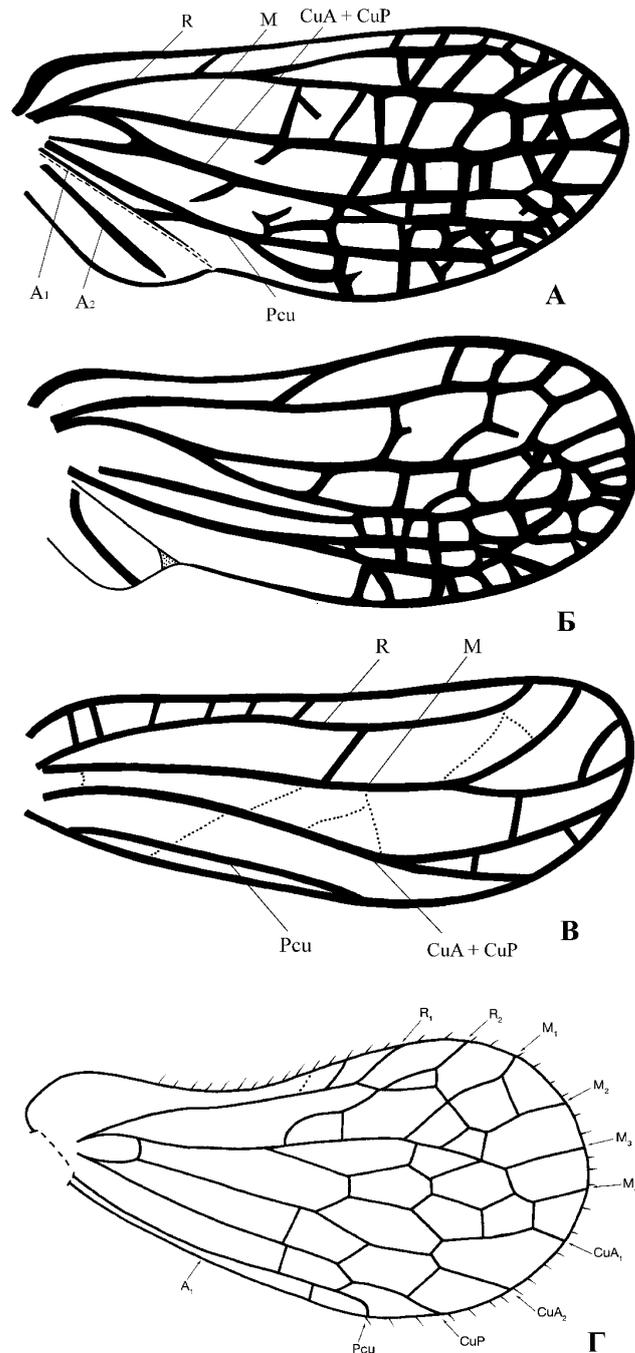


Рисунок 4.10 – Заднее крыло. А – *Issus pospisili* Dlabola (по: Гнездилов, 2016а), Б – *Issus canariensis* Melichar, В – *Kovacsiana abyssinica* Synave (по: Гнездилов, 2016а), Г – *Tapirissus guilberti* Gnezdilov (по: Gnezdilov, 2014а). Обозначения жилок в соответствии с номенклатурой, принятой в тексте.

*Mycterodus (Comporodus) ovifrons* (Puton) все еще идентифицируется слабая анальная лопасть, однако, уже без анальной жилки, которая полностью исчезла, а ремигиум – уже без Pcu. И, наконец, у *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov имеется четкий Pcu, но ваннус уже практически исчез. У *Kovacsiana abyssinica* Synave и *Tapirissus guilberti*

Gnezdilov (Issini) ваннус исчезает целиком, включая имеющиеся на нем продольные жилки. Однолопастные задние крылья у *Mycterodus (Semirodus) pallens* Stål и *Iberanum fuscovenosum* (Fieber) почти достигают вершины брюшка, но уже не имеют выемок края и набор продольных жилок ограничен CuP (Рисунок 4.11).

Обнаружены следующие схемы жилкования:

R 2 M 1 CuA 2 CuP 1 Pcu 1 A<sub>1</sub> 2 A<sub>2</sub> 1 (*Chimetopon, Ikonza*). Крыло *Chimetopon* отличается наличием множества поперечных жилок (около 7) между ветвями A<sub>1</sub>.

Начавшаяся редукция ваннуса у *Ikonza* проявляется в сокращении числа поперечных жилок между ветвями A<sub>1</sub> до одной (Рисунок 4.8).

У *Issus abdunnouri* и *Latissus dilatatus* число поперечных жилок ремигиума увеличивается в связи с редукцией ваннуса.

*Issus abdunnouri* (R 6 M 2 CuA 2 CuP 1 A<sub>1</sub> 1 A<sub>2</sub> 1), первая развилка радиуса – около середины крыла, задняя ветвь радиуса ветвится апикально, медиана и CuA ветвятся на вершинах.

*Latissus dilatatus* (R 2 M 2 CuA 2 CuP 1 Pcu 1 A<sub>1</sub> 1), радиус ветвится в проксимальной половине крыла, медиана – в верхней трети (не на вершине), CuA – около середины, образуя петлю, и потом снова в верхней трети.

*Zopherisca tendinosa* (R 3 M 2 CuA 2 CuP 1) (Рисунок 4.11), радиус ветвится у середины крыла, медиана – на самой вершине, а CuA – в проксимальной половине крыла.

*Latilica abdunnouri* (R 2 M 2 CuA 2 CuP 1 Pcu 1 A<sub>1</sub> 1 A<sub>2</sub> 1), радиус, медиана и CuA ветвятся на вершинах, а CuP и Pcu соединяются вершинами.

*Mycterodus (Semirodus) pallens* (R 2 M 2 CuA 3 CuP 1), радиус ветвится вскоре за серединой крыла, медиана ветвится на самой вершине, первая развилка CuA – вскоре за серединой крыла, передняя ветвь CuA также раздваивается апикально.

*Mycterodus (Comporodus) ovifrons* (R 3 M 1 CuA 1 CuP 1), первая развилка радиуса в проксимальной половине крыла (петля), второе ветвление – около середины (Рисунок 4.11).

*Numidius litus* (R 2 M 1 CuA 1 CuP 1 Pcu 1 A<sub>1</sub> 1 A<sub>2</sub> 1), радиус ветвится у середины крыла (Рисунок 4.11).

*Brachyprosopa umnovi* (R 1 M 1 CuA 2 CuP 1 Pcu 1), передняя ветвь радиуса рудиментарна, развита только задняя ветвь, CuA ветвится на вершине (Рисунок

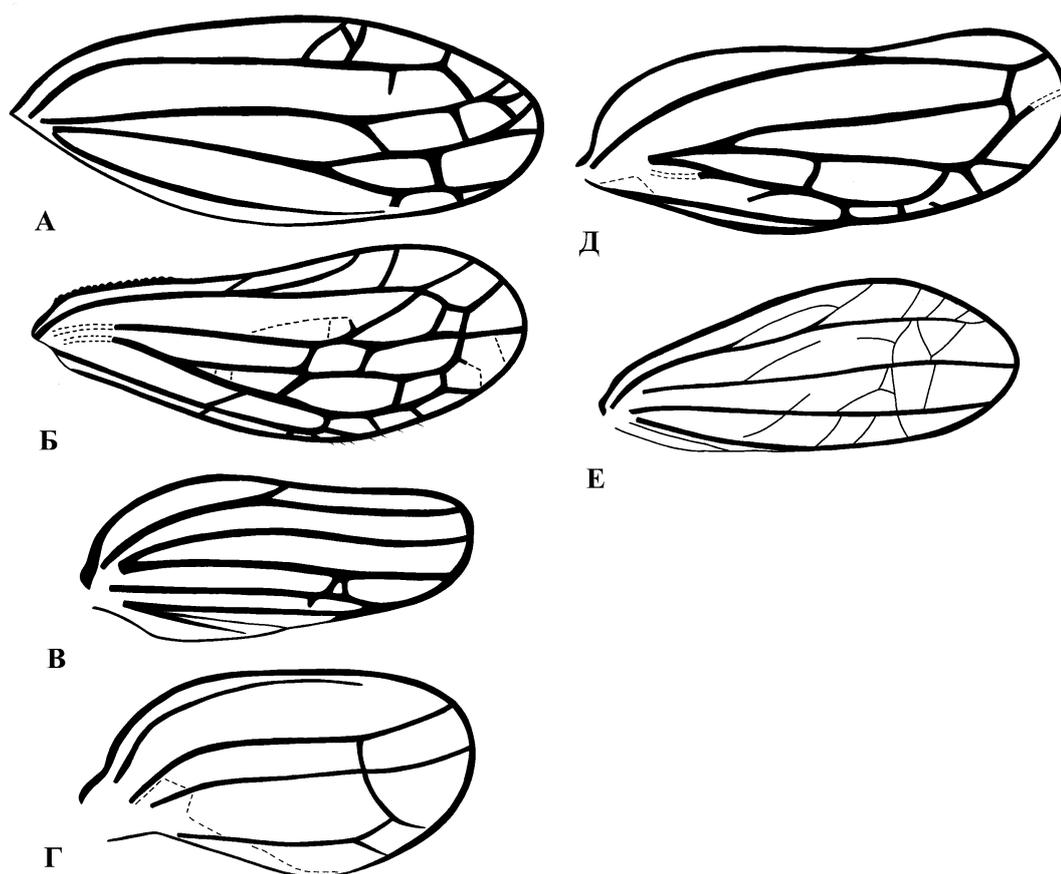


Рисунок 4.11 – Заднее крыло. А – *Semirodus pallens* Stål, Б – *Zopherisca tendinosa* (Spinola), В – *Numidius litus* Gnezdilov, Guglielmino et D’Urso, Г – *Iberanum dlabolai* Gnezdilov, Д – *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov, Е – *Mycterodus (Comporodus) ovifrons* (Puton).

4.11).

*Iberanum fuscovenosum* (R 1 М 1 CuA 1 CuP 1), имеется только по одной поперечной жилке m-cua, sua-cup (Рисунок 4.11).

Для американских родов характерна ветвящаяся вторая анальная жилка ( $A_2$  2–4) заднего крыла (Рисунок 4.9 А). Этот признак был обнаружен у миоценового рода из мексиканского янтаря (Grimaldi, Engel, 2005, figs 2.25, 2.26), а также у современных родов *Annisa* Stål, *Cheiloceps* Uhler, *Heremon* Kirkaldy, *Oronoqua* Fennah и *Thionia* Stål. Исключение составляют роды *Picumna* Stål и *Amphiscepa* Germar, у представителей которых вторая анальная жилка простая ( $A_2$  1) (Гнездилов, 2012а). Для ориентальных (*Darwallia* Gnezdilov, *Tempsa* Stål, *Sarima* Melichar, *Eupilis* Walker, *Gabaloecca* Walker, *Syrgis* Stål, *Eusarima* Yang, *Neokodaiana* Yang, *Paravindilis* Yang, *Parasarima* Yang, *Sinesarima* Yang, *Neosarima* Yang, *Scantinius* Stål, *Thabena* Stål),

австралийского (*Orinda* Kirkaldy) и афротропического (*Chimetopon* Schmidt) родов Issini и Parahiraciini характерна простая вторая анальная жилка ( $A_2$  1). Для некоторых американских (например, *Picumna*) и для всех изученных нами ориентальных и австралийских родов триб Issini и Parahiraciini характерны слияние  $P_{cu}$  и  $A_1$  на их среднем участке и последующее расхождение в апикальной части. Неслившиеся  $P_{cu}$  и  $A_1$  имеются у миоценового представителя трибы Issini (Grimaldi, Engel, figs 2.25, 2.26), что, вероятно, может свидетельствовать в пользу плезиоморфности этого состояния. Частичное слияние  $P_{cu}$  и  $A_1$  отмечено также у Cicadelloidea (*Bothrogonia* sp.) и Cercopoidea (Aphrophoridae, *Aphrophora salicina* (Goeze) (Ануфриев, Емельянов, 1988, рис. 5 (2), рис. 209 (2)). Нижняя ветвь  $A_1$  ( $A_{1.2}$ ) ослаблена по сравнению с верхней ветвью ( $A_{1.1}$ ), что, вероятно, объясняется тем, что вдоль нее проходит линия сгиба крыла.

#### 4.3.3 Ноги

Задние ноги длиннее передних и средних. По данным М. Барроуза (Burrows, 2009) для *Issus coleoptratus* (Fabricius) и *Latissus dilatatus* (Fourcroy) эта разница в длине составляет около 20%. Пропорционально соотношение длин передних, средних и задних ног выглядит следующим образом: *I. coleoptratus* (1:1:1.2), *L. dilatatus* (1:1:1.3). У обоих видов большая длина задних ног обеспечивается более длинными задними голеньями. У *I. coleoptratus* задние голени на 46% длиннее средних голеней и на 51% длиннее передних голеней. Бедря задних ног, напротив, короче средних и передних соответственно на 6% и 7%. В целом, длина задних ног составляет 65% длины тела у *I. coleoptratus* и 79% – у *L. dilatatus*.

У имаго иссид, как и у других фулгоровидных цикадовых (Kramer, 1950; Емельянов, 1987), задние тазики полностью неподвижно прирастают к заднегруди. Напротив, передние и средние тазики могут вращаться независимо (Burrows, 2009).

Передние и средние вертлуги, как у всех насекомых, соединены с бедром почти или совершенно неподвижным швом. Задние вертлуги подвижно сочленены с тазиками. Сенсиллы на передних и средних вертлугах примерно одинаковы у всех Paraneoptera, такие же сенсиллы развиты и на задних ногах (Емельянов, 1987). У Fulgoroidea задний вертлуго-бедренный сустав одномышечковый, сильно специализированный (Емельянов, 1987) и образован склеротизованным выступом

вертлуга, заходящим в углубление таза. Вертлуго-бедренный сустав задних ног имеет полукруглую гибкую мембрану, позволяющую вращаться этому соединению. На вентральном выросте вертлуга имеется группа (из двух, как видно на снимке: Burrows, 2009, fig. 3B) утолщенных щетинок, выступающих в роли проприоцепторов при относительном движении трохантера и таза (Burrows, 2009). Все перечисленное выше характерно для имаго. У личинок же *I. coleopratus* на задних вертлугах, как и у всех Fulgoroidea, за исключением, Tettigometridae, имеется подобие шестирневого сцепочного механизма (Šulc, 1928; Емельянов, 1979; Burrows, Sutton, 2013).

Все исиды обладают способностью к прыжку. Подготовка к прыжку и сам прыжок состоит из трех фаз, общая продолжительность которых у *I. coleopratus* составляет  $1.6+(-)0.034$  мс у самок и  $1.49+(-)0.037$  мс у самцов. Скорость, развиваемая во время прыжка составляет  $3.2+(-)0.21$  мс у самцов и  $2.2+(-)0.14$  мс у самок (Burrows, 2009). В положении приготовления к прыжку задние ноги приподнимаются поворотом около вертлуго-бедренного сочленения, так, что дорсальные поверхности бедер помещаются близко к вентральным поверхностям боковых частей задних тазов. В этом положении боковой вырост таза – мераканта упирается в желтое пятно на кутикуле дорсальной поверхности бедра, лежащее в его проксимальной части. Контакт мераканты и пятна на задних ногах является сигналом готовности к прыжку. На средних ногах проприоцептивный комплекс мераканта – желтое пятно у фулгориодных цикадовых рудиментарен (Емельянов, 1987). Крылья во время прыжка сложены (Burrows, 2009). Морфология прыгательных мышц, их иннервация и механизм прыжка у *I. coleopratus* были изучены и описаны Барроусом и Брейнигом (Burrows, Braünig, 2010).

Второй членик задних лапок с одной плакоидной сенсиллой в базальной части на дорсальной поверхности. Классические работы по претарзусу цикадовых были выполнены Г.Д. Хансеном (Hansen, 1890) и Р.Г. Фенной (Fennah, 1945b). Претарзус состоит из пары коготков, мембранозного аролиума и унгвитрактора, представляющего собой удлинненно треугольную склеротизованную пластинку. Фенна проиллюстрировал претарзус *Cheiloceps musca* Uhler (Fennah, 1945b, fig. 42). Мной был изучен претарзус *Hysteropterum vasconicum* Gnezdilov, *Mycterodus ikarus* Gnezdilov et Drosopoulos, *Agalmatium flavescens* (Olivier) и нескольких видов рода

*Kervillea*. Обобщая эти данные можно сказать, что коготки несут 1-4 пары длинных щетинок. Аролиум с 1–2 парами удлинённых дорсо-латеральных пластинок, лишенных щетинок, и одной парой коротких щетинок на его вентральной поверхности. Аролиум заметно не достигает или достигает вершин коготков, его передний край выпуклый или с отчетливой выемкой (перетяжкой) (вид сверху).

#### **4.3.4 Брюшко, сенсорные ямки у имаго и личинок**

Анатомия пищеварительной системы у иссид, наряду с другими Fulgoroidea, была изучена и описана В. Фиком (Fick, 1981) в рамках диссертации. Фиком были изучены два вида – *Thionia parana* Bergroth и *Falciidius limbatus* (A. Costa) (в оригинальной публикации неправильно определен как *F. apterus* (Fabricius)), иллюстрации приведены для *T. parana*. До Фика капитальная работа по сравнительной анатомии пищеварительной системы полужесткокрылых была опубликована Е. Лисеном (Licent, 1912), в которой он описал пищеварительный тракт *Issus coleoptratus* (Fabricius). Недавно фотографии пищеварительной системы *I. coleoptratus* с данными о длине кишечника (27 мм – более чем в 4 раза длиннее самого насекомого) были приведены М. Гиммелсбахом с соавторами (Himmelsbach et al., 2016). В последней работе также приводятся доказательства способности пищеварительной системы *I. coleoptratus* разрушать сапонины, содержащиеся в флоэмном соке плюща.

Сенсорные ямки впервые были описаны К. Шульцем (Šulc, 1928) у личинок Cixiidae, а позже также Х. Линдбергом (Lindberg, 1939) у личинок разных возрастов *Chloriona unicolor* (Herrich-Schaeffer) (Delphacidae). К. Лиебенберг (Liebenberg, 1956) сделал первое детальное описание этих сенсорных органов у *Javesella pellucida* (Fabricius) (Delphacidae). Морфология данного типа образований была детально описана А.Ф. Емельяновым (Emeljanov, 2001) у личинок фулгороидов. По определению А.Ф. Емельянова сенсорными ямками являются небольшие углубления кутикулы с горизонтально направленной щетинкой, отходящей от его стенки, при этом длина щетинки не превышает диаметр углубления. По мнению А.Ф. Емельянова (Емельянов, 1980; Emeljanov, 2001) сенсорные ямки имеют тергальное происхождение и, иногда, сохраняются на тергитах у имаго. Присутствие

же их на стернитах является результатом метатопии – «перескоком каких-либо структур, а иногда и органов на новое место» (Емельянов, 1987, 2000).

Недавно опубликованная работа П. Брейнига с соавторами (Bräunig et al., 2012) дает представление о тонкой структуре и иннервации сенсорных ямок у личинок *Issus coleoptratus* (Fabricius). По данным этого исследования сенсорная ямка представляет собой чашевидное углубление в кутикуле диаметром от 25 до 70  $\mu\text{m}$ , окруженное выпуклым круглым ободком и прикрытое сверху прозрачным куполом, предположительно из воска, поскольку материал купола растворяется органическими растворителями (ацетон). То же справедливо и для белой субстанции на вершине длинного волоска. Диаметр сенсорной ямки наименьший у младших возрастов. Наиболее крупные ямки обнаружены у личинок 4-го и 5-го возрастов, но у них имеются также и маленькие ямки. Купол отходит от полукруглого желобка, имеющего гранулярную структуру, на ободке ямки напротив длинной щетинки. У свежих экземпляров купол пузыревидный. В каждой ямке имеется длинная щетинка (примерно  $2/3$  диаметра ямки), отходящая от внутренней стенки ямки из гнезда, горизонтально – приблизительно на уровне кутикулы, окружающей ямку. При основании купола имеются также маленькие щетинки. Гнездо длинного волоска пигментировано, его вершина покрыта белой субстанцией. Маленькие щетинки ободка, длиной 3–4  $\mu\text{m}$ , обычно ассоциированы с куполом. Эти щетинки напоминают другие волоски на теле насекомого, их ультраструктура напоминает механорецепторы насекомых. К каждой сенсорной ямке подходит один интерсегментальный нерв, проходящий между средне- и заднегрудными ганглиями. Этот нерв иннервирует дорсальные продольные мышцы все сенсорные структуры среднегруды и зачатки передних крыльев. Ультраструктура длинных волосков напоминает механорецепторы, но отличается от типичных. Предварительные электро-физиологические наблюдения с использованием электродов, введенных в кутикулу рядом с гнездами длинных волосков, ясно показали механорецептивные единицы, но остается неясным принадлежат ли эти единицы к сенсорным нейронам, связанным с длинными волосками или с маленькими щетинками ободка ямки. Однако все механорецепторные волоски у насекомых отходят перпендикулярно от поверхности тела.

Под ободком каждой ямки, против гнезда длинного волоска, имеется крупная клетка. По-видимому, эта клетка лежит под желобком на ободке, от которого отходит купол. Предварительные электронно-микроскопические данные подтверждают наличие каналов, заканчивающихся порами, которые проходят через кутикулу желобка. Наличие этих пор объясняет гранулярную структуру желобка на ободке ямки. Электронмикроскопические данные показывают, что эта клетка напоминает клетки, секретирующие воск, у других насекомых. Одной из возможных функций купола может быть защита длинного волоска от ветра. Мелкие щетинки на ободке могут сигнализировать о смещении купола под влиянием сильного ветра или других механических стимулов. С другой стороны мелкие щетинки могут просто сигнализировать о наличии или отсутствии купола. Купола нет у Delphacidae (*Criomorpha albomarginatus* Curtis), но есть у Fulgoridae (*Lycorma delicatula* (White)) (Bräunig et al., 2012). Возможно, присутствие купола является одним из признаков высших фулгориоидов – апоморфией высокого порядка.

Отдельно необходимо рассмотреть случаи конвергентного появления сенсорных ямок на абдоминальных стернитах у имаго. В целом, среди фулгориоидных цикадовых наличие стернальных сенсорных ямок у имаго явление крайне редкое. К настоящему времени описаны два рода с тремя видами в семействе Tropiduchidae, триба Gaetuliini (*Alleloplasis* Waterhouse с двумя описанными и целым рядом неописанных видов (Fletcher, 2009)) из Австралии и монотипический *Afroelfus* Gnezdilov из Южной Африки, один монотипический род в семействе Nogodinidae, триба Mithymnini (*Fovealvus* Gnezdilov et Wilson) из Намибии, и три рода в семействе Issidae (*Kathleenium* Gnezdilov и *Balduza* Gnezdilov et O'Brien, каждый с двумя видами, с юга США и из Мексики и два западнопалеарктических рода *Lethierium* Dlabola с тремя видами и *Iranodus* Dlabola с 6 видами) (Gnezdilov, O'Brien, 2006a; Gnezdilov, Wilson, 2007a; Gnezdilov, 2012a; Gnezdilov et al., 2014a). У имаго сенсорные ямки могут располагаться на брюшных стернитах с III по VII у обоих полов, медиально и (или) латерально, причем, всегда присутствуют на прегенитальных (VI или VII) стернитах. Так, у *Afroelfus bothryogaster* Gnezdilov они присутствуют на III–VI стернитах у самки (самец не известен), у *Alleloplasis* Waterhouse, *Kathleenium* Gnezdilov, *Balduza* Gnezdilov et O'Brien, *Lethierium* Dlabola и *Iranodus* Dlabola – на IV–VI стернитах (Рисунок 4.2), у *Fovealvus nama* Gnezdilov et

Wilson только – на VI у самцов и на VI–VII у самок. Количество ямок на стернитах также разнообразно – у Issidae по 2 крупные ямки на каждом стерните медиально, у *F. nama* – 6 пар у самцов и 7 пар у самок, располагающихся на VI стерните латерально и на VII медиально.

Все перечисленные виды – обитатели аридных станций, поэтому, весьма вероятно, что наличие сенсорных ямок на брюшке у имаго является следствием своеобразной адаптации к сухим местообитаниям. Шульц (Šulc, 1928) и Либенберг (Liebenberg, 1956) предположили, что сенсорные ямки могут функционировать в качестве рецепторов атмосферной влажности.

Нельзя не отметить, что виды со стернальными сенсорными ямками у имаго среди цикадовых до сих пор отмечены только среди высших фулгуроидов, а именно в составе трех семейств (Issidae, Tropiduchidae, Nogodinidae) и, более того, большая часть родов – три (включая описанные и неописанные) относится к трибе Elicini Melichar семейства Tropiduchidae.

#### **4.4. Половая система самцов**

Половая система самцов состоит из парных семенников (testes), расположенных на уровне IV–V брюшных сегментов, парных же семяпроводов (vas deferens), каждый из которых имеет заметное расширение – семенной пузырек (seminal vesicle) и непарного семяизвергательного канала (ejaculatory duct), открывающегося в эдеагус первичным гонопором (Кириллова, 1989). В семяизвергательный канал также впадают парные крупные придаточные железы (accessory glands). Замечательная фотография половых протоков *Celyphoma quadrupla* Meng et Wang была опубликована Р. Мен и И.-Л. Ваном (Meng, Wang, 2012). Семенники содержат семенные фолликулы (testicular follicle). Фотографии системы половых протоков восточнопалеарктического вида *Dentatissus damnosus* (Chou et Lu) были недавно опубликованы Р. Мен с соавторами (Meng et al., 2010, figs 19, 20). В этой же работе приведены данные по числу семенных фолликулов (18) для этого вида.

Число семенных фолликулов варьирует от 4 до 30, однако, модальным числом можно считать 10, поскольку у большинства видов это число колеблется в пределах 9–12, с наиболее частым показателем – 10 (Maryńska–Nadachowska et al., 2006). При этом число фолликулов варьирует, как у разных видов одного рода, так и у разных

экземпляров и даже в двух семенниках одного экземпляра. Например, самцы *Zopherisca penelopeae* (Dlabola) имеют 24 фолликула в одном семеннике, *Z. tendinosa* (Spinola) – 28, а *Z. skaloula* Gnezdilov et Drosopoulos – 30. У *Palaeolithium distinguendum* (Kirschbaum) и *Palmallorcus balearicus* (Dlabola) число семенных фолликулов варьирует как у разных экземпляров, так и в двух семенниках одного экземпляра – 7/13, 8/8, 8/11, 9/9, 9/11 и 9/10, 10/10, 11/11 соответственно (Таблица В.2 Приложения В). По увеличению числа фолликулов роды выстраиваются следующим образом: *Scorlupella* Emeljanov с 6 фолликулами, *Palmallorcus* Gnezdilov с 4-11, *Palaeolithium* Gnezdilov с 7–13, *Bergevinium* Gnezdilov и *Scorlupaster* Emeljanov с 9 и *Issus* с 13. Максимальные числа отмечены в родах *Mycterodus* Spinola (11-20), *Kodaiianella* Fennah (18) и *Zopherisca* Emeljanov (24-30).

Пигофор (IX сегмент) у всех цикадовых не расчленен на тергальный участок (собственно пигофор) и стернальный участок (генитальную вальву), а представляет собой слитое кольцо, часто несет крупные базальные аподемы, его задний край может быть приблизительно прямым или выпуклым, иногда даже в виде выростов.

У иссид, как и у других Fulgoroidea, пенис состоит из фаллобазы (его проксимальной части) и эдеагуса (его дистальной части) (Емельянов, 1987; Ануфриев, Емельянов, 1988). Фаллобаза окружает эдеагус и получает название фаллотеки или теки (Ануфриев, Емельянов, 1988). Гарпагоны, называемые у цикадовых стилусами, прикрывают пенис сзади и с боков в отсутствие генитальной вальвы (Рисунок 4.12). Мускулатура гениталий фулгоровидных цикадовых была детально разобрана и проиллюстрирована Р.Г. Фенной (Fennah, 1945a).

Здесь уместно подчеркнуть терминологические особенности в наименовании генитальных структур самцов цикадовых и клопов, принятые в современной литературе. Так, при описании клопов выделяют эдеагус, состоящий из трех частей – фаллобазы, теки и эндосомы (Константинов, Гапон, 2005). Эндосома подразделяется на конъюнктиву и везику. Фаллобазой в данном случае считается пара склеротизованных базальных пластинок, срастающихся вентрально и образующих подковообразный склерит. Следующий отдел эдеагуса – это трубчатая тека, закрепленная на фаллобазе и имеющая склеротизованные стенки. И, наконец, мембранозная эндосома, ввернутая в теку в состоянии покоя. В покое именно тека является единственным видимым снаружи участком эдеагуса (Константинов, Гапон,

2005). В случае фулгориоидных цикадовых и, в частности, иссид, «фаллобаза», «тека» и «эндосома» объединяются под названием «пенис», который, в свою очередь, подразделяется на проксимальную часть, называемую фаллобазой и дистальную

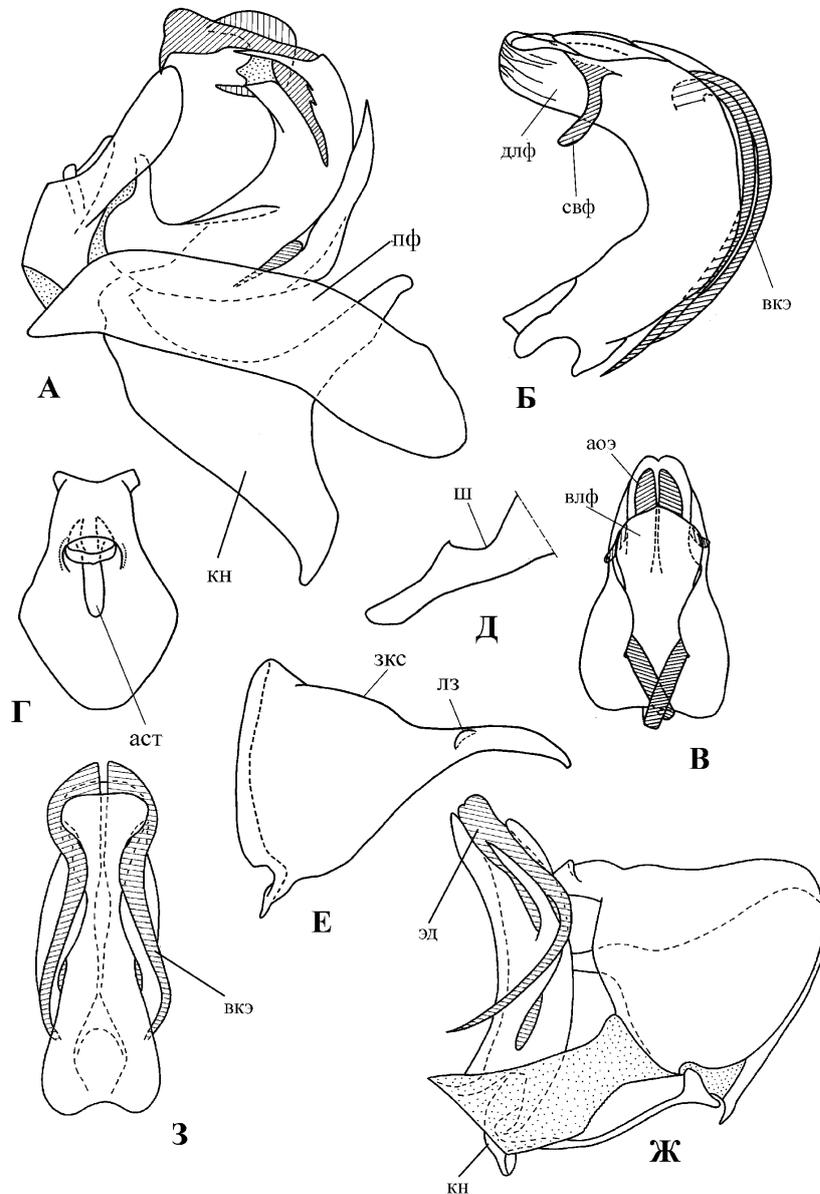


Рисунок 4.12 – Гениталии самца, общая схема. А – *Cavatorium ardakanum* Dlabola, генитальный блок сбоку, Б – *Fieberium impressum* (Fieber), пенис сбоку, В – то же, пенис снизу, Г – то же, анальная трубка сверху, Д – то же, головка стилуса сверху, Е – то же, стилус сбоку, Ж – *Eusarima albifrons* Gnezdilov, генитальный блок сбоку, З – то же, пенис снизу. Обозначения: пф – пигофор, кн – коннектив, аст – анальный столбик, зкс – задний край стилуса, лз – латеральный зубец стилуса, ш – шейка стилуса, длф – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы, свф – субапикальный вырост фаллобазы, вк – вентральные крючки эдеагуса, аоэ – апикальные отростки эдеагуса, влф – вентральная лопасть фаллобазы, эд – эдеагус.

часть, называемую эдеагусом (Емельянов, 1987; Ануфриев, Емельянов, 1988). Таким образом, «фаллобаза» в цикадной номенклатуре вполне соответствует таковой в номенклатуре, используемой для описания клопов, в то время как «тека» клопов соответствует «эдеагусу» (или собственно эдеагусу) у цикадовых. Эндосома, как отдельное образование в случае Issidae не идентифицируется, поскольку внутренняя часть эдеагуса по-видимому срастается с его стенками и не выпячивается при копуляции.

Фаллобаза не срастается с эдеагусом (они сочленены подвижно), но соединена с анальной трубкой посредством мембраны и причленяется к верхним углам пигофора (изнутри) посредством парных выростов (рук) своего основания, которые могут иметь дополнительные длинные выросты, как, например, у лаосского вида *Tapirissus guilberti* Gnezdilov (Gnezdilov, 2014, fig. 3) или у западнопалеарктического *Cavatorium ardakanum* Dlabola. У последнего вида эти дополнительные выросты упираются в вентральную поверхность анальной трубки.

Эдеагус соединен со стилусами посредством базальной аподемы или эндоконнектива, который принимает форму ковша в проксимальной части с длинной узкой ручкой дистально (короткой ручки у *Bootheca taurus* (Oshanin)), идущей к основаниям стилусов. Ковш имеет разную форму у разных таксонов. В большинстве случаев – это широкий конус, сжатый с боков, но у *Mycterodus (Mycterodus) drosopoulosi* Dlabola он сильно вытянут, а у *Eusarima albifrons* Gnezdilov – рудиментарен. В свою очередь основание фаллобазы соединено с основаниями стилусов посредством межсегментной мембраны, при этом эндоконнектив находится под мембраной (Рисунок 4.12). Стилусы также соединены мембраной при основании, а часто и срастаются своими нижними частями.

Гениталии самцов симметричные, за исключением, некоторых *Hemisphaeriini* (Гнездилов, 2013d). Фаллобаза в виде замкнутой трубки или цилиндра. В роде *Phasmena* Melichar фаллобаза ниже вентральной лопасти несет пару боковых лопастей. У иссид фаллобаза не подвергается редукции в той степени, как это имеет место у тропидурид, и, как правило, целиком покрывает эдеагус, лишь вершины его апикальных отростков выступают за верхний край фаллобазы. Однако и здесь имеются исключения. Так, роды *Mycterodus* Spinola и *Tshurtshurnella* Kusnezov как раз отличаются сильно развитой верхней частью эдеагуса, заметно выступающей за

верхний край фаллобазы, при этом хорошо заметна крупная фаллотрема или вторичный гонопор на вершине эдеагуса. В подроде *Aconosimus* Dlabola рода *Mycterodus* фаллобаза, как раз, значительно укорочена. В общем плане фаллобаза расчленена на вентральную и две дорсо-латеральные лопасти, последние часто сращены дорсально, при этом дорсо-апикально может формироваться слабо склеротизованный выпячивающийся мешок. Вентральная лопасть фаллобазы может достигать ее верхнего края, либо в той или иной мере редуцироваться вплоть до полного исчезновения, как, например, у некоторых видов рода *Tshurtshurnella*. Вентральная лопасть сужается к вершине или широко закруглена. Часто вентральная поверхность фаллобазы ниже вентральной лопасти (под вентральными крючками) вдавлена в виде желоба, по-видимому, это служит аккомодации крючков в состоянии покоя, играя роль своеобразных ножен. Дорсальная поверхность фаллобазы может нести крупный вырост, как у *Cavatorium ardakanum* Dlabola, или образование, напоминающее клапан, как у *Thabena retracta* (Walker) (Gnezdilov, 2009, figs 16, 18).

Дорсо-латеральные лопасти, как правило, сужаются (иногда незначительно) к вершинам, часто несут разнообразные выросты или лопасти (субапикальные). Здесь можно выделить две категории таких выростов. Во-первых, апикальные, то есть те выросты, которыми заканчиваются дорсо-латеральные лопасти (вид сбоку) и во-вторых субапикальные, располагающиеся по бокам лопастей, часто перед вершиной (Рисунки Е.36, Е.46 Приложения Е), но также возможен и вариант ближе к основанию верхней трети фаллобазы.

Субапикальные выросты могут быть: полукруглые (например в родах *Hysteropterum* Amyot et Serville, *Pamphylium* Gnezdilov et Wilson, *Clybeccus* Gnezdilov, *Quadriwa* Ghauri); близкие к треугольным (*Sfaxia* Bergevin, *Iberanum* Gnezdilov, *Agalmatium* Emeljanov, *Bergevinium* Gnezdilov, *Lindbergatium* Dlabola); в виде узких длинных, закругленных на вершинах (*Fieberium* Dlabola, *Palaeolithium* Gnezdilov) или заостренных (*Anatonga* Emeljanov, *Phasmena* Melichar, *Acrestia* Dlabola) выростов; когтевидные (*Brachyprosopa* Kusnezov, *Webbisanus* Dlabola); широкие, вертикально удлиненные, часто с зубчатым краем (*Anatolodus* Dlabola, *Mycterodus* Spinola, *Inflatodus* Dlabola, *Libanissum* Dlabola, *Palmallorcus* Gnezdilov, *Iranodus* Dlabola) или просто в виде ряда зубчиков (*Apedalmus* Gnezdilov). Последнее состояние можно с равной вероятностью рассматривать, как примитивное состояние

– начало формирования выроста, так и как рудиментацию выроста и низведение его к ряду маргинальных зубчиков. Субапикальные выросты бывают как простые, так и ветвящиеся. Простые выросты характерны для большинства западнопалеарктических видов. Ветвящиеся выросты обнаружены у представителей родов *Celyphoma* Emeljanov и *Kovacsiana* Synave.

У *Issus* Fabricius и *Latissus* Dlabola имеются характерные отростки, отходящие от внутренних стенок дорсо-латеральных лопастей (Рисунки Е.1, Е.2, Е.3 Приложения Е).

В роде *Falcidius* Stål развиты лопасти фаллобазы, поддерживающие вентральные крючки эдеагуса (Рисунок Е.23 Приложения Е).

В родах *Scorlupaster* Emeljanov и *Lethierium* Dlabola развиты лопастевидные парные выросты при основании фаллобазы (Рисунки Е.32, Е.45 Приложения Е).

Вентральная лопасть фаллобазы, как правило, широкая, слабо сужающаяся к широко закругленной вершине, однако, у некоторых видов может быть сильно сужена на всем своем протяжении (*Mycterodus drosopouloسی* Dlabola) или перед вершиной (*Bootheca* Emeljanov) (Рисунки Е.12, Е.58 Приложения Е), либо выемчатая на вершине (*Issus* Fabricius). В роде *Eusarima* Yang вентральная лопасть наоборот расширена к вершине с сужением в средней части (Рисунок Е.63 Приложения Е).

Эдеагус в большинстве случаев представляет собой основание, соединенное с коннективом, внутри которого различима характерная копьевидная лопасть, часто далеко выступающая за основание, и пары апикальных отростков. Ч.-Т. Ян и Т.-И. Чан (Yang, Chang, 2000) сужают понятие собственно эдеагуса до этой копьевидной лопасти, что мне кажется безосновательным. По бокам основания имеются лопасти от которых отходят (если развиты) вентральные крючки эдеагуса. Однако имеются случаи отхождения вентральных крючков от апикальных отростков в верхней части эдеагуса (*Eusarima* Yang, *Scorlupaster* Emeljanov). Либо эдеагус представляет собой цилиндрическое образование со сросшимися апикальными отростками, хорошо заметное над фаллобазой (*Alloscelis* Kusnezov, *Mycterodus* Spinola, *Tshurtshurnella* Kusnezov). В случае *Alloscelis* эдеагус отличается более сложным комплексом лопастей и отростков (Рисунок Е.8 Приложения Е).

Апикальные отростки эдеагуса, как правило, слабо ветвятся субапикально (*Latissus* Dlabola, *Bootheca* Emeljanov), при этом, вершинная лопасть может в свою

очередь раздваиваться (*Falcidius* Stål, *Semissus* Melichar). Цельные, без следов ветвления апикальные отростки характерны для африканского *Chimetopon camerunensis* Schmidt, *Corymbius tekirdagicus* (Dlabola) и *Kervillea placophora* (Horváth). Апикальные отростки могут нести дополнительные лопасти – на вершинах (*Chimetopon* Schmidt, *Acrestia* Dlabola (*Capititudes* Gnezdilov, Drosopoulos et Wilson), *Mycterodus* Spinola) или в средней части на вентральной стороне (*Chimetopon*). Вершинные лопасти сужаются (*Bootheca*) или широко закруглены.

Фаллобаза не сочленена со стилусами, в то время как эдеагус сочленен с ними посредством эндоконнектива (или просто коннектива), который имеет форму ковша с длинной узкой рукояткой, несущей развилку на вершине, где происходит соединение с основаниями стилусов.

Анальная трубка – X–XI сегменты. Собственно анальная трубка или X сегмент в общем плане строения уплощена дорсо-вентрально и имеет округлую или овальную форму (вид сверху), удлинняясь или укорачиваясь и приобретая выросты и выпячивания у различных видов. XI сегмент узкий и короткий, снизу разъединен, связан с собственно анальной трубкой мембраной. Оба сегмента у Issidae имеют пару аподем при основании. XI сегмент сверху-сзади несет парные эпипрокты по Снодграссу (Snodgrass, 1935; Емельянов, 1987), ниже – парные округлые выпуклые склериты (рудименты церок по Снодграссу). Под церками расположен пальцевидный анальный столбик – слившиеся парапрокты по Снодграссу, называемый также гипопроктom. Анус находится над анальным столбиком. У разных видов анальный столбик имеет разную длину и ширину.

Вентральные крючки эдеагуса, по-видимому, наравне со стилусами принимают участие в закоривании (фиксации) генитального блока самца на генитальном блоке самки во время копуляции. Крючки (если имеются) дорсо-вентрально уплощены, чаще направлены к основанию эдеагуса, но в ряде случаев происходит инверсия и крючки бывают направлены к его вершине, как например, в родах *Webbisanus* Dlabola, *Mycterodus* Spinola (подрод *Mycterodus* – *M. krameri* Dlabola и подрод *Aegaeum* Gnezdilov) и *Thalassana* Gnezdilov. У подавляющего числа видов крючки по длине бывают примерно в половину длины фаллобазы (сравнение сделано по длине фаллобазы, так как апикальная часть эдеагуса бывает редуцирована), однако, у многих видов проявляется та или иная степень редукции крючков, вплоть до их

полного исчезновения, как например, в роде *Scorlupella* Emeljanov. Крючки могут быть сильно изогнуты (*Lethierium* Dlabola) или даже спирально закручены (*Falcidius* Stål). *Mycterodus wittmeri* Dlabola, *M. lapaceki* Dlabola и *M. rhynchophysus* Logvinenko имеют раздвоенные вентральные крючки эдеагуса – исключительный случай в роде *Mycterodus* и среди западнопалеарктических иссид в целом, а за его пределами характерный для представителей триб Issini и Parahiraciini (ориентальных *Sinesarima* Yang и *Yangissus* Chen, Zhang et Chang, восточнопалеарктического *Rhombissus* Gnezdilov et Hayashi, неарктического *Balduza* Gnezdilov et O'Brien и неотропических *Incasa* Gnezdilov et O'Brien и *Argepara* Gnezdilov et O'Brien) и Hemisphaeriini (*Bolbosphaerius* Gnezdilov, *Gergithoides* Schumacher). Вершины крючков могут быть прямыми или загнутыми. Как правило, крючки отходят примерно у середины фаллобазы, но могут отходить и в ее верхней части (*Eusarima* Yang, *Scorlupaster* Emeljanov, *Tempsa* Stål, *Eupilis* Walker) (Гнездилов, 2016b) или в нижней трети. Крючки сравнительно узкие, заостряются к вершинам, но в ряде случаев, как в подроде *Comoporodus* Kocak рода *Mycterodus* Spinola крючки сильно расширены и почти целиком прикрывают нижнюю часть фаллобазы. У *Tautoprosopa transcaspia* (Emeljanov) крючки эдеагуса изогнуты под прямым углом, так что их вершины почти соприкасаются. Такой же паттерн отмечен у ориентальных видов *Nikomiklukha sumatrana* Gnezdilov из трибы Issini и *Bardunia curvinaso* Gnezdilov из трибы Parahiraciini (Gnezdilov, 2010, 2011b).

Стилусы парные. Несмотря на большое разнообразие в деталях строения, имеется четкий общий план – каждый стилус имеет пластинку, которая представляет собой основную, наиболее широкую и заметную его часть, а также головку и шейку. Головка, как правило, несет апикальный и латеральный зубцы, последний имеет форму кия или пластинки и, в отдельных случаях, подвергается почти полной редукции (*Lindbergatium* Dlabola). Головка может быть широкой или узкой (вид сверху), а шейка – длинной или короткой (вид сбоку). Задний край пластинки может быть прямым, выпуклым или вогнутым; ее каудо-дорсальный угол – тупым, близким к прямому или острым.

#### **4.5 Половая система самок**

Половая система самок состоит из яйцевых трубочек или овариол, отходящих от парных латеральных яйцеводов, которые впадают в непарный медиальный яйцевод (Каплин, 1985). Овариолы телотрофного типа, состоящие из терминального филамента, удлинённого гермария и небольшого вителлярия с фолликулами (овариолами), содержащими ооциты на разных стадиях созревания (Захваткин, 1975; Каплин, 1985). Каплин (1985) приводит для *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov 6-7 овариол в каждом яичнике. Р. Мен с соавторами (Meng et al., 2010) приводят для *Dentatissus damnosus* (Chou et Lu) 9 овариол в каждом яичнике. По данным А. Марьянской-Надаховской с соавторами (Maryńska-Nadachowska et al., 2006) число овариол в одном яичнике колеблется в пределах 6-13, при этом возможна разница в их числе, как в левом и правом яичнике одного экземпляра, например, у *Issus lauri* Ahrens – это 12/13, так и у разных индивидуумов, например, у *B. umnovi* (Таблица В.2 приложения В).

Яйца формируются постепенно в процессе дополнительного питания самок и почти одновременно во всех трубочках, вследствие чего, в начальный период яйцекладки в конце каждой трубочки находится по одному зрелому яйцу (Каплин, 1985). Таким образом, яйца последовательно выходят в парные латеральные яйцеводы, а из них попадают в непарный медиальный яйцевод и откладываются. После выхода зрелого яйца в полость латерального яйцевода его место занимает следующий фолликул с ооцитом.

Первые рисунки внутренних частей яйцеклада, включая протоки, *Agalmatium flavescens* (Olivier) были опубликованы Р. Сачи (Sacchi, 1930, figs 2-4), ему же был предложен термин «геотека» для мембранозного мешка, который помещается рядом с задними соединительными пластинками, опираясь на их медиальное поле, и содержит частички грунта, которые используются для покрытия яиц при яйцекладке. Вход в геотеку находится между гоноплаком над копулятивным отверстием, которое располагается между гоноксами VIII. Позже эти исследования были развиты М. Буларом (Boulard, 1987). Классические работы по морфологии половой системы самок Fulgoroidea были опубликованы Г.И. Мюллером (Müller, 1942) и Т. Бургуэном (Bourgoin, 1993). В частности, Мюллер описал и проиллюстрировал яйцеклад и яйцо *Issus coleoptratus* (Fabricius). Совсем недавно внутренние протоки половой системы самцов и самок *Dentatissus damnosus* (Chou et Lu) были описаны и прекрасно

проиллюстрированы Р. Мен с соавторами (Meng et al., 2010). В частности, эти авторы еще раз подтвердили, что бурса копулатрикс у иссид имеет одну камеру (в оригинале вагина ошибочно обозначена как один из отделов бурсы) – характерно для большинства Fulgoroidea, в то время как двухкамерная бурса – редкое явление среди фулгороидов, до сих пор обнаруженное только у представителей семейств Ricaniidae, Dictyopharidae, Fulgoridae, Nogodinidae и Derbidae (Stroiński et al., 2011). Фотографии бурсы копулатрикс и яйца *Celyphoma quadrupla* Meng et Wang были опубликованы Р. Мен и И.-Л. Ваном (Meng, Wang, 2012).

Для иссид, как и для большинства Fulgoroidea типичным является монотризное состояние половой системы (Bourgoin, Huang, 1991), когда копулятивное и яйцекладное отверстия не разделены. Дитризное состояние при котором копулятивное и яйцекладное отверстия открываются независимо, что приводит к формированию копуляционного протока, обнаружено в семействах Delphacidae, Tropiduchidae, Fulgoridae и Dictyopharidae и, по мнению Т. Бургуэна (Bourgoin, 1993), возникало независимо в этих группах. Утверждение Р. Мен с соавторами (Meng et al., 2010) о существовании дитризного состояния у *Dentatissus damnosus* (Chou et Lu) ошибочно и основано на неправильной интерпретации отдельных частей изученных структур. В частности, ошибочно указание Р. Мен с соавторами на существование копуляционного протока в основании гонокосы VIII (Meng et al., 2010, figs. 16, 18) – здесь показана склеротизованная структура, вероятно, гонокосального происхождения, а, на самом деле, копуляционный проток должен быть мембранозным, поскольку имеет интерстернальное VI-VII или антеростернальное VII происхождение (персональное сообщение проф. Т. Бургуэна). Таким образом, склеротизованная структура, принимаемая Р. Мен с соавторами (Meng et al., 2010) за копуляционный проток, представляет собой часть задней стенки вагины и не разделяет генитальное отверстие на копулятивное и яйцекладное.

Задний край VII стернита, как правило, широко выемчатый, но у некоторых видов здесь имеется медиальный вырост – это особенно характерно для представителей ориентального рода *Thabena* Stål (Parahiraciini) (Gnezdilov, 2015b), но встречается и среди западнопалеарктических родов, например, в роде *Latilica* Emeljanov (Gnezdilov, Mazzoni, 2004a) (Рисунок Е.26 Приложения Е).

При описании строения яйцеклада принята система наименований Т. Бургуэна (Bourgoin, 1993), детализированная мной (Гнездилов, 2002) (Рисунки 4.13 и 4.14).

Анальная трубка (An) от удлиненной до почти круглой (сверху). Гоноплаки (Gr 1 и Gr 2) выпуклые, граница между первыми (Gr 1) и вторыми (Gr 2) долями выражена в виде поперечного надреза или практически незаметна и может быть идентифицирована только по складке или полосе слабой пигментации. По внутреннему краю третьих долей гоноплак (Gr 3) слияние неполное, здесь заметно пигментирован медиальный край долей – вилочка (Fk) и прилежащие к медиальному краю мембранозные поля. На внешней поверхности гоноплак (Gr 1 и Gr 2) могут быть развиты поперечные кили. Гонапофизы IX (Gpо IX) сросшиеся в проксимальной части, подвижно сочленены с ковшеобразным мостом гоноспикулума (Gbd), который, в свою очередь, соединен с задней камерой вагины (VP). Проксимальная часть задней соединительной пластинки гонапофизов IX (pPCL) у представителей большинства рассмотренных родов выпуклая, с перетяжкой (сбоку), у представителей родов *Phasmena* Melichar, *Quadriya* Ghauri и *Tshurtshurnella* Kusnezov эта перетяжка слабая, либо вовсе незаметна. Дистальные части задней соединительной пластинки гонапофизов IX (dPCL) загнуты перед вершиной дуговидно или под углом. Между дистальными частями задних соединительных пластинок находится слабопигментированная область – медиальное поле (mf), которое может быть слабо выпуклым, часто с двумя долями в верхней части, которые могут срастаться, или преобразовано в длинный отросток. Между ползками задней соединительной пластинки (Fr) и проксимальными частями задних соединительных пластинок (pPCL) располагаются слабопигментированные области – латеральные поля (lf), которые могут быть плоскими или выпячиваться в виде отростков. Ползков задней соединительной пластинки (Fr) соединяется с гонококсой IX (Gx IX), которая представлена узкой пластинкой, неподвижно соединенной с гоноплаками (Gr 1 и Gr 2). Гонококса IX (Gx IX) соединена в свою очередь с интергонококсальной пластинкой (iGxP) и мостом гоноспикулума (Gbd). Эндогонококсальный отросток (GxP) несет апикальную (al) и субапикальную (sl) лопасти. Апикальная лопасть (al) может быть простой, либо пальчатой. На поверхности эндогонококсального отростка (GxP), как правило, выражены 2 поля более сильной пигментации (pp). Передняя соединительная пластинка гонапофиза

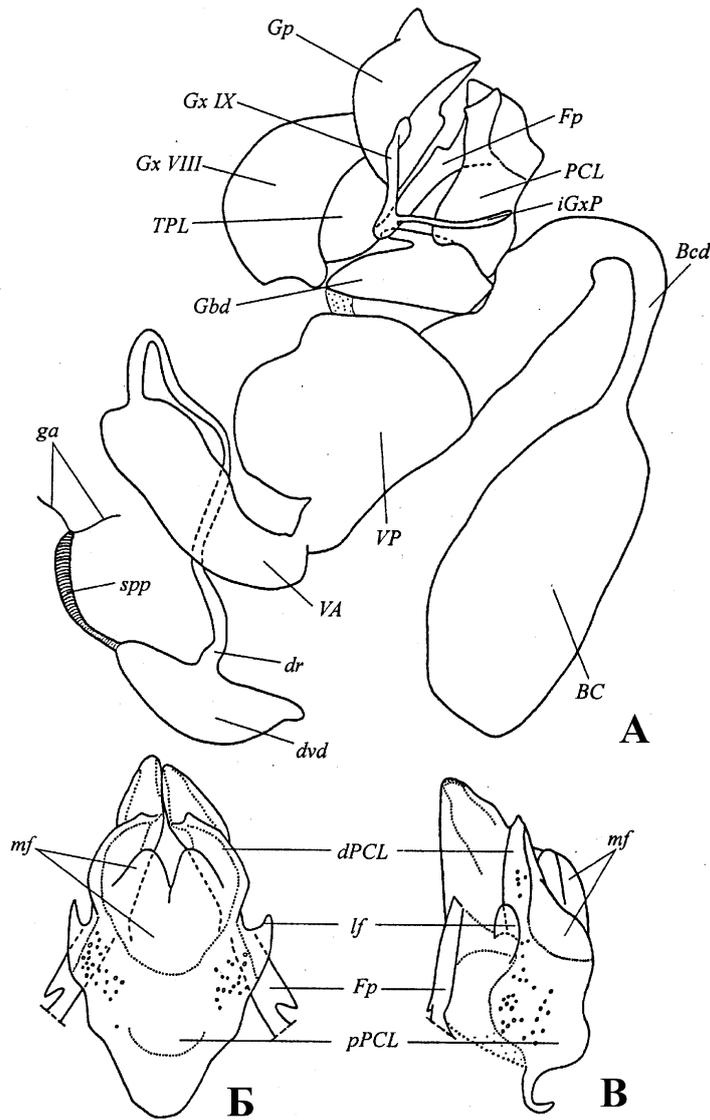


Рисунок 4.13 – Яйцеклад, схема (по: Гнездилов, 2002). А – *Mycterodus (Comporodus) ovifrons* (Puton), яйцеклад и комплекс эктодермальных половых протоков сбоку, Б – *Hysteropterum reticulatum* (Herrich-Schaeffer), задние соединительные пластинки гонапофизов IX снизу, В – то же, сбоку. Обозначения: PCL – задняя соединительная пластинка гонапофиза IX, pPCL – проксимальная часть задней соединительной пластинки гонапофиза IX, dPCL – дистальная часть задней соединительной пластинки гонапофиза IX, Fp – полозок задней соединительной пластинки гонапофиза IX, mf – медиальное поле гонапофизов IX, lf – латеральные поля гонапофизов IX, AV (Anterior vagina) – передняя камера вагины, VP (Posterior vagina) – задняя камера вагины, BC (Bursa copulatrix) – копулятивная сумка, Bcd (Bursa copulatrix ductus) – проток копулятивной сумки, spp (Pars intermedialis) – средняя часть сперматеки, dvd (Diverticulum ductus) – боковой проток сперматеки, dr (Ductus reserptaculi) – проток сперматеки, ga (Glandula apicalis) – вершинные железы сперматеки.

VIII (ACL) в виде зубчатой лопасти с апикальной (at) и латеральной (lt) группами зубцов. Апикальная группа включает 1-3 зубца, в латеральной группе – от 2 до 5 зубцов. Эндогонококсовая лопасть (GxL) несет щетинки на внешней поверхности. Гонококсы VIII (Gx VIII) в виде поперечной пластинки с рядами щетинок на внешней поверхности. Дорсальный край гонококсы VIII (Gx VIII) может лопастевидно (db) выдаваться за плоскость треугольной пластинки (TPL), которая в свою очередь может выпячиваться при основании передней соединительной пластинки (ACL) в виде придатка (ap).

#### 4.5.1 Случай аналогичной модификации яйцеклада *Issidae* и *Nogodinidae*

В 2003 году мной была установлена триба Colpopterini в семействе Issidae для Неотропических родов *Coloptera* Burmeister и *Neocoloptera* Dozier на основании признаков внешнего строения, таких как форма и жилкование передних и задних крыльев (Gnezdilov, 2003b). При этом было отмечено, что один из видов рода *Coloptera* (позже для этого вида был установлен род *Caudibeccus* Gnezdilov et O'Brien (Gnezdilov, O'Brien, 2008)) характеризуется специализированным клювовидным яйцекладом. Годом позже состав трибы был расширен за счет нескольких Ориентальных родов, обладающих сходным клювовидным яйцекладом (Gnezdilov et al., 2004). Решение объединить роды, характеризующиеся сходным строением столь сложного образования, как клювовидный яйцеклад казалось вполне естественным. Однако изучение внутреннего строения яйцеклада у различных представителей трибы Colpopterini *sensu* Gnezdilov et al., 2004 и трибы Issini Spinola показало, что мы скорее имеем дело с параллельным возникновением сходных типов яйцекладов в двух группах цикадовых – Colpopterini *sensu stricto* (Gnezdilov, 2003) в Неотропике и Issini Spinola в Ориентальной области, нежели с его однократным возникновением в трибе Colpopterini *sensu lato* (Colpopterinae, Nogodinidae) (Гнездилов, 2012а).

Среди Colpopterini роды *Ugoa* Fennah и *Jamaha* Gnezdilov et O'Brien имеют округлые гоноплаки, род *Coloptera* Burmeister – удлинённые, а род *Caudibeccus* Gnezdilov et O'Brien характеризуется исключительно специализированным клювовидным яйцекладом (Гнездилов, 2012а). Ранее я высказал предположение

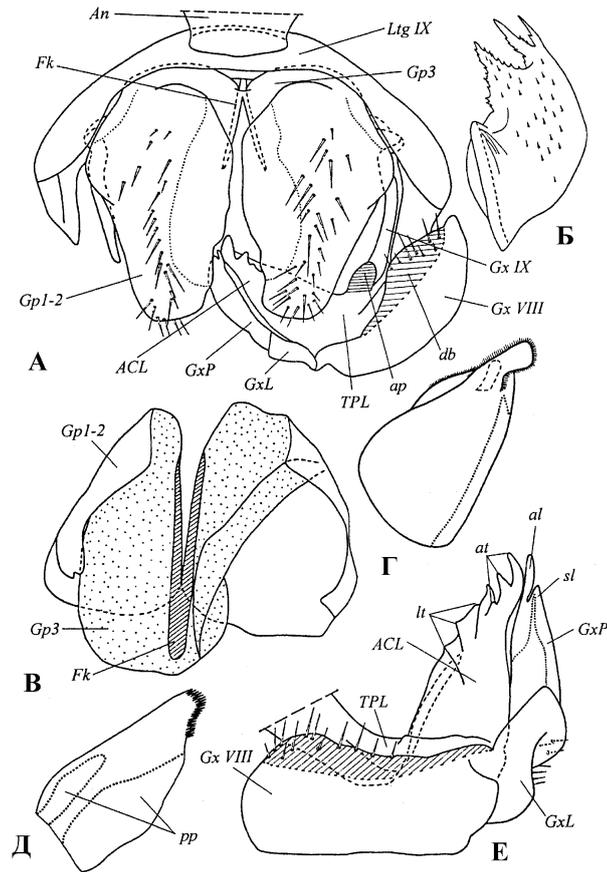


Рисунок 4.14 – Яйцеклад, схема (по: Гнездилов, 2002). А – *Mulsantereum maculifrons* (Mulsant et Rey), гоноплаки и гоноапофизы VIII сверху; Б – *Issus coleoptratus* (Fabricius), эндогонококсальный отросток; В – *Mycterodus (Comporodus) ovifrons* (Puton), гоноплаки снизу; Г – *Latematium latifrons* (Fieber), эндогонококсальный отросток; Д – *Hysteropterum reticulatum* (Herrich-Schaeffer), эндогонококсальный отросток; Е – *Rhissolepus ergenensis* (Becker), гоноапофиз VIII. Обозначения: An – анальная трубка, AC – анальный столбик, Gx VIII – гонококса VIII, Gx IX – гонококса IX, iGxP – интергонококсальная пластинка, GxP – эндогонококсальный отросток, al – апикальная лопасть эндогонококсального отростка, sl – субапикальная лопасть эндогонококсального отростка, pp – поля пигментации эндогонококсального отростка, GxL – эндогонококсальная лопасть, db – выступающий дорсальный край эндогонококсальной лопасти, Gr (Gr 1, Gr 2, Gr 3) – первые, вторые, третьи доли гоноплак, Fk – вилочка третьих долей гоноплак, Gbd – мост гоноспикулула, ACL – передняя соединительная пластинка гоноапофиза VIII, at – апикальные зубцы передней соединительной пластинки, lt – латеральные зубцы передней соединительной пластинки, TPL – треугольная пластинка гоноапофиза VIII, ap – придаток при основании передней соединительной пластинки, Fa – ползочек передней соединительной пластинки гоноапофиза VIII.

(Gnezdilov, 2003b), что такой яйцеклад может использоваться для прокалывания тканей растений. Однако возможен и другой вариант яйцекладки, при котором яйца просовываются при помощи удлиненного яйцеклада, например, в пазухи листьев, цветки, трещины коры и т.п. Последний вариант кажется более реальным, если учесть, что передние соединительные пластинки, обычно используемые для прокалывания или пропиливания тканей другими видами с колюще-пилящими яйцекладами, у *Caudibeccus* слабо склеротизованы и лишены зубцов (Gnezdilov, 2003b). Впрочем, у ориентальных родов трибы Issini (*Eupilis* Walker и *Tempsa* Stål) они выглядят более прочными и сильнее склеротизованными (Гнездилов, 2012a). Нечто подобное предполагается для древнейших хоботных, пермских Archescytinidae, имевших длинный и тонкий яйцеклад и откладывавших яйца в стробилы голосеменных (Беккер-Мигдисова, 1972). В роде *Colpoptera* (например, у *C. sinuata* Burmeister) мы видим длинную, узкую анальную трубку, но еще не стилетообразные гоноплаки (Gnezdilov, O'Brien, 2008) и вполне «обычного» строения соединительные пластинки гонапофизов.

Доказательством независимого возникновения специализированного яйцеклада у американских и азиатских иссид служит разница в строении соединительных пластинок гонапофизов VIII и IX. У Issini (*Eupilis* sp.) задние соединительные пластинки гонапофизов IX со жгутовидными апикальными частями, передние соединительные пластинки гонапофизов VIII сильно склеротизованы, узкие, с рядом сравнительно крупных зубцов, эндогонококсальная лопасть короткая (Гнездилов, 2012a). Colpopterini (*Caudibeccus carlota* (Myers)), напротив, характеризуются задними соединительными пластинками гонапофизов IX с короткими апикальными частями, а передние соединительные пластинки гонапофизов VIII у них равны по длине эндогонококсальному отростку и слабо склеротизованы, лишены зубцов. У обоих видов гоноплаки удлиняются, срастаясь дорсально и приобретая функцию чехла (ножен) для стилетообразных передних соединительных пластинок. В обеих группах ясно намечены переходы от яйцекладов с округлыми гоноплаками к удлиненным клювовидным: *Ugoa–Colpoptera–Caudibeccus* в Неотропике и *Gabaloecca–Eupilis–Tempsa* в Ориентальной области.

Для высших Fulgoroidea характерен постепенный переход к открытому способу откладки яиц, способствовавшему становлению загребающе-месящего и

месяще-приклеивающего яйцекладов (Емельянов, 1979). У общего предка иссидоидных Fulgoroidea яйцеклад, вероятно, был неспециализированным – загребающее-месящим. Переход к колюще-пилящему яйцекладу происходил независимо в разных группах. Пример формирования колюще-пилящего яйцеклада на основе загребающе-месящего демонстрирует неотропическая триба Cladodipterini в семействе Dictyopharidae (Емельянов, 1980). Монотипическое подсемейство Gastriniinae Fennah семейства Nogodinidae Melichar также характеризуется длинным и узким яйцекладом (Fennah, 1987b). В отличие от Colpropterini и Issini у рода *Gastrinia* Stål функция ножен, по-видимому, переходит к массивной анальной трубке, облегающей сверху и с боков узкие гоноплаки (Гнездилов, 2012a).

Вполне вероятно, что первые высшие Fulgoroidea обладали яйцекладом, сходным по строению передней (с широким гребнем) гонапофизов VIII и задних соединительных пластинок (уплощенных дорсо-вентрально) гонапофизов IX с современными представителями семейства Dictyopharidae (Гнездилов, 2003). Далее яйцеклад видоизменялся в двух направлениях, обусловленных типом яйцекладки. В одном случае, задние соединительные пластинки гонапофизов IX становятся более выпуклыми (ковшеобразными), что мы наблюдаем в семействах Caliscelidae, Issidae, Tropiduchidae и Flatidae. В другом случае, передние соединительные пластинки гонапофизов VIII вытягиваются, все более напоминая стилеты, что имеет место в семействах Acanaloniidae, Nogodinidae, Ricaniidae и части Issidae (Issini). Сужение передних соединительных пластинок наблюдается уже у Caliscelidae и Nogodinidae (Bladinini) (Гнездилов, 2003).

#### 4.6 Яйцо

Классическая работа по описанию морфологии яйца и микропилярной системы цикадовых принадлежит голландскому специалисту Р. Коббену (Cobben, 1965). Яйца иссид белые, после откладки становятся оранжевыми или бледно-желтыми; крупные, овальные, выпуклые с вентральной и вогнутые с дорсальной стороны, с одним микропиле на анимальном конце (Рисунок 4.15) (Каплин, 1985, 1986a; Wheeler, Wilson, 1987; Чумак, 2005). Хорион прозрачный, с полигональной скульптурой (Кулиева, 1962; Wheeler, Wilson, 1987). Перед вылуплением личинок, в частности, у представителей рода *Agalmatium* Emeljanov, сквозь оболочку

просвечивают глаза личинки в виде двух ярко-красных пятен; одновременно с изменением окраски изменяется и форма яйца – один его конец заостряется, а другой становится более тупым (Кулиева, 1962).

У *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov размер зрелых яиц составляет 1.02 на 0.45 мм, а объем яйца соответственно  $0.1081 \text{ мм}^3$  (Каплин, 1985, 1986а). Размер зрелых яиц *Agalmatium bilobum* (Fieber) составляет 0.9 на 0.5 мм. (Чумак, 2005). Е.И. Шлингер (Schlinger, 1958) для *A. bilobum* в Калифорнии указывает длину яиц от 2 до 5 мм, в среднем – 3 мм, ширина варьирует от 1.5 до 2.5 мм. Структура хориона и микропиле двух видов иссид – *Issus coleoptratus* (Fabricius) и *Agalmatium flavescens* (Olivier) была описана Р. Коббеном (Cobben, 1965). В частности, эти виды заметно

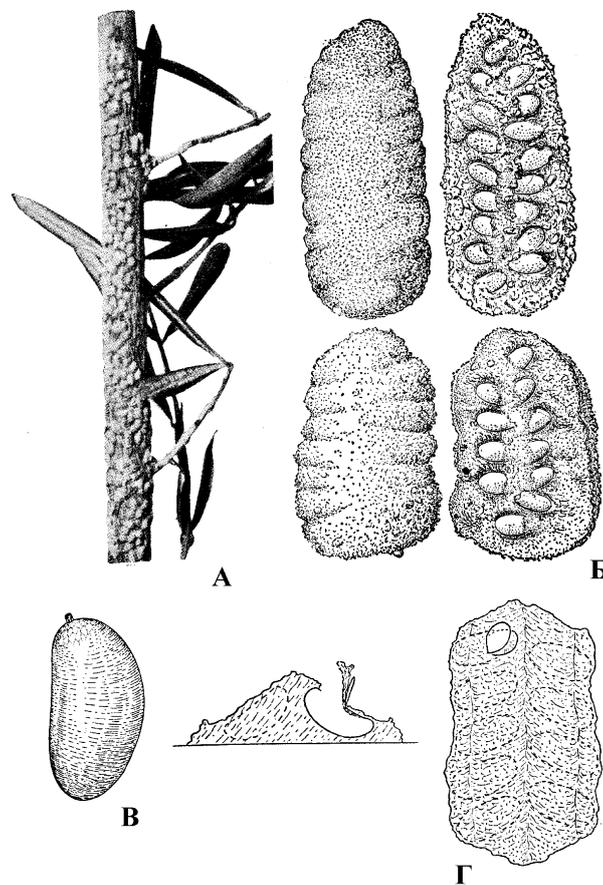


Рисунок 4.15 – Яйцо и яйцекладка. А, Б, В – *Agalmatium flavescens* (Olivier) (по: Silvestri, 1934 и Cobben, 1965); Г – *A. bilobum* (Fieber) (по: Schlinger, 1958). А – участок стебля с яйцевыми коконами, Б – яйцевые коконы в поперечном разрезе, В – яйцо, Г – выход личинки из яйцевой камеры.

различаются по строению микропиле – у *A. flavescens* оно имеет бочонковидную (округлую) форму, в то время как у *I. coleoptratus* – неправильную, шиповатую

(Cobben, 1965). Заметна и разница в структуре хориона, который более гладкий с мелкочаеистой скульптурой у *A. flavescens* и шиповатый у *I. coleoptratus*.

#### 4.7 Личинка

Личинки иссид, как и всех цикадовых, имеют 5 возрастов, за исключением некоторых представителей подсемейства Orgeriinae (Dictyopharidae) у которых бывает только 4 возраста (Емельянов, 1980). В литературе сравнительно мало сведений по морфологии преимагинальных стадий Issidae. В особенности это касается фауны Западной Палеарктики. Ф. Сильвестри (Silvestri, 1934) описал и нарисовал личинку 1-го возраста *Agalmatium flavescens* (Olivier). Рисунок личинки 5-го возраста *Alloscelis vittifrons* (Ivanoff) опубликован В.Н. Логвиненко (1975, рис. 207, 2), а О.Н. Лукьянова (1991) описала и проиллюстрировала личинку 5-го возраста *Quadriwa allotria* (Lukjanova). В недавнее время были опубликованы рисунки личинок *Issus coleoptratus*, *I. muscaeformis* (Schrank) и *Agalmatium bilobum* (Stöckmann et al., 2013). Большой вклад в изучение личиночной морфологии на материале фауны Тайваня внесли Ч.-Л. Чен и Ч.-Т. Ян (Cheng, Yang, 1991a, 1992). Недавно мной в соавторстве с коллегами были описаны личинки 5-го возраста *Conosimus baenai* Gnezdilov et Aguin-Pombo (Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014), *Thabena brunneifrons* (Bonfils, Attie et Reynaud) (Chan et al., 2013) и *Tshurtshurnella decempunctata* Gnezdilov et Gjonov (Gnezdilov, Gjonov, 2015) (Рисунок 4.16). В свою очередь А.Г. Уилер и С.У. Уилсон (Wheeler, Wilson, 1987, 1988) описали морфологию яйца и все личиночные возраста трех видов американского рода *Thionia* Stål.

Чен и Ян (Cheng, Yang, 1991a) показали различия в строении личинок 5-го возраста Issini с одной стороны и Hemisphaeriini плюс Parahiraciini с другой. Если у Issini восковые железы присутствуют на VII и VIII тергитах (наиболее выражены на VIII), то Hemisphaeriini и Parahiraciini совсем лишены восковых желез. Однако, по моим наблюдениям, не все представители Issini обладают восковыми полями. Так, пара отчетливых восковых полей имеется на VIII тергите *Scorlupella medea* Logvinenko и *Kovacsiana abyssinica* Synave и других видов, рассмотренных ниже, но у *Mufterodus (Semirodus) colossicus* Dlabola на их месте образуются глянцевые поля (бляшки), а у *Alloscelis vittifrons* (Ivanoff) их вовсе нет.

У живых личинок *Issini* можно заметить длинные восковые нити – фотографии некоторых видов опубликованы: *Thabena brunnifrons* (Bonfils, Attie et Reynaud)

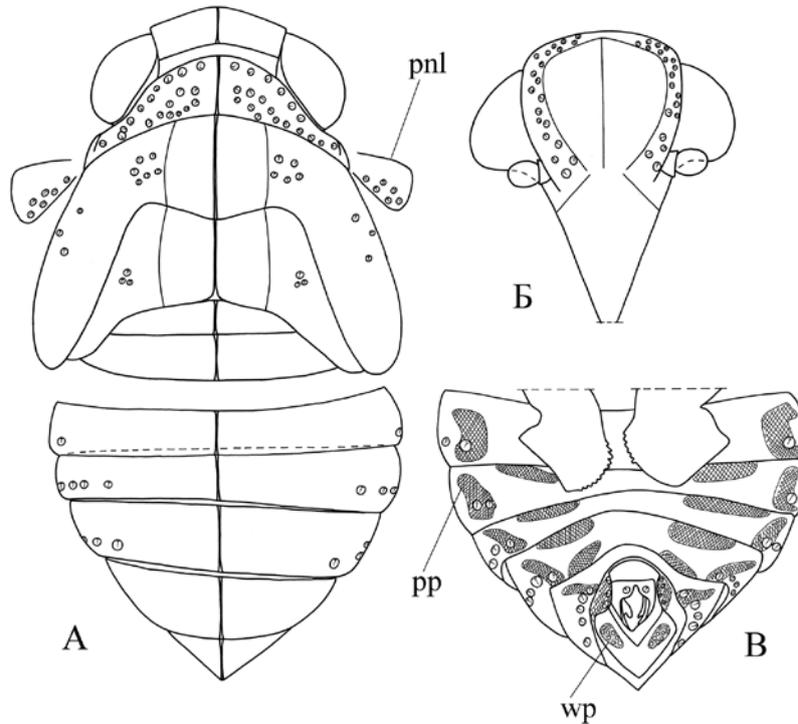


Рисунок 4.16 – Личинка 5-го возраста *Tshurtshurnella decempunctata* Gnezdilov et Gjonov (по: Gnezdilov, Gjonov, 2015). А – вид сверху, Б – голова снизу, В – брюшко снизу. Обозначения: pp – поля пигментации, pnl – паранотальные лопасти, wp – восковые поля.

(Chan et al., 2013, figs 2-3); *Issus coleoptratus* (Fabricius) (Badmin, 2010, plate 4, fig. 3).

А.Ф. Емельянов (2009) проанализировал эволюционные аспекты преобразования полей восковых желез у фулгороидных цикадовых. В семействе Issidae поля восковых желез развиты на 5-м личиночном возрасте только на VII и VIII сегментах брюшка. Железы VII сегмента уменьшены по сравнению с таковыми VIII сегмента. У *Agalmatium flavescens* (Olivier) на 1-м личиночном возрасте на VII тергите представлена одна кратеровидная железа, а на VIII – нормальное поле простых восковых желез (Silvestri, 1934). Ясно, что на каком-то возрасте кратеровидная железа будет заменена нормальным восковым полем, присущим 5-му возрасту. Бортик сенсорной ямки выделяет воск. Восковые поля вторично отсутствуют целиком у Caliscelidae и Hemisphaeriini плюс Parahiraciini (Issidae). Вероятно, предок всех высших Fulgoroidea полностью утратил (в фенотипе) восковые поля на VI сегменте, сохранив на VII и VIII сегментах ряд примитивных

склеротизованных тергалных структур, утраченных у более продвинутых представителей, у которых, однако, восстановились восковые поля на VI тергите. Наиболее сходны с гипотетическим первопредставителем высших Fulgoroidea некоторые виды семейства Nogodinidae (Tongini, Pisachini, Varcini). У Thioniina (Issini) латерально лежащий VIII тергит выглядит как закраина воскового поля и лишен сенсорных ямок. В группу с цельными недифференцированными восковыми полями входят Issidae, Acanaloniidae и Tropiduchidae. У них тергальная склеротизация VIII сегмента исчезает вместе с сенсорными ямками (у Issidae склерит сохраняется, но ямок уже нет). Пример *A. flavescens* позволяет считать, что каждое единичное поле (бляшка) в филогенезе возникло путем полимеризации единичной кратеровидной железы. В онтогенезе такое состояние единичной железы, по-видимому, большей частью проходит в эмбриогенезе, но в случаях крайней олигомеризации возвращается на личиночную стадию – либо только на младшие возрасты, либо до линьки на имаго (Емельянов, 2009).

Тело только что отродившихся личинок у представителей рода *Agalmatium* Emeļjanov желтовато-белого цвета, конец брюшка оранжевый. Через сутки, в процессе питания, личинка чернеет. Длина тела личинки составляет от 1.3 до 1.5 мм. По спинной стороне личинки 1-го возраста идет белая полоса, ее задние ноги значительно длиннее передних и средних. Личинка 2-го возраста черная, а личинки 3-го и 4-го возрастов серовато-черные (Кулиева, 1962).

В.Г. Каплин (1986) приводит данные по морфологии личинок всех возрастов *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov (Каплин, 1986а). Возрастные особенности личинок выражаются в строении крыловых зачатков, голеней и лапок задних ног. Задние лапки личинок 1-3-го возраста – 2-х члениковые, 4-5-го возраста – 3-х члениковые. Второй членик лапки личинок 3-го возраста с двумя, слабо заметными, боковыми зубчиками. Задние голени личинок 1-го возраста без боковых зубцов, 2-5-го возраста – с одним боковым зубцом. Вершины задних голеней и первого членика лапок личинок первого возраста с 3-4, второго – с 4-5, третьего – с 6, четвертого – с 7, пятого – с 7-8 зубцами. Крыловые зачатки появляются у личинок 3-го возраста. У личинок 4-го возраста зачатки передних крыльев достигают примерно середины задних. Зачатки передних и задних крыльев личинок 5-го возраста со следами жилкования. Их апикальные концы почти совпадают и достигают II-III брюшных

тергитов. Личинки 1-5-го возраста с 4 полями восковых желез на VII-VIII брюшных тергитах, отсутствующими у имаго.

Число сенсорных ямок минимально на первом возрасте. Плак (ринариев) на педицелле на 1-м возрасте нет (Emeljanov, 2001). У всех фулгороидов, за исключением Delphacidae, лапка превращается в 3-х члениковую с предпоследнего, 4-го возраста.

*Thionia elliptica* (Germar) (Wheeler, Wilson, 1987): В 1-м возрасте нет боковых зубцов на голенях, которые появляются со 2-го возраста. Число ямок нарастает от 1-го к 4-му возрасту. В 1-3 возрастах лапка 2-сегментная. В 4-м возрасте базальный членик разделяется на два и появляются латеро-апикальные зубцы. Число ямок возрастает от 1-го к 5-му возрасту (Wheeler, Wilson, 1987, 1988).

У иссид на переднеспинке заметен антеролатеродискальный киль и слабо намечен латеральный киль. Постеролатеродискальный и коллатеральный кили не выражены. На средне- и заднеспинке выражены дискальные кили. На зачатках передних крыльев выражены субкостальный и костальные кили.

К сожалению, в моем распоряжении нет личинок представителей всех западнопалеарктических родов, поэтому ниже приведены описания личинок 5-го возраста двух видов, опубликованных мной ранее (Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014; Gnezdilov, Gjonov, 2015), и в дополнение к ним сведения еще по 3 видам из 3 родов, обработанным мной в последнее время.

*Tshurtshurnella decempunctata* Gnezdilov et Gjonov (Материал: Bulgaria, Stara Planina Mts, Zetjovo village, 28.07.2011, I. Gjonov leg.). Метопы с медиальными и сублатеральными киями, соединяющимися под ее верхним краем. Метопы с 19-20 ямками в двух рядах, расположенных между латеральными и сублатеральными киями с каждой стороны. Корифы со слабым медиальным килем, передний край тупоугольно выгнут, боковые края параллельны, задний край вогнут. Переднеспинка со слабым медиальным килем. В каждой дискально-парадискальной группе переднеспинки по 18 ямок, организованных в три ряда с каждой стороны. В каждой паранотальной группе переднеспинки по 6 ямок, организованных в два ряда (2 + 4) с каждой стороны. Среднеспинка со слабым медиальным килем и отчетливыми латеральными киями; каждая медиальная парадискальная группа с 5-6 ямками с каждой стороны. Заднеспинка со слабыми медиальным и латеральными киями,

последние достигают лишь ее середины; каждая медиальная парадискальная группа с 3 ямками с каждой стороны. Зачатки передних крыльев достигают середины 3-го брюшного тергита. Каждый зачаток с 3 ямками. Третий брюшной тергит с 3 боковыми ямками на каждой стороне, 4-й тергит – с 4–5 ямками, 5-7-й тергиты – с 5 ямками, 8-й тергит – с 3-4 ямками, 9-й тергит – с одной ямкой. 7-й брюшной сегмент без восковых полей. 8-й брюшной сегмент с парой восковых полей. Задние голени с 2 боковыми зубцами дистально и с 8-10 зубцами на вершине. Первый метатарзомер с 2 латеро-апикальными и 2 интермедиальными зубцами.

*Conosimus baenae* Gnezdilov et Aguin-Pombo (Материал: Spain, Sierra del Ahillo, Alcaudete-Jaén, 14.VII.1991, М. Ваена leg.). Метопа с медиальным килем, достигающим основания постклипеуса, и с сублатеральными киями, не достигающими метопоклипеального шва. Медиальный и сублатеральные кили соединяются на верхнем крае метопа. Метопа с 22-24 ямками, организованными в два ряда между латеральными и сублатеральными киями с каждой стороны. Корифа без кия, передний край остроугольно выгнут, боковые края параллельны, задний край вогнут. Хоботок достигает задних кокс. Переднеспинка со слабым медиальным килем; в каждой дискально-парадискальной группе по 12 ямок; в каждой парадискальной группе по 2 + 4 ямки. Среднеспинка со слабым медиальным килем и отчетливыми боковыми киями; каждая медиальная парадискальная группа с 5 ямками. Заднеспинка со слабым медиальным килем и сглаженными боковыми киями; каждая медиальная парадискальная группа с одной ямкой (подобное состояние отмечено также в роде *Sfaxia* Bergevin). Зачатки передних крыльев достигают середины 4-го брюшного тергита. Каждый зачаток с 2 ямками в продольном ряду и 2 изолированными ямками по сторонам. 4-й брюшной тергит с 4 боковыми ямками с каждой стороны, 5-й тергит – с 6 ямками, 6-8-й тергиты – с 5 ямками, 9-й тергит – с 3 ямками. Задние голени с 2 боковыми зубцами дистально и 8-9 апикальными шипами. Первый метатарзомер с 2 латеро-апикальными и 5-6 интермедиальными зубцами.

*Alloscelis vittifrons* (Ivanoff) (Материал: Konstantinograd, VIII.1923, Th. Lukianovitsh leg.): Метопа с медиальным и сублатеральными киями. Метопа с 25-26 ямками на каждой стороне в 2-х рядах. В каждой дискальной-парадискальной группе переднеспинки – 16 ямок в 3-х поперечных рядах сверху вниз: 7 + 6 + 3. В каждой

паранотальной группе переднеспинки по 7-8 ямок в 2-х продольных рядах (5-6 ямок вдоль внешнего края + 2 конутри). В каждой медиальной парадискальной группе среднеспинки по 8-9 ямок, сгруппированных в 2 поперечных ряда + 1 ямка. Зачатки передних крыльев с 3-4 ямками. В каждой медиальной парадискальной группе заднеспинки по 3 ямки, сгруппированных близко друг к другу. Абдоминальный тергит III – 5-6 ямок с каждой стороны (4-5 + 1), тергит IV – 6 ямок (5 + 1), тергит V – 5 ямок (4 + 1), тергит VI – 6 ямок (5 + 1), тергит VII – 6 ямок (5 + 1), тергит VIII – 5-6 ямок (4-5 + 1), тергит IX – 2 ямки. Восковых полей нет. Задние голени с 2 боковыми зубцами дистально. На вершинах задних голеней 11 зубцов. Первый членик задних лапок в 1.5 раза длиннее второго, с 2 латеро-апикальными и 3 интермедиальными (2 крупных и 1 мелкий) зубцами. Второй членик задних лапок только с 2 латеро-апикальными зубцами.

*Mycterodus (Semirodus) colossicus* Dlabola (Материал: Greece, Kos I., 14.IV.1991, M. Asche, H. Hoch leg.): Метопы с сублатеральными киями, соединяющимися не доходя до ее верхнего края. Корифы поперечная, с тупоугольно выгнутым передним краем и тупоугольно вогнутым задним краем. Переднеспинка без кия, с 24 ямками в 4 рядах в дискальной группе, 5 ямками в парадискальной группе и с 4 ямками в паранотальной группе. Среднеспинка со сглаженным медиальным килем и четкими латеральными киями, с 7 ямками в парадискальной группе. Заднеспинка со сглаженным медиальным килем и четкими латеральными киями, с 3 ямками в парадискальной группе. Зачатки передних крыльев с 6 ямками в 2 рядах – 3 ямки на радиальной жилке ( $R_1$ ), 2 ямки – на медиальной жилке ( $M_1$ ) и 1 ямка – в основании переднего кубитуса (CuA). Тергит IV – 4 ямки, тергиты V-VIII – 6 ямок, тергит IX – 5 ямок. На VIII сегменте имеется пара гляцевых полей, заместивших восковые поля. Задние голени с 3 боковыми зубцами. На вершинах голеней 9 зубцов. Первый метатарзомер с 5 пикальными зубцами. Второй метатарзомер с 2 латеро-апикальными зубцами.

*Fieberium impressum* (Fieber) (Материал: Spanien, Vélez Robio, 17. Sept. 1978, F.R. Heller leg.): Метопы с медиальным и сублатеральными киями, соединяющимися у ее верхнего края, с 23-24 ямками в 2 рядах с каждой стороны. Переднеспинка с 15 ямками в дискальной группе в 3 рядах и 8 ямками в парадискальной группе с каждой стороны. Среднеспинка с 3 слабыми киями. В медиальной парадискальной группе

среднеспинки 6 ямок. Заднеспинка с 3 слабыми киями. В медиальной парадискальной группе заднеспинки 4 ямки. Зачатки передних крыльев с 6 ямками в 2 рядах. IV тергит с 4 ямками с каждой стороны, V-VIII – с 6 ямками, IX – с 2 ямками. Задние голени 2 боковыми зубцами. Вершины голеней с 7 апикальными зубцами. Первый метатарзомер с 8 апикальными зубцами. Второй метатарзомер с 2 латеро-апикальными зубцами.

#### 4.8 Кариотип

Первые данные по кариотипам и структуре семенных и яйцевых фолликулов иссид были получены Л. Дюфуром (Dufour, 1833) для *Issus coleoptratus* (Fabricius), Б. Парида и Б. Далуа (Parida, Dalua, 1981) для *Brahmaloka* sp. и А.Ф. Емельяновым с В.Г. Кузнецовой (1983) для *Agalmatium bilobum* (Fieber). Западнопалеарктические виды активно изучались в последние годы А. Марьянской-Надаховской с соавторами (Maryanska-Nadachowska et al., 2006) и В.Г. Кузнецовой с соавторами (Kuznetsova et al., 2010). Один из восточнопалеарктических видов, *Dentatissus damnosus* (Chou et Lu), был изучен Р.-Г. Тиань с соавторами (Tian et al., 2004). В целом, к настоящему моменту в этом отношении изучены 36 видов из 22 родов (Таблица В.2 приложения В).

Хромосомы иссид, как и всех цикадовых, голокинетического или голоцентрического типа, не имеющие локализованной центромеры (Kuznetsova, Aguin-Pombo, 2015). Гетерогаметны самцы, то есть у самок имеется две X-хромосомы (XX), а у самцов только одна X-хромосома (XO). На основе этой системы в результате слияния X-хромосомы и аутосомы возникает нео-Y-хромосома (White, 1973; Blackman, 1995).

Имеющиеся данные показывают, что кариотип самцов (диплоидный хромосомный набор) у большинства видов трибы Issini –  $2n = 26 + X$ , за исключением, *Latilica maculipes* (Melichar) и *Brachmaloka* sp., где обнаруживается кариотип –  $2n = 24 + X$ , а также *Falcidius limbatus* (Costa) с кариотипом  $2n = 24 + \text{нео-Y}$  (Kuznetsova et al., 2010).

В качестве модального (возможно также предкового) у Issidae принят кариотип –  $2n = 26 + X$ . Кариотип  $2n = 24 + X$ , представленный в родах *Latilica* Emeljanov и *Brahmaloka* Distant, мог сформировался в результате слияния двух

аутосомных пар модального кариотипа  $2n = 26 + X$ , причем, поскольку эти роды и виды не являются близкородственными, то разные пары аутосом могли быть вовлечены в этот процесс и соответственно изменение кариотипа у этих видов следует рассматривать, как два независимых события (Kuznetsova et al., 2010).

Возникновение системы  $2n = 24 + \text{neo-XY}$  у *Falcidius limbatus* (Costa) произошло, вероятно, благодаря слиянию аутосомы и предковой X-хромосомы в первоначальной системе  $2n = 26 + X$ , с последующим формированием neo-Y хромосомы и потерей одной пары аутосом. Таким образом, кариотип  $2n = 24 + \text{neo-XY}$  следует рассматривать в качестве продвинутого по отношению к модальному (Kuznetsova et al., 2010).

Некоторые виды были изучены также на предмет хромосомных маркеров с использованием техники FISH. Так, в пределах трибы Issini хромосомы у видов с кариотипом  $2n = 26 + X$  выглядят морфологически вполне одинаково, не проявляя существенных различий в размере или структуре между видами. Как правило, имеется пара крупных аутосом плюс другие пары хромосом уменьшающихся в размере, при этом 3-4 пары хромосом заметно крупнее других во время митоза; X-хромосома сходна по размеру с крупными бивалентами (Kuznetsova et al., 2010). Однако, В.Г. Кузнецова с соавторами (Kuznetsova et al., 2009) установила, что даже при морфологической схожести хромосом разных видов они могут существенно различаться по содержанию и локализации C-гетерохроматина. Так, *Hysteropterum albaceticum* Dlabola и *Agalmatium bilobum* (Fieber) обладают большим содержанием C-гетерохроматина, но его существенно больше у первого вида; также и в кариотипе *Bubastia obsoleta* (Fieber) C-гетерохроматина больше, нежели у *Zopherisca tendinosa* (Spinola) (Kuznetsova et al., 2009, 2010). Кроме того были обнаружены межвидовые различия в структуре X-хромосом у *A. bilobum* (Fieber), *Latissus dilatatus* (Fourcroy), *Mycterodus collosicus* Dlabola с одной стороны и *H. albaceticum* Dlabola, *B. obsoleta* (Fieber), *B. saskia* Dlabola и *Falcidius doriae* (Ferrari) с другой (Kuznetsova et al., 2009, 2010).

## ГЛАВА 5 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE

В мировой литературе не много сведений по экологии представителей семейства Issidae. Данные о характере местообитаний и трофической специализации отдельных видов рассеяны в массе фаунистической и таксономической литературы. При этом доля достоверных сведений о кормовых растениях тех или иных видов, проверенных на личинках или имаго, крайне мала. К числу хорошо изученных в биоценоотическом отношении региональных фаун относятся лишь иссиды Казахстана (Емельянов, 1969; Митяев, 2002).

### **5.1 Фенология, кормовые растения и типы заселяемых сообществ**

По имеющимся сведениям все иссиды относятся к эпифитобионтам, то есть являются открытоживущими насекомыми, питающимися на надземных частях растений (Каплин, 1986b, 2008). Для многих Fulgoroidea, к которым принадлежат иссиды, характерна флоэмбибиция, однако, ксилембибиция часто встречается у полифагов (Raven, 1983; Novotný, Wilson, 1997). До недавнего времени в литературе не имелось опытного подтверждения флоэмной или, наоборот, ксилемной диеты иссид и лишь в 2016 году группой немецких исследователей было доказано, что *Issus coleoptratus* (Fabricius) питается флоэмным соком плюща и, более того, этот вид способен нейтрализовать сапонины, содержащиеся в этом соке (Himmelsbach et al., 2016).

К числу хорошо изученных видов относятся, с одной стороны, хозяйственно значимые виды, такие как, *Agalmatium bilobum* (Fieber) (Чумак, 2005; Gnezdilov, O'Brien, 2006), с другой стороны, широко распространенные и массовые или, наоборот, редкие виды в том или ином регионе, как, например, *I. coleoptratus* и *I. muscaeformis* (Schrank) в Великобритании (Whitehead, Key, 2010; Badmin, 2010), а также случаи ненамеренной интродукции, как это имело место с *Mycterodus ovifrons* (Puton) в Казахстане (Каримова, 2009; Гнездилов, 2015b). Таким образом, представляется крайне важным обобщить имеющиеся литературные данные и собственные наблюдения для того, чтобы составить представление о биотопических

предпочтениях и кормовой специализации отдельных видов семейства (Приложение Г).

Из числа ориентальных видов достоверные сведения имеются для *Hemisphaerius interclusus* Noualhier, который в Южном Вьетнаме обычен на открытых солнечных участках, в частности, вдоль дорог и на полянах, на *Saccharum spontaneum* (L.) (Poaceae) (Гнездилов, 2013d) и *Rotundiforma nigrimaculata* Meng, Wang et Qin, который был собран в кроне бамбуков (искусственные посадки) в Китае методом окулировки (Meng et al., 2013), оба вида из трибы Hemisphaerini. Для *Thabena brunnifrons* (Bonfils, Attie et Reynaud) из трибы Parahiraciini и *Euroxenus vayssieresii* (Bonfils, Attie et Reynaud) из трибы Issini доказана широкая полифагия. Первый из этих видов отмечен на представителях 22 семейств двудольных растений (Attie et al., 2005, 2008; Chan et al., 2013), второй – на представителях трех семейств (Attie et al., 2008). Оба вида, до сих пор известны только с островов Индийского и Тихого океанов (Реюньен, Родригес, Сингапур, Тайвань, Донгша (Пратес)), причем, на Маскаренских островах эти виды связаны исключительно с экзотическими растениями (Attie et al., 2008).

Среди Неарктических иссид, указаны кормовые растения для нескольких видов рода *Thionia* Stål – здесь преобладают ассоциации с древесными растениями. Так, *Th. simplex* (Germar) является полифагом двудольных, как древесных, так и травянистых. *Th. elliptica* (Germar) связана с дубами, при этом в Пенсильвании (США), в основном, живет на *Quercus ilicifolia* Wangenh., также имаго и личинки *Th. bullata* (Say), питаются на трех видах сосен, включая, интродуцированную в США, *Pinus sylvestris* L., а *Th. producta* Van Duzee отмечена на можжевельнике (*Juniperus* sp.) (Doering, 1938; Wheeler, Wilson, 1987, 1988; Bartlett et al., 2014).

По всей видимости, многие тропические виды обитают также в кронах деревьев. Так, в ходе изучения фауны членистоногих древесных крон Панамы ловушками были собраны представители родов *Dracela* Signoret, *Picumna* Stål, *Oronoqua* Fennah и *Thionia* Stål (Gnezdilov et al., 2010). В частности, *Oronoqua ibisca* Gnezdilov, Bonfils, Aberlenc et Basset (Issini), описанная по материалам Панамского проекта «IBISCA», встречается на высоте от 7 до 14 м на *Cecropia insignis* Liebm. (Cecropiaceae) (Gnezdilov et al., 2010). В Брунее в результате окулировки крон *Shorea johorensis* Fox. (Dipterocarpaceae) был собран *Bruneastrum cardinale* Gnezdilov из

трибы Hemisphaerini, а при окуливании *Pentaspadon motleyi* Hook. (Anacardiaceae) – представитель рода *Tempsa* Stål из трибы Issini (Gnezdilov, 2015a).

В Великобритании личинки *Issus coleoptratus* также обнаруживаются в кронах деревьев на высоте до 8 м (Badmin, 2010).

Среди афротропических видов известны находки *Chimetopon camerunensis* Schmidt на плантациях какао (Гнездилов, 2013a). *Ikonza angolensis* Gnezdilov собрана на *Haplocoelum foliolosum* (Hiern) Bullock из семейства Sapindaceae, который широко распространен в Африке и представляет собой листопадное дерево или кустарник, встречающийся как на открытых пространствах травяных сообществ, так и в лесных сообществах до 1850 м над уровнем моря (Bosch, 2011; Гнездилов, 2016a).

В сообществах маквиса Греции *Mycterodus drosopouloسی* Dlabola и *Zopherisca penelopeae* (Dlabola) связаны исключительно с *Quercus coccifera* L. (Рисунок 5.1). В мае 2015 года значительные серии обоих видов были собраны мной на горе Парниса (Parnitha) в окрестностях Афин, на высоте от 250 до 500 м над уровнем моря, причем, *Z. penelopeae* встречалась, как на стадии имаго, так и на стадии личинки 5-го возраста (Gnezdilov, 2015d).



Рисунок 5.1 – Местообитание *Mycterodus drosopouloسی* Dlabola и *Zopherisca penelopeae* (Dlabola): Греция, окрестности Афин.

Яйца откладываются иссидами открыто на почву или на поверхность растений (Каплин, 1985; Badmin, 2010). Так, *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov откладывает яйца на ветви саксаулов и солянок (Каплин, 1986а). Хорошо изученные в этом отношении виды рода *Agalmatium* Emeljanov откладывают яйца, покрытые кашицей из частиц грунта, сохраняющегося в геотеке, и затвердевающего на воздухе, на стебли растений и даже на телеграфные столбы (Silvestri, 1934; Schlinger, 1958; Чумак, 2005). Наличие геотеки характерно для многих западнопалеарктических видов иссид – во время препарировки яйцеклада мне часто приходилось обнаруживать комки грунта. Г. Мюллер (Müller, 1942) описал яйцекладку *I. coleopratus*. В частности, он отметил, что две, пойманные им, самки этого вида отложили в общей сложности 118 яиц, облепленных комочками грунта и лишь немногие из этого числа яиц были не покрыты частицами грунта. Мюллер предположил, что *I. coleopratus*, также как представители семейства Dictyopharidae, захватывают гонапофизами частицы грунта, смешивают их с секретом яйцекладных желез и обклеивают яйца, получившимся раствором, который затвердевает на воздухе.

Ф. Сильвестри (Silvestri, 1934) одним из первых описал и нарисовал яйцевые коконы (яйца, покрытые затвердевшей кашицей из частиц грунта) *Agalmatium flavescens* (Olivier) (Рисунок 4.15). В Крыму *A. bilobum* (Fieber) откладывает яйца на лаванде группами до 22 штук в два ряда. Размер кладки в зависимости от количества яиц колеблется от 1.5 до 6 мм, в среднем – 3.7 мм. Кладки размещаются преимущественно (до 95 %) на стороне стебля, обращенной к земле. На одном стебле может быть до 10 кладок (Чумак, 2005). В Калифорнии в яйцекладках того же вида от 6 до 13, а в среднем – 9.5 яиц. Число кладок на одной ветке виноградной лозы достигало от 5680 до 53900 яиц; большинство кладок располагались на высоте от 25 до 75 см (в оригинале указаны дюймы) над землей (Schlinger, 1958). В окрестностях Баку *Agalmatium* sp. (в оригинале приведен под ошибочным названием *Hysteropterum asiaticum*) бóльшая часть яйцекладок (80-90%) размещалась на высоте 1-1.5 м, остальные 10-20% – на высоте 1.5 м (Кулиева, 1962). Самки *Issus coleopratus* (Fabricius) откладывают яйца на поверхность почвы (Badmin, 2010).

А.Г. Уиллер и С.В. Уилсон (Wheeler, Wilson, 1987) предположили, что *Thionia elliptica* (Germar) может откладывать яйца в ткани древесных растений, поскольку у

этого вида имеются зубцы на гонапофизах VIII, а яйца имеют скульптурированный хорион – оба эти признака отмечены также у аканалониид (*Acanaloniidae*) и флатид (*Flatidae*), откладывающих яйца в ткани древесных растений. Однако здесь нужно заметить, что, по-видимому, имеется в виду не прокалывание тканей как таковое, а выскребание в тканях углубления для яйца, как это имеет место у *Acanalonia bivittata* (Say), который откладывает яйца в плодоножки бобовых, при этом самка обхватывает плодоножку гоноплаками и выскребает углубление с помощью зубчатых передних соединительных пластинок гонапофизов VIII (Wilson, McPherson, 1981). Еще один вариант яйцекладки отмечен у *Thabena brunnifrons* (Bonfils, Attie et Reynaud), который откладывает яйца в щели коры (Chan et al., 2013).

Среди цикадовых летне-зимняя эмбриональная диапауза свойственна унивольтинным полифагам трав и кустарников (Каплин, 1986а, 2009). Анализ литературных данных указывает на то, что иссиды являются унивольтинными видами; зимуют яйца в почве или на стеблях растений или личинки 1-3 возраста в прикорневой части растений в верхних слоях почвы или на растениях (Каплин, 1985; Митяев, 2002; Чумак, 2005; Каримова, 2009; Badmin, 2010).

Так, имаго *Issus coleoptratus* (Fabricius) встречаются с мая по октябрь, отдельные особи доживают до декабря, личинки 1-го возраста появляются с конца июля, личинки 2-го возраста – в августе, зимуют личинки 3-го возраста, которые, например, в Великобритании в течение зимы держатся на падубе (*Ilex*) (Badmin, 2010; Niedringhaus et al., 2010). В случае *Mycterodus ovifrons* (Puton) на зимовку уходят личинки 2-го возраста, с наступлением минусовых температур в октябре они обнаруживаются в прикорневой части растений в поверхностных слоях почвы (Каримова, 2009).

Напротив, у *Agalmatium bilobum* (Fieber) зимует яйцо, отложенное во второй половине лета – начале осени на многолетние стебли лаванды (в Крыму), виноградную лозу (в США) и другие растения, а также на опорные столбы (Doering, 1958; Schlinger, 1958; Чумак, 2005). Отрождение личинок происходит с марта по май в зависимости от температуры воздуха и региона. Например, в Крыму раннее отрождение личинок отмечалось в годы, когда температура воздуха в марте достигала 13.2-14.2°C, а при температуре 4.3-6.9°C имело место позднее отрождение (Чумак, 2005). В Грузии личинки заканчивают свое развитие в июне, на что

требуется сумма эффективных температур около 390°C (Батиашвили, Деканоидзе, 1973). В Крыму отрождение личинок продолжается в течение 3-3.5 месяцев. В мае, в основном, встречаются личинки 1-3-го возрастов, в июне они достигают 4-го и 5-го возрастов и их развитие завершается в конце июля, однако, отдельные особи встречаются до середины августа. Появление имаго начинается в первой или второй декадах июня, а лет отмечается в июле. В Крыму начало откладки яиц отмечено в конце июня – первой и второй декадах июля. В Грузии массовая откладка яиц происходит в августе–сентябре. Из отложенных яиц отрождается от 66 % до 94 % личинок, при этом, в кладках встречаются также и неоплодотворенные яйца, а время развития яиц в одной кладке может различаться на 2-3 суток (Чумак, 2005). Развивающаяся личинка 1-го возраста лежит в яйцевой камере вентральной стороной вверх, когда личинка выходит ее личиночная шкурка 1-го возраста остается на оперкулуме (Schlinger, 1958) (Рисунок 4.15). В лаборатории развитие от личинки 1-го возраста до имаго занимает около 60 дней, имаго живут 2-3 недели (Schlinger, 1958). Для достижения половой зрелости самке необходимо дополнительное питание, которое завершается в течение 15-30 суток (Кулиева, 1962; Чумак, 2005). Личинки младших возрастов обитают в травостое и малоподвижны, но уже в 4-м возрасте они становятся активными, последние имаго встречаются в сентябре (Чумак, 2005).

Для нескольких видов (*Bubastia taurica* (Kusnezov), *Latilica maculipes* (Melichar) и *L. tunetana* (Matsumura)) предполагается зимовка на стадии имаго (Логвиненко, 1975a; Gnezdilov, Mazzoni, 2004a).

Характер местообитаний и кормовые растения могут быть сходны у личинок и имаго, либо различаться. Например, личинки и имаго *Mycterodus drosopoulovi* Dlabola и *Zopherisca penelopae* (Dlabola) выкашиваются с *Quercus coccifera* L., а личинки *Mycterodus ovifrons* (Puton) и *Agalmatium bilobum* (Fieber) обитают в травостое, в то время как их имаго переходят на древесно-кустарниковые растения.

А.М. Кулиева (1962) отметила, что в естественных условиях иссиды наиболее активны с 10 до 12 часов дня – в данном случае это касалось представителя рода *Agalmatium* Emeljanov. Мною было также подмечено, что наибольшая активность представителей родов *Mycterodus* Spinola и *Zopherisca* Emeljanov в Восточном Средиземноморье (Греция) проявляется в первой половине дня (до 14 часов).

Личинки и имаго иссид сосут на центральной жилке листа, на стеблях и побегах, а также высасывают клетки паренхимы (Каплин, 1986а, 2009; Чумак, 2005; Badmin, 2010). Судя по имеющимся данным, большинство видов не проявляют узкой пищевой специализации. Так, для одного из видов рода *Agalmatium* Emeljanov отмечено питание на 62 видах растений из 13 семейств (Кулиева, 1962). В целом, полифагия доказана в той или иной степени для 14 видов из 9 родов западнопалеарктической фауны (Приложение Г). Таким образом, предпочтение тех или иных растений насекомым определяется скорее их биоморфой, нежели систематической принадлежностью. В качестве примера узкой пищевой специализации пока, кроме упомянутых выше видов с *Quercus coccifera*, можно привести лишь один вид – *Conosimus baenae* Gnezdilov et Aguin-Pombo личинки и имаго которого связаны с *Echinopartum boissieri* (Spach) Rothm. из семейства бобовых (Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014).

Одной из особенностей группы является тяготение к аридным и семиаридным ландшафтам и к ксерофитным растительным сообществам, то есть лугово-степным, опустыненным или сообществам средиземноморского типа в широком смысле. Высотный диапазон семейства весьма широк – эта группа встречается от прибрежных сообществ до 3900 м над уровнем моря. Так, представители рода *Iranodus* Dlabola – частые участники высокогорных остепненных и полупустынных сообществ, *Mycterodus aspernatus* Gnezdilov – субальпийский эндемик, а *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov предпочитает саксаульники на закрепленных песках (Dlabola, 1980а, 1981а; Каплин, 1986а; Gnezdilov, 2001).

Многие роды (виды), например, *Issus* Fabricius, *Latissus* Dlabola, *Mycterodus* Spinola и *Zopherisca* Emeljanov связаны с древесно-кустарниковой растительностью и являются частыми обитателями сообществ средиземноморского маквиса. В частности, на дубах, кроме упомянутых четырех родов, отмечены также представители родов *Latilica* Emeljanov (также встречаются на травянистых растениях) и *Iranodus* Dlabola. Последний также выкашивался с миндаля. *Mycterodus (Aegaeum) phoenicicus* Gnezdilov описан с ливанского кедра. На полынях отмечены роды *Fieberium* Dlabola и *Quadriva* Ghauri, на курчавке – *Celyphoma* Emeljanov и *Phasmena* Melichar, на карагане встречаются представители родов *Anatolodus* Dlabola, *Inflatodus* Dlabola, *Phasmena* и *Tautoprosopa* Emeljanov, на астарглах –

*Mycterodus*, *Quadriva*, *Tautoprosopa* и *Tshurtshurnella* Kusnezov. На галофитах отмечены роды *Lindbergatium* Dlabola, *Brachyprosopa* Kusnezov, *Scorlupaster* Emeljanov, *Celyphoma* и *Tshurtshurnella*. Ряд видов отмечен в агроландшафтах. Кроме уже упомянутого *A. bilobum*, например, *Falcidius scipionis* Gnezdilov et Wilson и *Latilica antalyica* (Dlabola) собраны в оливковых садах, а *Phasmena nasuta* Melichar и *Ph. telifera* Melichar – на пальмовых плантациях (Dlabola, 1981a; Gnezdilov et al., 2004; Gnezdilov, Wilson, 2008) (Приложение Г).

*Scorlupella montana* (Becker) – один из немногих видов цикадовых, который, вероятно, имеет, как двуполые, так и партеногенетические популяции. В литературе этот широко распространенный вид известен по самкам (Емельянов, 1964; Митяев, 1971; Логвиненко, 1975a), за исключением, единичных находок самцов в Грузии (Dlabola, 1961) и в Краснодарском крае (Gnezdilov, 2001). Среди других Fulgoroidea два типа популяций (обоеполых и партеногенетических) были описаны П. де Фрайером (de Vrijer, 1986) для *Delphacodes capnodes* (Scott) из семейства Delphacidae.

Формально среди иссид не отмечено мирмекофильных видов. Тем не менее, возможность таких связей, описанных у ряда видов из семейств Tettigometridae, Cixiidae и Cicadellidae (Митяев, 1971), остается потенциальной для иссид и нуждается в проверке. В частности, несколько экземпляров самцов и самок *Mycterodus colossicus* Dlabola и *Agalmatium bilobum* (Fieber) были собраны вместе на греческом острове Наксос на *Spartium junceum* L. (Fabaceae) вместе с тлями и кокцидами в сопровождении муравьев *Camponotus (Tanaemyrmex) ionius* Emery (Hymenoptera, Formicidae) (личное сообщение проф. Г. Гох и д-ра М. Аше).

## 5.2 Паразиты и хищники

Имеющиеся в литературе сведения о паразитах Issidae относятся по существу к трем видам из двух родов трибы Issini, на которых паразитируют перепончатокрылые и чешуекрылые.

В 1923 году Р. Мерсе (Mercet, 1923) описал новый вид наездника из семейства Aphelinidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) – *Ablerus pulcherrimus* (Mercet) (в оригинале описан в роде *Azotus*), паразитирующего на яйцах *Agalmatium flavescens* (Olivier) (в оригинале *Hysteropterum grylloides*). В свою очередь, М.А. Козлов (1970),

рассматривая морфотипическую специализацию наездников, предположил, что паразитирование *A. pulcherrimus* на яйцах *A. flavescens* обусловлено внешним сходством яйцевых коконов или оотек (яиц, скрепленных частицами грунта из геотеки) последнего на тонких ветках *Quercus ilex* с диаспиновыми щитовками, на которых паразитирует другой вид рода *Ablerus* Howard – *A. elongatulus* Silvestri. При такой специализации наездника происходит выбор хозяев по внешне сходным признакам независимо от их систематического положения. Кроме *A. pulcherrimus* на яйцах *A. flavescens* паразитируют также 4 вида рода *Phanuromyia* Dodd (= *Issidotelenomus* Pelov) из семейства Scelionidae (Hymenoptera, Platygastroidea): *Phanuromyia sacchii* (Ogloblin), *P. hysteropteri* (Bin), *P. oocidus* (Pélov), *P. obsucripes* (Pélov) (Ogloblin, 1930; Bin, 1975; Pélov, 1975; Johnson, Musetti, 2003). Последние два вида поражают до 62 % яиц *A. flavescens* (Pélov, 1975). В Калифорнии на яйцах *Agalmatium bilobum* (Fieber) развивается *Gonatocerus* sp. из семейства Mymaridae (Hymenoptera, Chalcidoidea) (Schlinger, 1958). На личинках неарктического вида *Thionia elliptica* (Germar) были обнаружены *Epiropyrops exigua* (Edwards, 1882) (= *Epiropyrops barbariana* Dyar) из семейства Epiropyropidae (Lepidoptera) (Wheeler, Wilson, 1987). Представители этого своеобразного семейства чешуекрылых являются облигатными эктопаразитами фулгороидных цикадовых. По моим наблюдениям многие виды западнопалеарктических иссид подвергаются заражению представителями Dryinidae (Arocrita), поскольку часто в коллекциях можно встретить экземпляры с характерными черными мешочками на брюшке имаго или личинок. Однако специальных исследований с целью выяснения круга паразитов иссид не проводилось.

В качестве хищников отмечен лишь один вид ос – *Tanyoprymnus monedulooides* (Packard) из семейства Crabronidae (Hymenoptera, Apoidea), которые запасают в своих гнездах *Thionia simplex* (Germar) (Hook, 1981). Этот вид иссид широко распространен в США (Bartlett et al., 2014) и недавно обнаружен в Европе (Gnezdilov, Poggi, 2014).

### 5.3 Мимикрия

Если не принимать во внимание «жукообразность» иссид в целом, в пределах семейства можно отметить, по крайней мере, три случая вероятной мимикрии. Во-первых, это полусферическая форма тела (голова + передние крылья) у

представителей трибы *Hemisphaeriini*, часто сопровождаемая также яркой контрастной окраской с пятнами, напоминающая таковую божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae). Во-вторых, это формирование трубкообразного выроста постклипеуса у представителей трибы *Parahiraciini*, что делает их похожими на долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) – это подметил в свое время еще Р. Шелфорд (Shelford, 1902), который находил *Scantinius shelfordi* Gnezdilov et Wilson на коре деревьев, где часто под корой того же ствола присутствовали долгоносики рода *Alcidodes* Marshall (Gnezdilov, Wilson, 2007b). Тем не менее, самым ярким случаем мимикрии, наверняка, можно считать появление на метопе у ряда видов из различных родов (*Redarator bimaculatus* Distant; *Chlamydopteryx mammoides* Gnezdilov et Fletcher; *Thabena frontocolorata* Gnezdilov) блестящих мозолей, которые придают им сходство с пауками из семейства Salticidae (Gnezdilov, Fletcher, 2010; Gnezdilov, 2015b). Последний тип был описан Ж. Констаном (Constant, 2005) также у Eurybrachyidae. Случаи возможной мимикрии отмечены и в других семействах иссидоидной группы, таких как Caliscelidae и Ricaniidae (Gnezdilov, Viraktamath, 2011; Гнездилов, 2013b, 2015). Все перечисленные типы свойственны тропическим Issidae и среди западнопалеарктических видов не отмечены.

#### **5.4 Коммуникация**

“...И меж собой беседу треском ведут и в наши дни таким, как в дни Гомеровы, цикады, упоминаемые им в одной из песен Илиады...” (Жемчужников, 1988). К сожалению, призывные сигналы иссид, как и большинства других цикадовых, за исключением певчих цикад (Cicadidae) о которых идет речь у А. М. Жемчужникова, не слышны человеческим ухом, поскольку они имеют низкочастотный широкополосный спектр и распространяются не по воздуху, а передаются в твердом субстрате (Tishechkin, 2006; Тишечкин, 2013). Призывные сигналы имеются в репертуаре всех видов и спонтанно издаются одиночными половозрелыми самцами (Тишечкин, 2013). Причем, у некоторых видов, кроме призывных сигналов, имеются также «сигналы ухаживания», которые издаются перед копуляцией и отличаются от «спонтанных призывных». Различия во временном рисунке этих сигналов являются видовыми признаками, обуславливающими прекопуляционную изоляцию представителей этих видов.

Напротив, виды, не вступающие в естественных условиях в акустический контакт, вследствие географической, биотопической или трофической специализации, могут издавать сигналы очень сходные по временному рисунку (Тишечкин, 2013).

Имеющиеся в литературе немногочисленные сведения по акустическому поведению иссид содержатся в работах Д.Ю. Тишечкина (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2003, 2006, 2008), который описал призывные сигналы пяти видов семейства: *Alloscelis vittifrons* (Ivanoff), *Scorlupaster asiaticum* (Lethierry), *Mycterodus intricatus* Stål, *Scorlupella discolor* (Germar), *Agalmatium bilobum* (Fieber). По Д.Ю. Тишечкину (1998) самцы, готовые к спариванию, спонтанно производят сигналы, имеющие сходную структуру у различных видов. Сигналы просты по временной структуре и состоят из похожих коротких пульсов, разделенных одинаковыми интервалами или следующих парами. У первых четырех видов (см. выше) сигнал состоит из короткого единичного пульса или последовательностей пульсов (коротких слогов). У *A. bilobum* сигнал представляет собой, как правило, длинную фразу, состоящую из слогов двух различных типов (Тишечкину, 1998; Tishechkin, 2003) (Рисунок 5.2). По продолжительности сигнала перечисленные виды разбиваются на три группы. Самые короткие сигналы у *S. asiaticum* – всего 200-300 миллисекунд, далее следуют *A. vittifrons*, *M. intricatus* и *S. discolor* с продолжительностью сигнала обычно в 2-3 секунды и, наконец, *A. bilobum* отличается самыми длинными сигналами в 10-15 секунд и более (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2006). В дополнение следует отметить, что у *M. intricatus*, кроме призывных сигналов, были зарегистрированы также продолжительные трели, которые могут быть интерпретированы в качестве территориальных сигналов, однако, эти данные требуют дополнительных экспериментов (Тишечкин, 1998). Конкурентное поведение состоит в том, что стоит одному из самцов издать призывной сигнал, как остальные также начинают петь, перебивая друг друга (Тишечкин, 1997).

В случае сравнения иссид и калисцелид, анализ сигнала позволяет с большой степенью достоверности говорить о принадлежности того или иного изученного вида (или рода) к семейству Issidae или Caliscelidae. Примером тому служит невероятная по своей длительности история заблуждения касательно

систематического положения *Alloscelis vittifrons* (Ivanoff) в европейской литературе, которая берет свое начало с В.Н. Кузнецова (Kusnezov, 1930), ошибочно отнесшего

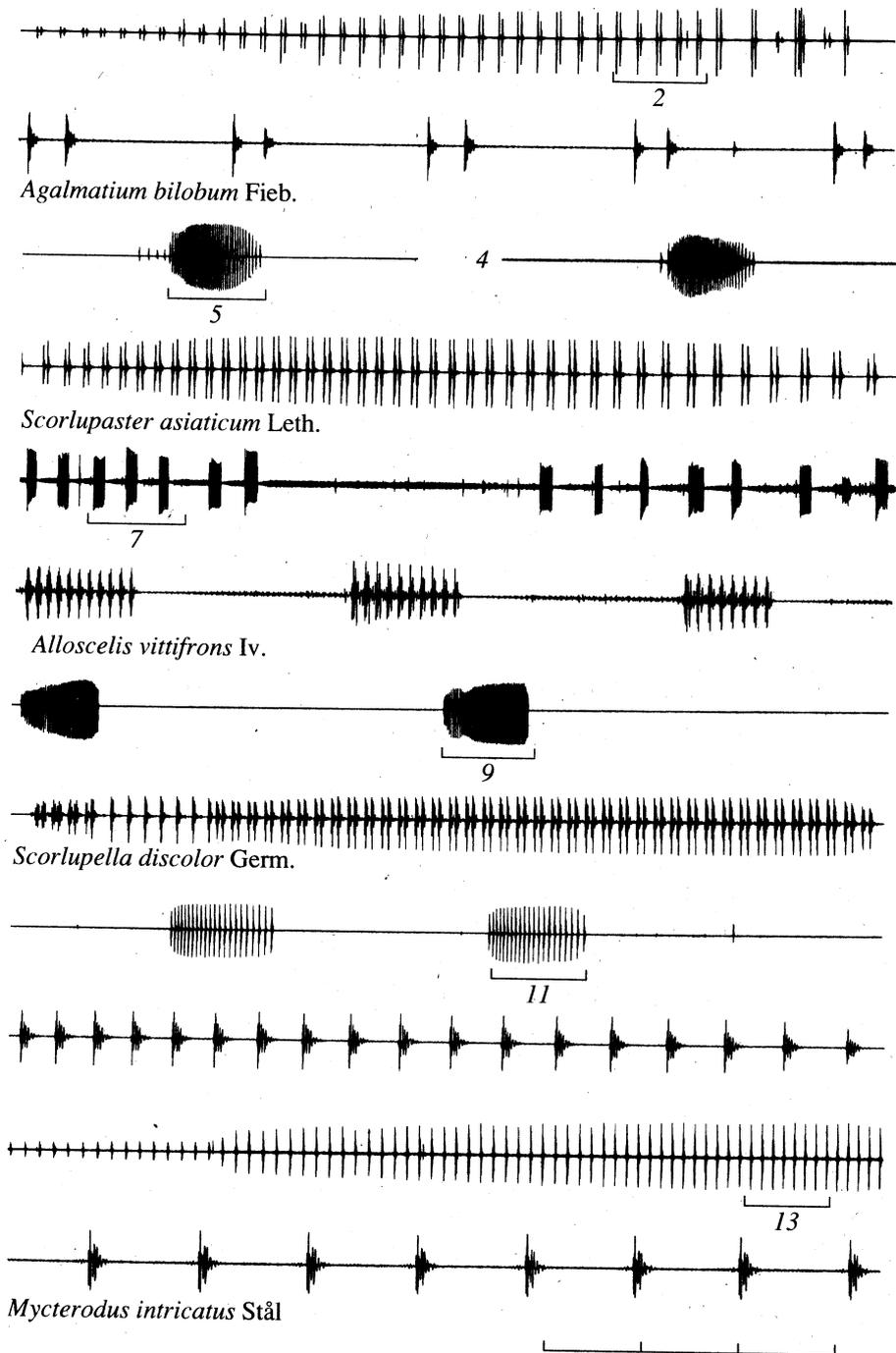


Рисунок 5.2 – Акустические сигналы Issidae (по: Тишечкин, 1998).

этот своеобразный вид к калисцелидам. Ошибка Кузнецова кочевала из одной монографии в другую в течение более 70 лет (Nast, 1972; Fennah, 1987; Holzinger et al., 2003; Holzinger, 2007), несмотря на другие публикации, опровергавшие эту точку зрения (Емельянов, 1964; Логвиненко, 1975а; Гнездилов, 2002, 2003). Нельзя не

сказать, что в данном случае, большую роль сыграла человеческая ментальность, во многом определяющая пути (и возможности!) научного познания. Так или иначе, акустические данные, согласуясь с морфологическими, совершенно определенно говорят о принадлежности *A vittifrons* к семейству Issidae (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2006).

Сравнение призывных сигналов самцов представителей семейств Issidae и Caliscelidae позволило установить значительную разницу в их амплитудно-временной структуре. В частности, сигналы калисцелид более сложны по сравнению с таковыми иссид, они могут состоять из двух частей с разной длиной волн и разным частотным спектром, а их длительность может достигать 2-3 минут (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2006), что дает дополнительные основания в пользу трактовки этих групп, как самостоятельных семейств. Этот факт особенно отраден, если учесть, что, в целом, использование биоакустики на высоком таксономическом уровне не дает серьезных результатов из-за схожести сигналов у представителей разных, подчас систематически далеких, групп Fulgoroidea (Tishechkin, 2006). Так, сигналы Issidae близки к таковым Cixiidae, Derbidae, Dictyopharidae и Tropiduchidae, сигналы же калисцелид (род *Ommatidiotus* Spinola) похожи на сигналы Delphacidae (Тишечкин, 1997; Tishechkin, 2006, 2008). К сожалению пока не удастся решить, говорит ли эта похожесть сигналов о родстве или она чисто конвергентна (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2003).

## ГЛАВА 6 ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE

Семейство Issidae Spinola мировой фауны представлено 1037 видами и подвидами в 173 родах. В пределах семейства триба Issini Spinola является наиболее богатой, она объединяет 138 родов с 767 видами и подвидами, и всеветно распространенной (Гнездилов, 2013а; Gnezdilov et al., 2014с). Трибы Hemisphaeriini Melichar и Parahiraciini Cheng et Yang значительно уступают Issini по видовому богатству и, по большей части, тяготеют в своем распространении к Ориентальному царству и только краями ареала заходят в Восточную Палеарктику и в Океанию. Триба Hemisphaeriini объединяет 18 родов с 201 видом и подвидами. Триба Parahiraciini объединяет 17 родов с 69 видами.

### **6.1 Особенности распространения мировой фауны**

Представители семейства отсутствуют в Южной Африке (за исключением двух видов рода *Ikonza* Hesse из Южной Анголы и Северной Намибии), на Мадагаскаре, Коморских и Сейшельских о-вах, в Новой Зеландии и на Тасмании (Larivière et al., 2010; Гнездилов, 2013а, 2015с, 2016а). В Океании иссиды известны только с Соломоновых о-в и Фиджи (Гнездилов, 2013а).

Нужно отметить, что региональные фауны изучены крайне неравномерно. Так, фауна иссид одного из крупнейших мировых островов – Новой Гвинеи насчитывает лишь 16 видов из 7 родов (Gnezdilov et al., 2015а), в то время как, хорошо документированная, фауна Тайваня представлена 80 видами (Chan, Yang, 1994; Chan et al., 2013). Сравнив только территории этих островов, без учета ландшафтных различий, можно заключить, что фауна Новой Гвинеи изучена слабо (Гнездилов, 2013а).

Система и границы биогеографических царств приняты по М.Д.Ф. Удварди (Udvardy, 1975), с уточнением границ Западной и Восточной Палеарктики и Неарктики по А.Ф. Емельянову (1974). Определение границ региона Западной Палеарктики и ее провинциальное деление дано по А.Ф. Емельянову (1974) и В.А. Кривоухатскому и А.Ф. Емельянову (2000). Индомалайское царство М.Д.Ф. Удварди является аналогом Ориентального царства А.Р. Уоллеса в обновленной трактовке

Б.Г. Голта с соавторами (Holt et al., 2013). При оценке разнообразия иссид отдельных царств Новая Гвинея ранее формально рассматривалась мной в составе Океании в соответствии со схемам Удварди и Голта с соавторами (Гнездилов, 2013а), однако, фауна иссид этого острова имеет большое сходство с фауной Ориентального царства – из 16 видов иссид, отмеченных на острове к настоящему времени, 8 видов принадлежат к трибе *Hemisphaeriini*, которая является практически эндемиком Ориентального царства (Гнездилов, 2013а; Gnezdilov et al., 2015а). С другой стороны, в соответствии с палеогеографическими реконструкциями Новую Гвинею можно считать частью Австралийского царства, поскольку бóльшая часть острова была в составе Австралийского блока в кайнозое (Hall, 1996). И, хотя в рамках данной работы, на материале одного семейства я не преследую цели уточнения границ крупных биогеографических выделов, мне кажется, оправданным рассматривать Новую Гвинею в составе Ориентального царства по фаунистическим данным.

Как видно из приведенного ниже списка, фауна каждого из зоогеографических царств высоко эндемична – общие роды и виды не многочисленны.

Первой по количеству описанных видов является палеарктическая фауна, насчитывающая 70 родов с 450 видами и подвидами.

Наиболее хорошо изученной является фауна Западной Палеарктики, насчитывающая 57 родов с 407 видами и подвидами исключительно трибы *Issini* (47 родов – эндемики этого региона). Западнопалеарктическая фауна иссид является второй по числу видов и родов в ряду фаун крупных хорологических доминионов мира и богатейшей в отношении числа таксонов трибы *Issini* и однозначно доминирует в Палеарктике. Здесь все роды могут быть подразделены на монотипические, олиготипические (с числом видов от 2 до 13) и политипические (с числом видов от 17 до 77) (Приложение Д). В скобках для каждого рода приведено число видов, в частности, для родов *Kovacsiana*, *Celyphoma*, *Eusarima* и *Thionia* в первой позиции указано число видов, отмеченных в Западной Палеарктике, плюс число других видов в роде из других регионов.

Монотипические (15): *Alloscelis*, *Anatonga*, *Atticus*, *Bootheca*, *Clybeccus*, *Corymbius*, *Granum*, *Latissus*, *Mulsantereum*, *Numidius*, *Palaeolithium*, *Pentissus*, *Pseudohemisphaerius*, *Tautoprosopa*, *Webbisanus*.

Олиготипические (34): *Acrestia* (2), *Agalmatium* (6), *Anatolodus* (5), *Apedalmus* (3), *Bergevinium* (8), *Brachyprosopa* (2), *Cavatorium* (4), *Caepovultus* (2), *Conosimus* (6), *Falcidius* (10), *Fieberium* (13), *Hysteropterum* (6), *Iberanum* (2), *Inflatodus* (6), *Iranodus* (6), *Kovacsiana* (1+4), *Latilica* (10), *Latematium* (2), *Lethierium* (3), *Libanissum* (5), *Lindbergatium* (8), *Montissus* (2), *Palmallorcus* (5), *Pamphylium* (2), *Phasmena* (7), *Quadriva* (12), *Rhissolepus* (4), *Scorlupaster* (6), *Scorlupella* (10), *Semissus* (5), *Sfaxia* (4), *Thalassana* (2), *Tingissus* (2), *Zopherisca* (3).

Политипические (8): *Bubastia* (17), *Celyphoma* (25+10), *Eusarima* (2+34), *Issus* (32), *Kervillea* (20), *Mycterodus* (77), *Thionia* (1+71), *Tshurtshurnella* (41).

Фауна Восточной Палеарктики несравненно беднее – 16 родов с 43 видами и подвидами. Однако, кроме *Issini* (5 родов, 14 видов), здесь также представлены *Parahiraciini* (8 родов, 14 видов) и *Hemisphaeriini* (3 рода, 15 видов и подвидов), причем, 5 монотипических родов *Parahiraciini* являются эндемиками этого региона, а среди *Issini* и *Hemisphaeriini* – ни одного эндемичного рода. Политипические роды (*Eusarima*, *Celyphoma*, *Gergithus*, *Hemisphaerius*) имеют здесь лишь единичных представителей и заходят сюда из Ориентального царства и из Западной Палеарктики. В дальнейшем, по мере описания богатой фауны Китая, особенно активно проводимой сейчас китайскими специалистами (Chen et al., 2014; Wang et al., 2015), число родов и видов, указанных из Восточной Палеарктики, безусловно, значительно возрастет.

Ориентальная фауна включает 71 род и 388 видов и подвидов, а именно, трибы *Issini* – 42 рода, 150 видов (36 родов – эндемики), *Parahiraciini* – 11 родов, 48 видов (9 родов – эндемики), *Hemisphaeriini* – 18 родов, 190 видов и подвидов (14 родов – эндемики). Фауна Ориентального царства отличается от других доминионов присутствием двух эндемичных триб *Parahiraciini* и *Hemisphaeriini*, заходящими лишь краями ареала в Восточную Палеарктику и в Океанию. В целом, в фауне региона отмечено 6 политипических родов (*Sarima*, *Tetrica*, *Thabena*, *Eusarima*, *Gergithus*, *Hemisphaerius*), 26 олиготипических рода с числом видов от 2 до 10, в том числе из триб *Issini* (16 родов), *Parahiraciini* (6 родов) и *Hemisphaeriini* (4 рода) и 38 монотипических родов из триб *Issini* (23 рода), *Hemisphaeriini* (11 родов) и *Parahiraciini* (4 рода).

В последнее время активно описывается фауна Вьетнама (Gnezdilov, 2015b; Gnezdilov et al., 2014b; Constant, Pham, 2015) и Китая (Chen et al., 2014; Wang et al., 2015a; Chang et al., 2015; Meng et al., 2015, 2016; Gnezdilov, 2015e) – эти исследования выявляют тесные фаунистические связи Южного Китая и Северного Вьетнама на уровне родов с одной стороны, а, с другой стороны, показывают насколько богата и разнообразна фауна самого Вьетнама благодаря значительному долголетнему протяжению этой страны и соответственно большому ее ландшафтному разнообразию. Имеющиеся в коллекциях материалы позволяют говорить о том, что большое число новых таксонов семейства еще предстоит описать из этой страны. То же самое можно сказать о фауне Филиппин и других регионов Юго-Восточной Азии. То есть, в целом, несмотря на уже очевидное богатство Ориентальной фауны иссид, мы все еще находимся едва ли в середине пути по инвентаризации фауны тропических сообществ этого региона.

Фауна Неотропики насчитывает 24 рода с 137 видами и подвидами трибы Issini, при этом 22 рода – эндемики. В фауне представлен один политипический род (*Thionia*), 13 олиготипических родов с числом видов от 2 до 10 и 8 монотипических родов. Кажущаяся бедность неотропической фауны по сравнению с фаунами Западной Палеарктики и Ориентального царства объясняется недостаточной изученностью Центральной и Южной Америки. Только недавно была начата родовая ревизия Новосветских иссид (Gnezdilov, O'Brien, 2006b, 2008), а крупнейший род *Thionia* Stål в его современной трактовке является сборным и только дальнейшие исследования позволят установить родовую структуру комплекса *Thionia sensu lato* (Stroiński, Szwedo, 2008).

В Неарктике иссиды распространены только на юге США, то есть, фактически, мы имеем дело с северной границей распространения неотропических родов. Вероятно, иссиды исчезли на большей части Северной Америки, поскольку тропический (субтропический) климат перестал существовать на этой территории с миоцена (Davis et al., 2002). Фауна Неарктики состоит из 9 родов с 23 видами трибы Issini, при этом, 5 родов являются эндемиками. Здесь представлены один политипический род (*Thionia*), 6 олиготипических и 2 монотипических рода. *Thionia* и крупный олиготипический род *Picumna* Stål заходят сюда из Неотропики.

Фауна Афротропического царства представлена лишь 6 родами с 20 видами, при этом, подавляющее большинство родов (5) являются эндемиками. Здесь имеются один монотипический род и 5 олиготипических родов с числом видов от 2 до 5. Южноафриканские виды, относимые ранее к семейству Issidae (Fennah, 1967a), на самом деле, принадлежат к семействам Caliscelidae (Caliscelini), Tropiduchidae (Elicini) и Nogodiniidae (Mithymnini) (Gnezdilov, 2007; Gnezdilov, Bourgoïn, 2009). *Isobium gibbosum* Melichar, описанный Л. Мелихаром в семействе Issidae с Мадагаскара (Melichar, 1906), принадлежит к семейству Ricaniidae (Stroiński et al., 2011). Большая часть видов, указанных в «качестве иссид» с Маскаренских (Williams, 1982) и Сейшельских (Distant, 1909, 1917; Holzinger et al., 2008) островов, относятся соответственно к семействам Nogodiniidae (Tongini) и Tropiduchidae (Trienopini) (Gnezdilov, 2007, 2009). Интересно отметить, что фауна ногодинид Сейшельских и Маскаренских островов представлена исключительно трибой Tongini, распространенной в Ориентальном, Австралийском и Океаническом царствах и отсутствующей в континентальной Африке.

Только с Реюньена известны два вида настоящих иссид (Bonfils et al., 2001; Gnezdilov, 2009), которые также являются представителями Ориентальной фауны, но, вероятно, были завезены на остров уже в историческое время (Gnezdilov, 2009), поскольку, Реюньен является вулканическим островом и его возраст оценивается лишь в 2 млн. лет (Richardson et al., 2001), а в Южной Африке и на Мадагаскаре, которые могли бы рассматриваться в качестве наиболее вероятных «фаунистических доноров», иссиды отсутствуют. *Hysteropterum solidum* Melichar и *H. ecarinatum* Synave, описанные из Восточной и Южной Африки соответственно (Melichar, 1911; Synave, 1956), принадлежат к семейству Nogodiniidae (Gnezdilov, 2012a).

Феномен адвентивности фауны Маскаренских островов особенно примечателен. Здесь отмечены лишь *Thabena brunneifrons* (Bonfils, Attié et Reynaud) и *Euroxenus vayssieresii* (Bonfils, Attié et Reynaud). Оба вида первоначально были описаны в роде *Borbonissus* Bonfils, Attié et Reynaud (Bonfils et al., 2001), однако, изучение оригинального описания и типовых материалов этих видов позволило установить принадлежность *Borbonissus brunneifrons* к ориентальному роду *Thabena* Stål и соответственно синонимии *Borbonissus* и *Thabena*, а для *Borbonissus vayssieresii* установить новый род – *Euroxenus* Gnezdilov (Gnezdilov, 2009). В настоящее время *T.*

*brunnifrons*, кроме Реюньена известен также из Сингапура и с Тайваня, то есть имеет островной индо-пацифический ареал (Chan et al., 2013), хотя, наверняка, в будущем этот вид будет обнаружен также и на континенте в Ориентальном царстве. Этот вид отличается полифагией и эвритопностью. Так, в Сингапуре он был собран в мангровых зарослях, на Тайване встречается в садах и городских парках, а также часто ассоциирован с прибрежной тропической растительностью. *T. brunneifrons* был единственным видом иссид, обнаруженным на маленьком островке Донгша близ Тайваня, площадь которого составляет всего 1.74 км<sup>2</sup>, а его флора по большей части представлена вторичными сообществами с большим числом интродуцированных видов (Chan et al., 2013). Таким образом, эвритопность этого вида позволяет ему легко осваивать новые местообитания. Именно такие виды становятся убиквистами, ведь, как метко подметил Ю.И. Чернов (1982) «суть вопроса не в том, кто может попасть на остров, а в том, кто может жить на нем». Кроме того, как уже замечено на растениях, инвазия наиболее активно протекает именно на островах; здесь средняя доля адвентивных видов во флорах составляет более 30 % (Миркин, Наумова, 2001).

Другой маскаренский вид, *Euroxenus vayssieresii* (Bonfils, Attié et Reynaud), по внешней морфологии и строению гениталий самцов близок к ориентально-палеарктическому роду *Eusarima* Yang (Gnezdilov, 2009) и пока не обнаружен за пределами своей типовой местности. Геологический возраст Маскаренских островов не велик. Старейший остров в Маскаренской вулканической цепи, Маврикий, возник менее чем 8 миллионов лет назад, а Реюньен около 2 миллионов лет назад (Richardson et al., 2001; Givnish, Renner, 2004), поэтому проникновение этих видов на Реюньен можно объяснить ненамеренной интродукцией в историческое время с какими-либо растительными материалами, например, декоративными культурами или любым другим посадочным растительным материалом, где могли быть яйца или личинки. Так, уже с XVII века Голландская Остиндская компания рассматривала о. Маврикий (соседний с Реюньеном) в качестве перевалочного пункта на пути следования кораблей, осуществлявших маршруты между Европой и Восточной Азией (Allen, 1999). Конечно, вероятность выживания насекомых в условиях длительных морских путешествий в прошлые века была крайне мала, но уже во второй половине прошлого века вероятность таких перемещений многократно возросла (Гнездилов, 2013а).

Фауна Океании крайне бедна – всего 2 вида из 2 родов. Виды, ранее описанные в семействе Issidae с малых островов Океании (Distant, 1913; Fennah, 1958, 1967b), относятся соответственно к семейству Nogodinidae (Tongini), за исключением, *Sarima erythrocyclus* Fennah, отмеченного на 3 островах архипелага Фиджи – Вити Леву, Овалау и Тавеуни (Fennah, 1950; Wilson, 2009; Гнездилов, 2013a) и *Hemisphaerius penumbrosus* Fennah с о. Санта Изабель (Соломоновы о-ва) (Fennah, 1955). Таким образом, о. Тавеуни, через который проходит 180-й меридиан, может считаться самой восточной точкой распространения семейства Issidae (Гнездилов, 2013a).

Практически неописанной остается фауна Австралийского царства – 5 родов с 12 видами трибы Issini (3 рода – эндемики), которые известны лишь с территории Квинсленда и Нового Южного Уэльса (Gnezdilov, Fletcher, 2010). Здесь представлены один монотипический род, два олиготипических рода с числом видов от 2 до 6, и один политипический род (*Tetrica* Stål).

Ниже приведены списки родов по царствам с указанием числа видов в каждом из них и данными по распространению видов (Гнездилов, 2013a), кроме Западной Палеарктики, рассмотренной отдельно в Приложении Д. Латинскими буквами обозначены зоогеографические царства (палеарктическое (WPL – Западная Палеарктика, EPL – Восточная Палеарктика), AF – афротропическое, OR – ориентальное, ОК – океаническое, AUS – австралийское, NA – неарктическое, NT – неотропическое), в которых отмечен род (вид), цифрами – количество видов и подвидов в роде. Некоторые виды и роды имеют ареалы, простирающиеся в двух царствах (или их подразделениях), поэтому при подсчете числа родов и видов они учитываются в каждом из этих выделов.

## **Палеарктическое царство**

### **Восточная Палеарктика**

#### *Issini*

*Celyphoma* Emeljanov, 1971 – 35: 25 (WPL) + 10 (EPL)

*Dentatissus* Chen, Zhang et Chang, 2014 – 2: 1 (EPL) + 1 (EPL/OR)

Eusarima Yang, 1994 – 36: 32 (OR) + 2 (WPL) + 2 (EPL)

Kodaianella Fennah, 1956 – 4: 3 (OR) + 1 (EPL/OR)

Tetrica Stål, 1866 – 17: 11 (OR) + 3 (OK) + 2 (AUS) + 1 (EPL)

#### *Parahiraciini*

Duriopsilla Fennah, 1956 – 1 (EPL)

Fortunia Distant, 1909 (= *Clipeopsilus* Jacobi, 1944 = *Parahiracia* Ouchi, 1940) – 4: 3 (EPL) + 1 (OR)

Fusiissus Zhang et Chen, 2010 – 2 (EPL)

Narinosus Gnezdilov et Wilson, 2005 – 1 (EPL)

Neodurium Fennah, 1956 – 4: 2 (OR) + 1 (OR/EPL) + 1 (EPL)

Paratetricodes Zhang et Chen, 2010 – 1 (EPL)

Rhombissus Gnezdilov et Hayashi, 2016 – 1 (EPL)

Tetricodes Fennah, 1956 – 4: 2 (EPL) + 1 (OR) + 1 (EPL/OR)

#### *Hemisphaeriini*

Gergithoides Schumacher, 1915 (= *Darumara* Metcalf, 1952) – 7: 5 (OR) + 1 (EPL/OR) + 1 (EPL)

Gergithus Stål, 1870 (= *Ishiharanus* Hori, 1969) – 65: 55 (OR) + 6 (EPL/OR) + 3 (EPL) + 1 (не известно)

Hemisphaerius Schaum, 1850 – 97: 71 (OR) + 17 (OK) + 3 (OR/EPL) + 1 (EPL) + 1 (OR/OK) + 4 (не известно)

### **Афротропическое (Эфиопское) царство**

#### *Issini*

Chimetopon Schmidt, 1910 – 1 (AF)

Hemisobium Schmidt, 1911 – 3 (AF)

Ikonza Hesse, 1925 – 2 (AF)

Katonella Schmidt, 1911 – 4 (AF)

Kivupterum Dlabola, 1985 – 5 (AF)

Kovacsiana Synave, 1956 – 5: 4 (AF) + 1 (AF/WPL)

**Неарктическое царство***Issini*

Aboloptera Gnezdilov et O'Brien, 2006 – 1 (NA)

Balduza Gnezdilov et O'Brien, 2006 – 2 (NA)

Kathleenium Gnezdilov, 2004 – 2 (NA)

Paralixes Caldwell, 1945 – 5: 3 (NA) + 1 (NT) + 1 (NA/NT)

Picumna Stål, 1864 – 10: 8 (NT) + 2 (NA)

Stilbometopius Gnezdilov et O'Brien, 2006 – 1 (NA)

Traxus Metcalf, 1923 – 2 (NA)

Tylanira Ball, 1936 – 2 (NA)

Thionia Stål, 1859 – 72: 64 (NT) + 8 (NA)

**Неотропическое царство***Issini*

Amnisa Stål, 1862 – 3 (NT)

Amphiscepa Germar, 1830 – 7 (NT)

Argepara Gnezdilov et Brien, 2008 – 2 (NT)

Aztecus Gnezdilov et O'Brien, 2008 – 6 (NT)

Bumaya Gnezdilov et O'Brien, 2008 – 1 (NT)

Cheiloceps Uhler, 1895 – 5 (NT)

Diceroptera Gnezdilov, 2011 – 1 (NT)

Dracela Signoret, 1861 – 3 (NT)

Delongana Caldwell, 1945 – 1 (NT)

Duroides Melichar, 1906 – 2 (NT)

Exortus Gnezdilov, 2004 – 2 (NT)

Heremon Kirkaldy, 1903 – 5 (NT)

Incasa Gnezdilov et O'Brien, 2008 – 2 (NT)

Oronoqua Fennah, 1947 – 2 (NT)

Paranipeus Melichar, 1906 – 1 (NT)

Picumna Stål, 1864 – 10: 8 (NT) + 2 (NA)

Proteinissus Fowler, 1904 (= *Prothona* Caldwell, 1945 = *Plummerana* Caldwell, 1945) – 8 (NT)

Sarnus Stål, 1866 – 4 (NT)

Thionia Stål, 1859 – 72: 64 (NT) + 8 (NA)

Thioniamorpha Metcalf, 1938 – 1 (NT)

Thioniella Metcalf, 1938 – 1 (NT)

Traxanellus Caldwell, 1945 – 1 (NT)

Ulixes Stål, 1861 – 3 (NT)

Ulixoides Haupt, 1918 – 1 (NT)

### **Ориентальное царство**

#### *Issini*

Balisticha Jacobi, 1941 – 1 (OR)

Brahmaloka Distant, 1906 – 1 (OR)

Coruncanus Distant, 1916 – 1 (OR)

Dactylissus Gnezdilov et Bourgoïn, 2014 – 1 (OR)

Darwallia Gnezdilov, 2010 – 2 (OR)

Devagama Distant, 1906 – 1 (OR)

Eupilis Walker, 1857 – 5 (OR)

Euroxenus Gnezdilov, 2009 – 1 (OR)

Eusarima Yang, 1994 – 35: 33 (OR) + 1 (WPL) + 1 (EPL)

Eusudasina Yang, 1994 – 1 (OR)

Euxaldar Fennah, 1978 – 1 (OR)

Gabaloeca Walker, 1870 – 1 (OR)

Givaka Distant, 1906 – 1 (OR)

Jagannata Distant, 1906 – 2 (OR)

Kodaiana Distant, 1916 – 1 (OR)

Kodaianella Fennah, 1956 – 3 (OR)

Lusanda Stål, 1859 – 1 (OR)

Macrodarumoides Che, Zhang et Wang, 2012 – 1 (OR)

Narayana Distant, 1906 – 10 (OR)  
 Neokodaiana Yang, 1994 – 1 (OR)  
 Neosarima Yang, 1994 – 2 (OR)  
 Nikomiklukha Gnezdilov, 2010 – 3 (OR)  
 Parasarima Yang, 1994 – 1 (OR)  
 Papunega Gnezdilov et Bourgoïn, 2015 – 2 (OR)  
 Pseudochoutagus Che, Zhang et Wang, 2011 – 2 (OR)  
 Radha Melichar, 1903 – 1 (OR)  
 Redarator Distant, 1916 – 2 (OR)  
 Samantiga Distant, 1906 – 2 (OR)  
 Sarima Melichar, 1903 – 23: 21 (OR) + 1 (AUS) + 1 (OK)  
 Sarimodes Matsumura, 1916 – 1 (OR)  
 Sinesarima Yang, 1994 – 3 (OR)  
 Sivaloka Distant, 1906 – 1 (OR)  
 Sundorrhinus Gnezdilov, 2010 – 1 (OR)  
 Syrgis Stål, 1870 – 6 (OR)  
 Tatva Distant, 1906 – 1 (OR)  
 Tempsa Stål, 1866 – 5 (OR)  
 Tetrica Stål, 1866 – 16: 13 (OR) + 2 (AUS) + 1 (EPL)  
 Thabenoides Distant, 1916 – 2 (OR)  
 Thabenula Gnezdilov, Soulier-Perkins et Bougoïn, 2011 – 1 (OR)  
 Vindilis Stål, 1870 – 1 (OR)  
 Vishnuloka Distant, 1906 – 2 (OR)  
 Yangissus Chen, Zhang et Chang, 2014 – 1 (OR)

*Parahiraciini*

Bardunia Stål, 1863 – 8 (OR)  
 Brevicopius Meng, Qin et Wang, 2015 – 1 (OR)  
 Flavina Stål, 1861 – 10 (OR)  
 Mincopius Distant, 1909 – 1 (OR)  
 Neodurium Fennah, 1956 – 4: 2 (OR) + 1 (OR/EPL) + 1 (EPL)  
 Neotetricodes Zhang et Chen, 2012 – 5 (OR)

Pinocchias Gnezdilov et Wilson, 2005 – 1 (OR)  
 Scantinius Stål, 1866 (= *Dindinga* Distant, 1909) – 2 (OR)  
 Folifemurum Che, Zhang et Wang, 2013 – 1 (OR)  
 Tetricodes Fennah, 1956 – 4: 2 (EPL) + 1 (OR) + 1 (EPL/OR)  
 Thabena Stål, 1866 – 14 (OR)

### *Hemisphaeriini*

Bolbosphaerius Gnezdilov, 2013 – 1 (OR)  
 Bruneastrum Gnezdilov, 2015 – 1 (OR)  
 Choutagus Zhang, Wang et Che, 2006 – 1 (OR)  
 Epyhemisphaerius Chan et Yang, 1994 – 1 (OR)  
 Euhemisphaerius Chan et Yang, 1994 – 4 (OR)  
 Gergithoides Schumacher, 1915 – 7: 5 (OR) + 1 (EPL/OR) + 1 (EPL)  
 Gergithus Stål, 1870 – 65: 55 (OR) + 6 (EPL/OR) + 3 (EPL) + 1 (не известно)  
 Hemiphile Metcalf, 1952 – 1 (OR)  
 Hemisphaerius Schaum, 1850 – 97: 87 (OR) + 1 (OK) + 3 (OR/EPL) + 1 (EPL) + 1 (OR/OK) + 4 (не известно)  
 Hemisphaeroides Melichar, 1903 – 2 (OR)  
 Hysteropterissus Melichar, 1906 – 1 (OR)  
 Hysterosphaerius Melichar, 1906 – 1 (OR)  
 Macrodaruma Fennah, 1978 – 1 (OR)  
 Mongoliana Distant, 1909 – 12: 11 (OR) + 1 (OR/EPL)  
 Neogergithoides Sun, Meng et Wang, 2012 – 3 (OR)  
 Neohemisphaerius Chen, Zhang et Chang, 2014 – 1 (OR)  
 Paramongoliana Chen, Zhang et Chang, 2014 – 1 (OR)  
 Rotundiforma Meng, Wang et Qin, 2013 – 1 (OR)

*Gilda vittiventris* Walker, 1870 – трибальное положение не определено из-за невозможности изучить типовой материал.

### **Австралийское царство**

*Issini*

Apsadaropteryx Kirkaldy, 1907 – 1 (AUS)

Chlamydopteryx Kirkaldy, 1907 – 6 (AUS)

Orinda Kirkaldy, 1907 – 2 (AUS)

Sarima Melichar, 1903 – 23: 21 (OR) + 1 (AUS) + 1 (OK)

Tetrica Stål, 1866 – 16: 13 (OR) + 2 (AUS) + 1 (EPL)

**Океаническое царство***Issini*

Sarima Melichar, 1903 – 23: 21 (OR) + 1 (AUS) + 1 (OK)

*Hemisphaeriini*

Hemisphaerius Schaum, 1850 – 97: 87 (OR) + 1 (OK) + 3 (OR/EPL) + 1 (EPL) + 1 (OR/OK) + 4 (не известно)

**6.2 Ареалогический анализ фауны Западной Палеарктики**

Данные по распространению иссид Западной Палеарктики были почерпнуты из последней сводки В.М. Гнездилова с соавторами (Gnezdilov et al., 2014a) и дополнены отдельными статьями (Meng, Wang, 2012; Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014; Gnezdilov, Poggi, 2014; Gnezdilov, Gjonov, 2015; Puissant, Gnezdilov, 2015; Гнездилов, 2016а, 2016b). При описании и типификации ареалов были использованы работы А.Ф. Емельянова (1969, 1974), В.А. Кривохатского и А.Ф. Емельянова (2000), Ж.М. Челпаковой (1994), И.Д. Митяева (2002) и Г.А. Ануфриева (2004, 2006).

По Е.Б. Наймарк (2001) центром диверсификации считают район, в котором фауна или флора имеет следующие признаки: высокое таксономическое разнообразие; большое число эндемиков; высокое морфологическое разнообразие и высокое генетическое разнообразие. Таким образом, «центр диверсификации» является понятием, более общим, включающим в себя, как понятие «центр разнообразия» – критерий общего видового богатства, так и понятие «центр видообразования» – критерий эндемизма по Кривохатскому и Емельянову (2000). Первым критерием для определения территории происхождения той или иной

группы является нахождение в этом районе двух и более сестринских таксонов – эндемиков этого района (Cracraft, 2001; Fain, Houde, 2004).

Все роды разделены на 10 групп (обозначены римскими цифрами) в соответствии с локализацией их центров диверсификации, в пределах которых отдельные роды пронумерованы арабскими цифрами. Отдельно рассмотрены виды с неопределенным таксономическим положением, интродуценты и ошибочные указания.

В списке для каждого вида приведены данные по распространению с необходимыми комментариями. Полужирным указан тип ареала по классификации Емельянова (1974). Для каждого рода приведено соотношение числа широко распространенных видов – отмечен в двух и более провинциях (Ш) к числу узких эндемиков – отмечен лишь в одной провинции (Э). В скобках после названия рода приведено общее число видов (подвидов).

## **I. Общесредиземноморские**

### **1. *Issus* Fabricius (32)**

Ареал рода охватывает Канарские острова, Марокко, Алжир, Тунис, Испанию, Португалию, включая Мадейру, Францию, включая Корсику, Австрию, Бельгию, Нидерланды, Данию, Норвегию, Швецию, Болгарию, Чехию, Словакию, Швейцарию, Германию, Великобританию, Ирландию, Венгрию, Италию, включая Сардинию и Сицилию, Словению, Грецию, включая Крит, Хорватию, Боснию и Герцеговину, Черногорию, Сербию, Албанию, Кипр, Молдавию, Румынию, Польшу, Украину, Армению, Азербайджан, Грузию, Южную Россию (Краснодарский край, Крым), Турцию, Израиль и Ливан.

*I. coleoptratus* (Fabricius) и *I. muscaeformis* (Schrank) широко распространены в Европе, за исключением, Иберийского полуострова, где отмечен только *I. coleoptratus*, и Скандинавского полуострова, где встречается только *I. muscaeformis*. Первый известен также из Гонконга, где он был описан под названием *Issus quadriguttatus* Ф. Уокером (Walker, 1851; Gnezdilov et al., 2004), а также с острова Святой Елены (Synave, 1976). Указание из Гонконга, вероятно, следует отнести на счет ошибочной этикетировки экземпляра, описанного Уокером (Walker, 1851).

Присутствие вида на острове Святой Елены скорее связано с его завозом в историческое время. Среди других видов только *I. lauri* Ahrens широко распространен в средиземноморской Европе (от Корсики до Албании). Подавляющее большинство других видов являются узкими эндемиками. Большая часть описанных видов (16) известна с Канарских островов, однако, Р. Ремане (Remane, 1985), описывая эти виды, отметил, что описывает их «на будущее», так как сейчас они трудноразличимы. Род нуждается в ревизии, статус шести видов (*I. analis* Brullé, *I. bellardi* Melichar, *I. cinereus* Olivier, *I. fieberi* Melichar, *I. pallipes* Lucas, *I. patruelis* Stål), известных только по первоописаниям, нуждается в уточнении. Соотношение Ш/Э – 5 : 27.

*I. abdounouri* Dlabola – Израиль, Ливан, Турция (провинция Хатай).

**Левантйский.**

*I. afrolauri* Sergel – Северо-Восточный Алжир (Коло). **Атласско-Бетийский.**

*I. analis* Brullé – Греция. **Эгейский.**

*I. bellardi* Melichar – вид описан по самке с Кипра (Melichar, 1906), указание Г. Гаупта (Haupt, 1928) из Греции требует подтверждения, в отсутствие которого я определяю ареал лишь по типовой местности. **Левантйский.**

*I. bimaculatus* Melichar – Канарские острова (Тенерифе). **Канарский.**

*I. sagola* Remane – Канарские острова (Ла Гомера, Эль Иерро). **Канарский.**

*I. sagracala* Remane – Канарские острова (Гран Канария). **Канарский.**

*I. sahipi* Remane – Канарские острова (Эль Иерро). **Канарский.**

*I. canalaurisi* Sergel – Канарские острова (Тенерифе). **Канарский.**

*I. canariensis* Melichar – Канарские острова (Тенерифе). **Канарский.**

*I. carala* Remane – Канарские острова (Ла Пальма). **Канарский.**

*I. carapi* Remane – Канарские острова (Ла Пальма). **Канарский.**

*I. cinereus* Olivier – Южная Франция. **Латинский.**

*I. climacus* Fieber – вид был описан по самке (или самкам) из Португалии (Fieber, 1876; Gnezdilov et al., 2011), поэтому указание Р. Сергелом (Sergel, 1986a) этого вида по самцам из Испании (Мадрид) кажется сомнительным в виду чего я определяю ареал этого вида только в пределах Португалии. **Лузитанский.**

*I. coleopratus* (Fabricius) – Австрия, Алжир, Бельгия, Болгария, Великобритания (Южная Англия и Уэльс), Венгрия, Германия, Греция, Ирландия, Испания, Италия, включая Сардинию и Сицилию, Люксембург, Молдова, Нидерланды, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Чехия, Франция, включая Корсику, Швейцария. **Западно-Среднеевропейско-Иберийско-Латинско-Эгейский.**

*I. distinguendus* Lindberg – Канарские острова (Лансароте, Фуертевентура). **Текнинский.**

*I. fieberi* Melichar – вид описан по самке с Кипра (Melichar, 1906). **Левантский.**

*I. frontalis* Fieber – Австрия, Италия, Сербия, Франция, Хорватия (Далмация). **Западно-Среднеевропейско-Латинский.**

*I. gracalata* Remane – Канарские острова (Гран Канария). **Канарский.**

*I. gratehigo* Remane – Канарские острова (Гран Канария, Тенерифе, Ла Гомера, Эль Иерро). **Канарский.**

*I. hidipus* Remane – Канарские острова (Эль Иерро). **Канарский.**

*I. kabylicus* Dlabola – Северо-Восточный Алжир (Азизга). **Атласско-Бетийский.**

*I. lauri* Ahrens – Албания, Греция, включая Корфу, Италия, включая Сицилию, Корсика (Франция), Хорватия. Указания из Боснии и Герцеговины (Fieber, 1876), Черногории (Horváth, 1918), Сербии (Divac, 1907), Испании и Португалии (Puton, 1886b) требуют подтверждения. **Латинско-Эгейский.**

*I. maderensis* Lindberg – Мадейра (Португалия). **Мадейрский.**

*I. muscaeformis* Schrank – Австрия, Босния и Герцеговина, Болгария, Хорватия, Чехия, Дания, Франция, Германия, Великобритания, Греция, Венгрия, Италия, Молдова, Черногория, Нидерланды, Норвегия, Польша, Россия (Крым), Румыния, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Украина. **Западно-Среднеевропейско-Латинско-Эгейский.**

*I. radipus* Remane – Канарские острова (Ла Пальма). **Канарский.**

*I. paladitus* Remane – Канарские острова (Ла Пальма). **Канарский.**

*I. palama* Remane – Канарские острова (Ла Пальма). **Канарский.**

*I. pallipes* Lucas – вид был описан с Крита (Lucas, 1853), поэтому последующее указание из Алжира (Fieber, 1872) нуждается в проверке. **Эгейский.**

*I. patruelis* Stål – вид был описан по самке из Северо-Западного Алжира (Оран). Указания из Марокко (Гнездилов, 2002) и Северо-Западного Туниса (Linnavuori, 1965) нуждаются в проверке. **Атласско-Бетийский.**

*I. pospisili* Dlabola – Армения, Азербайджан (Ленкорань), северная Греция, Грузия, Россия (Карачаево-Черкессия, Краснодарский край). **Эгейско-Евксинско-Гирканский.**

*I. rarus* Lindberg – Канарские острова (Тенерифе). **Канарский.**

## 2. *Latissus* Dlabola (1)

Широко распространен в Средиземноморской Европе.

*Latissus dilatatus* (Fourcroy) – Албания, Греция, Италия, включая Сардинию и Сицилию, Словения, Франция, Хорватия, Черногория. **Латинско-Эгейский.**

## II. Роды с центрами видового разнообразия на Иберийском полуострове и в Северо-Западной средиземноморской Африке (Западносредиземноморские)

### 1. *Palaeolithium* Gnezdilov (1)

Широко распространен в Западном Средиземноморье.

*P. distinguendum* (Kirschbaum) – северный Марокко (Кенитра), Северо-Восточный Тунис, Испания, Португалия, Италия, включая Сардинию и Сицилию. **Западносредиземноморский.**

### 2. *Granum* Gnezdilov (1)

Иберийский род, заходящий в Европейскую неморальную область лишь краем ареала в Северной Испании.

*Granum rooti* (Dlabola) – Северо-Восточная Испания (провинции Гуадалахара, Лерида, Ллеида, Уеска). **Иберийско-Западноевропейский.**

### 3. *Hysteropterum* Amyot et Serville (6)

Ареал рода охватывает Испанию, Андорру, Францию, Италию с Корсикой, Словению, Австрию и Хорватию. Соотношение Ш/Э – 3 : 3.

*Hysteropterum albaceticum* Dlabola – Северо-Восточная Испания (Каталония, Валенсия). **Иберийский.**

*H. alicantium* Dlabola – Северная и Восточная Испания (Баскония, Валенсия).

**Иберийский.**

*H. dolichotum* Gnezdilov et Mazzoni – Италия (Лацио, Лигурия), Южная Франция (департаменты Ваклюз, Лангедок-Руссильон, Дром, Высокие Альпы, Тарн), Испания. **Латинский-Иберийский.**

*H. reticulatum* (Herrich-Schaeffer) – Австрия, Италия (Абруцци), Словения, Франция (Бургундия), Хорватия. **Западноевропейско-Среднеевропейско-Латинский.**

*H. tkalcui* (Dlabola) – Корсика. **Латинский.**

*H. vasconicum* Gnezdilov – Андорра, Южная Франция (Восточные Переней), Северо-Восточная Испания (Ллеида). **Иберийско-Западноевропейский.**

### 4. *Iberanum* Gnezdilov (2)

Ареал рода охватывает Испанию, Корсику и Сардинию. Соотношение Ш/Э – 1 : 1.

*Iberanum dlabolai* Gnezdilov – Северо-Восточная Испания (провинции Таррагона и Наварра). **Западноевропейско-Иберийский.**

*I. fuscovenosum* (Fieber) – Корсика, Сардиния. **Латинский.**

### 5. *Agalmatium* Emeljanov (6)

Ареал рода охватывает Марокко, Тунис, Португалию, Испанию (включая Канарские острова), Францию, Италию (включая Сардинию и Сицилию), Кипр, Грецию, Болгарию, Черногорию, Сербию, Словению, Албанию, Австрию, Венгрию,

Молдавию, Румынию, Украину, Южную Россию (Краснодарский край, Крым), Армению, Азербайджан, Грузию, Турцию, Израиль, Палестину и Ливан.

В составе рода 6 видов, два из которых, *A. bilobum* (Fieber) и *A. flavescens* (Olivier), широко распространены в Средиземноморье, а кроме того встречаются в Западной и Центральной Европе, на Кавказе и в Передней Азии. Самым широко распространенным видом является *A. bilobum*, который известен от Канарских островов до Краснодарского края, а за пределами Палеарктики найден также в Калифорнии (США), куда был ненамеренно завезен, вероятно, с каким-то грузом и описан там дважды под разными названиями (Gnezdilov, O'Brien, 2006). Спорадически *A. bilobum* указывался также из Московской области (Тишечкин, 1988) и с острова Вангерооге в Германии (Harz, 1965; Nickel, 2003), однако, в дальнейшем эти указания не были повторены. Формально род *Agalmatium* не указан из Азербайджана (Gnezdilov et al., 2014), однако, А.М. Кулиева (1962) приводит данные по экологии *Agalmatium* sp. (под названием *Hysteropterum asiaticum*) в Азербайджане (окрестности Баку и Апшерон). К сожалению, определить вид по приведенным Кулиевой описанию и рисункам достоверно не удастся. По-видимому, речь идет об *A. bilobum* или *A. flavescens*.

Четыре других вида (*A. abruptum* (Bergevin), *A. costale* (Matsumura), *A. curtulum* (Melichar), *A. piceovenosum* (Puton)), описанные из Марокко, Испании и Туниса (Bergevin, 1920; Matsumura, 1910; Melichar, 1906; Puton, 1887), до сих пор, известны, практически, только по первоописаниям. Валидность этих названий нуждается в уточнении.

Соотношение Ш/Э – 2 : 4.

*A. abruptum* Bergevin – северо-западное побережье Марокко (Кенитра). Вид описан по самке (Bergevin, 1920), поэтому указание его из Франции (Dlabola, 1989) нуждается в подтверждении. **Марокканский.**

*A. bilobum* (Fieber) – Армения, Болгария, Греция, включая острова, Грузия, Израиль, Испания, включая Канарские острова (Тенерифе, Фуертевентура), Италия, включая Сицилию и Сардинию, Кипр, Ливан, Молдова, Палестина, Португалия, Россия (Краснодарский край, Крым), Румыния, Турция, Украина, Франция, страны

бывшей Югославии. **Текнинско-Европейско-Гесперийско-Западнопричерноморско-Переднеазиатский.**

*A. costale* (Matsumura) – Южная Испания (Андалузия). Указание В.Ф. Ошанина (Oshanin, 1912) из Португалии требует проверки. **Иберийский.**

*A. curtulum* (Melichar) – вид описан по самкам из Южной Испании (Андалузия). **Иберийский.**

*A. flavescens* (Olivier) – Австрия, Албания, Армения, Болгария, Венгрия, Греция, Грузия, Испания, Италия, включая Сардинию и Сицилию, Молдова, Монтенегро, Португалия, Россия (Краснодарский край, Крым), Румыния, Сербия, Словения, Турция, Украина, Франция. **Европейско-Гесперийско-Западнопричерноморско-Переднеазиатский.**

*A. piceovenosum* (Puton) – Тунис. **Атласско-Бетийский.**

#### 6. *Bergevinium* Gnezdilov (8)

Ареал рода охватывает Испанию, Балеарские острова, Марокко, Алжир и Тунис. Соотношение Ш/Э – 1 : 7.

*B. angulare* – Южная Испания (Андалузия). Типовой местностью является Малага (Fieber, 1877; Gnezdilov et al., 2011), а последующие указания из Португалии и Алжира (Puton, 1875) нуждаются в проверке, поэтому я определяю ареал этого вида лишь по типовой местности. **Иберийский.**

*B. drahamense* (Linnavuori) – Тунис. **Атласско-Бетийский.**

*B. gravesteini* (Dlabola) – Испания (Балеарские острова). **Иберийский.**

*B. lividum* (Bergevin) – Северное Марокко (Рабат, Мелилла). **Марокканско-Атласско-Бетийский.**

*B. malagense* (Matsumura) – Южная Испания (Андалузия). Вид описан по самке из Малаги (Matsumura, 1910), поэтому последующее указание В.Ф. Ошаниным (Oshanin, 1912) этого вида из Португалии нуждается в проверке, в связи с чем я определяю ареал этого вида лишь по типовой местности. **Иберийский.**

*B. maroccanum* (Lethierry) – Северное Марокко (Танжер). Указание из Туниса (Puton, 1886a) нуждается в проверке. **Атласско-Бетийский.**

*B. theryi* (Bergevin) – Северо-Западное Марокко (Мекне). **Атласско-Бетийский.**

*B. trapezoidale* (Bergevin) – Северный Алжир (Константина, Блида). Указание из Марокко (Gnezdilov et al. 2014a) следует признать ошибочным. **Атласско-Бетийский.**

#### 7. *Clybeccus* Gnezdilov (1)

Широко распространен в Средиземномрье, в частности, по островам.

*C. declivus* (Dlabola) – Северо-Восточная Испания (Каталония), Северо-Восточный Тунис (Корбус), Мальта, Италия (острова Сицилия, Фавиньяна, Лампедуза, Пантеллерия), Греция (острова Крит, Родос, Фурной). **Атласско-Бетийско-Иберийско-Латинско-Эгейский.**

#### 8. *Conosimus* Mulsant et Rey (6)

Ареал рода охватывает Алжир, Марокко, Тунис (о. Галита), Испанию, включая Балеарские острова (Мальорка, Ивиса), Южную Францию, включая Корсику и Италию (о. Мальфа). Соотношение Ш/Э – 1 : 5.

*C. coelatus* Mulsant et Rey – Южная Франция (провинции Прованс и Буш дю Рон, Корсика), Италия (о. Сардиния), Северо-Восточная и Южная Испания (провинции Таррагона, Андалузия, Балеарские острова: Мальорка, Ивиса). Указание из Греции (Linnavuori, 1965) сомнительно. **Иберийско-Латинский.**

*C. baenai* Gnezdilov et Aguin-Pombo – Южная Испания (провинция Андалузия). **Иберийский.**

*C. horvathi* Soós – Восточная Испания (провинция Валенсия). **Иберийский.**

*C. malfanus* Dlabola – Италия (о. Мальфа). **Латинский.**

*C. noualhieri* Puton – Северо-Западный Алжир (Оран) и Северо-Восточное Марокко (Беркане). **Атласско-Бетийский.**

*C. violantis* Ferrari – Тунис (о. Галита). **Атласско-Бетийский.**

#### 9. *Fieberium* Dlabola (13)

Ареал рода охватывает Марокко, Алжир, Тунис, Испанию, Корсику и Израиль.  
Соотношение Ш/Э – 1 : 12.

*F. bergevini* (Dlabola) – Северо-Восточный Алжир (Бискра). **Атласско-Бетийский.**

*F. candidum* (Bergevin) – Северо-Западный Алжир (Оран, Тессала). **Атласско-Бетийский.**

*F. corsicum* (Dlabola) – Франция (Корсика), Южная Испания (провинция Андалузия). **Иберийско-Латинский.**

*F. deserticum* (Linnavuori) – Южный Израиль. **Сумерийский.**

*F. flavosuturale* (Lindberg) – Южное Марокко. **Марокканский.**

*F. impressum* (Fieber) – Испания (провинции Мадрид и Таррагона). Вид был описан по самкам из Мадрида (Fieber, 1877) и лектотипом была обозначена самка, собранная или поступившая от А. Пютона (Gnezdilov et al., 2011), однако, указание А. Пютоном (Puton, 1875, 1886) этого вида из Португалии и Алжира и указание Р. Линनावуори (Linnavuori, 1956) из Испанского Марокко нуждаются в подтверждении и, за отсутствием таковых, я определяю ареал этого вида лишь по типовой местности. **Иберийский.**

*F. nigridorsale* (Matsumura) – Северное Марокко (Танжер). **Атласско-Бетийский.**

*F. normandi* (Bergevin) – Тунис. **Атласско-Бетийский.**

*F. oranense* (Matsumura) – Северный Алжир (Оран, Константина), Северное Марокко (Танжер). **Атласско-Бетийский.**

*F. pallidellum* (Matsumura) – Южная Испания (провинция Андалузия). Указание Ошанина (Oshanin, 1912) из Португалии требует подтверждения. **Иберийский.**

*F. paludum paludum* (Bergevin) – Северо-Западный Алжир (Оран), Северное Марокко (Мелила). Возможно указание Длаболы из Туниса (Dlabola, 1982) относится к *F. paludum altivagum*. **Атласско-Бетийский.**

*F. paludum altivagum* (Linnavuori) – Северо-Западный Тунис (Сбиба). **Атласско-Бетийский.**

*F. royeri* (Bergevin) – Северный Алжир (Атлас). В каталогах З.П. Меткафа (Metcalf, 1958) и В.М. Гнездилова с соавторами (Gnezdilov et al., 2014a) вид ошибочно указан из Марокко. **Атласско-Бетийский.**

#### 10. *Palmallorcus* Gnezdilov (5)

Ареал рода охватывает Марокко, Испанию, включая Балеарские острова, Португалию, Италию и Кипр. Соотношение Ш/Э – 2 : 3.

*P. balearicus* (Dlabola) – Кипр, Восточная Испания (провинции Барселона и Аликанте), Балеарские острова (Мальорка). **Иберийско-Левантийский.**

*P. biemani* Gnezdilov – Северо-Восточная Испания (провинции Каталония и Арагон). **Иберийский.**

*P. nevadensis* (Linnavuori) – Южная Испания (провинция Андалузия). **Иберийский.**

*P. phaeophleps* (Fieber) – Италия. **Латинский.**

*P. punctulatus* (Rambur) – Северное Марокко, Южная Испания (провинция Андалузия), Южная Португалия (провинция Алгарве). **Атласско-Бетийско-Лузитанско-Иберийский.**

#### 11. *Tingissus* Gnezdilov (2)

Ареал рода охватывает Марокко, Португалию и Испанию. Оба вида отмечены в Пиренеях. Соотношение Ш/Э – 1 : 1.

*T. guadarramense* (Melichar) – Северное Марокко (Танжер), Центральная и Южная Испания (провинции Сьерра Гуадаррама, Андалузия), Южная Португалия (провинция Алгарве). **Атласско-Бетийско-Лузитанско-Иберийский.**

*T. melanophleps* (Fieber) – вид был описан по самке (или самкам) из Северо-Восточной Испании (провинция Уеска) (Fieber, 1877; Gnezdilov et al., 2011). **Иберийский.**

#### 12. *Falciidius* Stål (10)

Ареал рода охватывает Марокко, Алжир, Тунис, Мальту, Сицилию и южную континентальную Италию (области Абруцци, Калабрия). Соотношение Ш/Э – 3 : 7.

*F. apterus* (Fabricius) – Северный Алжир, от средиземноморского побережья (Оран) до горных районов Атласа (Блида, Саида, Константина). Южная Италия (область Абруцци). Указание с Сардинии (Costa, 1883) не подтверждено. **Атласско-Бетийско-Латинский.**

*F. limbatus* (Costa) – долгое время фактически считался эндемиком Сицилии (Costa, 1864; Гнездилов, 2003), пока не был обнаружен в Алжире и в южной континентальной Италии (область Калабрия). На Сицилии встречается от побережья (Палермо) до склонов вулкана Этна, также отмечен на острове Фавиньяна близ Сицилии, в Алжире – на крайнем северо-востоке (Гуэльма). **Атласско-Бетийско-Латинский.**

*F. marocanus* Bergevin – северо-запад Марокко, от побережья (Танжер) до предгорий (Волюбилис). **Марокканско-Атласско-Бетийский.**

*F. chlorizans* (Rey) – горный хребет Оуарсенис в составе Атласа на севере Алжира. Вероятно, является узким эндемиком этого района. **Атласско-Бетийский.**

*F. diphtheriopsis* Bergevin – Северо-Восточный Алжир (Константина). Вероятно, является узким эндемиком этого района. **Атласско-Бетийский.**

*F. doriae* (Ferrari) – Северный и Восточный Тунис, от побережья (Бизерта, Габес) до горных районов Атласа (Тебурсук), и юго-западное побережье Сицилии. **Атласско-Бетийский.**

*F. duffelsicus* Dlabola – побережье северо-восточного Туниса (окрестности Гаммамета и Корбуса). Вероятно, является узким эндемиком этого района. **Атласско-Бетийский.**

*F. ebejeri* Gnezdilov et Wilson – эндемик острова Мальта. **Атласско-Бетийский.**

*F. hannibal* Gnezdilov et Wilson – центральная часть Северного Туниса (Сбеитла) и горные районы Северо-Восточного Алжира (массив Аурес). Атласский эндемик. **Атласско-Бетийский.**

*F. scipionis* Gnezdilov et Wilson – Северо-Восточный Алжир (Гуэльма, Тимгад). **Атласско-Бетийский.**

13. *Lethierium* Dlabola (3)

Род известен из Марокко и Алжира. Причем, в Алжире отмечены два из трех видов. Все виды – узкие эндемики.

*L. cedricolum* (Dlabola) – Марокко (Средний Атлас, Высокий Атлас).  
**Атласско-Бетийский.**

*L. juniperi* (Bergevin) – Северо-Западный Алжир (Оран). **Атласско-Бетийский.**

*L. reiberi* (Lethierry) – Северо-Западный Алжир (Оран). **Атласско-Бетийский.**

14. *Lindbergatium* Dlabola (9)

Ареал рода охватывает Алжир, Западную Сахару и Марокко. Все виды и подвиды – узкие эндемики.

*L. atlasense* (Lindberg) – Марокко (предгорья Высокого Атласа, Асни).  
**Марокканский.**

*L. battandieri* (Bergevin) – Северный Алжир (Высокие Плато). **Атласско-Бетийский.**

*L. draense* (Lindberg) – Южное Марокко. **Марокканский.**

*L. evanescens* (Bergevin) – Северо-Восточное Марокко. **Атласско-Бетийский.**

*L. halophilum* (Lindberg) – Южное Марокко. **Марокканский.**

*L. nigrosuturale nigrosuturale* (Lindberg) – Марокко (Высокий Атлас).  
**Марокканский.**

*L. nigrosuturale aaiunense* (Lindberg) – северо-запад Западной Сахары.  
**Текнинский.**

*L. punctulifrons* (Lindberg) – Марокко (западное побережье). **Марокканский.**

*L. sousense* (Lindberg) – Марокко (западное побережье). **Марокканский.**

15. *Numidius* (1)

Фактически тунисский эндемик, за исключением, проникновения на о. Пантеллерия.

*N. litus* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso – Италия (о. Пантеллерия), Тунис.  
**Атласско-Бетийский.**

16. *Semissus* Melichar (5)

Род известен из Алжира и Марокко. Причем, в Марокко обитает большая часть видов (4). Все виды – узкие эндемики.

*S. acuminatus* (Lethierry) – Северо-Восточное Марокко и Северо-Западный Алжир. **Атласско-Бетийский.**

*S. hesperidicus* Gnezdilov et Wilson – Северо-Западный Алжир. **Атласско-Бетийский.**

*S. hyadicus* Gnezdilov et Wilson – Юго-Западное Марокко. **Марокканский.**

*S. pliadicus* Gnezdilov et Wilson – Юго-Западное Марокко. **Марокканский.**

*S. semissoides* (Bergevin) – Северо-Западное Марокко. **Атласско-Бетийский.**

17. *Sfaxia* Bergevin (4)

Ареал рода охватывает Ливию, Тунис и Алжир. Причем, в Ливии обитает большинство видов (3). Все виды атласско-бетийские эндемики.

*S. albogrisea* (Dlabola) – Северный Тунис. **Атласско-Бетийский.**

*S. angusticeps* (Lethierry) – Северо-Восточный Алжир, Северо-Западная Ливия. Длабола (Dlabola, 1982) указывает этот вид также из Туниса, однако, эти данные нуждаются в проверке, поскольку из Туниса описан другой близкий вид – *S. inermipes*. **Атласско-Бетийский.**

*S. inermipes* Bergevin – Тунис, Северо-Западная Ливия. **Атласско-Бетийский.**

*S. producta* Linnavuori – Северо-Западная Ливия. **Атласско-Бетийский.**

18. *Mulsantereum* Gnezdilov (1)

Ареал рода охватывает Испанию и Францию. Соотношение Ш/Э – 1 : 0.

*M. maculifrons* (Mulsant et Rey) – Юго-Восточная Франция (Прованс), Северо-Восточная Испания. Указание А. Пютона (Puton, 1886) из Португалии сомнительно.  
**Иберийско-Латинский.**

### **III. Род с центром видообразования на Аппенинах-Балканах (Латинский)**

*Apedalmus* Gnezdilov (3)

Ареал рода охватывает Италию и Хорватию. Все виды латинские эндемики.

*A. abruzicus* (Dlabola) – Италия (область Абруццо). **Латинский.**

*A. novaki* (Wagner) – Хорватия (область Далмация). **Латинский.**

*A. oculatus* (Linnaevuori) – Италия (область Тоскана). **Латинский.**

### **IV. Роды с центром видового разнообразия в Восточном Средиземноморье (Восточносредиземноморские)**

1. *Pseudohemisphaerius* Melichar (1)

Единственный вид, *P. piceus* (Puton), известен всего по нескольким экземплярам, собранным за последние 100 лет на горе Парнас (Puton, 1884; Melichar, 1906; Gnezdilov, 2011a). По всей вероятности, вид является эндемиком горы Парнас, однако, для уточнения ареала необходимы дальнейшие исследования. **Эгейский.**

2. *Bubastia* Emeljanov (17)

Ареал рода охватывает южную Россию (Краснодарский край, Крым), Украину, Румынию, Болгарию, Боснию и Герцеговину, Республику Македонию, Черногорию, Хорватию, Словению, Италию, Грецию и Северную Турцию. 11 из 17 видов распространены на Балканах, из них 9 – в Греции, 4 – в Болгарии, 2 – в Турции и по одному виду в других указанных выше странах. Преобладают эгейские ареалы. Соотношение Ш/Э – 3 : 14.

*Bubastia amasica* Kartal et Karavin – Северная Турция (провинция Амазия).  
**Евксинский.**

*V. corniculata* (Puton) – Босния и Герцеговина, Болгария, Греция, Хорватия.

**Среднеевропейско-Эгейский.**

*V. jankovici* Dlabola – Северная Греция. **Эгейский.**

*V. josifovi* Dlabola – Центральная Болгария (Старозагорская область).

**Среднеевропейский.**

*V. kelkitica* Kartal et Karavin – Северная Турция (провинции Алукра и Гюмюшан). **Евксинский.**

*V. lindskogi* Dlabola – Греция (Пелопоннес). **Эгейский.**

*V. ludviki* Dlabola – Болгария, Республика Македония. **Эгейский.**

*V. lukia* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*V. montandonica* Dlabola – Румыния. **Среднеевропейский.**

*V. novalis* (Logvinenko) – Болгария, Греция, Восточная Украина (Луганская область). **Западнопричерноморско-Эгейский.**

*V. obsoleta* (Fieber) – Албания, Греция, Италия, Словения, Хорватия, Черногория. **Латинско-Эгейский.**

*V. sakisi* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*V. saskia* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*V. olympica* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*V. taurica* (Kusnezov) – Южная Россия (Краснодарский край, Крым).

**Западнопричерноморский.**

*V. thaidis* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*V. thessalica* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

3. *Acrestia* Dlabola (3)

Эгейский эндемик.

*Acrestia* (*Acrestia* Dlabola)

Подрод является балканским эндемиком, за исключением того, что один из двух видов проникает также на Крит.

*A. (A.) spartica* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*A. (A.) suturalis* (Fieber) – Греция, включая Крит. **Эгейский.**

*Acrestia (Capititudes) Gnezdilov, Drosopoulos et Wilson*

Подрод, вероятно, обособился в Малой Азии и проник на прилежащие острова.

*A. (C.) jatagana* (Dlabola) – Юго-Западная Турция (провинция Мюгла), Греция (Самос, Родос). **Эгейский.**

#### 4. *Thalassana* Gnezdilov (2)

Род распространен по восточносредиземноморскому побережью от Греции через Турцию, Ливан и Сирию до средиземноморской Ливии. Соотношение Ш/Э – 1 : 1.

*T. cyrenaica* (Linnavuori) – Северо-Восточная Ливия. **Атласско-Бетийский.**

*T. ephialtes* (Linnavuori) – Кипр, Греция, Ливан, средиземноморская Сирия, Турция (провинции Анкара, Мерсин, Нигде, Искендурун, Адана, Корум). **Евксинско-Эгейско-Левантийский.**

#### 5. *Corymbius* Gnezdilov (1)

Широкобалканский род.

*Corymbius tekirdagicus* (Dlabola) – Юго-Восточная Болгария (Тополовград, Сливен, Созопол), Северо-Восточная Греция (провинция Эврос), Западная Турция (провинция Текирдаг, о. Гекчеада). **Эгейский.**

#### 6. *Latematium* Dlabola (2)

Ареал рода охватывает Хорватию, Грецию, Болгарию, Республику Македонию, Сербию, Румынию и Венгрию. Оба вида рода отмечены на Балканах, один из которых доходит до Средней Европы. Соотношение Ш/Э – 1 : 1.

*L. cygnetis* (Fieber) – Хорватия (Далмация). **Латинский.**

*L. latifrons* (Fieber) – Болгария, Венгрия, Греция, Республика Македония, Румыния, Сербия. **Среднеевропейско-Эгейский.**

7. *Atticus* Gnezdilov (1)

Южнобалканский (греческий) эндемик.

*A. graecicus* (Dlabola) – Греция. **Эгейский.**

8. *Zopherisca* Emeljanov (3)

Ареал рода охватывает Болгарию, Грецию и Хорватию. Соотношение Ш/Э – 1 : 2.

*Z. penelopae* (Dlabola) – Греция. **Эгейский.**

*Z. skaloula* Gnezdilov et Drosopoulos – Греция. **Эгейский.**

*Z. tendinosa* (Spinola) – Болгария, Греция, Республика Македония, Хорватия. **Эгейско-Латинский.**

9. *Kervillea* Bergevin (20)

Ареал рода охватывает Турцию, Западную Сирию, Грецию, Болгарию, Венгрию, Македонию, Словакию, Словению, Румынию, Украину, Южную Россию (Белгородская область, Калмыкия) и Северный Казахстан. Лишь один вид (*K. kirgisorum*) имеет обширный ареал. Подавляющее большинство видов – узкие эндемики. Соотношение Ш/Э – 2 : 17.

*K. anatolica* (Dlabola) – Западная и Центральная Турция (провинции Афион и Сивас). **Ангорский.**

*K. ancyrana* Bergevin – Северо-Западная Турция (провинции Анкара, Йозгат, Корум). **Ангорский.**

*K. aylae* (Dlabola) – Юго-Западная Турция (провинция Денизли). **Эгейский.**

*K. basinigra* (Dlabola) – Западная Турция (провинция Кютахия). Указание из Греции (Gnezdilov, 2002; Gnezdilov et al., 2014a), вероятно, является ошибочным. **Эгейский.**

*K. beysehirica* – Юго-Западная Турция (провинция Конья). **Левантийский.**

*K. campanuliformis* (Dlabola) – Западная Турция (провинция Афион).

**Ангорский.**

*K. conspurcata* (Spinola) – Болгария, Венгрия, Республика Македония, Румыния, Словакия, Словения, Черногория. **Среднеевропейский.**

*K. coronata* (Logvinenko) – Южная Украина (Николаевская область).

**Западнопричерноморский.**

*K. epunctata* – Северный Казахстан (Тургайская ложбина), Россия (Оренбургская область, Таловская степь). **Западноказахстанский.**

*K. gaziantepica* Dlabola – Южная Турция (провинция Газиантеп).

**Левантийский.**

*K. jahjai* – Южная Турция (провинции Анталия и Кумлука). **Эгейский.**

*K. kirgisorum* (Kusnezov, 1930) – Северный Казахстан (Уральская область), Россия (Белгородская область, Калмыкия, Ставропольский край), Украина.

**Западноказахстанско-причерноморско-евксинский.**

*K. kulaica* (Dlabola) – Западная Турция (провинция Маниса). **Эгейский.**

*K. lodosica* (Dlabola) – Юго-Западная Турция (провинция Конья).

**Левантийский.**

*K. meridionalis* – Западная Анатолия. **Эгейский.**

*K. nervosa* – известен только по голотипу, типовое местообитание не установлено (Гнездилов, 2003).

*K. placophora* (Horváth) – Западная Турция (провинции Йозгат, Конья и Эскизехир). **Ангорский.**

*K. scoleogramma* (Fieber) – Греция, Турция (Боздаг). **Эгейский.**

*K. syriaca* (Melichar) – Греция (Беотия), Палестина, Западная (средиземноморская) Сирия. **Эгейско-Левантийский.**

*K. tarsusana* (Dlabola) – Южная Турция (провинция Мерсин). **Левантийский.**

10. *Pamphylium* Gnezdilov et Wilson (2)

Род известен только из Южной Турции и с Кипра.

*P. cingulatum* (Dlabola) – Южная Турция (провинции Анталия и Кютагия).

**Эгейско-Левантийский.**

*P. cypriacum* (Dlabola) – Кипр. **Левантийский.**

#### 11. *Rhissolepus* Emeljanov (4)

Ареал рода охватывает Грецию с островами, включая Крит, Турцию, Южную Россию (Астраханская, Волгоградская и Оренбургская области) и Северный Казахстан. Большинство видов (3) отмечены в Турции – эгейские ареалы. Один вид (*Rh. ergenensis*) является широко распространенным. Соотношение Ш/Э – 1 : 3.

*Rh. aspinosus* Dlabola – Греция (о. Святого Георгия, Неохорон), средиземноморская Западная Турция (провинция Маниса). **Эгейский.**

*Rh. ergenensis* (Becker) – Россия (Астраханская, Волгоградская и Оренбургская области), Северный Казахстан. **Казахстанско-Прикаспийский.**

*Rh. insulanus* (Dlabola) – Греция (Крит, Киклады), средиземноморская Западная Турция (провинция Айдин). **Эгейский.**

*Rh. tubulatus* (Dlabola) – европейская Северо-Западная Турция (Стамбул). **Эгейский.**

#### 12. *Scorlupella* Emeljanov (10)

Ареал рода охватывает Турцию, Армению, Грузию, Азербайджан, Северо-Западный Иран, Казахстан, Киргизию, Таджикистан, Туркменистан, Узбекистан, Молдавию, Украину, Румынию, Болгарию, Южную Россию (Адыгея, Краснодарский край, Крым, Ставропольский край, Дагестан, Калмыкия, Оренбургская, Волгоградская, Воронежская и Ростовская области). Больше половины видов (6) отмечены в Анатолии. Один широко распространенный среднететийский вид (*S. montana*). Соотношение Ш/Э – 3 : 7.

*S. amica* Dlabola – Северная Турция (провинция Корум). **Евксинский.**

*S. assimilis* (Horvath) – Южная Турция (провинция Кония). **Ангорский.**

*S. boulandi* Dlabola – Северо-Западная Турция (Босфор). **Эгейский.**

*S. corumica* Dlabola – причерноморская Турция (провинция Корум).

**Евксинский.**

*S. discolor* (Germar) – Южная Россия (Крым), Юго-Восточная Румыния, Южная Болгария (Черноморское побережье, Родопы). **Западнопричерноморский.**

*S. medea* Logvinenko – Южная Россия (Республика Адыгея, Краснодарский край). **Западнопричерноморско-Евксинский.**

*S. montana* (Becker) – Молдова, Украина, Россия (Дагестан, Калмыкия, Краснодарский край, Крым, Волгоградская, Воронежская, Оренбургская, Ростовская и Челябинская области, Ставропольский край), Армения, Азербайджан, Грузия, Турция, Северо-Западный Иран (провинции Голестан и Восточный Азербайджан), Казахстан, Туркменистан, Узбекистан, Киргизия, Таджикистан. **Западноскифско-Ирано-Туранский или Среднететийский.**

*S. okalii* Dlabola – Грузия (окрестности Тбилиси). **Евксинский.**

*S. pontica* Dlabola – причерноморская Турция (провинция Гюмюшан). **Евксинский.**

*S. pulchella* (Ivanoff) – Южная Россия (Ставропольский край). **Евксинский.**

### 13. *Tshurtshurnella* Kusnezov (41)

Ареал рода охватывает Италию, Южную Россию (Крым, Белгородская область), Болгарию, Грецию, Кипр, Турцию, Ирак, Ливан, Израиль и Западную (средиземноморскую) Сирию. Подавляющее большинство видов (29) отмечены в Анатолии, еще 7 видов – в Греции, по два вида – в Италии, на Кипре и в Ираке и один вид известен из Северной Болгарии. Преобладают эгейские (11) и левантийские (14) ареалы. Большая часть видов – узкие эндемики. Соотношение Ш/Э – 3 : 38.

*T. acigoelica* Dlabola – Юго-Западная Турция (окрестности озера Ацигель). **Эгейский.**

*T. acuta* (Linnavuori) – Южная Турция (провинция Хатай). **Левантийский.**

*T. adana* Dlabola – Южная Турция (провинция Адана). **Левантийский.**

*T. akdagica* Dlabola – Анатолия (провинция Йозгат). **Ангорский.**

*T. alanyana* Dlabola – Юго-Западная Турция (провинция Анталия). **Левантийский.**

*T. armatissima* (Linnavuori) – Южная Италия (область Апулия), Греция (Тессалия). **Латинско-Эгейский.**

*T. aschei* Kartal – Южная Турция (провинция Адана). **Левантийский.**

*T. bicornuta* Dlabola – Южная Турция (провинция Анталия). **Левантийский.**

*T. bozarmutica* Kartal – Южная Турция (провинция Адана). **Левантийский.**

*T. campestris* (Lindberg) – Кипр, Южная Турция (провинции Нигде и Адана).

**Левантийский.**

*T. cappadocica* Dlabola – Центральная Турция (провинция Невсехир).

**Ангорский.**

*T. carica* Gnezdilov – Западная Турция (провинция Кутая). **Эгейский.**

*T. decempunctata* Gnezdilov et Gjonov – Северная Болгария (Стара Планина).

**Среднеевропейский.**

*T. despecta* (Linnavuori) – Турция (Центральная Анатолия – Аксарай).

**Ангорский.**

*T. diyarbakira* Dlabola – Юго-Восточная Турция (провинция Диарбакир).

**Загросский.**

*T. duffelsi* (Dlabola) – Кипр. **Левантийский.**

*T. edremitica* Dlabola – Юго-Восточная Турция (провинция Ван). **Армянский.**

*T. elmalica* Kartal – Южная Турция (провинция Нигде). **Ангорский.**

*T. eugeniae* Kusnezov – Южная Россия (Белгородская область, Крым), Украина (Ворошиловградская область, Провальская степь)). **Причерноморский.**

*T. extrema* Dlabola – Северо-Западная Турция (провинция Анкара). **Ангорский.**

*T. hani* Gnezdilov – Ливан. **Левантийский.**

*T. kalkandelenica* Dlabola – Юго-Западная Турция (провинция Мюгла).

**Эгейский.**

*T. konstanto* Gnezdilov et Drosopoulos – Греция. **Эгейский.**

*T. linnavuori* Dlabola – Южная Турция (провинция Нигде). **Левантийский.**

*T. lodosi* Dlabola – Юго-Восточная Турция (провинция Сирнак), Северный Иран (провинция Мосул). **Загросский.**

*T. longispinosa* Linnavuori – Палестина, Турция. **Левантийский.**

*T. mesopotamica* Dlabola – Северный Ирак (Курдистан). **Загросский.**

*T. moreana* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*T. mysica* Gnezdilov – Западная Турция (провинция Кутая). **Эгейский.**

*T. peloponica* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*T. pythia* Dlabola – Греция. **Эгейский.**

*T. ramosa* Dlabola – причерноморская Турция (провинция Корум).

**Евксинский.**

*T. rhombica* Dlabola – Южная Турция (провинции Нигде и Конья). **Ангорско-Левантийский.**

*T. serapae* Kartal – Южная Турция (провинция Конья). **Ангорский.**

*T. striolata* (Fieber) – Греция. **Эгейский.**

*T. trifasciata* (Linnavuori) – Южная Турция (провинции Адана и Хатай), Северо-Западная Сирия. **Левантийский.**

*T. uvarovi* Gnezdilov – Западная Турция (провинция Маниса). **Эгейский.**

*T. ventricornis* Dlabola – Южная Турция (провинция Кахраманмарас).

**Левантийский.**

*T. verbasci* Dlabola – Южная Турция (провинция Караман). **Левантийский.**

*T. yozgatica* Kartal – Центральная Турция (провинция Йозгат). **Ангорский.**

*T. zelleri* (Kirschbaum) – Южная Италия, Греция. **Латинско-Эгейский.**

14. *Montissus* Gnezdilov (2)

Род известен по двум узкоэндемичным видам из Южной России и Северной Турции.

*M. batathen* – южная Россия (Краснодарский край).

**Западнопричерноморский.**

*M. bernhaueri* – Северо-Восточная Турция (Эрзинкан). **Евксинский.**

15. *Webbisanus* Dlabola (1)

Эндемик Южной Турции.

*W. ochreicolor* Dlabola – Южная Турция (провинция Мерсин). **Левантийский.**

16. *Latilica* Emeljanov (10)

Ареал рода охватывает Балеарские острова, Тунис, Алжир, Ливию, Египет, Южную Францию, Боснию и Герцеговину, Хорватию, Словению, Италию, включая острова Сардиния, Сицилия, Линоза и Пантеллерия, Грецию, включая Крит, Кипр, Турцию, Иорданию, Ливан, Израиль, Палестину и южную Россию (Краснодарский край, Крым). Соотношение Ш/Э – 4 : 6.

*L. abdulnouri* Gnezdilov – Ливан. **Левантийский.**

*L. antalyica* (Dlabola) – Греция, Южная Турция (провинции Анталия и Хатай).

**Эгейско-Левантийский.**

*L. forficeps* (Dlabola) – Южная Турция (провинция Газиантеп). **Левантийский.**

*L. libanensis* Gnezdilov – Ливан. **Левантийский.**

*L. maculipes* (Melichar) – Босния и Герцеговина, Хорватия, Кипр, Южная Франция, Греция, Южная Турция (провинции Анталия и Османия), Израиль, Палестина, Италия, Южная Россия (Краснодарский край, Крым), Словения.

**Среднеевропейско-Евксинско-Латинско-Эгейско-Левантийский.**

*L. melichari* Gnezdilov – Ливан, Турция. **Левантийский.**

*L. oertzeni* (Matsumura) – Греция, Кипр, Турция. **Эгейско-Левантийский.**

*L. petrica* (Dlabola) – Юго-Западная Иордания (Петра). **Сумерийский.**

*L. retamae* – Израиль. **Левантийский.**

*L. tunetana* (Matsumura) – Испания (Балеарские острова), Греция (Крит), Италия, включая острова Линоза, Пантеллерия, Сардиния и Сицилия, Черногория, средиземноморские территории Алжира, Египта, Ливии и Туниса. **Атласско-Бетийско-Иберийско-Латинско-Эгейский.**

17. *Libanissum* Dlabola (5)

Ареал рода охватывает Ливан, Израиль, Западную Сирию, Западный Ирак и Кипр. Все виды – узкие эндемики.

*L. circinalis* Dlabola – Южный Израиль (гора Дов). **Сумерийский.**

*L. hermonicus* Dlabola – Юго-Западная Сирия (гора Гермон). **Левантийский.**

*L. laminatum* (Horvath) – Западная Сирия. **Левантийский.**

*L. talhouki* (Dlabola) – Кипр, Израиль, Ливан, Западная Сирия. **Левантийский.**

*L. trispinatum* (Dlabola) – Западный Ирак (провинция Аль Анбар).  
**Сумерийский.**

18. *Mycterodus* Spinola (77)

Крупнейший западнопалеарктический род, рассмотрен по под родам.

*Mycterodus* (*Mycterodus* Spinola) (40)

Ареал под рода охватывает Австрию, Италию, Швейцарию, Болгарию, Сербию, Румынию, Молдавию, Украину, Южную Россию (Краснодарский край, Крым), Грузию (Абхазия), Азербайджан, Грецию (включая Крит, Кос и Самос), Кипр, Турцию, Сирию, Иран и Туркменистан (Копетдаг). На востоке подрод доходит до Копетдага, на западе – до Альп. Преобладают эгейские (13) и гирканские (11) ареалы. Подавляющее большинство видов – узкие эндемики. Соотношение Ш/Э – 1 : 39.

*M. (M.) anaticeps* Puton – средиземноморская Турция (провинция Хатай). Вид был описан А. Пютоном из Сирии (Акбе) (Puton, 1895), однако, сегодня эта территория принадлежит Турции. **Левантийский.**

*M. (M.) arpad* Dlabola – Северо-Западная Турция (Босфор). **Эгейский.**

*M. (M.) aspernatus* Gnezdilov – Южная Россия (Краснодарский край), Грузия (Абхазия). **Евксинский.**

*M. (M.) astragalicus* Dlabola – Западный Иран (провинция Лорестан).  
**Загросский.**

*M. (M.) balikesiricus* Dlabola – Северо-Западная Турция (провинция Баликезир).  
**Эгейский.**

*M. (M.) carpathicus* Logvinenko – Румыния, Украина. **Среднеевропейский.**

*M. (M.) chorassanicus* Logvinenko – Туркменистан (Копетдаг). **Хорасанский.**

*M. (M.) confusus* Stål – Северо-Западная Турция (Босфор). **Эгейский.**

*M. (M.) cuniceps* Melichar – Центральная и Юго-Восточная Европа (Австрия, восточная Болгария (горы Голо-Бардо), Босния и Герцеговина, Венгрия, Румыния, Сербия, Словакия, Хорватия). **Среднеевропейский.**

*M. (M.) demavendinus* Dlabola – Северный Иран (Центральный Эльбурс).

**Гирканский.**

*M. (M.) denticulatus* Lindberg – Кипр. **Левантийский.**

*M. (M.) drosopoulosi* Dlabola – Греция, Западная Турция (провинция Маниса).

**Эгейский.**

*M. (M.) efesicus* Dlabola – Западная Турция (провинция Измир), Греция (о. Самос). **Эгейский.**

*M. (M.) etruscus* Dlabola – Северная Италия (область Лигурия). **Латинский.**

*M. (M.) fagetophilus* Dlabola – прикаспийский Северный Иран. **Гирканский.**

*M. (M.) guilanicus* Dlabola – прикаспийский Северо-Западный Иран (провинция Гилан). **Гирканский.**

*M. (M.) hamatus* Dlabola – Западная Турция (провинция Измир). **Эгейский.**

*M. (M.) hezarmeshedi* Dlabola – Северо-Восточный Иран (горы Хезар Мешед).

**Гирканский.**

*M. (M.) horvathi* Dlabola – Северо-Западная Турция (провинция Сакария).

**Эгейский.**

*M. (M.) hyrcanus* Logvinenko – Азербайджан (Талыш). **Гирканский.**

*M. (M.) immaculatus* (Fabricius) – Италия. **Латинский.**

*M. (M.) inassuetus* Dlabola – Северный Иран (Центральный Эльбурс).

**Гирканский.**

*M. (M.) intricatus* Stål – Южная Россия (Крым), Украина (Херсонская область).

**Западнопричерноморский.**

*M. (M.) izmiticus* Dlabola – Северо-Западная Турция (провинция Кокэли).

**Эгейский.**

*M. (M.) kandavanicus* Dlabola – Северный Иран (Эльбурс). **Гирканский.**

*M. (M.) krameri* Dlabola – Северный Иран (провинции Мазандаран и Северный Хорасан). **Гирканско-Хорасанский.**

*M. (M.) lapaseki* Dlabola – о-ва Крит и Кос. **Эгейский.**

*M. (M.) lodosicus* Dlabola – Юго-Западная Турция (провинция Айдин).

**Эгейский.**

*M. (M.) orthocephalus* Ferrari – Северная Италия (Эмилия), Швейцария.

**Латинский.**

*M. (M.) osellai* Dlabola – Северо-Западная Турция (провинция Болу). **Эгейский.**

*M. (M.) osmanicus* Dlabola – Южная Турция (провинция Османия). **Эгейский.**

*M. (M.) peterseni* Dlabola – Северный Иран (Эльбурс). **Гирканский.**

*M. (M.) rhynchophysus* Logvinenko – Молдова, Юго-Западная Украина.

**Западнопричерноморский.**

*M. (M.) rostratulus* Emeljanov – Южная Россия (Краснодарский край). Указание Е. Демира (Demir, 2007) из Турции нуждается в подтверждении.

**Западнопричерноморский.**

*M. (M.) sarmaticus* Logvinenko – Южная Россия (Краснодарский край).

**Западнопричерноморский.**

*M. (M.) serbicus* Dlabola – Сербия, Словения. **Среднеевропейский.**

*M. (M.) sexpunctatus* Dlabola – Северный Иран (Эльбурс). **Гирканский.**

*M. (M.) shahrudicus* Dlabola – Северный Иран (Эльбурс, Казвин). **Гирканский.**

*M. (M.) talyshensis* Logvinenko – Азербайджан (Талыш). **Гирканский.**

*M. (M.) wittmeri* Dlabola – о. Крит. **Эгейский.**

*Mycterodus (Semirodus* Dlabola) (8)

Подрод известен с Балкан и из Турции. При этом, основная масса видов (7) отмечена в Греции, включая острова, два вида – в Турции, включая острова, и один вид – в Хорватии. Все виды – узкие эндемики. Большая часть ареалов – эгейские (7), один вид заходит в латинскую подпровинцию Западномедиземноморской провинции, но это можно считать скорее краем эгейского ареала.

*M. (S.) colossicus* (Dlabola) – Греция. **Эгейский.**

*M. (S.) croaticus* Gnezdilov et Wilson – Хорватия. **Латинский.**

*M. (S.) hioles* Gnezdilov et Drosopoulos – Греция (о. Лесбос, о. Хиос). **Эгейский.**

*M. (S.) idomeneus* Dlabola – Греция (о. Крит). **Эгейский.**

*M. (S.) ikarus* Gnezdilov et Drosopoulos – Греция (о. Икария). **Эгейский.**

*M. (S.) ionus* Gnezdilov et Drosopoulos – Греция (о. Самос), западная Турция (Измир). **Эгейский.**

*M. (S.) johannes* Gnezdilov et Drosopoulos – Греция (о-ва Скиатос и Порос), Турция (о. Гекчеада). **Эгейский.**

*M. (S.) pallens* Stål – Греция. **Эгейский.**

*Mycterodus (Aconosimus) Dlabola* (15)

Ареал подрода охватывает Южную Россию (Дагестан, Чечня), Грузию, Армению, Азербайджан, Турцию, Иран и Ирак. Наибольшее число видов отмечено на Кавказе (8) и в Турции (7), еще два вида отмечены в Северном Иране и один – в Северном Ираке. Таким образом, центры видового разнообразия находятся на Кавказе и в Передней Азии. Все виды, за исключением двух, узкие эндемики. Соотношение Ш/Э – 2 : 13.

*M. (A.) alatus* Logvinenko – Грузия, Северо-Восточная Турция (провинции Артвин и Эрзурум). **Евксинсинкий.**

*M. (A.) anatolicus* Dlabola – Центральная Турция. **Ангорский.**

*M. (A.) anatolorens* Dlabola – Юго-Западная Турция (провинция Мардин).

**Загросский.**

*M. (A.) armeniacus* Logvinenko – Армения. **Армянский.**

*M. (A.) azerbaijanicus* Dlabola – Азербайджан. **Куроараксинский.**

*M. (A.) elbursicus* Logvinenko – Северный Иран (Эльбурс). **Гирканский.**

*M. (A.) goricus* (Dlabola) – Армения, Азербайджан, Грузия, Турция.

**Евксинско-Армянско-Куроараксинский.**

*M. (A.) hakkaricus* Dlabola – Юго-Восточная Турция (провинция Хаккари), Северный Ирак (провинции Мосул и Дохук). **Армянско-Загросский.**

*M. (A.) kobachidzei* (Dlabola) – Грузия, Южная Россия (Дагестан, Чечня).

**Евксинсинкий.**

*M. (A.) lanceatus* Dlabola – Северный Иран (провинция Гилан). **Гирканский.**

*M. (A.) marki* Gnezdilov – Восточная Турция (провинция Бингель).

**Армянский.**

*M. (A.) morulus* Logvinenko – Южная Россия (Дагестан). **Евксинсинкий.**

*M. (A.) nuchensis* Logvinenko – Азербайджан. **Куроараксинский.**

*M. (A.) sidorskii* Logvinenko – Южная Россия (Дагестан). **Евксинсинкий.**

*M. (A.) ulukislanus* Dlabola – Южная Турция (провинция Нигде).

**Левантский.**

*Mufterodus (Comporodus) Kocak* (6)

Ареал подрода охватывает Южную Россию, Грузию и Турцию. Наибольшее число видов отмечено в Турции и Грузии – четыре и три вида соответственно, еще два вида известны из Краснодарского края, причем, один из них указан также из Дагестана. Большинство видов – узкие эндемики. Соотношение Ш/Э – 1 : 5.

*M. (C.) batumus* Dlabola – Грузия (Аджария). **Евксинский.**

*M. (C.) caucasicus* Melichar – Грузия, Турция. **Евксинский.**

*M. (C.) lobatus* Logvinenko – Грузия (Аджария). **Евксинский.**

*M. (C.) mutuus* Logvinenko – Южная Россия (Краснодар). Указание из Северо-Восточной Турции (провинция Ризе) (Kartal, Dursun, 2009) нуждается в проверке.

**Западнопричерноморский.**

*M. (C.) ovifrons* (Puton) – Южная Россия (Краснодарский край, Дагестан, Карачаево-Черкессия), Северо-Восточная Турция (провинция Артвин). Завезен в Юго-Восточный Казахстан (Алма-Ата), где ошибочно описан под другим названием – *M. kasachstanicus* Karimova (Каримова, 2009; Гнездилов, 2015b).

**Западнопричерноморско-Евксинский.**

*M. (M.) rozanticus* Kartal – Южная Турция (провинция Адана). **Левантийский.**

*Mufterodus (Aegaeum) Gnezdilov* (8)

Ареал подрода охватывает Турцию, о. Лесбос (Греция), Сирию и Ливан. 6 из 8 видов встречаются Турции. Преобладают левантийские ареалы (6). Все виды – узкие эндемики.

*M. (Ae.) bicornutus* Dlabola – Южная Турция (провинции Газиантеп и Хатай). **Левантийский.**

*M. (Ae.) capitatus* Dlabola – Северо-Восточная Турция (провинция Эрзинкан). **Армянский.**

*M. (Ae.) lesbicus* (Dlabola) – Греция (о. Лесбос). **Эгейский.**

*M. (Ae.) muticus* Dlabola – Южная Турция (провинция Мерсин). **Левантийский.**

*M. (Ae.) phoenicicus* Gnezdilov – Ливан. **Левантийский.**

*M. (Ae.) spinicordatus* Dlabola – Южная Турция (провинция Анталия).

**Левантийский.**

*M. (Ae.) tekneticus* Dlabola – Южная Турция (провинция Анталия).

**Левантийский.**

*M. (Ae.) torosicus* Dlabola – Южная Турция (провинция Караман).

**Левантийский.**

#### 19. *Anatolodus* Dlabola (5)

Ареал рода охватывает Закавказье (Азербайджан, Армения, Грузия) и сопредельные территории восточной Турции и Северо-Западного Ирана. Соотношение Ш/Э – 3 : 2.

*A. karabachicus* (Logvinenko) – Азербайджан (Карабахский хребет), Юго-Восточная Турция (провинция Ван), Северо-Западный и Юго-Восточный Иран (Западно-Азербайджанская провинция). **Евксинско-Армянско-Иранский.**

*A. midicus* (Logvinenko) – Азербайджан (Нахичеванская Республика; окрестности Баку; Талыш). **Куроараксинско-Гирканский.**

*A. musivus* Dlabola – Юго-Восточная Турция (провинции Мусс и Эрзурум). **Армянский.**

*A. pictifrons* (Melichar) – Армения, Северо-Восточная Грузия. **Евксинско-армянско-куроараксинский.**

*A. transcausicus* (Melichar) – Северо-Восточная Турция (провинция Карс). **Армянский.**

### **V. Роды с центром видового разнообразия в Причерноморье**

#### 1. *Alloscelis* Kusnezov (1)

Причерноморский эндемик.

*A. vittifrons* (Ivanoff) – Южная Россия (Белгородская область, Краснодарский край, Ростовская область, Ставропольский край), Украина.  
**Западнопричерноморско-Евксинский.**

2. *Bootheca* Emeljanov (1)

Причерноморский эндемик.

*B. taurus* (Oshanin) – Северная Болгария, Молдова, Румыния, Украина.  
**Западнопричерноморско-Среднеевропейский.**

## **VI. Род с центром видовой разнообразия на Аравийском полуострове**

*Caerovultus* Gnezdilov et Wilson (2)

Род известен по двум видам с северо-востока Аравийского полуострова.

*C. deemingi* Gnezdilov et Wilson – Северный Оман. **Сумерийский равнинный.**

*C. vegrandis* Gnezdilov et Wilson – Объединенные Арабские Эмираты.

**Сумерийский равнинный.**

## **VII. Роды с центром видовой разнообразия в Иране**

1. *Cavatorium* Dlabola (4)

Иранский эндемик. Соотношение Ш/Э – 1 : 3.

*C. ardakanum* Dlabola – Центральный Иран (провинции Язд и Лорестан).

**Иранско-Загросский.**

*C. bispinatum* Dlabola – горы Загрос. **Загросский.**

*C. quadrispinatum* Dlabola – Юго-Западный Иран (провинция Фарс).

**Иранский.**

*C. sarbaz* Dlabola – Юго-Восточный Иран (провинции Систан и Балухистан).

**Мекранский.**

2. *Inflatodus* Dlabola (6)

Род известен из Северо-Западного Ирана и Азербайджана, причем, большинство видов (4) – иранские. Все виды – узкие эндемики.

*I. carinatus* (Logvinenko) – Азербайджан (Нахичеванская Республика).

**Куроараксинский.**

*I. astyages* Dlabola – Северный Иран (провинция Казвин). **Гирканский.**

*I. kuaxares* Dlabola – Северный Иран (провинция Казвин). **Гирканский.**

*I. parvus* (Logvinenko) – Азербайджан (Талыш). **Гирканский.**

*I. persicus* (Dlabola) – Северный Иран (Эльбурс). **Гирканский.**

*I. viridans* (Dlabola) – Северный Иран (провинция Семнан). **Гирканский.**

3. *Iranodus* Dlabola (6)

Иранский эндемик. Соотношение Ш/Э – 1 : 5.

*I. amygdalinus* Dlabola – Южный Иран (провинции Керман и Фарс). **Иранский.**

*I. dumetorus* Dlabola – Юго-Западный Иран (провинция Фарс). **Иранский.**

*I. khatunus* Dlabola – Юго-Западный Иран (провинция Фарс). **Иранский.**

*I. nishabur* Dlabola – Восточный (провинция Южный Хорасан) и Северо-Восточный Иран (провинция Хорасан-Резави). **Иранско-Хорасанский.**

*I. repandus* Dlabola – Юго-Западный Иран (провинция Фарс). **Иранский.**

*I. transversalis* Dlabola – Юго-Восточный Иран (провинция Керман).

**Иранский.**4. *Pentissus* Dlabola (1)

Иранский эндемик.

*P. baticus* Dlabola – Юго-Восточный Иран (провинция Керман). **Иранский.**

5. *Quadriva* Ghari (12)

Ареал рода охватывает северную Индию (Кашмир), Юго-Западный Пакистан, Иран и Таджикистан. Большая часть видов (7) известна из Южного Ирана, где находится мощный центр видообразования. Все виды – узкие эндемики.

*Q. aghilica* (Dlabola) – Кашмир (Каракорум). **Западногималайский.**

*Q. artemisiae* Ghauri – западный Пакистан (Белуджистан). **Мекранский.**

*Q. allotria* (Lukjanova) – Таджикистан (Ховалинг, западные отроги хребта Хозратишох). **Южнотуркестанский.**

*Q. aurita* (Dlabola) – Юго-Западный Иран (провинции Когилуэ и Бойер-Ахмад). **Загросский.**

*Q. lassa* (Dlabola) – Юго-Западный Иран (провинции Фарс (Шираз) и Хагармагал-Бахтиари). **Загросский.**

*Q. ochaninei* (Puton) – Таджикистан/Киргизстан (Алай).

**Центральнотяньшаньский.**

*Q. tunicata* (Logvinenko) – Таджикистан (Назар-Айлях). **Памирский.**

*Q. sabzevarana* (Dlabola) – Юго-Восточный Иран (провинция Хорасан-Резави).

**Иранский.**

*Q. tangesarhena* (Dlabola) – Юго-Западный Иран (провинция Фарс).

**Загросский.**

*Q. dehbakrina* (Dlabola) – Юго-Восточный Иран (провинция Керман).

**Иранский.**

*Q. taftanica* (Dlabola) – Юго-Восточный Иран (провинция Систан и Белуджистан). **Иранский.**

*Q. proxima* (Dlabola) – Юго-Восточный Иран (провинция Керман). **Иранский.**

### **VIII. Род с центрами видового разнообразия в Гималаях и на Тайване**

*Eusarima* Yang (2)

В Западной Палеарктике отмечен только подрод *Nepalius* Dlabola. Представители номинативного подрода известны с Тайваня, а также из Китая и Японии (Гнездилов, 2016b).

*E. iranica* Gnezdilov et Mozaffarian – вид описан из Тегерана. Вероятно является случаем завоза, но не исключен и вариант нативного существования.

**Гирканский.**

*E. albifrons* Gnezdilov – Северный Пакистан (Исламабад).

**Западногималайский.**

## **IX. Род с центром видового разнообразия в Тропической Африке**

*Kovacsiana* Synave (1)

Ареал рода охватывает Северо-Восточную Нигерию, Танзанию, Эфиопию, Йемен, Эритрею и Саудовскую Аравию. В Европе указан только с острова Родос.

*K. abyssinica* Synave – Греция (о. Родос). Афротропический вид, краем ареала заходящий в Средиземноморье.

## **X. Роды с центром видового разнообразия в Средней Азии и Монголии**

1. *Brachyprosopa* Kusnezov (2)

Ареал рода охватывает Казахстан, Узбекистан, Таджикистан, Туркменистан и Афганистан. Оба вида широко распространены в этом регионе.

*Brachyprosopa bicornuta* Kusnezov – Северный Афганистан (Баглан), Казахстан, Киргизия (Фрунзе), Юго-Восточный Узбекистан (окрестности Ташкента, Ферганская область, Бухара, Самарканд). **Ирано-Туранский.**

*B. umnovi* Kusnezov – Казахстан, Таджикистан, Туркменистан (Репетек).

**Туранский.**

2. *Anatonga* Emeljanov (1)

Эндемик Таджикистана.

*Anatonga alosa* Emeljanov – Южный Таджикистан (Челичер Чашма, Тигровая балка). **Таджикский.**

### 3. *Celyphoma* Emeljanov (25)

Ареал рода охватывает Казахстан, Киргизию, Таджикистан, Узбекистан, Монголию и Северо-Западный Китай (Синьдзян Уйгурский Автономный регион, Внутренняя Монголия и Нинся Хуэйский Автономный регион, провинции Гансу и Коконор). В Западной Палеарктике представлен только подрод *Celyphoma s. str.* с 25 видами и подвидами, еще 7 видов (*C. huangi* Mitjaev, *C. bifurca* Meng et Wang, *C. gansua* Chen, Zhang et Chang, *C. yangi* Chen, Zhang et Chang, *C. tumida* Emeljanov, *C. gobica* Emeljanov, *C. petrensis* Emeljanov) отмечены в Восточной Палеарктике (Джунгарская, Восточнотяньшаньская и Тибетская провинции Сетийской области). Подрод *Stygiata* Emeljanov с тремя видами (*C. ephedrae* Emeljanov, *C. contigua* Emeljanov, *C. quadrupla* Meng et Wang) является монгольским эндемиком (Емельянов, 1972с; Гнездилов, 2016с). В целом, род *Celyphoma* объединяет 35 видов. Соотношение Ш/Э – 2 : 23.

*Celyphoma atomata* (Mitjaev) – Юго-Восточный Казахстан. **Алатавский.**

*C. biarmata* Chelrakoვა – Северо-Восточная Киргизия (Иссык-Кульская область). **Центральнотяньшаньский.**

*C. bogutica* Mitjaev – Юго-Восточный Казахстан. **Алатавский.**

*C. chelifera* Lukjanova – Юго-Западная Киргизия (отроги Заалайского хребта). **Центральнотяньшаньский.**

*C. coelimontana* Emeljanov – Киргизия (Нарынская область).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. corrugata* Emeljanov – Восточная Киргизия (Нарынская область).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. dietrichi* Anufriev – Восточная Киргизия (Нарынская область).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. dilatata* Emeljanov – Таджикистан (Душанбе, Кондара).

**Южнотуркестанский.**

*C. dzhungarica* Mitjaev – Юго-Восточный Казахстан. **Алатавский.**

*C. emeljanovi* Anufriev – Восточный Узбекистан (Актау в Талды Тау; окрестности Лянгара в горах Нуратау). **Южнотуркестанский.**

*C. fruticulina* (Emeljanov) – Казахстан (Карагандинская область, Муюнкумы, Центральный Казахстан, Северное Прибалхашье), Киргизия (ущелье Тура-Каинды). **Северотуранский.**

*C. furcata* Lukjanova – Киргизия (Алайский хребет).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. gloreosa* Mitjaev – Юго-Восточный Казахстан. **Алатавский.**

*C. gultchense* Anufriev – Киргизия (Ошская область).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. issykulica* Chelprakova – Киргизия (к северо-западу от о. Иссык-Куль).

**Заилийско-Центральнотяньшаньский.**

*C. karatavica* Mitjaev – Южный Казахстан (Каратау). **Заилийский.**

*C. karatepica* (Dlabola) – Юго-Восточный Узбекистан (Кара Тепе, Зеравшанский хребет близь Самарканда). **Южнотуркестанский.**

*C. loginovae loginovae* Anufriev – Западная Киргизия (Ошская область).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. loginovae karakolica* Anufriev – Восточная Киргизия (Нарын).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. modesta* Lukjanova – Киргизия (Алайский хребет)

**Центральнотяньшаньский.**

*C. modestula* Anufriev – Киргизия (Ошская область).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. nigrimontana* Emeljanov – Южный Казахстан (северо-западный Тянь-Шань, горы Каратау). **Северотуркестанский.**

*C. obnoxia* Mitjaev – Юго-Восточный Казахстан (каньон Темирлика). **Алатавский.**

*C. ogusica* Chelprakova – Киргизия (южный берег о. Иссык-Куль).

**Центральнотяньшаньский.**

*C. spiraeae* (Mitjaev) – Казахстан, Киргизия, Монголия. **Северо-Туранско-Центральноазиатский.**

4. *Phasmena* Melichar (7)

Ареал рода охватывает Туркменистан, Казахстан, Узбекистан, Иран, Азербайджан и Грузию. Три вида отмечены в Юго-Восточном Иране, два вида указаны из Туркменистана и по одному виду отмечено в Закавказье, Казахстане и Узбекистане. Соотношение Ш/Э – 1 : 6.

*Phasmena adyoungi* Dlabola – Юго-Восточный Иран (провинция Систан и Белуджистан). **Мекранский.**

*Ph. breviuscula* Emeljanov – Туркменистан (Балканский вেলাят – ранее Красноводская область). **Кумистанский.**

*Ph. cardinalis* Emeljanov – Туркменистан (Копетдаг). **Хорасанский.**

*Ph. nasuta* Melichar – Юго-Восточный Иран (провинция Керман). **Иранский.**

*Ph. nigrodorsalis* Sidorski – Азербайджан (Нахичеванская Республика), Восточная Грузия (Вашлованский заповедник). **Евксинско-Куроараксинский.**

*Ph. tardiviva* Emeljanov – Казахстан (Мангистауская область, горы Каратау), Узбекистан (Каракалпакия). **Северотуранский.**

*Ph. telifera* Melichar – Юго-Восточный Иран (провинция Керман). **Иранский.**

5. *Scorlupaster* Emeljanov (6)

Ареал рода охватывает Казахстан, Узбекистан, Киргизию и Иран. Неописанный материал известен мне также из Северного Афганистана (Баглан). В Тянь-Шане отмечено 4 эндемичных вида. Один вид (*S. asiaticum*) является широко распространенным в Средней Азии. Соотношение Ш/Э – 2 : 4.

*Scorlupaster alexandrae* Mitjaev – Юго-Восточный Казахстан (окрестности Мерке, Киргизский Алатау). **Заилийский.**

*S. asiaticum* (Lethierry) – Узбекистан (Ташкент), Киргизия (Минас), Юго-Западный Иран (провинция Фарс). **Ирано-Туранский.**

*S. emersum* (Dlabola) – Северный Иран (провинции Голестан и Хорасан-Резави). **Гирканско-Хорасанский.**

*S. ferganense* (Dubovsky) – Киргизия (Ошская обл.). **Центральнотяньшаньский.**

*S. heptapotamicum* (Mitjaev) – Киргизия (Фрунзе). **Заилийский.**

*S. karakunusum* (Mitjaev) – Юго-Восточный Казахстан (урочище Каракуруз).

**Заилийский.**

6. *Tautoprosopa* Emeljanov (1)

Ирано-Туранский эндемик.

*T. transcaspia* (Emeljanov) – Казахстан (Мангистауская область, горы Каратау), Туркменистан (Балканский велаят – ранее Красноводская область, Ахалский велаят – ранее Ашхабадская область), Северный Иран (провинции Хорасан-Резави и Мазендеран).

**Приаральско-Кумистанско-Гирканско-Хорасанско-Северотуркестанский.**

**Виды с неопределенным таксономическим положением (2).**

*Quadrixa bloetei* Dlabola – Юго-Восточная Испания (провинция Албацете).

**Иберийский.**

*Libanissum malickyi* Dlabola – Корсика. **Латинский.**

**Интродуценты (1)**

*Thionia simplex* (Germar) – неарктический вид, недавно обнаруженный в Италии (Gnezdilov, Poggi, 2014).

**Ошибочные указания (2)**

Два вида, описанные Ф.К. Фибером (Fieber, 1876) из Европы: *Thabena fissala* (Fieber) из Португалии и *Thabenula sulcata* (Fieber) – с Сицилии. Оба вида типично ориентальные (Gnezdilov et al., 2011). Вероятно, эти указания были обусловлены путаницей в этикетках, но нельзя исключить и случай завоза ориентальных видов в Европу с морскими грузами.

### 6.3 Оценка фаунистического богатства отдельных хорионов

Фауна **Европейской неморальной области** представлена 24 видами (5.9 % здесь и далее от общего числа видов Западной Палеарктики) из 6 родов (10.5 % здесь и далее от общего числа родов Западной Палеарктики) с двумя типами ареалов – евксинским (17 видов) и среднеевропейским (7 видов). По числу видов доминирует род *Mycterodus* (11). Также представлены роды *Bubastia* (4), *Scorlupella* (5), *Tshurtshurnella* (2), *Montissus* (1) и *Kervillea* (1). Эндемичных родов нет.

Фауна **Гесперийской (Средиземноморско-Макаронезийской) вечнозеленой субтропической области** представлена 220 видами (54 %) из 38 родов (66.6 %). Подавляющее большинство таксонов представлено в Средиземноморской подобласти. Макаронезийская подобласть обладает скромной, но высоко эндемичной фауной лишь одного рода *Issus* с 15 видами на Канарских островах и одним видом на Мадейре. Эндемичные роды (27): *Acrestia*, *Apedalmus*, *Atticus*, *Bergevinium*, *Clybeccus*, *Conosimus*, *Corymbius*, *Falcidius*, *Fieberium*, *Granum*, *Iberanum*, *Latematium*, *Lethierium*, *Libanissum*, *Lindbergatium*, *Mulsantereum*, *Numidius*, *Palaeolithium*, *Palmallorcus*, *Pamphylium*, *Pseudohemisphaerius*, *Semissus*, *Sfaxia*, *Thalassana*, *Tingissus*, *Webbisanus*, *Zopherisca*.

В Средиземноморской подобласти имеется ряд видов с широкими интрапровинциальными ареалами – 9 видов из 8 родов. Три из этих видов широкосредиземноморские и 6 видов латинско-эгейские.

**Западносредиземноморская провинция** обладает фауной в 90 видов (22.1 %) из 27 родов (47.4 %). Здесь представлены виды со следующими типами ареалов: Атласско-Бетийский (39 видов); Иберийский (15); Латинский (14); Марокканский (10); Иберийско-Латинский (4); Атласско-Бетийско-Латинский (2); Марокканско-Атласско-Бетийский (2); Атласско-бетийско-лузитанско-иберийский (2); Лузитанский (1); Западносредиземноморский (1). Эндемичные роды (14): *Apedalmus*, *Bergevinium*, *Conosimus*, *Falcidius*, *Granum*, *Iberanum*, *Lethierium*, *Lindbergatium*, *Mulsantereum*, *Numidius*, *Palaeolithium*, *Semissus*, *Sfaxia*, *Tingissus*.

**Восточносредиземноморская провинция** обладает богатой фауной с 105 видами (25.8 %) из 20 родов (35 %). Здесь представлены виды со следующими типами ареалов: Эгейский (60 видов); Левантский (41); Эгейско-Левантский (4). Эндемичные роды (10): *Acrestia*, *Atticus*, *Corymbius*, *Latematium*, *Libanissum*,

*Pamphylum*, *Pseudohemisphaerius*, *Thalassana*, *Webbisanus*, *Zopherisca*. Субэндемичные роды (6): *Bubastia*, *Kervillea*, *Latilica*, *Mycterodus*, *Rhissolepus*, *Tshurtshurnella*. В роде *Mycterodus* два подрода (*Aegaeum*, *Semirodus*) – эндемики этой провинции.

Фауна **Ортрийской области** представлена лишь 2 видами (0.5 %) из 2 родов (*Quadriva Ghauri* и *Eusarima Yang*) (3.5 %), имеющими западногималайский ареал.

Фауна **Скифской степной области** представлена 11 видами (2.7 %) из 6 родов (10.5 %). Здесь представлены три типа ареалов – доминирующий западнопричерноморский (9), широкопричерноморский (1) и казахстанский (1). По числу видов доминирует род *Mycterodus Spinola* (5). Эндемичных родов нет.

Фауна **Сетийской (Сахаро-Гобийской) пустынной области** представлена 122 видами (30 %) из 22 родов (38.5 %). Наиболее богатой является фауна Ирано-Туранской подобласти. Фауны Сахаро-Аравийской и Центральноазиатской подобластей обладают примерно одинаковым числом видов и значительно уступают Ирано-Туранской подобласти. По числу представленных родов наиболее бедной является Центральноазиатская подобласть. Эндемичные роды (6): *Anatonga*, *Brachyprosopa*, *Caepovultus*, *Iranodus*, *Pentissus*, *Tautoprosopa*. Четыре вида из трех родов (в их числе *Brachyprosopa*) имеют широкие межподобластные ареалы.

Фауна **Ирано-Туранской подобласти** представлена 92 видами (22.6 %) из 18 родов (31.6 %). Наиболее богатой является фауна Переднеазиатской провинции. Также значительны по числу видов Гирканская и Иранская провинции. Другие провинции значительно уступают по числу видов трем упомянутым. Один вид (*Scorlupaster asiaticum*) имеет широкий ирано-туранский ареал. Еще 7 видов обладает межпровинциальными ареалами, причем, один из этих видов принадлежит к монтипическому роду *Tautoprosopa Emeljanov*.

В **Переднеазиатской провинции** отмечены 28 видов (6.9 %) из 7 родов (12.3 %). Здесь представлены виды с 4 типами ареалов – ангорский (13) – доминирующий, загросский (8), армянский (6) и армянско-загросский (1). Ведущими по числу видов являются роды *Tshurtshurnella* (11) и *Mycterodus* (7).

**Гирканская провинция** представлена 19 видами (4.6 %) из 3 родов (5.3 %). Причем, доминируют виды из подрода *Mycterodus s. str.* (11).

**Иранская провинция** представлена 13 видами (3.2 %) из 4 родов (7 %). Ведущими по числу видов являются роды *Iranodus* Dlabola (5) и *Quadriwa* Ghauri (4). Эндемичный монотипический род *Pentissus* Dlabola.

**Хорасанская провинция** представлена 2 видами (0.5 %) из 2 родов (3.5 %).

**Куроараксинская провинция** представлена 3 видами (0.7 %) из 2 родов (3.5 %).

**Туркестанская провинция** представлена 3 видами (0.7 %) из 2 родов (3.5 %).

**Северотуранская провинция** представлена 2 видами (0.5 %) из 2 родов (3.5 %).

**Южнотуранская провинция** представлена 4 видами (1 %) из 3 родов (5.3 %). Здесь представлены три типа ареалов – собственно южнотуранский, таджикский и кумистанский. Эндемичный монотипический род *Anatonga* Emeljanov.

**Алатавская провинция** представлена 9 видами (2.2 %) из 2 родов (3.5 %) – *Celyphoma* Emeljanov (6) и *Scorlupaster* Emeljanov (3).

Фауна **Сахаро-Аравийской подобласти** состоит из 12 видов (2.9 %) из 9 родов (15.8 %). Здесь представлены виды с тремя типами ареалов – сумерийский (6) – доминирующий, мекранский (4) и текнинский (2). Эндемиком этой подобласти является род *Saerovultus* Gnezdilov et Wilson с двумя видами.

Фауна **Центральноазиатской подобласти** состоит из 15 видов (3.7 %) из 3 родов (5.3 %). Представлены два типа ареалов – центральнотяньшаньский (14) – доминирующий и памирский (1). Доминирующим по числу видов (12) является род *Celyphoma* Emeljanov.

Целый ряд видов и даже родов имеют межобластные ареалы. В частности, ареалы двух монотипических родов *Bootheca* Emeljanov и *Alloscelis* Kusnezov относятся к разряду Европейско-Скифских. В целом, это выглядит следующим образом: Европейско-Гесперийско-Скифско-Сетийские (2 вида из одного рода – 2/1); Европейско-Гесперийско-Сетийские (1/1); Европейско-Гесперийские (11/8); Гесперийско-Скифские (1/1); Гесперийско-Сетийские (1/1); Европейско-Скифские (5/5); Европейско-Сетийские (4/3); Скифско-Сетийские (2/2).

## ГЛАВА 7 ФИЛОГЕНИЯ ISSIDAE

Всякое развитие, в том числе историческое – неслучайный процесс и, соответственно, таксоны меняются в своей истории неслучайным образом. Степень продвинутости каждой группы может быть оценена как сумма характеризующих ее синапоморфий. С точки зрения классической филогенетики кладограмма – это лишь один из начальных этапов филогенетического исследования, который дает нечто вроде «скелета» на который нужно нарастить «мясо» эволюционного сценария (Раутиан, 1988; Павлинов, 2005).

Интерес, появившийся в последние десятилетия, к проблеме разграничения семейств высших Fulgoroidea и выяснению филогенетических отношений этих семейств явился стимулом к проведению исследований в этой области. Появившиеся публикации и полученные данные, целесообразно рассматривать в двух категориях в соответствии с использованными для анализа признаками – молекулярно-генетическими и морфологическими. Применительно к иссидам Западной Палеарктики такое разделение оправдано и тем, что набор таксонов, задействованных в молекулярно-генетических и морфологических построениях, не одинаков.

В целом, можно сказать, что деревья, полученные на основе анализа генных нуклеотидных секвенсов, дают некое приблизительное представление об отношениях семейств иссидоидной группы в пределах Fulgoroidea, а предпринятая попытка построения филогенетического древа по морфологическим данным направлена специально на выяснение родственных отношений родов и подродов Issini фауны Западной Палеарктики.

### **7.1 Анализ молекулярно-генетических данных**

Монофилия Fulgoroidea по молекулярным данным была доказана в работах Т. Бургуэна с соавторами (Bourgoin et al., 1997) и Д. Крайан и Д. Урбан (Cryan, Urban, 2011). Т. Бургуэн с соавторами (Bourgoin et al., 1997) анализировал нуклеотидные секвенсы гена 18S рибосомальной ДНК. В круг анализируемых групп попал и представитель семейства Issidae (*Agalmatium bilobum* (Fieber)). Положение Issidae,

как и филогенетические отношения семейств высших фулгориоидов, различны на предлагаемых деревьях – от положения Issidae в качестве сестринской группы к Dictyopharidae до неразрешенной политомии семейств высших фулгориоидов (Dictyopharidae, Issidae, Flatidae, Tropiduchidae) (Рисунок 7.1). Интересным является также положение семейства Tettigometridae в качестве сестринской группы к Tropiduchidae.

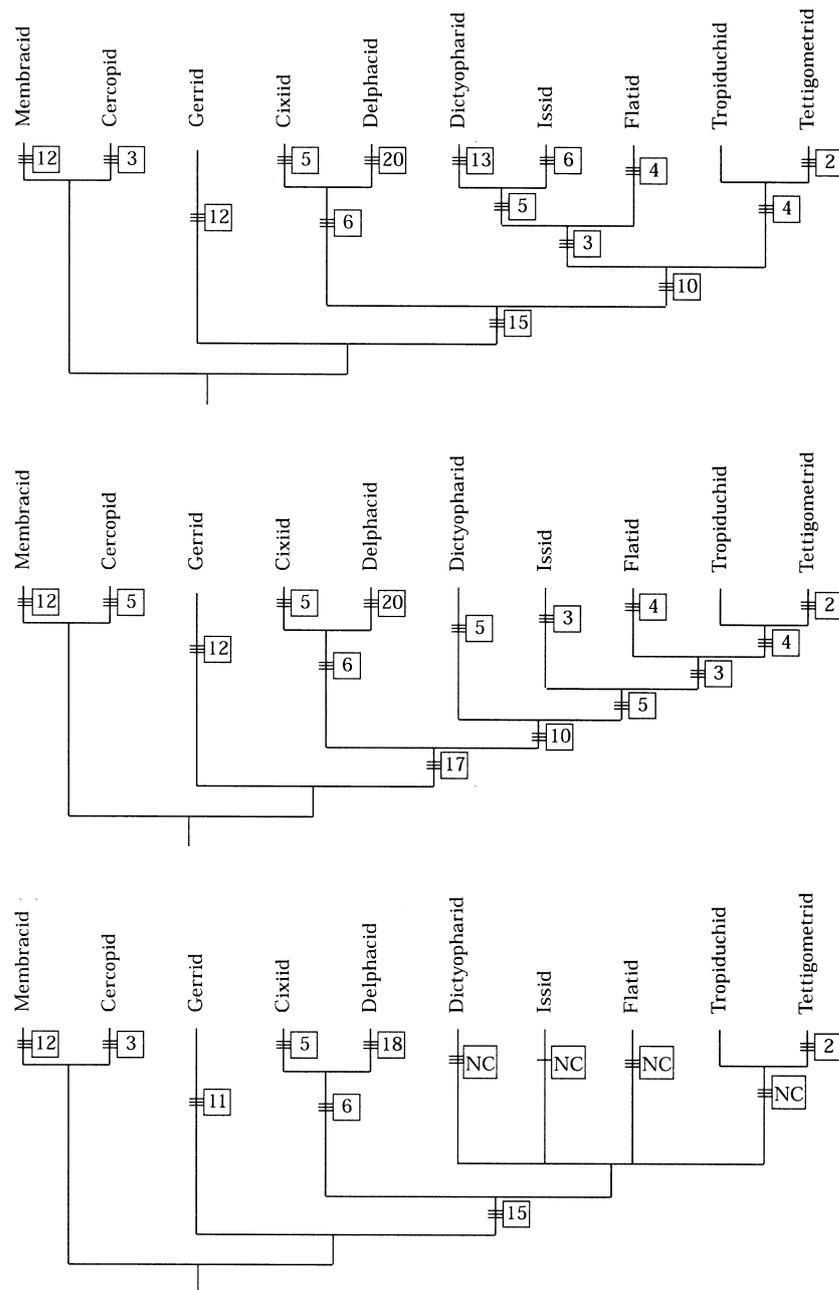


Рисунок 7.1 – Молекулярная филогения Fulgoroidea по результатам анализа 18S (по: Bourgoïn et al., 1997).

Впервые молекулярная филогения семейств иссидоидной группы Fulgoroidea была построена В.-Б. Ёе с соавторами (Yeh et al., 1998) на основе анализа нуклеотидных секвенсов двух генов – 16S рибосомальной ДНК и митохондриального цитохрома b (COB) 9 видов из 7 семейств (Delphacidae, Meenoplidae, Issidae, Caliscelidae, Nogodinidae, Flatidae, Tropiduchidae). В частности, Issidae *sensu stricto* было представлено *Eusarima astuta* Yang (Issini) и *Epyhemisphaerius tappanus* (Matsumura) (Hemisphaeriini), Caliscelidae – *Peltonotellus fasciatus* (Chan et Yang), Nogodinidae – *Tonga botelensis* Kato (Tongini) и *Mindura subfasciata kotoshoensis* Matsumura, Flatidae – *Phylliana serva* (Walker), Tropiduchidae – *Kallitaxila sinica* (Walker). На двух представленных в статье филогенетических деревьях, построенных на основе анализа по двум упомянутым генам, картина кластерной группировки таксонов (семейств и триб) различна, за исключением того, что Flatidae и Tropiduchidae всегда выступают в качестве сестринских групп, а представители семейств Issidae и Nogodinidae, напротив, не образуют монофилетических групп.

В 2005 году В.-Б. Ёе с соавторами (Yeh et al., 2005) повторили исследование филогении Fulgoroidea на основе анализа нуклеотидных секвенсов гена 16S рибосомальной ДНК, включив в анализ 53 вида из 15 семейств, в том числе, 19 видов иссидоидной группы семейств (Issidae, Caliscelidae, Nogodinidae, Tropiduchidae). В частности, среди иссид были изучены два представителя трибы Issini (*Eusarima astuta* Yang, *E. condensa* Yang) и четыре вида из трибы Hemisphaeriini (*Hemisphaerius formosus* Melichar, *Gergithus rotundus* Chan et Yang, *G. yayeyamensis* Hori, *Epyhemisphaerius tappanus* (Matsumura)). Нуклеотидные различия у одного вида были от 0 до 0.6 %, между видами одного рода – 1.7-7.8 % и между родами одной трибы или подсемейства – 8.1-19.5 %. Представители семейств, в целом, группировались в один и тот же кластер с поддержкой 88-99 %. Все семейства иссидоидной группы на древе оказались в монофилетической группе продвинутых таксонов (поддержка 88-99 %) вместе с семействами Flatidae, Ricaniidae, Eurybrachyidae, Derbidae, Fulgoridae, Dictyopharidae и Tettigometridae. На всех приведенных кладограммах Issini и Hemisphaeriini разобщены, при этом, Hemisphaeriini образуют один кластер с Tettigometridae (поддержка 92-96 %), Caliscelidae попадают в один кластер с Nogodinidae (Tongini) (поддержка 81-99 %), а Derbidae оказываются сестринской

группой к Tropiduchidae (поддержка 80-84 %). Трибы ногодинид (Varciini и Pisachini) также оказываются разобщенными по разным кластерам.

Масштабное, по числу задействованных таксонов и охвату семейств, исследование было выполнено Д. Крайан и Д. Урбан (Cryan, Urban, 2007). В анализе были задействованы 4 генных участка (18S rDNA, 28S rDNA, гистон H3, ген бескрылости), успешно секвенированные для 83 видов из 18 семейств Fulgoroidea. В анализ был включен лишь один вид иссид – *Thionia argo* Fennah (Issini). Результатом этой работы оказалась наглядная демонстрация полифилии Nogodinidae с одной стороны и объединение Gaetuliina Fennah в одном кластере с Tropiduchidae (Cyrhoseratorini, Tangiini) с другой стороны (Рисунок 7.2), что было позже подтверждено и морфологическими данными (Gnezdilov, 2007). *Thionia* Stål оказалась в одном кластере с ногодинидами в качестве сестринской группы к Lipocalliini Fennah.

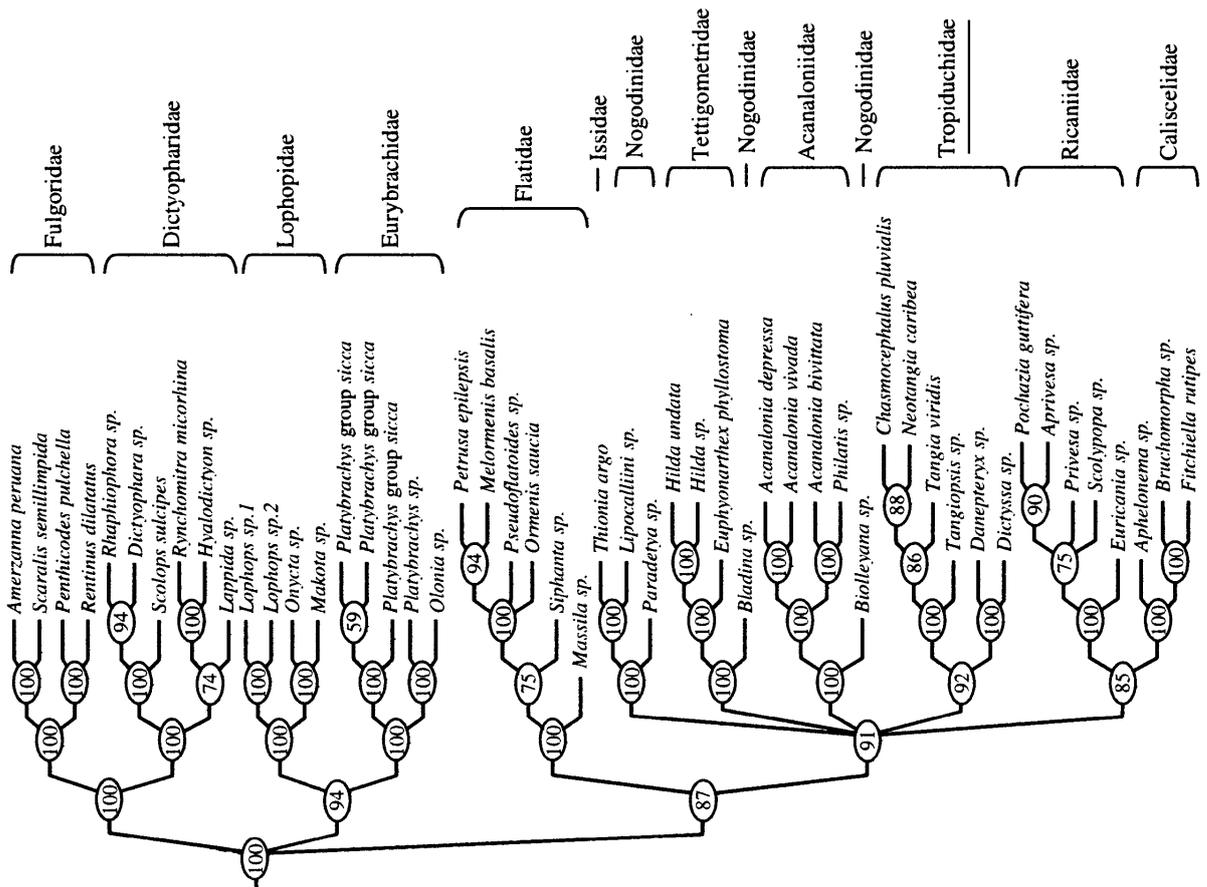


Рисунок 7.2 – Молекулярная филогения Fulgoroidea по результатам анализа 18S-28S-H3-Wg, Байесов 50% консенсус (по: Urban, Cryan, 2007).

В другой работе этих же авторов (Cryan, Urban, 2012) были проанализированы филогенетические отношения Hemiptera, с основным акцентом на Auchenorrhyncha. В анализ были вовлечены 86 видов из разных групп полужесткокрылых, в том числе 24 вида фулгороидных цикадовых. Для построения филогенетических деревьев использовались результаты секвенсов 7 генов: ядерные рибосомальные (18S и 28S рибосомальной ДНК); ядерные, кодирующие белки (гистоны H3 и 2A, ген бескрылости); митохондриальные, кодирующие белки (цитохромоксидаза субъединица I (COI) и NADH дегидрогеназа субъединица 4 (ND4). Полученные данные подтвердили с одной стороны монофилию Auchenorrhyncha, а с другой стороны монофилию Fulgoroidea.

Первое филогенетическое древо семейства Issidae, построенное Я. Сунем с соавторами (Sun et al., 2015) на основе анализа участков гена 18S рибосомальной ДНК и гена бескрылости у представителей 34 видов из 20 родов, впервые достоверно показывает самостоятельность триб Issini, Parahiraciini и Hemisphaeriini (Рисунок 7.3). К сожалению, было допущено несколько ошибок в определении таксономической принадлежности анализируемых видов, которые я имел возможность исправить во время личной встречи с авторами этой работы в Янлине (Китай). Мои поправки сводятся к следующему: виды, определенные в роде *Sivaloka* Distant, принадлежат к роду *Kodaiianella* Fennah; род *Jagannata* Distant отсутствует в анализируемом материале, а виды, определенные как *Jagannata* sp.1 и *Jagannata* sp.2, относятся к роду *Eusarima* Yang; вид, определенный, как *Kodaiiana* sp., относится к роду *Thabena* Stål.

На Рисунке 7.3 приведена откорректированная схема, которая дает мне основание для следующих заключений: 1. Caliscelidae – монофилетическая группа в составе Caliscelini/Augilini, базальная по отношению к Issidae; 2. Триба Issini – базальная группа в семействе Issidae; 3. *Flavina* Stål – наиболее примитивный род Parahiraciini (Bayesian tree), что было предположено мной ранее по морфологическим данным (Gnezdilov, Wilson, 2007b); 4. Parahiraciini и Hemisphaeriini – сестринские группы. Однако если считать *Thabena* Stål примитивной Parahiraciini, то последние выводятся из Issini (Gnezdilov, 2015b); 5. Hemisphaeriini – продвинутая группа в семействе; 6. Роды *Hemisphaerius* Schaum и *Gergithus* Stål нуждаются в ревизии; 7.

*Eusudasina* Yang среди Hemisphaeriini – артефакт; 8. *Tonga* Kirkaldy среди Issidae в качестве сестринской группы Hemisphaeriini – артефакт.

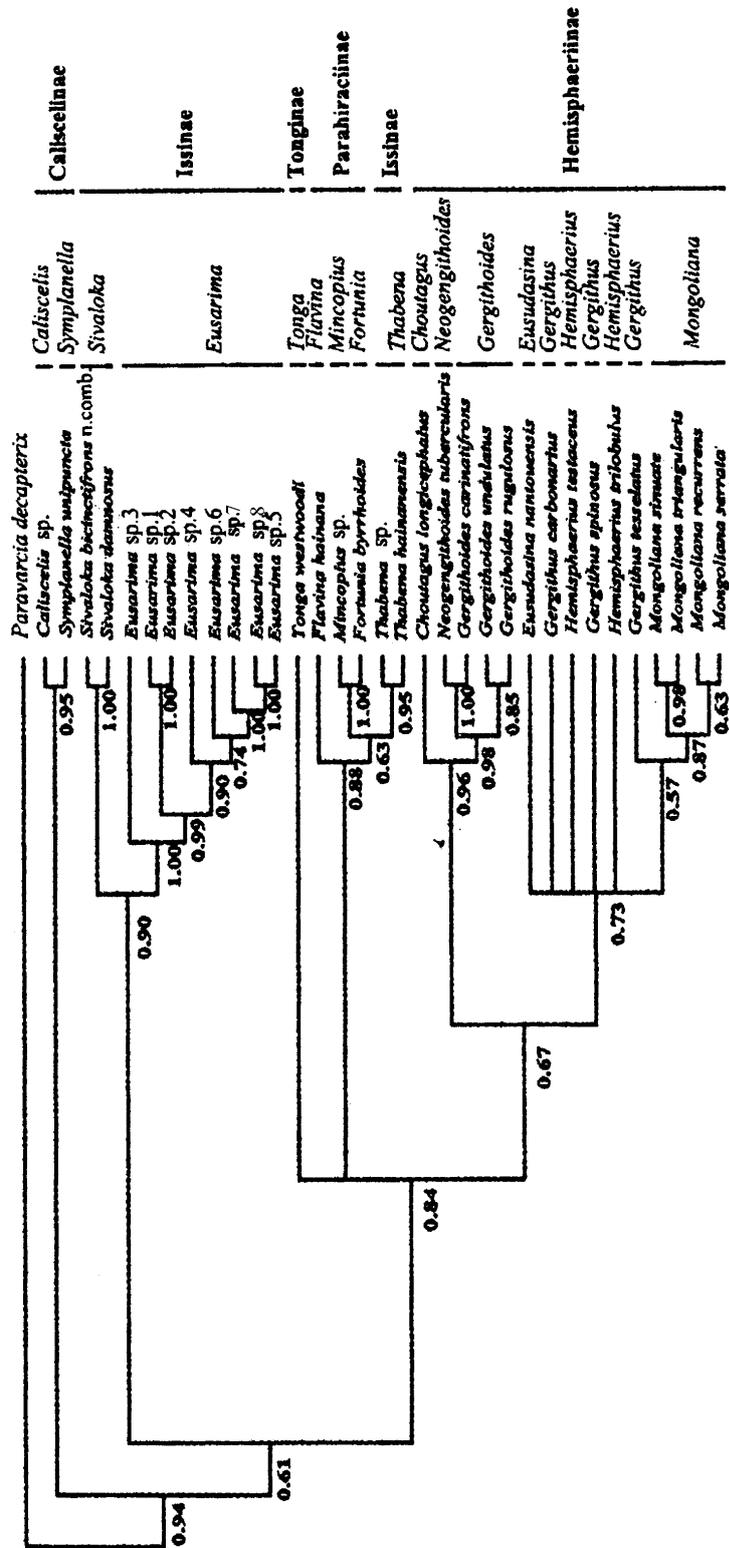


Рисунок 7.3 – Молекулярная филогения Issidae по результатам анализа 18S-Wg, Байесов 50% консенсус (по: Sun et al., 2015, с исправлениями).

Важным следствием этой кладограммы является факт базальной дивергенции трибы Issini (поддержка 61), сестринское положение триб Parahiraciini и Hemisphaeriini (поддержка 84) и наиболее поздняя дивергенция трибы Hemisphaeriini в пределах семейства Issidae.

В 2015 году мной в соавторстве с Т. Бургуэном (Франция), Ф. Мозаффариан и С. Манцари (Иран) была предпринята еще одна попытка разрешить филогенетические отношения высших фулгуроидов и, в частности, членов иссидоидной группы семейств, на базе молекулярно-генетических данных (Gnezdilov et al., 2015b). Для изучения филогенетических отношений между семействами иссидоидной группы (линии) и для выяснения филогенетических отношений триб, подтриб и родов в пределах собственно семейства Issidae были взяты представители 36 видов из 29 родов семейств Issidae, Caliscelidae, Tropiduchidae, Nogodinidae, Ricaniidae, Dictyopharidae, Flatidae и Aphrophoridae. Представитель последнего семейства, *Lepyronia coleoptrata* (L.), использован в качестве внешней группы. Для анализа были использованы генные участки: COI (цитохромоксидаза субъединица I), 28S (D4D5 и D6) и 18S (helix 17 – helix 50), которые были успешно секвенированы для 32 (по COI), 29 (по 18S) и 30 (по 28S) видов соответственно (см. материалы и методы).

Таким образом, в результате парсимониального анализа было получено древо «18S-28S-полный набор таксонов» (строгий консенсус 27 деревьев длиной в 1991 шага, CI (Consistency index) – 0.6801, RI (Retention index) – 0.4863 (Gnezdilov et al., 2015b) (Рисунок 7.4). Здесь налицо монофилия калисцелид с сильной поддержкой (98) – кластер А. Также получает подтверждение и подразделение подсемейства Caliscelinae на две трибы Caliscelini Amyot et Serville и Peltonotellini Emeljanov (поддержки 91 и 99 соответственно), предложенную Ф.-К. Фибером (Fieber, 1872) и обоснованную А.Ф. Емельяновым (2008). Вполне ожидаемо подтверждается также близкое родство (поддержка клады 99) афротропических родов *Afonaso* Jacobi и *Calampocus* Gnezdilov в составе Caliscelini. Заслуживает внимания и поддержка (79) положения трибы Trienorini Fennah в качестве сестринской группы к трибе Trypetimorphini Melichar в составе семейства Tropiduchidae – кластер Б, предложенное мною ранее на основе строения гениталий самцов (Gnezdilov, 2007). Ясно показано близкое родство субмакроптерных

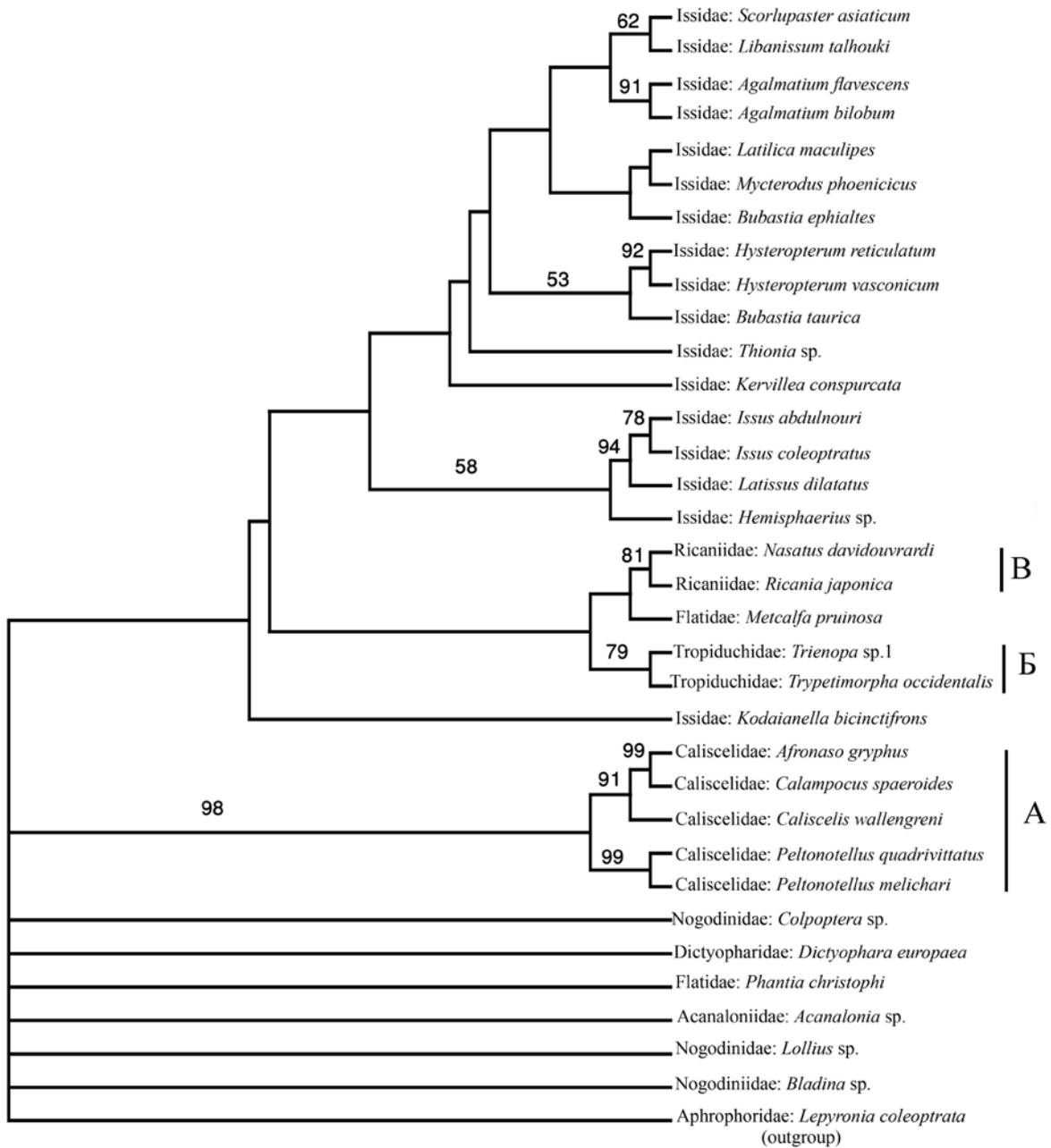


Рисунок 7.4 – Молекулярная филогения Fulgoroidea, 18S-28S-полный набор таксонов, строгий консенсус (показаны поддержки более 50) (по: Gnezdilov et al., 2015b).

риканиид с Мадагаскара (*Nasatus davidouvrardi* Stroiński, Gnezdilov et Bourgoïn) с типичными полнокрылыми палеарктическими риканидами (*Ricania japonica* Melichar) с поддержкой 81 – кластер B, что подтверждает высказанную ранее точку зрения относительно положения мадагаскарских субмакроптерных родов риканиид в составе подсемейства Ricaniinae Amyot et Serville, несмотря на их внешнее своеобразие (Stroiński et al., 2011). Положение и взаимоотношения родов *Colpoptera* Burmeister, *Bladina* Stål, *Lollius* Stål (Nogodinidae) и *Acanalonia* Spinola

(*Ascanoniidae*) остается на уровне неразрешенной политомии, что также является доказательством полифилетичности *Nogodinidae* в его современной трактовке (Гнездилов, 2003, 2012а; Gnezdilov, 2007).

Кластер собственно *Issidae* не получает заметной поддержки (ниже 50) на древе. Здесь среди *Issini* заслуживает внимания лишь кластеризация родов *Issus* и *Latissus*, как сестринских групп с поддержкой 94. Расхождение *Bubastia taurica* и *Bubastia ephialtes* по разным кластерам обосновано и морфологически – по строению гениталий самцов *Bubastia ephialtes* выделен в отдельный род – *Thalassana* Gnezdilov, 2016 (Гнездилов, 2016с). К артефактам следует отнести обособленное положение *Kodaiianella bicinctifrons* Fennah по отношению к блоку *Issidae sensu stricto*, а также разобщенность на древе двух видов (родов) семейства *Flatidae* (*Metcalfa pruinosa* (Say) и *Phantia christophi* Rusiecka), что создает впечатление парафилетичности последнего и не имеет ничего общего с действительным положением вещей – нет никаких оснований сомневаться в принадлежности обоих родов к семейству *Flatidae*.

На древе «COI-18S-28S-только западнопалеарктические таксоны» (строгий консенсус 2 древес с длиной в 2122 шагов, CI – 0.6857, RI – 0.3568), полученном в результате парсимониального анализа (Gnezdilov et al., 2015b), западнопалеарктические таксоны *Issidae* кластеризуются в составе монофилума с поддержкой 65 (Рисунок 7.5).

Байесов анализ, выполненный с тем же блоком данных (COI-18S-28S- полный набор таксонов), дал возможность предположить монофилетическое происхождение западнопалеарктической фауны иссид (кластер А с поддержкой 61) (Рисунок 7.6) и показал сестринское положение родов *Agalmatium* Emeljanov и *Hysteropterum* Amyot et Serville (кластер Б с поддержкой 90), тем самым поставив вопрос о синонимии *Hysteropterina* Melichar и *Agalmatiina* Gnezdilov (Гнездилов, 2016с). Вклинивание *Hemisphaerius* sp. (*Hemisphaeriini*) среди *Issini* следует считать артефактом. Здесь снова подтверждена монофилия и обособленность *Caliscelidae* с поддержкой 100 (кластер В) для всех узлов дивергенции.

Весь комплекс, приведенных выше, данных далеко не исчерпывает всех возможностей современных молекулярных методов, однако, имеющиеся результаты часто не дают однозначного ответа на вопрос о родственных отношениях изучаемых

групп. Н.И. Абрамсон (2007) справедливо указывает на то, что молекулярная филогенетика основана на допущении, что генетическая дистанция между ДНК последовательностями двух форм, просчитанная по количеству различающихся

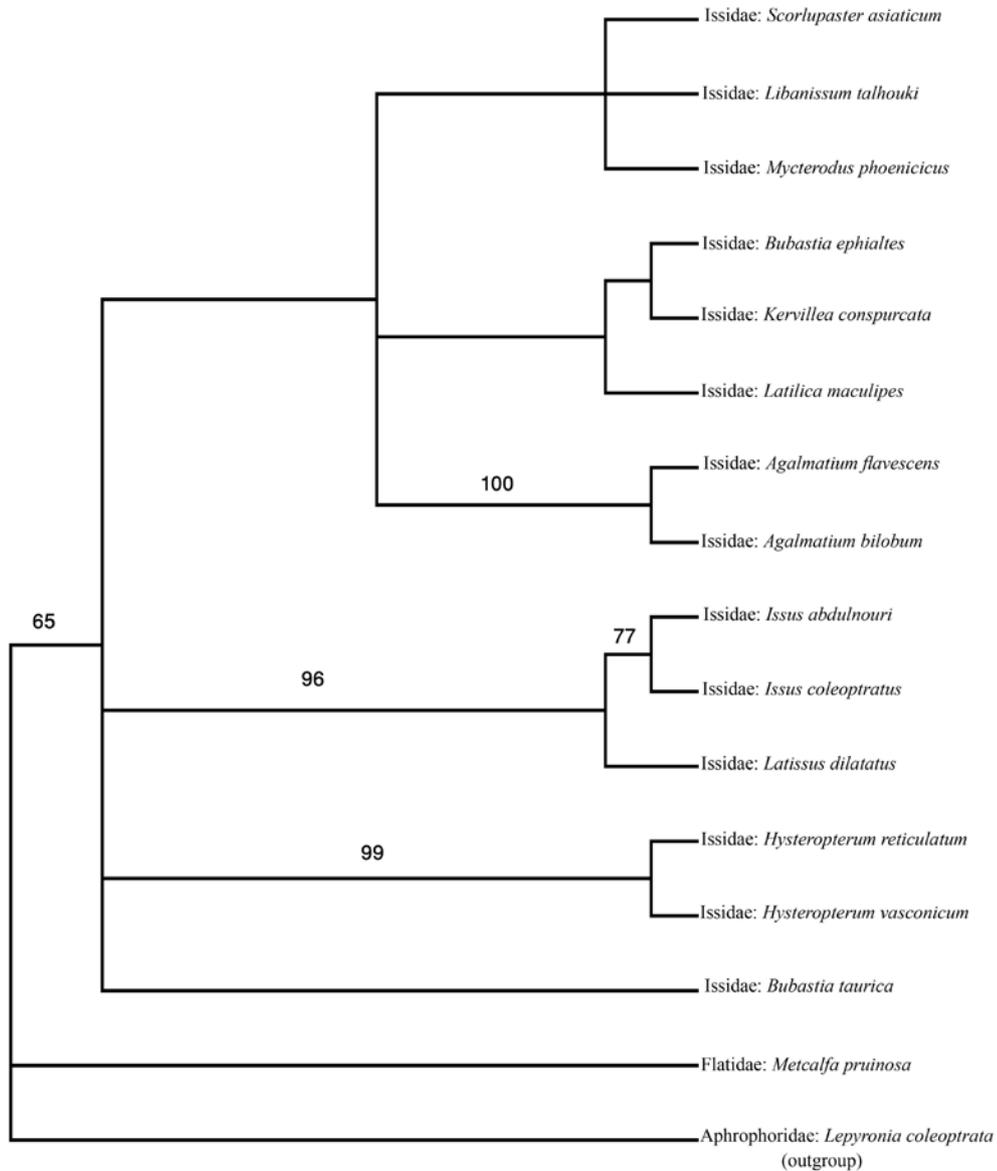


Рисунок 7.5 – Молекулярная филогения Fulgoroidea, COI-18S-28S-западнопалеарктические таксоны, строгий консенсус (показаны поддержки более 50) (по: Gnezdilov et al., 2015b).

сайтов, указывает на время дивергенции от общего предка, а генные генеалогии в той или иной степени соответствуют генеалогиям самих организмов. Однако, время дивергенции генов, являющихся молекулярными маркерами, и время дивергенции видов могут не совпадать. Сегодня нет сомнений в том, что один и тот же ген, например, цитохром b, эволюционирует с разной скоростью даже у очень близких

таксонов, а разные гены дают очень разные оценки генетической дивергенции в силу различий в скоростях молекулярной эволюции (Абрамсон, 2007). Немаловажную роль играет и эффект «притягивания длинных ветвей», когда филогенетически удаленные группы оказываются сближенными на древе в силу своей быстрой эволюции или, напротив, реликтовости (Расницын, 2010). Серьезную проблему для применения «генных деревьев», как истинных филогенетических составляющих

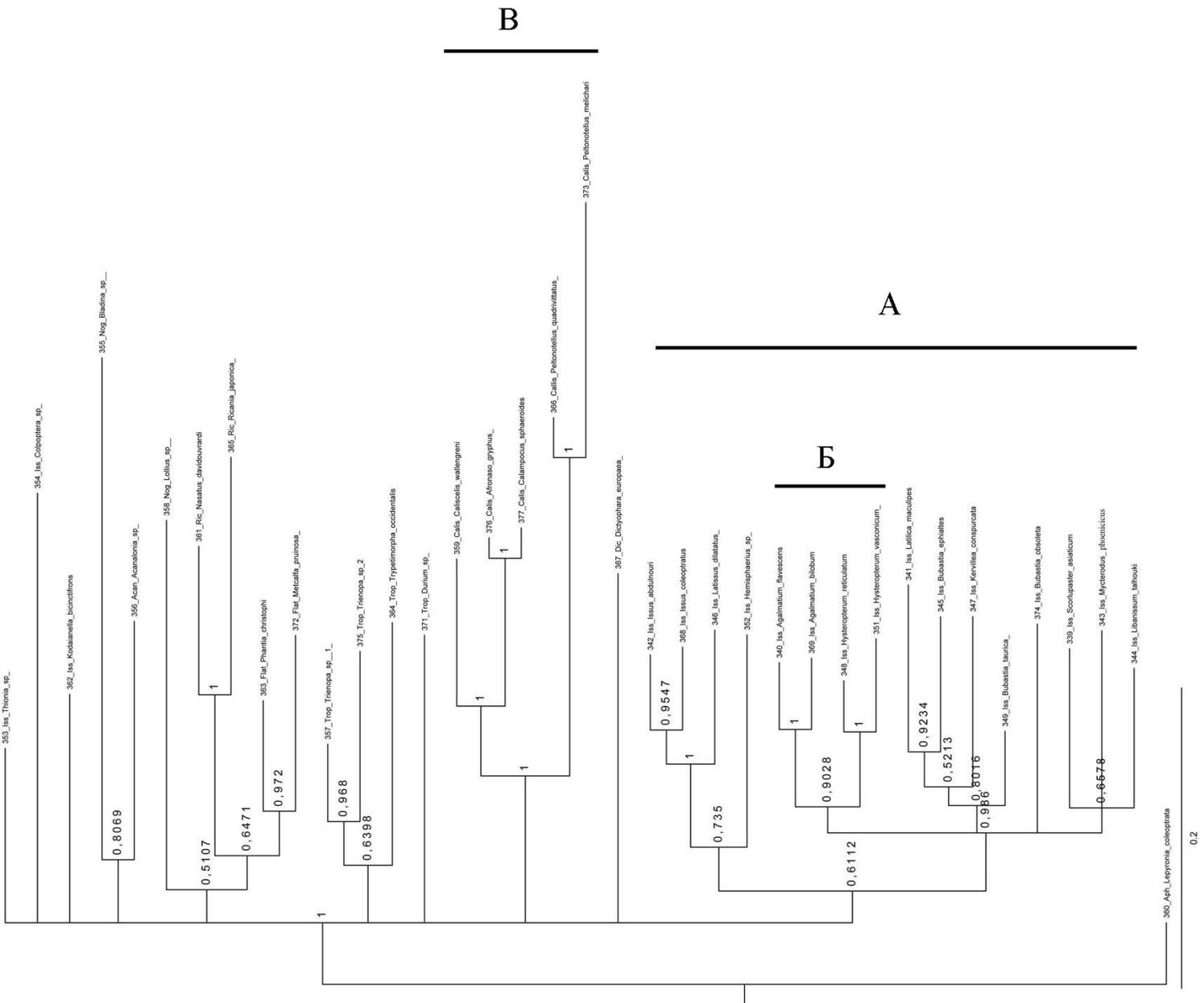


Рисунок 7.6 – Молекулярная филогения Fulgoroidea по результатам анализа 18S-28S-COI, Байесов 50% консенсус.

также многочисленные гомоплазии (Зеленков, 2011), удельный вес которых ранее считался незначительным.

## 7.2 Анализ морфологических данных

Филогенетическое древо Fulgoroidea на основе анализа 50 морфологических признаков было предложено А.Ф. Емельяновым (1990). Для Issidae подобных попыток до сих пор не предпринималось. Пытаясь подойти к разработке системы Issidae в своих ранних работах (Гнездилов, 2002; Gnezdilov, 2003), я исходил из возможностей (и достоинств) ручного анализа признаков, при котором, как верно подметил А.П. Расницын (2010), возможно «использование каждого признака только там, где исследователь считает его полезным». При использовании же формальных компьютерных методов на каждом этапе анализа учитывается весь набор имеющихся признаков и их состояний, что часто приводит к результатам, отличным от интуитивно сформировавшихся.

Среди современных таксонов, вероятно, в качестве наиболее близких к предковой форме западнопалеарктических иссид, можно рассматривать афротропические виды *Chimetopon camerunensis* Schmidt и *Ikonza angolensis* Gnezdilov (Гнездилов, 2015а, 2016а). Эти виды обладают развитыми трехлопастными задними крыльями, что характерно для многих тропических лесных иссид, в частности, ориентальных и неотропических. Ярким примером является ориентальный вид, *Tetrica fusca* Stål, субмакроптер, но с хорошо развитыми трехлопастными задними крыльями (Gnezdilov et al., 2015а, fig. 22), который в Южном Вьетнаме встречается под пологом леса на растениях нижнего яруса высотой 1-2 м (Гнездилов, 2016а). Таковы представители и других тропических родов, в частности, *Tempsa* Stål и *Oronoqua* Fennah, встречающиеся в кронах деревьев (Gnezdilov et al., 2010; Gnezdilov, 2015а). При этом нужно отметить, что трехлопастные задние крылья не являются абсолютным атрибутом всех видов, обитающих в лесных сообществах или на деревьях. Так, например, личинки *Issus coleoptratus* (Fabricius), не обладающие развитыми крыльями, обнаруживаются в кронах деревьев на высоте до 8 м (Badmin, 2010). Последний факт может говорить в пользу первоначальной связи видов с развитыми в той или иной мере задними крыльями (например, *Issus* и *Latissus*, которые характеризуются двулопастными

задними крыльями) с древесными растениями и может выступать в качестве дополнительного экологического доказательства «примитивности» или «продвинутой» таксона, но в случае *Issus coleoptratus* (Fabricius) это не однозначно, поскольку этот вид, являясь древесным и кустарниковым обитателем, откладывает яйца на поверхность почвы (Badmin, 2010), вместо того, чтобы закреплять их на растениях, как это характерно для древесных видов. Подобное «экологическое несоответствие» можно объяснить, как проявлением процесса перехода с древесных на низкорослые растения, так и вторичным возвратом к обитанию на древесных растениях. Такой же тип яйцекладки можно предположить и для *Latissus Dlabola* – сестринской группы *Issus* Fabricius. Представители обоих родов отличаются редуцированным числом зубцов латеральной группы передних соединительных пластинок гонапофизов VIII – у большинства западнопалеарктических родов этих зубцов 3-5, а у *Issus-Latissus* – лишь 1-2 (Гнездилов, 2002, 2003). Уменьшение числа латеральных зубцов можно напрямую связывать со способом яйцекладки, не требующей надрезания или выскребания тканей растений.

Тип яйцекладки, связанный с откладкой яиц на почву, как таковой, является вторичным в сравнении с откладкой яиц в ткани растений или на их поверхность в контексте семейства Issidae, если определять эту группу как древесную по происхождению, то есть считать, что предки субмакроптерных (жукообразных) Issini обитали на деревьях. Однако в контексте всех Fulgoroidea у общего предка иссидоидных семейств яйцеклад, вероятно, был неспециализированным загребающее-месящим, возникшим из колюще-пилящего (стоит ближе к первичному яйцекладу насекомых и является основным планом строения среди фулгороидных цикадовых), благодаря укорочению и модификации его частей при смене функции (O'Brien, Wilson, 1985; Емельянов, 1979, 2014). В случае *Issus* в литературе нет данных по яйцекладке других видов рода, например, канарских, чтобы можно было с полной уверенностью говорить о том является ли данный тип поведения родовым признаком, особенностью одного вида (*I. coleoptratus*) или особенностью *I. coleoptratus* в условиях западноевропейских широколиственных лесов (наблюдения были сделаны в Великобритании (Badmin, 2010)).

Вариативный ряд типов яйцекладки в пределах семейства Issidae можно представить следующим образом:

- 1) откладка яиц, покрытых частицами грунта, на поверхность почвы (*Issus coleoptratus* (Fabricius) (Müller, 1942; Vadmin, 2010));
- 2) откладка на поверхность растений открыто (*Brachyprosopa umnovi* Kusnezov (Каплин, 1986а) – специализация к обитанию в аридных условиях);
- 3) откладка на поверхность растений в оотеках под защитой затвердевшего грунта (*Agalmatium bilobum* (Fieber), *A. flavescens* (Olivier) (Silvestri, 1934; Schlinger, 1958));
- 4) откладка яиц в щели коры без прорезания тканей растения (*Thabena brunneifrons* Bonfils, Attie et Reynaud (Chan et al., 2013));
- 5) откладка яиц в ткани растений с прорезанием или выскребанием тканей (*Dentatissus damnosus* (Chou et Lu) (Chen et al., 2014)).

Переход от третьей к четвертой и пятой (и наоборот) техникам может легко осуществляться даже в пределах одного вида в зависимости от качества субстрата, используемого для откладки яиц. Это хорошо иллюстрирует пример яйцекладного поведения, описанный для *Ricania speculum* (Walker) (Ricaniidae) (Rossi et al., 2015). В отличие от большинства иссид, риканииды обладают стилетовидными передними соединительными пластинками гопофизов VIII, что облегчает рассечение растительных тканей, однако, при наличии жесткой поверхности субстрата этот вид легко переходит от откладки яиц внутрь тканей к их откладке на поверхность стеблей, прикрывая яйца сверху продуктами выделения восковых желез. В случае иссид для предохранения яиц служит кашица, образованная частицами грунта и скрепленная секретом геотеки. Таким образом, геотека (например, у представителей рода *Agalmatium* Emeljanov) восполняет функцию исчезнувших у имаго восковых желез. В случае *I. coleoptratus* наиболее вероятным кажется переход к откладке яиц на почву с последующим упрощением зубчатого аппарата гонапофизов.

В целом, для высших Fulgoroidea характерен постепенный переход к открытому способу откладки яиц, способствовавшему становлению загребуще-месящего и месяще-приклеивающего яйцекладов (Емельянов, 1979). В частности, пустынные представители семейства Flatidae (*Phantia christophi* Rusiecka, Zarudnya

*fusca* Melichar), дивергирующего апикальное Issidae на древе А.Ф. Емельянова (1990), откладывают яйца открыто на ветви древесных растений и стебли трав.

Кроме трехлопастных задних крыльев, представители родов *Chimetoron* Schmidt и *Ikonza* Hesse характеризуются свободной, не слившейся хотя бы частично с посткубитусом, 2-3-ветвистой первой анальной жилкой. Последний признак – свободные  $P_{cu}$  и  $A_1$  может считаться плезиоморфным, поскольку такое состояние жилок характерно также для миоценового представителя иссид из мексиканского янтаря (Grimaldi, Engel, 2005) (Рисунок 7.7) и представителей семейств

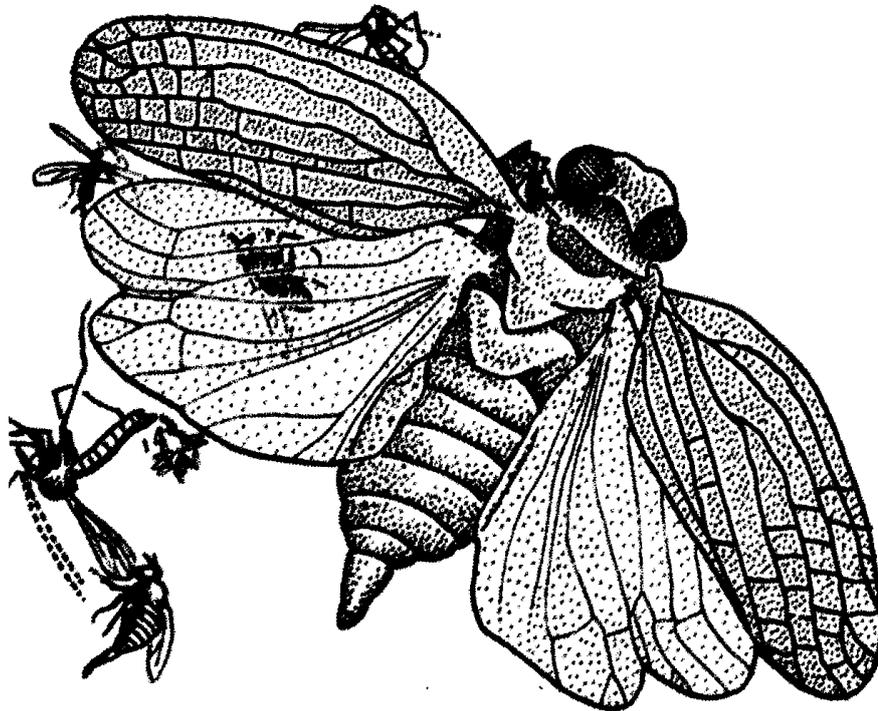


Рисунок 7.7 – Issidae из миоценового мексиканского янтаря (по: Grimaldi, Engel, 2005, с изменениями).

Tropiduchidae (Gnezdilov, 2013, figs 23, 26, 27) и Nogodinidae (Гнездилов, 2012а, рис. 15). У некоторых тропидурид, например, у полнокрылой формы, преимущественно короткокрылого, *Trypetimorpha occidentalis* Huang et Bourgoïn, имеется вторичный конечный анастомоз этих жилок (Ануфриев, Емельянов, 1988). Частичное слияние посткубитуса и передней анальной жилки (ее передней ветви) очень характерно для ориентальных родов, в то же время, являясь редкостью среди Новосветских родов (Гнездилов, 2012а).

Отличительной чертой западнопалеарктических видов является постепенная редукция заднего крыла. Например, у *Issus pospisili* (Diabola) еще различима анальная лопасть с одной анальной жилкой, а у *Kovacsiana abyssinica* Synave крыло уже однолопастное (Рисунок 4.10). У большинства же иссид Западной Палеарктики заднее крыло и вовсе рудиментарно.

Формально по наличию хорошо развитых трехлопастных задних крыльев род *Eusarima* Yang может быть отнесен к группе «примитивных» родов, однако, это не так. *Eusarima*, как и многие ориентальные роды, характеризуется определенными чертами специализации в строении и жилковании заднего крыла. В частности, заднее крыло представителей этого рода с двумя глубокими выемками, а CuA и CuP сливаются вершинами и уплощаются. То есть, *Eusarima* – продвинутый представитель плезиоморфной части семейства.

У многих «типичных» представителей семейства Issidae передние крылья обладают коробчатой формой, облегают тело и с подгибом достигают вершины брюшка. У некоторых представителей семейства при этом сохраняются укороченные и компенсаторно расширенные, задние крылья, пригодные к полету – это субмакроптеры, они встречаются в тропиках и субтропиках, где связаны с высокими кустарниками и деревьями. В Палеарктике они, главным образом, тяготеют к Ортрийской субтропической области, а за ее пределами встречаются также в Ориентальном, Австралийском, Афротропическом и Неотропическом царствах и в субтропической Неарктике. Наибольшее сходство с полнокрылыми формами других менее продвинутых семейств Fulgoroidea обнаруживает, например, неотропический род *Oronoqua* Fennah. У способных к полету тропических иссид для удобства складывания широких задних крыльев их край приобретает две глубоких выемки против кубитальной и ваннальной складок у Issini и одну кубитальную выемку у большинства Parahiraciini. У нормально полнокрылых форм таких семейств как Cixiidae, Achilidae и Dictyopharidae, а также *Oronoqua* Fennah из иссид, эти выемки слабые или не выражены. Особенно важна кубитальная выемка, которая позволяет подгибать вершины крыловых лопастей к вершине брюшка под давлением аналогично подогнутых передних крыльев. Сближение CuA и CuP у *Oronoqua* наводит на мысль, что у представителей этого рода задние крылья вторично увеличились, отчасти восстановив предковый облик.

Вторая категория субмакроптеров, к которой относятся, в частности, *Issus* Fabricius и *Latissus* Dlabola, характеризуется сравнительно узким ремигиумом и рудиментарной аноюгальной областью заднего крыла. В данном случае узкий ремигиум, полностью лишенный кубитальной выемки, производит впечатление вторично увеличенной пластинки крыла, до этого подвергшейся более сильной редукции, вернувшей крыло на ранние стадии дифференциации, когда кубитальной выемки еще не было. Здесь нужно отметить, что на древе таксоны с однолопастными задними крыльями группируются вместе с бескрылыми, имеющими рудиментарные задние крылья, а не с крылатыми, такими как *Eusarima*. Восстановление летного заднего крыла после его рудиментации при отсутствии у иссид крылового диморфизма маловероятно.

В целом, логично допустить, что роды (виды), сохранившие в той или иной степени развитые задние крылья, являются по этому признаку менее продвинутыми по отношению к таксонам, утратившим задние крылья (имеющим их рудименты). В фауне Западной Палеарктики таких родов 12 (*Issus* Fabricius, *Latissus* Dlabola, *Bergevinium* Gnezdilov, *Brachyprosopa* Kusnezov, *Iberanum* Gnezdilov, *Iranodus* Dlabola, *Lindbergatium* Dlabola, *Kovacsiana* Synave, *Mycterodus* Spinola, *Caepovultus* Gnezdilov et Wilson, *Latilica* Emeljanov, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso).

Среди этих родов лишь два (*Issus* и *Latissus*) обладают двулопастным крылом с сохранением анальной лопасти и второй анальной жилки (Рисунок 4.10). Как результат постепенной редукции у *Issus pospisili* (Dlabola) имеет место увеличение числа поперечных жилок и «поджимание» продольных жилок вследствие редукции (сужения и уменьшения) ваннуса –  $P_{cu}$  и  $A_1$  слиты при основании, анальная лопасть несет лишь  $A_2$ . Возможно, к этой же группе таксонов с двулопастными крыльями относится и *Caepovultus*, однако, у меня не было возможности препарировать заднее крыло у голотипов *C. deemingi* Gnezdilov et Wilson или *C. vegrandis* Gnezdilov et Wilson, чтобы подтвердить наличие или отсутствие анальной лопасти. У *Numidius litus* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso все еще наличествует узкая анальная лопасть с различимой  $A_1$ , но уже не идентифицируется ваннальная выемка; продольные жилки, за исключением, радиуса, не ветвятся, а поперечных всего две – между  $CuA$  и  $CuP$  (Рисунок 4.11).

В родах *Issus* и *Latissus* в «пользу примитивности» работает также признак жилкования переднего крыла – двуветвистый передний кубитус (CuA). Это же состояние свойственно и *Caerovultus*, его с наибольшей вероятностью можно трактовать, как плезиоморфное в силу его распространенности у представителей ориентальной фауны, где подавляющее большинство родов (36) обладают двуветвистым CuA (Таблица В.1 Приложения В). У новосветских родов, также как и у западнопалеарктических, наблюдается рост числа таксонов с простым передним кубитусом – здесь уже около трети родов имеют неразветвленную жилку и, в частности, у миоценового *Thionia douglundbergi* Stroiński et Szwedo CuA ветвится лишь апикально (Stroiński, Szwedo, 2008, fig. 3). Таким образом, исчезновение второй ветви CuA имело место уже на начальных этапах развития группы, что также видно на примере афротропических видов (Рисунок 4.8).

Кроме означенных *Issus*, *Latissus* и *Caerovultus* еще три рода в Западной Палеарктике характеризуются разветвленным передним кубитусом переднего крыла, а именно, *Scorlupella* Emeljanov, *Palmallorcus* Gnezdilov и *Pentissus* Dlabola, однако, они не проявляют близко родственных отношений. Наоборот, *Scorlupella* может считаться вполне продвинутым родом из-за редукции вентральных крючков эдеагуса и фаллобазы, лишенной выростов, а *Pentissus* характеризуется максимальным укорочением передних крыльев среди западнопалеарктических родов.

Во второй большой группе родов с развитыми задними крыльями находятся таксоны с однолопастными крыльями, достигающими вершины брюшка, но лишенными анальной лопасти. Сюда входят *Bergevinium* Gnezdilov, *Brachyprosopa* Kusnezov, *Iberanum* Gnezdilov, *Iranodus* Dlabola, *Lindbergatium* Dlabola, *Kovacsiana* Synave, *Mycterodus* Spinola (подроды *Aegaeum* Gnezdilov, *Comporodus* Kocak, *Semirodus* Dlabola), *Zopherisca* Emeljanov. Среди этих родов наиболее богатым жилкованием обладает *Zopherisca* (Рисунок 4.11), далее по линии упрощения, то есть исчезновения разветвлений продольных жилок и уменьшения числа поперечных жилок, идут *Mycterodus* и *Brachyprosopa*, а наиболее продвинутым может считаться *Iberanum*, у которого все продольные жилки упрощены, включая и радиус, а форма крыла стремится к округлой.

В целом, упрощение жилкования, при котором продольные жилки меньше ветвятся, и стабилизируется число веток радиуса, медианы и переднего кубитуса на

уровне паттерна R 2 M 2-3 CuA 1 (Таблица В.1 Приложения В), характерного для большинства западнопалеарктических родов, при этом сокращается число поперечных жилок, что связано с нарастающей степенью колеоптеризации в группе. Одним из проявлений этого процесса является и формирование гипокостальной лопасти – разрастания костального края переднего крыла в плоскости перпендикулярной плоскости самого крыла. Появление гипокостальной лопасти часто сопряжено с изменением формы костального края крыла (его абриса), от полого выпуклого до тупоугольного. Степень развития гипокостальной лопасти различается в разных группах и, как правило, служит характеристикой рода. Таким образом, примитивным состоянием можно считать крыло без гипокостальной лопасти, с широким субкостальным полем, подогнутое к груди, например в родах *Cavatorium* Dlabola и *Iranodus* Dlabola. Следующая ступень – это состояние с узкой гипокостальной лопастью, встречающееся в родах *Falciidius* Stål и *Semissus* Melichar и, наконец, продвинутое состояние – с широкой гипокостальной лопастью, как в роде *Agalmatium* Emeljanov.

Гипотетически предок западнопалеарктических таксонов может быть охарактеризован следующим образом: обитатель деревьев и кустарников, с откладкой яиц на стебли растений или на поверхность грунта; метопа сравнительно широкая, с медиальным килем; корифа поперечная; полнокрылый – передние крылья выдаются за вершину брюшка, без гипокостальной лопасти; задние клылья трехлопастные, CuA и CuP не слиты апикально, Pcu и A<sub>1</sub> свободные, без анастомоза; задние голени с 2-3 боковыми шипами; гоноплаки округлые, передние соединительные пластинки (ACL) с полным набором зубцов в апикальной (3 зубца) и латеральной (4-5) группах, гребень широкий, медиальное поле (mf) задних соединительных пластинок (PCL) гонапофизов IX с парой простых лопастей; фаллобаза целиком скрывает эдеагус, который несет свободные апикальные отростки.

В проведенном мной парсимониальном анализе, в качестве внешней группы использован примитивный представитель трибы Issini (*Thioniina*) из Неотропики – *Oronoqua deina* Fennah – обитатель древесных крон (Gnezdilov et al., 2010), претендующий на роль одного из самых примитивных таксонов в современной фауне семейства, благодаря хорошо развитым передним крыльям, заметно

заходящим за вершину брюшка и в покое накладывающихся вершинами (на Рисунке 7.8 изображен близкий вид – *O. ibisca*), а также развитыми трехлопастными задними крыльями без анастомозов между CuA и CuP и Pcu и A<sub>1</sub> (Рисунок 4.9).

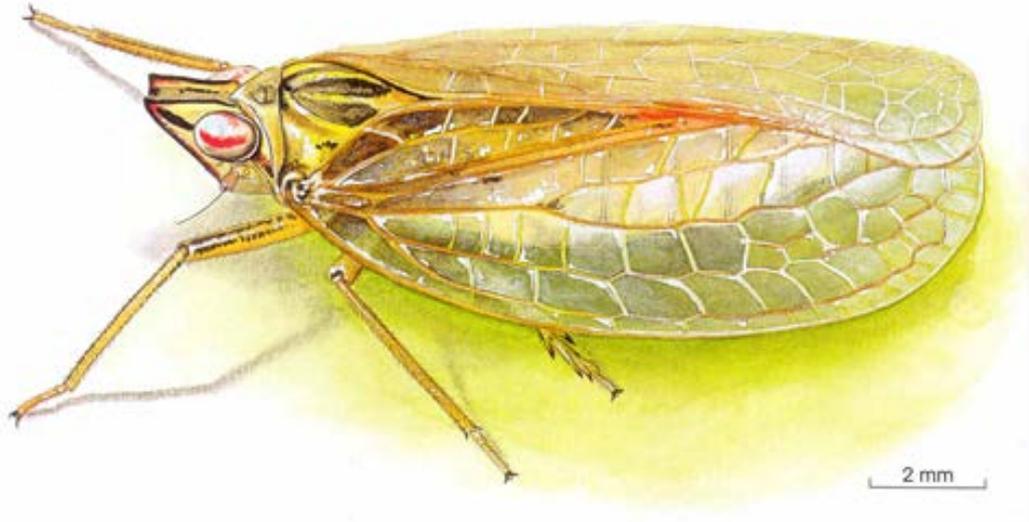


Рисунок 7.8 – *Oronoqua ibisca* Gnezdilov, Bonfils, Aberlenc et Basset, общий вид (© Hodelbert, по: Lison, Fontaine, 2010).

Характер кладограммы – строгий консенсус двух деревьев, полученных в результате апостериорного взвешивания 3960 уникальных равноэкономных деревьев (см. материалы и методы) (Рисунок 7.9) согласуется с, приведенными выше, рассуждениями о примитивном и продвинутом состоянии признаков. На древе таксоны с развитыми (трехлопастными) задними крыльями дивергируют базально – *Eusarima* и *Chimetopon* последовательно ответвляются в самом основании древа. Далее дивергирует субмакроптерная группа в составе сестринских таксонов *Issus* и *Latissus*, где сохраняется умеренно развитая аноюгальная область, и уже за ней дивергирует крупный кластер, объединяющий таксоны с практически исчезнувшей анальной лопастью и таксоны с полностью редуцированным задним крылом. В общем плане, древо распадается на пара- и голофилетические кластеры, которые выстраиваются в ритме западных и восточных хорологических групп, что является несомненным аргументом в пользу правдоподобности полученной кладограммы.

### 7.2.1 Анализ кладограммы

**Группа родов *Issus*** (на кладограмме: I muscaeformis – L dilatatus).



группа Issus

группа Conosimus

группа Mycterodus

группа Bubastia

группа Phasmena

группа Hysteropterum

группа Kervillea

Рисунок 7.9 – Морфологическая филогения. Строгий консенсус двух деревьев, полученных в результате апостериорного взвешивания.

Сестринское положение родов *Issus* Fabricius и *Latissus* Dlabola не вызывает сомнений, кроме, уже приведенных выше, признаков, сближающих эти таксоны, нужно добавить уникальную синапоморфию – парные пальцевидные выросты на внутренней стороне дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (признак 23 – здесь и далее см. Список признаков Приложения Б) (Рисунки Е.1, Е.2, Е.3 Приложения Е). Еще одна синапоморфия этих родов – дорсо-вентрально сплюснутая фаллобаза (признак 61).

Группа родов *Issus* выступает в качестве сестринской группы к комплексу всех других родов (Рисунок 7.10), который характеризуется отсутствием ваннальной выемки заднего крыла (признак 77 – уникальная синапоморфия) или рудиментарным задним крылом.

**Группа родов *Conosimus*** (на кладограмме: *C baenae* – *Gran rooti*). Объединение в одном кластере родов *Conosimus* Mulsant et Rey и *Granum* Gnezdilov вызывает сомнение. На кладограмме эти роды сведены в один кластер по признаку ветвления радиуса и медианы передних крыльев на одном уровне, однако, этот признак не является уникальной синапоморфией этой группы таксонов. Собственно положение обоих родов не вполне ясно. *Granum* – это весьма своеобразный монотипический род, который отличается от всех западнопалеарктических родов заметно коротким апикальным члеником хоботка (Рисунок 4.2). Кроме того, этот таксон характеризуется присутствием длинного апикального отростка фаллобазы, образованного дорсо-каудальными углами, сросшихся дорсо-латеральных лопастей, и такое состояние фаллобазы явно продвинутое (Рисунок Е.22 Приложения Е). По общему строению пениса (круто изогнутая фаллобаза, вздутая в нижней части, круто загнутые вентральные крючки эдеагуса) этот род скорее близок к роду *Falcidius* Stål, как было отмечено ранее (Гнездилов, 2003), а также к афротропическому роду *Chimetopon* (Рисунок Е.64 Приложения Е). Таким образом, *Granum* может быть ассоциирован с группой родов *Bubastia*, будучи сближен с *Falcidius*.

*Conosimus*, в свою очередь, отличается от многих западнопалеарктических родов отсутствием субапикальных отростков дорсо-латеральных лопастей фаллобазы и наличием резко выпуклого в средней части заднего края пигофора (Рисунок Е.4 Приложения Е), а по признаку редуцированного числа (до одной) ямок



Рисунок 7.10 – Морфологическая филогения, фрагмент (группы родов *Issus*, *Conosimus* и *Mycterodus*).

парадискальной группы заднеспинки у личинок 5-го возраста (Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014) сближается с родом *Sfaxia* Bergevin. Здесь, однако, нужно заметить, что личинки известны далеко не для всех родов изучаемой фауны.

**Scorlupaster** (на кладограмме: *S asiaticus*). Обособленное базальное положение этого рода кажется ошибочным. Эта группа вычленяется на основе, по-видимому, плезиоморфного состояния признака – отхождения вентральных крючков эдегуса в его верхней трети. *Scorlupaster* Emeljanov обособляется также за счет выпуклой (взднутой) базальной половины фаллобазы (что отмечено также в роде *Inflatodus* Dlabola) и наличия удлиненных боковых выростов в ее основании (Рисунок E.45 Приложения E). Последний признак сближает этот род с *Lethierium* Dlabola (Рисунок E.32 Приложения E). Таким образом, *Scorlupaster* вполне может быть ассоциирован с группой родов *Phasmena*.

**Группа родов Mycterodus** (на кладограмме: *Th ephialtes* – *C jatagana* – *Acr suturalis* – *A vittifrons* – *T eugeniae* – *Mont batathen* – *Z tendinosa* – *Aconos goricus* – *S*

pallens – *M. drosopoulosi* – *Compso ovifrons* – *Ae. phoenicicus*) объединяет 7 таксонов: *Mycterodus* Spinola (с пятью под родами), *Acrestia* Dlabola (с двумя под родами), *Thalassana* Gnezdilov, *Alloscelis* Kusnezov, *Tshurtshurnella* Kusnezov, *Montissus* Gnezdilov, *Zopherisca* Emeljanov. Этот крупный кластер обоснован синапоморфией – фаллобаза не покрывает верхнюю часть эдеагуса, которая хорошо заметна снаружи (экспонирована) (признак 18). Здесь выделяется два подкластера, один из которых, соответствует группе *Acrestia–Thalassana*, а другой группе *Alloscelis–Tshurtshurnella–Montissus–Zopherisca–Mycterodus*.

Подкластер *Acrestia–Thalassana* (на кладограмме: *Th. ephialtes* – *C. jatagana* – *Acr. suturalis*). Этот комплекс родов четко отличается от родов другой подгруппы этого кластера, равно как и от *Bubastia* s. str. (до настоящего времени *Acrestia* Dlabola и *Capititudes* Gnezdilov, *Drosopoulos* et *Wilson* числились в роде *Bubastia* Emeljanov (Gnezdilov et al., 2004)) тесно сближенными, но не сросшимися лопастями медиального поля гонапофизов IX (признак 50). Род *Acrestia* в составе под родов *Acrestia* и *Capititudes* (см. таксономический список в Приложении Д) отличается острым углом схождения корифы и метопы, приблизительно прямым каудо-дорсальным углом переднего крыла и отсутствием вентральных крючков эдеагуса (Рисунки Е.5, Е.6 Приложения Е). При этом под род *Acrestia*, в составе двух видов, отличается от монотипического под рода *Capititudes* поперечной корифой, своеобразным стилусом со змеевидной шейкой, и вентральной лопастью фаллобазы в виде двух длинных выростов. *Capititudes*, соответственно, характеризуется удлиненной корифой, стилусом, имеющим шейку, но не змеевидную, и вентральной лопастью фаллобазы, усеченной на вершине.

Род *Thalassana* выделяется по следующим признакам: вентральные крючки эдеагуса направлены вверх, дорсо-латеральные лопасти фаллобазы широко усечены на вершинах и имеют зубчатый край (это сближает их с *Acrestia* (*Capititudes*)) (Рисунок Е.7 Приложения Е). Анализ молекулярно-генетических данных также четко показывает расхождение *T. ephialtes* (Linnavuori) и *B. obsoleta* (Fieber) с *B. taurica* (Kusnezov) (представители под рода *Bubastia* s. str.) по разным кластерам (Gnezdilov et al., 2015b) (Рисунки 7.4-7.6), что еще раз доказывает правильность сужения трактовки рода *Bubastia* до номинативного под рода, в то время как *Acrestia* и *Capititudes* следует рассматривать в ранге под родов в составе самостоятельного рода

*Acrestia Dlabola*, а группу видов *B. ephialtes* целесообразно рассматривать в качестве отдельного рода (Гнездилов, 2016с).

Подкластер *Alloscelis–Tshurtshurnella–Montissus–Zopherisca–Mycterodus* (на кладограмме: A vittifrons – T eugeniae – Mont batathen – Z tendinosa – Aconos goricus – S pallens – M drosopouloسی – Compor ovifrons – Ae phoenicicus) поддержан уникальной синапоморфией – апикальные отростки эдеагуса срастаются в виде цилиндра (признак 46). В этой группе базально дивергирует монотипный реликт – род *Alloscelis*, а ветвь *Tshurtshurnella–Montissus–Zopherisca–Mycterodus* формирует подгруппу, обусловленную уникальной синапоморфией по строению фаллобазы (эдеагус не покрыт фаллобазой дорсально – признак 75).

*Alloscelis* (на кладограмме: A vittifrons) примечателен частичной редукцией клавального шва (CuP). Полная его редукция отмечена у другого монотипного эгейского реликта – рода *Pseudohemisphaerius*, который сходен с *Alloscelis* также по строению гонапофизов IX, имеющих на медиальном поле пару дополнительных лопастей, располагающихся перпендикулярно к плоскости самого поля (Гнездилов, 2002, 2003) (Рисунок Е.8 Приложения Е). Однако решающими признаками в определении систематического положения *Alloscelis* все же являются признаки строения эдеагуса, которые сближают этот таксон с группой родов *Tshurtshurnella*, *Mycterodus* и *Zopherisca* (Гнездилов, 2015b), что и нашло свое отражение на древе. По увеличенным, хорошо заметными снаружи над фаллобазой, апикальным отросткам эдеагуса, *Alloscelis* сближается с родами *Mycterodus* и *Tshurtshurnella* (Рисунки Е.9, Е.10, Е.12, Е.13 Е.14, Е.15, Е.16 Приложения Е). *Mycterodus* сближается с *Tshurtshurnella* по наличию крупной фаллотремы и частым присутствием на расширенных апикальных отростках эдеагуса зубца, развитого у разных представителей в большей или меньшей степени, а также по наличию своеобразного пальцевидного выроста на дорсальной стороне дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (отмеченному также в роде *Cavatorium Dlabola* (Рисунок Е.39 Приложения Е)). К этому комплексу родов примыкает и *Zopherisca*, который сближается с ними за счет короткой фаллобазы и хорошо выраженного эдеагуса с широкими, выдающимися за фаллобазу, апикальными отростками (Рисунок Е.11 Приложения Е). С *Tshurtshurnella* и *Alloscelis* род *Zopherisca* сближается также по отсутствию вентральных крючков эдеагуса.

Роды *Alloscelis* и *Tshurtshurnella* сближаются по наличию специфической полукруглой с медиальной выемкой вентральной лопасти эдеагуса, также они характеризуются стилусом без отчетливой шейки и отсутствием вентральных крючков эдеагуса – у *Alloscelis* заметны лишь боковые пластинки в базальной части эдеагуса. Эти пластинки можно трактовать как зачатки вентральных крючков или их рудименты (то же для *Kervillea* Bergevin). Внешне *Alloscelis vittifrons* (Ivanoff) сильно отличается от большинства видов рода *Tshurtshurnella* крупными размерами и метопой украшенной широкой черной полосой. Однако в роде *Tshurtshurnella* также имеется весьма крупный вид – *T. acuta* (Linnavuori), обитающий в Турции, который в свое время был даже описан в отдельном роде *Megissus* Linnavuori (Linnavuori, 1965), хотя по строению гениталий – это типичный представитель рода *Tshurtshurnella* (Гнездилов, 2015b).

*Alloscelis* занимает базальное положение в рассмотренной группе, благодаря целому ряду уникальных аутапоморфий: наличие четкого продольного киля на дорсальной поверхности анальной трубки самки; эдеагус с парой шилообразных выростов дорсально и парой уплощенных уховидных выростов (Рисунок Е.8 Приложения Е). Кроме того, по наличию глубокого вертикального выреза фаллобазы (сбоку) этот монотипический род сближается с родом *Cavatorium*.

*Montissus* выступает в качестве сестринской группы к *Tshurtshurnella* (на кладограмме: *T. eugeniae* – *Mont. batathen*), что подкреплено уникальной синапоморфией – наличием отчетливых зубовидных выростов апикальных отростков эдеагуса (признак 20). Эти таксоны сближаются также за счет отсутствия вентральных крючков эдеагуса и малого числа (1-2) интермедиальных шипов первого метатарзомера.

Подгруппа *Mycterodus* (на кладограмме: *Aconos goricus* – *S. pallens* – *M. drosopoulosi* – *Compog ovifrons* – *Ae. phoenicicus*) в составе пяти подродов образует концевой участок этого подкластера. Монофилия рода *Mycterodus* подкреплена двумя уникальными синапоморфиями – первый метатарзомер имеет разорванный ряд интермедиальных шипов на вершине (3 + 1 или 4 + 1) (признак 12) и метопа часто со специфической светлой перевернутой V-образной полосой (признак 65). Базально здесь обособлен подрод *Aconosimus* *Dlabola* в силу короткого аролиума и плоских латеральных полей гонапофизов IX (признаки 13 и 52). К этому следует

также добавить отсутствие вентральных крючков эдеагуса, что заметно обособляет этот таксон в ряду *Mycterodus*. Сестринская пара *Comporodus* Kocak и *Aegaeum* Gnezdilov подкреплена наличием короткой шейки стилуса и вентральной лопасти эдеагуса (признаки 38 и 47). К этому можно добавить и развитые (однолопастные) задние крылья. При этом нужно отметить, что *Aegaeum* вполне обособлен (характерен) по признаку вентральных крючков эдеагуса, направленных к вершине эдеагуса (признак 26) (Рисунок Е.15 Приложения Е), в то время как в других под родах эти крючки (если имеются) направлены к его основанию.

Вопрос филогенетических отношений под родов в пределах рода *Mycterodus* не может считаться полностью разрешенным на данной кладограмме. С точки зрения политетической диагностики под родов *Comporodus* отличается поперечной корифой и фаллобазой, несущей разнообразные зубчатые выросты (Логвиненко, 1974; Gnezdilov et al., 2014a) (Рисунок Е.13 Приложения Е). Самый многочисленный и разнообразный под род собственно *Mycterodus*, представители которого отличаются широко-овальной формой тела (сверху), однако, строение гениталий самцов разнообразно, но всегда имеются вентральные крючки эдеагуса (Рисунок Е.12 Приложения Е). Под род *Semirodus* Dlabola характеризуется зубчатым верхним краем фаллобазы (Рисунок Е.16 Приложения Е) и специфической узко-овальной формой тела (голова и передние крылья сверху). Признак зубчатого верхнего края фаллобазы этого под рода, наверняка, гомологичен таковым у *Acrestia* (*Capititudes*) и *Thalassana*, которые попадают в смежный под кластер.

**Группа родов *Bubastia*.** В этом кластере объединены 9 родов (*Bubastia* Emeljanov, *Palmallorcus* Gnezdilov, *Webbisanus* Dlabola, *Apedalmus* Gnezdilov, *Falciidius* Stål, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Semissus* Melichar, *Latilica* Emeljanov, *Kovacsiana* Synave), где целый ряд таксонов соответствует группе родов *Bubastia sensu* Gnezdilov (Гнездилов, 2002), характеризующихся наличием только одной лопасти медиального поля гонапофизов IX – результат сросшихся лопастей, в частности, это роды *Webbisanus*, *Palmallorcus*, *Numidius* и *Falciidius*. Формально роды сгруппированы в кластере по признакам строения фаллобазы (признак 32) и анальной трубки самок (признак 48) (Рисунок 7.11).

Базально дивергирует *Bubastia* (на кладограмме: В *taurica*) – самый крупный таксон в этом кластере, объединяющий 17 видов. Этот род характеризуется

комплексом признаков: верхний край метопы часто трапециевидно выемчатый (признак 0), вентральная лопасть фаллобазы может иметь щелевидную выемку

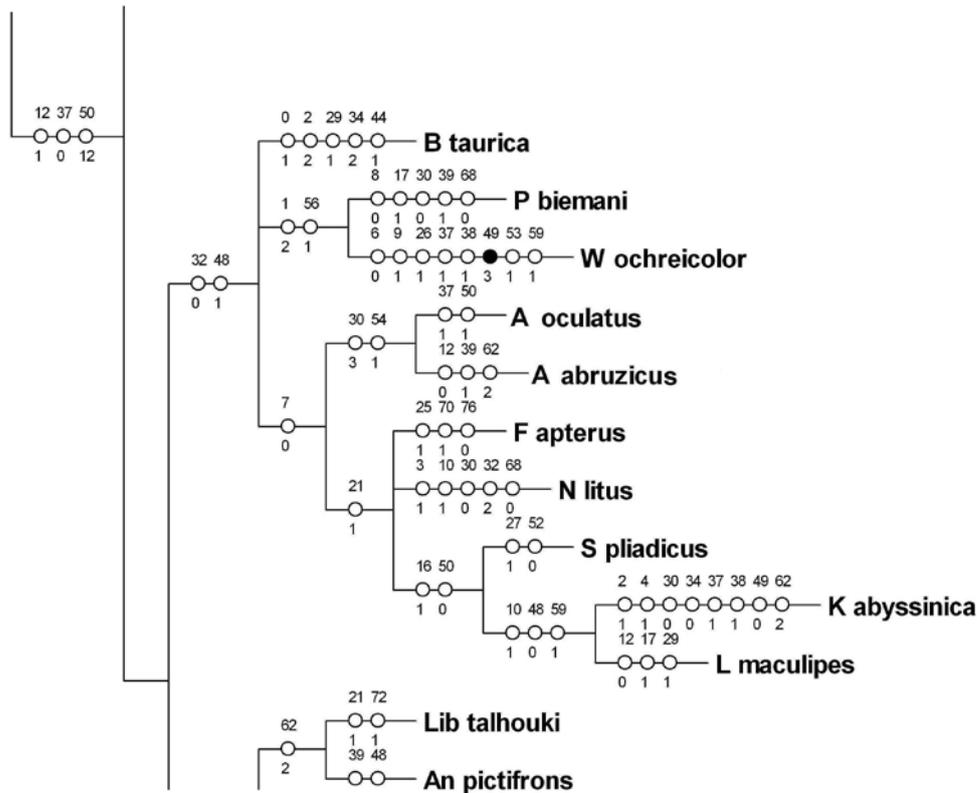


Рисунок 7.11 – Морфологическая филогения, фрагмент (группа родов *Bubastia*).

(признак 29), фаллобаза слабо изогнута (признак 34) и несет боковые лопасти на дорсальной стороне (признак 44) (Рисунок Е.17 Приложения Е). К этому следует добавить наличие пары вентральных крючков эдеагуса. Однако по ряду других признаков *Bubastia* может быть сближен с родами *Scorlupella* Emeljanov, *Rhissolepus* Emeljanov и *Brachyprosopa* Kusnezov, которые являются членами других групп. У представителей родов *Scorlupella* и *Rhissolepus* имеется, различимый в той или иной степени у разных видов, поперечный валик в средней части метопы. В роде же *Brachyprosopa* мы имеем характерный V-образный киль. У *Bubastia* имеется пара слабых вздутий по сторонам от медиального киля, которые могут быть интерпретированы, как зачатки или, наоборот, рудименты валика. Эта структура (валик), не гомологична поперечному килю *Issus*, который образован сублатеральными килями метопы.

Далее дивергирует группа сестринских таксонов в составе родов *Palmallorcus* и *Webbisanus* (на кладограмме: *P biemani* – *W ochreicolor*). Этот тандем поддержан

признаками соединения корифы и метопы под острым углом и слабо дуговидными или почти прямыми дистальными частями задних соединительных пластинок гонапофизов IX (dPCL) (признаки 1 и 56) (Рисунок Е.18 Приложения Е). Однако *Webbisanus* обладает рядом очень своеобразных черт. По особенностям жилкования переднего крыла *Webbisanus* может быть сближен с *Caepovultus* Gnezdilov et Wilson и *Anatonga* Emeljanov из-за радиуса передних крыльев, ветвящегося близко к базальной ячейке – это состояние признака обнаружено и у миоценового вида из Доминиканского янтаря *Thionia douglundbergi* Stroiński et Szwedo (Stroiński, Szwedo, 2008) и может считаться плезиоморфным. В данном случае, один из таксонов этого подкластера – *Webbisanus* – явный реликт, а другой – *Palmallorcus*, может трактоваться, как достаточно продвинутый. По, крайней мере, в роде *Palmallorcus* (было исследовано три вида, см. главу по морфологии и Таблицу В.2 Приложения В) число семенных фолликулов варьирует как у разных экземпляров, так и в двух семенниках одного и того же экземпляра, а высокая степень вариабильности числа семенных фолликулов вполне может расцениваться в качестве указания на быструю эволюцию группы (Kuznetsova et al., 2010).

По строению гениталий самцов *Webbisanus* также близок к родам *Acrestia* и *Thalassana* из группы родов *Mycterodus*, а именно по наличию длинной и узкой анальной трубки и узкого, сильно изогнутого пениса с вентральными крючками эдеагуса, направленными вверх (Рисунок Е.19 Приложения Е). Следует различать два варианта, по-видимому, негомологичных, когда вентральные крючки эдеагуса направлены вверх. Первый вариант – это характерно для большинства видов, когда крючки загнуты по бокам, то есть справа налево. Вторым вариантом характерен для *Webbisanus* и *Thalassana*, а также, например, для ориентального *Tapirissus guilberti* Gnezdilov (Gnezdilov, 2014, fig. 3), когда крючки направлены к средней линии фаллобазы, то есть, загнуты слева направо.

Следующая сестринская группа образована двумя видами рода *Apedalmus* (на кладограмме: *A. oculatus* – *A. abruzicus*), что наглядно показывает полифилетичность рода *Mulsantereum sensu* Gnezdilov (2004), который четко распадается на две группы – *Mulsantereum s. str.* (монотипический род) (в составе другой группы родов) и *Apedalmus* в составе трех видов (*A. oculatus* (Linnavuori), *A. abruzicus* (Dlabola), *A. novaki* (Wagner)), распространенных по двум сторонам Адриатического моря в

Италии и Хорватии. Морфологические отличия *Mulsantereum s. str.* и *Apedalmus* обсуждены мной в отдельной статье (Гнездилов, 2016с). *Apedalmus* четко обособлен в группе родов *Bubastia* по наличию субапикального канта зубцов дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (признак 30) (Рисунки Е.20, Е.21 Приложения Е) и наличием складки на треугольной пластинке гонапофизов VIII (признак 54).

Следующий подкластер объединяет роды *Numidius*, *Falcidius*, *Semissus*, *Latilica* и *Kovacsiana* (на кладограмме: N litus – F apterus – S pliadicus – L maculipes – K abyssinica). Подкластер сформирован благодаря раздвоенным апикальным отросткам эдеагуса (признак 21). Все эти роды, за исключением, *Falcidius*, характеризуются многоветвистым радиусом (три и более ветвей) переднего крыла (Рисунок 4.5). По этому признаку определяется группа родов, распространенных в тропической Африке и в Средиземноморье: *Chimetopon* Schmidt, *Hemisobium* Schmidt, *Ikonzia* Hesse, *Kovacsiana* Synave, *Latilica* Emeljanov, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Semissus* Melichar, *Palaeolithium* Gnezdilov. Для подавляющего числа родов иссид характерно двуветвистое состояние радиуса переднего крыла (Таблица В.1 Приложения В).

Здесь *Numidius* обладает уникальной аутапоморфией – вогнутой на вершине анальной трубкой у самцов (Рисунок Е.24 Приложения Е). По общему плану строению пениса *Numidius* близок к *Palmallorcus*, а также к родам *Anatolodus* Dlabola и *Libanissum* Dlabola, ассоциированных с этой же группой родов (см. ниже).

*Falcidius* четко отличается от других членов комплекса следующими признаками: сильно изогнутыми, спирально перекрученными при основании, вентральными крючками эдеагуса, направленными вверх (признак 25), наличием на вершине эдеагуса своеобразного апикального воротничка, образованного апикальными участками дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (признак 25), и поддерживающими вентральные крючки эдеагуса, лопастями фаллобазы (Рисунок Е.23 Приложения Е).

В пределах этого подкластера *Semissus* и *Falcidius* могут быть сближены за счет отчетливо раздвоенных вершинных лопастей апикальных отростков эдеагуса. Близкое положение *Latilica* и *Semissus* весьма убедительно и подкреплено наличием пары субапикальных выростов на каждой дорсо-латеральной лопасти фаллобазы (Рисунки Е.25, Е.26 Приложения Е). Не исключено, что на начальном этапе

эволюции это была одна пара выростов, разделившаяся в последующем на две, что видно на примере *Semissus hesperidicus* Gnezdilov et Wilson (Gnezdilov, Wilson, 2005, fig. 41) у которого имеется одна пара выростов, представляющая собой как бы две лопасти, соединенные узкой перемычкой. У представителей обоих родов также выемчатый задний край стилуса. К числу менее сильных признаков следует отнести двулопастное медиальное поле и наличие поперечных килей (выпячиваний) на гоноплаках.

Сестринское положение родов *Kovacsiana* (Рисунок Е.27 Приложения Е) и *Latilica* подкреплено наличием вильчатого субапикального выроста фаллобазы (признак 59). Следует также отметить, что *Kovacsiana* проявляет сходство с *Mycterodus* по сублатеральным киям метопы, соединяющимся под ее верхним краем. Такое соединение сублатеральных килей имеет место также в афротропических родах *Ikonza* и *Hemisobium*, а также у новогвинейского рода *Papunega* Gnezdilov et Bourgoïn, что говорит в пользу его конвергентного характера возникновения.

**Libanissum–Anatolodus** (на кладограмме: *Lib talhouki* – *An pictifrons*). Эти роды сходны по строению дорсо-латеральных лопастей фаллобазы, имеющих вид вертикально удлиненного воротника (у *Libanissum* этот воротник выражен наиболее отчетливо), который может нести зубчики по краю и по вогнутой фаллобазе ниже ее вентральной лопасти (признак 62) (Рисунки Е.28, Е.29 Приложения Е), однако, эти признаки не являются уникальными синапоморфиями этой группы родов, а характерны также для *Palmallorcus* и *Numidius* – членов группы родов *Bubastia* и некоторых представителей *Mycterodus*. По наличию широких боковых лопастей фаллобазы *Libanissum* может быть также сближен с родом *Bubastia*. Кроме указанных, еще два признака сближают *Anatolodus* и *Libanissum* – это медиальное поле гонапофизов IX с одной лопастью и фаллобаза без дорсо-апикальных выростов. Таким образом, *Anatolodus* и *Libanissum* могут быть ассоциированы с группой *Bubastia*.

Апикальная группа кластеров, объединяющая группы родов *Phasmena*, *Hysteropterum* и *Kervillea*, поддержана уникальной синапоморфией – наличием специфического воротника фаллобазы в виде краевых выростов дорсо-латеральных лопастей (признак 31).

**Группа родов *Phasmena*.** Крупнейший кластер, объединяющий 15 родов (Рисунок 7.12): *Mulsantereum* Gnezdilov, *Inflatodus* Dlabola, *Bergevinium* Gnezdilov, *Quadriva* Ghauri, *Iranodus* Dlabola, *Lethierium* Dlabola, *Sfaxia* Bergevin, *Caepoultus* Gnezdilov et Wilson, *Pentissus* Dlabola, *Cavatorium* Dlabola, *Brachyprosopa* Kusnezov, *Celyphoma* Emeljanov, *Tautoprosopa* Emeljanov, *Anatonga* Emeljanov, *Phasmena* Melichar. Формально этот кластер поддержан наличием длинной шейки стилуса (признак 38), что, однако, не является уникальной синапоморфией.

В этом кластере базально дивергируют роды *Mulsantereum* и *Inflatodus* (на кладограмме: *Muls maculifrons* – *Infl viridans*). Первый обособляется за счет наличия специфического уплощенного выроста треугольной пластинки гонапофизов VIII (признак 54) (Рисунок Е.30 Приложения Е) и гоноплак с парой простых поперечных килей (признак 49). Обособленное же положение *Inflatodus* скорее спорно, поскольку этот род по строению фаллобазы, нижняя часть которой вогнута и несет боковые кили, сближается с родами *Bergevinium*, *Quadriva*, *Anatonga*, *Phasmena* и *Tautoprosopa* (Рисунок Е.31 Приложения Е). Роды *Quadriva* и *Inflatodus* сближаются также за счет наличия зубчатого края полукруглых субапикальных выростов фаллобазы, при этом, *Quadriva* также близок к *Iranodus* (Рисунки Е.34, Е.35 Приложения Е) по латерально уплощенному выросту дорсальной поверхности

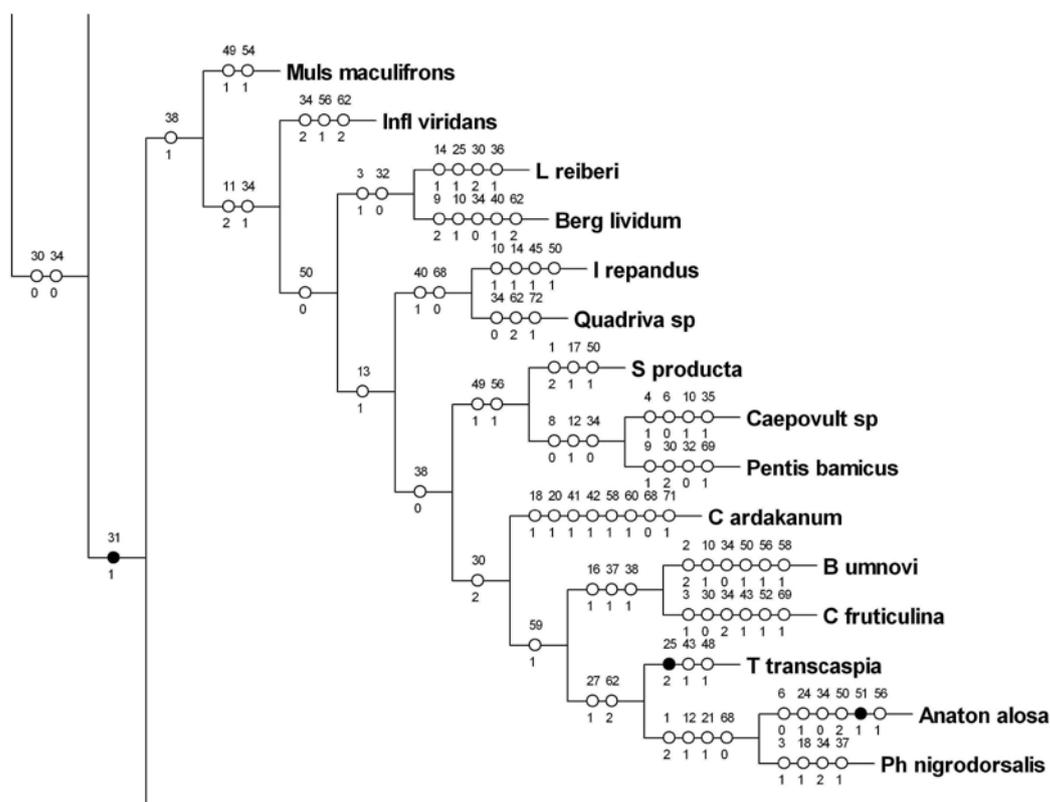


Рисунок 7.12 – Морфологическая филогения, фрагмент (группа родов *Phasmena*).

фаллобазы (признак 32) – синапоморфия этих родов, не нашедшая своего отражения на кладограмме, тем не менее эти два рода сгруппированы в составе отдельного подкластера (на кладограмме: *I repandus* – *Quadriva* sp).

Следующий подкластер образован родами *Bergevinium* и *Lethierium* (на кладограмме: *L reiberi* – *Berg lividum*). Этот тандем поддержан признаками отсутствия сублатеральных килей метопы (признак 3) и наличием слабо склеротизованного мешка в дорсо-апикальной части фаллобазы (признак 32) (Рисунок Е.33 Приложения Е), которые, однако, не являются уникальными синапоморфиями этой группы. *Lethierum*, наравне с *Iranodus*, отличается от других западнопалеарктических родов сохранением у имаго на брюшных стернитах IV-VI пары крупных сенсорных ямок в средней части (признак 14) (Рисунок 4.2). Однако, этот признак, как инставрация личиночного состояния, мог возникнуть независимо в этих родах, что было доказано на примере аналогичных случаев у представителей семейства Tropiduchidae (Gnezdilov, 2012a). *Bergevinium* обособляется в данном случае по наличию однолопастных задних крыльев (признак 10).

Следующий подкластер объединяет роды (с преобладанием ирано-туранских) с одним боковым шипом на задних голенях (*Anatonga*, *Brachyprosopa*, *Caepovultus*, *Cavatorium*, *Celyphoma*, *Pentissus*, *Phasmena*, *Tautoprosopa*) плюс *Sfaxia*, представители которого лишены боковых шипов (на кладограмме: *S producta* – *Caepovult* sp – *Pentis bamicus* – *C ardakanum* – *B umnovi* – *C fruticulina* – *T transcaspia* – *Anaton alosa* – *Ph nigrodorsalis*). Среди западнопалеарктических родов число шипов на задних голенях варьирует от 2 до 1. При этом 14 родов характеризуются присутствием всего одного шипа на задних голенях: *Anatonga*, *Brachyprosopa*, *Caepovultus*, *Celyphoma*, *Pentissus*, *Phasmena*, *Iranodus*, *Inflatodus*, *Cavatorium*, *Quadriva*, *Tautoprosopa*, *Bergevinium*, *Fieberium*, *Lethierium*. Среди «моношипных» родов представлены все таксоны с центрами диверсификации в Ирано-Туране и на Аравийском полуострове, а также три рода с центрами диверсификации на Пиренейском полуострове и в Северо-Западной Африке.

Внутри этого подкластера *Sfaxia* группируется с родами *Pentissus* и *Caepovultus* по наличию простых поперечных килей гоноплэк (признак 49) и слабо дуговидно изогнутым или почти прямым дистальным частям гонапофизов IX

(признак 56). Сестринская группа *Pentissus*–*Caerovultus* обоснована наличием двуветвистого переднего кубитуса (CuA) передних крыльев (признак 8), что, однако, не является уникальной синапоморфией, а характерно также для группы родов *Issus*. Собственно *Caerovultus* обладает уникальной на фоне западнопалеарктических родов аутапоморфией – неразветвленной медианой передних крыльев (M 1). Кроме *Caerovultus* такое состояние медианы отмечено лишь у ориентального рода *Flavina* Stål из трибы Parahiraciini (Таблица В.1 Приложения В). Также у *Caerovultus* имеется плоская (сбоку) анальная трубка сацов (Рисунок Е.37 Приложения Е). В свою очередь монотипный род *Pentissus* характеризуется редукцией задних крыльев и значительным укорочением передних крыльев, приближающихся по форме к круглым. По резко суженым перед вершиной вентральным крючкам эдегуса этот род (Рисунок Е.38 Приложения Е) может быть сближен с *Celyphoma*.

*Cavatorium*, дивергирующий базально в следующем подкластере, характеризуется целым рядом уникальных особенностей. Яркой аутапоморфией этого рода является форма апикальных отростков эдегуса в виде крупных выростов, далеко выступающих за фаллобазу (Рисунок Е.39 Приложения Е). Также у представителей этого рода имеется крупный вырост дорсальной поверхности фаллобазы, что отличает его от всех других родов Западной Палеарктики и обнаружено лишь у ориентального рода *Thabena* Stål из трибы Parahiraciini (Gnezdilov, 2009), а по наличию вертикальной щелевидной выемки дорсо-латеральных лопастей фаллобазы *Cavatorium* может быть сближен даже с родом *Alloscelis*. С другой стороны по широким передним крыльям (широкоовальным), без гипокостальной лопасти, с широким прекостальным полем, подогнутым (прижатым) к груди, *Cavatorium* близок к *Iranodus*.

Сестринская клада *Celyphoma*-*Brachyprosopa* (на кладограмме: В imnovi – С fruticulina) обоснована наличием специфического выроста дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (признак 16) (Рисунки Е.40, Е.41 Приложения Е), однако, по наличию специфических вертикальных лопастей вентральной лопасти фаллобазы *Celyphoma* также может быть сближен с *Tautoprosopa* (Рисунок Е.42 Приложения Е).

Естественно выглядит апикальный субкластер, объединяющий роды *Tautoprosopa*, *Anatonga* и *Phasmena* (на кладограмме: Т transcaspia – Анатон аlosa – Ph nigrodorsalis). Эти таксоны группируются по месту отхождения вентральных

крючков эдеагуса субапикально (признак 27) и по наличию боковых килей фаллобазы ниже вентральной лопасти (признак 62) (Рисунки Е.42, Е.43, Е.44 Приложения Е). *Tautoprosopa* обособляется за счет ряда уникальных аутапоморфий, в частности, это уже упоминавшиеся вентральные крючки эдеагуса, изогнутые под прямым углом, и косой гребень дорсо-латеральных лопастей. Сестринское положение *Anatonga* и *Phasmena* также не вызывает сомнений. Эти роды сближаются по острому углу, образованному метопой и корифой (вид сбоку) (признак 1), наличию 1-3 интермедиальных шипов первого метатарзомера (признак 12), раздвоенным апикальным отросткам эдеагуса (признак 21), а также по наличию длинных заостренных апикальных выростов дорсо-латеральных лопастей фаллобазы, направленных к ее основанию. Собственно *Anatonga* – своеобразный монотипный род с эдеагусом без вентральных крючков и вентральной лопастью фаллобазы с глубокой выемкой, уникальной аутапоморфией этого рода является крупный вырост медиального поля задних соединительных пластинок гонапофизов IX, направленный вверх.

В основании кластера, объединяющего группы родов *Hysteropterum* и *Kervillea*, дивергирует *Pamphylium* Gnezdilov et Wilson (на кладограмме: P singulatum). Этот дитипный род обладает двумя уникальными аутапоморфиями – края дорсо-латеральных лопастей фаллобазы завернуты вовнутрь и вентральная лопасть фаллобазы утоплена в полость фаллобазы (Рисунок Е.54 Приложения Е). По отчетливо расширенным к каудальному краю передним крыльям этот род сближается с *Latematium* Dlabola, а по наличию пары вертикальных лопастей на вентральной лопасти фаллобазы – с родом *Corymbius* Gnezdilov (Рисунок Е.57 Приложения Е), то есть, этот таксон может быть ассоциирован с группой родов *Kervillea*.

**Группа родов *Hysteropterum*.** Этот кластер объединяет роды, сгруппированные ранее в составе подтрибы *Agalmatiina sensu* Gnezdilov (Гнездилов, 2002, 2003) (*Agalmatium* Emeljanov, *Clybeccus* Gnezdilov, *Iberanum* Gnezdilov, *Lindbergatium* Dlabola, *Tingissus* Gnezdilov) плюс *Hysteropterum* Amyot et Serville, *Palaeolithium* Gnezdilov и *Fieberium* Dlabola. Всего 8 родов (на кладограмме: H reticulatum – C declivus – I dlabolai – A flavescens – Lindb sp – Ting tangirus – P distinguendum – F nigridorsale) (Рисунок 7.13). Положение рода *Hysteropterum* в составе

этого кластера подкреплено данными по морфологии хромосом (не учитывались при подготовке матрицы). Так, AgNOR-бэндинг показывает, что *Hysteropterum albaceticum* Dlabola и *Agalmatium bilobum* (Fieber) схожи по признаку субтерминальной локализации ядрышкового организатора (NOR) в самой крупной паре аутосом (Kuznetsova, Aguin-Pombo, 2015).

Подкластер, соответствующий подтрибе *Agalmatiina sensu* Gnezdilov (Гнездилов, 2002, 2003) плюс сестринская группа родов *Fieberium*–*Palaeolithium* обоснован признаками строения яйцеграда, где медиальное поле гонапоффизов IX выпуклое и имеет отчетливый вырост, часто направленный вниз (признак 51) – уникальная синапоморфия (Рисунки Е. 48, Е.49, Е.51, Е.52 Приложения Е).

Основные направления модификации яйцеграда у западнопалеарктических родов были рассмотрены мной в ряде специальных работ по морфологии

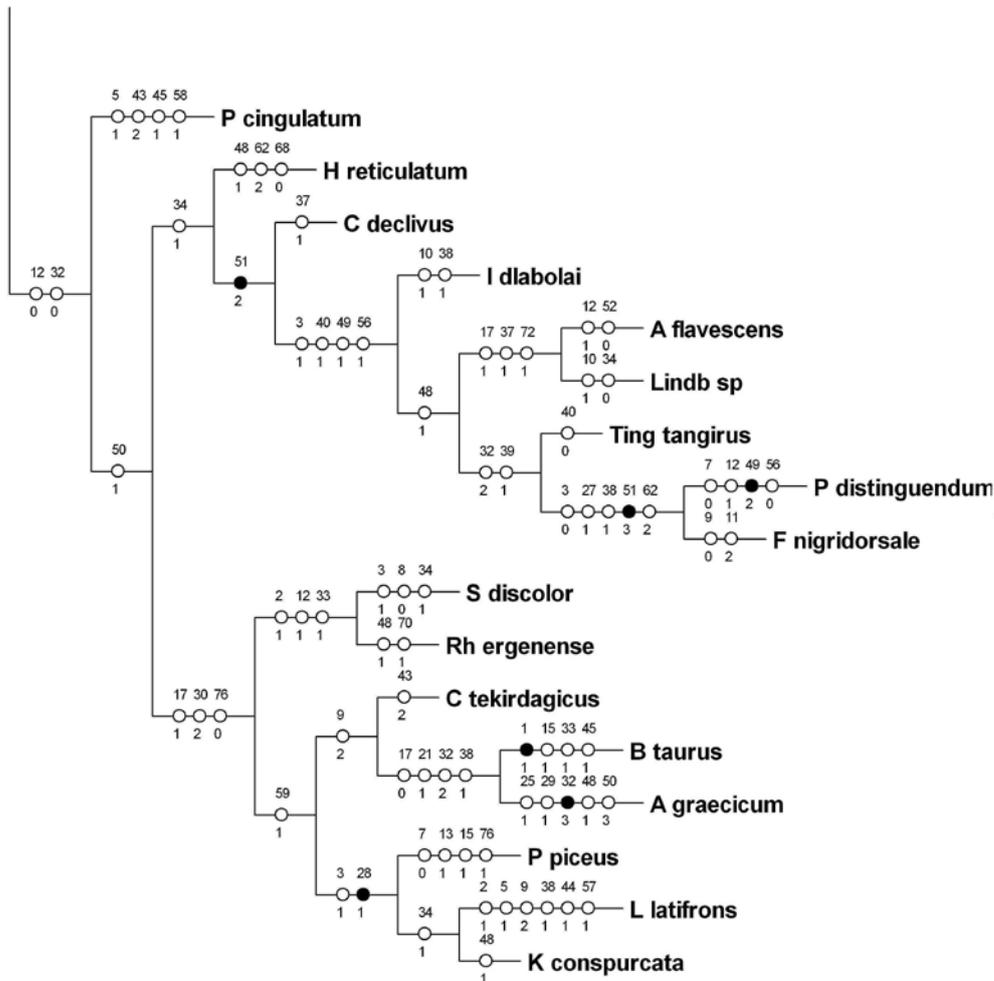


Рисунок 7.13 – Морфологическая филогения, фрагмент (группы родов *Hysteropterum* и *Kervillea*).

(Гнездилов, 2002, 2003). Выявленные признаки позволили установить, что определенные паттерны строения яйцеклада характеризуют роды, но слабо «работают» на видовом уровне. В частности, медиальное поле задних соединительных пластинок гонапофизов IX у большинства таксонов простое двулопастное, как, например, у *Hysteropterum* Amyot et Serville, *Mycterodus* Spinola, *Latilica* Emeljanov, *Phasmena* Melichar, *Quadriva* Ghauri, *Tshurtshurnella* Kusnezov и других. Следующий этап усложнения связан со сближением лопастей или их заворачиванием в виде складок, что имеется у родов *Kervillea* Bergevin, *Latematium* Dlabola, *Scorlupella* Emeljanov, *Rhissolepus* Emeljanov, *Bootheca* Emeljanov, либо с формированием дополнительных лопастей, лежащих перпендикулярно к плоскости самого поля, что имеется в родах *Alloscelis* Kusnezov и *Pseudohemisphaerius* Melichar. Другой вариант модификации медиального поля выражен в сращении лопастей в одну медиальную лопасть, что имеется у родов *Bubastia* Emeljanov, *Falcidius* Stål, *Mulsantereum* Gnezdilov, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Palmallorcus* Gnezdilov и других – это группа родов *Bubastia sensu* Гнездилов (2002). У таких родов, как *Issus* Fabricius, *Fieberium* Dlabola, *Palaeolithium* Gnezdilov и *Anatonga* Emeljanov медиальное поле заметно выпячивается и даже появляются отростки, как у трех последних родов. Наконец, наиболее продвинутым состоянием следует признать формирование сильного выроста – выпячивания медиального поля в виде отростка, направленного к основанию гонапофизов, что развито у представителей группы *Hysteropterum* (*Agalmatium* Emeljanov, *Lindbergatium* Dlabola, *Iberanum* Gnezdilov, *Tingissus* Gnezdilov). По-видимому, по крайней мере, сращение лопастей медиального поля в одну лопасть могло происходить независимо в разных родах и не дает оснований для придания таксономического статуса группе родов по этому признаку – на древе роды этой группы разнесены по разным кластерам. В то время как формирование крупного выроста медиального поля – явление более уникальное. В свое время *Clybeccus* Gnezdilov провизорно был помещен в состав *Agalmatiina sensu* Gnezdilov (Гнездилов, 2003; Gnezdilov et al., 2014) вместе с родами *Agalmatium*, *Iberanum*, *Lindbergatium* и *Tingissus*. Это решение о систематическом положении *Clybeccus* получило отражение и на кладограмме, где этот таксон дивергирует базально. *Clybeccus* обособлен, благодаря выпуклой метопе с четкими сублатеральными киями, круто изогнутой фаллобазой, гоноплакам, лишенным

килей и, наконец, хотя и выпуклому медиальному полю гонапофизов IX, но без выроста направленного к их основанию (Гнездилов, 2003) (Рисунок Е.47 Приложения Е).

Сестринское положение родов *Agalmatium* и *Lindbergatium* (на кладограмме: *A. flavescens* – *Lindb* sp) обосновано, в частности, наличием полукруглых субапикальных выростов дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (признак 72), близкого к прямому верхнего угла пигофора (признак 37) и треугольных выростов вершинных углов анальной трубки самцов (признак 17) (Рисунки Е.49, Е.50 Приложения Е).

Сестринская клада родов *Palaeolithium* и *Fieberium* (на кладограмме: *P. distinguendum* – *F. nigradorsale*) обоснована уникальным строением медиального поля гонапофизов IX с парой характерных выростов (признак 51) (Гнездилов, 2003) – уникальная синапоморфия (Рисунки Е.52, Е.53 Приложения Е). Также эти роды сходны по наличию длинных и узких субапикальных выростов дорсо-латеральных лопастей фаллобазы, угловатого заднего края гонококсы VIII и наличия поперечных килей на гоноплаках (Гнездилов, 2003).

Относительно развития килей гоноплак следует заметить, что в западнопалеарктической фауне 15 родов характеризуются наличием поперечных килей гоноплак, при этом для 13 родов характерно наличие округлых (сглаженных) килей: *Sfaxia* Bergevin, *Falcidius* Stål, *Iberanum* Gnezdilov, *Agalmatium* Emeljanov, *Lindbergatium* Dlabola, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, *Semissus* Melichar, *Latilica* Emeljanov, *Fieberium* Dlabola, *Caepovultus* Gnezdilov et Wilson, *Tingissus* Gnezdilov, *Mulsantereum* Gnezdilov, *Pentissus* Dlabola. И лишь два монотипических рода *Palaeolithium* Gnezdilov и *Webbisanus* Dlabola отличаются резкими киями. В частности, у *Palaeolithium distinguendum* (Kirschbaum) эти кили с выемкой – близко к 2-зубчатым (Gnezdilov et al., 2014, pl. 5, fig. 2), а у *Webbisanus ochreicolor* Dlabola на киях развиты шиловидные выросты. Роды, обладающие киями, не образуют какой-либо естественной группировки, поддерживаемой также другими признаками, поэтому возникновение, по крайней мере, округлых килей можно считать независимым в разных родах. Вместе с тем, нельзя отрицать того, что сглаженные кили являются гомологами резких килей, на основе которых может сформироваться 2-зубчатый киль (состояние *Palaeolithium*) и, в свою очередь, округлые зубцы 2-зубчатого кия могут быть преобразованы в шиловидные выросты (состояние

*Webbisanus*). Тем не менее, близкого родства *Palaeolithium* и *Webbisanus* не обнаруживается.

**Группа родов *Kervillea*.** Этот кластер соответствует группе родов *Kervillea sensu* Gnezdilov (Гнездилов, 2003) и состоит из 8 родов (*Kervillea* Bergevin, *Scorlupella* Emeljanov, *Rhissolepus* Emeljanov, *Corymbius* Gnezdilov, *Bootheca* Emeljanov, *Pseudohemisphaerius* Melichar, *Atticus* Gnezdilov, *Latematium* Dlabola) (на кладограмме: S discolor – Rh ergenense – C tekirdagicus – B taurus – A graecicum – P piceus – L latifrons – K conspurcata). Эта группа родов обоснована признаками строения фаллобазы, не имеющей субапикальных выростов (признак 30) (Рисунки E.55, E.56, E.57, E.58, E.59, E.60, E.61, E.62 Приложения E) и рассеченными гоноплакам (не слившиеся лопасти Gr 1 и Gr 2) (признак 76). С этой группой родов может быть ассоциирован и род *Pamphylium* Gnezdilov et Wilson (Рисунок 7.13).

Сестринская группа *Scorlupella–Rhissolepus* (на кладограмме: S discolor – Rh ergenense) обоснована наличием у представителей этих родов поперечной субапикальной полосы слабой склеротизации дорсо-латеральных лопастей фаллобазы (признак 33) и общего паттерна строения гонапофизов IX, выражающегося в сближении лопастей медиального поля или их заворачивании в виде складок (Гнездилов, 2002) (Рисунки E.55, E.56 Приложения E). Впрочем, по этим признакам они сближаются также с *Bootheca*. Кроме того *Scorlupella* и *Rhissolepus* близки по наличию поперечного валика метопы, выпуклому мешку дорсальной поверхности фаллобазы и отсутствию вентральных крючков эдеагуса. Таким образом, их группировка вполне оправдана и не противоречит сложившимся представлениям (Гнездилов, 2002, 2003).

*Corymbius* (на кладограмме: C tekirdagicus) занимает на древе сестринское положение по отношению к субкластеру *Bootheca–Atticus* (на кладограмме: B taurus – A graecicum). Однако, этот монотипический род, по крайней мере, по двум признакам (расширяющемуся к вершине (абрис) переднему крылу и наличию пары вертикальных лопастей или килей вентральной лопасти фаллобазы) сближается с дитипным родом *Pamphylium*. В свое время *Corymbius* был выделен мной в ранге подрода в роде *Kervillea* по признакам наличия вентральных крючков эдеагуса и широкой вентральной лопасти фаллобазы (Gnezdilov, 2002a) и после возведен в ранг

отдельного рода (Гнездилов, 2010), что и подтверждается положением на кладограмме.

Субкластер родов *Bootheca*–*Atticus*. Объединение *Bootheca* и *Atticus* основано на неуникальных признаках (верхние углы анальной трубки самцов без выростов (признак 17), раздвоенные апикальные отростки эдеагуса (признак 21) и длинная шейка стилуса (признак 38)), которые характерны и для других родов. *Bootheca* – весьма своеобразный монотипический род, характеризующийся двумя уникальными аутапоморфиями – парой роговидных выростов метопы и наличием крупного выроста на V стерните у самок, который, вероятно, используется в роли упора (фиксатора) анальной трубки самца при копуляции (Гнездилов, 2003). Неожиданно *Bootheca* сближается с родами *Iranodus* и *Pamphylium* за счет наличия суспенсориума с лопастями, заходящими на фаллобазу, причем, у *Bootheca* они еще отчасти мембранозны, в то время как у *Pamphylium* и *Iranodus* – в виде мощных лопастей. Эта синапомофия не нашла своего отражения на древе.

Сближение в составе одного кластера *Bootheca* и *Atticus* вполне подтверждает обособленное (самостоятельное) положение монотипического подрода *Atticus* по отношению к *Latematium* s. str. Этот подрод был установлен на основании следующих аутапоморфий – фаллобаза дорсо-апикально с парой выростов, вентральная лопасть фаллобазы рассечена на три лопасти. Таким образом, есть формальные основания считать *Atticus* самостоятельным родом. Собственно *Latematium* характеризуется сглаженными жилками передних крыльев, расширяющейся к вершине анальной трубкой самца, дорсо-латеральными лопастями фаллобазы без выростов, простой вентральной лопастью фаллобазы и эдеагусом без вентральных крючков. *Atticus* же отличается соответственно хорошо выраженными жилками передних крыльев, сужающейся к вершине анальной трубкой самца и эдеагусом с парой коротких вентральных крючков. Разобщенное положение этих таксонов на древе по результатам морфологической филогении дает мне основание считать их самостоятельными родами.

Субкластер родов *Pseudohemisphaerius*–*Latematium*–*Kervillea* (на кладограмме: Р *piceus* – L *latifrons* – К *conspicua*) подкреплен уникальной синапоморфией – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы с парой длинных складок, острых на вершинах и прикрывающих вентральную лопасть фаллобазы (признак 28)

(Гнездилов, 2003) (Рисунки E.60, E.61, E.62 Приложения E). Монотипический *Pseudohemisphaerius* – биогеографический реликт. Обособленный статус этого таксона обусловлен редукцией заднего кубитуса (CuP) и сглаживанием жилок на передних крыльях. К этому также следует добавить сильно рассеченный аролиум (вид сверху) – у всех других родов Issini Западной Палеарктики апикальный край аролиума полого выемчатый (резко рассеченный аролиум отмечен за пределами Issidae у рода *Trienopa* Signoret из семейства Tropiduchidae). При этом *Pseudohemisphaerius* и *Latematium* внутри этой группы сближаются еще и по резко выемчатому заднему краю стилуса. По абрису фаллобазы с угловатыми расширениями в нижней трети *Pseudohemisphaerius* сближается также с *Bootheca*. Апикальная сестринская группа *Latematium–Kervillea* поддержана формально по признаку круто дуговидно изогнутой фаллобазы (признак 34), который не является уникальным для этих родов.

### 7.2.2 Внутривидовые группировки

Кроме описанных выше родовых группировок (кластеров) в целом ряде родов можно установить группы видов по морфологическим признакам, рассмотренные ниже.

Род *Eusarima* Yang подразделяется на два подрода – собственно *Eusarima* Yang, самый крупный подрод (33 вида), представленный на Тайване и в Японии, отличается тем, что интермедиальные кили метопы соединяются под ее верхним краем, а передние крылья не имеют гипокостальной лопасти. Другой подрод *Nepalius* Dlabola включает три вида, два из которых представлены в Западной Палеарктике и характеризуется слиянием интермедиальных килей метопы на ее верхнем крае и наличием узкой гипокостальной лопасти на передних крыльях (Гнездилов, 2016b).

В роде *Issus* Fabricius намечен морфологический ряд по признакам строения фаллобазы. Так, *I. lauri* отличается сильным килеватым выростом базальной части фаллобазы. Такой же вырост обнаружен у *Issus* sp. из Ливии. У *I. afroauri* этот вырост заметно редуцирован, но киль на нем сохраняется. У *I. climacus sensu* Sergel (1986a) этот вырост очень слабый, но все еще заметен, по всем другим признакам это вид близок к группе *Issus canariensis*, виды которой характеризуются длинными придатками фаллобазы (эти придатки в группе *I. coleopratus* короткие) с

крючковатыми выростами над вентральными крючками и наличием непарного короткого треугольного (вид сбоку) субапикального выроста фаллобазы на ее дорсальной поверхности. Именно в группе *I. canariensis* вырост и киль фаллобазы полностью исчезают. Незначительный выступ (киль) имеется также у *I. muscaeformis*, *I. pospisili*, *I. kabylicus*. У *I. coleoptratus* и *I. abdunnouri* выступа нет.

Судя по приведенным данным, наличие кия (выпячивания) в базальной части фаллобазы – распространенное явление в роде *Issus*, а у части канарских видов, как в группе *I. canariensis*, так и в группе *I. coleoptratus*, имеет место его редукция.

В свое время Р. Сергел (Sergel, 1986d) предложил рассматривать род *Issus* в составе двух подродов (*Archissus* Sergel и *Issus* s.str.), однако, эта точка зрения не получила поддержки (Гнездилов, 2003), в частности, по признакам строения яйцеклада, и вплоть до разработки филогении этого рода я считаю целесообразным рассматривать здесь две группы видов, состав которых нельзя считать окончательным из-за трудности установления положения 6 видов (*I. analis*, *I. bellardi*, *I. cinereus*, *I. fieberi*, *I. pallipes*, *I. patruelis*), что обусловлено недостатком материала и невозможностью изучить типовые экземпляры. Так, *I. patruelis*, *I. analis*, *I. bellardi* и *I. fieberi* описаны по самкам (Brullé, 1832; Stål, 1861; Melichar, 1906) и их статус до сих пор не однозначен.

Группа *Issus canariensis*, объединяет 9 видов (*I. canariensis*, *I. climacus*, *I. maderensis*, *I. cagola*, *I. cahipi*, *I. canalaurisi*, *I. capapi*, *I. capala*, *I. cagracala*). Эта группа характеризуется следующими признаками: имеется треугольный непарный субапикальный вырост фаллобазы; внутренний вырост фаллобазы с крючковидным дополнительным выростом; вентральная лопасть фаллобазы глубоко трапециевидно выемчатая; стилус с маленьким латеральным зубцом (Рисунок Е.2 Приложения Е).

Группа *Issus coleoptratus* объединяет 17 видов (*I. coleoptratus*, *I. abdunnouri*, *I. afroauri*, *I. bimaculatus*, *I. distinguendus*, *I. frontalis*, *I. gracalama*, *I. gratehiro*, *I. hidipus*, *I. kabylicus*, *I. lauri*, *I. muscaeformis*, *I. pospisili*, *I. palama*, *I. padipus*, *I. paladitus*, *I. rarus*). Эта группа характеризуется следующими признаками: фаллобаза без треугольного непарного субапикального выроста; внутренний вырост фаллобазы без дополнительного выроста; вентральная лопасть фаллобазы без выемки или клиновидно выемчатая; стилус с крупным латеральным зубцом (Рисунок Е.1 Приложения Е).

Род *Mycterodus* Spinola является самым крупным в западнопалеарктической фауне и имеет в своем составе пять подродов: *Mycterodus* Spinola, *Aconosimus* Dlabola, *Aegaeum* Gnezdilov, *Comporodus* Kocak, *Semirodus* Dlabola. Характерной чертой рода *Mycterodus* в окраске является светлая перевернутая V-образная полоса на метопах, присущая многим видам. К морфологическому паттерну рода в строении гениталий самцов относится крупный цилиндрический эдеагус со сросшимися апикальными отростками и крупной фаллотремой.

В подроде *Mycterodus* s. str. можно выделить несколько групп видов. Окончательная разработка внутривидовых группировок *Mycterodus sensu stricto* – предмет отдельного филогенетического исследования в будущем.

1. *M. sarmaticus* Logvinenko и *M. aspernatus* Gnezdilov отличаются короткой без выростов и шипов фаллобазой, что сближает их с представителями подрода *Aconosimus* Dlabola, который, однако, характеризуется отсутствием вентральных крючков эдеагуса. Нужно заметить, что у *M. sarmaticus* эти крючки уже очень короткие.

2. *M. arpadii* Dlabola, *M. horvathi* Dlabola, *M. osellai* Dlabola, *M. izmiticus* Dlabola, *M. etruscus* Dlabola, *M. orthocephalus* Ferrari, *M. serbicus* Dlabola характеризуются длинными, хорошо заметными снаружи, выростами апикальных отростков эдеагуса.

3. *M. hamatus* Dlabola, *M. balikisiricus* Dlabola и *M. drosopoulovi* Dlabola очень сходны по наличию пары длинных, узких отростков фаллобазы, направленных к ее основанию (Gnezdilov, 2015d).

4. *M. lapaceki* Dlabola и *M. wittmeri* Dlabola имеют раздвоенные вентральные крючки эдеагуса – исключительный случай в роде, а за его пределами характерный для ориентальных родов *Sinesarima* Yang и *Yangissus* Chen, Zhang et Chang, неарктического *Balduza* Gnezdilov et O'Brien и неотропических *Incasa* Gnezdilov et O'Brien и *Argepara* Gnezdilov et O'Brien.

В роде *Falcidius* Stål можно выделить три группы видов по особенностям окраски и строения гениталий самцов (Gnezdilov, Wilson, 2008). Группа видов *Falcidius apterus* включает три вида (*F. apterus* (Fabricius), *F. limbatus* (Costa) и *F. marocanus* Bergevin), сходных по общему плану окраски передних крыльев – желтовато-бурые с затемненными апикальными ячейками. При этом *F. apterus* и *F. limbatus* – сестринские виды, которые отличаются широкими боковыми выростами

фаллобазы, поддерживающими вентральные крючки эдеагуса. *F. marocanus*, в свою очередь, отличается от этих двух видов заметно расширенной проксимально фаллобазой (вид снизу) с медиальной вогнутостью и широкими выростами фаллобазы, прикрывающими вентральные крючки эдеагуса сверху. Группа видов *Falcidius doriae* состоит из четырех видов (*F. doriae* (Ferrari), *F. chlorizans* (Rey), *F. diphtheriopsis* Bergevin и *F. scipionis* Gnezdilov et Wilson), которые сближаются за счет светло-желтой общей окраски. *F. doriae* стоит несколько особняком в этой группе за счет прямых боковых краев анальной трубки самцов (вид сбоку) и широких боковых выростов фаллобазы, поддерживающих вентральные крючки эдеагуса. Три других вида этой группы характеризуются в той или иной мере выпуклыми боковыми краями анальной трубки самцов (вид сбоку) и узкими или рудиментарными поддерживающими выростами фаллобазы. Группа видов *Falcidius duffelsicus* включает три вида (*F. duffelsicus* Dlabola, *F. ebejeri* Gnezdilov et Wilson и *F. hannibal* Gnezdilov et Wilson), которые характеризуются присутствием темно-бурых или черных пятен или полос на метопе, фаллобазой с рудиментарными поддерживающими выростами и анальной трубкой самцов с апикальными углами в виде слабых полукруглых выростов. В пределах этой группы *F. duffelsicus* и *F. ebejeri* – сестринские виды, поскольку они отличаются темно-бурыми продольными жилками передних крыльев.

Если говорить о плезиоморфных и апоморфных состояниях упомянутых признаков, то, по-видимому, например, узкую фаллобазу – такое состояние присутствует у большинства видов, можно трактовать как плезиоморфное состояние, а соответственно широкую проксимально фаллобазу, выраженную у *F. marocanus*, как апоморфное состояние признака. Сложнее обстоит дело с поддерживающими выростами фаллобазы, поскольку узкие выросты могут трактоваться и как примитивное состояние и как результат редукции, причем, у разных видов состояние этого признака может быть различным. Если принять за основной вариант, когда узкие выросты – плезиоморфное состояние признака, то соответственно фаллобаза с широкими поддерживающими выростами может считаться апоморфной. В этом случае, группа видов *F. apterus* является наиболее продвинутой. Важным дополнительным аргументом в пользу этого предположения является также тот факт, что один из видов этой группы, *F. limbatus*, обладает уникальным кариотипом

$2n = 24 + \text{neo-XY}$ , который является продвинутым по отношению к кариотипу *F. doriae* –  $2n = 26 + X$  (Kuznetsova et al., 2010).

В роде *Semissus* Melichar можно выделить две группы видов по признакам строения гениталий самцов и самок (Gnezdilov, Wilson, 2005a). Одна группа монотипическая и включает лишь *S. hesperidicus* Gnezdilov et Wilson, который отличается фаллобазой лишь с одной парой субапикальных выростов дорсолатеральных лопастей. Это состояние может расцениваться как примитивное. Этот вид характеризуется также дистальными частями задних соединительных пластинок гонапофизов IX со слабыми выростами и слабо выдающимся в средней части задним краем стернита VII самок. Другая группа объединяет остальные четыре вида рода (*S. acuminatus* (Lethierry), *S. hyadicus* Gnezdilov et Wilson, *S. pliadicus* Gnezdilov et Wilson и *S. semissoides* (Bergevin)) и характеризуется фаллобазой с двумя парами субапикальных выростов. Это состояние можно трактовать, как продвинутое. Внутри этой группы *S. acuminatus*, *S. hyadicus* и *S. pliadicus* имеют задние соединительные пластинки гонапофизов IX с выростами на их дистальных частях в местах изгиба, а *S. semissoides*, *S. hyadicus* и *S. acuminatus*, в свою очередь, сходны за счет наличия медиального выроста заднего края стернита VII самок.

В роде *Latilica* Emeljanov можно выделить две группы видов. Самая многочисленная группа *L. maculipes* насчитывает 8 видов (*L. abdunnouri* Gnezdilov, *L. libanensis* Gnezdilov, *L. maculipes* (Melichar), *L. melichari* Gnezdilov, *L. oertzeni* (Matsumura), *L. petrica* Dlabola, *L. retamae* (Linnavuori), *L. tunetana* (Matsumura)) и выделяется по характерным вершинным углам анальной трубки самцов в виде отчетливых выростов (вид сбоку) (Gnezdilov, Mazzoni, 2004; Гнездилов, 2004). Другая группа – *L. forciceps* включает только два вида (*L. forciceps* (Dlabola), *L. antalyica* (Dlabola)), которая выделяется по сравнительно гладкому краю анальной трубки, без выростов вершинных углов и может считаться более примитивной.

Род *Celyphoma* имеет в своем составе два подрода – собственно *Celyphoma* Emeljanov и *Stygiata* Emeljanov (Гнездилов, 2016с). Группы видов в подроде *Celyphoma* s. str. выделены Г.А. Ануфриевым (2004) по особенностям строения субапикальных выростов фаллобазы. Ануфриев выделил 6 групп видов. Я считаю целесообразным сократить их число до 4. Группа *C. atomata* объединяет 8 видов (*C. atomata* Mitjaev, *C. bogutica* Mitjaev, *C. chelifera* Lukjanova, *C. corrugata* Emeljanov, *C.*

*glorea* Mitjaev, *C. modesta* Lukjanova, *C. modestula* Anufriev, *C. nigrimontana* Emeljanov), отличающихся наличием пары простых субапикальных выростов фаллобазы. Группа *C. karatepica* состоит из 4 видов (*C. coelimontana* Emeljanov, *C. dietrichi* Anufriev, *C. emeljanovi* Anufriev, *C. karatepica* (Dlabola)), характеризуется наличием также пары простых выростов фаллобазы, но имеющих зубчатый гребень, продолжающийся к вершине фаллобазы. Группа *C. dilatata* включает два вида (*C. dilatata* Emeljanov, *C. loginovae* Anufriev), отличается наличием двух пар простых выростов фаллобазы. Группа *C. fruticulina* объединяет 16 видов (*C. fruticulina* (Emeljanov), *C. biarmata* Chelpakova, *C. bifurca* Meng et Wang, *C. dzhungarica* Mitjaev, *C. furcata* Lukjanova, *C. gansua* Chen, Zhang et Chang, *C. gultchense* Anufriev, *C. gobica* (Emeljanov), *C. huangi* Mitjaev, *C. issykkulica* Chelpakova, *C. karatavica* Mitjaev, *C. obnoxia* Mitjaev, *C. ogusica* Chelpakova, *C. petrensis* (Emeljanov), *C. spiraeae* (Mitjaev), *C. yangi* Chen, Zhang et Chang), характеризующихся наличием 1-2 пар субапикальных выростов фаллобазы, при этом, одна пара вильчатых. Обособленное положение занимает монгольский вид *C. tumida* (Emeljanov) – у него, выросты простые проксимально, образуют дистально Т-образную развилку.

Подрод *Stygiata* Emeljanov первоначально был установлен в качестве отдельного монотипического рода (Емельянов, 1972с), однако, позже был понижен в ранге до подрода в составе рода *Phasmena* Melichar (Емельянов, 1977б) и лишь недавно перенесен в род *Celyphoma* (Гнездилов, 2016с). *Stygiata* включает два вида из Монголии (*C. ephedrae* (Emeljanov) и *C. contigua* (Emeljanov)) и один вид из Китая (*C. quadrupla* Meng et Wang) – все эти виды характеризуются длинными, спирально закрученными и обнимающими фаллобазу, перекрещиваясь, вентральными крючками эдеагуса и стилусом с длинной шейкой (Емельянов, 1982; Meng, Wang, 2012).

В роде *Phasmena* Melichar намечается две группы видов по признаку строения субапикальных выростов фаллобазы. В группе *Ph. nigrodorsalis* (*Ph. nigrodorsalis* Sidorski, *Ph. tardiviva* Emeljanov, *Ph. breviuscula* Emeljanov, возможно также, *Ph. nasuta* Melichar и *Ph. telifera* Melichar) эти выросты простые, а в группе *Ph. cardinalis* (*Ph. adyoungi* Dlabola, *Ph. cardinalis* Emeljanov) они вильчатые.

В роде *Cavatorium* Dlabola можно выделить две группы видов. Три вида (*C. ardakanum* Dlabola, *C. bispinatum* Dlabola, *C. quadrispinatum* Dlabola) наиболее

сходны между собой по строению пениса и стилуса, что выражается в наличии крупных вздутых апикальных отростков эдеагуса, шиловидных субапикальных выростов дорсо-латеральных лопастей фаллобазы и массивном стилусе без выраженной шейки – это группа *C. ardakanum*. Обособленное положение в роде занимает *C. sarbaz* Dlabola, у которого апикальные отростки эдеагуса и субапикальные выросты дорсо-латеральных лопастей фаллобазы округлые, а стилус имеет выраженную короткую шейку. Однако, по строению головы – выпуклой методе со сглаженными интермедиальными киями, *C. sarbaz* вполне сближается с другими видами рода.

### 7.3 Заключение

Полученные результаты и соответствующие кладограммы на основе анализа морфологических и молекулярно-генетических данных не дублируют, а взаимно дополняют друг друга. Рассмотренные молекулярные кладограммы, в первую очередь нацелены на выяснение родственных отношений таксонов ранга семейства в иссидоидной группе Fulgoroidea, давая, таким образом, отправную точку для трактовки семейства Issidae, а морфологическая кладограмма дает представление о родственных отношениях родов внутри трибы Issini (подтрибы Issina) на материале фауны Западной Палеарктики.

Неоднозначные результаты анализа молекулярно-генетических данных объясняются тем, что характер кластерной группировки таксонов на филогенетическом древе часто бывает обусловлен выбранными для секвенирования геновыми последовательностями, то есть разные гены по разному «работают» в разных группах и на разном таксономическом уровне. Так, Б.К. Кэмпбелл с соавторами (Campbell et al., 1995), основываясь на данных молекулярных секвенсов гена 18S рибосомальной ДНК, предположили, что этот ген слишком консервативен для его использования в вопросах выяснения родственных отношений близкородственных семейств, поскольку нуклеотидные различия между семействами Fulgoroidea колеблются в пределах от 1.5 до 6.3 %. В свою очередь, В.-Б. Йе с соавторами (Yeh et al., 1998) предположили, что разобщенность таксонов Issidae на филогенетическом древе может быть обусловлена специфической адаптивной эволюцией этой группы. Отмечено, что нуклеотидная дивергенция увеличивается с

возрастанием таксономической дистанции. Кроме того, неразрешенная политомия высших Fulgoroidea и, в частности, иссидоидных семейств может быть следствием, как слабого выравнивания богатых аденином и тиминном участков гена 16S рибосомальной ДНК, так и быстрой радиацией этих семейств в кайнозое и в результате положение на филогенетическом древе фулгороидных цикадовых семейств Issidae, Nogodinidae и Flatidae не может быть точно определено (Yeh et al., 2005). Также А. Марьянска-Надаховска с соавторами (Maryńska-Nadachowska et al., 2010), анализируя филогенетическое древо рода *Philaenus* Stål (Cicadomorpha, Aphrophoridae), полученное на материале секвенсов генов митохондриальной и ядерной ДНК, в качестве одного из обоснований неразрешенной политомии группы видов *Philaenus signatus* Melichar предлагает именно быстрое видообразование.

К важным результатам приведенного выше анализа молекулярно-генетических данных следует отнести:

1. Подтверждение самостоятельности (обособленности) Caliscelidae по отношению к Issidae (Cryan, Urban, 2007; Gnezdilov et al., 2015b).
2. Факт объединения Gaetuliina Fennah в одном кластере с «типичными» Tropiduchidae (Cynphoceratopini, Tangiini) (Cryan, Urban, 2007), что было также обосновано по морфологии гениталий самцов и самок (Gnezdilov, 2007).
3. Тенденция к поддержке положения Trienopini Fennah в составе Tropiduchidae в качестве сестринской группы к Tryptemorphini Melichar (Gnezdilov et al., 2015b), предложенного ранее на основе строения гениталий самцов (Gnezdilov, 2007).
4. Тенденция к подтверждению трибальной системы Issidae в составе Issini, Parahiraciini и Hemisphaeriini, предложенной ранее по морфологическим данным (Гнездилов, 2013а) и сестринское положение Parahiraciini и Hemisphaeriini (Sun et al., 2015).
5. Тенденцию к монофилии западнопалеарктической фауны Issidae (15 видов из 10 родов были включены в анализ) и выявление необходимости пересмотра подтрибальной системы Issini, предложенной ранее.

Полученная морфологическая филогения (кладограмма) является наиболее информативной в смысле филогенетических отношений родов Issini. Эта кладограмма также показывает необходимость пересмотра и дальнейшей разработки

подтрибальной системы *Issini sensu Gnezdilov* (Гнездилов, 2002), что, в первую очередь, касается комплекса *Hysteropterina* плюс *Agalmatiina sensu Gnezdilov*, который представлен на кладограмме 6 группами родов или филетическими ветвями – здесь *Agalmatiina* попадает в состав одной из групп *Hysteropterina*. Однако, например, имеющиеся акустические данные четко говорят об обособленности рода *Agalmatium* Emeljanov в сравнении с представителями *Hysteropterina* (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2006) (подробнее смотреть раздел «Коммуникация» в данной работе). Также *Issina sensu Gnezdilov*, четко дивергирующая базально на морфологической кладограмме, попадает в политомическую гребенку на кладограмме по молекулярно-генетическим данным в анализе, где задействованы только западнопалеарктические таксоны (Gnezdilov et al., 2015b).

Несмотря на слабый филогенетический сигнал, обусловленный обилием гомоплазий, при малом числе уникальных синапоморфий, важными результатом полученной морфологической филогении следует считать выявление группировок родов, что вполне позволяет говорить о характере родственных отношений таксонов в пределах трибы *Issini*, а именно, ее западнопалеарктического комплекса таксонов, и использовать эту схему для фауногенетических построений. В данном контексте я согласен с точкой зрения В.А. Лухтанова (2010) на то, что филогенетическое древо показывает нам «предполагаемые родственные связи между эволюционными линиями», а продуктом филогенетики являются «гипотезы об эволюционных отношениях между линиями, а не таксоны».

В данной ситуации, мне кажется, наиболее правильным считать все полученные данные предварительными в смысле установления окончательной системы и классификации *Issidae* в целом и трибы *Issini* в частности, но отнюдь не лишенными информативности в смысле выявления и подтверждения родственных отношений тех или иных таксонов. В этой связи в качестве рабочей схемы можно принять подразделение *Issini* Spinola на две подтрибы – собственно *Issina* Spinola, к которой относятся все роды с редуцированными в той или иной степени задними крыльями, что соответствует большинству западнопалеарктической фауны (за исключением *Eusarima*), и *Thioniina* Melichar, к которой относятся таксоны с 3-лопастными задними крыльями, наиболее широко представленные в лесных тропических и субтропических сообществах мира (Гнездилов, 2016с).

Принятое мной в качестве рабочей гипотезы предположение о том, западнопалеарктический комплекс таксонов *Issini* (подтриба *Issina*) является монофилетической группой подкреплено морфологическими данными и может быть верифицировано в будущем на более широком материале. То есть, наиболее близкая к оптимальной реконструкция филогенетических отношений в семействе может быть получена при вовлечении в анализ, по крайней мере, представителей всех родов мировой фауны, однако, и тогда эта схема будет неполной, поскольку большая часть тропических таксонов остается не описанной, а часть из них уже исчезла, но это вовсе не означает, что не следует предпринимать дальнейших попыток филогенетических построений.

## ГЛАВА 8 ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE

Последние сводки по палеогеографии бассейнов Паратетиса С.В. Попова с соавторами (Popov et al., 2006; Попов и др., 2009), а также работы В.М. Сеницына (1965, 1967), А.С. Мониной и Ю.А. Шишкова (1979), С.А. Ушакова и Н.А. Ясаманова (1984), М.А. Ахметьева (2004), Г. де Йонга (Jong de, 1998), Д. Мэтьюса (Matthews, 1980), Ф. Жусты и Г. Манганелли (Giusti, Manganelli, 1984), К.А. Скотезе и Д. Голонка (Scotese, Golonka, 1992), Ю.П. Кожевникова и Н.К. Железнова-Чукотского (1995), Э.П. Романовой (1997), Д. Иванова с соавторами (Ivanov et al., 2011), Ж.М. Фернандес-Палациос с соавторами (Fernandez-Palacios et al., 2011) и других позволяют реконструировать возможные пути расселения семейства Issidae на большей части территории современной Западной Палеарктики и, в особенности, современного Средиземноморья.

При выдвижении фауногенетических гипотез я стараюсь придерживаться принципа бритвы Оккама, согласно которому любые исторические реконструкции должны проводиться при минимальных априорных допущениях о содержании (причинах и механизмах) эволюционного процесса (Farris, 1983; Павлинов, 2005). Конечно, принцип экономии может противоречить сущности эволюционного процесса в природе, поскольку эволюция по словам П. Додсона (Dodson, 2000; Курочкин, 2006) «расточительна в каждом своем проявлении» и, в данном случае, я считаю наиболее приемлемым компромиссный подход, при котором нужно учитывать в качестве аргументов все факты, предоставляемые морфологией, филогенетикой, экологией, биогеографией, палеонтологией и палеогеографией, стараясь, вместе с тем, выбрать наиболее экономный путь для объяснения эволюции и расселения группы.

### **8.1 О возникновении семейства *Issidae* и путях формирования мировой фауны**

Прежде чем перейти к собственно западнопалеарктической фауне семейства необходимо установить отправную точку отсчета эволюции этой группы в геологическом времени. Здесь можно опираться лишь на скудные

палеонтологические данные вкупе с имеющимся филогенетическим анализом высших Fulgoroidea.

### **8.1.1 Происхождение и расселение Issidae**

Ископаемые остатки высших фулгориодов весьма немногочисленны (Shcherbakov, 2006), что затрудняет поиск предковых форм. По данным молекулярно-генетического анализа Д. Урбан и Д. Крайана (Urban, Cryan, 2007) семейства иссидоидной группы оказываются продвинутыми таксонами. При этом Issidae на древе Урбан и Крайана (Urban, Cryan, 2007) (Рисунок 7.2) дивергируют от общего предка высших фулгориодов позже Lophoridae Stål, которые согласно филогенетическому анализу, выполненному А. Сулье-Перкенс появились в эоцене (Soulier-Perkins, 2000). Относительное положение на древе иссид и лофопид, спорно, так, на схеме А.Ф. Емельянова (1990) Issidae (в оригинальной трактовке – группа, объединяющая Issidae, Caliscelidae и Acanaloniidae) дивергируют базальнее Lophoridae, занимающих апикальное положение на древе в качестве сестринской группы к Eurybrachyidae. Тем не менее, примерная датировка появления этих групп по аналогии может быть принята в качестве рабочей гипотезы.

Действительно, в ископаемом состоянии Nogodinidae известны только с позднего палеоцена (Shcherbakov, 2006), Tropiduchidae – с эоцена (Szwedo et al., 2004; Shcherbakov, 2006), Issidae и Caliscelidae – с миоцена (Wu, 1997; Poinar, Poinar, 1999; Grimaldi, Engel, 2005; Stroiński, Szwedo, 2008; Bourgoïn et al., 2015), а об ископаемых Acanaloniidae и вовсе нет сведений (Szwedo, 2002; Shcherbakov, 2006). При этом нужно помнить, что отсутствие ископаемых находок той или иной группы не свидетельствует однозначно об ее отсутствии в данный промежуток геологического времени. Кроме того, насекомые – обитатели горных и пустынных районов имеют минимальные шансы на захоронение (Жерихин, 1980). Исходя из данных Я. Шведо (Szwedo, 2002), семейства иссидоидной группы, вероятно, возникли на рубеже мела и палеогена и претерпели бурную диверсификацию в эоцене–миоцене. По мнению Д.Е. Щербакова (Shcherbakov, 2006), последняя радиация семейств высших фулгориодов, к которым относятся обсуждаемые группы, приходится на время после мелового/палеогенового кризиса. Щербаков при этом не исключает, что первые высшие фулгориоды могли быть иссидообразными и

суббрахиптерными. Последнее предположение представляется мне маловероятным, поскольку суббрахиптерные формы – специализированные и не могут рассматриваться в качестве предков современных высших фулгороидов. В действительности коробчатые субмакроптерные формы известны уже с эоцена – представители двух тропидуридных триб *Austrini* Szwedo et Stroiński (известна только в ископаемом состоянии) и *Elicini* Melichar (широко представлена также в современной фауне) были описаны из балтийского янтаря (Szwedo, Stroiński, 1999, 2010).

Достоверно *Issidae sensu stricto*, а именно триба *Issini*, известны с раннего/среднего миоцена из мексиканского и доминиканского янтарея, где представлены современные роды неотропической фауны (Wu, 1997, fig. F-345; Poinar, Poinar, 1999, figs 40, 42, 44; Grimaldi, Engel, 2005, figs 2.25, 2.26; Stroiński, Szwedo, 2008), в частности, род *Thionia* Stål (*Th. douglundbergi* Stroiński et Szwedo, 2008). Систематическое положение других ископаемых видов, описанных в семействе *Issidae sensu lato* (Szwedo et al., 2004), требует уточнения.

Итак, возраст *Issidae* на данном этапе можно определить, как эоценовый. Однако, вполне понятно, что время появления какой-то группы в палеонтологической летописи и время ее действительного возникновения часто далеко не совпадают и бывают раздвинуты миллионами лет (Раутиан, 2003; Курочкин, 2006), а, в целом, возраст ископаемых находок может расцениваться как минимальный возраст при калибровке возраста группы (Hedges, 2011).

Анализ современного распространения мировой фауны семейства *Issidae* и особенно его распространения в Старом Свете (см. главу по хорологии) позволяют предположить, что группа, может считаться «молодой», никак не претендующей на гондванский возраст.

Согласно существующим представлениям, территория возникновения группы определяется, во-первых, по обитанию в этом районе двух и более сестринских таксонов – эндемиков этого района (Cracraft, 2001) и, во-вторых, по родовому разнообразию (Briggs, 2003a). Таким образом, центр возникновения семейства *Issidae*, по-видимому, можно определить, как территорию современного Ориентального царства или региона Юго-Восточной Азии, поскольку именно здесь представлены все трибы этой группы и, в частности, две трибы *Hemisphaeritini* и

*Parahiraciiini* – практически эндемики этого царства, края их ареалов заходят только в Восточную Палеарктику и Океанию (Гнездилов, 2013а), которые являются сестринскими группами согласно недавнему молекулярно-филогенетическому исследованию Я. Сунь с соавторами (Sun et al., 2015).

На позднее (эоценовое) возникновение семейства *Issidae* указывает его неполное расселение по пригодной суше, оно же дает основание предположить, что очаг возникновения группы находился в регионе Юго-Восточной Азии. Доказательствами сравнительно недавнего происхождения *Issidae* являются, в частности, факты отсутствия иссид на юге и юго-востоке Африки, на Мадагаскаре и прилежащих островах, за исключением адвентивных видов ориентального происхождения (Gnezdilov, 2009; Гнездилов, 2013а), в Новой Зеландии и на Тасмании, и сравнительная бедность фаун Австралии, где иссиды обнаружены только в восточной части континента (Квинсленд, Новый Южный Уэльс), и тропической Африки в целом.

Также практически нет иссид на тихоокеанских островах – они известны только с Новой Гвинеи, ряда мелких островов Индонезии, Соломоновых островов и Фиджи. Среди крупных островов этого региона, лишенных своей фауны иссид, нужно упомянуть Новую Каледонию – здесь есть представители субмакроптерных *Nogodinidae* (Gnezdilov, 2009), но иссиды пока не обнаружены, хотя в верхнем мелу Австралия, Новая Каледония и Новая Гвинея имели сухопутные связи – об этом говорят данные по филогении *Palaeognatha* и время дивергенции киви в верхнем мелу (72–65 млн. лет назад) (Cooper et al., 2001). Если бы иссиды сформировались еще в мелу, могли быть фаунистические связи на уровне Австралии-Антарктиды с Индо-Мадагаскаром через Кергэленское плато (80 млн. лет назад). Отсутствие этих связей также подтверждает постгондванский или кайнозойский возраст *Issidae*.

Отсутствие иссид на Мадагаскаре и прилежащих островах могло бы быть объяснено трудностью преодоления водных пространств субмакроптерами, если бы не присутствие иссид на удаленных островах, таких как Мадейра и Канарские острова, обладающих собственной эндемичной фауной (Remane, 1985). В частности, Канары заселены двумя группами видов рода *Issus* Fabricius, имеющими разные «континентальные корни» (см. ниже). Другой пример дают представители семейства *Caliscelidae* – также члена иссидоидной группы семейств, среди которых много

суббрахиптеров и брахиптеров, обладающих своеобразной и высоко эндемичной фауной на Мадагаскаре, а один вид есть также и на Коморских островах (Gnezdilov, Bourgoïn, 2009; Gnezdilov, 2014). Таким образом, возможно, калисцелиды могли преодолевать Мозамбикский пролив, используя потоки воздуха (например, в роде *Caliscelis* Laporte имеются виды с крылатыми формами) или на «растительных плотках». Для иссид с развитыми задними крыльями остается и возможность преодоления водных преград с воздушными потоками. С этой позиции, более вероятным представляется сценарий, при котором Issidae попросту отсутствовали на юге и юго-востоке Африки в период колонизации Мадагаскара, Коморских, Сейшельских и Маскаренских островов представителями других семейств, таких, как Tropiduchidae, Ricaniidae и Caliscelidae. Это, в свою очередь, дает основание предположить сравнительно позднюю колонизацию иссидами Афротропики в целом. Предположить, что иссиды существовали на этих территориях, но исчезли в результате каких-либо перестроек сообществ, которые при этом никак не затронули, сходных с ними биоморфологически тропидурид, ногодинид, риканиид и калисцелид, кажется маловероятным. Наоборот, предположительно имевшая место фрагментация дождевых лесов экваториальной Африки в четвертичном периоде (Сох, Мооре, 1995), могла способствовать продвижению иссид на юг континента, однако, этого не произошло и поныне.

Сделанный обзор австралийской фауны иссид (Gnezdilov, Fletcher, 2010) позволяет говорить о том, что описанная на сегодняшний день фауна Австралии является дериватом ориентальной фауны, причем, все известные таксоны распространены в ее восточной части, где более или менее влажно. Конечно, фауна Австралии еще далеко не выявлена, но так или иначе есть основания принимать во внимание имеющиеся данные. Отсутствие иссид на Новой Зеландии можно объяснить давней изоляцией архипелага, который уже в палеоцене представлял собой массив суши, изолированной от Австралии и Антарктики (Ахметьев, 2004), или изменениями в составе фауны, связанными с плейстоценовыми оледенениями (Еськов, 1984). Однако оставалась возможность инвазивного «пополнения фауны». В частности, молекулярно-генетические исследования фауны певчих цикад (Cicadidae) Новой Зеландии показали, что имели место две инвазии на острова в кайнозой – одна с Новой Каледонии, а другая из Австралии (Arensburger et al., 2004). Безусловно,

иссиды не обладают, сравнимыми с певчими цикадами, расселительными возможностями, что затрудняет преодоление ими крупных водных преград, но как объяснить отсутствие иссид на Тасмании, которая еще до недавнего времени была тесно связана с Южной Австралией?

Тасмания находится в 240 км к югу от Австралии и в настоящее время отделена от континента проливом Басса. Климат на севере острова субтропический, на юге – умеренный, влажный; 44 % территории острова покрыто дождевыми лесами. По данным В.С. Ханторо с соавторами (Hantoro et al. 1995) максимальные оледенения, последнее из которых имело место 18000 лет назад, сопровождались сильным понижением (в среднем до 125 м) уровня мирового океана, что приводило к обнажению участков континентальных платформ, которые быстро покрывались влажными низменными тропическими лесами. Две крупные континентальные платформы Сунда и Сахул охватывают более чем одну треть Зондского архипелага. В голоцене территория этих платформ при понижении уровня океана представляла собой болотистую низменность с прибрежными, возможно, влажными, тропическими лесами. Во время максимумов оледенения эти территории могли быть заняты также разреженными лесами (Van der Kaars, 1991). Данные геологические изменения открыли путь миграции Евразийской фауны и флоры на восток по островам Индонезийской островной арки, которая прервалась во время постгляциальной трансгрессии в результате чего континентальные платформы Сунда и Сахул вновь оказались частично покрытыми океаном. Из этого следует, что до конца последней ледниковой эпохи (приблизительно 10 000 лет назад) Тасмания была частью материковой Австралии и потенциальная возможность распространения иссид из Австралии на Тасманию существовала вплоть до недавнего времени и если бы иссиды были в Австралии в плиоцене они, наверняка, были бы и на Тасмании, поскольку, в настоящее время там имеются субтропические гумидные (вечнозеленые лесные) сообщества, представленные также и на юго-восточном побережье Нового Южного Уэльса (Исаченко, Шляпников, 1989), однако, иссиды пока не обнаружены на острове. Кстати, два австралийских вида, *Orinda scapularis* (Jacobi) и *Tetrica tumidifrons* Jacobi, собраны, как раз в дождевом лесу (Gnezdilov, Fletcher, 2010) и являлись бы «прямыми кандидатами на членство» в тасманийских гумидных лесных сообществах.

Напрашивается вывод о том, что иссиды проникли в Австралию лишь при возникновении сухопутной связи с Новой Гвинеей в плиоцене-плейстоцене (Еськов, 1984) и соответственно «добрались» до Южной Австралии уже к моменту образования Бассова пролива. Пример такого сравнительно недавнего распространения в Юго-Восточной Азии дает ареал рода *Bardunia* Stål (Parahiraciini), который простирается от Индокитайского полуострова до Новой Гвинеи, причем, два близкородственных вида (*B. rugifrons* Melichar и *B. papua* Gnezdilov) известны с Суматры и Новой Гвинеи (Gnezdilov, 2011b). Такой ареал вполне можно считать результатом недавнего расселения, вероятно, связанного с понижением уровня океана во время ледникового периода.

Один полнокрылый вид, *Sarima erythrocyclus* Fennah, добрался до Фиджи, где он представлен на трех островах (Fennah, 1950; Гнездилов, 2013а), но пока не обнаружен в Австралии. В последнем случае, однако, возможен сценарий, при котором, этот вид попал на Фиджи в обход Австралии из Ориентального царства через пацифические острова. Похожий вариант расселения был предложен А. Сулье-Перкенс (Soulier-Perkins, 2000) для группы родов *Makota* в семействе Lophoridae (Fulgoroidea). Другим объяснением отсутствия иссид на Тасмании, конечно, может служить смена климата в ледниковое время, «стершая», имевшиеся там виды, из фауны острова. Поставить точку в этом вопросе можно будет только после планомерного изучения и описания фауны Австралии, что является делом неопределенного будущего.

В Америку иссиды, вероятно, проникли через Берингию из региона Юго-Восточной Азии (в широком смысле). В частности, по характеру жилкования заднего крыла (свободные без анастомозов жилки: CuA и CuP; Pcu и A<sub>1</sub>) примитивные роды семейства присутствуют в современных фаунах тропической Америки и Африки (Рисунки 4.8 и 4.9). В Америке же обнаружен ископаемый миоценовый представитель трибы Issini (мексиканский янтарь) с этим примитивным типом жилкования (Grimaldi, Engel, 2005; Гнездилов, 2012а) (Рисунок 7.7). Также для части американских родов с развитыми задними крыльями, включая ископаемого представителя, характерно ветвление второй анальной жилки (A<sub>2</sub> 2-4), не обнаруженное у старосветских родов (Гнездилов, 2012а). Это значит, что экспансия иссид из Азии в Америку имела место уже на ранних этапах эволюции семейства,

возможно, уже в эоцене. Так, современные крылатые иссиды (подтриба *Thioniina*) проходят во влажные субтропики, а по данным В.М. Сеницына (1965) в эоцене и в олигоцене Берингийский мост находился в пределах субтропиков. Этот вариант кажется наиболее приемлемым и экономичным, если принять за основу мою гипотезу позднего проникновения иссид в Европу (см. ниже). Климат Берингии в эоцене позволял осуществлять обмен тропическими и субтропическими растениями и животными (Сеницын, 1965; Matthews, 1980). В это время существовал также трансатлантический контакт между Европой и Северной Америкой, прекратившийся 50-55 млн. лет назад (Флеров и др., 1974), но в то же время Европа от Азии была отделена Тургайским проливом, который просуществовал до раннего олигоцена (Сеницын, 1965; Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995; Попов и др., 2009). Косвенно маркировать «берингийский вариант» миграции из Азии может присутствие в современной фауне Японии (Хонсю, Кюсю) *Rhombissus harimensis* (Matsumura) из трибы Parahiraciini. Этот монотипический род близок к ориентальному роду *Thabena* Stål, 1866 по характерному двулопастному заднему крылу с элементами сетчатого жилкования и расположению килей метопы и четко отличается от представителей рода *Issus* Fabricius, в котором этот вид был первоначально описан (Matsumura, 1913), раздвоенными вентральными крючками эдеагуса.

Позже иссиды исчезли на большей части Северной Америки после прохода сюда из Азии через Берингию, поскольку тропический и субтропический климат в миоцене сместился к югу (Davis et al., 2002), не говоря уже о сменах и флуктуациях климата в четвертичное время (Davis, 1983). В современной фауне иссиды представлены только на юге США (Гнездилов, 2013а). Другой сценарий, при котором, иссиды, попавшие в Америку из Азии, проникли бы потом в Европу через трансатлантический мост и позже были оттеснены в тропическую Африку, представляется избыточно сложным. Предположение о возможном фаунистическом обмене между Южной Америкой и Африкой посредством континентального моста, существовавшего в экваториальном сегменте современной Атлантики до времени 80 млн. лет назад (Ильин, 2012), приходится также отвергнуть, как не соответствующее принятому выше возрасту группы. Из этого следует, что, по-видимому, американская фауна иссид сформировалась за счет Берингийского контакта с Азией

и не имеет прямого родства с западнопалеарктической. Физиономическое же сходство неарктических родов с западнопалеарктическими стоит отнести на счет конвергентной эволюции, связанной с адаптацией к аридным условиям и выработкой сходных биоморф (см. ниже о параллелизмах). Обратный сценарий, при котором иссиды могли бы возникнуть в Неотропике, если принять во внимание находки ископаемых форм в мексиканском янтаре и современных примитивных таксонов, таких как *Oronoqua Fennah*, возможен, но представляется менее вероятным по следующим причинам. Если бы иссиды, возникнув где-нибудь в Центральной или Южной Америке, прошли через Неарктику и Берингию в Ориентальную область, то нужно предположить, что в Азии после этой интервенции образовалась группа таксонов с анастомозом  $P_{cu}$  и  $A_1$  на заднем крыле и уже в виде рода *Picumna* Stål (Новосветский эндемик), у представителей которого такой анастомоз имеется, снова вернулась в Америку. Также в этой ситуации нужно ответить, почему в фауне Нового Света представлена лишь одна триба семейства, в то время как в Ориентальной области – все три, не говоря уже об уровне родового и видового разнообразия этих хорионов (см. главу по хорологии). Скорее можно предположить, что американские таксоны без анастомоза на заднем крыле – это оттесненные реликты, либо предположить возможность исчезновения этого анастомоза, как это имеет место в роде *Neokodaiana* Yang, где представлены два вида – у *N. chihpenensis* Yang этот анастомоз точечный (Chan, Yang, 1994), а у *N. yayeyamana* Gnezdilov et Hayashi этот анастомоз полный (Gnezdilov, Hayashi, 2015). Еще один вариант объяснения этой ситуации может заключаться в том, что общий предок таксонов без анастомоза вымер в Ориентальном царстве или еще там не обнаружен.

Нельзя с полной уверенностью утверждать, что экспансия в Америку из Азии была однократной и мы имеем монофилетическую фауну иссид Нового Света, как я предположил это для новосветских калисцелин (*Caliscelinae*), представленных трибой *Peltonotellini* Emeljanov (Гнездилов, 2013с; Gnezdilov, 2015с), вместе с тем мы имеем похожую ситуацию, когда иссиды также представлены в Америке лишь одной трибой. Пролить свет на этот вопрос могли бы молекулярно-генетические исследования.

Сходную точку зрения на эволюцию семейства *Lophoridae*, также принадлежащего к высшим *Fulgoroidea*, высказывает А. Сулье-Перкенс (Soulier-

Perkins, 2000). По ее сценарию лофопиды возникли где-то в Юго-Восточной Азии в эоцене – сейчас здесь обитает большая часть родов. Позже они распространились к северу и мигрировали через Берингийский мост, возникавший несколько раз с палеоцена (53-65 миллионов лет назад) по плиоцен (5-12 миллионов лет назад), в Северную Америку. Под влиянием плейстоценового оледенения североамериканские лофопиды мигрировали к югу в Южную Америку через Панамский перешеек, сформировавшийся в среднем плиоцене (Монин, Шишков, 1979; Kimsey, 1992). В общих чертах эту гипотезу распространения семейства в Новом Свете можно адаптировать и к иссидам.

В среднем эоцене (около 40-42 миллионов лет назад), благодаря коллизии Западно-Тихоокеанской островной арки (Центральные Филиппины, Северная, Центральная и Юго-Восточная Новая Гвинея, о-ва Бисмарка и, возможно, часть Северного и Западного Целебеса, имеющие вулканическое происхождение) с Юго-Западно-Тихоокеанской аркой (Соломоновы о-ва, Вануату, Фиджи, возникшие на окраине Австралийской плиты) образовался контакт островов с континентальной Юго-Восточной Азией (Hall, 1996; Soulier-Perkins, 2000). Это предоставило возможность целому ряду групп для распространения по островам Тихого океана, и, в частности, принято в качестве эволюционного сценария для лофопид. Существовала такая возможность и для иссид, однако, иссиды, практически отсутствуют на островах Юго-Западно-Тихоокеанской арки. Так, мы имеем лишь один вид, *Hemisphaerius penumbrosus* Fennah, на Соломоновых островах (о. Санта Изабель) и один вид, *Sarima erythrocyclus* Fennah – на Фиджи (острова Овалау, Вити-Леву и Тавеуни). Таким образом, почти полное отсутствие иссид на островах Юго-Западно-Тихоокеанской арки, которая имела контакт с Австралией в верхнем миоцене (23 млн. лет назад), является еще одним аргументом в пользу предположения о том, что и в Австралию иссиды проникли не ранее образования сухопутного моста, соединившего Новую Гвинею и Австралию в плиоцен-плейстоцене.

В целом реальная возможность фаунистических обменов между регионом Юго-Восточной Азии (Индокитай плюс Зондский архипелаг) с одной стороны и Австралией, включая большую часть Новой Гвинеи, с другой стороны, могла установиться, на мой взгляд, не раньше олигоцена – миоцена. На это указывают

палеогеографические реконструкции этого региона, выполненные К.А. Скотезе и Д. Голонка (Scotese, Golonka, 1992) и Р. Холлом (Hall, 1996). Так, в эоцене (40-50 млн. лет назад) Юго-Восточная Азия была разобщена значительными водными пространствами с Австралийским блоком (Hall, 1996, figs 9-11). С олигоцена начинается сближение этих регионов, а с образованием в позднем миоцене (10 млн. лет назад) внутренней арки Банда ощутимо возрастает вероятность миграций через Суматру и Яву в Ириан Яю (полуостров «Птичья голова») или западную часть Новой Гвинеи (Hall, 1996, fig. 3). Здесь также нужно отметить, что Новая Гвинея – комплексное образование, поскольку еще в олигоцене (30-35 млн. лет назад) существовал микроконтинент «Птичья Голова», разобщенный с остальной частью острова, которая была ближе к Австралии, а смычка этих частей Новой Гвинеи датируется поздним миоценом (10 млн. лет назад) (Hall, 1996, figs 3, 8).

Общая картина распространения группы (семейства Issidae), в частности, возникновение в тропиках Юго-Восточной Азии и присутствие примитивных таксонов в Америке и Африке, укладывается в рамки существующей эволюционно-биогеографической парадигмы. В частности, примитивные таксоны скапливаются на периферии ареала группы (Matthew, 1915) или на периферии адаптивной зоны (Еськов, 1984). Тропики выступают, как в роли центра формирования новых форм, так и в роли резервата для архаичных форм (Мейен, 1987а). Однако, постоянные климатические условия тропических районов, предоставляя самые широкие возможности для появления новых форм, способствуют не прогрессивной эволюции, а лишь увеличению многообразия (Мейен, 1987а; Чернов, 1988; Емельянов, 2004). Вероятно, именно крупные климатические изменения или проникновение группы в новые ценоотические условия стимулируют биоморфогенез и тем самым способствуют филогенезу (Северцов, 2012). Именно таким фактором для иссид, по-видимому, был их выход из тропических лесов в субаридные и аридные условия древнего Средиземья.

### **8.1.2 Параллелизмы в эволюции высших *Fulgoroidea***

Прежде чем перейти к собственно фауногенезу иссид Западной Палеарктики, я остановлюсь на некоторых примерах параллельной эволюции, имевшей место, по

моему мнению, как среди иссидоидной группы семейств высших Fulgoroidea, так и внутри Issidae (Гнездилов, 2013b).

В последние десятилетия накоплено значительное количество данных по разным группам организмов, позволяющих говорить о широком распространении параллелизмов в эволюции. Достаточно привести примеры «маммализации териодонтов» Л. П. Татарина (1976), «артроподизации» А. Г. Пономаренко (2005), «орнитизации тероподных динозавров» Е. Н. Курочкина (2006). По мнению Н.В. Зеленкова (2011): «параллельное возникновение признаков разного уровня – более чем обычное явление в эволюции». Молекулярные филогении также показали, что параллелизмы в традиционных (в том числе морфологических) признаках – ведущая черта эволюционного развития (Шаталкин, 2005).

Среди фулгориоидов мы имеем целый ряд групп, обладающих сходным коробчатым габитусом, выражающемся в том, что передние крылья едва покрывают брюшко, компактно облекая тело, метопа широкая, а корифа поперечная, что создает впечатление жукообразного насекомого (O'Brien, Wilson, 1985). Здесь выделяются два типа или две стадии короткокрылости. Во-первых, когда передние коробчатые крылья достигают вершины брюшка. Этот тип резко преобладает у иссид, части тропидурид (Trienopini, Cixiopsini, Chrysopuchini etc) и ногодинид (Tongini, Mithymnini etc), а также отмечен в семействах Achilidae (*Taractellus chilensis* (Spinola)), Fulgoridae (*Lyncides coquerellii* (Signoret)), Flatidae (*Cyphopterum* Melichar и *Cyclopterum* Gnezdilov et O'Brien). Во-вторых, когда передние крылья резко укорочены и почти все брюшко остается открытым (Orgeriinae из Dictyopharidae). Этот тип характерен и для групп, характеризующихся птеродиморфизмом (Delphacidae, Caliscelidae).

Р.Г. Фенна (Fennah, 1967), одним из первых, предложил объяснение причин появления видов, обладающих коренастым и почти яйцевидным телом и, характеризующихся субмакроптерностью-суббрахиптерностью, на примере фулгориоидных цикадовых – обитателей южноафриканского финбоша (зарослей низкорослых кустарников). С точки зрения Фенны, такая форма тела позволяет экономить влагу, за счет уменьшения поверхности тела, это также способствует большей холодоустойчивости, возможности откладывать больше яиц и улучшению прыгательных качеств, а короткокрылость благоприятна для передвижений в

условиях финбоша, где полет затруднен из-за жесткой и сомкнутой растительности. Однако, И.М. Кержнер (1981), описывая короткокрылость у клопов семейства Nabidae, напротив, отметил, что укорочение крыльев характерно для видов, обитающих в сообществах с низкой и разреженной растительностью. По мнению А.Ф. Емельянова (1980) у максимально короткокрылых представителей подсемейства Orgeriinae семейства Dictyopharidae к числу морфологически выраженных адаптаций к аридному климату могут быть отнесены уплотнение покровов и увеличение компактности тела.

Первичная функция уплотненных передних крыльев защитная, она сопровождается укорочением передних крыльев до вершины брюшка, нередко это снижает подвижность и ослабляет прыжок. Следующий этап – это дальнейшее укрепление и утяжеление передних крыльев (элитр), сопровождающийся укорочением и упрощением задних крыльев. При этом соответственно ослабляется и утрачивается способность к полету. Уплотнение и укорочение крыльев происходило многократно в эволюции Fulgoroidea и большей частью через крыловой диморфизм. В некоторых случаях возникающий крыловой диморфизм усиливает прыгательную способность, как, например, у представителей семейства Delphacidae. В целом, все высшие фулгороидные цикадовые характеризуются ослаблением способности к прыжку. Укорочение и уплотнение передних крыльев по-разному происходит у таксонов с плоско складываемыми крыльями, например, Achilidae, и у таксонов с круто крышевидно складываемыми передними крыльями, как Issidae, где обычны коробчатые элитры и редко открывается брюшко. При резком крыловом диморфизме защитная функция укорочения крыльев отступает на задний план – это характерно для обитателей открытых пространств и сообществ с низкорослой растительностью. В семействах Cixiidae (род *Trigonocranus* Fieber) и Delphacidae (род *Peregrinus* Kirkaldy) отмечены случаи полностью бескрылых ларвализованных форм, что иллюстрирует возможный переход к неотении.

Судя по всему, субмакроптерный – «иссидный», тип внешнего строения является одним из наиболее выгодных в засушливых местообитаниях. Так, в Южной Африке и на Мадагаскаре, где отсутствуют настоящие иссиды, за исключением, двух видов рода *Ikonza* Hesse из Южной Анголы и Северной Намибии, аридные станции заселены иссидообразными Nogodinidae (Mithymnini), Tropiduchidae (Elicini) и

Ricaniidae (Ricaniinae) (Gnezdilov, Wilson, 2007a; Stroiński et al., 2011; Gnezdilov, Bourgoïn, 2015; Гнездилов, 2013a, 2013b, 2016a).

Следует отметить, что, сходная форма тела у видов, обитающих в других типах сообществ, например, в тропических лесах, возникла по иным причинам, вероятно, в связи с мимикрией, как это имеет место у ориентальных триб Hemisphaeriini и Parahiraciini (Issidae), и, возможно, у субмакроптерных риканиид с Мадагаскара (Stroiński et al., 2011), скорее всего, имитирующих жуков. В частности, представители родов *Gergithus* Stål (Hemisphaeriini) и *Globularica* Stroiński, Gnezdilov et Bourgoïn (Ricaniinae) напоминают божьих коровок (Гнездилов, 2015a), а представители трибы Parahiraciini, по крайней мере, те виды, которые имеют нижнюю часть метопы и верхнюю часть постклипеуса, модифицированные в виде хоботка (*Bardunia* Stål, *Fortunia* Distant, *Scantinius* Stål etc.), вероятно, имитируют долгоносиков (Shelford, 1902; Gnezdilov, Wilson, 2007a). Нельзя исключить и защитную функцию колеоптеризации, в частности, защиту от муравьев, которые являются одной из доминирующих групп в тропических лесных сообществах и, как справедливо заметил Д.В. Панфилов (1961) на примере Южного Китая «открыто живущие насекомые обычно хорошо защищены от хищников».

По-видимому, мы имеем дело с почти одновременной в геологическом времени «попыткой» нескольких семейств фулгороидов «сконструировать» формы для обитания в засушливых условиях в периоды аридизации климата на Земле, как это имело место, по мнению Д.Е. Щербакова (Shcherbakov, 2007), с меловым семейством Perforissidae, которое рассматривается им как «неотеническое производное мезозойских Fulgoridiidae и, как ранняя попытка сконструировать «цикаделлид» на основе носаток в связи с колонизацией первых покрытосеменных в прибрежных местообитаниях». Палеонтологические данные по разным группам организмов показывают, что гомоплазия (в нашем случае – иссидизация) «нередко возникает в разных группах более или менее одновременно и из сходных предшественников» (Rasnitsyn, 1996; Расницын, 2005).

Поскольку, в большинстве случаев иссидообразные представители фулгороидных цикадовых связаны с субаридными и аридными сообществами, в частности, большим разнообразием отличаются фауны Средиземноморья, юга США и Южной Африки, одной из причин (возможно основной) возникновения

иссидизации – приобретения представителями разных семейств фулгороидных цикадовых черт внешнего строения, характерных для семейства *Issidae* s. str., а точнее для рода *Hysteropterum* Amyot et Serville, я полагаю аридные условия местообитаний (за исключением, оговоренных выше, случаев мимикрии). Иными словами, иссидизация является проявлением параллельной адаптивной эволюции в перечисленных семействах фулгороидных цикадовых (Гнездилов, 2013b).

## **8.2 Фауногенез *Issidae* Западной Палеарктики**

### **8.2.1 Палеогеография и биогеография региона**

Современные границы и очертания океанов и континентов стали намечаться только к концу мелового периода – до этого времени существовал океан Тетис, разделявший два суперконтинента Лавразию и Гондвану, которые, в свою очередь, ранее находились в составе Пангеи, распад которой начался лишь в начале юры (Зоненшайн, Городницкий, 1977; Ушаков, Ясаманов, 1984; Чумаков, 1997, 2004). Окончательно Тетис прекратил свое существование только в миоцене, когда прервалась его связь с Индийским океаном. В ряду биотических событий особую важность для фитофагов имеет распространение и диверсификация покрытосеменных растений с завоеванием ими господства в сообществах с середины мела (Мейен, 1987b; Чумаков, 2004).

Температурные характеристики мелового климата высоких широт были близки к таковым современного умеренного климата, но более равномерного и безморозного, однако, с существенными различиями световой и температурной сезонности; средние широты характеризовались теплым и достаточно влажным климатом с преобладанием вечнозеленых влажных лесов и редколесий, а также кустарников и, возможно, травянистых растений; в низких и отчасти также в средних широтах существовал аридный пояс, который не имеет современных аналогов; позже (с альба) этот пояс был разделен гумидными экваториальными лесами (Синицын, 1965, 1967; Чумаков, 1997; Герман, 2004).

В палеоцене высокие широты находились в зоне умеренно-теплого безморозного климата, которая простиралась до юга Гренландии, захватывала север Скандинавии и северную часть Западно-Сибирской плиты, в Америке эта зона

пересекала Северную Канаду. В средних широтах была представлена зона влажного субтропического и паратропического климата, захватывая Западную Европу и простираясь на восток до Южного Урала, Северного Казахстана и Северо-Западного Китая; здесь доминировали лавровые, вечнозеленые буковые и пальмы. Через Среднюю и Центральную Азию пролегла полоса аридного климата (Синицын, 1965). В более низких широтах климат имел экваториальные черты, в частности, это относится к восточному побережью Бразилии, территории современной Сахары, Нигерии и Конго (Ахметьев, 2004).

В эоцене южная часть Европы и западная Азия представляли собой морской бассейн с архипелагом островов, который отделял северный бассейн Паратетиса от южного бассейна – собственно Тетиса, разделявшего в свою очередь Евразию и Африку. Северная часть Евразии была разделена Западно-Сибирским морем и Тургайским проливом на Русскую сушу (Руссоскандия) и Азиатскую сушу. Западно-Сибирское море было отделено от Туранского моря полуостровом Казахстанской возвышенности. Восточная часть Паратетиса через Ферганско-Таджикский бассейн простиралась в Тарим. С юга и юго-востока Туранское море было ограничено Северо-Памирской сушей и Эльбурс-Копетдагской сушей (в виде вытянутого полуострова), приближенной к острову Анатолийской суши, которая являлась восточной окраиной островной цепи, тянувшейся до Атлантического океана. Восточно-Средиземноморский бассейн Тетиса через Месопотамский бассейн (территория современного Двуречья и Западного Ирана) соединялся с Индийским океаном, отделяя Евразию от Африки.

В эоцене имела место экспансия тропической и субтропической зон в высокие широты, что сопровождалось снижением широтного температурного градиента и сокращением площади, занимаемой умеренно-теплым климатом, в частности, в Северном полушарии сформировалась зона сухих субтропиков с аридным и семиаридным климатом, которая простиралась в широтном направлении от Юго-Восточной Азии к Иберии (Ахметьев, 2004). Общая картина Старого Света в раннем эоцене (48-55 млн. лет назад) выглядела следующим образом. Африка и Азия были далеко разобщены морем, Южная и Средняя Европа представляла собой архипелаг, Северная Европа входила в состав субконтинента Руссоскандия, Индостан уже находился в составе Евразии, но еще был отделен от нее эпиконтинентальным

проливом, Австралия была ассоциирована с Новой Гвинеей в составе Австралийско-Новогвинейской плиты, которая была разобщена с Азией, Северная Европа (Руссоскандия) была соединена с Северной Америкой через Гренландию (Ахметьев, 2004; Masey et al., 2001; Попов и др., 2009).

Таким образом, реальная история завоевания иссидами региона Западной Палеарктики начинается с позднего эоцена, а основные события освоения Центрального и Западного Средиземноморья приходятся на миоцен. В целом, можно сказать, что становление и развитие фауны Issidae Западной Палеарктики связано с возникновением и распространением средиземноморского типа климата и соответственно сообществ средиземноморского типа, представленными характерными редколесьями с жестколистными и вечнозелеными кустарниками. Формирование протосредиземноморских условий и соответственных типов растительности проходило в палеоцене и эоцене и было обусловлено усилением аридизации, распространявшейся из Центральной Азии на запад (Синицын, 1965; Емельянов, 1979). Также очевидно, что Западная и Центральная Европа, изолированная от Передней Азии и Африки морем, могла быть заселена иссидами значительно позже других регионов Древнего Средиземья.

В раннем эоцене (48-55 млн. лет назад) средние широты (60°-30°) Западной и Центральной Европы находились в зоне влажного субтропического и паратропического климата. На юге Европы эта климатическая зона постепенно сменялась тропической. Южный Казахстан, Туркмения, Киргизия, Южная Монголия, Центральный и Южный Китай находились в зоне сухих субтропиков. В Африке море достигло центральных районов современной Сахары, скрывая значительную часть Марокко, Туниса, Алжира, Ливии и Египта, а к югу от морского побережья господствовали тропические дождевые леса. Вторая полоса дождевых лесов протягивалась от Сенегала и Камеруна на западе до верховьев р. Конго на восток. Между этими лесами на большей части Северной Африки были представлены сообщества, образованные бобовыми и эуфорбиевыми. Климат Южной Африки напоминал средиземноморский, а тип растительности – маквис (Ахметьев, 2004).

По данным В.М. Синицына (1965) в палеоцене, эоцене и раннем олигоцене на территории Евразии выявлялись тропическая аридная, тропическая гумидная и

субтропические области. В частности тропическая аридная область охватывала современные регионы Южной Европы, Аравийского полуострова, Ирана и Средней и Центральной Азии. Однако, по мнению Д. Мая (Mai, 1995) полоса влажного тропического климата в эоцене распространялась от Южной Европы, через Малую Азию и далее на восток вдоль северного побережья Тетиса. В среднем эоцене (бартон) в средних широтах Западной Евразии климат напоминал современный средиземноморский с зимним максимумом осадков. В этот период, например, в Казахстане доминировали жестколистные леса и кустарниковые заросли, образованные вересковыми, низкорослыми вечнозелеными дубами, миртовыми и другими. Современные потомки средне-позднеэоценовых ксерофитных дубов сосредоточены в Средиземноморье или Калифорнийско-Мексиканском регионе. Именно в среднем эоцене в Северном полушарии окончательно сформировалась аридная зона на территории Центральной Азии (Тарима или Кашгарии) (Синицын, 1965; Ахметьев, 2004). Территория Юго-Восточной Азии в среднем эоцене находилась в экваториальной зоне и характеризовалась влажным тропическим климатом. К северу, в пределах Японии граница между тропической и субтропической зонами проходила между островами Хонсю и Кюсю. Среднеэоценовые флоры Северной Америки все больше сближались с неотропическими флорами, теряя связь с восточноазиатскими флорами.

Однако, в конце эоцена, например, территория Южного Азербайджана входила в зону переменного-влажного субтропического климата, близкого тропическому. Одной из специфических особенностей эоценового и, в особенности, раннеэоценового, глобального климата, было широкое распространение так называемого «паратропического» влажного климата, иногда приобретавшего черты муссонного (Ахметьев, 2004). Тип флоры, характеризующий зону паратропического климата, отличается доминированием лавровых, вечнозеленых буковых, аралиевых, пальм и других растений тропического и субтропического родства. В Африке в этот период влажные тропические леса, обрамляя семиаридную саванну, занимали территорию современной Сахары, простираясь на северное побережье Африки, а также были развиты в пределах современной Нигерии, Западного Конго и Либерии. М. Бэмфорд (Bamford, 2000; Ахметьев, 2004) на основе изучения ископаемых древесин Намибии, предположила, что аридизация западного побережья Южной

Африки началась с раннего палеогена, что связывается с существованием уже в это время холодного Бенгуэльского течения.

Уже в позднем эоцене намечен вектор фаунистических миграций – из Азии в Европу в широком смысле. Так, из Юго-Восточной Европы (Трансильвании, Словении, Южной Болгарии) известны остатки позднеэоценовых млекопитающих, свидетельствующие о центральноазиатских континентальных связях этого региона (Попов и др., 2009).

Таким образом, как отмечает М.А. Ахметьев (2004) именно на рубеже эоцена и олигоцена проходили наиболее интенсивные изменения климата планетарного масштаба, что не могло не сказаться на фауногенетических процессах региона Западной Палеарктики. В этот период происходит осушение Тургайского пролива, сдвиг широтных климатических зон в сторону экватора, сопровождаемый распространением к югу умеренной флоры, то есть произошел быстрый переход от парниковой к криогенной биосфере. В эоцене произошло замещение флоры муссонных субтропиков флорой семиаридных субтропиков с летним засушливым сезоном (Мейен, 1987b).

В верхнем эоцене (приблизительно – 35 млн. лет назад) Передняя Азия существовала в виде острова – Понтийско-Анатолийской суши, отделенного мелководным шельфом от Эльбурс-Копетдага, который представлял собой в этот период низменный регион, и Балкан. Эльбурс-Копетдаг был соединен с Центрально-Памирской сушей. Тянь-Шань и Казахская возвышенность были соединены с Памирской сушей и отделены Туранским морем от Понтийско-Анатолийского острова. Африка отделена глубоководным шельфом от Памирской суши. Иберийская суша также находится в изоляции. Западная и Центральная Европа представляла собой массив суши, омываемый со всех сторон морями, длительное время отделенный от Северной Европы и Азии. Уже появился островок на месте Закавказья в цепи островов Копетдаг-Эльбурс-Понтийско-Анатолийская суша. На значительной части современной территории Ирана лежит мелководный шельф. Большого Кавказа еще нет (Попов и др., 2009).

Цепь островов (Эльбурс-Копетдаг, Понтийско-Анатолийская суша, Балканы, Тиса-Динариды, Западные Альпы, Иберия, Кабилия-Альборан), отделявшая Тетис от

Паратетиса, могла уже в этот период служить к расселению тех или иных групп из Азии через Европу в Атлас.

По данным С.В. Попова с соавторами (2009) уже в позднем эоцене на побережье Северной Африки влажные тропические леса заместились разреженными лесами саваннового типа. Изоляция Древнего Средиземноморья от Арктического бассейна в конце позднего эоцена, когда пролив через Западную Сибирь был закрыт, способствовала развитию аридного пояса на европейских островах вдоль границ северного края Тетиса, а климат напоминал современный средиземноморский в части сезонного режима выпадения осадков с зимним максимумом.

На территории Средней Азии и Южного Казахстана климат уже был аридным – по В.М. Сеницыну (1965) годовое количество осадков составляло 500–700 мм. Аридность также подтверждается наличием в палинокомплексах пыльцы маревых, сложноцветных и эфедры. На побережьях были представлены кустарниковые ассоциации из вересковых, бобовых и галофитов. Е.М. Лавренко (1951) также указывает на то, что, обнаруженные в олигоценовых отложениях озера Ер-ойлан-дуз близ Кушки в Туркмении узкие кожистые или мелкие листья миртовых (*Myrtaceae: Myrtus ?paradisiaca*) и анакардиевых (*Anacardiaceae: Rhus* sp.), говорят в пользу сухого и жаркого климата этой местности в нижнем олигоцене (Коровин, 1932; Лавренко, 1951). В конце эоцена – начале олигоцена резко повысился термический градиент полюс – экватор, безледниковый климат Земли начал меняться на ледниковый. Главными причинами изменений растительного покрова было снижение среднегодовых температур в раннем олигоцене, по сравнению с позднеэоценовыми на 4-6°С за счет падения средnezимних при сохранении среднелетних температур. Расширился аридный пояс, образовав единую аридную климатическую зону, включавшую Центрально-Европейскую провинцию, Закавказье, южную часть Тургайской и Среднеазиатскую провинции (Попов и др., 2009).

В раннем олигоцене вдоль южного побережья Средиземного моря, как и в эоцене, была представлена североафриканская тропическая флора с разреженными лесами саванного типа с большим набором родов бобовых, характерных для африканской флоры. Ближе к побережью эти леса сменялись лавровыми. В Казахстанской провинции были отмечены ксерофитные дубово-лавровые леса,

жестколистные кустарники из бобовых и вересковых. Территория современного Восточного Средиземноморья, а также Малой Азии и Ирана являлись частью Тетической области с флорой более влаголюбивой в первой половине раннего олигоцена и субаридной – во второй (Попов и др., 2009). Как зональный тип растительности саванны не сохранились на территории Палеарктики – в ее северной части они трансформировались в степи, а на юге и востоке оказались вытесненными горными массивами Тибета и Гималаев (Емельянов, 1979).

С рюпеля (30-33 млн. лет назад) Европейский архипелаг становится достаточно «сплоченным» для фаунистических обменов с Анатолийской сушей, Балканами и Иберийской сушей через цепи островов и мелководные бассейны (Попов и др., 2009). Так, в результате осушения Тургайского пролива и консолидации большей части европейской суши на рубеже эоцена и олигоцена фаунистические различия между Европейской и Азиатской зоогеографическими областями заметно уменьшились (Попов и др., 2009). В это время и позже в хатте (25-30 млн. лет назад) между Анатолийской сушей и Аравией был мелководный шельф. Таким образом, иссиды могли проникнуть в Африку не ранее олигоцена, а надежная сухопутная связь Аравии-Африки с Азией установилась лишь в миоцене, 18 млн. лет назад (Мекаев, 1987; Macey et al., 2000), что обеспечило, например, начало фаунистической миграции – в основном, крупных млекопитающих из Африки (Steininger, Rögl, 1984; Essegir et al., 2000). Следующая серия крупных геологических событий имела место 11-12 млн. лет назад и привела к постепенному закрытию восточного пролива Тетиса, открыв фаунистический обмен, в основном, из Евразии в Африку через Синайский полуостров и из Западной Азии в Восточную Европу (Behrensmeyer et al., 1992; Essegir et al., 2000). Примерно в это же время Корсика и Сардиния изолировались от Южной Европы и начал формироваться Тирренский бассейн. К концу миоцена (4.9-5.5 млн. лет назад) эта тектоническая активность закончилась фрагментацией Паратетиса, заложив основу формирования Каспийского и Черного морей и сформировав Средиземное море в границах близких к современным.

С рюпеля (пшехское время) Казахстанская возвышенность уже могла иметь сухопутный контакт с Уралом и Русской сушей, поскольку Тургайский пролив временами осушался (Попов и др., 2009). В хатте устанавливается сухопутная связь

Передней Азии с Балканами, возможно, также связь и с Центральной Европой в районе Карпат. Несмотря на это между Северо-Западной Африкой и Иберийской сушей еще в раннем миоцене (20 млн. лет назад) сохранялись глубоководные преграды, хотя на месте Балеарских островов уже существовала островная цепь. По-видимому, активный фаунистический обмен между Африкой и Иберийским полуостровом начался не ранее мессина (4.9-5.6 млн. лет назад). В раннем миоцене Иберия плюс территория современной Франции, иначе говоря, Юго-Западная Европа, были все еще обособлены от Центральной Европы и Передней Азии. В это время прерывается связь Передней Азии с Центрально-Афганской сушей плюс Лют (Деште-Лут) (Esseghir et al., 2000; Попов и др., 2009).

В Евразии в миоцене получили широкое развитие сообщества с доминированием травянистых растений (Жерихин, 1994). В этот период в районах южного Казахстана, Прикаспия и Средней Азии существовал климат, современным аналогом которого может считаться климат саванно-степных ландшафтов Передней Азии со средними температурами января  $+10$  ( $+12$ ) $^{\circ}\text{C}$ ; средними температурами июля  $+25$  ( $+26$ ) $^{\circ}\text{C}$  и годовым количеством осадков – 600-800 мм (Синицын, 1980). В сарматских отложениях юга Русской равнины сокращается содержание пыльцы древесных видов и возрастает содержание полыни (до 20 %) (Стратиграфия СССР, 1986), что можно связывать с периодом формирования лесо-степных и степных сообществ. Вероятно общая континентализация климата во второй половине миоцена послужила причиной возрастания роли степных ассоциации в Северном и Центральном Казахстане, а позже, в мэотисе также и в западных районах Украины и Молдавии.

С событиями позднего миоцена, а именно с мессинским периодом, по-видимому, можно связать расселение целого ряда таксонов семейства Issidae в Западном Средиземноморье, которое определяется как территория, захватывающая Иберийский полуостров, Южную Францию (Прованс), Альпийский массив, Италию и Северо-Западную Африку – от Марокко до Туниса (Jong de, 1998). На начальном этапе уровень моря понизился на 50-70 м (Vail, Hardenbol, 1979), позже Средиземное море, как предполагается, было редуцировано до нескольких разрозненных водоемов (Lago-Mare) (Bertolani-Marchetti, 1985). Это явление в геологической истории региона известно под названием «мессинского кризиса солености» или

«средиземноморской трансгрессии». Сближение Северо-Африканской и Иберийской тектонических плит привело к закрытию Гибралтарского пролива, что выразилось в последующем иссушении изолированного Средиземного моря по данным Г. де Йонга (de Jong, 1998) – 4.9-5.6 миллионов лет назад или 5.5-6.0 миллионов лет назад по Ф. Штайнингеру и Ф. Реглю (Steininger, Rögl, 1984). Контакт Средиземного моря с Индийским океаном был утерян еще во второй половине миоцена. За этим последовала фаунистическая миграция из Северной Африки на Иберийский полуостров и в Юго-Западную Азию (Azzaroli, Guazzone, 1980; Essegir et al., 2000). Во время иссушения Средиземноморского бассейна возник «аридный барьер» между более влажными лесными районами Западной Европы и Передней Азией. Палеоэкологические данные подтверждают распространение саванн и светлых лесов, разделенных участками горных лесов (Behrensmeyer et al., 1992). Очередной подъем уровня мирового океана произошел лишь в начале плиоцена (Müller, 1985), когда с открытием Гибралтарского пролива Средиземное море достигло своего современного уровня.

Аридизация Африки началась с середины третичного периода в результате дрейфа африканской плиты к северу, закрытия моря Тетис и поднятия Центральноафриканского плато (в миоцене). С аридизацией связано формирование, так называемого, «аридного коридора», который изолировал «восточные леса» от более крупных «центрального» и «западного» лесных массивов (Axelrod, Raven, 1978; Lovett, 1993). Формирование пустыни Сахары датируется 6-10 миллионами лет назад, а интенсивная аридизация Восточной Африки – 1.8-2.8 миллионами лет назад (Essegir et al., 2000). Иссушение Сахары в конце кайнозоя явилось конечным результатом изменений в циркуляции атмосферы, вызванных геологическими событиями (Уильямс, 1990). Примерно 2.5 миллионами лет назад началось высыхание огромных озер в глубине Сахары (Williams, 1982b) в результате чего тропическая фауна и флора хорошо обводненных нагорий стала оскудевать, а обширная сеть крупных рек исчезла под наносами песка.

Современный средиземноморский климат сформировался только в последние 5-10 миллионов лет назад, благодаря глобальным изменениям, начавшимся с палеоцен-эоценового термального максимума, в направлении понижения температур, уменьшения осадков и изменения атмосферной циркуляции в связи с

формированием антарктических и гренландских ледников в плиоцене (Axelrod, 1973; Suc, 1984; Ackerly, 2009). Средиземноморский климат – умеренный климат, характеризующийся сухим летом, при этом основная масса осадков приходится на другие сезоны, и холодной зимой. В нижнем плиоцене (Табиниан) в Северо-Западном Средиземноморье были представлены густые леса, состоящие из прибрежных сообществ с доминированием таксодиевых (*Taxodium*, *Myrica*, *Symplocos*, *Nyssa*), и сообществ с *Engelhardtia*, *Carya*, *Rhoiptelea*, *Hamamelis*, *Embolanthera*, располагавшихся в менее влажных местах (Suc, 1984). Эти сообщества можно сравнить с современными вечнозелеными склерофильными широколиственными лесами Китая. В этот период преобладал влажный климат с дождливым летом. Однако по данным С.В. Попова с соавторами (2009) уже в позднем эоцене на севере Североафриканской области Палеотрописа сформировался пояс отчетливо выраженного сезонного климата и влажные тропические леса заместились разреженными лесами саванного типа.

Серьезные изменения состава растительности лесов произошел около 3.2 миллионов лет назад (Пьяченций). Прибрежные леса поредели и исчезли. Стали доминировать виды родов *Quercus* и *Alnus*. Ксерофильные виды, ныне представленные в средиземноморских сообществах (*Phillyrea*, *Olea*, *Cistus*, *Quercus ilex*, *Pistacia*), стали преобладать. К этому времени все таксодиевые исчезли из лесов Лангедока-Руссильона. В это время климат стал эволюционировать в направлении сезонного ритма с большим контрастом. Летние засухи стали стабильными около 2.8 миллионов лет назад. Пыльцевые спектры показывают сокращение лесного покрова и увеличение «степной» растительности, что указывает на более сухой и возможно умеренный климат. Современный средиземноморский климат возник в позднем плиоцене. Периодичность и амплитуда сухого и влажного периодов увеличилась к настоящему времени. *Phillyrea*, *Olea*, *Cistus*, *Pistacia* и *Quercus ilex* (вечнозеленые виды) были представлены в Северо-Западном Средиземноморье в миоцене, иногда в больших количествах, смешиваясь с тропическими сообществами (Suc, 1984).

Есть все основания полагать, что современный северный лимит распространения *Issidae* в Западной Палеарктике, и особенно в Европе, по большей части сформировался уже в плейстоцене и обусловлен событиями ледниковых периодов. Максимальные оледенения относятся к Рисскому и Вюрмскому периодам.

В это время бóльшая часть Северной Европы, а также Альпы, были покрыты единым ледовым щитом, который одновременно достигал Скандинавии и Британских островов, проходя через Северное и Балтийское моря до Северогерманской впадины, а максимальный предел его распространения достигал Центральных Карпат (Франц, 1994). На карте генетических типов флор Европы, составленной В.П. Гричуком (1989), видно, что Южная Европа, Передняя Азия и Кавказ находятся в зоне реликтового типа флор, характеризующейся обилием третичных элементов, а Центральная, Западная, Восточная и Северная Европа находятся в зоне миграционного типа, где флора сформирована за счет элементов, мигрировавших на данную территорию после уничтожения предшествующих флор воздействием материковых льдов или сильно изменена условиями перигляциальной зоны на периферии ледового щита. Территория к востоку и юго-востоку от Каспийского моря и Кавказа находится в зоне ортоселекционного типа флор, развившихся под влиянием нарастания аридности и континентальности климата (Гричук, 1989).

Антарктическая ледяная шапка росла с олигоцена (35 млн. лет назад), в то время как арктическая шапка начала формироваться в только четвертичном периоде (2.4 млн. лет назад) (Hewitt, 2000). Физическую основу климатических изменений обуславливают циклы Кролла-Миланковича, заключающиеся в периодических изменениях орбитальных параметров Земли при вращении вокруг Солнца, что обуславливает уровень инсоляции и пути ее распространения по земной поверхности (Hewitt, 2000; Zachos et al., 2001). В целом похолодание климата происходило в течение всего третичного периода (65 млн.) (Hewitt, 2000). Наиболее серьезные климатические колебания имели место в последние 700000 лет, когда появились 100000-летние ледниковые циклы или периоды (Taberlet et al., 1998). Во время этих ледниковых периодов полярные ледяные шапки увеличивались в размерах, а температурные и растительные зоны поджимались к экватору (Hewitt, 2000). В Европе между крупнейшими ледяными массивами и горными системами на юге пролегли «равнины вечной мерзлоты», тундра и холодные степи, пересекавшие Россию, вплоть до Центральной Якутии (Атлас литолого-палеогеографических карт СССР, 1967; Бурашникова и др., 1979; Hewitt, 1999). Около 16000 лет назад началось очередное потепление климата и за отступлением льдов началась экспансия многих видов из южных рефугиумов на север. Таким образом, земная биота испытала

драматические изменения климата в последние несколько миллионов лет (Taberlet et al., 1998).

В позднем плейстоцене в периоды оледенения на территории Русской равнины и Западного Предкавказья были распространены перигляциальные степи с участками лесов из березы и сосны. Перигляциальные степи сменялись по направлению к северу перигляциальными лесостепями, которые были представлены луговыми степями с сосновыми, лиственничными и березовыми лесами. На Большом Кавказе в местах свободных от ледникового покрытия были распространены альпийские луга с участием ксерофитных степных группировок. Во время межстадиалов континентальность климата смягчалась и увеличивалась роль степной растительности. В период микулинского межледниковья в Западном Предкавказье существовали луговые степи в сочетании с дубовыми лесами. В Восточном Предкавказье были распространены злаковые степи (Палеогеография Европы в позднем плейстоцене и голоцене, 1978).

На Кавказе сохранились следы четырех оледенений за период – поздний плиоцен–поздний плейстоцен, в частности, ледники среднеплейстоценового оледенения спускались до высоты 1100-1500 м в ущельях Передового хребта на Западном Кавказе, однако, наиболее мощным признается позднеплейстоценовое оледенение (Думитрашко, 1974).

Последнее крупное оледенение в Северной Европе и на севере Северной Америки достигло своего максимума 18000 лет назад. Последовавшее позже отступление ледника создало условия для экспансии многих растений на освободившиеся ото льда территории (Bennett, 1986). По-видимому, в этот период популяции лесных деревьев увеличивались экспоненциально, удваиваясь каждые 20-500 лет, а скорость расширения ареала достигала 2 км в год. Подобные глобальные климатические изменения, которые происходили многократно в течение плейстоцена должны были оказать влияние на эволюцию многих современных таксонов (Bennett, 1986).

В самые суровые периоды оледенений древесная растительность не заходила севернее Пиренеев, Альп и Карпат. Вся лесная биота Европы была сосредоточена в локальных рефугиумах в пределах Средиземноморья (Blondel, Aronson, 1995).

В период максимального похолодания последнего оледенения в Вюрме (17-24 тыс. лет назад) на территориях современных Польши, Германии и стран Бенилюкса господствовали перигляциальные тундра и лесотундра, а в Южной Польше, Чехии и Венгрии – перигляциальные леса (разреженные светлохвойные с участием тундровых и луговых ассоциаций) и лесостепи (Симакова, Пузаченко, 2008). Это время максимального развития покровного оледенения, в котором ледниковый щит достигал 49° с. ш., хотя, все же, бóльшая часть Восточной Европы не была им затронута. В результате роста Скандинавского ледникового щита уровень океана понизился на 120 м относительно современного (Мол, 2008). После потепления имевшего место около 11000-13000 лет назад атлантический полярный фронт продвинулся от Британских островов к Иберийскому полуострову, благодаря чему тундровые сообщества распространились на территории современной Франции. Этот короткий Дриасовый период снова сменился потеплением около 10000 лет назад и полярный фронт снова сместился к северу. Тип растительности сходный с современным появился в Европе примерно 6000 лет назад (Hewitt, 1999).

Молекулярные данные подтверждают, что южные европейские полуострова были главными рефугиумами для целого ряда растений и животных во время плейстоценовых оледенений (Hewitt, 1999). Так, в период максимального похолодания последнего оледенения (17-24 тыс. лет назад) в Юго-Восточной Франции сформировались перигляциальные лесостепи, представлявшие собой сочетание участков сосновых лесов и разнотравно-полынных степей, на большей части Иберийского полуострова сложились сообщества хвойно-широколиственных лесов и злаково-разнотравных степей, на севере Апеннинского полуострова – хвойно-широколиственные леса со злаково-полынными и полынно-маревыми степями, на юге Апеннинского полуострова и в юго-западной части Балкан – широколиственные леса с участием клена, дуба и вяза с вечнозелеными элементами и злаково-полынными степями, а в центральной и южной части Балкан – хвойно-широколиственные леса со злаково-полынными степями (Симакова, Пузаченко, 2008).

В этот период, вероятно, имело место усиление континентальности климата, что проявилось в дифференциации растительного покрова на Восточно- и Западно-Европейскую и Средиземноморские флористические провинции. Отмечалась

экспансия арктических и северо-таежных видов на юг и юго-восток до 47° с. ш., при этом, ареалы степных видов расширились на север и северо-запад до 62° с. ш. В максимум поздневалдайского оледенения лесная зона была деструктурирована. Различия между основными типами растительности были сглажены, а существовавшие в то время типы ландшафтов не имеют современных аналогов. Возвышенности, горные системы и речные долины были рефугиумами для лесной растительности (Симакова, Пузаченко, 2008).

В течение четвертичного периода многие роды и виды хвойных сместились к югу из Европейской флоры, а листопадные деревья, по-видимому, сохранялись в периоды оледенений, в частности, в Восточном Средиземноморье (Davis, 1983). Климатическая история четвертичного периода обусловила тот факт, что многие современные лесные сообщества имеют недавнее происхождение и сформировались в последние 5000 лет, а современные ареалы деревьев не могут быть объяснены их реликтовым третичным распространением. В Европе не было лесов на территории между северным ледником и Альпами (van der Hammen et al., 1971). Полынные степи были характерны для Средиземноморского региона. Похожая растительность также была распространена на территории Анатолии и на востоке Иранского плато (van der Hammen et al., 1971).

Периоды оледенений составляли до 90% общего времени четвертичного периода, а на долю интергляциальных периодов приходилось лишь 10%. Каждый инергляциальный период продолжался от 10000 до 15000 лет и начинался и заканчивался внезапными серьезными климатическими изменениями. Именно во время интергляциалов состав лесных сообществ быстро менялся. Каждый гляциальный период продолжался до 100000 лет (Davis, 1983). В частности, период максимальной аридизации приходился на 10000-26000 лет назад, захватывая период максимального распространения оледенения в Северном полушарии (20000 лет назад). Ясно, что при таких интенсивных климатических изменениях менялся как видовой состав сообществ в силу исчезновения тех или иных видов, так и ареалы отдельных видов, переживших эти климатические колебания.

Вероятно, тропическая аридизация была широко распространена в это время. По крайней мере, изучение уровня озер в тропической Африке показало, что наиболее сухим был период 15000-20000 лет назад, когда, этот уровень достигал

своего минимума (Cox, Moore, 1995). Высказываются даже предположения, что бо́льшая часть влажных тропических лесов бассейна Заира могла быть замещена сухими травяными сообществами и саваннами. Как предполагает П.Б. де Менокал (de Menocal, 1995; Fjeldså, Lovett, 1997), чередование влажных и сухих периодов в течение плейстоцена приводило к циклической изоляции лесных рефугиумов и сопутствующей экспансии аридных местообитаний. Результаты морских бурений береговой линии западной части Африканского континента показали большое содержание пыли в полученных образцах и подтвердили колебания климата в сторону его аридизации, начавшуюся около 2.8 миллионов лет назад и связанную с очередным оледенением в Северном полушарии.

В Северной Америке южная граница оледенения, обозначенная поясом тундры располагалась на уровне Нью-Йорка и в Пенсильвании, а вдоль атлантического побережья простирались хвойные леса с *Pinus*, *Picea*, *Abies* и *Larix* (Davis, 1983). Дубы и вязы распространились на северо-восток из рефугиумов, по-видимому, находившихся в долине Миссисипи. Замещение сосны и других бореальных видов листопадными лесами или смешанными листопадными лесами произошло около 16000 лет назад на юге и около 10000 лет назад далее к северу. В частности, в США на хвойных отмечены два вида иссид из рода *Thionia* Stål (см. главу по биологии).

Климатические условия в тропиках в течение последнего ледникового периода были холоднее и суше современных. Площадь тропических лесов уменьшилась, а площадь саванн, наоборот увеличилась, что позволило значительно распространиться животным, связанными с открытыми местообитаниями (Hewitt, 2000), однако, недавние исследования осадочных накоплений амазонских озер, в частности пыльцевые спектры, показали, что тропические дождевые леса Амазонии не подвергались фрагментации с замещением саваннами или лугами в течение последних 40000 лет, хотя и имело место похолодание климата на 5-6 °C (Colinvaux et al., 1996).

В Восточной Африке три высочайшие вершины Килиманджаро, Кения и Рувензори каждая имеет следы 3-5 оледенений датируемых вплоть до 400000 лет назад (Osmaston, Harrison, 2005). Одно из этих оледенений – последнее максимальное оледенение, имевшее место 18000 лет назад, что установлено

радиоуглеродным методом. В Эфиопии три горные вершины имеют следы оледенения и две из них несут следы последнего максимального оледенения. В Северной Африке Атлас и другие горные массивы несут следы оледенения, но в отсутствие датирования, нельзя сказать относятся ли эти следы к последнему оледенению. Также описаны геоморфологические структуры, напоминающие морены в горах Дракенсберг в Южной Африке. Территории современных Сьерра Леоне, Либерии, Берега Слоновой Кости, Ганы, Камеруна, Габона, Восточного Заира, Восточной Танзании и, возможно, центральной части бассейна Конго оставались покрытыми лесом в продолжении гляциальных и интергляциальных (аридных) периодов плейстоцена (Fjeldså, Lovett, 1997).

### 8.2.2 Филогенетико-географо-экологический сценарий

Issidae, возникнув в эоцене в тропиках Юго-Восточной Азии, продвигались во влажные субтропики по тихоокеанскому побережью Восточной Азии вплоть до Берингийского моста, находившегося в эоцене–олигоцене в субтропическом поясе (по В.М. Сеницыну (1965) в этот период январские температуры Берингийского перешейка были положительными) и сыгравшего роль трамплина при расселении группы в Новом Свете. Современные восточнопалеарктические Issini (*Thioniina*), например, *Kodaiianella* Fennah, *Dentatissus* Chen, Zhang et Chang, *Eusarima* Yang, *Sinesarima* Yang и *Neokodaiiana* Yang, распространены по всей Ортурийской области и даже проникают немного севернее (Chen et al., 2014; Gnezdilov, Hayashi, 2015).

Средиземноморский тип климата, с сухим летом и зимним максимумом осадков, характерен для западных секторов континентов, в то время как в восточных секторах доминирует климат муссонного типа. По В.М. Сеницыну (1965) границы атлантического и тихоокеанского влияния на климат Евразии сохраняли свое положение (близкое к современному) в течение мела и позже. Таким образом, средиземноморский тип климата не должен был распространяться на восток дальше Алтая, где и имеет место смена ритма климата.

Ядро трибы Issini (подтриба Issina) связано со средиземноморскими территориями и средиземноморским типом климата и лишь в отдельных случаях (вторично) выходит за эти пределы. Представители этой фауны связаны с субаридными и аридными условиями и, в частности, с кустарниковой

растительностью, хорошо представленной в аридных поясах гор. Вероятно первый контакт крылатых Issini (Thioniina) со средиземноморскими (протосредиземноморскими) условиями мог произойти на территории современного Казахстана – в позднем эоцене – это Казахстанская провинция со средиземноморской ритмикой осадков и с дубово-лавровыми жестколистными лесами, где представлены и кустарники, сформированные анакардиевыми, вересковыми, бобовыми и восковниковыми (Ахметьев, 2004; Попов и др., 2009). Для большинства представителей Issina характерно отсутствие способности к полету, либо наличие рудиментарных крыльев, сомнительно годных для полета – пластинка заднего крыла сужена, лишена кубитальной выемки, аноюгальная лопасть рудиментарна или редуцирована. Таким образом, можно проследить тенденцию к переходу от высоких кустарников к низким и далее на травянистые растения. Именно субтропический характер западнопалеарктических Issini не позволяет предположить для них возможность прохода в палеогене из Юго-Восточной Азии на запад по тропической территории Северной Индии, Афганистана и Ирана.

*Eusarima* Yang – единственный ориентальный род, краем ареала заходящий в Западную Палеарктику. *Eusarima* является одним из самых крупных в семействе и насчитывает 36 видов (Gnezdilov, 2013a; Chen et al., 2014; Гнездилов, 2016b). При этом подавляющее большинство видов (31) описаны с Тайваня (Chan, Yang, 1994; Chen et al., 2014) и относятся к номинативному подроду (еще два вида этого подрода известны из Японии), в то время как другой подрод *Nepalius* Dlabola к настоящему времени включает три вида, указанные из Непала, Северного Пакистана и Ирана (Dlabola, 1997; Gnezdilov, Mozaffarian, 2011; Гнездилов, 2016b). Еще несколько неописанных видов известны мне из Непала. Очаг происхождения этого рода, вероятно, следует искать именно в континентальной части Евразии, возможно в Гималаях, а весь комплекс Тайваньских видов рассматривать в качестве примера бурной островной диверсификации.

Проход примитивных иссид (на кладограмме это, базально дивергирующий, *Chimetopon* Schmidt) в Афротропику из Ориентального региона является важным моментом в истории распространения группы (Гнездилов, 2015с, 2016а). По литературным данным (Gheerbrant, 1990; Lange-Badre, Böhme, 2005; Gheerbrant, Rage, 2006; Попов и др., 2009) в среднем и позднем эоцене в Африку неоднократно

проникали млекопитающие азиатского происхождения – через Иран и Аравийскую сушу, либо через Анатолию, Балканы и Западную Европу. Однако в этот период (вплоть до позднего олигоцена) все еще имелись значительные водные преграды между Центрально-Афганской сушей и Африкой-Аравией (Попов и др., 2009) и более вероятным здесь, как раз, выглядит путь распространения (миграции) из Азии в Африку через Эльбурс-Копетдаг, Анатолию, Балканы, Иберию и Кабилию-Альбоан в Атлас. Таким образом, условно можно определить возможность фаунистических обменов между Азией и Африкой для иссид, как поздний эоцен – миоцен.

Возможность прохода из Азии в Африку в указанный период времени можно проиллюстрировать и рядом других примеров. Так, несколько видов африканских лесных птиц близки к ориентальным видам. В частности, недавно описанный из горных вечнозеленых лесов Танзании монотипический род и вид куропаток, *Xenoperdix udzungwensis* Dinesen, Lehmberg, Svendsen, Hansen et Fjeldså (Phasianidae), является близким родственником представителей рода *Arborophila* Hodgson, распространенных в Ориентальном царстве (Dinesen et al., 1994). Судя по имеющимся наблюдениям, *X. udzungwensis* обычно передвигается пешком по лесной подстилке, убегая при опасности; летает этот вид редко, лишь будучи внезапно встревожены эти птицы перелетают на расстояние не более 10 м. Наверняка, такие виды не совершают длительных перелетов и для их распространения необходимы континентальные мосты. Также некоторые виды древесных растений из горных лесов Восточной Танзании (*Balthasaria schiebenii*, *Ternstormia polypetala* etc.) проявляют сходство с азиатскими видами. Таким образом, некоторые африканские таксоны вполне могут рассматриваться в качестве реликтов, проникших в миоцене из Азии в Африку (Dinesen et al., 1994). Ярким примером реликтов является фауна гиппариона, которая была широко распространена в Евразии в миоцене (Мекаев, 1987). Вероятно, на рубеже миоцена и плиоцена в Африку проник и род *Rhinogaster* Fennah из семейства Caliscelidae – два из трех видов этого рода распространены в Индии, а один эндемичный вид – *Rh. stilleri* Gnezdilov обнаружен в Южной Африке (Гнездилов, 2011).

Проведенные исследования африканской орнитофауны (Fjeldså, Lovett, 1997) показали, что филогенетические реликты среди птиц демонстрируют достаточно

унифицированный вариант распространения в Гвинейско-Либерийской, Ганской, Камеруно-Габонской и Восточноконголезкой низменностях, с незначительным числом видов в западной части бассейна Конго. Виды недавней радиации сосредоточены вдоль горных массивов Альбертина, Танганьики, Ньяса и Кенийской возвышенности. «Молодые виды» заметно представлены в дельте Нигера, они также доминируют в горах и в некоторых точках на периферии крупных массивов дождевых лесов. Кроме того «молодые виды» доминируют в восточноафриканских горных лесах. Похожая картина имеется и по растениям (Friis, 1992; Fjeldså, Lovett, 1997), где сосредоточения филогенетических реликтов приурочены к дождевым лесам Камеруна, Габона, юго-западной части Конголезских лесов и Восточной горной гряды в Танзании.

Как было отмечено мной ранее (Гнездилов, 2013а) афротропическая фауна иссид крайне бедна (всего 20 видов из 6 родов) (см. главу по хорологии), однако, и на этом материале можно сделать предварительные выводы. В частности, виды с развитыми трехлопастными задними крыльями (*Ikonza*, *Chimetopon* – *Thioniina*) представлены в Западной Африке и, если говорить об Экваториальной Западной Африке, где отмечены также, указанные выше, филогенетические реликты среди птиц (Fjeldså, Lovett, 1997), то среди иссид, кроме *Chimetopon camerunensis* Schmidt, известного из Камеруна, Габона и Центральноафриканской Республики, мне известны еще два неописанных монотипических рода из дождевых лесов Республики Конго и из горных районов Камеруна – оба эти вида также обладают развитыми задними крыльями. Другие афротропические таксоны (*Hemisobium* Schmidt, *Kivupterum* Dlabola, *Kovacsiana* Synave, *Katonella* Schmidt) большей частью связаны с горными и саванновыми биотопами Восточной Африки, за исключением, лишь *Kivupterum kivuense* (Synave), который был отмечен в Судане во «влажных лесных биотопах» (Linnavuogi, 1973). Виды, отмеченные на границе Конго, Уганды и Руанды (Рутшур, Рувензори) (Synave, 1957a, 1957b, 1963) связаны с горными сообществами, где лесные массивы перемежаются с ландшафтами саваннового типа и, по-видимому, не являются обитателями сомкнутых дождевых лесов. То есть, можно согласиться и с тем положением, выдвинутым на основе изучения афротропической орнитофауны выше, что условно «молодые таксоны»

афротропических иссид сосредоточены в восточноафриканских горных лесных и саванновых сообществах, а радиация их предковых групп приурочена к миоцену.

Приведенные здесь аналогии с одной стороны позволяют говорить о, своего рода, паттернах распространения реликтовых и, сравнительно недавно дивергировавших, групп вне зависимости от их таксономического положения, с другой же стороны, это вовсе не означает, что современный ареал того или иного таксона целиком описывает его историю.

Исходя из предположения, что семейство Issidae возникло на территории современного Ориентального царства, можно сказать с достаточной долей уверенности, что первоначально иссиды были обитателями лесных сообществ. В частности, современные ориентальные представители трибы Issini (Thioniina) связаны с кронами деревьев и подлеском (см. главу по биологии). Целый ряд западнопалеарктических видов из родов *Issus* Spinola, *Latissus* Dlabola, *Mycterodus* Spinola и других также связан с древесными и кустарниковыми растениями, при этом часто встречаясь и на опушках. Вероятно, именно с переходом иссид от обитания в сомкнутых лесных сообществах к обитанию в сообществах разреженного типа (редколесья, полупустыни) связана постепенная утрата заднего крыла. Подавляющее большинство тропических лесных видов обладают развитыми трехлопастными задними крыльями (Issini, Thioniina), то же характерно и для ископаемых представителей. В рамках западнопалеарктической и афротропической фаун развитое заднее крыло (трех или двухлопастное) характерно, в первую очередь, для видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью. Так, типовая местность *Ikonza angolensis* Gnezdilov принадлежит к группе «тропических и субэкваториальных аридных и семиаридных (саванновых, редколесных и сезонновлажных лесных)» ландшафтов (Исаченко, Шляпников, 1989), где этот вид собран на *Haplocoelum foliolosum* (Hiern) Bullock (*Sapindaceae*) – дерево или кустарник, встречающийся как на открытых пространствах травяных сообществ, так и в лесах. *Eusarima iranica* Gnezdilov et Mozaffarian обнаружен на бересклете. Виды родов *Issus* Spinola и *Latissus* Dlabola имеют двухлопастные крылья и связаны с древесными и кустарниковыми растениями (дубами, лавром, оливой, кленом, вязом, грабом, лещиной и другими). Роды с однолопастными задними крыльями встречаются на древесных растениях (дуб, миндаль, фисташка) – *Iranodus* Dlabola и

*Zopherisca* Emeljanov и кустарниковых растениях, в частности, на солянках – *Brachyprosopa* Kusnezov, *Lindbergatium* Dlabola. Виды родов *Latilica* Emeljanov и *Mycterodus* (подрод *Comporodus*), обладающие однолопастными задними крыльями, встречаются как на древесных (дуб, олива, сосна, ладанник, мирт, лещина, шиповник), так и на травянистых растениях (бузина, папоротник, крапива). Причем, *Mycterodus* (*Comporodus*) демонстрирует переход на разные жизненные формы растений в течение онтогенеза – перезимовавшие личинки держатся на всходах травянистых растений среди лугового разнотравья, а имаго переходят на древесные растения (дерен, ясень) (Каримова, 2009).

Исходя из выше изложенной общей схемы прогрессивной эволюции группы, можно сказать, что примитивные таксоны скорее будут связаны с древесной растительностью, а продвинутые – с кустарниками и травянистой растительностью. Схема перехода с древесных растений на травянистые хорошо иллюстрируется современными родами, например, *Latilica* и *Mycterodus*, представители которых обитают, как на деревьях, так и на травах. Собственно же переход к обитанию на другой жизненной форме растений (травы) мог совершиться только со времени широкого распространения опушечных лугово-лесных сообществ, поскольку в сомкнутых тропических лесах травяной ярус часто слабо выражен, а упавшие деревья вскоре замещаются новым подростом без формирования постоянных открытых полей. То есть аридизация климата послужила причиной распространения открытых сообществ разреженных лесов и соответственно предоставила возможность иссидам перейти к обитанию на травянистых растениях. Также, в частности, основные этапы эволюции африканских гоминид и других африканских позвоночных связаны с переходом к более аридным условиям на открытых пространствах травяных биомов. Эти этапы связывают с 2.8, 1.7 и 1.0 миллионами лет назад, что также свидетельствует в пользу инициирования некоторых плиоценовых и плио-плейстоценовых актов видообразования именно климатическими изменениями (de Menocal, 1995).

### 8.2.2.1 Анализ кладограммы

**Группа родов *Issus*** – это самая базальная группа в монофилетическом кластере *Issina* Западной Палеарктики (Рисунки 7.9 и 8.1), представленная двумя

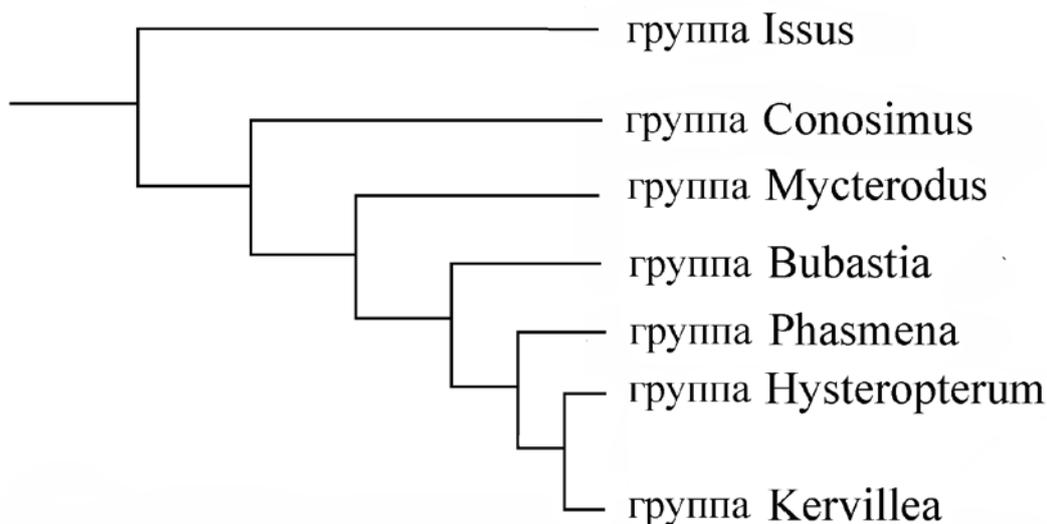


Рисунок 8.1 – Упрощенная кладограмма по материалам морфологической филогении.

родами – *Issus* Fabricius, с общесредиземноморским ареалом, и латинско-эгейским монотипиком *Latissus Dlabola*. Эта группа, вероятно, возникла еще в середине эоцена в Казахстанской провинции с сухим более теплым летом и влажной более холодной зимой, где сформировались сообщества дубово-лавровых жестколистных лесов с кустарниками из анакардиевых, вересковых, бобовых и восковниковых; в прибрежной зоне были представлены кустарниковые ассоциации из вересковых, бобовых и галофитов (Ахметьев, 2004; Попов и др., 2009). Эта первоначально субтропическая группа в дальнейшем расселилась до Атлантического побережья, колонизировав Канарские острова и Мадейру, а в послеледниковое время ее отдельные виды освоили и лесные сообщества умеренных широт Северной Европы (Рисунок 8.2).

Для *Issus* – одного из крупнейших западнопалеарктических родов, совершенно очевидно существование мощного вторичного центра видообразования на Канарских островах (16 видов). Ввиду того, что узко эндемичный характер распространения целого ряда видов носит весьма условный характер, поскольку статус этих видов (названий) не определен окончательно, в частности, два вида с Кипра описаны по самкам (Melichar, 1906), в анализе закономерностей распространения имеет смысл опираться в первую очередь на ареалы безусловно самостоятельных видов, включая два широко распространенных вида – *I. coleoptratus* и *I. muscaeformis*. Так, на Балканах отмечены 5 видов, при этом один из них встречается также на Кавказе,

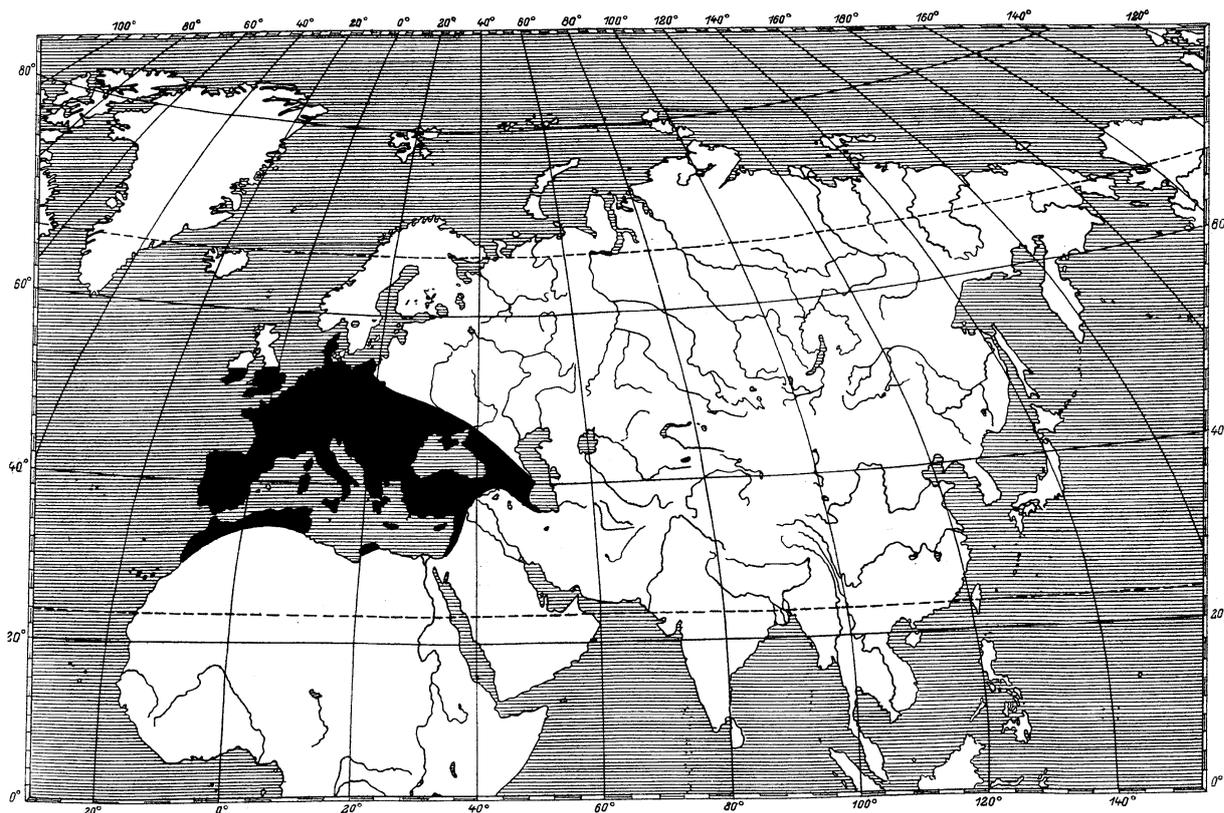


Рисунок 8.2 – Ареал группы родов *Issus*.

по три вида известны из средиземноморской Северо-Западной Африки и с Иберийского полуострова и один вид описан с Ближнего Востока (см. главу по хорологии). К этому стоит добавить, что мне известен материал по еще одному виду (*Issus* sp.) из Ливии (полуостров Барка). Таким образом, есть основания полагать, что первичный центр диверсификации рода находился в эоценовом Восточном Средиземноморье, то есть в Казахстанской провинции, с последующим распространением видов из этого центра по Средиземноморской Северной Африке вплоть до Канарских островов и Иберийского полуострова. Однако в эоцене Средиземноморская Северная Африка еще была покрыта тропическими лесами (Попов и др., 2009). Другой путь распространения из этого центра видообразования мог пролегать по островам Южной Европы в западном направлении, где уже в олигоцене была представлена средиземноморская биота. Эта возможность демонстрируется на примере *I. frontalis* и *I. lauri*, современные ареалы которых простираются от Балкан до Италии.

Исходя из того, что общий предок *Issus* и *Latissus*, по-видимому, имел киль в основании фаллобазы, поскольку монотипический *Latissus* и значительная часть видов *Issus* обладают этим килем. В самом роде *Issus* имеется группа видов с сильным килем, к ней относятся латинско-эгейский *I. lauri*, *I. sp* из Ливии, западно-среднеевропейско-латинский *I. frontalis* Fieber и эгейско-евксинско-гирканский *I. prospisili*. К ней примыкает группа, в которой наблюдается постепенное ослабление кия фаллобазы, в составе западно-среднеевропейско-латинско-эгейского *I. muscaeformis*, атласско-бетийских *I. kabylicus* и *I. afroauri*, лузитанского *I. climacus* и ряда канарских эндемиков (*I. paladitus*, *I. distinguendus*, *I. gratehigo* etc.) И, наконец, у западно-среднеевропейско-иберийско-латинско-эгейского *I. coleoptratus*, левантийского *I. abdunouri*, мадейрского *I. maderensis* и ряда канарских эндемиков (*I. canariensis*, *I. cagola*, *I. capari* etc.) кия нет вовсе. Таким образом, принимая во внимание, что *Latissus dilatatus* (Fourcroy) (латинско-эгейский вид), как и виды *Issus* с сильным килем, тяготеют в своем распространении к Восточному и Центральному Средиземноморью, намечается отчетливый вектор ослабления этого кия в ряду таксонов «с востока на запад».

Принимая во внимание другие признаки строения фаллобазы, кроме медиального кия, все виды рода *Issus* можно разделить на две группы – *I. coleoptratus* и *I. canariensis* (см. главу по филогении).

Группа *I. coleoptratus* – наиболее многочисленная и, вероятно, более примитивная, она явно восточносредиземноморского происхождения, но ее члены отмечены и на всех островах Канарского архипелага.

Группа *I. canariensis*, наверняка, имеет Иберийское происхождение, поскольку *I. climacus* обитает в Португалии. Виды из этой группы есть на Мадейре и на западных и центральных островах Канарского архипелага (Гран Канария, Тенерифе, Ла Гомера, Эль Иерро и Ла Пальма). Эта группа может считаться продвинутой по сравнению с предыдущей.

Анализ фауны Канарских островов показывает, что на ближайших к материку плоских и сухих островах Лансароте и Фуертевентура, которые принадлежат к Сетийской пустынной области, известны два вида иссид – на Фуертевентуре – это *Agalmatium bilobum* (Fieber) (вероятно, заносный) и эндемичный *Issus distinguendus* Lindberg, а на Лансароте – только *I. distinguendus*. При этом *A. bilobum* обнаружен

также на Тенерифе (Gnezdilov et al., 2004). Другие пять островов принадлежат к Гесперийской области и обладают эндемичными видами рода *Issus* (Remane, 1985), а именно, с Тенерифе и Ла Пальма описано по пять видов, с Иерро – четыре, с Гран Канария – три и с Ла Гомера – два. Однако целиком эндемичной фауной рода *Issus* обладает лишь самый удаленный остров – Ла Пальма, другие острова имеют один или два общих вида. Так, *I. gratehigo* Remane отмечен на четырех островах (Гран Канария, Тенерифе, Ла Гомера и Иерро), а *I. cagola* Remane указан с Ла Гомера и Эль Иерро. Безусловно, здесь стоит оговориться, что Р. Ремане (Remane, 1985), описавший большую часть эндемиков, признавал их крайне слабые морфологические различия и, как он сам выражался, описывает их «на будущее». Другими словами мы можем их трактовать и как островные формы *I. coleopratus* и *I. climacus*, но от этого не меняется суть существования разных форм на разных островах, а значит и микроэволюционных процессов, приведших к их обособлению.

Распределение видов по островам выгладит следующим образом:

Гран Канария: *I. cagracala* Remane, *I. gracalama* Remane, *I. gratehigo* Remane.

Тенерифе: *I. bimaculatus* Melichar, *I. canalaurisi* Sergel, *I. canariensis* Melichar, *I. gratehigo* Remane, *I. rarus* Lindberg.

Ла Гомера: *I. cagola* Remane, *I. gratehigo* Remane.

Иерро: *I. cagola* Remane, *I. cahipi* Remane, *I. gratehigo* Remane, *I. hidipus* Remane.

Ла Пальма: *I. capala* Remane, *I. capari* Remane, *I. padipus* Remane, *I. paladitus* Remane, *I. palama* Remane.

Существует, по крайней мере, две точки зрения на происхождение Канарских островов. Одна из них поддерживает существование в прошлом сухопутных связей между островами и побережьем Африки. В частности, предполагалось, что ближайшие к африканскому побережью острова Лансароте и Фуэртевентура имеют континентальное происхождение, представляя собой микроплиты (микроконтиненты), отколовшиеся от африканской плиты, или, по крайней мере, были связаны сухопутными мостами с Африкой (Монин, 1977; Rothe, 1974). Так, П. Роте (Rothe, 1974) в качестве доказательств этой гипотезы приводит сведения о находках в верхнем миоцене Лансароте яиц двух видов бескилевых птиц (Palaeognathae), один из которых сходен с мадагаскарским эпиорнисом (род

*Aepyornis* Geoffroy Saint-Hilaire), а другой с африканским страусом (род *Struthio* L.). В одном горизонте с яйцами птиц была обнаружена и скорлупа яиц сухопутных черепах. Кроме того похожая скорлупа яиц сухопутных черепах была найдена и на Тенерифе (Rothe, 1974). Сам Роте, однако, замечает, что черепахи могли достигнуть островов и на «растительных плотках», в то время как для нелетающих птиц этот вариант невозможен. Действительно, хорошо известны примеры обитания крупных сухопутных черепах (эндемичных видов) на отдаленных океанических островах, никогда не имевших сухопутных связей с континентами. Таковы, например, Галапагосские, Сейшельские и Маскаренские черепахи. Касательно упомянутых находок яиц нелетающих птиц на Канарских островах следует отметить, что уже Р. Кэрролл (1993) в своей капитальной работе по палеонтологии и эволюции позвоночных не упоминает об указаниях каких либо бескилевых с Канарских островов и четко указывает, что, например, ископаемые находки эпиорнисов вне Мадагаскара отсутствуют. Таким образом, в последнее время гипотеза континентального происхождения островов пользуется все меньшим успехом из-за отсутствия на островах осадочных пород, несхожести геологических пород островов и континентальной Африки и существованием впадин морского дна между отдаленными островами глубиной до 3000 метров, а между ближайшими к континенту Лансароте и Фуэртевентура – около 1000 метров (Rothe, 1974; Геология Канарских островов, 2007).

Другая точка зрения предполагает возникновение островов с позиции теории «горячих точек», объясняющей их разный возраст (Fernandez-Palacios et al., 2011). Наиболее древними островами являются восточные (Лансароте и Фуэртевентура – 15-23 млн. лет), а наиболее молодыми – западные (Иерро и Ла Пальма – 1-3.5 млн. лет). Возраст Гран Канария датируется 15 млн., Тенерифе – 12 млн., Ла Гомера – 10-12 млн. (Fernandez-Palacios et al., 2011; Происхождение Канарских островов и их вулканы, 2016).

Р. Ремане (Remane, 1985) в своей капитальной работе по канарским иссусам утверждал монофилию канарско-мадейрской группы видов, однако, как следует из выше приведенного анализа, Канары заселены двумя группами видов рода *Issus*, имеющими разные «континентальные корни». По-видимому, колонизация Канарских островов происходила независимо представителями этих групп видов и,

возможно, не однократно, если брать в расчет разный возраст островов, при этом, один из самых молодых островов – Ла Пальма обладает полностью эндемичной фауной этих двух групп видов. В частности, можно предположить, что представители группы видов *I. coleoptratus* могли колонизировать Северо-Западную Африку из восточномедиземноморской Африки и уже оттуда проникнуть на Канары, а группа видов *I. canariensis* могла сформироваться на Иберийском полуострове и оттуда распространиться на Канары и Мадейру. Так или иначе, канарские виды рода следует расценивать, как продукт недавней островной радиации, что противоречит точке зрения Р. Сергеля (Sergel, 1986a, 1986d), настаивавшего на примитивности видов с Канарских островов.

В качестве другого примера расселения короткокрылых видов следует указать и на характер фауны подсемейства *Orgeriinae* семейства *Dictyopharidae* на островах, которые отличаются абсолютной бескрылостью. А.Ф. Емельянов (Emeljanov, 2002) приводит для Канарских островов два вида эндемичного рода *Tilimontia* Emeljanov – *T. insularis* (Melichar) с Гран Канария и *T. canariensis* (Lindberg), который представлен на островах Ла Пальма, Ла Гомера, Эль Иерро и Тенерифе 4 подвидами соответственно. При этом род *Tilimontia* в пределах подсемейства *Orgeriinae* относится к примитивной части продвинутой трибы *Almanini* Kusnezov (Емельянов, 1980).

Канарские о-ва находятся в 100 км от Марокко. Наиболее логичным кажется предположить возможность преодоления водных преград видами рода *Issus*. Инвазии с материка могли осуществляться как с воздушными потоками, в частности, постоянные ветры-пассаты дуют в сторону Канарских островов с северо-востока (Физико-географический атлас мира, 1964), так и на «растительных плотках». В частности, субмакроптерный род *Cyphopterum* Melichar из семейства *Flatidae* также представлен рядом видов на Канарских островах и на Мадейре и кроме того проникает на Азорские острова (Lindberg, 1954). Здесь нужно подчеркнуть, что виды *Cyphopterum* обладают более развитыми задними крыльями, но их передние крылья также имеют колеоптероидный вид. В случае цифоптерума весьма вероятно именно распространение с воздушными потоками на острова. В случае же *Tilimontia* Emeljanov (*Dictyopharidae*) распространение по воздуху более проблематично. Не исключено, что виды, попавшие на острова, могли иметь более развитые задние

крылья, чем в настоящее время. Ярким и более сильным примером из другой группы является феномен появления летающих форм у амброзиевого листоеда (*Zygogramma suturalis* (Fabricius)) – вида, который в норме не только не обладает способностью к полету, но и не имеет склеротизованных структур в аксиллярном аппарате, обеспечивающих полет (Ковалев, 1994). Что касается *Agalmatium bilobum*, то его присутствие на двух островах Канарского архипелага, наверняка, связано с деятельностью человека. Другого варианта заселения Мадейры – вулканического острова, находящегося в 1000 км от Иберийского полуострова, как инвазии посредством переноса с воздушными потоками или завоза в историческое время, нельзя и предложить. Однако если принять завоз *I. maderensis* на Мадейру, то этот вид должен быть обнаружен также и на континенте – таких данных пока нет.

Северная граница распространения семейства Issidae в Европе определяется современными природными условиями, сложившимися после ледниковых событий плейстоцена, и даже более точно его максимумом в Вюрме. В Северную Европу проникают лишь два вида рода *Issus* (*I. coleopratus* (Fabricius) и *I. muscaeformis* (Schrank)), вероятно, уже в постледниковое время. Например, в Великобританию оба вида могли проникнуть около 13000 лет назад, причем, инвазия могла быть с Балкан, по аналогии с нелетающим видом *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera, Acrididae), для которого этот путь инвазии был доказан молекулярно-генетическими методами (Hewitt, 1999). Распространение многих видов в интергляциальные периоды в Северную Европу шло с Балканского (в частности территория современной Греции), Апенинского и Иберийского полуостровов, которые рассматриваются в качестве крупнейших ледниковых рефугиумов Европы (Hewitt, 1999, 2000; Hertach et al., 2015). Именно в этот период в соответствии с пыльцевым анализом существовала возможность распространения сосны, дуба, вяза и ольхи из южных рефугиумов к атлантическому побережью и в Британию. Ископаемые остатки жесткокрылых показывают, что виды с современными средиземноморскими ареалами достигли Британских островов также в это время (Hewitt, 1999). Для *Issus* существовала также возможность послеледниковой колонизации Западной и Северной Европы и с Иберийского полуострова через территорию современной Франции.

Кроме рассмотренной выше, базально дивергирующей группы *Issus*, на кладограмме (по морфологическим данным) (Рисунок 7.9) выявляется монотипическая группа *Conosimus* и пять крупных родовых группировок – группа родов *Mycterodus*, группа родов *Bubastia* (плюс *Anatolodus-Libanissum* и *Granum*), группа родов *Phasmena* (плюс *Scorlupaster*), группа родов *Hysteropterum* и группа родов *Kervillea*.

Рассмотрение общих ареалов этих родовых группировок, представляющих собой филетические ветви изучаемой фауны, дает представление об этапах эволюции *Issina* и соответственно последовательного расселения в пределах Средиземноморья и прилежащих территорий. Сравнение ареалов этих групп говорит о том, что именно регион Восточного Средиземноморья следует признать наиболее древним центром видообразования *Issidae* в пределах современного Средиземноморья. Этот регион мог послужить донором при формировании фаун Кавказа и Причерноморья с одной стороны и фауны средиземноморской Северной Африки и опосредованно Западного Средиземноморья (Иберийского полуострова) с другой стороны. При этом фауна тропической Африки имеет и более древние корни, наверняка, берущие начало от ориентальных таксонов, что подтверждается наличием там таких реликтов, как *Chimetopon* и *Ikonza* (*Thioniina*), однако, не имеет прямого отношения к ветви *Issina*.

**Группа родов *Conosimus*.** Сестринская пара *Conosimus-Granum* на кладограмме не представляет собой естественного образования – род *Granum* Gnezdilov рассматривается вместе с группой родов *Bubastia* (см. главу по филогении). Таким образом, здесь я остановлюсь лишь на роде *Conosimus*. Положение этого рода в ряду таксонов *Issina* не удастся определить четко, в виду чего я принимаю в качестве рабочей гипотезы его базальное положение на кладограмме, полученной на основе морфологических признаков.

В олиготипическом роде *Conosimus* Mulsant et Rey преобладают виды с иберийскими и атласско-бетийскими ареалами (см. главу по хорологии) (Рисунок 8.3). Два вида известны только из Северо-Западной Африки, два вида являются иберийскими эндемиками, и, наконец, еще два вида проникают в Латинскую провинцию, при этом, один из них отмечен также на Иберийском полуострове. Таким образом, мы имеем центр видообразования в средиземноморской Северо-

Западной Африке и на Иберийском полуострове, с колонизацией Центрального Средиземноморья (острова Корсика, Сардиния, Мальфа и Галита). Спектр экологических предпочтений этого рода весьма широк – от ассоциаций прибрежных галофитов и гарриги до горных сообществ с *Echinopartum boissieri* (бобовые). Можно предположить, что этот род, дивергировав в основании Issina, распространялся с олигоцена по средиземноморским сообществам вплоть до побережья Атлантического океана.

Три вида *Conosimus* представлены на островах Средиземного моря (Корсика, Сардиния, Мальфа, Галита, Мальорка и Ивиса). При этом *C. coelatus* Mulsant et Rey, отмеченный на Корсике, Сардинии и Балеарских островах (Мальорка, Ивиса), распространен также в Южной Франции и Испании, а два других вида *C. malfanus* Dlabola и *C. violantis* Ferrari, хотя и известны пока только с островов Мальфа (вблизи Сицилии) и Галита (вблизи Туниса), вероятно, могут быть обнаружены в будущем и на континенте. На мой взгляд, отсутствие эндемиков на Корсике, Сардинии и Балеарских островах говорит о недавнем проникновении рода на эти территории.

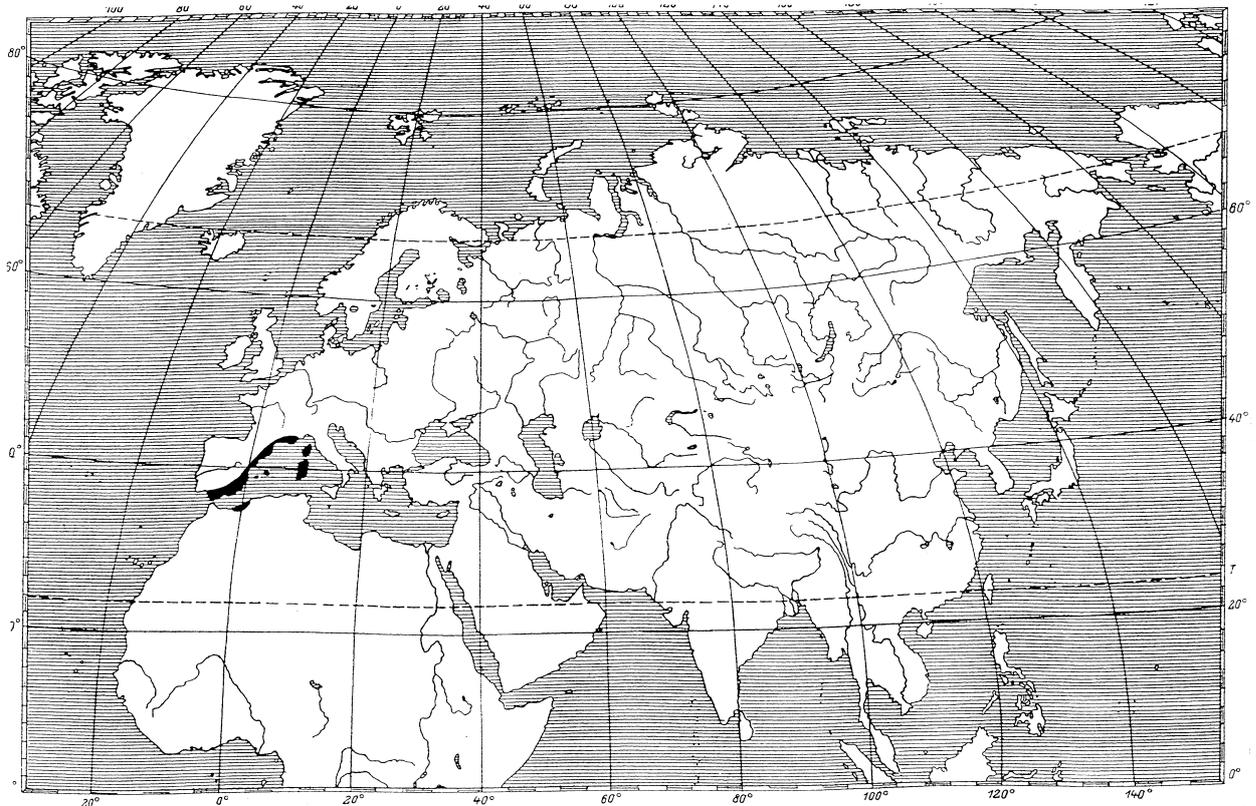


Рисунок 8.3 – Ареал *Conosimus*.

Альпы, Апеннины (Калабрия), Атлас, Корсика, Иберия (Иберийский полуостров, Балеарские острова, горы Риф), Сардиния и Сицилия развивались как отдельные домены в геологической эволюции с позднего мела (Jong de, 1998). Иберия была частью Африканской плиты с позднего мела (84 млн. лет назад) до позднего эоцена (42 млн. лет назад). В это время граница между африканской и евразийской плитами проходила в районе Бискайского залива. В период с позднего эоцена до раннего миоцена Иберия существовала в виде обособленной плиты и присоединилась к южной Франции, что привело к деформации в Пиренеях и Провансе. Со среднего олигоцена деформация Пиренеев ослабевала и прекратилась в течение миоцена. Граница африканской и евразийской плит сместилась к современной Азорско-Гибралтарской зоне. Позднеэоценовая коллизия Евразии с Апулией, которая обычно рассматривается как выступ африканской плиты, инициировала деформацию Западных и Корсиканских Альп. Сближение Африки с Евразией вылилось в образование альпийской системы в позднем олигоцене, которая в Западном Средиземноморье простиралась от Альп через Северо-Восточную Корсику, Пелоритан-Калабрийский массив современной южной Италии и Северо-Восточной Сицилии, Кабилии и Бетийскую Кордильеру Южной Иберии. В это время Корсика, Сардиния и Балеарские острова находились вблизи Франции и Испании, когда еще не образовался Лионский залив. Позднеолигоценовая альпийская система была отделена от северной Африки к востоку и к югу океаном в 300 км шириной. Этот барьер постепенно исчез во время сближения Африки и Евразии в миоцене.

По Ф. Штейнингеру с соавторами (Steininger et al., 1985) последний раз Сардиния и Балеарские острова имели контакт с континентальной Европой в миоцене (до позднего миоцена) в результате аквитанской регрессии. Примерно 11-12 миллионов лет назад Корсика и Сардиния изолировались от Южной Европы и начал формироваться Тирренский бассейн, однако, в мессинский период снова образовывались сухопутные смычки (Hsü, 1972). Так, по малакологическим данным Р. Сачи (Sacchi, 1955, 1956, 1958), касательно семейства Pomatiasidae, в мессинский период существовала прекрасная возможность для миграций из-за практически полного исчезновения Средиземного моря и его редукции до разрозненных озер (Hsü, 1972; Монин, Шишков, 1979; Steininger et al., 1985). Анализ эвапоритов, полученных в результате бурения, говорит о том, что осушение и заполнение

Средиземноморского бассейна могло происходить не однократно в течение миллиона лет (Монин, Шишков, 1979). В это время различные виды сухопутных моллюсков (из родов *Leonia* Gray, *Pomatias* Studer и *Tudorella* Fischer) могли мигрировать из Испании или Франции на Сардинию, Корсику или в Северную Африку (Giusti, Manganelli, 1984). Более того Гибралтарский пролив не существовал и Бетийский массив в Испании входил в состав одной горной системы вместе с Марокканским хребтом (Giusti, Manganelli, 1984). Имелась также возможность для миграций с Балкан в Берберию через Южную Италию и Сицилию по транссредиземноморским сухопутным мостам.

Таким образом, распространение *Conosimus* по средиземноморским островам с большей уверенностью можно считать следствием понижения уровня моря в позднем миоцене (для эндемиков) или во время оледенений четвертичного периода (для неэндемичных видов) и соответственно с появлением сухопутных мостов, таких как Сардо-Корсо-Тосканский мост (Azzaroli, Guazzone, 1980; Azzaroli, 1983; Esu, Kotzakis, 1983), а не связывать со сближением Корсики, Сардинии и Балеарских островов с Иберией в позднем олигоцене. Это не в последнюю очередь обусловлено и тем, что все виды этого рода характеризуются рудиментарными задними крыльями и не могут преодолевать широкие водные пространства.

**Группа родов *Mycterodus*** объединяет 7 родов: *Mycterodus* Spinola, *Acrestia* Dlabola, *Thalassana* Gnezdilov, *Alloscelis* Kusnezov, *Tshurtshurnella* Kusnezov, *Montissus* Gnezdilov, *Zopherisca* Emeljanov. Эта группа, наряду с группой *Issus*, одной из первых освоила средиземноморские гемиксерофильные ландшафты, выйдя из опушек мезофитных субтропических лесов Восточной Палеарктики на грани эоцена и олигоцена в Казахстанской провинции, как продукт дальнейшей эволюции *Issus*. Ныне ареал этой группы охватывает Восточное и Центральное Средиземноморье, Среднюю Европу, Причерноморье и Закавказье (Рисунок 8.4).

Важным здесь является то, что представители этой группы не идут на запад дальше Аппенин, то есть ядро группы находится в Восточном Средиземноморье. Вероятно, эта группа родов возникла в олигоцене при заселении восточной части Южно-Европейской провинции (Ахметьев, 2004; Попов и др., 2009), а ее диверсификация связана с последующим продвижением на запад по цепи островов Южно-Европейского архипелага с освоением субсредиземноморских и степных

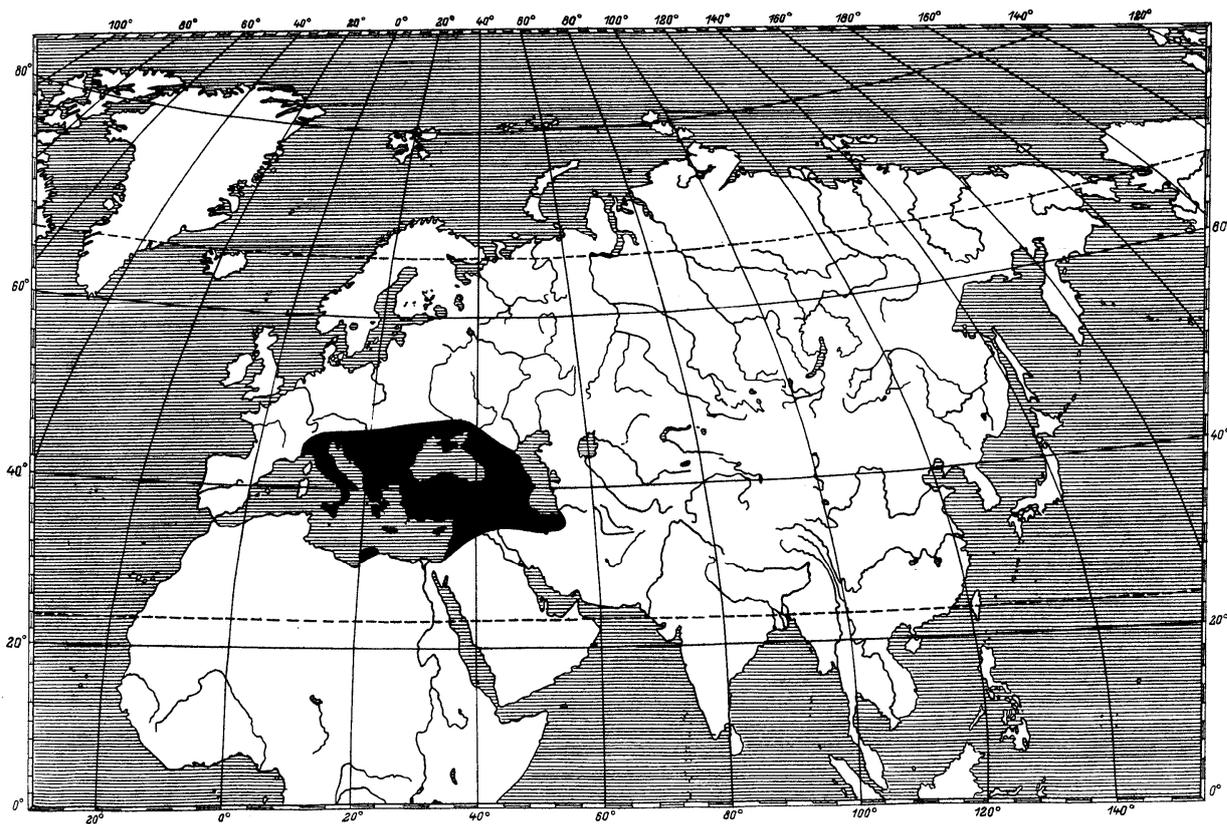


Рисунок 8.4 – Ареал группы родов *Mycterodus*.

сообществ Причерноморья и Предкавказья и нарождавшихся горных стадий Большого Кавказа (средний миоцен) с переходом в мезофитные лесные сообщества и выходом ряда видов на севере за пределы субтропиков. В пределах этой группы имеется две подгруппы – *Acrestia–Thalassana* и *Alloscelis–Tshurtshurnella–Montissus–Zopherisca–Mycterodus*.

Подгруппа *Acrestia–Thalassana* преимущественно эгейская, с заходом в Левант и на полуостров Барка в Ливии. Представители этой подгруппы встречаются на кустарничках и травянистых растениях, например, на астрагалах, и в сообществах маквиса. Особый интерес представляет распространение двух видов рода *Acrestia* по островам Эгейского моря, в частности, присутствие на Крите, вида отмеченного также в континентальной Греции (*A. (Acrestia) suturalis* (Fieber)), и присутствие на Самосе и Родосе, вида отмеченного также в Юго-Западной Турции (*A. (Capititudes) jatagana* (Dlabola)). По Й.Е. Мейленкампу (Meulenkamp, 1985) Крит стал частью так называемого южно-эгейского блока, сместившись к северу от своего нынешнего положения, в раннем миоцене. Однако уже в среднем миоцене эта южно-эгейская суша начала распадаться, а собственно образование современного Эгейского моря

произошло в раннем плиоцене. Родос продолжал сохранять связь с Передней Азией до позднего плиоцена и окончательно обособился как остров только в раннем плейстоцене. Таким образом, мы снова имеем сравнительно недавнее, вероятно, плиоцен-плейстоценовое, время заселения эгейских островов этими видами.

Этот же сценарий следует рассматривать в качестве основного и для островных видов рода *Mufterodus* (из другой подгруппы) и, в частности, подрода *Semirodus* Dlabola, где имеется целый ряд островных эндемиков – *M. (S.) hioles* (Лесбос, Хиос), *M. (S.) idomeneus* Dlabola (Крит), *M. (S.) ikarus* (Икарция), *M. (S.) johannesii* (Скиатос, Порос, Гекчеада) (Gnezdilov, Drosopoulos, 2005).

Подрод собственно *Mufterodus* Spinola имеет два крупных центра видового разнообразия – в Анатолии (11 видов) и в Иране (11 видов). Менее значимые центры находятся на Кавказе (5 видов) и в Причерноморье (5 видов). Подрод практически отсутствует на Балканах – единичные виды в континентальной Греции, Сербии и Болгарии (горы Голо-Бардо). В целом среди видов преобладают эгейские и гирканские ареалы (см. главу по хорологии). Таким образом, распространение рода шло из Малой Азии на Балканы, включая острова Эгейского моря, и в Центральную Европу. Доказательством этого направления служит близкое родство видов из Северо-Западной Анатолии, Италии и Сербии, формирующих особую группу видов в пределах подрода (*M. arpadii* Dlabola, *M. horvathi* Dlabola, *M. osellai* Dlabola, *M. izmiticus* Dlabola, *M. etruscus* Dlabola, *M. orthocephalus* Ferrari, *M. serbicus* Dlabola) с одной стороны (см. главу по филогении), а с другой стороны, также близкое родство анатолийских и анатолийско-балканских видов (*M. hamatus* Dlabola, *M. balikisiricus* Dlabola и *M. drosopouloii* Dlabola) (Gnezdilov, 2015d). Существование на Крите двух близкородственных видов (*M. lapaceki* Dlabola и *M. wittmeri* Dlabola) отличающихся, как от всех других видов рода *Mufterodus*, так и от всех западнопалеарктических видов иссид, раздвоенными вентральными крючками эдеагуса говорит в пользу длительной изоляции и соответственно раннего проникновения подрода на этот остров, возможно, еще в миоцене.

На Кавказ шло проникновение, вероятно, с конца миоцена, как из Передней Азии, так и из Ирана. В этот же период времени или позже подрод прошел в Причерноморье, наверняка, через Балканы и Центральную Европу – об этом говорит морфологическая близость причерноморских эндемиков (*M. intricatus* Stål, *M.*

*rostratulus* Emeljanov, *M. carpathicus* Logvinenko) к европейскому виду (*M. orthocephalus* Ferrari) (Логвиненко, 1974). Подрод *Mufterodus* s. str. не идет на Ближний Восток.

В подроде *Aegaeum* Gnezdilov центр видового разнообразия находится в Передней Азии, поскольку 6 из 8 видов подрода встречаются в Анатолии, с преобладанием левантийских ареалов. Один вид (*M. (Ae.) phoenicicus* Gnezdilov) проникает в Ливан (Гнездилов, 2008), являясь самым южным видом на Ближнем Востоке в роде *Mufterodus*. Другой подрод – *Semirodus* Dlabola – практически балканский (и даже уже – греческий) эндемик. Этот подрод особенно замечателен своим распространением на островах Эгейского моря и островными эндемиками, рассмотренными выше.

Существуют разные точки зрения на проблему датировки возникновения Большекавказского орогена. По данным литолого-палеогеографических карт СССР (1967) в палеоцене на месте Большого Кавказа уже существовали высокие горы. В частности, М.Л. Копп и И.Г. Щерба (1998), основываясь на данных анализа динамики накопления осадков и тектонических движений, предполагают зарождение Большого Кавказа в среднем эоцене. Однако С.В. Попов с соавторами (Porov et al., 2006; Попов и др., 2009) указывает, что впервые на месте Большого Кавказа появляется остров лишь в верхнем олигоцене (хатте), а наиболее крупные орогенетические процессы имели место в плиоцене (киммерий). Так или иначе, рост Большого Кавказа происходил неравномерно в продольном направлении, продвигаясь в восточную сторону. В раннем миоцене появились Центрально- и Западно-Кавказские сегменты, в позднем миоцене – Восточный Кавказ. Наиболее молодым здесь является Юго-Восточный Кавказ, поднятие которого происходило в поздне миоценовое и четвертичное время (Porov et al., 2006; Попов и др., 2009). В среднем миоцене в осевой зоне Большого Кавказа возник низкогорный рельеф с отдельными участками среднегорий (Думитрашко, 1974). Усиление поднятий на Большом и Малом Кавказе в сармате привело к значительному расширению областей со среднегорным рельефом (до 2000 м) и разделению Понто-Каспийского водоема на бассейны Черного и Каспийского морей в понте (Думитрашко, 1974; Porov et al., 2006). В чокраке и мэотисе (средний-поздний миоцен) происходит соединение Кавказа с Переднеазиатско-Иранской сушей, которые, начиная с

позднего олигоцена, были разделены шельфовой областью (Атлас литолого-палеогеографических карт Мира, 1989; Попов и др., 1993; Корноухова, 1999; Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys, 2004), что обеспечило заселение Кавказа представителями переднеазиатской и, в целом, восточносредиземноморской фауны. Это должно быть справедливо для представителей подрода *Aconosimus* *Diabola*, имеющего два центра диверсификации – на Кавказе и в Малой Азии и подрода *Comporodus* Косак наибольшее число видов которого отмечено в Анатолии и Западной Грузии (Колхида), что говорит в пользу нахождения центра его разнообразия на Кавказе. Этот же сценарий распространяется и на род *Montissus* *Gnezdilov*, который известен по двум видам из Южной России (черноморское побережье Краснодарского края) и Северной Анатолии, обитающим в субсредиземноморских сообществах.

По мере продвижения рода в горы Кавказа и на равнины Причерноморья (на север и северо-запад) шла видовая диверсификация и сопряженное с ней освоение субсредиземноморских и мезофитных местообитаний. В среднем сармате (ранний поздний миоцен) в Западном Предкавказье были представлены формации лавровых лесов (*Cinnamomum* Schaeff., *Persea* Mill., *Laurus* L., *Litsea* Lam.) с подлеском из *Myrsinaceae* (*Rapanea* Aubl.) (Пашков, 1965). В верхнем сармате в Предкавказье были распространены растительные сообщества средиземноморского типа с участием *Phillyrea* L., *Punica* L., *Quercus* L. и *Populus* L., сближаемых с современными представителями этих родов, распространенными в Средиземноморье, Малой Азии и Иране. В частности, представители рода *Phillyrea* распространены на территории современного Средиземноморья в маквисах и псевдомаквисах (Кутузкина, 1974). В понте (поздний миоцен) Абхазии был обнаружен *Persea colchica* Kolakovsky – близкий к макаронезийскому виду *P. indica* (L.) Spreng, а в плиоценовых отложениях Армении и Грузии часто встречается *Quercus mediterranea* Ung. – близкий к *Q. ilex* L. и *Q. coccifera* L., который доходил в Европе в миоцене до 50° с.ш. (Ископаемые цветковые растения СССР, 1974). Так, средиземноморские виды *Mycterodus* связаны с маквисом и, в частности, с дубами (*Q. coccifera* L., *Q. macrolepis* Kotschy), некоторые виды отмечены на соснах (*Pinus eleagnifolia*, *P. communis*) и кедре (*Cedrus libani* A. Rich.), иранские горные виды обычны на астрагалах. Кавказские же виды встречаются в зарослях папоротника, крапивы и травянистой бузины, а также

под пологом леса в зарослях ежевики и шиповника (*M. (Comporodus) lobatus* Logvinenko) и даже поднимаются в разнотравные сообщества субальпийских лугов (*M. (Mycterodus) aspernatus* Gnezdilov (см. главу по биологии). В целом, *M. aspernatus*, как эндемик субальпийских лугов, может считаться одним из самых молодых видов подрода. Этот вид очень близок к западнопричерноморскому *M. (M.) sarmaticus* Logvinenko (Gnezdilov, 2001a), который связан с предгорными лесными сообществами. Вероятно, обособление *M. (M.) aspernatus* в высокогорных субальпийских луговых сообществах (1700-2200 м) Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край, Абхазия) произошло в результате смещения вертикальных границ высотных поясов растительности, когда нижняя граница субальпийского пояса снизилась во время плейстоценовых оледенений (Квавадзе, Рухадзе, 1989; Туниев, 1994) и лесные виды смогли проникнуть в открытые луговые сообщества.

Центр видообразования олиготипического рода *Zopherisca* Emeljanov находится в континентальной Греции, где отмечены все три его вида, при этом, один из них является широкобалканским. Все виды связаны с дубом (в том числе с *Q. coccifera*).

Второй по величине западнопалеарктический род *Tshurtshurnella* Kusnezov, с большинством видов из Анатолии и континентальной Греции, и преобладанием эгейских и левантских ареалов. Таким образом, главным центром диверсификации рода является Передняя Азия, с последующей миграцией на Балканы и в Причерноморье и формированием вторичного центра видообразования в континентальной Греции. Это направление распространения рода хорошо иллюстрируется существованием двух близко родственных видов в Юго-Восточной Турции, Северном Иране и в Болгарии (Gnezdilov, Gjonov, 2015). Через Балканы представители рода также попали на Апеннины и в Западное Причерноморье. Также имела место и незначительная экспансия на восток – два вида (*T. lodosi* и *T. mesopotamica*) отмечены в Северном Иране (Мосул) и Северном Ираке (Курдистан) соответственно.

В пределах рода *Tshurtshurnella* наблюдается переход от обитания на древесно-кустарниковых растениях к обитанию на травянистых растениях, что было сопряжено с распространением в миоцене лесостепных и степных сообществ и соответственно с освоением представителями этого рода бореальных лесостепных и

горно-степных ассоциаций. В частности, левантйский *T. bicornuta* Dlabola собран с земляничного дерева и тамариска, загросский *T. diyarbakira* Dlabola – с граната, левантйский *T. hani* Gnezdilov – на астрагале, ангорский *T. despecta* (Linnavuori) – на галофитах, ангорский *T. extrema* Dlabola – на злаках, а средневропейский *T. decempunctata* Gnezdilov et Gjonov – на травянистой растительности в дубовых лесах (см. главу по биологии).

Фауногенетическая роль лугово-степных сообществ в истории семейства Issidae вполне проявляется на примере рода *Alloscelis* Kusnezov – монотипического причерноморского реликта, который населяет разнотравно-злаковые сообщества, где связан со сложноцветными. Этот род мог обособиться, вероятно, уже в середине миоцена.

**Группа родов *Bubastia*** – следующая по порядку дивергирования, уже обладает общесредиземноморским ареалом, а один из членов этой группы (*Kovacsiana* Synave) выходит и за пределы Палеарктики – представлен на Родосе, на Аравийском полуострове и в Восточной и Западной Африке (Рисунок 8.5). В группе *Bubastia* объединены 9 родов (*Bubastia* Emeljanov, *Palmallorcus* Gnezdilov, *Webbisanus* Dlabola, *Apedalmus* Gnezdilov, *Falcidius* Stål, *Numidius* Gnezdilov, Guglielmino et D’Urso, *Semissus* Melichar, *Latilica* Emeljanov, *Kovacsiana* Synave). С этой группой также может быть ассоциирован род *Granum* Gnezdilov (см. главу по филогении). Эта группа родов, вероятно, сформировалась к моменту образования связи Азии с Африкой в олигоцене-миоцене, поскольку род *Kovacsiana*, проникающий в Афротропику, находится на вершине этого кластера.

Одна из ранних возможностей для расселения представителей этой группы в Африку возникла в позднем олигоцене, когда «ближневосточный» выступ Аравии придвинулся к Анатолийской суше. Однако в это время на сближенных территориях была распространена субтропическая гумидная флора с лавровыми, буковыми и пальмами (Попов и др., 2009). Наиболее правдоподобной представляется возможность перехода в миоцене, когда в Африку прошла фауна гиппариона (Мекаев, 1987).

Род *Bubastia*, судя по всему, сформировался на Балканах, где отмечены 11 из 16 видов с мощным центром видообразования в континентальной Греции – 9 видов. В роде преобладают эгейские ареалы. Здесь нужно также подчеркнуть, что

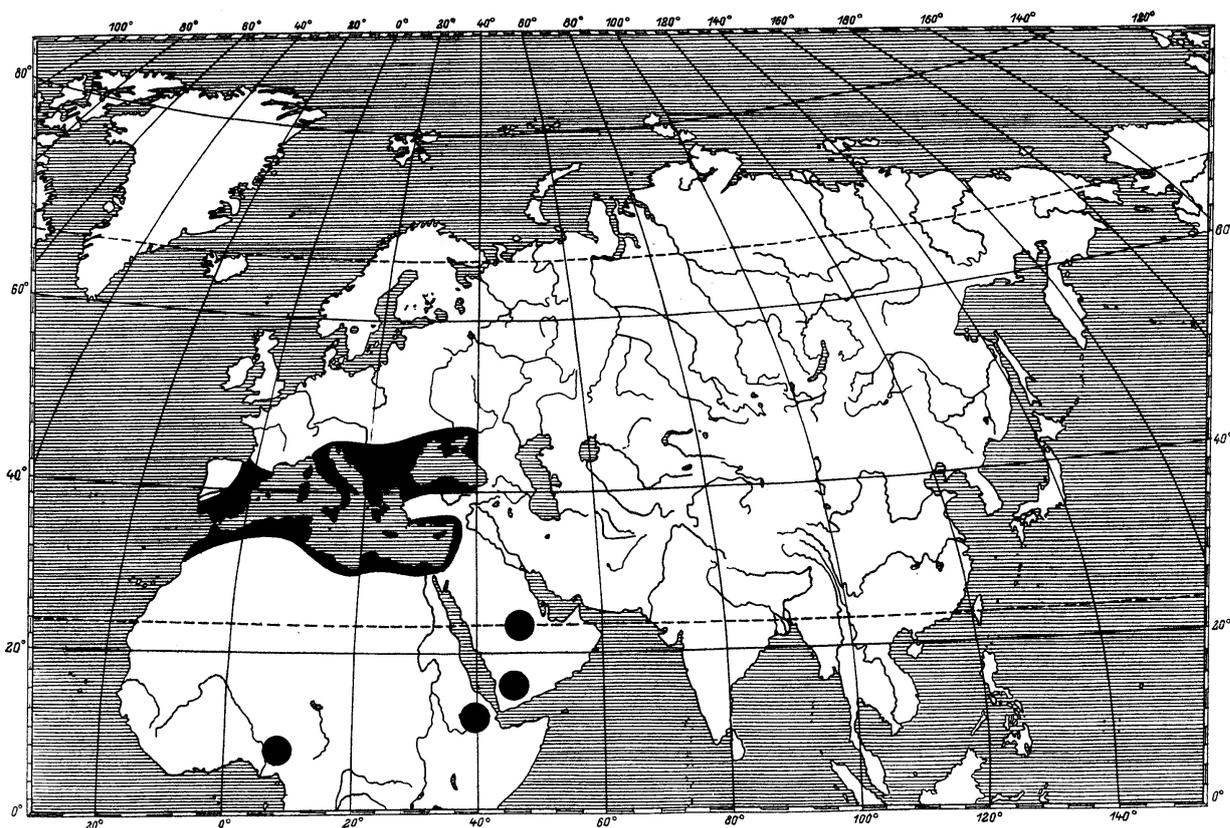


Рисунок 8.5 – Ареал группы родов *Bubastia*.

Балканский полуостров считается одним из главных ледниковых рефугиумов (Hewitt, 1999). Из этого региона вполне вероятно распространение его представителей к северу и северо-востоку в Причерноморье вплоть до Украины и Южной России (Краснодарский край, Крым). Доказательством этого служит близкое родство *B. novalis* (Logvinenko) (распространенной в Греции, Болгарии и на Украине), *B. ludviki* Dlabola (Болгария, Македония) и *B. taurica* (Kusnezov) (Крым, Краснодарский край), установленное по признакам строения гениталий самцов и формы метопы с резко выемчатым верхним краем. Обособленное положение в роде занимают два турецких вида (*B. amasica* и *B. kelkitica*). Этот род, вслед за *Tshurtshurnella*, демонстрирует переход на травянистые растения – причерноморские виды (*B. corniculata* (Puton), *B. josifovi* Dlabola, *B. ludviki* Dlabola, *B. novalis* (Logvinenko), *B. taurica* (Kusnezov)) обитают на разнотравно-злаковой растительности сухих лугов, в том числе на беслесных вершинах (около 800 м) в предгорья Кавказа (см. главу по биологии). Этот эволюционный этап может быть связан с поздним миоценом, когда в Причерноморье (Украина, Болгария) и в Анатолии получили широкое распространение сообщества лесо-степного типа с

участием акаций, фисташек, эфедры, кустарниковых бобовых и различных травянистых растений (Ivanov et al., 2011; Strömberg et al., 2007).

Также, вероятно, обстоит дело и с родом *Apedalmus* Gnezdilov, один из видов которого (*A. abruzicus* (Dlabola)) отмечен на ксерофитных травянистых растениях в дубовом лесу. Латинский ареал этого рода, виды которого представлены на Апеннингах и в Далмации, служит иллюстрацией направления расселения группы *Bubastia* через Балканы в Центральное Средиземноморье. Однако монотипический атласско-бетийский *Numidius* сохраняет связь с деревьями – в сообществах маквиса этот вид (*N. litus*) отмечен на оливах (*Olea europea* L.) и дубе (*Quercus ilex* L.).

Четыре рода этой группы (*Falcidius*, *Numidius*, *Semissus*, *Kovacsiana*) проходят в средиземноморскую Африку – они формируют на кладограмме подгруппу «африканских родов», в составе которой находится также *Latilica* в качестве сестринского таксона к *Kovacsiana*, ушедшего в африканские тропики. Причем, если *Falcidius*, *Numidius* и *Semissus* отмечены только в средиземноморской ее части (а *Falcidius* также и в европейском Средиземноморье), то *Kovacsiana* проходит на Аравийский полуостров (здесь отмечены два вида, один из которых – *K. khamis* (Dlabola) является эндемиком) и вглубь континента вплоть до Нигерии – ареал рода, который представлен 5 видами (см. главу по хорологии) охватывает Северо-Восточную Нигерию, Танзанию, Эфиопию, Йемен, Эритрею и Саудовскую Аравию. В Европе *Kovacsiana* указан лишь по одному виду с острова Родос. Распространение *Falcidius*, *Numidius* и *Semissus*, вероятно, было сопряжено с прибрежными ассоциациями. Так, *F. duffelsicus* Dlabola собран на тунисском морском побережье, а *F. scipionis* Gnezdilov et Wilson – в Алжире на влажном сельскохозяйственном участке (Приложение Г).

Центр видового разнообразия рода *Falcidius* находится в средиземноморской Северо-Западной Африке – большая часть видов указана из Алжира (6) и Туниса (3), один вид – из Марокко, по два вида известны из Южной Италии и с Сицилии. Преобладают атласско-бетийские ареалы. В пределах рода выявлены три группы видов (см. главу по филогении), формирование которых можно связать с очагами диверсификации рода. Группа *F. apterus* представлена тремя видами с распространением в Марокко, Алжире, Южной Италии и на Сицилии. Два вида этой группы – *F. apterus* (Fabricius) и *F. limbatus* (A. Costa) являются сестринскими – оба

вида представлены в Алжире, а также в Южной Италии и на Сицилии, включая маленький остров Фавиньяна близ Сицилии, третий вид (*F. marocanus* Bergevin) – марокканский эндемик. Другая группа *F. doriae* состоит из четырех видов, три из которых распространены в Алжире и один – в Тунисе (от побережья до горных районов Атласа) и на Сицилии. Третья группа *F. duffelsicus* включает три вида с распространением в Алжире и Тунисе (от побережья до горных районов Атласа) и на Мальте. То есть, возникнув в средиземноморской Северной Африке, представители этой группы позже распространились в горных районах Атласа, а также проникли в Южную Италию, на Сицилию и Мальту. Поздний этап колонизации Европейского Средиземноморья косвенно подтверждается и тем, что группа *F. apterus* является наиболее продвинутой в роде (Gnezdilov, Wilson, 2008), а один из ее видов обладает уникальным кариотипом ( $2n = 24 + \text{нео-XY}$ ), являющимся производным от модального типа ( $2n = 26 + X$ ) (см ниже). Наиболее вероятным объяснением особенностей распространения этих видов, также как, впрочем, и *Palmallorcus balearicus* (Dlabola), который отмечен в Восточной Испании, на Мальорке и на Кипре, кажется образование сухопутного соединения между Сицилией, землями восточного Средиземноморья, Сардинией, Ливией и Тунисом в мессинское время (поздний миоцен) и в плейстоцене. Согласно М. Бокалетти с соавторами (Boccaletti et al., 1990) Сицилия отделилась от Апеннин в раннем плиоцене. В четвертичный период во время оледенений уровень Средиземного моря существенно падал, что служило причиной образования Сардо-Корсо-Тосканского моста (см. выше). В.В. Сунцов (2014) также обращает внимание на то, что многие эволюционные события, в частности, в северных и центральных районах Азии связаны с сартанским похолоданием в плейстоцене и последующим резким потеплением климата в голоцене, что вызвало биоценотический кризис экосистем. Эти климатические изменения сопровождались глобальной регрессией уровня мирового океана – до 200 м ниже современного уровня (Сунцов, 2014), что вылилось в образование сухопутных связей между, до того разобщенных морем, участками суши, как в Средиземноморье так и в Юго-Восточной Азии. Возраст эндемичного вида с Мальты – *F. ebejeri* Gnezdilov et Wilson, который наиболее близок к тунисскому виду – *F. duffelsicus* Dlabola можно оценить не более чем в 2.5 млн. лет (плейстоцен), что вполне обосновывается историей изоляции Мальты во время плейстоценовых

оледенений. Острова Мальтийского архипелага материкового происхождения, поднялись над уровнем моря в конце раннего плиоцена (Schembri, 2016). Во время плейстоцена (ледникового периода) острова архипелага были сухопутно соединены с Сицилией, землями восточного Средиземноморья, Сардинией, Ливией и Тунисом. С окончанием ледникового периода уровень воды мирового океана стал повышаться, и Мальта вновь была отрезана от суши.

Род *Semissus* объединяет 5 видов из Алжира и Марокко (Gnezdilov, Wilson, 2005a). В этом роде примитивный вид (*S. hesperidicus* Gnezdilov et Wilson) отмечен в Северо-Западном Алжире (побережье и горы Атлас), а группа из 4 продвинутых видов – в Марокко (побережье и горы Атлас) (см. главу по филогении), где соответственно сформирован вторичный центр диверсификации.

Центр диверсификации рода *Palmallorcus* находится на Иберийском полуострове, где отмечено 4 из 5 видов. Один вид (*P. balearicus*) проникает в Восточное Средиземноморье – на Кипр (см. выше), другой вид (*P. punctulatus* (Rambur)) – в северное Марокко. В данном случае не исключено расселение из региона Восточного Средиземноморья на запад по северному побережью Средиземного моря вплоть до Иберии и уже оттуда проникновение в Марокко при закрытии Гибралтара в мессинское время.

Здесь же на Иберийском полуострове (Северо-Восточная Испания) отмечен и эндемичный монотипический род *Granum*, который по ряду признаков может быть сближен с *Falcidius* (см. главу по филогении).

Присутствие *Webbisanus* – эндемика южной Турции (Мерсин) в этом кластере еще раз подчеркивает важность Переднеазиатского региона в генезисе группы родов *Bubastia*.

В роде *Latilica* наибольшее число видов отмечено в Анатолии (4), Греции, включая Крит (4) и Ливане (3). Два вида известны из Израиля. *L. maculipes* (Melichar) и *L. tunetana* (Matsumura) являются широко распространенными в Средиземноморье, один из них (*L. tunetana*) заходит в средиземноморскую Северную Африку. В роде можно выделить две группы видов (см. главу по филогении). Группа *L. maculipes* объединяет 8 видов с преобладанием эгейско-levantийских ареалов, включая два широко распространенных вида. Группа *L. forficeps* включает только два вида, отмеченных в Южной Анатолии и в Греции. Таким образом, род, возникнув в

средиземноморской Передней Азии, распространился далее на Ближний Восток (здесь 5 левантийских эндемиков), Балканы и в Центральное и Западное Средиземноморье, включая острова и африканское побережье. Один вид (*L. maculipes*) проходит на север в Западное Причерноморье, наверняка, через Балканы, хотя до сих пор не обнаружен в Болгарии. Этот сценарий подтверждается тем, что широко распространенные виды (*L. maculipes* и *L. tunetana*), а также ливанские эндемики и часть видов из Анатолии и Греции (*L. abdunouri* Gnezdilov, *L. libanensis* Gnezdilov, *L. melichari* Gnezdilov, *L. oertzeni* (Matsumura), *L. petrica* (Dlabola), *L. retamae* (Linnavuori)) принадлежат к одной морфологической группе видов *L. maculipes* (Гнездилов, 2004; Gnezdilov, Mazzoni, 2004a). Формирование широкого атласско-бетийско-иберийско-латинско-эгейского ареала *L. tunetana* с заходом на многие средиземноморские острова (Балеарские острова, Крит, Линоза, Пантеллерия, Сардиния и Сицилия), вероятно, следует отнести ко времени четвертичного периода с поправкой на распространение с грузами и посадочными материалами в историческое время (в частности, *L. antalyica* (Dlabola) встречается в оливковых садах). Виды этого рода питаются на древесно-кустарниковой растительности, в частности, на дубах, оливах и можжевельнике. В прибрежных районах *L. tunetana* отмечен на песчаных дюнах и солончаках, что говорит о широких возможностях для расселения этого вида вдоль береговой линии.

С группой *Bubastia* также могут быть ассоциированы роды *Anatolodus* Dlabola и *Libanissum* Dlabola, образующие на кладограмме отдельный кластер (см. главу по филогении). Левантийско-сумерийский род *Libanissum* насчитывает 5 видов, указанных с Ближнего Востока. Преобладают левантийские ареалы. Наибольшее число видов (3) известно из Западной Сирии. Один вид (*L. talhouki* (Dlabola)) проникает также на Кипр. Таким образом, центр диверсификации рода находится на Ближнем Востоке. В роде *Anatolodus* наибольшее число видов (3) отмечено в Восточной Турции. Два вида известны из Армении, по одному виду – из Юго-Восточной Грузии, Северо-Западного Ирана, Нахичеванской и Нагорно-Карабахской Республик. Таким образом, центр видового разнообразия рода находится в Закавказье.

**Группа родов *Phasmena*.** Представители этой группы родов (*Phasmena* Melichar, *Mulsantereum* Gnezdilov, *Inflatodus* Dlabola, *Bergevinium* Gnezdilov, *Quadriva*

Ghuri, *Iranodus* Dlabola, *Lethierium* Dlabola, *Sfaxia* Bergevin, *Caepoultus* Gnezdilov et Wilson, *Pentissus* Dlabola, *Cavatorium* Dlabola, *Brachyprosopa* Kusnezov, *Celyphoma* Emeljanov, *Tautoprosopa* Emeljanov, *Anatonga* Emeljanov) демонстрируют выход иссид в полупустынные сообщества Ирана, Средней и Центральной Азии вплоть до Монголии и Центрального Китая на восток (род *Celyphoma*) (Рисунок 8.6). С этой группой может быть ассоциирован также род *Scorlupaster* Emeljanov (см. главу по филогении). Часть родов этой группы (*Bergevinium*, *Lethierium*, *Sfaxia*, *Caepoultus*) также проходит на Аравийский полуостров и в средиземноморскую Северную Африку. Эта группа родов, вероятно, сформировалась в ландшафтах Ирано-Турана в олигоцене-миоцене. По В.М. Синицину (1965) горы выше 1500 м, то есть обладающие горным поясом над подножием в пределах аридного очага

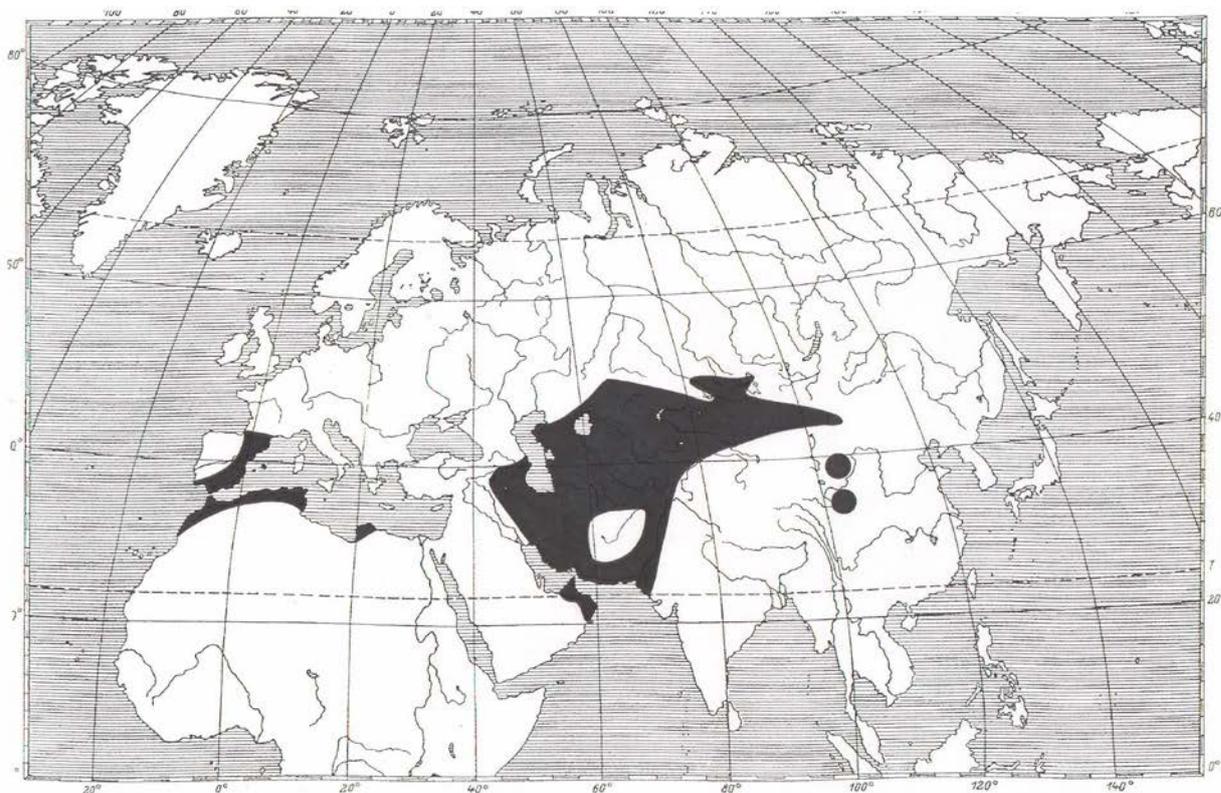


Рисунок 8.6 – Ареал группы родов *Phasmena*.

Палеарктики, существовали в верхнем олигоцене в Гиндукуше, а в миоцене также в Тянь-Шане и в Гиссаро-Дарвазе. Возможно, именно здесь на границе средиземноморского и муссонного климатов *Issina* могли обосноваться в аридном горном поясе и сформировать группу *Phasmena* в олигоцене-миоцене.

Монотипический род *Mulsantereum*, базально дивергирующий в группе *Phasmena*, представлен иберийско-латинским видом (*M. maculifrons* (Mulsant et Rey))

– обитателем средиземноморского маквиса. Не исключено, что этому роду удалось пройти на запад по северному побережью Средиземного моря в олигоцене-миоцене, также как это удалось «африканским родам» из этой группы только по его южному берегу (см. ниже).

Современная фауна Issidae Средней и Центральной Азии бедна по сравнению с таковой Средиземноморья. Эти территории лежат вне субтропиков, в бореальном геопоясе. Здесь представлены всего 6 родов, причем, два из них монотипические (*Anatonga* и *Tautoprosopa*). В том числе: монгольско-среднеазиатские и африканско-средиземноморские роды, так называемой «одношипной линии» группы родов *Phasmena* (*Anatonga*, *Brachyprosopa*, *Caepovultus*, *Cavatorium*, *Celyphoma*, *Pentissus*, *Phasmena*, *Tautoprosopa*), которая связана с упрощением вооружения задних голеней, выражающегося в сокращении числа боковых шипов от двух до одного. Наиболее богатым в видовом отношении, а также по числу узких эндемиков, и единственным политипным родом в средне- и центральноазиатской фауне является *Celyphoma*, который заходит и в Восточную Палеарктику (Монголия, Северо-Западный и Центральный Китай) (Емельянов, 1972с, 1982; Meng, Wang, 2012; Chen et al., 2014). Большая часть этих родов (*Anatonga*, *Brachyprosopa*, *Celyphoma*, *Phasmena*, *Tautoprosopa*) сближается за счет наличия крючковатого апикального выроста дорсолатеральных лопастей фаллобазы, то есть на лицо группа родственных таксонов, диверсификация и, возможно, происхождение которых связано с территорией Средней и Центральной Азии.

Что касается центров диверсификации перечисленных родов, то горная система Тянь-Шань вполне может рассматриваться в качестве основного региона видообразования для *Celyphoma*, среди видов которого преобладают центральнотяньшаньские ареалы, и *Scorlupaster*, где отмечены четыре эндемичных вида этого рода. Роды *Brachyprosopa* и *Tautoprosopa* отличаются тем, что в их составе только широко распространенные виды, что может быть косвенным свидетельством в пользу их недавней дивергенции. Монотипический род *Anatonga* – сестринский таксон к *Phasmena*, наоборот, узкий (по существующим данным) таджикский эндемик.

Род *Celyphoma*, по-видимому, сформировался в полупустынных условиях нарождавшихся горных систем Тянь-Шаня (виды *Celyphoma s. str.* поднимаются на

высоту до 2850 м) с последующим продвижением в, преимущественно предгорные, пустынные экосистемы Центральной Азии и обособлением подрода *Stygiata*. Род распадается на два подрода – собственно *Celyphoma* Emeljanov с 4 группами видов (см. главу по филогении) и *Stygiata* Emeljanov. В подрode *Celyphoma s. str.* наибольшее число видов отмечено в Киргизии (14) и в Казахстане (9) и соответственно от 1 до 4 видов – в Таджикистане, Узбекистане, Монголии и Северо-Западном Китае (Центральный Тянь-Шань, горы Алашань). Группа *C. atomata* объединяет 8 видов с распространением в Южном и Юго-Восточном Казахстане и Западной и Юго-Западной Киргизии. Группа *C. karatepica* состоит из 4 видов с распространением в Восточном и Юго-Восточном Узбекистане и Восточной Киргизии. Группа *C. dilatata* с двумя видами, отмеченными в Таджикистане и Киргизии. Группа *C. fruticulina* – самая многочисленная с 16 видами, распространенными в Казахстане, Киргизии, Монголии и Северо-Западном Китае (Синьцзян-Уйгурский Автономный регион, Внутренняя Монголия, Нинся Хуэйский Автономный регион, провинции Ганьсу и Кукунор). Виды подрода *Celyphoma s. str.* населяют аридные и семиаридные ландшафты (глинистые, лессовые и щебнистые пустыни и полупустыни, склерофильные семиаридные горные склоны) на равнинах и мелкосопочниках Казахстана и Средней Азии, в том числе в низкогорьях и среднегорьях Тянь-Шаня (Ануфриев, 2004; Митяев, 1995), где они связаны со спиреей, караганой, полынями и солянками (см. главу по биологии). Именно группа *C. fruticulina* осуществляет выход в Восточную Палеарктику – вид *C. bifurca* Meng et Wang из Джунгарской подпровинции Гобийской равнинной провинции очень близок к *C. gansua* Chen, Zhang et Chang из Сиканской подпровинции Тибетской высокогорной провинции, а *C. gobica* (Emeljanov) из этой же группы видов является монгольским эндемиком. Подрод *Stygiata* известен пока только из Монголии, но, почти наверняка, занимает всю Гобийскую область, где его виды связаны с эфедрой (Емельянов, 1972с, 1982).

Современный ареал рода *Phasmena* охватывает Юго-Восточный Иран, Туркмению (Копетдаг), Казахстан (Каратау) и пустынно-полупустынное Закавказье (Нахичевань, Восточная Грузия). В Средней Азии представители этого рода отмечены на курчавке, а в Иране даже на пальмовых и цитрусовых плантациях

(Dlabola, 1981a). Вероятно, род сформировался в горных системах Копетдага или Кавказа (как и *Anatolodus* см. выше) и уже оттуда проник в Юго-Восточный Иран.

Род *Quadriva*, ареал которого охватывает Северную Индию (Кашмир), Юго-Западный Пакистан, Иран и Таджикистан, а бóльшая часть видов известна из Южного Ирана, где находится мощный центр видообразования. В целом, именно группа *Phasmena* дала специфическую (на уровне родов) иранскую фауну. В качестве сестринской группы *Quadriva* выступает иранский эндемик *Iranodus* с 6 видами, а кроме этих родов, также еще два эндемика – монотипический *Pentissus*, *Cavatorium* с 4 видами и субэндемичный *Inflatodus* с 6 видами, который заходит еще в Талыш и Нахичевань. Представители этого иранского блока связаны с полынями, астрагалами, встречаются также на миндале и фисташке (см. главу по биологии).

Единственный родовой эндемик Аравийского полуострова среди иссид – *Caepovultus* с двумя видами, описанными из Омана и Объединенных Арабских Эмиратов, является сестринским к иранскому *Pentissus*. При этом фауна иссид Аравийского полуострова сравнительно бедна – кроме *Caepovultus* здесь отмечены лишь 3 вида из родов *Kovacsiana* Synave и *Kivupterum* Dlabola (Gnezdilov, Wilson, 2007d). В ОАЭ *C. vegrandis* был собран среди подушковидных сложноцветных на каменистых пологих склонах на высоте около 1300 м (Gnezdilov, Wilson, 2011).

Таким образом, если *Caepovultus* прошел из Ирана на Аравийский полуостров, то *Sfaxia*, *Bergevinium* и *Lethierium*, наверняка, продвигались на запад по средиземноморскому побережью Африки. Род *Sfaxia* – атласско-бетийский эндемик с центром видообразования в средиземноморской Северо-Западной Ливии, где отмечены 3 из 4 его видов. Род *Lethierium* также является атласско-бетийский эндемиком – 3 его вида известны из средиземноморского Северо-Западного Алжира и марокканского Атласа, где *L. cedricolum* (Dlabola) отмечен в кедровом лесу на высоте более 2000 м (Dlabola, 1989). В роде *Bergevinium* преобладают атласско-бетийские (5 видов) и иберийские ареалы (3 вида). Таким образом, имеется первичный центр видообразования в средиземноморской Северо-Западной Африке (Марокко, Алжир, Тунис) с последующим проникновением на Иберийский полуостров (Южная Испания) и Балеарские острова.

**Группа родов *Hysteropterum*** (*Hysteropterum* Amyot et Serville, *Agalmatium* Emeljanov, *Clybeccus* Gnezdilov, *Iberanum* Gnezdilov, *Lindbergatium* Dlabola, *Tingissus*

Gnezdilov, *Palaeolithium* Gnezdilov, *Fieberium* Dlabola) – одна из продвинутых групп, в целом, обладает общесредиземноморским ареалом (за исключением африканского северо-востока) с выходом в Среднюю Европу, Причерноморье и на Кавказ (Рисунок 8.7), но ее ядро, включая и род *Hysteropterum*, очевидно, сформировалось в Западном Средиземноморье и только вторичные проходы отдельных ее представителей заполнили все Средиземноморье. Таким образом, это блок таксонов с иберийско-атласско-бетийским генезисом, сформировавшийся, вероятно, в миоцене. Широкие транссредиземноморские ареалы *Agalmatium bilobum* (Fieber), *A. flavescens* (Olivier) и *Clybeccus declivus* (Dlabola), по-видимому, могли формироваться начиная с позднего миоцена (мессин) и вплоть до плейстоцена, то есть была возможна вторичная (возвратная) колонизация Восточного Средиземноморья.

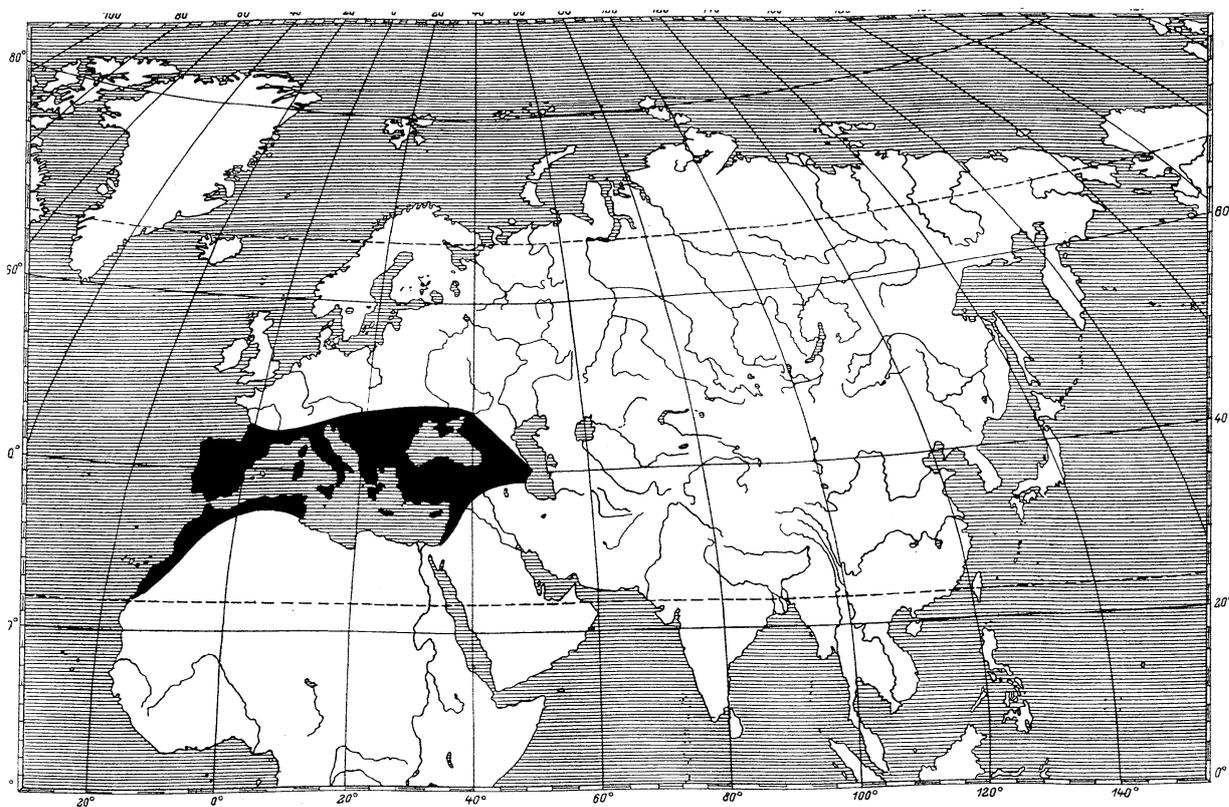


Рисунок 8.7 – Ареал группы родов *Hysteropterum*.

Базально дивергирующий в этой группе род *Hysteropterum* объединяет 6 видов, среди которых преобладают иберийско-латинские ареалы, однако, наибольшее число видов (4) отмечено на Иберийском полуострове, который может считаться центром диверсификации этого рода. Лишь два вида проникают на Апеннины, один на Корсику и один – в Центральную Европу. Таким образом, можно

говорить о том, что род, возникнув в Иберии (отмечен до высоты 1800 м), проник позже на Апеннины и в Центральную Европу (здесь только один широко распространенный вид – *H. reticulatum* (Herrich-Schaeffer)). Обособление корсиканского эндемика (*H. tkalcui* (Dlabola)) можно отнести ко времени четвертичного периода. Формально *H. reticulatum* краем ареала в Бургундии заходит в Западноевропейскую провинцию, но это происходит по экстразональным участкам субсредиземноморской растительности, которые нельзя отнести к типичным западноевропейским сообществам (Puissant, Gnezdilov, 2015). В северной Франции во время гляциальных периодов леса замещались полынной степью, однако, во времена интергляциалов климат снова становился теплее и леса восстанавливались на этой территории. Возможно, именно эти флористические флуктуации (ксеротермический период 7000 лет назад – атлантическая фаза голоцена) ответственны за присутствие *H. reticulatum* в Дижоне в отрыве от его основного средиземноморского ареала (Poissant, Gnezdilov, 2015).

Африканско-Иберийский регион в целом можно рассматривать, как единый плацдарм диверсификации. С. Пюисан и Ж. Сюэр (Puissant, Sueur, 2010), исследовавшие фауну певчих цикад (Cicadidae) Южной Европы, также отмечают, что в широком биогеографическом аспекте фауны и флоры Южной Испании и горные цепи Атласа в Марокко и Алжире связаны. С позднего эоцена до раннего миоцена Иберия существовала в виде обособленной плиты, таким образом, представители упомянутых родов могли проникнуть на Иберийский полуостров или мигрировать с него в другие регионы не ранее момента закрытия Гибралтарского пролива и формирования сухопутной связи между Африкой и Иберийской сушей. Позже открытие Гибралтара в плиоцене и заполнение бассейна Средиземного моря (Монин, Шишков, 1979; Popov et al., 2006) послужило поводом к изоляции Иберийских и Африканских видов вплоть до плейстоценовых понижений уровня Средиземного моря.

Род *Lindbergatium* представлен в современной фауне 9 видами и подвидами из Алжира, Марокко и Западной Сахары. Причем, большинство видов (7) указаны из Марокко, где, видимо, в горах Атлас, находится мощный центр диверсификации этого рода. Один из подвидов (*L. nigrosuturale aaiunense*), описанный с северо-запада Западной Сахары, обозначает крайнюю юго-восточную точку в распространении

западнопалеарктических иссид, продвигаясь туда по ассоциациям галофитов (Lindberg, 1965).

В роде *Agalmatium* имеются два широко распространенных вида (*A. bilobum* и *A. flavescens*) и ряд видов, описанных из Марокко, Испании и Туниса, статус которых требует уточнения (см. главу по хорологии). Поскольку сестринский к *Agalmatium* род *Lindbergatium* имеет четкий атласский центр диверсификации, то можно предположить, что и *Agalmatium* также имеет атласский генезис с обособлением части видов на Иберийском полуострове, поскольку мы имеем два иберийских эндемика, два африканских эндемика (марокканский и атласско-бетийский) и два широко распространенных вида. Представители этого рода, в частности, *A. bilobum* и *A. flavescens*, проявляют большую экологическую пластичность, являясь полифагами различных древесно-кустарниковых растений, что способствует их широкому расселению, в том числе и за пределы основного ареала (Gnezdilov, O'Brien, 2006).

Пример расселения из Иберии в Африку, вероятно, не ранее позднего миоцена, демонстрирует род *Tingissus* – в роде два вида, один из которых иберийский эндемик (*T. melanophleps* (Fieber)), а другой вид (*T. gadarramense* (Melichar)), будучи распространенным в Центральной и Южной Испании и Южной Португалии, проникает также в приморское Северное Марокко. Сходный сценарий может быть применен и к монотипическому роду *Palaeolithium*. Так, *P. distinguendum* (Kirschbaum) отмечен на Иберийском полуострове, в Северном Марокко, на Аппенинах, Сардинии, Сицилии и в Северо-Восточном Тунисе. Здесь расселение *P. distinguendum* шло в двух направлениях, с одной стороны с Иберии в Марокко, а с другой стороны с Иберии через Сардо-Корсо-Тосканский мост в Тунис.

Представляет собой интерес ареал рода *Iberanum*, охватывающий Северо-Восточную Испанию, Корсику и Сардинию. Казалось бы формирование этого ареала можно связать с олигоценом, когда еще не образовался Лионский залив, а Сардиния и Корсика находились у Французского побережья, которое в свою очередь имело контакты с Иберийской плитой (Jong de, 1998), однако, мне кажется, более вероятной возможность значительно позднего распространения этого рода на Корсику и Сардинию (здесь представлен один и тот же вид – *I. fuscovenosum* (Fieber)) – с позднего миоцена к плейстоцену, что также согласуется с принятым миоценовым возрастом для этой группы родов в целом.

Столь же примечательный характер имеет и ареал монотипического рода *Clybeccus* – *C. declivus* известен из Северо-Восточной Испании (Каталония) и Северо-Восточного Туниса, а также широко распространен по островам Средиземноморья от Мальты до Греции (Сицилия, Фавиньяна, Лампедуза, Пантеллерия, Крит, Родос, Фурной). Здесь работает гипотеза о том, что абсолютный возраст островных эндемиков не всегда может совпадать с возрастом самих островов (den Tex et al., 2010; Heads, 2011). В случае средиземноморских островов это, наверняка, так, поскольку мы часто имеем на островах виды, представленные также на континенте, либо имеем островных эндемиков, но лишь видового уровня. Последний факт, с моей точки зрения как раз и говорит в пользу сравнительно недавнего появления и обособления этих таксонов на островах, что, никак нельзя связать со временем существования сухопутных связей между этими островами и материком в далеком прошлом, если они являлись континентальными фрагментами. Для сравнения можно взять богатую фауну Тайваня – острова континентального происхождения, имеющего длительную историю обособленного существования – там мы имеем эндемиков и родового уровня (Chan et al., 1994). В данном случае можно говорить о том, что род *Clybeccus* возник на Иберийском полуострове и расселился в плейстоцене по Средиземноморью, попав в Тунис, вероятно, с Мальты.

В целом в фауне Западной Палеарктики 49 видов (12 % от числа всех видов) из 19 родов (36.5 % от числа всех родов) проникают на острова. Из них 32 вида (7.8 %) являются островными эндемиками. Наибольшее число островных эндемиков в родах *Issus* и *Mycterodus*. Так, на Кипре в целом отмечено пять видов, но только два из них (*Pamphylium cingulatum* (Dlabola), *Tshurtshurnella duffelsi* Dlabola) – эндемики острова. На Балеарских островах отмечены четыре вида и лишь один из них балеарский эндемик – *Bergevinium gravesteini* (Dlabola). Кроме Канарских островов, фауна которых обсуждена отдельно выше, богатой эндемичной фауной обладает Крит – здесь отмечены пять видов, из которых два эндемики (*Mycterodus wittmeri* Dlabola, *M. idomeneus* Dlabola) и один субэндемик (*M. lapaceki* Dlabola отмечен также на острове Кос) этого острова. Очевидно, что Крит, обладающий наиболее эндемичной фауной иссид, и, в особенности, своеобразной группой рода *Mycterodus*, представители которой имеют раздвоенные вентральные крючки эдеагуса (см. главы по морфологии и филогении), мог быть колонизирован раньше других островов, а

именно с Балкан в раннем миоцене, когда Крит был частью суши южно-эгейского блока (Meulenkamp, 1985). Другим примером является Родос, сохранявший связь с Передней Азией до позднего плиоцена и окончательно обособившийся только в раннем плейстоцене, который не имеет эндемичных видов. В целом, для большинства островов, вне зависимости от их континентального или вулканического происхождения, наиболее вероятно мессинское и плиоцен-плейстоценовое расселение видов, связанное с образованием сухопутных мостов между континентом и островами при понижении уровня Средиземного моря (см. выше). Среди видов, отмеченных на островах, за малым исключением (*Clybeccus declivus*, *Palmallorcus balearicus*), нет таких, которые бы сильно выбивались на островах из основного ареала вида или рода, как правило, заселяемые острова находятся вблизи континента, где этот вид также представлен (см. главу по хорологии).

Род *Fieberium* объединяет 13 видов и подвидов. В роде преобладают атласско-бетийские ареалы (8 видов), один вид – марокканский эндемик, еще три вида отмечены на Иберийском полуострове и по одному виду проникает на Корсику и в Израиль, причем, корсиканский вид известен также из Испании. Определенно мы имеем два центра видообразования – один на Иберийском полуострове и другой (вероятно, вторичный) в Северо-Западной Африке (Марокко, Алжир, Тунис). Находка же эндемичного вида (*F. deserticum* (Linnavuori)) в Израиле дает основания предположить вторичное (возвратное) распространение рода в восточное Средиземноморье по африканскому средиземноморскому побережью.

**Группа родов *Kervillea*** показывает паттерн восточно-средиземноморского распространения с выходом в Причерноморье, на Кавказ и в Туран (за счет двух широко распространенных видов *Scorlupella montana* (Becker) и *Rhissolepus ergenense* (Becker)) (Рисунок 8.8). Эта сестринская группа к группе родов *Hysteropterum* представлена 8 родами (*Kervillea* Bergevin, *Scorlupella* Emeljanov, *Rhissolepus* Emeljanov, *Corymbius* Gnezdilov, *Bootheca* Emeljanov, *Pseudohemisphaerius* Melichar, *Atticus* Gnezdilov, *Latematium* Dlabola). По-видимому, группа сформировалась в Передней Азии в миоцене-плиоцене, а ее специфика определяется переходом к обитанию на травянистых растениях, в частности, это сухолуговые разнотравно-злаковостепные станции.

В основании кластера, объединяющего группы *Hysteropterum* и *Kervillea*,

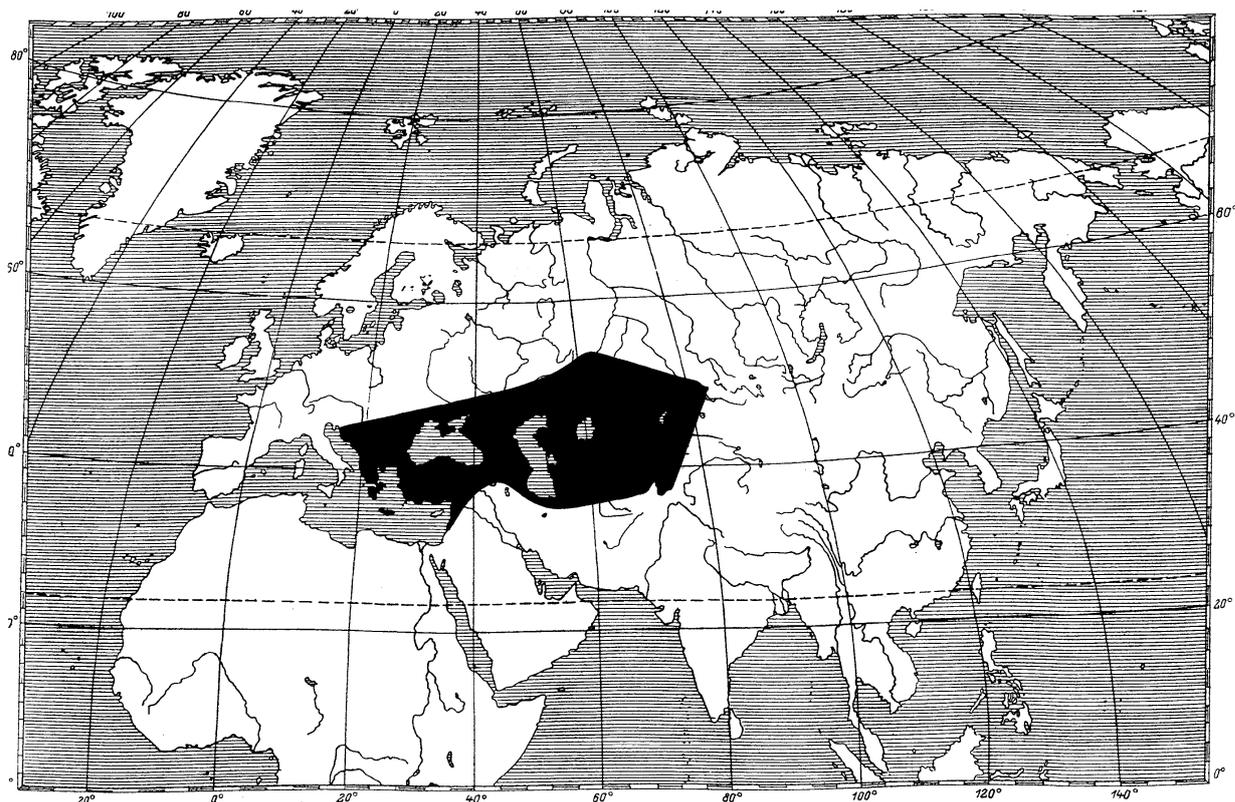


Рисунок 8.8 – Ареал группы родов *Kervillea*.

дивергирует род *Pamphylium* Gnezdilov et Wilson, который, однако, по морфологическим признакам может быть сближен с родом *Latematium* из группы *Kervillea* (см. главу по филогении). В составе рода *Pamphylium* лишь два вида – эгейско-левантийский эндемик Южной Турции и эндемик Кипра, то есть можно предположить проникновение рода на Кипр из Анатолии в мессинское (поздний миоцен) или четвертичное время.

Для рода *Rhissolepus*, большая часть видов которого (3 из 4) обладает эгейскими ареалами (см. главу по хорологии), можно предположить, что центр видообразования мог находиться в Западной Анатолии с последующим распространением представителей рода на острова Эгейского моря (Крит, Киклады) с раннего миоцена и на северо-восток по Западному Прикаспию до Южного Урала и Северного Казахстана с позднего миоцена вплоть до голоцена. Так, *R. ergenensis*, являющийся разнотравно-злаковостепным мезоксерофилом (Емельянов, 1969), распространен в Астраханской, Волгоградской и Оренбургской областях и в Западном Казахстане.

В роде *Scorlupella* больше половины видов (6 из 10) отмечены в Анатолии, однако, преобладают евксинские ареалы, за счет видов из причерноморской Турции. То есть, центр диверсификации рода мог находиться в Анатолии (как и в случае сестринского рода *Rhissolepus*), с последующим распространением его представителей на Кавказ (3 эндемичных вида с Северного Кавказа и Грузии) и оттуда в Западное Причерноморье, вплоть до Южной Болгарии (*S. discolor* (Germar)). Из Греции указаний нет. Виды рода связаны с лугово-степными стациями или сухими лесными полянами (*S. discolor*, *S. medea* Logvinenko), причем, на Северо-Западном Кавказе *S. medea* легко поднимается в зону субальпийских лугов на высоту более 2000 м (Гнездилов, 2000). То есть, освоение мезофитных сообществ Кавказа не представляло трудностей для представителей этого рода. Во время межстадиалов четвертичного периода увеличивалась роль степной растительности. Так, в период микулинского межледниковья в Западном Предкавказье существовали луговые степи в сочетании с дубовыми лесами (Палеогеография Европы в позднем плейстоцене и голоцене, 1978). *S. montana* заходит на запад до Молдавии, на восток – до Киргизии, а на севере – до Челябинской области (Храмушин, 1954; Митяев, 2002). Этот эвритопный вид является полифагом, предпочитающим злаки, в частности, типчак (Емельянов, 1969; Митяев, 2002), в высокогорьях Казахстана по фрагментам степной растительности он поднимается в альпийский пояс до 3500 м (Митяев, 2002). Столь широкий ареал *S. montana* также, вероятно, сформировался не ранее четвертичного периода.

Крупнейший род группы – *Kervillea* представлен 19 видами, при этом, подавляющее большинство видов (14) отмечено в Передней Азии с преобладанием эгейских и левантских ареалов (11 видов). Таким образом, центр диверсификации рода мог находиться в Анатолии с последующим расселением его представителей на Балканы (здесь отмечены три вида, в том числе два – в Греции) и оттуда в Западное Причерноморье – здесь отмечены два вида, один из них (*K. coronata* (Logvinenko)) является эндемиком этой степной провинции, другой (*K. conspurcata* (Spinola)) распространен шире на Балканах и заходит в Центральную Европу. Два вида (*K. epunctata* (Mitjaev), *K. kirgisorum* (Kusnezov)) распространены в Западном Казахстане, а один из них (*K. kirgisorum*) проникает также на Северный Кавказ и в Западное Причерноморье. То есть, экспансия рода в Причерноморье могла

осуществляться как с запада, так и с востока, а также на восток по степным стациям вплоть до Южного Урала и Западного Казахстана, начиная с позднего миоцена. Сестринский к *Kervillea*, род *Latematium* объединяет лишь два вида – оба балканские, но один вид (*L. latifrons*) проникает по сухолуговым стациям также в Причерноморье и даже в Центральную Европу, доходя до Венгрии.

В этом же подкластере с *Kervillea* и *Latematium* помещается реликтовый монотипический род *Pseudohemisphaerius*. Именно благодаря своему узкому ареалу (гора Парнас в Греции) этот род может считаться биогеографическим реликтом, а по редуцированному клавальному шву передних крыльев, что делает его похожим на представителей ориентальной трибы *Hemisphaerini*, также и филогенетическим реликтом. На горе Парнас этот вид (*P. piceus* (Puton)) обитает на известковых южных склонах в сообществах маквиса (Gnezdilov, 2011). В данном случае мы видим на примере *Latematium* и *Pseudohemisphaerius* продвижение этой подгруппы из Передней Азии (очаг собственно рода *Kervillea*) и закрепление ее на Балканах.

Подгруппа *Corymbius–Bootheca–Atticus* является сестринской к рассмотренной выше подгруппе *Kervillea–Latematium–Pseudohemisphaerius*. В этой подгруппе все роды монотипические. *Corymbius* – представлен широкобалканским видом (*C. tekirdagicus* (Dlabola)), отмеченным на полянах в дубовых лесах (Гнездилов, 2010), *Atticus* – эндемик южной Греции и *Bootheca* – причерноморский эндемик, обитающий на опушках и склонах с разнотравной растительностью (Логвиненко, 1975a). В этом ряду *Bootheca* – самый своеобразный род, обладающий целым рядом уникальных апоморфий (роговидные выросты метопы и выросты брюшных стернитов самок), что говорит о проходе этого рода с Балкан и изоляции его в Причерноморье достаточно давно, возможно еще в среднем миоцене (сармат), когда начали формироваться лесо-степные и степные сообщества на юге Русской равнины (по аналогии с родом *Alloscelis*, см. выше).

#### **8.2.2.2 Эволюция кариотипа и изменчивость числа фолликулов**

В заключение этой главы остановлюсь на особенностях кариотипа и фолликулярной изменчивости, которые также предоставляют материал по эволюции семейства. Одной из ярких особенностей *Issidae* в целом и западнопалеарктических видов в частности является нестабильное число семенных фолликулов – их число

варьирует от 4 до 30, однако, модальным можно считать число 10 (Maryańska-Nadachowska et al., 2006). Число семенных фолликулов варьирует, как в разных семенниках у одного экземпляра, так и у разных индивидуумов одного вида и у разных видов одного рода (Таблица В.2 приложения В). Так, у *Palaeolithium distinguendum* (Kirschbaum) их число – 7-11, а у *Palmallorcus balearicus* (Dlabola) – 9-11. В роде *Palmallorcus* у исследованных трех видов число фолликулов изменяется от 4 до 11, а в роде *Zopherisca*, также у трех видов, от 24 до 30. Высокая степень вариабильности числа семенных фолликулов указывает на быструю эволюцию трибы Issini (Kuznetsova et al. 2010). Также можно предположить, что отклонения от модального числа фолликулов (10) в сторону уменьшения или наоборот увеличения – это апоморфные состояния признака.

А.Ф. Емельянов и В.Г. Кузнецова (1983) и В.И. Кириллова (1989) отметили тенденцию к олигомеризации числа семенных фолликулов у Fulgoroidea. Плезиоморфное число Fulgoroidea – 6 (Емельянов, Кузнецова, 1983). У западнопалеарктических иссид (Issina) наблюдается неустоявшееся, варьирующее у разных видов одного рода и у разных родов, число семенных фолликулов (Maryańska-Nadachowska et al., 2006; Kuznetsova et al., 2010), в то время как, например, в более примитивных семействах фулгороидных цикадовых – Delphacidae и Dictyopharidae число семенных фолликулов является постоянным на уровне триб и подсемейств (Емельянов, Кузнецова, 1983). Таким образом, при сравнении наборов фолликулов у разных таксонов их меньшее число следует рассматривать в качестве продвинутого состояния, если эти числа стабильны.

Вопреки мнению Емельянова и Кузнецовой (1983) о том, что более примитивные группы проявляют склонность к полимеризации числа семенных фолликулов налицо тот факт, что целый ряд семейств высших фулгороидов, кроме уже упомянутых Issidae, такие как Nogodinidae, Ricaniidae и Flatidae, проявляют тенденцию к полимеризации (Kuznetsova et al., 1998). Таким образом, полимеризация, напротив, может свидетельствовать о сравнительной «молодости» (или продвинутости) этих семейств, в которых еще не завершился процесс стабилизации числа фолликулов на уровне надвидовых таксонов. Данный пример является еще одной иллюстрацией закона архаического многообразия (Мамкаев, 1968), когда проявляется «повышенная изменчивость организации на ранних этапах

эволюции таксона» (Расницын, 2002), и может рассматриваться в качестве аргумента в пользу того, что Issidae, Nogodinidae, Ricaniidae и Flatidae находятся на сравнительно ранних этапах своей эволюции. Однако нередко дестабилизированное состояние какого-либо признака, в данном случае, числа фолликулов, может быть свойством группы на большом отрезке макроэволюции, а не признаком архаического многообразия. О.В. Ковалев (1994, 1995) предложил удачный термин «ювенильный таксон» для таких филогенетически молодых групп, указав, что «такие таксоны являются основным источником формообразования в макроэволюционных процессах», поскольку они обладают высокой скоростью адаптивных изменений, что дает им возможность быстро заполнять экологические ниши при биоценотических перестройках, вызванных изменениями климата. Именно такие широкие возможности для адаптивной эволюции открылись для иссид с появлением семиаридных редколесий в Западной Палеарктике, которые представляли собой своего рода экотопы в широком смысле и являлись относительно неустойчивыми сукцессионными системами (Ковалев, 1994).

А.Ф. Емельянов (1980), анализируя эволюцию Orgeriinae (Dictyopharidae), в частности, опору голеней при усилении прыжка у представителей трибы Ranissini, утративших способность к полету, высказал предположение о том, что, когда возникает макроэволюционная необходимость быстрого усиления какой-либо функции, то отбор поддерживает полимеризацию, а потом идет медленная притирка этой функции и олигомеризация. В случае необходимости нового эволюционного рывка в ход снова идет полимеризация. В случае иссид, как раз и есть эволюционный рывок – выход на новый уровень с поддержкой полимеризации.

Модальный кариотип Issidae –  $2n = 26 + X$ . Это состояние характерно для большинства видов и, возможно, также для предковых форм (Maryńska–Nadachowska et al., 2006). Система  $2n = 24 + \text{neo-XY}$ , обнаруженная у *Falcidius limbatus* (A. Costa), вероятно, возникает благодаря слиянию аутосомы и предковой X-хромосомы в первоначальной системе  $2n = 26 + X$ , с последующим формированием нео-Y хромосомы и потерей одной пары аутосом (Kuznetsova et al., 2010) – такое состояние, безусловно, является продвинутым по отношению к модальному типу  $2n = 26 + X$ . Кариотип  $2n = 24 + X$ , представленный в родах *Latilica* Emeljanov и *Brahmaloka* Distant, также можно рассматривать, как продвинутое состояние,

поскольку этот тип вполне мог сформироваться в результате слияния двух аутосомных пар того же модального кариотипа  $2n = 26 + X$  (Kuznetsova et al., 2010).

Как было показано В.Г. Кузнецовой с соавторами (Kuznetsova et al., 2009), несмотря на морфологическую схожесть хромосом разных видов они могут различаться по содержанию и локализации С-гетерохроматина. Так, *Hysteropterum albaceticum* Dlabola и *Agalmatium bilobum* (Fieber) обладают большим содержанием С-гетерохроматина, но его существенно больше у *H. albaceticum*. Также в кариотипе *Bubastia obsoleta* (Fieber) С-гетерохроматина больше чем у *Zopherisca tendinosa* (Spinola) (Kuznetsova et al., 2009, 2010). Эти различия в содержании гетерохроматина могут служить иллюстрацией одного из механизмов эволюции кариотипа у иссид, который состоит в увеличении или уменьшении содержания С-гетерохроматина (Kuznetsova et al., 2010).

Сопоставляя обнаруженные особенности в числе фолликулов, содержании С-гетерохроматина и типах кариотипов с полученной морфологической кладограммой, можно обнаружить, что *Mycterodus* и *Zopherisca*, обладающие наибольшим числом фолликулов, находятся в составе одного кластера (группа родов *Mycterodus*) и формируют его апикальный участок. Также род *Falcidius*, где обнаружен апоморфный кариотип ( $2n = 24 + \text{нео-XY}$ ) стоит ближе к апикальному участку другого кластера (группа родов *Bubastia*), в составе которого род *Latilica* также с апоморфным кариотипом ( $2n = 24 + X$ ). Если сравнивать виды по содержанию С-гетерохроматина, то получается, что таксоны, занимающие базальное положение в кластере (*Hysteropterum*), характеризуются бóльшим содержанием гетерохроматина, чем таксоны, занимающие продвинутое положение (*Agalmatium*) в том же кластере (группа родов *Hysteropterum*). Однако, этих данных недостаточно для окончательных выводов в объеме всей изучаемой фауны. Это лишь дополнительные факты при прочих равных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Картина современного распространения мировой фауны семейства Issidae *sensu stricto* и особенно его неполное расселение по пригодной суше Старого Света позволяют предположить эоценовое возникновение этой группы с очагом в регионе Юго-Восточной Азии.

Экобиоморфа первичных Issini (Thioniina), сформировавшаяся в условиях тропического леса, по таким признакам, как суббрахиптерия-субмакроптерия с усилением защитной функции передних крыльев и прыжка, была преадаптирована к переходу в открытые сухие (аридизированные) ландшафты. Дальнейшее общее уплотнение покровов (надкрылий) и связь с грунтом для откладки яиц создали основу экобиоморфы подтрибы Issina, господствующей ныне на пространствах Западной Палеарктики.

Постепенная аридизация юга Западной Палеарктики в течение кайнозоя создала условия для расширения адаптивной зоны (Симпсон, 1948; Северцов, 2012) и соответственно дальнейшей прогрессивной эволюции предка Issina. Число и разнообразие подчиненных систематических групп и соответственно ранг таксона во многом зависят от сложности адаптивной зоны, занимаемой этим таксоном (Северцов, 1984). Виды, проникшие в новую адаптивную зону, начинают в ней иррадиировать и чем сложнее эта зона, тем шире и адаптивная радиация, которая приводит к быстрому увеличению числа дочерних таксонов (Северцов, 1984). Таким образом, можно сказать, что выход какого-либо представителя подтрибы Thioniina из мезофитных лесных и опушечных экотонных сообществ в условия разреженных лесов и кустарников зарождавшейся протосредиземноморской зоны, привел к формированию нового экоморфотипа предка подтрибы Issina. Этот прорыв в новую адаптивную зону открыл возможности быстрой эволюции и адаптивной радиации в разнообразные полужасушливые и засушливые местообитания, включая полукустарные, степные и сухолуговые. В результате сформировалось большое родовое и видовое разнообразие современной фауны иссид Древнего Средиземья (Западной Палеарктики) – второй по числу родов и видов после Ориентальной фауны.

Судя по имеющимся данным, Issidae не пошли по пути узкой трофической специализации – многие виды полифаги и, скорее, отдают свое предпочтение биоморфе растения, нежели его таксономической принадлежности. В частности, видовое разнообразие фитофагов того или иного вида растений зависит от роли последнего в сообществе, а наиболее разнообразной и специфической фауной олигофагов обладают виды растений, выступающие в роли эдификаторов либо доминантов, приближающихся по своей роли к эдификаторам (Емельянов, 1964b, 1965).

В основе дивергенции видов в пределах рода лежат мелкие алломорфозы, а экологическая специализация связана с сокращением объема занимаемого экологического пространства или сужением адаптивной зоны потомков по сравнению с таковой предков и обычно повышает вероятность вымирания (Северцов, 1984; Марков, 2000; Емельянов, 1964b, 2004). Специалисты могут быть наиболее конкурентноспособными в данный момент и в данных условиях, но при изменениях обстановки они вымирают первыми, то есть «витальность», по-видимому, связана с эврибионтностью (Марков, 2000).

В. Новотный (Novotný, 1994) отмечает, что у цикадовых, обитающих во временных (эфемерных) сообществах, пищевая специализация шире, чем у видов, обитающих в постоянных сообществах. Большинство трофических связей между цикадкой и кормовым растением, обнаруженным в эфемерных сообществах, принадлежит полифагам. Противоположный тип трофических связей, с преобладанием узкоспециализированных видов характерен для постоянных сообществ (Емельянов, 1964b, 1966). Возможно, что широкая пищевая специализация (или отсутствие таковой) у большинства западнопалеарктических иссид связано именно с их обитанием в сообществах средиземноморского типа (в широком смысле), возобновление которых носит пирогенный характер. При этом, именно доминирующие виды древесных растений, например, в сообществах маквиса – это вечнозеленые дубы, как раз, и обладают богатой фауной иссид.

Среди западнопалеарктических иссид 4 из 12 монотипических родов представлены широко распространенными видами, все политипические роды, за исключением *Celyphoma* Emeljanov, имеют в своем составе от 1 до 5 широко распространенных видов наряду с узкими эндемиками, а 16 из 31 олиготипического

рода также имеют в своем составе от 1 до 4 широко распространенных видов наряду с узкими эндемиками. А.Ф. Емельянов (1979) отметил для Orgeriinae (Dictyopharidae), что монотипические роды более характерны для самых древних и самых молодых филогенетических ветвей, а политипность свойственна родам достаточно древним, но все еще развивающимся. По всей видимости, как раз виды с обширными ареалами могут рассматриваться в качестве потенциальных «прародителей новых таксонов» (Емельянов, 2004), то есть, такие виды с широкими ареалами среди иссид, как, например, *Clybeccus declivus* (Dlabola), *Palmallorcus balearicus* (Dlabola) и *Palaeolithium distinguendum* (Kirschbaum), ареалы которых, особенно островные, могли сформироваться в мессинское время (поздний миоцен) или в плиоцене-плейстоцене, могут быть отнесены к категории «молодых» таксонов, еще не успевших распасться на эндемичные виды. С другой стороны, процесс дробления исходного вида на дочерние виды не может считаться обязательным. В процессе своего развития тот или иной таксон может иметь широкий ареал, который со временем сокращается, что приводит к появлению биогеографических реликтов (Fjeldså, Lovett, 1997). Известно, что «молодые» таксоны, в частности, у растений, демонстрируют бóльшую скорость диверсификации по сравнению со «старыми» таксонами (Linder, 2008). Предполагается, что скорость диверсификации для каждого таксона меняется от первоначально быстрой к медленной. В частности, в период первой фазы радиации (первые 2-8 млн.) скорость диверсификации очень высокая (Linder, 2008). После этого, во время второй фазы радиации разнообразие в таксонах увеличивается медленно. Ранняя и быстрая радиация определяется проникновением в новые местообитания или в появившиеся свободные пространства.

Климатические изменения четвертичного периода были столь существенны и быстры (изменения условий от полного ледникового до полного межледникового состояний), что делали практически невозможными адаптации к новым условиям путем генетических изменений (Криштофович, 1957; Сооре, 1994). Г.Р. Куп (Сооре, 1994), анализируя влияние климатических изменений четвертичного периода на насекомых, предложил три возможных варианта ответа на глобальные изменения условий окружающей среды со стороны биоты: (1) эволюционировать так, чтобы приспособиться к этим изменениям; (2) изменить свой ареал, так, чтобы избежать

влияния новых условий или (3) исчезнуть. На самом деле, эту модель можно развернуть на всю историю развития того или иного таксона или сообщества, поскольку именно климатические изменения часто выступают основным фактором эволюции наземной биоты.

Я согласен с мнением А.Ф. Емельянова (1972b), К.Ю. Еськова (1984), М.Г. Сергеева (2010) и других авторов о том, что именно современные природные условия во многом определяют характер распространения современных видов и, таким образом, настоящий ареал вида не является полным отражением истории его расселения. Как отметил А.Ф. Емельянов (2004) «чем шире ареал вида, тем меньше в нем следов территории его возникновения». По М.Г. Сергееву (2010) картина общего распределения видов и надвидовых таксонов может быть представлена как суперпозиция современных природных условий и эволюционной истории расселения, которая проявляется, в основном, в распределении очагов разнообразия, а путь к познанию причин, обуславливающих форму ареала каждого отдельного вида, – в установлении значения основных лимитирующих факторов.

Численное соотношение фаун Западного и Восточного Средиземноморья примерно одинаково. В Западном Средиземноморье 90 видов из 27 родов, при этом, 14 родов – эндемики. В Восточном Средиземноморье 105 видов из 20 родов, при этом, 10 эндемичных и 6 субэндемичных родов. Однако именно в Восточном Средиземноморье представлены четыре из шести политипических родов, включая и крупнейший западнопалеарктический род *Mufterodus* с двумя под родами (*Aegaeum*, *Semirodus*) – эндемиками этого региона.

Доказательством того, что современная фауна Средиземноморья сформировалась по большей части в районе Восточного Средиземноморья является и тот факт, что практически все группы родов (за исключением только группы *Hysteropterum*, которая сформировалась именно в Западном Средиземноморье) имеют восточносредиземноморские очаги видообразования, а собственно фауна Западной Европы сравнительно бедна, что, впрочем, определяется в современных условиях также подзональным (холодным) положением этого региона и последствиями ледникового периода.

Исключительная роль Восточного Средиземноморья в генезисе Средиземноморской биоты Западной Палеарктики в целом подчеркивается и на

флористическом материале. В мире существует пять регионов с климатом средиземноморского типа (теплое и сухое лето с холодной и влажной зимой): Средиземноморье, Южная Африка (провинция Кап), Юго-Западная Австралия, Калифорния и Чили (Cowling et al., 1996; Ackerly, 2009). Во всех перечисленных регионах средиземноморские экосистемы сформировались независимо и их физиономическая похожесть трактовалась как пример экологической и эволюционной конвергенции (Cody, Mooney, 1978). Общая территория этих регионов занимает менее 5 % земной поверхности, однако, здесь обитает 48250 видов высших растений, что составляет около 20 % мировой флоры. Территории со средиземноморским климатом также отличаются очень высоким числом редких и локально эндемичных видов. При этом наибольшее разнообразие характерно для австралийского квонгана, южноафриканского финбоша и Восточного Средиземноморья. Современная растительность регионов со средиземноморским типом климата представляет собой смесь флор реликтовых субтропических лесов и недавних засухо- и пуроадаптированных элементов, при доминировании последних (Cowling et al., 1996). Средиземноморский бассейн является одним из 25 центров («горячих точек») биологического разнообразия на Земле, то есть территорией с высокой концентрацией эндемиков (Myers et al., 2000).

Сама форма кладограммы (морфологической) Issidae (Рисунок 7.9) и характер ее ветвлений дает основание предполагать, что все основные группы западнопалеарктической фауны так или иначе связаны с Восточным Средиземноморьем, откуда шло на запад распространение таксономических групп – с одной стороны, в эоцене-олигоцене и миоцене в Центральное и Западное европейское Средиземноморье через Балканы, а также на север в Причерноморье через Кавказ и Балканы в миоцене и в плиоцен-плейстоцене, а с другой стороны, с олигоцена-миоцена в средиземноморскую Африку через Ближний Восток и Аравию и далее на Иберийский полуостров. Таким образом, освоение Средиземноморья иссидами шло с продвижением с востока на запад (ныне более мягкий средиземноморский климат, близкий к палеогеновому, далеко сдвинут к Атлантическому побережью (Емельянов, 1979)) сообществ средиземноморского типа.

Данные, полученные в ходе настоящего исследования, и, в особенности, фауногенетическая модель для иссид Западной Палеарктики, представляют собой надежный базис для дальнейшей разработки семейства и лягут в основу монографии по этой группе в объеме мировой фауны.

## ВЫВОДЫ

1. Семейство Issidae Spinola, 1839 представлено номинативным подсемейством, с тремя трибами: Issini Spinola, 1839, Hemisphaeriini Melichar, 1906, Parahiraciini Cheng et Yang, 1991. Acanaloniidae Amyot et Serville, 1843 и Caliscelidae Amyot et Serville, 1843 – самостоятельные семейства, четко отличающиеся от Issidae по структуре гениталий самцов и самок. Elicini Melichar, 1915 (= Gaetuliina Fennah, 1978) и Trienorini Fennah, 1954 принадлежат к семейству Tropicuchidae, Stål, 1856, Adenissini Dlabola, 1980 принадлежат к семейству Caliscelidae, а Tongini Kirkaldy, 1907 – к семейству Nogodinidae Melichar, 1898.

2. Признаки строения гениталий самцов и самок следует использовать, как при определении систематического положения таксонов надвидового уровня в пределах семейства Issidae, так и при разграничении семейств Issidae, Caliscelidae, Acanaloniidae, Tropicuchidae и Nogodinidae.

3. В пределах семейства Issidae триба Issini является всеветно распространенной и наиболее богатой по числу таксонов. Трибы Hemisphaeriini и Parahiraciini значительно уступают Issini по таксономическому богатству и тяготеют в своем распространении к Ориентальному царству. Представители семейства Issidae *sensu stricto* отсутствуют в Южной Африке (за исключением рода *Ikonza* Hesse), на Мадагаскаре, Коморских и Сейшельских островах, в Новой Зеландии и на Тасмании.

4. Достоверно ископаемые Issidae, а именно род *Thionia* Stål, известны из мексиканского и доминиканского янтарея раннего/среднего миоцена. Примитивные таксоны семейства отмечены в современных ориентальной, неотропической и афротропической фаунах. Центр возникновения семейства, по-видимому, находился на территории современного Ориентального царства (регион Юго-Восточной Азии), поскольку именно здесь представлены все его трибы, а Hemisphaeriini и Parahiraciini – практически эндемики этого царства. Последующее распространение представителей семейства шло на север и далее на запад и юго-запад в Палеарктику и Афротропику, на северо-восток в Америку через Берингийский перешеек и на юго-восток в Австралию по островам Зондского архипелага.

5. Фауны всех крупных хорологических доминионов являются высокоспецифичными, случаев дизъюнктивных естественных ареалов на уровне родов или видов не отмечено. Доказано, что роды *Issus* Fabricius и *Hysteropterum* Amyot et Serville, ранее считавшиеся всемирно распространенными, являются западнопалеарктическими таксонами, за исключением случаев завозов.

6. Фауна Issidae Западной Палеарктики представлена лишь трибой Issini с 57 родами и 407 видами и подвидами и является второй по численности и родовому разнообразию после Ориентальной фауны. Все западнопалеарктические таксоны принадлежат к подтрибе Issina, за исключением двух видов рода *Eusarima* Yang и завозного вида *Thionia simplex* (Germar) из подтрибы Thioniina.

7. Богатейшей фауной Issidae в Западной Палеарктике обладает Гесперийская (Средиземноморско-Макаронезийская) вечнозеленая субтропическая область, где выявлено 220 видов из 38 родов; при этом фауны Западного и Восточного Средиземноморья высокоспецифичны по набору эндемичных родов и видов. Среди эндемиков и субэндемиков Восточного Средиземноморья отмечены четыре политипических рода (*Tshurtshurnella*, *Kervillea*, *Mycterodus*, *Bubastia*), объединяющих 38 % всех видов фауны Западной Палеарктики, что придает особую важность этому фауногенетическому центру.

8. Большинство видов Issidae не проявляют узкой пищевой специализации. Представители подтрибы Issina связаны со средиземноморскими территориями и средиземноморским типом климата и лишь в отдельных случаях (вторично) выходят за эти пределы. Многие виды связаны с древесно-кустарниковой растительностью в субаридных и аридных условиях, и лишь некоторые группы переходят на травянистые растения. Таким образом, прослеживается тенденция к переходу с деревьев и высоких кустарников на низкие кустарники и далее на травянистые растения.

9. Филогенетический анализ представителей западнопалеарктической фауны иссид выявил 7 кластеров – групп родов в пределах подтрибы Issina с центрами диверсификации в Восточном и Западном Средиземноморье, Иране и Средней Азии. Наиболее примитивной, базально дивергирующей, является группа *Issus*, а к наиболее продвинутому таксону относятся роды из групп *Hysteropterum* и *Kervillea*.

10. Основные этапы эволюции *Issina* в Западной Палеарктике можно представить следующим образом. Группа родов *Issus*, вероятно, сформировалась еще в середине эоцена в протосредиземноморских дубово-лавровых жестколистных лесах Казахстанской провинции. Эта исходно субтропическая группа в дальнейшем расселилась до Атлантического океана и ныне имеет общесредиземноморский ареал. Группа родов *Conosimus*, дивергируя вслед за *Issus*, распространялась с олигоцена по средиземноморским сообществам вплоть до Атлантического побережья. Группа родов *Mufterodus*, как продукт дальнейшей эволюции группы *Issus*, на границе эоцена и олигоцена одной из первых освоила средиземноморские гемиксерофильные ландшафты; ядро этой группы находится в Восточном Средиземноморье. Группа родов *Bubastia* сформировалась к моменту образования связи Азии с Африкой, возможно, в позднем олигоцене – миоцене. Группа родов *Phasmena* сформировалась в ландшафтах Ирано-Турана в олигоцене-миоцене и демонстрирует выход иссид в полупустынные сообщества Ирана, Средней и Центральной Азии вплоть до ее восточных границ (Монголии и Центрального Китая). Группа родов *Hysteropterum* с общесредиземноморским ареалом, вероятно, сформировалась в позднем миоцене в Западном Средиземноморье. Группа родов *Kervillea* показывает паттерн восточно-средиземноморского распространения и, по-видимому, сформировалась в Передней Азии в миоцене-плиоцене, демонстрируя переход к обитанию на травянистых растениях.

## ЛИТЕРАТУРА

Абрамсон, Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н.И.Абрамсон // Вестник Вавиловского Общества Генетиков и Селекционеров. – 2007. – Т. 11, вып. 2. – С. 307-331.

Ануфриев, Г.А. Обзор цикадовых рода *Celyphoma* Emeljanov, 1971 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Issidae) с описанием новых видов из Казахстана и Средней Азии / Г.А.Ануфриев // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2004. – Т. 3, вып. 5. – С. 35-52.

Ануфриев, Г.А. О фауне цикадовых (Insecta, Homoptera, Cicadina) Таловской степи (Оренбургский заповедник) / Г.А.Ануфриев // Степи Северной Евразии: материалы IV междунар. симпоз. Оренбург. – 2006. – С. 68-70.

Ануфриев, Г.А. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyncha) – Цикадовые. – Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Равнокрылые и полужесткокрылые / Г.А.Ануфриев, А.Ф.Емельянов. Л.: Наука, 1988. – Т. 2. – С. 12-495.

Атлас литолого-палеогеографических карт СССР / А.П. Виноградов (ред.). – М.: Главное управление геодезии и картографии министерства геологии СССР, 1967. – Т. 4 (палеогеновый, неогеновый и четвертичный периоды) / В.А. Гроссгейм, В.Е. Хаин (ред.). – 58 листов.

Атлас литолого-палеогеографических карт Мира. Мезозой и кайнозой континентов и океанов / Барсуков В.Л., Лаверов Н.П. (отв. ред). – Л.: ВСЕГЕИ, 1989. – 79 листов.

Ахметьев, М.А. Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники / М.А.Ахметьев // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. – М.: Наука, 2004. – С. 10-43.

Байрямова, В. Цикади (Homoptera, Auchenorrhyncha) по дьбовите гори на Странджа / В.Байрямова // Acta Zoologica Bulgarica. – 1976. – N. 5. – P. 27-33.

Байрямова, В. Дендрофильны видове цикади (Homoptera, Auchenorrhyncha) по дьбовите гори в България / В.Байрямова // Acta Zoologica Bulgarica. – 1978. – N. 9. – P. 15-21.

Байрямова, В. Нови и редки видове цикади (Homoptera, Auchenorrhyncha) за фауната на България / В.Байрямова // Acta Zoologica Bulgarica. – 1984. – N. 25. – P. 67-70.

Барышникова, О.Н. Обоснование секторных границ материков на примере Северной Евразии / О.Н.Барышникова, Е.П.Крупочкин, Н.Г.Прудникова // Вестник Тюменского государственного университета. – 2009. – N. 3. – С. 9-16.

Батиашвили, И.Д. О фауне вредных цикад (Cicadinea) плодовых культур и виноградной лозы Грузии / Батиашвили И.Д., Г.И.Деканоидзе // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 6. – С. 873-882.

Беккер-Мигдисова, Е.Э. Связь филогении Psyllomorpha с пищевой адаптацией на растениях-хозяевах / Е.Э.Беккер-Мигдисова // Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения академика А. А. Борисяка. Москва. – 1972. – С. 3-4.

Бочков, А.В. Акариформные клещи, постоянно паразитирующие на млекопитающих: филогения, систематика и паразито-хозяйинные связи: автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.02.11 / Бочков Андрей Владимирович. – СПб, 2011. – 45 с.

Бурашникова, Т.А. Палеотемпературы в эпоху максимума последнего оледенения на территории СССР / Т.А.Бурашникова, М.В.Муратова, И.А.Суетова // Доклады Академии наук СССР. – 1979. – Т. 244, N 3. – С. 723-727.

Виккенс, Г.Е. Флора / Г.Е.Виккенс // Сахара / Ред. В.М. Неронов, В.Е. Соколов. – М.: Прогресс, 1990. – С. 85-95.

Волкова, Е.А. Система зонально-секторного распределения растительности на Евразийском континенте / Е.А.Волкова // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, вып. 8. – С. 18–34.

Геология Канарских островов. 2007. – Режим доступа: <http://ic7.ru/articles/naturaleza/geologia/>

Герман, А.Б. Количественные палеоботанические данные о позднемиоценовом климате Евразии и Аляски / А.Б.Герман // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. – М.: Наука, 2004. – С. 88-104.

Гнездилов, В.М. К познанию фаунистических комплексов цикадовых (Homoptera, Cicadina) основных растительных формаций северо-западного Кавказа / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, вып. 4. – С. 794-811.

Гнездилов, В.М. Морфология яйцеклада представителей подсем. Issinae

(Homoptera, Cicadina, Issidae) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2002. – Т. 81, вып. 3. – С. 605-626.

Гнездилов, В.М. Обзор семейства Issidae (Homoptera, Cicadina) европейской фауны, с замечаниями о строении яйцеклада фулгороидных цикадовых / В.М.Гнездилов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – 2003. – Т. 56, вып. 1. – С. 1-145.

Гнездилов, В.М. Новые виды рода *Latilica* (Cicadina, Issidae) из Ливана / В.М.Гнездилов // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, N. 5. – С. 621-625.

Гнездилов, В.М. Отряд Равнокрылые – Homoptera / В.М.Гнездилов // Красная книга Краснодарского края (животные) / Ред. А.С. Замотайлов. – Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, 2007. – С. 105-109.

Гнездилов, В.М. Новые и малоизвестные виды рода *Mycterodus* Spinola (Homoptera, Issidae) из Восточного Средиземноморья / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2008. – Т. 87, вып. 3. – С. 575-580.

Гнездилов, В.М. Новое подсемейство цикадовых сем. Ricaniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2009а. – Т. 88, вып. 4. – С. 807-812.

Гнездилов, В.М. Отряд Homoptera – Равнокрылые / В.М.Гнездилов // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – 2009б. – Т. 19. – С. 44.

Гнездилов, В.М. Новые синонимы, комбинации и фаунистические находки западнопалеарктических цикадовых сем. Issidae (Homoptera, Fulgoroidea) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 2. – С. 413-422.

Гнездилов, В.М. Новые и малоизвестные цикадовые подсем. Ommatidiotinae (Homoptera, Fulgoroidea, Caliscelidae) с Мадагаскара и из Южной Азии / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2011а. – Т. 90, вып. 2. – С. 329-334.

Гнездилов, В.М. Новый вид рода *Rhinogaster* Fennah (Homoptera, Fulgoroidea, Caliscelidae) из Южной Африки / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2011б. – Т. 90, вып. 4. – С. 881-884.

Гнездилов, В.М. Ревизия трибы Colpopterini Gnezdilov, 2003 (Homoptera, Fulgoroidea, Nogodinidae) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2012а. – Т. 91, вып. 4. – С. 757-774.

Гнездилов, В.М. Замечания о составе и распространении сем. Acanaloniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2012b. – Т. 91, вып. 3. – С. 643-647.

Гнездилов, В.М. Современная классификация и особенности распространения семейства Issidae Spinola (Homoptera, Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2013a. – Т. 92, вып. 4. – С. 724-738.

Гнездилов, В.М. Иссидизация фулгоровидных цикадовых (Homoptera, Fulgoroidea), как проявление параллельной адаптивной радиации / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2013b. – Т. 92, вып. 1. – С. 62-69.

Гнездилов, В.М. Современная система семейства Caliscelidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) / В.М.Гнездилов // Зоологический журнал. – 2013c. – Т. 92, N. 11. – С. 1309-1311.

Гнездилов, В.М. Замечания о вьетнамских цикадовых трибы Hemisphaeriini (Homoptera, Fulgoroidea, Issidae) с описанием нового рода и нового вида / В.М.Гнездилов // Зоологический журнал. – 2013d. – Т. 92, N. 6. – С. 659-663.

Гнездилов, В.М. Затерянный Мадагаскар / В.М.Гнездилов // Природа. – 2015a. – N. 10. – С. 46-53.

Гнездилов, В.М. О таксономическом положении рода *Alloscelis* Kusnezov, 1930 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / В.М.Гнездилов // Евразийский энтомологический журнал. – 2015b. – Т. 14, N. 5. – С. 440-443.

Гнездилов, В.М. Современная трактовка семейства Issidae Spinola (Hemiptera: Fulgoroidea) и особенности его распространения / В.М.Гнездилов // Отчетная сессия по итогам работ 2014 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. – 2015c. – С. 5-6.

Гнездилов, В.М. Обзор рода *Ikonza* Hesse с замечаниями по эволюции сем. Issidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2016a. – Т. 95, вып. 1. – С. 185-195.

Гнездилов, В.М. Новый вид рода *Eusarima* Yang (Hemiptera, Fulgoroidea: Issidae) из Пакистана / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2016b. – Т. 95, вып. 1. – С. 176-184.

Гнездилов, В.М. Замечания о филогенетических отношениях цикадовых сем. Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) фауны Западной Палеарктики с описанием двух новых

родов / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2016с. – Т. 95, вып. 2. – С. 362-382.

Гнездилов, В.М. Новый вид и новый подвид семейства Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) из Греции / В.М.Гнездилов, С.Дрозопулос // Энтомологическое обозрение. – 2006. –Т. 85, вып. 4. – С. 774-780.

Гнездилов, В.М. Новый суббрахиптерный род сем. Flatidae (Homoptera, Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) из Доминиканской Республики / В.М.Гнездилов, Л.Б.О'Брайен // Энтомологическое обозрение. – 2014. – Т. 93, вып. 1. – С. 145-150.

Голуб, В.Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.Б.Голуб, М.Н.Цуриков, А.А.Пронин. – М.: КМК, 2012. – 339 с.

Грибова, С.А. Растительность Европейской части СССР / С.А.Грибова, Т.И.Исаченко, Е.М.Лавренко. – Л.: Наука, 1980. – 430 с.

Гричук, В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене / В.П.Гричук. – М.: Наука, 1989. – 182 с.

Дубовский, Г.К. Цикадовые (Auchenorrhyncha) Ферганской долины / Г.К.Дубовский. – Ташкент: ФАН, 1966. – 256 с.

Думитрашко, Н.В. Кавказ / Н.В.Думитрашко // Горные страны европейской части СССР и Кавказ / Ред. Н.В.Думитрашко. – М.: Наука, 1974. – С. 90-226.

Емельянов, А.Ф. Подотряд цикадовые / А.Ф.Емельянов // Определитель насекомых европейской части СССР / Ред. Г.Я. Бей-Биенко. – Л. 1964а. – Т. 1. – С. 337-437.

Емельянов, А.Ф. Пищевая специализация цикадок (Auchenorrhyncha) на материале фауны Центрального Казахстана / А.Ф.Емельянов // Зоологический журнал. – 1964b. – Т. 43, вып. 7. – С. 1000-1010.

Емельянов, А.Ф. О существенных различиях консорций доминантов и ассектаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям / А.Ф.Емельянов // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50, вып. 2. – С. 221-223.

Емельянов, А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям / А.Ф.Емельянов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – 1966. – Т. 19. – С. 28-65.

Емельянов, А.Ф. Цикадовые (Homoptera, Auchenorrhyncha) / А.Ф.Емельянов // Биокомплексные исследования в Казахстане. Часть 1. Растительные сообщества и

животное население степей и пустынь Центрального Казахстана / Ред. Л.В. Арнольди, А.А. Юнатов. – Ленинград: Наука, 1969. – С. 358-381.

Емельянов, А.Ф. Новые роды цикадовых фауны СССР из семейств Cixiidae и Issidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1971. – Т. 50, вып. 3. – С. 619-627.

Емельянов, А.Ф. Подотряд Auchenorrhyncha – цикадовые / А.Ф.Емельянов // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. – 1972а. – Т. 1. – С. 117-138.

Емельянов, А.Ф. Обзор взглядов на историю формирования биоты пустынь Центральной Азии / А.Ф.Емельянов // Насекомые Монголии. – 1972б. – Т. 1. – С. 11-49.

Емельянов, А.Ф. Новые цикадовые из МНР / А.Ф.Емельянов // Насекомые Монголии. – 1972с. – Т. 1. – С. 199-260.

Емельянов, А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, вып. 3. – С. 497-522.

Емельянов, А.Ф. Материалы к ревизии трибы Adelungiini (Homoptera, Cicadellidae) / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1975. – Т. 54, вып. 2. – С. 383-390.

Емельянов, А.Ф. Гомология крыловых структур у цикадовых и примитивных Polyneoptera / А.Ф.Емельянов // Труды Всесоюзного Энтомологического Общества. – 1977а. – Т. 58. – С. 3-48.

Емельянов, А.Ф. Цикадовые (Homoptera, Auchenorrhyncha) Монгольской Народной Республики преимущественно по материалам Советско-Монгольских зоологических экспедиций 1967-1969 годов / А.Ф.Емельянов // Насекомые Монголии. – 1977б. – Т. 5. – С. 96-195.

Емельянов, А.Ф. Новые роды и виды цикадовых из СССР и Монголии / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1978. – Т. 57, вып. 2. – С. 316-332.

Емельянов, А.Ф. Проблема разграничения семейств Fulgoridae и Dictyopharidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) / А.Ф.Емельянов // Труды Зоологического института АН СССР. – 1979. – Т. 82. – С. 3-22.

Емельянов, А.Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства *Orgeriinae* (Homoptera, Dictyopharidae) / А.Ф.Емельянов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – 1980. – Т. 32. – С. 1-96.

Емельянов, А.Ф. Фулгороидные цикадовые (Homoptera, Fulgoroidea) МНР по сборам энтомофаунистического отряда Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции в 1970–1975 гг. / А.Ф.Емельянов // Насекомые Монголии. – 1982. – Т. 8. – С. 69-122.

Емельянов, А.Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным / А.Ф.Емельянов // Труды Всесоюзного Энтомологического Общества. – 1987. – Т. 69. – С. 19-109.

Емельянов, А.Ф. Опыт построения филогенетического древа фулгороидных цикадовых (Homoptera, Cicadina) / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, вып. 2. С. – 353-356.

Емельянов, А.Ф. К вопросу о системе и филогении сем. *Delphacidae* (Homoptera, Cicadina) с учетом личиночных признаков / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1995. – Т. 74, вып. 4. – С. 780-794.

Емельянов, А.Ф. Некоторые макроэволюционные модусы, связанные с повторным и новым использованием однажды приобретенных структур / А.Ф.Емельянов // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Любимцевские чтения) / Ред. Г.С. Розенберг. – Тольятти: институт экологии Волжского бассейна РАН, 2000. – С. 60-64.

Емельянов, А.Ф. Эволюция наземной биоты в свете биогеографии / А.Ф.Емельянов // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы / Ред. А.Ф.Алимов. – М.–СПб: КМК, 2004. – С. 216-242.

Емельянов, А.Ф. Эволюционные преобразования полей восковых желез на брюшке у личинок цикадовых надсем. *Fulgoroidea* (Homoptera, Cicadina) / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88, вып. 4. – С. 745-768.

Емельянов, А.Ф. Эволюционная роль и судьба первичного яйцеклада насекомых / А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2014. – Т. 93, вып. 1. – С. 91-130.

Емельянов, А.Ф. К 70-летию профессора Г.А. Ануфриева / А.Ф.Емельянов, В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. 92, вып. 4. – С. 861-877.

Емельянов, А.Ф. Число семенных фолликулов как филогенетический и таксономический признак у носаток (Homoptera, Dictyopharidae) и других цикадовых / А.Ф.Емельянов, В.Г.Кузнецова // Зоологический журнал. – 1983. – Т. 62, вып. 10. – С. 1583-1586.

Еськов, К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии / К.Ю.Еськов // Фауногенез и филоценогенез / Ред. Ю.И. Чернов. – М.: Наука, 1984. – С. 24-92.

Жемчужников, А.М. Стихотворения / А.М.Жемчужников. – М.: Советская Россия, 1988. – 333 с.

Жерихин, В.В. Генезис травяных биомов / В.В.Жерихин // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: ПИН РАН, 1994. – Вып. 1. – С. 132-137.

Захваткин, Ю.А. Эмбриология насекомых / Ю.А.Захваткин. – М.: Высшая школа, 1975. – 328 с.

Зеленков, Н.В. Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц) / Н.В.Зеленков // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90, вып. 7. – С. 883-890.

Зоненшайн, Л.П. Кайнозойские и мезозойские реконструкции континентов и океанов. Ранне- и среднепалеозойские реконструкции / Л.П.Зоненшайн, А.М.Городницкий // Геотектоника. – 1977. – Вып. 2. – С. 3-23.

Иванов, И. Список кобылок, Cicadina, окрестностей Купянска, с таблицами для различения родов и видов этих насекомых / И.Иванов // Труды Общества испытателей природы Императорского Харьковского университета. – 1885. – Т. 19. – С. 1(83)-76(158).

Ильин, А.В. Феномен симметрии дна океана / А.В.Ильин // Природа. – 2012. – N. 9. – С. 22-31.

Исаченко, А.Г. Системы и режимы зональности / А.Г.Исаченко // Известия Всесоюзного Географического Общества. – 1971. – Т. 103, вып. 1. – С. 10-26.

Исаченко, А.Г., Шляпников А.А. Ландшафты / А.Г.Исаченко, А.А.Шляпников. – М.: Мысль, 1989. – 503 с.

Каландадзе, Н.Н. Зоогеография позднего триаса и реконструкция фауны наземных тетрапод Северной Африки / Н.Н.Каландадзе, А.С.Раутиан // Палеонтологический журнал. – 1991. – Вып. 1. – С. 3-14.

Каплин, В.Г. Количество яйцевых трубочек и размеры яиц у пустынных цикадовых (Homoptera, Cicadinea) / В.Г.Каплин // Зоологический журнал. – 1985. – Т. 64, вып. 11. – С. 1743-1745.

Каплин, В.Г. Экология цикадки *Brachyprosopa umnovi* Kusn. (Homoptera, Issidae) в Восточных Каракумах / В.Г.Каплин // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. – 1986а. – Вып. 3. – С. 66–68.

Каплин, В.Г. Жизненные формы открытоживущих цикадовых (Homoptera, Cicadinea) Каракумов / В.Г.Каплин // Журнал общей биологии. – 1986б. – Т. 47, вып. 5. – С. 667-677.

Каплин, В.Г. Напочвенные членистоногие песчанной пустыни (на примере Восточных Каракумов) / В.Г.Каплин. – Самара, 2008. – 211 с.

Каплин, В.Г. Эволюционная экология открытоживущих насекомых семенных растений (на примере Каракумов) / В.Г.Каплин. – Самара, 2009. – 311 с.

Каримова, Д.Б. Новый вид рода *Mycterodus* Spinola, 1839 (Cicadoidea, Issidae) из Казахстана / Д.Б.Каримова // Вестник Национальной Академии наук Республики Казахстан. – 2009. – Вып. 2. – С. 47-48.

Каримова, Д.Б. Фауна и биология цикадовых (Homoptera, Cicadinea) Главного ботанического сада и сопредельных территорий г. Алматы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Дамира Бейбитовна Каримова. – Алматы, 2010. – 21 с.

Кашкаров, Д. Н. Среда и сообщество / Д.Н.Кашкаров. – М.: Госмедиздат, 1933. – 224 с.

Квавадзе, Э.В., Рухадзе Л.П. Растительность и климат голоцена Абхазии / Э.В.Квавадзе, Рухадзе Л.П. – Тбилиси: Мецниереба, 1989. – 136 с.

Кержнер, И.М. Полужесткокрылые семейства Nabidae / И.М.Кержнер // Фауна СССР. – 1981. – Т. 13, вып. 2. – С. 1-326.

Кириллова, В.И. Анатомия мужской половой системы Delphacidae (Homoptera, Cicadinea) и возможности использования ее строения в таксономии семейства / В.И.Кириллова // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68, вып. 9. – С. 143-148.

Ковалев, О.В. Универсальная модель эволюции биосферы и эволюция сознания / О.В.Ковалев // Энтомологическое обозрение. – 1994. – Т. 73, вып. 4. – С. 753-776.

Ковалев, О.В. Ограничение закона необратимости эволюции (закона Долло) на примере происхождения трибы *Ambrosieae* (*Asteraceae*) / О.В.Ковалев // Ботанический журнал. – 1995. – Т. 80, вып. 1. – С. 56-69.

Козлов, М.А. Морфотипическая специализация наездников (*Hymenoptera, Parasitica*) к хозяевам / М.А.Козлов // Энтомологическое обозрение. – 1970. – Т. 49, вып. 2. – С. 286-291.

Кожевников, Ю.П. Берингия: история и эволюция / Ю.П.Кожевников, Н.К.Железнов-Чукотский. – М.: Наука, 1995. – 383 с.

Константинов, Ф.В. К строению эдеагуса клопов-щитников (*Heteroptera, Pentatomidae*). I. Подсемейства *Discoscephalinae* и *Phyllocephalinae* / Ф.В.Константинов, Д.А.Гапон // Энтомологическое обозрение. – 2005. – Т. 84, вып. 2. – С. 334-352.

Копп, М.Л. Кавказский бассейн в палеогене / М.Л.Копп, И.Г.Щерба // Геотектоника. – 1998. – Вып. 2. – С. 29-50.

Корноухова, И.И. Ручейники (*Trichoptera*) Большого Кавказа: Состав, распространение, происхождение: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.09 / Ирина Ивановна Корноухова. – Санкт-Петербург, 1999. – 61 с.

Коровин, Е.П. Новый третичный тип семейства *Proteaceae* из Средней Азии / Е.П.Коровин // Ботанический журнал. – 1932. – Т. 17, вып. 5-6. – С. 506-522.

Кривохатский, В.А. Использование выделов общей биогеографии для частных зоогеографических исследований на примере палеарктической фауны муравьиных львов (*Neuroptera, Myrmeleontidae*) / В.А.Кривохатский, А.Ф.Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, вып. 3. – С. 557-578.

Криштофович, А.Н. Палеоботаника / А.Н.Криштофович. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 651 с.

Кулиева, А.М. Материалы к изучению экологии и вредоносности цикадки *Hysteropterum asiaticum* Leth. (*Homoptera – Issidae*) / А.М.Кулиева // Известия Академии Наук Азербайджанской ССР. – 1962. – Вып. 1. – С. 31-37.

Курочкин, Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц / Е.Н.Курочкин // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, вып. 3. – С. 283-297.

Кутузкина, Е.Ф. Некоторые представители средиземноморской флоры в верхнем сармате Краснодарского края / Е.Ф.Кутузкина // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59, вып. 2. – С. 251-260.

Кэрролл, Р. Палеонтология и эволюция позвоночных / Р.Кэрролл. Т. 2. – М.: Мир, 1993. – 280 с.

Лавренко, Е.М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран / Е.М.Лавренко // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. 1. – С. 530-548.

Лавренко, Е.М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии / Е.М.Лавренко // Известия Академии наук СССР. Серия географическая. – 1951. – Вып. 2. – С. 17-28.

Лавренко, Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки / Е.М.Лавренко // Комаровские чтения. – 1962. – Т. 15. – С. 1-165.

Логвиненко, В.Н. Новые виды цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) с юга Европейской части СССР / В.Н.Логвиненко // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 5. – С. 773-777.

Логвиненко, В.Н. Новые и малоизвестные цикадовые семейства Issidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) из Закавказья / В.Н.Логвиненко // Вестник зоологии. – 1968. – Вып. 5. – С. 21-28.

Логвиненко, В.Н. Обзор цикадовых рода *Mycterodus* Spin. (Homoptera, Issidae) фауны СССР / В.Н.Логвиненко // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, вып. 4. – С. 830-852.

Логвиненко, В.Н. Fulgoroidea / В.Н.Логвиненко // Фауна Украины. – 1975а. – Т. 20, вып. 2. – 287 с.

Логвиненко, В.Н. Обзор видов цикадовых рода элурупсис – *Aeluropsis* Em. (Auchenorrhyncha, Issidae) / В.Н.Логвиненко // Вестник зоологии. – 1975b. – Вып. 1. – С. 56-61.

Логвиненко, В.Н. Новые виды цикадовых надсем. Fulgoroidea (Auchenorrhyncha) / В.Н.Логвиненко // Энтомологическое обозрение. – 1976. – Т. 55, вып. 3. – С. 602-609.

Логвиненко, В.Н. Новые виды Закавказских цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) / В.Н.Логвиненко // Вестник зоологии. – 1977а. – Вып. 5. – С. 61-68.

Логвиненко, В.Н. Новый род и вид цикадовых с Украины (Homoptera, Auchenorrhyncha, Issidae) / В.Н.Логвиненко // Доклады Академии наук Украинской ССР. Серия «Б». – 1977b. – Вып. 9. – С. 851-854.

Логвиненко, В.Н. Новые виды цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) с Кавказа / В.Н.Логвиненко // Энтомологическое обозрение. – 1978. – Т. 57, вып. 4. – С. 797-807.

Лукьянова, О.Н. Новый вид цикадовых рода *Myceterodus* (Homoptera, Issidae) из Таджикистана / О.Н.Лукьянова // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70, вып. 5. – С. 147-149.

Лукьянова, О.Н. Новый вид цикадовых рода *Celyphoma* Em. (Homoptera, Cicadinea) из Алайской долины (Кыргызстан) / О.Н.Лукьянова // Энтомологическое обозрение. – 1992. – Т. 71, вып. 2. – С. 348-350.

Лухтанов, В.А. От Геккелевской филогенетики и Генниговской кладистики к методу максимального правдоподобия: возможности и ограничения современных и традиционных подходов к реконструкции филогенезов / В.А.Лухтанов // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 1. – С. 133-149.

Мамкаев, Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола / Ю.В.Мамкаев // Журнал общей биологии. – 1968. – Т. 29, вып. 1. – С. 48-56.

Марков, А.В. Возвращение черной королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции / А.В.Марков // Журнал общей биологии. – 2000. – Т. 61, вып. 4. – С. 357-370.

Мейен, С.В. География макроэволюции у высших растений / С.В.Мейен // Журнал общей биологии. – 1987а. – Т. 48, вып. 3. – С. 291-309.

Мейен, С.В. Основы палеоботаники / С.В.Мейен. – М.: Недра, 1987б. – 405 с.

Мекаев, Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии / Ю.А.Мекаев. – Л.: Наука, 1987. – 125 с.

Миркин, Б.М. Адвентизация растительности: инвазивные виды и инвазибельность сообществ / Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова // Успехи современной биологии. – 2001. – Т. 121, вып. 6. – С. 550-562.

Митяев, И.Д. Новые и малоизвестные виды цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) из Восточного Казахстана / И.Д.Митяев // Энтомологическое обозрение. – 1967. – Т. 46, вып. 3. – С. 712-723.

Митяев, И.Д. Цикадовые Казахстана (Homoptera, Cicadinea). Определитель / И.Д.Митяев. – Казахская ССР: Наука, 1971. – 212 с.

Митяев, И.Д. Фауна и биология цикадовых Казахстана / И.Д.Митяев. – Алма-Ата, 1975. – 181 с. Деп. в ВИНТИ, № 1677-75.

Митяев, И.Д. Новые виды цикадовых рода *Celyphoma* Em., 1971 (Cicadinea, Issidae) из Казахстана и Джунгарии / И.Д.Митяев // *Selevinia*. – 1995. – N. 2. – С. 13-19.

Митяев, И.Д. Фауна, экология и зоогеография цикадовых (Homoptera, Cicadinea) Казахстана / И.Д.Митяев // *Tethys Entomological Research*. – 2002. – V. 5. – P. 1-171.

Митяев, И.Д. Цикадовые рода *Scorlupaster* Em., 1971 (Insecta, Cicadinea) фауны Казахстана / И.Д.Митяев // *Tethys Entomological Research*. – 2010. – V. 17. – P. 5-8.

Митяев, И.Д. Насекомые – вредители тамариска в Юго-Восточном Казахстане / И.Д.Митяев, Р.В.Ященко. – Алматы: Tethys, 2007. – 184 с.

Мол, И. Определение временных интервалов. Изменение климата и ландшафтов Европы в последнее оледенение; обзор данных / И.Мол // *Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.)* / Ред. А.К. Маркова, Т. Ванн Кольфсхотен. – М.: КМК, 2008. – 556 с.

Монин, А.С. История Земли / А.С.Монин. – Л.: Наука, 1977. – 228 с.

Монин, А.С. История климата / А.С.Монин, Ю.А.Шишков. – Л.: Гидрометеоиздат, 1979. – 405 с.

Наймарк, Е.Б. 2001. Смена таксономической структуры в центрах диверсификации // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы* / Ред. А.Г.Пономаренко, А.Ю.Розанов, М.А.Федонкин. – М.: ПИН РАН. – Вып. 4. – С. 78-96.

Ошанин, В.Ф. Описание новых видов полужесткокрылых насекомых / В.Ф.Ошанин // *Бюллетень Московского общества естествоиспытателей*. – 1870. – Т. 43, вып. 1. – С. 128-135.

Павлинов, И.Я. «Новая филогенетика»: источники и составные части. Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / И.Я.Павлинов. – М.: КМК, 2005. – С. 15-29.

Палеогеография Европы в позднем плейстоцене и голоцене. Комплект карт. – Москва, 1978.

Панфилов, Д.В. Насекомые в тропических лесах Южного Китая / Д.В.Панфилов. – Москва: издательство Московского университета, 1961. – 148 с.

Пашков, Г.Д. Находки новых растений сарматской флоры Западного Предкавказья / Г.Д.Пашков // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50, вып. 8. – С. 1068-1077.

Пономаренко, А.Г. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих / А.Г.Пономаренко // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / Ред. Д.С. Павлов, Э.И.Воробьева, Б.Р.Стриганова. – М: КМК, 2005. – С. 146-155.

Попов, М.Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений / М.Г.Попов // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. 1. – С. 70-108.

Попов, Ю.А. Надотряд Cimicidea. Отряд Cimicida. Полужесткокрылые или хоботные. Историческое развитие класса насекомых / Ю.А.Попов // Труды Палеонтологического института. – 1980. – Т. 175. – С. 58-69.

Попов, С.В. Эволюция Восточного Паратетиса в позднем эоцене – раннем миоцене / С.В.Попов, М.А.Ахметьев, Н.И.Запорожец, А.А.Воронина, А.С.Столяров // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 1993. – Т. 1, вып. 6. – С. 10-39.

Попов, С.В. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Часть 1. Поздний эоцен – ранний миоцен / С.В.Попов, М.А.Ахметьев, А.В.Лопатин, Э.П.Бугрова, Е.К.Сычевская, И.Г.Щерба, А.С.Андреева-Григорович, Н.И.Запорожец, И.А.Николаева, М.Л.Копп. // Труды Палеонтологического института. – 2009. – Вып. 292. – С. 1-200.

Происхождение Канарских островов и их вулканы. 2016. – Режим доступа: <http://www.gran-canaria-russian.com/ob-ostrove/proishozhdenie-kanarskih-ostrovov-i-ih-vulkanyi/>.

Прокаев, В.И. Физико-географическое районирование / В.И.Прокаев. – М.: Просвещение, 1983. – 176 с.

Расницын, А.П. Процесс эволюции и методология систематики / А.П.Расницын // Труды Русского Энтомологического Общества. – 2002. – Т. 73. – С. 1-108.

Расницын, А.П. Избранные труды по эволюционной биологии / А.П.Расницын. – М.: КМК, 2005. – 347 с.

Расницын, А.П. Молекулярная филогенетика, морфологическая кладистика и ископаемые / А.П.Расницын // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 1. – С. 85-132.

Расницын, А.П. Стратегии эволюционного успеха насекомых / А.П.Расницын // Природа. – 2015. – N. 2. – С. 14-20.

Раутиан, А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции / А.С.Раутиан // Современная палеонтология / Ред. В.В.Меннер, В.П.Макридин. Т. 2. – М.: Недра, 1988. – С. 76-118.

Родендорф, Б.Б. Об эволюции полета насекомых / Б.Б.Родендорф // Доклады Академии Наук СССР. – 1943. – Т. 40, вып. 4. – С. 187-189.

Романова, Э.П. Современные ландшафты Европы (без стран Восточной Европы) / Э.П.Романова. М.: изд-во МГУ, 1997. – 312 с.

Северцов, А.С. Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга / А.С.Северцов // Журнал общей биологии. – 1984. – Т. 45, вып. 5. – С. 586-595.

Северцов, А.С. Позвоночные в процессе филогенеза / А.С.Северцов // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, вып. 10. – С. 1210-1218.

Сергеев, М.Г. Исследовательские подходы классической и современной биогеографии: вклад российских энтомологов / М.Г.Сергеев // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 1. – С. 150-177.

Сидорский, Г.А. Цикадовые (Homoptera, Cicadariae) Нахичеванской АССР / Г.А.Сидорский // Труды Зоологического института Азербайджанской ССР. – 1938. – Т. 8, вып. 42. – С. 123-134.

Симакова, А.Н. Растительность в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM) (17–24 тыс. лет) / А.Н.Симакова, А.Ю.Пузаченко // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.) / Ред. А.К. Маркова, Т. Ванн Кольфсхотен. – М.: КМК, 2008. – 556 с.

Симпсон, Д. Темпы и формы эволюции / Д.Симпсон. – М.: Иностранная литература, 1948. – 358 с.

Синицын, В.М. Древние климаты Евразии. Ч. 1. Палеоген и неоген / В.М.Синицын. – Л.: изд-во Ленинградского университета, 1965. – 166 с.

Синицын, В.М. Введение в палеоклиматологию / В.М.Синицын. – Л.: Недра, 1967. – 231 с.

Синицын, В.М. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое / В.М.Синицын. – Л.: изд-во Ленинградского университета, 1980. – 103 с.

Станюкович, К.В. Основные типы поясности в горах СССР / К.В.Станюкович // Известия Всесоюзного Географического Общества. – 1955. – Т. 87, вып. 3. – С. 232-243.

Стратиграфия СССР / Ред. М.М.Москвин. Т. 2. Неогеновая система. – М.: Недра, 1986. – С. 1-442.

Сунцов, В.В. Происхождение и мировая экспансия микроба чумы *Yersinia pestis*: фактор изоляции / В.В.Сунцов // Успехи современной биологии. – 2014. – Т. 134, вып. 4. – С. 409-423.

Талицкий, В.И. Обзор фауны цикадовых (Homoptera, Cicadinea) Молдавской ССР / В.И.Талицкий, В.Н.Логвиненко // Труды Молдавского научно-исследовательского института садоводства, виноградарства и виноделия. – 1966. – Т. 13. – С. 231-269.

Татаринов, Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики / Л.П.Татаринов. – М.: Наука, 1976. – 258 с.

Тишечкин, Д.Ю. Цикадовые (Cicadinea, Homoptera) Московской области / Д.Ю.Тишечкин // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. – М.: Наука, 1988. – С. 3-19.

Тишечкин, Д.Ю. Призывные сигналы самцов цикадовых семейства Cixiidae (Homoptera, Cicadinea) в сравнении с сигналами некоторых других фульгороидов (Homoptera, Cicadinea, Fulgoroidea) / Д.Ю.Тишечкин // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76, вып. 9. – С. 1016-1024.

Тишечкин, Д.Ю. Акустические сигналы цикадовых семейства Issidae (Homoptera, Cicadinea) в сравнении с сигналами других Fulgoroidea и замечаниями о таксономическом статусе подсемейства Caliscelinae / Д.Ю.Тишечкин // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77, вып. 11. – С. 1257-1265.

Тишечкин, Д.Ю. Использование биоакустических признаков для различения криптических видов насекомых: возможности, ограничения, перспективы / Д.Ю.Тишечкин // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, вып. 12. – С. 1417-1436.

Туниев, Б.С. О четвертичных изменениях состава и распределения герпетофауны Северо-Западного Кавказа // Итоги и перспективы экологического мониторинга в заповедниках. Материалы научной конференции, посвященной 70-

летию Кавказского заповедника / Ред. Н.Т.Тимухин, В.В.Черпаков, Л.Г.Горчарук, П.А.Тильба. – Сочи, 1994. – С. 170-173.

Уильямс, М. Геология / М.Уильямс // Сахара / Ред. В.М. Неронов, В.Е. Соколов. – М.: Прогресс, 1990. – С. 44-53.

Ушаков, С.А. Дрейф материков и климаты Земли / С.А.Ушаков, Н.А.Ясаманов. – М.: Мысль, 1984. – 206 с.

Физико-географический атлас мира / Ред. И.П.Герасимов и др. – Москва, 1964. – 298 с.

Флеров, К.К. Зоогеография палеогена Азии / К.К.Флеров, Е.И.Беляева, М.М.Яновская, А.А.Гуреев, И.М.Новодворская, В.С.Корнилова, Н.С.Шевырева, Е.Н.Курочкин, В.В.Жерихин, В.М.Чхиквадзе, Г.Г.Мартинсон, Н.В.Толстикова, А.Л.Чепалыга, Л.И.Фотьянова // Труды Палеонтологического института. – 1974. – Т. 146. – 302 с.

Франц, Г. Сравнительный анализ биогеографии и экологии Альп и Кавказа / Г.Франц // Исследования структуры животного населения почв / Ред. Б.Р.Стриганова. Москва: Наука, 1994. – С. 6-31.

Храмушин, А.Е. О вредителях семенной люцерны в лесостепных районах Зауралья / А.Е.Храмушин // Известия Естественно-научного института при Молотовском государственном университете. – 1954. – Т. 13, вып. 8. – С. 849-883.

Ископаемые цветковые растения СССР / А.Л.Тахтаджян ред. – Ленинград: Наука, 1974. – 188 с + 124 таблицы фотографий.

Челпакова, Ж.М. Новые виды цикадовых рода *Celyphoma* Em. (Homoptera, Issidae) из Иссыккульской и Кочкорской котловин Киргизии / Ж.М.Челпакова // Энтомологическое обозрение. – 1989. – Т. 68, вып. 2. – С. 250-251.

Челпакова, Ж.М. Цикадовые Северо-Восточного Кыргызстана / Ж.М.Челпакова. – Бишкек: Илим, 1994. – 138 с.

Чернов, Ю.И. О путях и источниках формирования фауны малых островов Океании / Ю.И.Чернов // Журнал общей биологии. – 1982. – Т. 43, вып. 1. – С. 35-47.

Чернов, Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов / Ю.И.Чернов // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 67, вып. 10. – С. 1445-1458.

Чумак, В.А. Особенности развития цикадки *Agalmatium bilobum* Fieb. (Homoptera: Issidae) на лаванде в Крыму / В.А.Чумак // Известия Харьковского Энтомологического Общества. – 2005. – Т. 12, вып. 1-2. – С. 225-227.

Чумаков, Н.М. Теплая биосфера / Н.М.Чумаков // Природа. – 1997. – N. 5. – С. 66-80.

Чумаков, Н.М. Общий обзор позднемезозойского климата и событий / Чумаков, Н.М. // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Ред. М.А.Семихатов, Н.М.Чумаков. – М.: Наука, 2004. – С. 44–51.

Шаталкин, А.И. 2005. Молекулярные филогении – революционный прорыв в систематике / А.И.Шаталкин // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. – М.: КМК. – С. 30-43.

Щербаков, Д.Е. Диагностика семейств цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) по крыльям. I. Переднее крыло / Д.Е.Щербаков // Энтомологическое обозрение. – 1981. – Т. 60, вып. 4. – 828-843.

Щербаков, Д.Е. Диагностика семейств цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) по крыльям. II. Заднее крыло / Д.Е.Щербаков // Энтомологическое обозрение. – 1982. – Т. 61, вып. 3. – 528-536.

Abaii, M. Pests of forest trees and shrubs of Iran. Ministry of Agriculture / M.Abaii. Iran: Agricultural Research, Education & Extension Organization, 2000. – 178 pp.

Ackerly, D.D. Evolution, origin and age of lineages in the Californian and Mediterranean floras / D.D.Ackerly // Journal of Biogeography. – 2009. – V. 36. – P. 1221-1233.

Ahrens, A. Issus lauri Germ. / A.Ahrens // Fauna Insectorum Europae. – 1814. – V. 2. – P. 19.

Aljunid, S.F. Ultrastructure of sensilla on the antennal pedicel of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Insecta: Homoptera) / S.F.Aljunid, M.Anderson // Cell Tissue Research. – 1983. – V. 228. – P. 313-322.

Allen, R.B. Slaves, freedmen, and indentured laborers in colonial Mauritius / R.B.Allen. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

Amyot, C.J.B. Deuxième partie. Homoptères. Homoptera Latr. / C.J.B.Amyot, J.G.A.Serville // Histoire Naturelle des Insectes. Hémiptères. – Paris: Librairie Encyclopedique de Borot, 1843. – С. 1-676.

Arensburger, P. Biogeography and phylogeny of the New Zealand Cicada genera (Hemiptera: Cicadidae) based on nuclear and mitochondrial DNA data / P.Arensburger, T.R.Buckley, C.Simon, M.Moulds, K.E.Holsinger // Journal of Biogeography. – 2004. – V. 31. – P. 557-569.

Artimo, P. ExPASy: SIB bioinformatics resource portal / P.Artimo, M.Jonnalagedda, K.Arnold, D.Baratian, G.Csardi, E.de Castro, S.Duvaud, V.Flege, A.Fortier, E.Gasteiger, A.Grosdidier, C.Hernandez, V.Ioannidis, D.Kuznetsov, R.Liechti, S.Moretti, K.Mostaguir, N.Redaschi, G.Rossier, I.Xenarios, H.Stochinger // Nucleic Acids Research. – 2012. – 40(W1), W597.W603.

Attié, M. Les insectes phytophages associés à des plantes exotiques envahissantes à l'île de La Réunion (Mascareignes) / M.Attié, S.Baret, D.Strasberg // Revue D Ecologie-la Terre Et La Vie. – 2005. – V. 60. – P. 107-125.

Attié, M., Bourgoïn T., Veslot J., Soulier-Perkins A. Patterns of trophic relationships between planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) and their host plants on the Mascarene Islands / M.Attié, T.Bourgoïn, J.Veslot, A.Soulier-Perkins // Journal of Natural History. – 2008. – V. 42, N. 2-3. – P. 1591-1638.

Axelrod, D.I. History of the mediterranean ecosystem in California / D.I.Axelrod // Mediterranean type ecosystems / F.DiCatri, H.A.Mooney Eds. – Berlin: Springer-Verlag, 1973. – P. 225-305.

Axelrod, D.I. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa / D.I.Axelrod, P.H.Raven // Biogeography and Ecology of Southern Africa / M.J.A.Werger Ed. The Hague: Junk, 1978. – P. 77-130.

Azzaroli, A. Biogeografia dei mammiferi della Sardegna / A.Azzaroli // Lavori della Societa Italiana di Biogeografia (N.S.). – 1983. – V. 8. – P. 35-52.

Azzaroli, A. Terrestrial mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian / A.Azzaroli, G.Guazzone // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1980. – V. 29. – P. 155-167.

Badmin, J. Overwintering biology of nymphs of *Issus coleoptratus* (Hemiptera: Issidae) / J.Badmin // British Journal of Entomology and Natural History. – 2010. – V. 23, N. 1. – P. 39-44.

Bamford, M. Tertiary angiosperm woods from the west coast of South Africa / M.Bamford // Abstracts of VI Conference of IOP. Quinquangdao, Hubei. – 2000. – P. 7-8.

Bartlett, C.R. A review of the planthoppers (Hemiptera: Fulgoroidea) of the United States / C.R.Bartlett, L.B.O'Brien, S.W.Wilson // *Memoires of the American Entomological Society*. – 2014. – V. 50. – P. 1-187.

Becker, A. Naturhistorische mittheilungen / A.Becker // *Bulletin de le Société Impériale des naturalistes de Moscou*. – 1865. – V. 37. – P. 477-493.

Behrensmeyer, A.K. Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals / A.K.Behrensmeyer, J.D.Damuth, W.A.DiMichele, R.Potts, H.-D.Sues, S.L.Wing. – Chicago: University of Chicago Press, 1992. – 588 pp.

Bennett, K.D. The rate of spread and population increase of forest trees during the postglacial / K.D. Bennett // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. – 1986. – V. 314. – P. 523-531.

Bergevin, E. Description de deux espèce nouvelles d'*Hysteropterum* (Hémipt., Issidae) de l'Afrique du Nord / E.Bergevin // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*. – 1915. – V. 7. – P. 71-77.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hémipt. Issidae) des provinces d'Alger et de Constantine / E.Bergevin // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*. – 1917a. – V. 8. – P. 50-54.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hémiptère Issidae) de la province de Constantine / E.Bergevin // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*. – 1917b. – V. 8. – P. 203-207.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hémiptère Issidae) de la province d'Oran / E.Bergevin // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*. – 1917c. – V. 8. – P. 107-111.

Bergevin, E. Description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce d'Issidae (Hémiptère-Homoptère) de Tunisie / E.Bergevin // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*. – 1917d. – V. 8. – P. 8-11.

Bergevin, E. Description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce d'Hysteropterinae (Hem. Issidae) d'Asie Mineure / E.Bergevin // *Bulletin de la Société entomologique de France*. – 1918a. – N. 5. – P. 104-108.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* [Hem. Issidae] des hauts plateaux constantinois (Algérie) / E.Bergevin // *Bulletin de la Société entomologique de France*. – 1918b. – V. 20. – P. 374-377.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce de *Sfaxia* (Hémiptère Hysteropterinae) des environs de Biskra / E.Bergevin // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. – 1918c. – V. 9. – P. 190-194.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* [Hem. Issidae] de la province d'Oran (Algérie) / E.Bergevin // Bulletin de la Société entomologique de France. – 1918d. – N. 18. – P. 338-342.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce de *Falcidius* (Hémipt., Issidae) de la province de Constantine / E.Bergevin // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. – 1919a. – V. 10. – P. 157-161.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hem. Issidae) du Maroc oriental / E.Bergevin // Bulletin de la Société entomologique de France. – 1919b. – V. 16. – P. 286-290.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hemiptera Issidae) de provinces d'Alger et d'Oran / E.Bergevin // Bulletin de la Société entomologique de France. – 1919c. – N. 19. – P. 260-263.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* du Maroc occidental / E.Bergevin // Bulletin de la Société Entomologique de France. – 1920a. – N. 9. – P. 159-162.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hemiptère Issidae) de Tunisie / E.Bergevin // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. – 1920b. – V. 11. – P. 87-90.

Bergevin, E. 1921. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* monacanthé de l'Atlas Blidéen (Hém. Issidae) / E.Bergevin // Bulletin de la Société entomologique de France. – 1921. – V. 16. – P. 241-244.

Bergevin, E. Description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce d'Issidae (Hémiptère-Homoptère) du Moyen Atlas Marocain / E.Bergevin // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. – 1922. – V. 2, N. 7-8. – P. 129-131.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce de *Falcidius* (Homoptère, Issidae) du Maroc occidental / E.Bergevin // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. – 1923a. – V. 14. – P. 80-83.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* (Hémiptère Issidae) des Hauts-Plateaux algériens / E.Bergevin // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. – 1923b. – V. 14. – P. 108-112.

Bergevin, E. Description d'une nouvelle espèce d'*Hysteropterum* monacanthé (Hémiptère Homoptère Issidae) du Maroc occidental / E.Bergevin // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. – 1925. – V. 16. – P. 159-162, pl.7.

Bertolani-Marchetti, D. Pollen paleoclimatology in the Mediterranean since Messinian time / D.Bertolani-Marchetti // Geological evolution of the Mediterranean Basin / D.J.Stanley, F.-C.Wezel Eds. – New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Springer-Verlag, 1985. – P. 525-543.

Bin, F. A new species of *Telenomus* Haliday (Hymenoptera, Scelionidae) reared from *Hysteropterum flavescens* Oliv. (Rhynchota, Fulgoridae) / F.Bin // Entomologica. – 1975. – V. 11. – P. 183-187.

Blackman, R.L. Sex determination in insects / R.L.Blackman // Insect Reproduction / S.R.Leather, J.Hardie Eds. – Boca Raton, Florida, USA: CRC Press, 1995. – P. 57-97.

Blondel, J. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: human and non-human determinants / J.Blondel, J.Aronson // Mediterranean-type ecosystems. The function of biodiversity / G.W.Davis, D.M.Richardson Eds // Ecological Studies. – 1995. – V. 109. – P. 43-119.

Boccaletti, M. Palinspasic restoration and paleogeographic reconstruction of the peri-Tyrrhenian area during the Neogene / M.Boccaletti, N.Ciaranfi, D.Cosentino, G.Deiana, R.Gelati, F.Lentini, F.Massari, G.Moratti, T.Pescatore, F.Ricci Lucchi, L.Tortorici // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1990. – V. 77. – P. 41-50.

Bodenheimer, F.S. Prodrômus faunae palestinae. Essai sur les éléments zoogéographiques et historiques du Sud-ouest du Sous-règne Paléarctique / F.S.Bodenheimer // Mémoires présentés à l'Institut d'Égypte et publiés sous les auspices de sa Majesté Farouk Ire, Roi d'Égypte. – 1937. – V. 33. – P. 1-286.

Bonfils, J. Un nouveau genre d'Issidae de l'île de la Réunion: *Borbonissus* n. gen. (Hemiptera, Fulgoromorpha) / J.Bonfils, M.Attié, B.Reynaud // Bulletin de la Société Entomologique de France. – 2001. – V. 106. – P. 217-224.

Bosch, C.H. *Haplocoelum foliolosum* (Hiern) Bullock / C.H.Bosch // *Protata* 7(2): Timbers/Bois d'œuvre 2. [CD-Rom] / R.H.M.J.Lemmens, D.Loupe, A.A.Oteng–Amoako Eds. – PROTA, Wageningen, Netherlands, 2011.

Boulard, M. Contribution à l'étude des Issidae. L'oothèque terrestre des «Hysteropterum», un problème évolutif / M.Boulard // *Bulletin de la Société entomologique de France*. – 1987. – V. 92, N. 1-2. – P. 5-15.

Bourgoin, T. Morphologie antennaire des Tettigometridae (Hemiptera Fulgoromorpha) / T.Bourgoin // *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*. – 1985. – V. 2, N. 1. – P. 11-20.

Bourgoin, T. Female genitalia in Hemiptera Fulgoromorpha, morphological and phylogenetic data / T.Bourgoin // *Annales de la Société entomologique de France*. – 1993. – V. 29, N. 3. – P. 225-244.

Bourgoin, T. Molecular phylogeny of Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera, Archaeorrhyncha). The enigmatic Tettigometridae: evolutionary affiliations and historical biogeography / T.Bourgoin, J.D.Steffen-Campbell, B.C.Campbell // *Cladistics*. – 1997. – V. 13. – P. 207-224.

Bourgoin T. 2016. FLOW (Fulgoromorpha Lists on The Web): a world knowledge base dedicated to Fulgoromorpha. Version 8, updated 2 July 2016. – Режим доступа: <http://hemiptera-databases.org/flow/>.

Bourgoin, T. Sensory plate organs of the antenna in the Meenoplidae-Kinnaridae group (Hemiptera: Fulgoromorpha) / T.Bourgoin, V.Deiss // *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. – 1994. – V. 23, N. 2. – P. 159-168.

Bourgoin, T. Comparative morphology of female genitalia and the copulatory mechanism in Trypetimorphini (Hemiptera, Fulgoromorpha, Tropiduchidae) / T.Bourgoin, J.Huang // *Journal of Morphology*. – 1991. – V. 207. – P. 149-155.

Bourgoin, T. From micropterism to hyperpterism: recognition strategy and standardized homology-driven terminology of the forewing venation patterns in planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) / T.Bourgoin, R.-R.Wang, M.Asche, H.Hoch, A.Soulier-Perkins, A.Stroiński, S.Yap, J.Szwedo // *Zoomorphology*. – 2014. – V. 134. – P. 63-77.

Bourgoin, T. First fossil record of the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) – a new early Miocene Dominican amber genus extends the distribution of Augilini to the

Neotropics / T.Bourgoin, R.-R.Wang, V.M.Gnezdilov // Journal of Systematic Palaeontology. – 2015. – P. 1-8. DOI: 10.1080/14772019.2015.1032376 [2].

Bräunig, P. Sensory pits – enigmatic sense organs of the nymphs of the planthopper *Issus coleoptratus* (Auchenorrhyncha, Fulgoromorpha) / P.Bräunig, K.Krumpholz, W.Baumgartner // Arthropod Structure & Development. – 2012. – V. 41. – P. 443-458.

Briggs, J.C. The historic biogeography of India: isolation or contact? / J.C.Briggs // Systematic Zoology. – 1989. – V. 38, N. 4. – P. 322-332.

Briggs, J.C. Fishes and birds: Gondwana life rafts reconsidered / J.C.Briggs // Systematic Biology. – 2003a. – V. 52, N. 4. – P. 548-553.

Briggs J.C. The biogeographic and tectonic history of India / J.C.Briggs // Journal of Biogeography. – 2003b. – V. 30. – P. 381-388.

Broecker, W.S. Insolation changes, ice volumes and the O<sup>18</sup> record in deep sea cores / W.S.Broecker, J.van Donk // Review of geophysics and space physics. – 1970. – V. 8. – P. 169-198.

Brullé, G.A. Homoptères. Première Partie Zoologie Deuxième Section des Animaux Articulés / G.A.Brullé // Expédition scientifique de Morée Section des Sciences Physiques. – 1832. – V. 3. – P. 1-400.

Burrows, M. Jumping performance of planthoppers (Hemiptera, Issidae) / M.Burrows // The journal of Experimental Biology. – 2009. – V. 212. – P. 2844-2855.

Burrows, M. Actions of motor neurons and leg muscles in jumping by planthopper insects (Hemiptera, Issidae) / M.Burrows, P.Braünig // The Journal of Comparative Neurology. – 2010. – V. 518. – P. 1349-1369.

Burrows, M. Interacting gears synchronize propulsive leg movements in a jumping insect / M.Burrows, G.Sutton // Science. – 2013. – V. 341. – P. 254-256.

Campbell, B.C. Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences / B.C.Campbell, J.D.Steffen-Campbell, J.T.Sorensen, R.J.Gill // Systematic Entomology. – 1995. – V. 20. – P. 175-194.

Carpenter, J. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms / J.Carpenter // Cladistics. – 1988. – V. 4. – P. 291-296.

Ceotto, P. Molecular phylogenetics of cixiid planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha): new insights from combined analyses of mitochondrial and nuclear genes /

P.Ceotto, G.J.Kergoat, J.-Y.Rasplus, T.Bourgoin // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2008. – V. 48. – P. 667-678.

Chan, M.-L. Issidae of Taiwan (Homoptera: Fulgoroidea) / M.-L.Chan, Ch.-T.Yang. – Taichung: Chen Chung Book, 1994. – 188 p.

Chan, M.-L. *Thabena brunnifrons* (Hemiptera: Issidae), new alien species in Taiwan, with notes on its biology and nymphal morphology / M.-L.Chan, H.-T.Yeh, V.M.Gnezdilov // *Formosan Entomologist*. – 2013. – V. 33. – P. 149-159.

Chang, Zh.-M. Review of the genus *Neotetricodes* Zhang et Chen (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) with description of two new species / Zh.-M.Chang, L.Yang, Zh.-G.Zhang, X.-Sh.Chen // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 4057, N 3. – P. 340-352.

Cheng, Ch.-L. Nymphs of Issidae of Taiwan (Homoptera) / Ch.-L.Cheng, Ch.-T.Yang // *Chinese Journal of Entomology*. – 1991a. – V. 11. – P. 232-241.

Cheng, Ch.-L. Nymphs of Issidae of Taiwan (III) (Homoptera) / Ch.-L.Cheng, Ch.-T.Yang // *Plant Protection Bulletin*. – 1991b. – V. 33. – P. 323-333.

Cheng, Ch.-L. Nymphs of Issidae of Taiwan (IV) (Homoptera) / Ch.-L.Cheng, Ch.-T.Yang // *Plant Protection Bulletin*. – 1991c. – V. 33. – P. 334-343.

Cheng, Ch.-L. The nymphs of Issidae in Taiwan (II) (Homoptera) / Ch.-L.Cheng, Ch.-T.Yang // *Journal of Taiwan Museum*. – 1992. – V. 45, N. 1. – P. 29-60.

Chen, X.-Sh. Issidae and Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from China / X.-Sh.Chen, Zh.-G.Zhang, Zh.-M.Chang. – Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 2014. – 242 p.

Cobben, R.H. Das aero-micropilare System des Homoptereneier und Evolutionstrends bei Zikadeneiern / R.H.Cobben // *Zoologische Beiträge (N.F.)*. – 1965. – Bd. 11, Hf. 1-2. – S. 14-69.

Cody, M.L. Convergence versus nonconvergence in mediterranean-climate ecosystems / M.L.Cody, H.A.Mooney // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1978. – V. 9. – P. 265–321.

Colinvaux, P.A. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times / P.A.Colinvaux, P.E.De Oliveira, J.E.Moreno, M.C.Miller, M.B.Bush // *Science*. – 1996. – V. 274. – P. 85-88.

Constant, J. Revision of the Eurybrachidae (IV). The Australian genus *Gelastopsis* Kirkaldy, 1906 (Hemiptera: Fulgoromorpha: Eurybrachidae) / J.Constant // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie. – 2005. – V. 75. – P. 57-69.

Constant, J. Two new species of the genus *Neogergithoides* Sun, Meng & Wang, 2012 extend its distribution to Northern Vietnam (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) / J.Constant, H.T.Pham // Belgian Journal of Entomology. – 2015. – V. 33. – P. 1-15.

Coope, G.R. The response of insect faunas to glacial–interglacial climatic fluctuations / G.R.Coope // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. – 1994. – V. 344. –P. 19-26.

Cooper, A. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution / A.Cooper, C.Lalueza-Fox, S.Anderson, A.Rambaut, J.Austin, R.Ward // Nature. – 2001. – V. 409. – P. 704-707.

Costa, A. Generi e specie d'Insetti della Fauna Italiana / A.Costa // Annuario del Museo Zoologico della R. Università di Napoli. – 1864. – V. 2. –P. 128-138.

Costa, A. Diagnosi di nuovi Artropodi trovati in Sardegna (1) / A.Costa // Bullettino della Società Entomologica Italiana. – 1883. – V. 15. – P. 332-341.

Cowling, R.M. Plant diversity in Mediterranean-climate regions / Cowling, R.M., Rundel, Ph.W., Lamont, B.B., Arroyo, M.K. & Arianoutsou, M. // Trends in Ecology and Evolution. – 1996. – V. 11, N. 9. – P. 362-372.

Cox, C.B. Biogeography. An ecological and evolutionary approach / C.B.Cox, P.D.Moore. – Blackwell Science, 1995. Fifth edition. – 326 p.

Cracraft, J. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event / J.Cracraft // Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences. – 2001. – V. 268. – P. 459-469.

Cryan, J.R. Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic? / J.R.Cryan, J.M.Urban // Systematic Entomology. – 2012. – V. 37, N. 1. – P. 7-21.

Davis, M.B. Quaternary history of deciduous forests of Eastern North America and Europe / M.B.Davis // Annales Missouri Botanical Garden. – 1983. – V. 70. – P. 550-563.

Davis, Ch.C. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae / Ch.C.Davis, Ch.D.Bell, S.Mathews, M.J.Donoghue // Proceedings of the National Academy of Sciences. USA (PNAS). – 2002. – V. 99, N 10. – P. 6833-6837.

Demir, E. Auchenorrhyncha (Homoptera) data from Ankara with two new records to Turkey / E.Demir // Munis Entomology & Zoology. – 2007. – V. 2, N 2. – P. 481-492.

Demir, E. Two new replacement names for genera in Dictyopharidae and Acanaloniidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha) / E.Demir, H.Ozdikmen // Proceedings of the Entomological Society of Washington. – 2009. – V. 111, N 1. – P. 271.

Dinesen, L. A new genus and species of perdicine bird (Phasianidae, Perdicini) from Tanzania: a relict form with Indo-Malayan affinities / L.Dinesen, T.Lehmberg, J.O.Svendsen, L.A.Hansen, J.Fjeldså // Ibis. – 1994. – V. 136. – P. 3-11.

Distant, W.L. "Sealark" Rhynchota / W.L.Distant // Transactions of the Linnean Society of London. Ser. 2 (Zoology). – 1909. – V. 13, N 1. – P. 29-48.

Distant, W.L. New genera and species of Rhynchota (Homoptera) / W.L.Distant // The Annals and Magazine of Natural History. – 1912. – V. 8. – P. 640-652.

Distant, W.L. Rhynchota. Homoptera: Appendix / W.L.Distant // The fauna of British India, including Ceylon and Burma. V. 6. – London: Taylor and Francis, 1916. – 248 p.

Distant, W.L. Rhynchota. Part II: Suborder Homoptera. In: Gardiner J.S. (ed.) The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905, under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M.A. V. 6 / W.L.Distant // Transactions of the Linnean Society of London. Ser. 2 (Zoology). – 1917. – V. 17, N 3. – P. 273-322.

Dlabola, J. Results of the zoological expedition of the National Museum in Prague to Turkey. 20. Homoptera Auchenorrhyncha / J.Dlabola // Acta entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1957. – V. 31. – P. 19-68.

Dlabola, J. Zikaden-Ausbeute von Kaukasus (Homoptera Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1958. – V. 32. – P. 317-352.

Dlabola, J. Fünf neue Zikaden-Arten aus dem Gebiet des Mittelmeeres / J.Dlabola // Bullettino della Società Entomologica Italiana. – 1959. – V. 89, N. 9-10. – P. 150-155.

Dlabola, J. Die Zikaden von Zentralasien, Dagestan und Transkaukasien (Homopt. Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1961. – V. 34. – P. 241-358.

Dlabola, J. Die Zikaden Afghanistans (Homoptera, Auchenorrhyncha). II. Teil / J.Dlabola // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft E.V. – 1964. – Bd. 54. – S. 237-255.

Dlabola, J. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. Nr. 163: Homoptera, Auchenorrhyncha / J.Dlabola // Acta Entomologica Bohemoslovaca. – 1968. – V. 65, N. 5. – P. 364-374.

Dlabola, J. Taxonomische und chorologische Ergänzungen der Zikadenfauna von Anatolien, Iran, Afghanistan und Pakistan (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Entomologica Bohemoslovaca. – 1971a. – V. 68. – P. 377-396.

Dlabola, J. Taxonomische und chorologische Ergänzungen zur türkischen und iranischen Zikadenfauna (Homopt. Auchenorrhyncha) (Sammelausbeute von Dr. Wittmer, mit einem Nachtrag über andere Gebiete der Paläarktis) / J.Dlabola // Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1971b. – V. 14. – P. 115-138.

Dlabola, J. Ergebnisse der Tschechoslowakisch-iranischen entomologischen Expedition nach dem Iran 1970. Nr. 3: Homoptera, Auchenorrhyncha (I. Teil) / J.Dlabola // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. 6 (Supplementum). – 1974a. – P. 29-73.

Dlabola, J. Übersicht der Gattungen *Anoplotettix*, *Goldeus* und *Thamnotettix* mit Beschreibungen von 7 neuen mediterranen Arten (Homoptera: Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1974b. – V. 15. – P. 103-129.

Dlabola, J. Zur Taxonomie und Chorologie einiger mediterraner Zikaden / J.Dlabola // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 1974c. – V. 20, N. 3-4. – P. 289-308.

Dlabola, J. Neue mediterrane Zikadenarten der Gattungen *Hysteropterum* Amyot & Serville, 1843, *Macropsidius* Ribaut, 1952, und *Chlorita* Fieber, 1872 (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Beaufortia. – 1975. – V. 23. – P. 75-83.

Dlabola, J. Neue Zikaden-Taxone von *Mycterodus*, *Erythria*, *Selenocephalus* und *Goldeus* (Homoptera: Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta zoologica Hungariae. – 1977. – V. 23, N. 3-4. – P. 279-292.

Dlabola, J. *Tshurtshurnella*, *Bubastia* und andere verwandte Taxone (Auchenorrhyncha, Issidae) / J.Dlabola // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1979a. – V. 76. – P. 266-286.

Dlabola, J. Neue Zikaden aus Anatolien, Iran und aus südeuropäischen Ländern (Homoptera: Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 1979b. – V. 25, N. 3-4. – P. 235-257.

Dlabola, J. Insects of Saudi Arabia. Homoptera / J.Dlabola // Fauna of Saudi Arabia. – 1979 c. – V. 1. – P. 115-139.

Dlabola, J. Tribus-Einteilung, neue Gattungen und Arten der Subf. Issinae in der eremischen Zone (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Musei Nationalis Pragae. – 1980a. – V. 36B, N. 4. – P. 173-248.

Dlabola, J. Neue Zikadenarten der Gattungen *Siculus* gen. n., *Mycterodus* und *Adarrus* aus Südeuropa und 6 neue *Mycterodus* aus Iran (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta faunistica entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1980b. – V. 16. – P. 55-71.

Dlabola, J. Ergebnisse der tschechoslowakisch-iranischen entomologischen Expeditionen nach dem Iran (1970 und 1973) (Mit Angaben über einige Sammelresultate in Anatolien) Homoptera: Auchenorrhyncha (II. Teil) / J.Dlabola // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1981a. – V. 40. – P. 127-311.

Dlabola, J. Neue griechische Zikadenarten der Fam. Cixiidae, Issidae und Cicadellidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1981b. – V. 16. – P. 5-13.

Dlabola, J. Fortsetzung der Ergänzungen zur Issiden-Taxonomie von Anatolien, Iran und Griechenland (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Musei Nationalis Pragae. – 1982. – V. 38B, N. 3. – P. 113-169.

Dlabola, J. Neue mediterrane, meistens anatolische Issiden (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Entomologica Bohemoslovaca. – 1983. – V. 80. – P. 114-136.

Dlabola, J. Typenrevision einiger mediterraner bzw. nordafrikanischer *Hysteropterum* (s.l.). (Auchenorrhyncha – Issidae) / J.Dlabola // Acta faunistica entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1984. – V. 17. – P. 27-67.

Dlabola, J. Neue mediterrane, eremische und ostafrikanische Issiden-Taxone (Hom., Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Sbornik Narodniho Muzea v Praze Rada B Prirodni Vedy. – 1985. – V. 40, N. 3-4. – P. 217-243.

Dlabola, J. Neue Arten der Fulgoromorphen Zikaden-Familien vom Mittelmeergebiet und Nahen Osten / J.Dlabola // Acta Musei Nationalis Pragae. – 1986. – V. 42B, N 3-4. – P. 169-196.

Dlabola, J. Zur Tribus-Einteilung der Issinae und Beschreibung von drei neuen Taxa (Homoptera, Issidae) / J.Dlabola // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1987a. – V. 42. – P. 61-71.

Dlabola, J. Neue taxonomische Erkenntnisse über die Gattungen *Ommatidiotus* und *Conosimus* (Homoptera, Issidae) / J.Dlabola // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1987b. – V. 42. – P. 73-82.

Dlabola, J. Neue ostmediterrane und iranische Zikadentaxone (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Entomologica Bohemoslovaca. – 1987c. – V. 84, N. 4. – P. 295-312.

Dlabola, J. Neue Issiden und andere Zikadenarten des Mediterraneums und vom zuliegenden Eremial (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Musei Nationalis Pragae. – 1989. – V. 45B, N. 1. – P. 21-59.

Dlabola, J. Ergänzungen zur iranischen, israelischen und benachbarten Zikadenfaunen mit Beschreibungen 30 neuer Taxone (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta Musei Nationalis Pragae. – 1994. – V. 49B. – P. 41-110.

Dlabola, J. *Mycterodus* verwandte Taxone und sieben neue Zikadenarten (Homoptera, Auchenorrhyncha) / J.Dlabola // Acta entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1997. – V. 44. – P. 301-319.

Divac, N. Prilog poznavanju srpske hemipterske faune / N.Divac // Radovi iz zoološkog instituta u Univerzitetu, Beograd. – 1907. – V. 1, N. 1. – P. 4-14.

Dodson, P. Origin of birds: the final solution? / P.Dodson // American Zoologist. – 2000. – V. 40. N. 4. – P. 504-512.

Doering, K.C. A contribution to the taxonomy of the subfamily Issinae in America North of Mexico (Fulgoridae, Homoptera). Part II / K.C.Doering // The University of Kansas Science Bulletin. – 1938. – V. 25. – P. 447-575.

Doering, K.C. A new species of *Hysteropterum* from grape (Issidae, Fulgoroidea, Homoptera) / K.C.Doering // Journal of Kansas Entomological Society. – 1958. – V. 31, N. 2. – P. 101-103.

Dufour, L. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle et à la classification de ces insectes / L.Dufour // Mémoires des Savants étrangers de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France. Paris. – 1833. – V. 4. – P. 129-462.

Dupont, L.M. Variation of the African trade wind regime during the last 140,000 years: changes in pollen flux evidenced by marine sediment records / L.M.Dupont, H.Hooghiemstra // Paleoclimatology and Paleometeorology: modern and past patterns of global atmospheric transports / M.Leinen, S.Sarnhein Eds. – Nordrecht: Kluver, 1989. – P. 733-770.

D'Urso, V. A preliminary account of the Auchenorrhyncha of the Maltese Islands (Hemiptera) / V.D'Urso, D.Mifsud // Bulletin of the Entomological Society of Malta. – 2012. – V. 5. – P. 57-72.

Emeljanov, A.F. Notes on delimitation of families of the Issidae group with description of a new species of Caliscelidae belonging to a new genus and tribe (Homoptera, Fulgoroidea) / A.F.Emeljanov // Zoosystematica Rossica. – 1999. – V. 8, N. 1. – P. 61-72.

Emeljanov, A.F. Fixation of the type species for the genus *Laticica* Emeljanov, 1971, with description of a new genus of issids (Homoptera, Cicadina: Issidae) / A.F.Emeljanov // Zoosystematica Rossica. – 2001a. – V. 9, N. 1. – P. 99-100.

Emeljanov, A.F. New genus of the family Issidae from Tadzhikistan (Homoptera, Auchenorrhyncha) / A.F.Emeljanov // Tethys Entomological Research. – 2001b. – V. 3. – P. 61-62.

Emeljanov, A.F. Larval characters and their ontogenetic development in Fulgoroidea (Homoptera, Cicadina) / A.F.Emeljanov // Zoosystematica Rossica. – 2001c. – V. 9, N. 1. – P. 101-121.

Emeljanov, A.F. New taxa and new data on distribution of the subfamily Orgeriinae in the Mediterranean (Homoptera, Dictyopharidae) / A.F.Emeljanov // Zoosystematica Rossica. – 2002. – V. 11, N. 2. – P. 311-319.

Esseghir, S. Speciation of *Phlebotomus* sandflies of the subgenus *Larrousius* coincided with the late Miocene-Pliocene aridification of the Mediterranean subregion / S.Esseghir, P.D.Ready, R.Ben-Ismaïl // Biological Journal of the Linnean Society. – 2000. – V. 70. – P. 189-219.

Esu, D. Paleobiogeografia dei vertebrati e dei molluschi continentali del Terziario e del Quaternario della Sardegna / D.Esu, T.Kotzakis // *Lavori della Società Italiana di Biogeografia (N.S.)*. – 1983. – V. 8. – P. 53-82.

Fabricius, J.C. *Ryngota* / J.C.Fabricius // *Species insectorum exhibentes eorum differentias specificas, synonyma auctorum, loca natalia, metamorphosin adiectis observationibus, descriptionibus*. – 1781. – V. 2. – P. 1-517.

Fabricius, J.C. *Ryngota* / J.C.Fabricius // *Entomologia systematica emendate et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. – 1794. – V. 4. – P. 1-472.

Fabricius, J.C. *Rhyngota* / J.C.Fabricius // *Systema Rhyngotorum secundum ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. – Brunsvigae: C. Reichard, 1803. – P. 1-314.

Farris, J.S. A successive approximations approach to character weighting / J.S.Farris // *Systematic Zoology*. – 1969. – V. 18. – P. 374-385.

Farris, J.S. The logical basis of phylogenetic analysis / J.S.Farris // *Advances in cladistics*. – 1983. – V. 2. – P. 7-36.

Fennah, R.G. The external male genitalia of Fulgoroidea / R.G.Fennah // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. – 1945a. – V. 47, N. 8. – P. 217-229.

Fennah, R.G. Characters of taxonomic importance in the pretarsus of Auchenorrhyncha (Homoptera) / R.G.Fennah // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. – 1945b. – V. 47, N. 5. – P. 120-128.

Fennah, R.G. Fulgoroidea of Fiji / R.G.Fennah // *Bernice P. Bishop Museum Bulletin*. – 1950. – N. 202. – P. 1-122.

Fennah, R.G. The higher classification of the family Issidae (Homoptera: Fulgoroidea) with descriptions of new species / R.G.Fennah // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. – 1954. – V. 105, N. 19. – P. 455-474.

Fennah, R.G. New and little known Lophopidae and Issidae from Australasia (Homoptera: Fulgoroidea) / R.G.Fennah // *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*. – 1955. – V. 24. – P. 165-173.

Fennah, R.G. New and little known Fulgoroidea from South Africa (Homoptera) / R.G.Fennah // *Annales of Natal Museum*. – 1967a. – V. 18, N. 3. – P. 655-714.

Fennah, R.G. Fulgoroidea from the Galapagos Archipelago / R.G.Fennah // Proceedings of the California Academy of Sciences. Ser. 4. – 1967b. – V. 35, N. 4. – P. 53-102.

Fennah, R.G. The higher classification of the Nogodinidae (Homoptera, Fulgoroidea) with the description a new genus and species / R.G.Fennah // Entomologist's Monthly Magazine. – 1978. – V. 113. – P. 113-119.

Fennah, R.G. A tribal classification of the Tropicuchidae (Homoptera: Fulgoroidea), with the description of a new species on tea in Malaysia / R.G.Fennah // Bulletin of Entomological Research. – 1982. – V. 72. – P. 631-643.

Fennah, R.G. Revisionary notes on the classification of the Nogodinidae (Homoptera, Fulgoroidea), with description of a new genus and a new species / R.G.Fennah // Entomologist's Monthly Magazine. – 1984. – V. 120. – P. 81-86.

Fennah, R.G. A recharacterisation of the Ommatidiotini (Hem.–Hom., Fulgoroidea, Issidae, Caliscelinae) with the description of two new genera / R.G.Fennah // Entomologist's Monthly Magazine. – 1987a. – V. 123. – P. 243-247.

Fennah, R.G. A new subfamily of Nogodinidae (Homoptera: Fulgoroidea) with the description of a new species of Gastrinia / R.G.Fennah // Proceedings of the Entomological Society of Washington. – 1987b. – V. 89, N. 2. – P. 363-366.

Fernandez-Palacios, J.M. A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests / J.M.Fernandez-Palacios, L.deNascimento, R.Otto, J.D.Delgado, E.Garcia-del-Rey, J.R.Arevalo, R.J.Whittaker // Journal of Biogeography. – 2011. – V. 38. – P. 226-246.

Ferrari, P.M. Materiali per lo studio della Fauna Tunisina raccolta da G. e L. Doria / P.M.Ferrari // Annali del Museo Civico di storia naturale di Genova. Ser. 2. – 1884. – V. 1. – P. 439-522.

Ferrari, P.M. Rincoti omotteri raccolti nell'Italia Centrale e Meridionale del Prof. G. Gavanna / P.M.Ferrari // Bulletino della Societa Entomologica Italiana. – 1885. – V. 17. – P. 269-292.

Fick, W. Über den Darmtrakt der Fulgoromorpha (Homoptera, Auchenorrhyncha) / W.Fick. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereichs Biologie der Universität Hamburg. – Hamburg, 1981. – 166 s.

Fieber, F.X. Katalog der europäischen Cicadinen, nach Originalien mit Benützung der neuesten Literatur / F.X.Fieber. – Wien: Druck und Verlag von C. Gerold Sohn, 1872. – P. 1-19.

Fieber, F.X. Les Cicadines d'Europe d'après les originaux et les publications les plus récentes. Deuxième partie: Descriptions des espèces. Traduit de l'allemand par Ferd. Rieber / F.X.Fieber // *Revue et Magasin de Zoologie*. Ser. 3. – 1876. – V. 4. – P. 11-268.

Fieber, F.-X. Les Cicadines d'Europe d'après les originaux et les publications les plus récentes. Deuxième partie (suite): Descriptions des espèces. Traduit de l'allemand par Ferd. Rieber / F.X.Fieber // *Revue et Magasin de Zoologie*. Ser. 3. – 1877. – V. 5. – P. 1-45.

Fjeldså, J. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres / J.Fjeldså, J.C.Lovett // *Biodiversity and Conservation*. – 1997. – V. 6. – P. 325-346.

Fourcroy, A.F. Secunda section insectorum. Insecta Hemiptera. Entomologia Parisiensis, sive Catalogue Insectorum quae in Agro Parisiensi reperiuntur; Secundum methodum Geoffraeanam in sectiones, genera & species distributus; Cui addita sunt nomina trivalia & fere trecentae novae Species / A.F.Fourcroy. – Paris, 1785. – V. 1. – P. 1-231.

Friis, I. Forests and forest trees of Northeast tropical Africa / I.Friis // *Kew Bulletin Add. Ser.* 15. – 1992. – P. 1-396.

Gheerbrant, E. On the early biogeographical history of the African placentals / E.Gheerbrant // *Historical Biology*. – 1990. – V. 4. – P. 107-116.

Gheerbrant, E. Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Lawrasia? / E.Gheerbrant, J.-C.Rage // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2006. – V. 241. – P. 224-246.

Giusti, F. Relationships between geological land evolution and present distribution of terrestrial gastropods in the western Mediterranean area / F.Giusti, G.Manganelli // *World-wide snails. Biogeographical studies on non-marine Mollusca* / A.Solem, A.C.van Bruggen Eds. – Leiden: E.J. Brill and Dr. W. Backhuys, 1984. – P. 70-92.

Gnezdilov, V.M. The fauna of Cicadina (Homoptera) of the main plant formations of North–West Caucasus / V.M.Gnezdilov // *Trudy Zoologicheskogo Instituta Rossiyskoy Akademii Nauk*. – 2000. – V. 286. – P. 45-48.

Gnezdilov, V.M. New and little known leafhoppers and planthoppers from Caucasus (Homoptera, Cicadina) / V.M.Gnezdilov // *Zoosystematica Rossica*. – 2001a. – V. 9, N. 2. – P. 359-364.

Gnezdilov, V.M. Notes on *Scorlupella montana* (Becker) (Homoptera: Issidae) / V.M.Gnezdilov // *Zoosystematica Rossica*. – 2001b. – V. 9, N. 2. – P. 365-366.

Gnezdilov, V.M. Notes on the genus *Kervillea* Bergevin, 1918 (Hemiptera, Fulgoromorpha, Issidae) / V.M.Gnezdilov // *Denisia* 04, zugleich *Katalogue des OÖ. Landesmuseums*, N.F. – 2002a. – V. 176. – P. 147-154.

Gnezdilov, V.M. New species of the genus *Tshurtshurnella* Kusnezov, 1927 (Homoptera, Cicadina, Issidae) from Turkey and Lebanon / V.M.Gnezdilov // *Russian Entomological Journal*. – 2002b. – V. 11, N. 3. – P. 233-240.

Gnezdilov, V.M. On the identity and systematic position of *Hysteropterum pictifrons* Melichar, 1906 (Homoptera, Cicadina, Issidae) / V.M.Gnezdilov // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2003a. – V. 48, N. 3. – P. 213-217.

Gnezdilov, V.M. A new tribe of the family Issidae (Homoptera, Cicadina) with comments on the family as a whole / V.M.Gnezdilov // *Zoosystematica Rossica*. – 2003b. – V. 11, N. 2. – P. 305-309.

Gnezdilov, V.M. New combinations and data on distribution for some Mediterranean Issidae (Homoptera, Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov // *Zoosystematica Rossica*. – 2004. – V. 13, N 1. – P. 80.

Gnezdilov, V.M. Review of the genus *Palmallorcus* Gnezdilov (Homoptera, Fulgoroidea, Issidae) with description of a new species from Spain / V.M.Gnezdilov // *Zoosystematica Rossica*. – 2005. – V. 14, N. 1. – P. 41-43.

Gnezdilov, V.M. On the systematic positions of the Bladinini Kirkaldy, Tonginae Kirkaldy, and Trienopinae Fennah (Homoptera, Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov // *Zoosystematica Rossica*. – 2007. – V. 15, N. 2. – P. 293-297.

Gnezdilov, V.M. To the taxonomy of higher Fulgoroidea / V.M.Gnezdilov // *Bulletin of Insectology*. – 2008a. – V. 61, N. 1. – P. 119-120.

Gnezdilov, V.M. On the taxonomy of the tribe Adenissini Dlabola (Hemiptera: Fulgoromorpha: Caliscelidae: Ommatidiotinae), with the description of a new genus and a new species from Vietnam / V.M.Gnezdilov // *Acta Entomologica Slovenica*. – 2008b. – V. 16, N. 1. – P. 11–18.

Gnezdilov, V.M. Revisionary notes on some tropical Issidae and Nogodinidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2009. – V. 49, N. 1. – P. 75-92.

Gnezdilov, V.M. Three new genera and three new species of the family Issidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) from Borneo and Sumatra / V.M.Gnezdilov // Tijdschrift voor Entomologie. – 2010. – V. 153. – P. 41-52.

Gnezdilov, V.M. New records for some Western Palaeartic Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov // Acta Entomologica Slovenica. – 2011a. – V. 19, N. 2. – P. 187-192.

Gnezdilov, V.M. Revision of the genus *Bardunia* Stål (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / V.M.Gnezdilov // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2011b. – V. 58, N. 2. – P. 221-234.

Gnezdilov, V.M. A new stenopterous genus of the tribe Gaetuliini Fennah (Hemiptera, Fulgoroidea, Tropiduchidae) from southern Africa – particular intercontinental convergence / V.M.Gnezdilov // African Invertebrates. – 2012a. – V. 53, N. 2. – P. 637-644.

Gnezdilov, V.M. On the taxonomy of some Fulgoroidea (Hemiptera) / V.M.Gnezdilov // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2012b. – V. 316, N. 3. – P. 239-247.

Gnezdilov, V.M. A new genus of the family Acanaloniidae Amyot et Serville (Homoptera: Fulgoroidea) from the Caribbean Basin / V.M.Gnezdilov // Zoosystematica Rossica. – 2012c. – V. 21, N. 2. – P. 302-305.

Gnezdilov, V.M. New synonyms and combinations for the planthopper genus *Eusarima* Yang (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / V.M.Gnezdilov // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2013a. – V. 53, N. 2. – P. 485-492.

Gnezdilov, V.M. Contribution to the taxonomy of the family Tropiduchidae Stål (Hemiptera, Fulgoroidea) with description of two new tribes from Afrotropical Region / V.M.Gnezdilov // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2013b. – V. 60, N. 2. – P. 179-191.

Gnezdilov, V.M. Review of Indochinese Issini Spinola, 1839 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae), with description of a new genus from Laos / V.M.Gnezdilov // Zoosystema. – 2014a. – V. 36, N. 4. – P. 761-770.

Gnezdilov, V.M. First record of the genus *Issopulex* (Hemiptera: Fulgoroidea: Caliscelidae) from Madagascar / V.M.Gnezdilov // Zoosystematica Rossica. – 2014b. – V. 23, N. 2. – P. 234-237.

Gnezdilov, V.M. Description of a new genus and species of Hemisphaeriini from Brunei with an identification key to the Bornean species of the tribe (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / V.M.Gnezdilov // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2015a. – V. 55, N. 1. – P. 9-18.

Gnezdilov, V.M. First coloured species of the genus *Thabena* Stål (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from Vietnam with general notes on the genus / V.M.Gnezdilov // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2015b. – V. 61, N. 4. – P. 329-339.

Gnezdilov, V.M. A new genus and new species of the family Caliscelidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) from Thailand with notes on evolution of the family / V.M.Gnezdilov // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2015c. – V. 319, N. 1. – P. 120-125.

Gnezdilov, V.M. Notes on *Mycterodus drosopouloسی* Dlabola, 1982 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / V.M.Gnezdilov // Eurasian Entomological Journal. – 2015d. – V. 14, N. 3. – P. 293-295.

Gnezdilov, V.M. A new species of the genus *Tetricodes* Fennah (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from southern China / V.M.Gnezdilov // Entomotaxonomia. – 2015e. – V. 37, N. 1. – P. 27-30.

Gnezdilov, V.M. First record of the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from Madagascar, with description of new taxa from the Afrotropical Region and biogeographical notes / V.M.Gnezdilov, T.Bourgoin // Zootaxa. – 2009. – V. 2020. – P. 1-36.

Gnezdilov, V.M. New genera and new species of the tribe Elicini (Hemiptera: Fulgoroidea: Tropiduchidae) with key to tropiduchid genera known from Madagascar / V.M.Gnezdilov, T.Bourgoin // Annales Zoologici (Warszawa). – 2015. – V. 65, N. 4. – P. 599-618.

Gnezdilov, V.M. Review of the subgenus *Semirodus* Dlabola of the genus *Mycterodus* Spinola (Homoptera, Fulgoroidea, Issidae) / V.M.Gnezdilov, S.Drosopoulos // Annales de la Société Entomologique de France. – 2005. – V. 40, N. 3–4. – P. 235-241.

Gnezdilov, V.M. A new genus and new species of the family Issidae (Homoptera, Cicadina) from the West Mediterranean Region / V.M.Gnezdilov, A.Guglielmino, V.D'Urso. // Russian Entomological Journal. – 2003. – V. 12, N. 2. – P. 183-185.

Gnezdilov, V.M. New synonymy and homonymy replacement for *Conosimus caucasicus* Melichar, 1914 (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / V.M.Gnezdilov, I.Malenovský // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2008. – V. 48, N. 1. – P. 23-26.

Gnezdilov, V.M. Notes on the *Latilica maculipes* (Melichar, 1906) species group (Homoptera, Issidae) / V.M.Gnezdilov, V.Mazzoni // Redia. – 2004a. – V. 86. – P. 147-151.

Gnezdilov, V.M. A new species of the genus *Hysteropterum* Amyot & Serville, 1843 (Homoptera, Issidae) from Italy / V.M.Gnezdilov, V.Mazzoni // Annali del Museo Civico di Storia Naturale "G. Doria" Genova. Doriana. Suppl. – 2004b. – V. 7, N. 341. – P. 1-4.

Gnezdilov, V.M. A new species of the genus *Iberanum* Gnezdilov, 2003 (Homoptera: Cicadina: Issidae) from Sardinia / V.M.Gnezdilov, V.Mazzoni // Russian Entomological Journal. – 2004c. – V. 12, N. 4. – P. 355-356.

Gnezdilov, V.M. New data on taxonomy and distribution of some Fulgoroidea (Homoptera, Cicadina) / V.M.Gnezdilov, S.Drosopoulos, M.R.Wilson // Zoosystematica Rossica. – 2004. – V. 12, N. 2. – P. 217-223.

Gnezdilov, V.M. Review of the Neotropical genus *Oronoqua* Fennah, 1947 (Insecta, Hemiptera, Issidae) / V.M.Gnezdilov, J.Bonfils, H.-P.Aberlenc, Y.Basset // Zoosystema. – 2010. – V. 32, N. 2. – P. 247-257.

Gnezdilov, V.M. A new species of the planthopper genus *Conosimus* associated with an endemic shrub in southern Spain / V.M.Gnezdilov, D.Aguin-Pombo // Journal of Insect Science. – 2014. – V. 14, Art. 92. – P. 1-12. DOI: 10.1093/jis/14.1.92.

Gnezdilov, V.M. A review of the Australian genera of the planthopper family Issidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) with description of an unusual new species of *Chlamydopteryx* Kirkaldy / V.M.Gnezdilov, M.J.Fletcher // Zootaxa. – 2010. – V. 2366. – P. 35-45.

Gnezdilov, V.M. A new species of the genus *Tshurtshurnella* Kusnezov (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) from Bulgaria / V.M.Gnezdilov, I.V.Gjonov // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2015. – V. 55, N. 2. – P. 559-567.

Gnezdilov, V.M. First records of the genera *Neokodaiana* and *Sinesarima* (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from Japan with description of a new species from the Ryukyus /

V.M.Gnezdilov, M.Hayashi // Japanese Journal of Systematic Entomology. – 2015. – V. 21, N. 2. – P. 331-335.

Gnezdilov, V.M. A new species of the genus *Eusarima* Yang (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from Iran / V.M.Gnezdilov, F.Mozaffarian // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2011. – V. 51, N. 2. – P. 457-462.

Gnezdilov, V.M. Fieber's original drawings and their corresponding types for the family Issidae (Hemiptera, Fulgoromorpha) in the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris, France / V.M.Gnezdilov, A.Soulier-Perkins, T.Bourgoin // Zootaxa. – 2011. – V. 2806. – P. 24-34.

Gnezdilov, V.M. Generic changes in United States Issini (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / V.M.Gnezdilov, L.B.O'Brien // Insecta Mundi. – 2006a. – V. 20, N. 3-4. – P. 217-225.

Gnezdilov, V.M. *Hysteropterum severini* Caldwell & DeLong, 1948, a synonym of *Agalmatium bilobum* (Fieber, 1877) (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / V.M.Gnezdilov, L.B.O'Brien // The Pan-Pacific Entomologist. – 2006b. – V. 82, N. 1. – P. 50-53.

Gnezdilov, V.M. New taxa and new combinations in Neotropical Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov, L.B.O'Brien // Insecta Mundi. – 2008. – V. 31. – P. 1-26.

Gnezdilov, V.M. A new genus and new species of the tribe Caliscelini Amyot & Serville (Hemiptera: Fulgoroidea: Caliscelidae: Caliscelinae) from southern India / V.M.Gnezdilov, C.A.Viraktamath // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2011. – V. 58, N. 2. – P. 235-240.

Gnezdilov, V.M. Revision of the genus *Semissus* Melichar (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // Annales Zoologici (Warszawa). – 2005a. – V. 55, N. 3. – P. 421-428.

Gnezdilov, V.M. A new species of the genus *Mycterodus* Spinola (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) from Croatia / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // Acta Entomologica Slovenica. – 2005b. – V. 13, N. 2. – P. 77-80.

Gnezdilov, V.M. Systematic notes on tribes in the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) with the description of new taxa from Palaearctic and Oriental Regions / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // Zootaxa. – 2006. – V. 1359. – P. 1-30.

Gnezdilov, V.M. A new genus and a new species of the tribe Mithymnini (Hemiptera: Fulgoromorpha: Nogodinidae) from Namibia, with sternal sensory pits in the adult / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // *Zootaxa*. – 2007a. – V. 1453. – P. 55-62.

Gnezdilov, V.M. Review of the genus *Scantinius* Stål with notes on the tribe Parahiraciini Cheng & Yang (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea: Issidae) / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // *Arthropod Systematics & Phylogeny*. – 2007b. – V. 65, N. 1. – P. 101-108.

Gnezdilov, V.M. A new genus and new combinations in the family Issidae (Homoptera, Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // *Zoosystematica Rossica*. – 2007c. – V. 15, N. 2. – P. 301-303.

Gnezdilov, V.M. A new genus and new species of the family Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from Oman / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2007d. – V. 47. – P. 109-113.

Gnezdilov, V.M. Revision of the genus *Falcdius* Stål (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // *Journal of Natural History*. – 2008. – V. 42, N. 21-22. – P. 1447-1475.

Gnezdilov, V.M. Order Hemiptera, family Issidae / V.M.Gnezdilov, M.R.Wilson // *Arthropod fauna of the UAE*. – 2011. – V. 4. – P. 108-113.

Gnezdilov, V.M. The Western Palaearctic Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea): an illustrated checklist and key to genera and subgenera / V.M.Gnezdilov, W.E.Holzinger, M.R.Wilson // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. – 2014a. – V. 318, Suppl. 1. – P. 1-124.

Gnezdilov, V.M. A new genus of the tribe Caliscelini (Hemiptera, Fulgoroidea, Caliscelidae) from Vietnam / V.M.Gnezdilov, T.Bourgoin, A.Soulier-Perkins // *Zootaxa*. – 2014b. – V. 3900. – P. 255-262.

Gnezdilov, V.M. Vietnamese Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea): new taxa, new records and new distribution data / V.M.Gnezdilov, T.Bourgoin, A.Soulier-Perkins // *Zootaxa*. – 2014c. – V. 3847. – P. 80-96.

Gnezdilov, V.M. First record of Nearctic issid planthopper *Thionia simplex* (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) from Europe / V.M.Gnezdilov, F.Poggi // *Zoosystematica Rossica*. – 2014. – V. 23, N. 2. – P. 238-241.

Gnezdilov, V.M. New Guinean Issidae: description of new taxa in a poorly known island fauna (Hemiptera, Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov, M.Le Cesne, A.Soulier-Perkins, T.Bourgoin // *Zootaxa*. – 2015a. – V. 3904. – P. 82-94.

Gnezdilov, V.M. Difficulties in building a molecular phylogeny of the issidoid planthopper lineages (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea) / V.M.Gnezdilov, T.Bourgoin, F.Mozaffarian, S.Manzari // *Proceedings of the 1<sup>st</sup> Iranian International Congress of Entomology, Part II*. – 2015b. – P. 218-227.

Grimaldi, D. *Evolution of the insects* / D.Grimaldi, M.S.Engel. – Cambridge: Cambridge University Press, 2005. – 775 p.

Goloboff, P. NONA (NO NAME) ver. 2 / P.Goloboff. – Tucumán, Argentina: Published by the author, 1999.

Goloboff, P. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA), ver. 1.1 / Goloboff, P., S.Farris, K.Nixon. – Tucumán, Argentina: Published by the authors, 2000.

Gruev, B. *Mycterodus longivertex* sp. n. aus Bulgarien / B.Gruev // *Reichenbachia*. – 1970. – V. 13, N. 1. – P. 1-3.

Gruev, B. Über zwei Arten der Familie Issidae in Bulgarien (Homoptera, Auchenorrhyncha) / B.Gruev // *Folia Entomologica Hungarica*. – 1973. – V. 26 (Suppl.). – P. 71-74.

Guglielmino, A. Contribution to the knowledge of the Auchenorrhyncha fauna (Hemiptera: Fulgoromorpha et Cicadomorpha) of the Tuscanian-Emilian Apennines / A.Guglielmino, C.Bücker // *Redia*. – 2008. – V. 91. – P. 3-23.

Guglielmino, A. Contribution to the knowledge of the Auchenorrhyncha fauna of Central Italy (Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha) / A.Guglielmino, C.Bücker, R.Remane // *Marburger Entomologische Publikationen*. – 2005. – V. 3, N. 3. – P. 13-98.

Guglielmino, A. The Auchenorrhyncha fauna (Insecta, Hemiptera) of Villa Lante, Bagnaia (Italy): a study of an urban ecosystem / A.Guglielmino, F.Modola, E.Scarici, S.Speranza, C.Bücker // *Bulletin of Insectology*. – 2015. – V. 68, N. 2. – P. 239-253.

Hall, R. *Reconstructing Cenozoic SE Asia* / R.Hall // *Geological Society of London Special Publication*. – 1996. – N. 106. – P. 153-184.

Hall, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A.Hall // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 1999. – V. 41. – P. 95-98.

Hammen van der, T. The floral record of the late Cenozoic of Europe / T.Hammen van der, T.A.Wijmstra, W.H.Zagwijn // The late Cenozoic glacial ages / K.K.Turekian Ed. – New Haven: Yale University Press, 1971. – P. 391-424.

Hansen, H.J. Gamle og nye Hovedmomenter til Cicadariernes Morphologi og Systematik / H.J.Hansen // Entomologisk tidskrift. – 1890. – V. 11. – P. 19-76.

Hantoro, W.S. The Sunda and Sahul continental platform: lost land of the last glacial continent in S.E. Asia / W.S.Hantoro, H.Faure, R.Djuwansah, L.Faure-Denard, P.A.Pirazzoli // Quaternary International. – 1995. – V. 29-30. – P. 129-134.

Harz, K. Zur Land-Fauna von Wangerooge / K.Harz // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. – 1965. – Bd. 9. – S. 210-231.

Haupt, H. Rhynchota Homoptera. In: Zoologische streifzüge in Attika, Morea und besonders auf der Insel Kreta II / H.Haupt // Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen. – 1928. – Bd. 27. – S. 91-92.

Heads, M. Old taxa on young islands: a critique of the use of island age to date island-endemic clades and calibrate phylogenies / M.Heads // Systematic Biology. – 2011. – V. 60, N. 2. – P. 204-218.

Herrich-Schäffer, G.A.W. Homoptera / G.A.W.Herrich-Schäffer // Nomenclator entomologicus. Verzeichniss der europäischen Insecten: zur Erleichterung des Tauschverkehrs mit Preisen versehen. – 1835. – Bd. 1. – S. 1-116.

Hertach, T. Songs, genetics, and morphology: revealing the taxonomic units in the European *Cicadetta cerdaniensis* cicada group, with description of new taxa (Hemiptera: Cicadidae) / T.Hertach, T.Trilar, E.J.Wade, C.Simon, P.Nagel // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2015. – V. 173. – P. 320-351.

Hewitt, G.M. Post-glacial re-colonization of European biota / G.M.Hewitt // Biological Journal of the Linnean Society. – 1999. – V. 68. – P. 87-112.

Hewitt, G.M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages / G.M.Hewitt // Nature. – 2000. – V. 405. – P. 907-913.

Himmelsbach, M. The planthopper *Issus coleoptratus* can detoxify phloem sap saponins including the degradation of the terpene core / M.Himmelsbach, A.Weth, Ch.Böhme, M.Schwarz, P.Bräunig, W.Baumgartner // Biology Open. – 2016. – P. 1-4.

Holt, B.G. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world / B.G.Holt, J.-P.Lessard, M.K.Borregaard, S.A.Fritz, M.B.Araújo, D.Dimitrov, P.-H.Fabre, C.H.Graham,

G.R.Graves, K.A.Jønsson, D.Nogués-Bravo, Zhiheng Wang, R.J.Whittaker, J.Fjeldså, C.Rahbek // *Science*. – 2013. – V. 339. – P. 74-78.

Holzinger, W.E. Kammerlander I., Nickel H. Fulgoromorpha, Cicadomorpha excl. Cicadellidae. Vol. 1. The Auchenorrhyncha of Central Europe / W.E.Holzinger, I.Kammerlander, H.Nickel. – Leiden: Brill, 2003. – 673 p.

Holzinger, W.E. Fulgoromorpha of Seychelles: a preliminary checklist / W.E.Holzinger, H.Löcker, B. H.Löcker // *Bulletin of Insectology*. – 2008. – V. 61, N. 1. – P. 121-122.

Holzinger, W.E. New records of planthoppers and leafhoppers from Slovenia, with a checklist of hitherto recorded species (Hemiptera, Auchenorrhyncha) / W.E.Holzinger, G.Seljak // *Acta Entomologica Slovenica*. – 2001. – V. 9, N. 1. – P. 39-66.

Holzinger, W.E. Redescription of *Ordalonema faciepilosa*, *Peltonotellus melichari* and *P. raniformis*, with a key to Western Palaearctic genera of Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) / W.E.Holzinger // *European Journal of Entomology*. – 2007. – V. 104. – P. 277-283.

Hook, A. Nesting biology of *Tanyoprymnus moneduloides* and *Ammatomus icarioides* / A.Hook // *Annales of the Entomological Society of America*. – 1981. – V. 74, N. 4. – P. 409-411.

Horváth, G. Hémiptères recueillis dans la Russie méridionale et en Transcaucasie / G.Horváth // *Revue Entomologique*. – 1894. – V. 13. – P. 169-189.

Horváth, G. Hemipteren. In: Ergebnisse einer naturwissenschaftlichen Reise zum Erdschias-Dagh (Kleinasien). Ausgeführt von Dr. Arnold Penther und Dr. Emerich Zederbauer / G.Horváth // *Annalen K. K. Naturhistorischen Hofmuseums*. – 1905. – V. 20. – P. 179-189.

Horváth, G. Hemiptera nova vel minus cognita e regione Palaearctica / G.Horváth // *Annales Musei Nationalis Hungarici*. – 1911. – V. 9. – P. 607-610.

Horváth, G. Alánia Hemiptera-Faunája (Fauna Hemipterorum Albaniae) / G.Horváth // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. – 1916. – V. 14. – P. 1-16.

Horváth, G. Adatok a Balkán-Félsziget Hemiptera-Faunájának Ismeretéhez (Ad cognitionem. Faunae Hemipterorum Balcanicae) / G.Horváth // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. – 1918. – V. 16. – P. 321-340.

Hsü, K.J. When the Mediterranean dried up / K.J.Hsü // *American Scientist*. – 1972. – V. 227, N. 6. – P. 27-36.

Ivanov, D. Miocene vegetation and climate dynamics in Eastern and Central Paratethys (Southeastern Europe) / D.Ivanov, T.Utescher, V.Mosbrugger, S.Syabryaj, D.Djordjević-Milutinović, S.Molchanoff // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2011. – V. 304. – P. 262-275.

Janković, L. Nove i retke vrste za faunu cicada (Homoptera: Auchenorrhyncha) Jugoslavija. I / L.Janković, R.Papović // *Glas Srpske akademije nauka i umetnosti. Odeljenje prirodnomatematickih Nauka Beograd*. – 1981. – V. 48. – P. 121-134.

Jong de, H. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna / H.de Jong // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1998. – V. 65. – P. 99-164.

Johnson, N.F. Redefenition of the genus *Phanuromyia* Dodd (Hymenoptera: Scelionidae) / N.F.Johnson, L.Musetti // *Journal of New York Entomological Society*. – 2003. – Vol. 111, N. 2-3. – P. 138-144.

Kaars van der, W. Palynology of eastern Indonesian marine piston cores: A Late Quaternary vegetational and climatic record for Australasia / W. van der Kaars // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 1991. – Vol. 85, N. 3-4. – P. 239-303.

Kartal, V. Neue Homopteren aus der Türkei II. (Homoptera Auchenorrhyncha) / V.Kartal // *Marburger Entomologische Publikationen*. – 1983. – Vol. 1, N. 8. – P. 235-248.

Kartal, V. Neue und wenig bekannte *Tshurtshurnella*-Arten (Homoptera, Auchenorrhyncha, Issidae) aus der Türkei / V.Kartal // *Marburger Entomologische Publikationen*. – 1985a. – Vol. 1, N. 10. – P. 191-218.

Kartal, V. Türkiye yukari kizilirmak havzasindaki Issidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) familyasi Türlerinin taksonomik yönden incelenmesi / V.Kartal // *Doga bilim dergisi. Ser. A2*. – 1985b. – Vol. 9, N. 1. – P. 64-77.

Kartal, V. Eine ergänzende Beschreibung der wenig bekannten Art *Tshurtshurnella rhombica* Dlabola, 1982 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Issidae) aus der Türkei / V.Kartal // *Türkiye Bitki Koruma Dergisi*. – 1985c. – Vol. 9. – P. 105-107.

Kartal, V. First record of *Mycterodus (Comporodus) mutuus* Logvinenko, 1968 (Hemiptera, Fulgoromorpha, Issidae) from Turkey, with redescription of the species / V.Kartal // Turkish journal of Zoology. – 2009. – V. 33. – P. 107-110.

Kartal, V. Two new species of the genus *Bubastia* Emeljanov, 1975 from Turkey / V.Kartal, M.Karavin // Zoology in the Middle East. – 2010. – V. 49. – P. 73-78.

Kartal, V. Systematic position of *Kervillea (Kervillea) ancyrana* Bergevin, 1918 (Hemiptera, Fulgoromorpha, Issidae) from Turkey, with a new synonym of the species / V.Kartal, A.Miroğlu // Turkish Journal of Zoology. – 2011. – V. 35, N. 1. – P. 57-62.

Kerzhner, I.M. The etymology of Fabrician generic names in Hemiptera / I.M.Kerzhner // Zoosystematica Rossica. – 2006. – V. 15, N. 2. – P. 304.

Kimsey, L.S. Biogeography of the Panamanian region from an insect perspective / L.S.Kimsey // Insects of Panama and Mesoamerica. Selected Studies / D.Quintero, A.Aiello Eds. – Oxford: Oxford University Press, 1992. – P. 14-24.

Kirschbaum, C.L. Die Cicadinen der gegend von Wiesbaden und Frankfurt A. M. nebst einer anzahl neuer oder schwer zu unterscheidender Arten aus anderen gegenden Europa's / C.L.Kirschbaum // Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde. – 1868. – Bd. 21-22. – S. 1-202.

Kocak, A.Ö. List of the genera of Turkish Auchenorrhyncha (Homoptera), with some replacement names for the genera existing in other countries / A.Ö.Kocak // Priamus. – 1982. – V. 1, N. 4. – P. 141-154.

Kramer, S. The morphology and phylogeny of auchenorhynchous Homoptera (Insecta) / S.Kramer // Illinois Biological Monographs. – 1950. – V. 20, N. 4. – P. 1-111.

Kusnezov, V. Beschreibung der neuen Hysteropterum-Arten (Homoptera) / V.Kusnezov // Russkoe Entomologicheskoe obozrenie. – 1926. – V. 20. – P. 280-283.

Kusnezov, V. Eine neue Fulgoriden-Gattung und Art (Homoptera)/ V.Kusnezov // Konowia. – 1927. – Bd. 6, Hf. 3. – S. 219-221.

Kusnezov, V. Materialien zur Kenntnis der Homopteren-Fauna Turkestans / V.Kusnezov // Zoologischer Anzeiger. – 1929. – Bd. 79, Hf. 9/12. – S. 305-334.

Kusnezov, V. Eine neue Issiden-Gattung und Art / V.Kusnezov // Wiener Entomologische Zeitung. – 1930a. – Bd. 47, Hf. 2. – S. 98.

Kusnezov, V. Übersicht der asiatischen Caliscelaria-Arten (Homoptera-Issidae) / V.Kusnezov // Stettiner Entomologische Zeitung. – 1930b. – Bd. 91. – S. 267-278.

Kuznetsova, V. Comparative cytogenetics of Auchenorrhyncha (Hemiptera, Homoptera): a review / V.Kuznetsova, D.Aguin-Pombo // *ZooKeys*. – 2015. – V. 538. – P. 63-93.

Kuznetsova, V.G. Karyotypes, sex-chromosome system, and testis structure in Fulgoroidea (Auchenorrhyncha, Hemiptera, Insecta) / V.G.Kuznetsova, A.Maryańska-Nadachowska, C.N.Yang, L.B.O'Brien // *Folia Biologica (Krakow)*. – 1998. – V. 46. – P. 33-40.

Kuznetsova, V.G. Karyotype characterization of planthopper species *Hysteropterum albaticum* Dlabola, 1983 and *Agalmatium bilobum* (Fieber, 1877) (Homoptera: Auchenorrhyncha: Issidae) using AgNOR-, C- and DAPI/CMA3-banding techniques / V.G.Kuznetsova, A.Maryańska-Nadachowska, S.Nokkala // *Comparative Cytogenetics*. – 2009. – V. 3. – P. 111-123.

Kuznetsova, V.G. Meiotic karyotypes and testis structure of 14 species of the planthopper tribe Issini (Hemiptera: Fulgoroidea, Issidae) / V.G.Kuznetsova, A.Maryańska-Nadachowska, V.M.Gnezdilov // *European Journal of Entomology*. – 2010. – V. 107. – P. 465-480.

Lallemand, V. Homoptères de Sumba et Florès / V.Lallemand, H.Synave // *Verhandlungen Naturforschende Gesellschaft Baselland*. – 1953. – Bd. 64, Hf. 1-2. – S. 229-254.

Lange-Badre, B. *Apterodon intermedius*, sp. nov., a new European creodont mammal from MP22 of Espenhain / B.Lange-Badre, M.Böhme // *Annales de Paleontologie*. – 2005. – V. 91. – P. 311-328.

Larivière, M.-C. Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) catalogue / M.-C.Larivière, M.J.Fletcher, A.Larochelle // *Fauna of New Zealand*. – 2010. – N. 63. – P. 1-232.

Lethierry, L.F. Hémiptères nouveaux / L.F.Lethierry // *Petites Nouvelles Entomologiques*. – 1874. – V. 1. – P. 444.

Lethierry, L.F. Homoptères nouveaux d'Europe et des contrées voisines. Pt. 1 / L.F.Lethierry // *Annales de la Société Entomologique de Belgique*. – 1876. – V. 19. – P. lxxvi-lxxxix.

Lethierry, L.F. Relevé des Hémiptères recueillis dans les environs de Tanger (Maroc) par M. Camille van Volxem en Juillet 1871 / L.F.Lethierry // *Annales de la Société Entomologique de Belgique*. – 1877. – V. 20. – P. 44-46.

Lethierry, L.F. Homoptères nouveaux d'Europe et des contrées voisines. Pt. 2 / L.F.Lethierry // Annales de la Société Entomologique de Belgique. – 1878. – V. 21. – P. 25-31.

Licent, E. Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube digestif des Homoptères supérieur / E.Licent // La Cellule. – 1912. – T. 28. – P. 1-161.

Liebenberg, K. Die Borstengruben – ein wenig bekanntes larvales Haarsinnesorgan von *Calligypona pellucida* F. (Homoptera Cicadina) / K.Liebenberg // Zoologische Beiträge (N.F.). – 1956. – Bd. 1, Hf. 2. – S. 441-446.

Lindberg, H. Der Parasitismus der auf Chloriona-Arten (Homoptera, Cicadina) lebenden Strepsiptere *Elenchus chlorionae* n. sp. Sowie die Einwirkung derselben auf ihren Wirt / H.Lindberg // Acta Zoologica Fennica. – 1939. – V. 22. – P. 1-179.

Lindberg, H. On the insect fauna of Cyprus. Results of the expedition of 1939 by Harald, Håkan and P.H. Lindberg. I-II / H.Lindberg // Commentationes Biologicae. – 1948. – V. 10, N. 7. – P. 1-175.

Lindberg, H. Hemiptera Insularum Canariensium / H.Lindberg // Commentationes Biologicae. – 1954. – V. 14, N. 1. – P. 1-304.

Lindberg, H. Über einige Zikaden aus Marokko und Rio de Oro / H.Lindberg // Notulae Entomologicae. – 1956. – V. 36. – P. 11-17.

Lindberg, H. Zur Kenntnis der Zikadenfauna von Marokko I / H.Lindberg // Notulae Entomologicae. – 1963. – V. 43. – P. 21-37.

Lindberg, H. Zur Kenntnis der Zikadenfauna von Marokko. II / H.Lindberg // Notulae Entomologicae. – 1964. – V. 44. – P. 53-70.

Lindberg, H. Eine kleine Zikaden-Ausbeute (Hom., Cicadina) aus Aaiun in Spanisch-Sahara / H.Lindberg // Notulae Entomologicae. – 1965. – V. 45. – P. 13-16.

Linder, H.P. Plant species radiations: where, when, why? / H.P.Linder // Philosophical Transactions of the Royal Society. B. – 2008. – V. 363. – P. 3097-3105.

Linnavuori, R. Contributions to the Hemipterous fauna of Palestine / R.Linnavuori // Annales Entomologici Fennici. – 1952. – V. 18, N. 4. – P. 188-195.

Linnavuori, R. Leafhopper material from south Spain and Spanish Morocco / R.Linnavuori // Annales Entomologici Fennici. – 1956. – V. 22, N. 4. – P. 156-165.

Linnavuori, R. Remarks on some Mediterranean Homoptera / R.Linnavuori // Annales Entomologici Fennici. – 1957. – V. 23, N. 2. – P. 94-97.

Linnavuori, R. Hemiptera of Israel III / R.Linnavuori // *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo"*. – 1962. – V. 24, N. 3. – P. 1-108.

Linnavuori, R. Studies on the South- and Eastmediterranean Hemipterous Fauna / R.Linnavuori // *Acta Entomologica Fennica*. – 1965. – V. 21. – P. 1-69.

Linnavuori, R. On the Hysteropterum species of NE Africa / R.Linnavuori // *Annales Entomologica Fennica*. – 1970. – V. 36. – P. 213-217.

Linnavuori, R. A leafhopper material from Tunisia, with remarks on some species of the adjacent countries / R.Linnavuori // *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*. – 1971. – V. 7, N. 1. – P. 57-73.

Linnavuori, R. Hemiptera of the Sudan, with remarks on some species of the adjacent countries 2. Homoptera Auchenorrhyncha: Cicadidae, Cercopidae, Machaerotidae, Membracidae and Fulgoroidea / R.Linnavuori // *Notulae Entomologicae*. – 1973. – V. 53, N. 3. – P. 65-137.

Lison, C. Quoi de neuf, Monsieur Noé? / C.Lison, B.Fontaine // *National Geographic*. – 2010. – Novembre.

Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys, 10 maps Late Eocene to Pliocene / S.V.Popov, F.Rögl, A.Y.Rozanov, F.F.Steininger, I.G.Shcherba, M.Kovac Eds. // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. – 2004. – V. 250. P. – 1-46.

Lovett, J.C. Climatic history and forest distribution in eastern Africa / J.C.Lovett // *Biogeography and Ecology of the Rainforests of Eastern Africa* / J.C.Lovett, S.K.Wasser Eds. Cambridge: Cambridge University Press. – 1993. – P. 23-29.

Lucas, P.H. Histoire naturelle des animaux articulés. Insectes / P.H.Lucas // *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. – 1849a.* – V. 3. – P. 1-527.

Lucas, P.H. Histoire naturelle des animaux articulés. Atlas / P.H.Lucas // *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. – 1849b.* – V. 4. – Pl. 4, figs 9, 9a-f.

Lucas, P.H. Essai sur les Animaux Articulés qui Habitent l'Ile de Crète / P.H.Lucas // *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*. – 1853. – V. 5. – P. 418-424.

Macey, J.R. Evaluating Trans-Tethys migration: an example using acrodont lizard phylogenetics / J.R.Macey, J.A.Schulte II, A.Larson, N.B.Ananjeva, Y.Wang,

R.Pethiyagoda, N.Rastegar-Pouyani, T.J.Papenfuss // *Systematic biology*. – 2000. – V. 49, N. 2. – P. 233-256.

Mai, D. *Tertiäre Vegetationen – geschichte Europa* / D.Mai. – Jena: Fischer, 1995. – 692 p.

Marshall, A.T. Structural variation in the antennal sense organs of fulgoroid Homoptera (Insecta) / A.T.Marshall, C.T.Lewis // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 1971. – V. 50. – P. 181-184.

Maryańska-Nadachowska, A. Variability in the karyotypes, testes and ovaries of planthoppers of the families Issidae, Caliscelidae, and Acanaloniidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / A.Maryańska-Nadachowska, V.G.Kuznetsova, V.M.Gnezdilov, S.Drosopoulos // *European Journal of Entomology*. – 2006. – V. 103. – P. 505-513.

Maryańska-Nadachowska, A. Molecular phylogeny of the Mediterranean species of *Philaenus* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Aphrophoridae) using mitochondrial and nuclear DNA sequences / A.Maryańska-Nadachowska, S.Drosopoulos, D.Lachowska, L.Kajtoch, V.G.Kuznetsova // *Systematic Entomology*. – 2010. – V. 35, N. 2. – P. 318-328.

Matsumura, S. Neue Cicadinen aus Europa und dem Mittelmeergebiet / S.Matsumura // *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo*. – 1910. – V. 27, N. 18. – P. 1-38.

Matsumura, S. *Thousand insects of Japan additamenta* / S.Matsumura. – Tokyo, 1913. – V. 1. – 184 pp.

Matthew, W.D. *Climate and evolution* / W.D.Matthew // *Annales of New York Academy of Sciences*. – 1915. – V. 24. – P. 201-210.

Matthews, J.V. Tertiary land bridges and their climate: backdrop for development of the present Canadian insect fauna / J.V.Matthews // *The Canadian Entomologist*. – 1980. – V. 112, N. 11. – P. 1089-1103.

Melichar, L. Homopteren aus West-China, Persien und dem Süd-Ussuri-Gebiete gesammelt von Potanin, Berezovski, Zarudny und Jankovski / L.Melichar // *Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg*. – 1902. – V. 7. – P. 76-146.

Melichar, L. 1903. *Homopteren-fauna von Ceylon* / L.Melichar. – Berlin: Verlag von Felix L. Dames, 1903. – 228 p.

Melichar, L. Monographie der Issiden (Homoptera) / L.Melichar // Abhandlungen der K. K. Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. – 1906. – Bd 3, Hf. 4. – S. 1-327.

Melichar, L. Collections recueillies par M.M. de Rothschild dans l'Afrique Orientale. Homoptères / L.Melichar // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. – 1911. – V. 17. – P. 106-117.

Melichar, L. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der kaukasischen Homopterenfauna / L.Melichar // Izvestia Kavkazskogo Muzea. – 1914a. – T. 8. – P. 127-137.

Melichar, L. Monographie der Tropiduchinen (Homoptera) / L.Melichar. – Brünn: W. Burkart, 1914b. – 143 p.

Meng, R. Two new species of the genus *Celyphoma* Emeljanov, 1971 (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) from China / R.Meng, Y.Wang // Zootaxa. – 2012. – V. 3497. – P. 17-28.

Meng, R. Study of the reproductive system of *Sivaloka damnosus* Chou et Lu (Hemiptera: Issidae) / R.Meng, Y.Che, J.Yan, Y.Wang // Entomotaxonomia. – 2010. – V. 33, N. 1. – P. 12-22.

Meng, R. A new genus of the tribe Hemisphaeriini (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) from China / R.Meng, Y.Wang, D.Qin // Zootaxa. – 2013. – V. 3691, N. 2. – P. 283-290.

Meng, R. A new genus of the tribe Parahiraciini (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) from Hainan Island / R.Meng, D.Qin, Y.Wang // Zootaxa. – 2015. – V. 3956, N. 4. – P. 579-588.

Meng, R. Four new species of the genus *Mongoliana* Distant (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) from southern China / R.Meng, Y.Wang, D.Qin // Zootaxa. – 2016. – V. 4061, N. 2. – P. 101-118.

Menocal de, P.B. Plio-pleistocene African climate / P.B. deMenocal // Science. – 1995. – V. 270. – P. 53-59.

Mercet, R.G. Una especie nueva del genero *Azotus* / R.G.Mercet // Boletin de la Real Sociedad Espanola de Historia natural Madrid. – 1923. – V. 23. – P. 410-413.

Metcalf, Z.P. A new genus of Lophopidae from Brazil (Homoptera) / Z.P.Metcalf // Proceedings of the Entomological Society of Washington. – 1947. – V. 49, N. 9. – P. 238-240.

Metcalf, Z.P. Acanaloniidae / Z.P.Metcalf // General catalogue of the Homoptera. Fulgoroidea. Vol. 4, Pt. 14. – Baltimore: Waverly Press, INC, 1954. – 55 p.

Metcalf, Z.P. Ricaniidae / Z.P.Metcalf // General catalogue of the Homoptera. Fulgoroidea. Vol. 4, Pt. 16. – Baltimore: Waverly Press, 1955. – 199 p.

Metcalf, Z.P. Issidae / Z.P.Metcalf // General catalogue of the Homoptera. Fulgoroidea. Vol. 4, Pt.15. – Baltimore: Waverly Press, 1958. – 561 p.

Meulenkamp, J.E. Aspects of the late Cenozoic evolution of the Aegaeen region / J.E.Meulenkamp // Geological evolution of the Mediterranean Basin / D.J.Stanley, F.-C.Wezel Eds. – New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Springer-Verlag, 1985. – P. 307-321.

Montandon, A.L. Contributions à la faune entomologique de la Roumanie / A.L.Montandon // Bulletin de la Société des Sciences de Bucarest-Roumanie. – 1900. – V. 9. – P. 744-753.

Mozaffarian, F. An annotated checklist of the planthoppers of Iran (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Fulgoromorpha) with distribution data / F.Mozaffarian, M.R.Wilson // ZooKeys. – 2011. – V. 145. – P. 1-57.

Muir, F. On the classification of the Fulgoroidea / F.Muir // Annals and Magazine of Natural History. Ser. 10. – 1930. – V. 6. – P. 461-478.

Müller, C. Late miocene to recent Mediterranean biostratigraphy and paleoenvironments based on calcareous nannoplankton / C.Müller // Geological evolution of the Mediterranean Basin / D.J.Stanley, F.-C.Wezel Eds. – New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Springer-Verlag, 1985. – P. 471-485.

Müller, H.J. Über Bau und Funktion des Legeapparates der Zikaden (Homoptera Cicadina) / H.J.Müller // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. – 1942. – Bd. 38. – S. 534-629.

Mulsant, M.E. Description de quelques Hémiptères-Homoptères nouveaux ou peu connus / M.E.Mulsant, C.Rey // Opuscles Entomologiques. – 1855a. – V. 6. – P. 97-149.

Mulsant, M.E. Description de quelques Hémiptères-Homoptères nouveaux ou peu connus / M.E.Mulsant, C.Rey // Annales de la Société linnéenne de Lyon. – 1855b. – V. 2. – P. 197-249.

Myers, N. Biodiversity hotspots for conservation priorities / N.Myers, R.A.Mittermeier, C.G.Mittermeier, G.A.B. daFonseca, J.Kent // Nature. – 2000. – V. 403. – P. 853-858.

Nast, J. Palaearctic Auchenorrhyncha (Homoptera). An annotated check list / J.Nast. – Warszawa: Polish Scientific Publishers, 1972. – 549 p.

Nast, J. The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Europe / J.Nast // Annales Zoologici. – 1987. – V. 40, N. 15. – P. 536-661.

Nickel, H. The leafhoppers and planthoppers of Germany (Hemiptera, Auchenorrhyncha): patterns and strategies in a highly diverse group of phytophagous insects / H.Nickel. – Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, Keltern: Goecke & Evers, 2003. – 460 p.

Nickel, H. Artenliste der Zikaden Deutschlands, mit Angabe von Nährpflanzen, Nahrungsbreite, Lebenszyklus, Areal und Gefährdung / H.Nickel, R.Remane // Beiträge zur Zikadenkunde. – 2002. – Bd. 5. – S. 27-64.

Niedringhaus, R. Verbreitungsatlas der Zikaden des Großherzogtums Luxemburg. Atlasband / R.Niedringhaus, R.Biedermann, H.Nickel // Ferrantia. – 2010. – Bd. 61. – S. 1-395.

Nixon, K.C. WinClada. Version 0.9. 0.9.99m24 / K.C.Nixon. – Ithaca, New York, USA, 1999. – Режим доступа: <http://www.cladistics.com/winclada/>.

Novak, P. Prilog poznavanju faune Homoptera Dalmacije / P.Novak, W.Wagner // Godišnjak Biološkog instituta univerziteta Sarajeva. – 1962. – V. 15. – P. 31-53 (46-53).

Novotný, V. Association of polyphagy in leafhoppers (Auchenorrhyncha, Hemiptera) with unpredictable environments / V.Novotný // Oikos. – 1994. – V. 70. – P. 223-232.

Novotný, V. Why are there no small species among xylem-sucking insects? / V.Novotný, M.R.Wilson // Evolutionary Ecology. – 1997. – V. 11. – P. 419-437.

O'Brien, L.B. A synopsis of New World Lophopidae (Homoptera, Fulgoroidea) / L.B.O'Brien // Florida Entomologist. – 1987. – V. 70, N. 4. – P. 493-498.

O'Brien, L.B. Planthopper systematics and external morphology / L.B.O'Brien, S.W.Wilson // The leafhoppers and planthoppers / L.R.Nault, J.G.Rodriguez Eds. – New York: J. Wiley & Sons, 1985. – P. 61-102.

Ogloblin, A.A. A new species of *Telenomus* parasite of *Hysteropterum liliimacula* Costa / A.A.Ogloblin // Memorie della Società Entomologica Italiana. – 1930. – V. 9. – P. 41-45.

Olivier, G.A. Encyclopédie méthodique histoire naturelle insects/ G.A.Olivier. – 1791. – V. 6. – P. 561-577.

Oshanin, V.F. Katalog der paläarktischen Hemipteren (Heteroptera, Homoptera-Auchenorrhyncha und Psylloideae) / V.F.Oshanin. – Berlin: R. Friedländer & Sohn, 1912. – 187 pp.

Osmaston, H.A. The Late Quaternary glaciation of Africa: a regional synthesis / H.A.Osmaston, S.P.Harrison // Quaternary International. – 2005. – V. 138-139. – P. 32-54.

Page, R.D.M. NDE: NEXUS Data Editor 0.5.0 / R.D.M.Page. – Glasgow: University of Glasgow, 2001. – Режим доступа: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/>.

Parida, B.B. Preliminary studies on the chromosome constitution in 72 species of Auchenorrhyncha, Hemiptera from India / B.B.Parida, B.K.Dalua // Chromosome Inform. Serv. – 1981. – V. 31. – P. 13-16.

Pélov, V. *Issidotelenomus*, un nouveau genre de la famille Scelionidae (Proctotrupeoidea, Hymenoptera) / V.Pélov // Acta Zoologica Bulgarica. – 1975. – V. 3. – P. 89-98.

Praveen Karanth, K. Out-of-India Gondwanan origin of some tropical Asian biota / K.Praveen Karanth // Current Science. – 2006. – V. 90. N. 6. – P. 789-792.

Poinar, G. The amber forest. A reconstruction of a vanished world / G.Poinar, R.Poinar – Princeton: Princeton University Press, 1999. – 239 p.

Popov, S.V. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean / S.V.Popov, I.G.Shcherba, L.B.Ilyina, L.A.Nevesskaya, N.P.Paramonova, S.O.Khondkarian, I.Magyar // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2006. – Vol. 238. – P. 91-106.

Prendini, L. Species or supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis? Groundplans versus exemplars revisited / L.Prendini // Systematic Biology. – 2001. – V. 50. – P. 290-300.

Puissant, S. *Hysteropterum reticulatum* (Herrich-Schaeffer, 1835), espèce nouvelle pour la France découverte en Bourgogne (Hemiptera, Issidae) / S.Puissant, V.M.Gnezdilov // Bulletin de la Société entomologique de France. – 2015. – V. 120, N. 3. – P. 373-378.

Puissant, S. A hotspot for Mediterranean cicadas (Insecta: Hemiptera: Cicadidae): new genera, species and songs from southern Spain / S.Puissant, J.Sueur // Systematics and Biodiversity. – 2010. – V. 8, N. 4. – P. 555-574.

Puton, A. Homoptera Am. Serv. (Gulaerostria. Zett. Fieb.) Sect. I. Auchenorrhyncha. Dumér. (Cicadina Burm.) / A.Puton // Catalogue des Hémiptères (Hétéroptères, Cicadines et

Psyllides) d'Europe et du bassin de la Méditerranée. 2e Ed. – Paris: Deyrolle, 1875. – P. 1-165 (107-149).

Puton, A. Hémiptères nouveaux / A.Puton // Revue d'Entomologie. – 1884. – V. 3. – P. 85-88.

Puton, A. Enumération des Hémiptères recueillis en Tunisie en 1883 et 1884, par MM. Valery Mayet et Maurice Sédillot, membres de la Mission de l'Exploration scientifique de la Tunisie, suivie de la description des espèces nouvelles / A.Puton // Exploration scientifique de la Tunisie, publiée sous les auspices du Ministère de l'Instruction Publique. Zoologie. – Paris: Imprimerie nationale, 1886a. – P. 1-24.

Puton, A. Homoptera Am. Serv. (Gulaerostria. Zett. Fieb.) Sect. I. Auchenorrhyncha. Dumér. Cicadina Burm. / A.Puton // Catalogue des Hémiptères (Hétéroptères, Cicadines et Psyllides) de la faune paléarctique. 3e Ed. – Caen: Imprimerie Henri Delesques, 1886b. – P. 3-100 (67-89).

Puton, A. Hémiptères nouveaux ou peu connus de la faune paléarctique / A.Puton // Revue d'Entomologie. – 1887. – V. 6. – P. 96-105.

Puton, A. Une douzaine d'Hémiptères nouveaux et notes diverses / A.Puton // Revue d'Entomologie. – 1890. – V. 9. – P. 227-236.

Puton, A. Hémiptères nouveaux / A.Puton // Revue d'Entomologie. – 1895. – V. 14. – P. 83-91.

Puton, A. Hémiptères nouveaux / A.Puton // Revue d'Entomologie. – 1898. – V. 17. – P. 166-176.

Rabinowitz, P.D. The separation of Madagascar and Africa / P.D.Rabinowitz, M.F.Coffin, D.Falvey // Science. – 1983. – V. 220. – P. 67-69.

Rambur, J.P. Seconde section des Hémiptères. Les Homoptères Latreille / J.P.Rambur // Faune entomologique de l'Andalousie. – 1840. – V. 5. – P. 177-304.

Rasnitsyn, A.P. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature / A.P.Rasnitsyn // Contributions to Zoology. – 1996. – V. 66, N. 1. – P. 3-41.

Raven, J.A. Phytophages of xylem and phloem: a comparison of animal and plant sap-feeders / J.A.Raven // Advances in Ecological Research. – 1983. – V. 13. – P. 136-234.

Remane, R. Vorläufige Anmerkungen zur Evolution und Speziation der Gattung *Issus* F. auf den Mittelatlantischen Inseln (Kanaeren, Madeira) (Homoptera Auchenorrhyncha

Fulgoromorpha Issidae) / R.Remane // Marburger Entomologische Publikationen. – 1985. – Bd. 1, Hf. 10. – S. 1-168.

Rey, C. Observations sur quelques Hémiptères-Homoptères et descriptions d'espèces nouvelles ou peu connus / C.Rey // Revue d'Entomologie. – 1891. – V. 10. – P. 240-256.

Richardson, J.E. Rapid and recent origin of species richness in the Cape flora of South Africa / J.E.Richardson, F.M.Weitz, M.F.Fay, Q.C.B.Cronk, H.P.Linder, G.Reeves, M.W.Chase // Nature. – 2001. – V. 412. – P. 181-183.

Romani, R. The sensory structures of the antennal flagellum in *Hyalesthes obsoletus* (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae): A functional reduction? / R.Romani, M.V.Rossi Stacconi, P.Riolo, N.Isidoro // Arthropod Structure & Development. – 2009. – V. 38, N. 6. – P. 473-483.

Ronquist, F. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F.Ronquist, J.P. Huelsenbeck // Bioinformatics. – 2003. – V. 19. – P. 1572-1574.

Rossi, E. Egg morphology, laying behavior and record of the host plants of *Ricania speculum* (Walker, 1851), a new alien species for Europe (Hemiptera: Ricaniidae) / E.Rossi, A.Stroiński, A.Lucchi // Zootaxa. – 2015. – V. 4044. – P. 93-104.

Rothe, P. Canary islands – origin and evolution / P.Rothe // Naturwissenschaften. – 1974. – V. 61. – P. 526-533.

Sacchi, R. Contributo allo studio d'*Hysteropterum liliimacula* Costa (Homoptera, Issidae) / R.Sacchi // Memorie della Società Entomologica Italiana. – 1930. – V. 9. – P. 30-40.

Sacchi, C. Il contributo dei molluschi terrestri alla ipotesi del “Ponte Siciliano”. Elementi tirrenici ed orientali nella fauna del Maghreb / C.Sacchi // Archivio Zoologico Italiano. – 1955. – V. 40. – P. 49-180.

Sacchi, C. I molluschi terrestri nelle relazioni biogeografiche tra Italia e Africa / C.Sacchi // Archivio Botanico e Biogeografico Italiano. – 1956. – V. 32. – P. 130-158.

Sacchi, C. Les mollusques terrestres dans le cadre des relations biogéographiques entre l'Afrique de Nord et l'Italie / C.Sacchi // Vie Mieu. – 1958. – V. 9. – P. 11-52.

Sahni, A. Cretaceous-Paleocene terrestrial faunas of India: lack of endemism during drifting of the Indian plate / A.Sahni // Science. – 1984. – V. 226. – P. 441-443.

Schembri, P.J. Nature of Malta / P.J.Schembri. – 2016. – Режим доступа: <http://www.maltavista.ru/info/natureofmalta>

Schlinger, E.I. Notes on the biology of a mud egg-case making fulgorid, *Hysteropterum beameri* Doering (Homoptera: Fulgoroidea) / E.I.Schlinger // Journal of Kansas Entomological Society. – 1958. – V. 31, N. 2. – P. 104-106.

Scotese, C.R. PALEOMAP Paleogeographic Atlas / C.R.Scotese, J.Golonka // PALEOMAP Progress Report, Department of Geology, University of Texas at Arlington, Arlington, Texas. – 1992. – N. 20. – P. 1-34.

Seljak, G. Contribution to the knowledge of planthoppers and leafhoppers of Slovenia (Hemiptera: Auchenorrhyncha) / G.Seljak // Acta Entomologica Slovenica. – 2004. – V. 12, N. 2. – P. 189-216.

Sergel, R. On the occurrence of the *Issus* (*Archissus*) *canariensis* group of issid planthoppers on the European continent / R.Sergel // Biologische Zeitschrift. – 1986a. – Bd. 1, N. 1. – S. 65-72.

Sergel, R. A new *Issus* (*Issus*) *lauri* Ahrens related Auchenorrhyncha species from North Africa: *Issus* (*Issus*) *afrolauri* spec. nov. (Homoptera: Fulgoroidea: Issidae) / R.Sergel // Biologische Zeitschrift. – 1986b. – Bd. 1, N. 1. – S. 78-83.

Sergel, R. New record of an *Issus* (*Archissus*) *canariensis* – related taxon from Tenerife: *Issus* (*Archissus*) *canalaurisi* spec. nov. / R.Sergel // Biologische Zeitschrift. – 1986c. – Bd. 1, N. 1. – S. 58-64.

Sergel, R. Notes on the evolution of the fulgoroid genus *Issus* Fabricius and the establishing of two subgenera / R.Sergel // Biologische Zeitschrift. – 1986d. – Bd. 1, N. 1. – S. 40-57.

Sergel, R. Wing-reduction and body size of Canarian issid species: effects of island situation and milieu of their habitat / R.Sergel // Biologische Zeitschrift. – 1986e. – Bd. 1, N. 1. – S. 84-89.

Shcherbakov, D.E. The earliest find of Tropiduchidae (Homoptera: Auchenorrhyncha), representing a new tribe, from the Eocene of Green River, USA, with notes on the fossil record of higher Fulgoroidea / D.E.Shcherbakov // Russian Entomological Journal. – 2006. – V. 15, N. 3. – P. 315-322.

Shcherbakov, D.E. An extraordinary new family of Cretaceous planthoppers (Homoptera: Fulgoroidea) / D.E.Shcherbakov // Russian Entomological Journal. – 2007. – V. 16, N 2. – P. 139-154.

Shelford, R. Observations on some mimetic insects and spiders from Borneo and Singapore. With appendices containing descriptions of new species by R. Shelford, Dr. Karl Jordan, C.J. Gahan, the Rev. H.S. Gorham, and A. Senna / R.Shelford // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1902. – V. 2. – P. 230-284.

Silvestri, F. Compendio di Entomologia Applicata (Agraria–Forestate–Medica–Veterinaria). Parte speciale. Vol. 1 / F.Silvestri. – Portici: Stab. Tip. Bellavista, 1934. – 448 p.

Soulier-Perkins, A. A phylogenetic and geotectonic scenario to explain the biogeography of the Lophopidae (Hemiptera, Fulgoromorpha) / A.Soulier-Perkins // Palaeo. – 2000. – V. 160. – P. 239-254.

Soulier-Perkins, A. The phylogeny of the Lophopidae and the impact of sexual selection and coevolutionary sexual conflict / A.Soulier-Perkins // Cladistics. – 2001. – V. 17. – P. 56-78.

Spinola, M. Sur les Fulgorelles, sous-tribu de la tribu des Cicadaïres, ordre des Rhyngotes. Suite / M.Spinola // Annales de la Société Entomologique de France. – 1839. – V. 8. – P. 339-454.

Schrank von, F.P. Enumeratio insectorum Austriae indigenorum/ F.P.von Schrank. – Apud V.E. Klett et Frank, 1781. – 548 pp.

Snodgrass, R.E. Principles of insect morphology/ R.E.Snodgrass. – New York and London: McGraw-Hill Book Company, 1935. – 667 p.

Stål, C. Nova methodus familias quasdam Hemipterorum disponendi / C.Stål // Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. – 1861. – V. 18, N. 4. – P. 195-212.

Stål, C. Hemiptera Homoptera Latr / C.Stål // Hemiptera Africana. – 1866. – V. 4. – P. 1-276.

Steininger, F.F. Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys / F.F.Steininger, F.Rögl // The geological evolution of the Eastern Mediterranean / J.E.Dixon, A.F.H.Robertson Eds. – Oxford-London-Edinburgh: Blackwell Scientific Publications, 1984. – P. 659-668.

Steininger, F.F. Land mammal distribution in the Mediterranean neogene: a consequence of geokinematic and climatic events / F.F.Steininger, G.Rabeder, F.Rögl //

Geological evolution of the Mediterranean Basin / D.J.Stanley, F.-C.Wezel Eds. – New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Springer-Verlag, 1985. – P. 559-571.

Stöckmann, M. The nymphs of the planthoppers and leafhoppers of Germany / M.Stöckmann, R.Biedermann, H.Nickel, R.Niedringhaus. – Bremen: Fründ, 2013. – 420 p.

Stroiński, A. Sub-brachypterous Ricaniidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) of Madagascar with morphological notes for these taxa / A.Stroiński, V.M.Gnezdilov, T.Bourgoin // Zootaxa. – 2011. – V. 3145. – P. 1-70.

Stroiński, A. *Thionia douglundbergi* sp. n. from the Miocene Dominican amber (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) with notes on extinct higher planthoppers / A.Stroiński, J.Szwedo // Annales Zoologici (Warszawa). – 2008. – V. 58, N. 3. – P. 529-536.

Strömberg, C.A.E. The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounded areas during the Cenozoic: phytolith evidence / C.A.E.Strömberg, L.Werdelin, E.M.Friis, G.Sarac // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2007. – V. 250. – P. 18-49.

Soós, Á. *Sphenidius horvathi* gen. n., sp. n. aus Spanien (Homoptera, Issidae) / Á.Soós // Folia Entomologica Hungarica. – 1976. – V. 29, N. 1. – P. 87-91.

Suc, J.-P. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe / J.-P.Suc // Nature. – 1984. – V. 307. – P. 429-432.

Šulc, K. Voskové žlázy a jejich výrobky u larev sbf. Cixiinae (Homoptera) / K.Šulc // Biologické Spisy Vysoké Školy Zvěrolékařské Brno, ČSR. – 1928. – V. 7, N. 13. – P. 1-32.

Sun, Yanchun. Molecular systematics of the Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from China based on wingless and 18S rDNA sequence data / Sun Yanchun, Meng Rui, Wang Yinglun // Entomotaxonomia. – 2015. – V. 37, N. 1. – P. 15-26.

Swofford, D.L. PAUP, Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), version 4 / D.L.Swofford. – Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, 2000.

Synave, H. Contribution a l'Etude des Issidae Africains (Homoptera-Fulgoroidea) / H.Synave // Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. – 1956. – V. 32, N. 57. – P. 1-22.

Synave, H. Issidae (Homoptera - Fulgoroidea) / H.Synave // Parc National Albert I Mission G.F. de Witte 1933–1935. – 1957a. – V. 90, N. 1. – P. 1-6.

Synave, H. Issidae (Homoptera - Fulgoroidea) / H.Synave // Exploration de Parc National l'Upemba Mission G.F. de Witte. – 1957b. – V. 43. – P. 1-78.

Synave, H. Fulgoroidea (Hemiptera Homoptera) / H.Synave // Exploration du Park National Albert. Deuxième Série. – 1963. – V. 16, N. 1. – P. 1-35.

Synave, H. Fam. Issidae. La faune terrestre de l'île de Sainte-Hélène. Pt. 3 / H.Synave // Annales de Musée Royal de Afrique Centrale, Tervuren, Belgique. Ser. IN-8. Sciences Zoologiques. – 1976. – V. 215. – P. 260-262.

Szwedo, J. First fossil Trepiduchidae with a description of a new tribe Jantaritambiini from Eocene Baltic Amber (Hemiptera: Fulgoromorpha) / J.Szwedo // Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle Serie). – 2000. – V. 36. – P. 279-286.

Szwedo, J. Fossil planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) of the world. An annotated catalogue with notes on Hemiptera classification / J.Szwedo, T.Bourgoin, F.Lefebvre. – Warszawa: Studio 1, 2004. – 199 p. + 8 pls.

Szwedo, J. Austrini – a new tribe of Trepiduchidae planthoppers from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Fulgoromorpha) / J.Szwedo, A.Stroiński // Annales de la Société Entomologique de France. – 2010. – V. 46. – P. 132-137.

Szwedo, J. An extraordinary tribe of Trepiduchidae from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea) / J.Szwedo, A.Stroiński // Zootaxa. – 2013. – V. 3647, N. 2. – P. 371-381.

Taberlet, P. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe / P.Taberlet, L.Fumagalli, A.-G.Wust-Saucy, J.-F.Cossons // Molecular Ecology. – 1998. – V. 7. – P. 453-464.

Tallis, J.H. Plant community history / J.H.Tallis. – London: Chapman & Hall, 1991. – 398 pp.

Tex den, R.-J. Speciation dynamics in the SE Asian tropics: putting a time perspective on the phylogeny and biogeography of Sundaland tree squirrels, *Sundasciurus* / R.-J.Tex den, R.Thorington, J.E.Maldonado, J.A.Leonard // Molecular Phylogeny and Evolution. – 2010. – V. 55. – P. 711-720.

Tian, R.-G. Karyotypes of nineteen species of Fulgoroidea from China (Insecta, Hemiptera) / R.-G.Tian, Y.-L.Zhang, F.Yuan // Acta Entomologica Sinica. – 2004. – V. 47. – P. 803-808.

Tishechkin, D.Yu. Vibrational communication in Cercopoidea and Fulgoroidea (Homoptera: Cicadina) with notes on classification of higher taxa / D.Yu.Tishechkin // Russian Entomological Journal. – 2003. – V. 12, N. 2. – P. 129-181.

Tishechkin, D.Yu. Acoustic characters in the classification of higher taxa of Auchenorrhyncha (Hemiptera) / D.Yu.Tishechkin // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution / S.Drosopoulos, M.F.Claridge Eds. – Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis, 2006. – P. 319-329.

Tishechkin, D.Yu. On the similarity of temporal pattern of vibrational calling signals in different species of Fulgoroidea (Homoptera: Auchenorrhyncha) / D.Yu.Tishechkin // Russian Entomological Journal. – 2008. – V. 17, N. 4. – P. 349-357.

Udvardy, M.D.F. A classification of the biogeographical provinces of the world / M.D.F.Udvardy // IUCN Occasional paper. – 1975. – N. 18. – P. 1-50.

Urban, J.M. Evolution of the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea) / J.M.Urban, J.R.Cryan // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2007. – V. 42. – P. 556-572.

Vail, P.R. Sea-level changes during the Tertiary / P.R.Vail, J.Hardenbol // Oceanus. – 1979. – V. 22. – P. 71-79.

Vrijer de, P.W.F. A parthenogenetic planthopper found in Greece / P.W.F.deVrijer // 12nd International Congress concerning the Rhynchota Fauna of Balkan and adjacent regions. Proceedings. – Mikrolimni: Prespa, 1986. – P. 46.

Walker, F. List of the specimens of Homopterous insects in the collection of the British Museum / F.Walker. – London, 1851. – V. 2. – P. 261-636.

Wang, M.L. A new genus of the tribe Parahiraciini (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) from Southern China / M.L.Wang, T.Bourgoin, Y.Zhang // Zootaxa. – 2015a. – V. 3957, N. 1. – P. 77-84.

Wang, M.L. A new Asian genus of the tribe Elicini (Hemiptera: Fulgoromorpha: Tropiduchidae) with two new species from Vietnam / M.L.Wang, A.Stroiński, T.Bourgoin, Y.Zhang // Zootaxa. – 2015b. – V. 4018, N. 4. – P. 563-572.

Wang, R.-R. Ultrastructure of sensory equipment on the heads of *Kallitaxila granulata* (Stål) (Hemiptera: Fulgoromorpha: Tropiduchidae) / R.-R.Wang, X.-Y.Wan, A.-P.Liang, T.Bourgoin // Microscopy Research and Technique. – 2012. – V. 75. – P. 1659-1665.

Wheeler, A.G. Life history of the issid planthopper *Thionia elliptica* (Homoptera: Fulgoroidea) with description of a new *Thionia* species from Texas / A.G.Wheeler, S.W.Wilson // Journal of the New York Entomological Society. – 1987. – V. 95, N. 3. – P. 440-451.

Wheeler, A.G. Notes on the biology and immatures of the issid planthoppers *Thionia bullata* and *T. simplex* (Homoptera: Fulgoroidea) / A.G.Wheeler, S.W.Wilson // Journal of the New York Entomological Society. – 1988. – V. 96, N. 3. – P. 266-273.

White, M.J.D. Animal Cytology and Evolution / M.J.D.White. – Cambridge: Cambridge University Press, 1973. – 961 p.

Whitehead, P.F. Observations on British *Issus* (Hemiptera, Issidae) with reference to development, periodicity and ecology / P.F.Whitehead, R.S.Key // Worcestershire Record. – 2010. – V. 29. – P. 22-27.

Williams, J.R. Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from the Mascarenes / J.R.Williams // Journal of Entomological Society of South Africa. – 1982a. – V. 45, N. 1. – P. 43-56.

Williams, M.A.J. Quaternary environments in Northern Africa / M.A.J.Williams // A Land between Two Niles / A.J.Williams, D.A.Adamson Eds. – Rotterdam: Balkema, 1982b. – P. 13-22.

Wilson, M.R. A checklist of Fiji Auchenorrhyncha (Hemiptera) / M.R.Wilson // Bishop Museum Occasional Papers. – 2009. – N. 102. – P. 33-48.

Wilson, S.W. Life histories of *Acanalonia bivittata* and *A. conica* with descriptions of immature stages / S.W.Wilson, J.E.McPherson // Annales of the Entomological Society of America. – 1981. – V. 74, N. 3. – P. 289-298.

Wolfe, J.A. Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation of forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia / J.A.Wolfe // Geological Survey Professional Paper. – 1979. – N. 1106. – P. 1-37.

Wu, R.J.C. Secrets of a Lost World: Dominican Amber and its Inclusions / R.J.C.Wu. – Dominican Republic, Santo Domingo: Privately published, 1997. – 222 p.

Xu, C.Q. The genus *Euricania* Melichar (Hemiptera: Ricaniidae) from China / C.Q.Xu, A.-P.Liang, G.M.Jiang // Raffles Bulletin of Zoology. – 2006. – V. 54, N. 1. – P. 1-10.

Yeates, D.K. Groundplans and exemplars: paths to the tree of life / D.K.Yeates // Cladistics. – 1995. – V. 11. – P. 343-357.

Yang, Ch.-T. The external male genitalia of Hemiptera (Homoptera-Heteroptera) / Ch.-T.Yang, T.-Y.Chang. – Taichung: Shih Way Publishers, 2000. – 746 p.

Yeh, W.-B. Phylogenetic relationships of the Tropiduchidae-group (Homoptera: Fulgoroidea) of planthoppers inferred through nucleotide sequences / W.-B.Yeh, Ch.-T.Yang, Ch.-F.Hui // Zoological Studies. – 1998. – V. 37, N. 1. – P. 45-55.

Yeh, W.-B. A molecular phylogeny of planthoppers (Hemiptera: Fulgoroidea) inferred from mitochondrial 16S rDNA sequences / W.-B.Yeh, Ch.-T.Yang, Ch.-F.Hui // Zoological Studies. – 2005. – V. 44, N. 4. – P. 519-535.

Zachos, J. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present / J.Zachos, M.Pagani, L.Sloan, E.Thomas, K.Billups // Science. – 2001. – V. 292. – P. 686-693.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

## ПРИЛОЖЕНИЕ А.

Таблица А.1 – Виды, использованные в молекулярном филогенетическом анализе (по Gnezdilov et al., 2015b)

Таксон	Место сбора
<b>Issidae</b>	
<i>Scorlupaster asiaticum</i> (Lethierry)	Казахстан, 42°50'20.724''N 71°10'12.900''E, 29.VII.2006, В.М. Гнездилов
<i>Agalmatium bilobum</i> (Fieber)	Ливан, 1000–1200 м, VII.–VIII. 2004, X. Абдул-Нур
<i>Agalmatium flavescens</i> (Olivier)	Италия, Тоскана, 6.IX.2004, В.М. Гнездилов
<i>Latilica maculipes</i> (Melichar)	Италия, Тоскана, 6.IX.2004, В.М. Гнездилов
<i>Issus abdounouri</i> Dlabola	Ливан, 1000–1200 м, VII.–VIII. 2004, X. Абдул-Нур
<i>Issus coleoptratus</i> (Fabricius)	Словения, окрестности Нова Горика, 46°00'17.8''N 13°04'40.0''E, 300 м, 03.VII.2004, Г. Селяк
<i>Latissus dilatatus</i> (Fourcroy)	Словения, 45°59'31.6''N 13°39'39''E, 320 м, 03.VII.2004, Г. Селяк
<i>Mycterodus phoenicicus</i> Gnezdilov	Ливан, 1000–1200 м, VII.–VIII. 2004, X. Абдул-Нур
<i>Libanissum talhouki</i> (Dlabola)	Ливан, 1000–1200 м, VII.–VIII. 2004, X. Абдул-Нур
<i>Bubastia ephialtes</i> (Linnavuori)	Ливан, 1000–1200 м, VII.–VIII. 2004, X. Абдул-Нур
<i>Bubastia obsoleta</i> (Fieber)	Словения, Нова Горика, 25.V.2004, Г. Селяк

<b>Таксон</b>	<b>Место сбора</b>
<i>Bubastia taurica</i> (Kusnezov)	Россия, Краснодарский край, окрестности Геленджика, 30.VII.2004, В.М. Гнездилов
<i>Kervillea conspurcata</i> (Spinola)	Словения, Црнотице, 30.V.2004, Г. Селяк
<i>Hysteropterum reticulatum</i> (Herrich-Schaeffer)	Словения, Равница, 06.VI.2004, Г. Селяк
<i>Hysteropterum vasconicum</i> Gnezdilov	Испания, Эспот, 15.VI.2004, А. Марьянска-Надаховска
<i>Hemisphaerius</i> sp.	Лаос, 21°14.243' N 101°54.448' E, 918 м, 1.X.2004, А. Сулье
<i>Thionia</i> sp.	Панама, 22.IX.2006, Д. Уврар
<i>Kodaiianella bicinctifrons</i> Fennah	Лаос, 21°14.243' N 101°54.448' E, 918 м, 1.X.2004, А. Сулье
<b>Nogodinidae</b>	
<i>Colpoptera</i> sp.	Панама, 23.IX.2006, Д. Уврар
<i>Bladina</i> sp.	Панама, 24.IX.2006, Д. Уврар
<i>Lollius</i> sp.	Вануату, о. Санто, 15°20'38.9'' S 166°44'41.4'' E, 1065 м, 04.XI.2006, А. Сулье, М. Атти
<b>Acanaloniidae</b>	
<i>Acanalonia</i> sp.	Панама, 25.IX.2006, Д. Уврар
<b>Tropiduchidae</b>	
<i>Trienopa</i> sp. 1	Мадагаскар, Атсимо-Андрефана, 22°53.406'S 44°41.819'E, 817 м, 18.III.2006, А. Сулье
<i>Trienopa</i> sp. 2	Мадагаскар, окрестности Амбозитра, 20°47.002'S 47°10.964'E, 984 м, 24.III.2006, А. Сулье
<i>Trypetimorpha occidentalis</i> Huang et Bourgoin	Казахстан, 52°21'58.932''N 64°00'37.116''E, 17.VIII.2006, В.М. Гнездилов

<b>Таксон</b>	<b>Место сбора</b>
<i>Durium cf punctipes</i> (Signoret)	Мадагаскар, Антсиранана, 12°20' S 49°15' E, 360 м, 6–20.III.2001, М. Ирвин, Р. Харин'Хала
<b>Caliscelidae</b>	
<i>Caliscelis wallengreni</i> Stål	Словения, Копер, 45°33'05.7'' N 13°45'41.2'' E, 24.IX.2005, Г. Селяк
<i>Peltonotellus quadrivittatus</i> (Fieber)	Словения, Опатъе, 30.V.2004, Г. Селяк
<i>Peltonotellus melichari</i> Horváth	Словения, окрестности Нова Горика, 45°58'40.3'' N 13°41'41'' E, 410 м, 03.VII.2004, Г. Селяк
<i>Afronaso gryphus</i> Gnezdilov et Bourgoin	Мадагаскар, Фианарантсоа, 22°09'08'' S 046°53'57'' E, 2000 м, 15.IV.2006, У.Л. Фишер
<i>Calampocus sphaeroides</i> Gnezdilov et Bourgoin	Мадагаскар, Фианарантсоа, 22°17'54'' S 045°21'06'' E, 990 м, 9–14.II.2003, У.Л. Фишер, Грисвольд и др.
<b>Ricaniidae</b>	
<i>Nasatus davidouvrardi</i> Stroinski, Gnezdilov et Bourgoin	Мадагаскар, между Антананариво и Махаянга, 17°52.869' S 47°04.684' E, 1500 м, 08.XI.2005, Т. Бургуэн, А. Сулье, Д. Уврар, М. Атти
<i>Ricania japonica</i> Melichar	Россия, Краснодарский край, окрестности Геленджика, 30.VII.2004, В.М. Гнездилов
<b>Flatidae</b>	
<i>Phantia christophi</i> Rusiecka	Казахстан, пески Муюнкум, 43°00'00.924'' N 72°06'05.112'' E, 30.VII.2006, В.М. Гнездилов
<i>Metcalfa pruinosa</i> (Say)	Италия, Тоскана, 6.IX.2004, В.М. Гнездилов

<b>Таксон</b>	<b>Место сбора</b>
<b>Dictyopharidae</b>	
<i>Dictyophara europaea</i> (Linné)	Россия, Краснодарский край, окрестности Геленджика, 27.VII.2004, В.М. Гнездилов
<b>Aphrophoridae</b>	
<i>Lepyronia coleoprata</i> (Linné)	Ливан, 1000–1200 м, VII.–VIII. 2004, X. Абдул-Нур

**ПРИЛОЖЕНИЕ А.**

Таблица А.2 – Результаты секвенирования по выбранным участкам  
(по Gnezdilov et al., 2015b)

<b>Таксон</b>	<b>COI</b>	<b>28SD4D5</b>	<b>28SD6</b>	<b>18S</b>
<b>Issidae</b>				
<i>Scorlupaster asiaticum</i> (Lethierry)	+	+	+	+
<i>Agalmatium bilobum</i> (Fieber)	+	–	–	+
<i>Agalmatium flavescens</i> (Olivier)	+	+	+	+
<i>Latilica maculipes</i> (Melichar)	+	+	+	+
<i>Issus abdunnouri</i> Dlabola	+	+	+	+
<i>Issus coleoptratus</i> (Fabricius)	+	–	–	+
<i>Latissus dilatatus</i> (Fourcroy)	+	–	+	+
<i>Mycterodus phoenicicus</i> Gnezdilov	+	–	+	+
<i>Libanissum talhouki</i> (Dlabola)	+	+	+	+
<i>Kervillea conspurcata</i> (Spinola)	+	+	+	+
<i>Hysteropterum reticulatum</i> (Herrich-Schaeffer)	+	+	+	+
<i>Hysteropterum vasconicum</i> Gnezdilov	+	+	+	+
<i>Bubastia obsoleta</i> (Fieber)	+	–	–	+
<i>Bubastia taurica</i> (Kusnezov)	–	+	+	+
<i>Bubastia ephialtes</i> (Linnavuori)	+	+	+	+
<i>Hemisphaerius</i> sp.	+	–	+	+
<i>Thionia</i> sp.	+	+	–	+
<i>Kodaianella bicinctifrons</i> Fennah	+	+	+	+
<b>Nogodinidae</b>				
<i>Colpoptera</i> sp.	+	–	+	–
<i>Bladina</i> sp.	+	+	+	+
<i>Lollius</i> sp.	+	–	–	–
<b>Acanaloniidae</b>				
<i>Acanalonia</i> sp.	+	–	+	–
<b>Tropiduchidae</b>				

<b>Таксон</b>	<b>COI</b>	<b>28SD4D5</b>	<b>28SD6</b>	<b>18S</b>
<i>Trienopa</i> sp. 1	+	+	+	+
<i>Trienopa</i> sp. 2	+	–	–	+
<i>Trypetimorpha occidentalis</i> Huang et Bourgoïn	+	+	+	+
<i>Durium</i> cf. <i>punctipes</i> (Signoret)	–	–	–	+
<b>Caliscelidae</b>				
<i>Caliscelis wallengreni</i> Stål	+	+	+	+
<i>Peltonotellus quadrivittatus</i> (Fieber)	–	+	+	+
<i>Peltonotellus melichari</i> Horváth	+	+	–	+
<i>Afronaso gryphus</i> Gnezdilov et Bourgoïn	+	+	–	+
<i>Calampocus sphaeroides</i> Gnezdilov et Bourgoïn	–	+	–	+
<b>Ricaniidae</b>				
<i>Nasatus davidouvrardi</i> Stroinski, Gnezdilov et Bourgoïn	+	+	+	+
<i>Ricania japonica</i> Melichar	–	+	+	+
<b>Flatidae</b>				
<i>Phantia christophi</i> Rusiecka	+	–	–	–
<i>Metcalfa pruinosa</i> (Say)	+	+	–	+
<b>Dictyopharidae</b>				
<i>Dictyophara europaea</i> (Linné)	+	+	–	+
<b>Aphrophoridae</b>				
<i>Lepyronia coleoptrata</i> (Linné)	+	+	+	+

**ПРИЛОЖЕНИЕ А.**

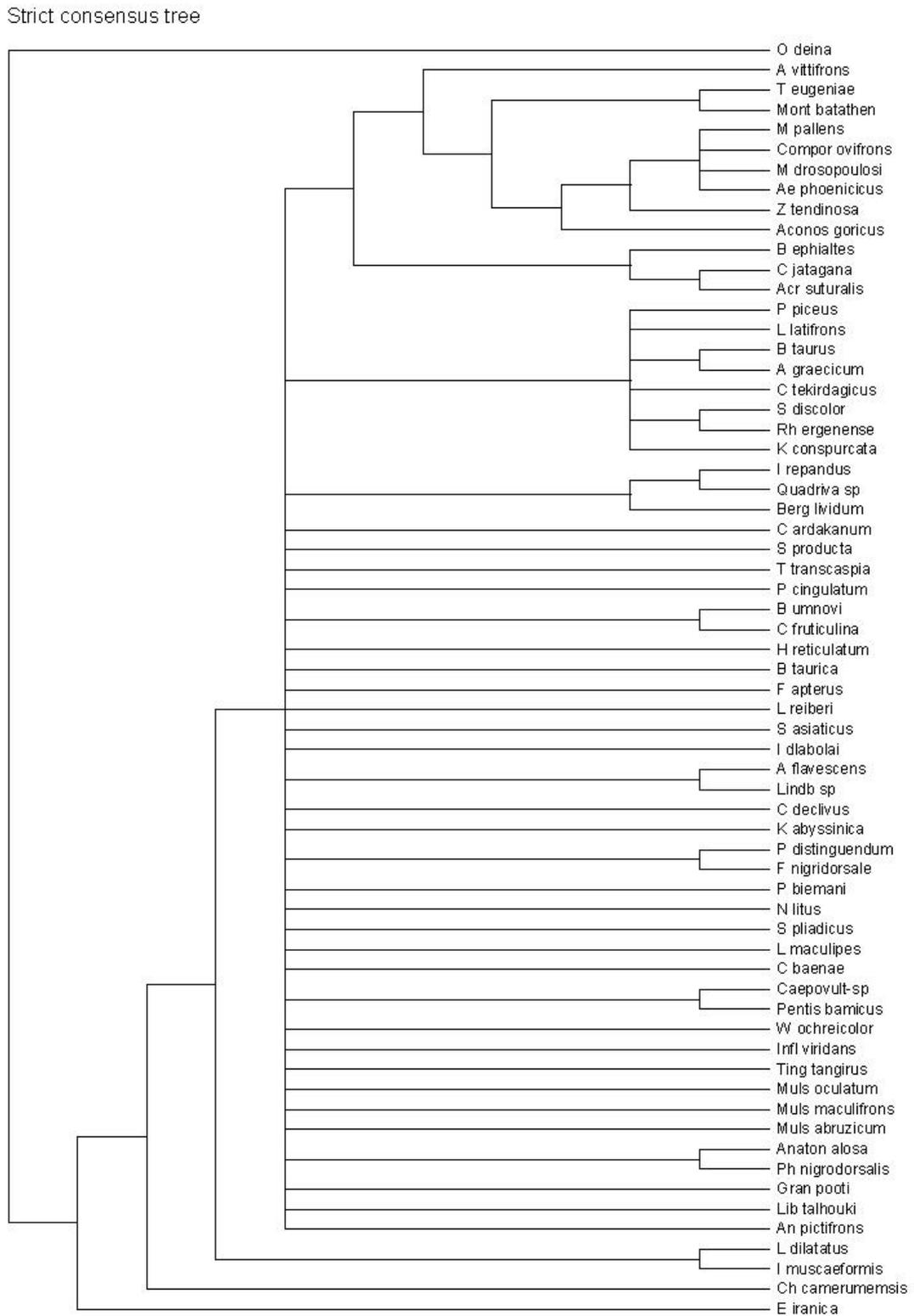
**Таблица А.3 – Матрица признаков для морфологической филогении**

Таксон	Признаки 0-77
<i>O. deina</i>	1200101110 0000000000 0100000000 2-00000000 1000000000 0010021-00 0000000000 00000010
<i>A. vittifrons</i>	0000001110 2110000110 01001- - -01 2-20100000 0100001100 1010000100 000120121- 00110011
<i>P. piceus</i>	0001- 01010 2101010100 00001- - -10 2-00000000 0000000000 1010000001 000120121- 00000011
<i>I. repandus</i>	0000001110 1201100000 0000000000 0110100010 1000010000 1010000-00 0001201200 00000011
<i>C. ardakanum</i>	0000001110 2201000010 1000000000 2-20100001 0110000000 0000000-10 1001201200 01000011
<i>S. producta</i>	0200001110 2-01000100 0000000000 0120100001 0000000011 1010001000 0001201210 00000011
<i>T. transcaspia</i>	0000001110 2201000000 0000020101 2-20100000 0001000010 0000000 - 01 0021201210 00000011
<i>P. cingulatum</i>	0000011110 2100000000 00001- - -00 0100000000 0002010000 2010000 - 10 000120121- 00000011
<i>B. umnovi</i>	0020001110 1201001000 0000000000 2- 20000111 0000000000 1000001 - 11 0001201210 00000011
<i>L. latifrons</i>	0011- 11112 2100000100 00001 --- 10 2- 00100010 0000100000 1010000 101 000120121- 00000001
<i>B. taurus</i>	01000 01??? 2100010000 0100000000 2 -21000010 0000010000 1010000 - 01 0001201210 00000001
<i>H. reticulatum</i>	0000001112 2100000000 0000000000 0-00100000 0000000010 1010000 - 00 0021201200 00000011
<i>B. taurica</i>	1020001110 2110000000 0000000000 1 2 -00200000 0000100010 2010000 - 00 000120121 0 00000011
<i>E. iranica</i>	0000001101 0101000010 000000010 0 2 -20000110 0100000000 3001001 - 10 000010010 0 00000010
<i>T. eugeniae</i>	0000001110 2110000011 20001- - -00 2 -20000001 0010001110 0010000 - 02 000120120 - 01000111
<i>F. apterus</i>	0000001010 2110000000 010001-0 00 2-00100000 0000000011 2010000 - 00 0001201210 10000001
<i>L. dilatatus</i>	0000101101 1100000010 0101000000 2-20010101 0000000000 0011010 - 0 0 1111201210 00100010
<i>C. tekirdagicus</i>	0000011112 2100000100 0000000000 2-00000000 0002000000 101000?001 0 0 0 1 2 0121000000001
<i>S. pallens</i>	0200101110 11200000111110000000 2020100010 0010000000 1010000-02 0 0 012112100 0 00 0111
<i>L. reiberi</i>	0001- 01110 22001000000000001- 000 2-00101010 0000000000 0010000-00 0 0 01201210 0 000 0011
<i>S. asiaticus</i>	0001- 01110 21010000000000000100 2-20001100 0000000000 0000000 -00 0 011201 2 10 0000 0011
<i>B. ephialtes</i>	1000011110 2110000010 0000001000 2-20000111 1010000000 3010000 -00 000120 1 2 10 0000 1011
<i>A. graecicum</i>	00000111122100000000 010001 -001 2 -30000010 0000000010 3010000 -01 000120 1 2 10 00000001
<i>C. jatagana</i>	1201-111122110000101 00101 - - -00 2 -20100010 0010000000 3010000000 000120 12 1 - 00000011
<i>Z. tendinosa</i>	00101011101100000011 00001 - - -00 3 -20100000 0010000000 1010000- 02 000120 12 0- 00000111
<i>I. muscaeformis</i>	00001011001100000010 00110 00000 2 -20110001 0000000010 0001011-00 01112012 10 00100010
<i>S. discolor</i>	0011- 011002110000100 00001 -- -0 0 2 -01100000 0000000000 1010000000 00012012 1 - 00000001
<i>I. dlabolai</i>	0001- 0111211000000000 00000 00000 0100100010 1000000001 -210001-0 0 00012012 1 0 00000011
<i>A. flavescens</i>	0001- 011122110000100 0000000000 0 0100100100 1000000011 -200001000 00012012 1 0 00100011
<i>C. declivus</i>	00000 0111021000000000 000000000 0 0-0 0100100 0000000000 -210000- 00 000 120121 0 00000011
<i>Lindb. sp</i>	0001- 011121100000100 0000000000 0 0100000100 1000000011 -210001000 00012 01210 00100011
<i>K. abyssinica</i>	00101 01010111000100 0 010000000 0 0 -00000110 0000000000 0010000-01 002120121 0 00000011
<i>P. distinguendum</i>	00000 0 1012211000000 0 000000010 0 0 120100011 1000000012 1310000-00 002120121 0 00000011
<i>P. biemani</i>	02000 0 1100211000010 0 0000000000 0 0 000100001 0000000010 2010001000 000120120 000000011

Таксон	Признаки 0-77
<i>N. litus</i>	0001 - 0 1010111000000 0 010000000 0 0020100000 0000000011 2010000-00 0001201200 00000011
<i>S. pliadicus</i>	00000 01010 2110001000 0100000100 1 - 00100000 0 0000000011 0000000 -00 00012012100 0000011
<i>L. maculipes</i>	0000001010 1100001100 0100000001 1 - 00100000 0000000001 0010000001 000120121000000011
<i>C. fruticulina</i>	0001-0111 0 2201001000 0000000000 0 - 20200110 0001000000 0010000 -01 000120121100000011
<i>C. baenae</i>	020000111 2 2100000000 0000000000 2 - 20100101 0000000000 0010000 -00 000120121000000011
<i>F. nigridorsale</i>	000000111 02200000000 0000000100 0 1 20100011 1000000011 1310001 -00 002120121000000011
<i>K. conspurcata</i>	0001-0111 02100000100 00001- - -10 2 -00 100000 0000000010 1010000 001 000120121 -00000001
<i>Caepovult. sp</i>	000010010 0121100000 00000000000 0 -20010?0 0 0000000001 0000001 -00 000120121000000011
<i>W. ochreicolor</i>	020000011 1211000000 0000000100 0 2 -00100110 0000000013 2011001 -01 000120121000000011
<i>Rh. ergenense</i>	001000111 0211000010 0 00001- - -0 0 2 -01000000 0000000010 1010000000 000120121- 10000001
<i>I. viridans</i>	0000001110221000000 0 0000000000 0 -2020001 0 0000000000 2000001-00 0021201210 00000011
<i>Quadriwa sp.</i>	00000011102201000000 0000000000 0 -10000?1 0 1000000000 0000000-00 002120120000100011
<i>Acr. suturalis</i>	1201- 111102110000110 00001- - -0 1 0 -2010002 0 0000000000 3010000000 00012012 1- 00000011
<i>C. ovifrons</i>	02001011101120000011 1110000000 0 0-000010 0 0010001100 0010000- 02 000121121 001000111
<i>T. tangirus</i>	0001-01112 2100000000 0000000000 012010000 1 0000000011 -210001 -00 000120121 000000011
<i>M. oculatum</i>	0000001010 2110000000 0000000000 3 -00100100 0000000010 1010100 -00 000120121 000000011
<i>M. maculifrons</i>	0000001110 2110000000 0000000000 0 120000010 0000000001 2010100 -00 000120121 000000011
<i>M. abruzicum</i>	0000001010 2100000000 0000000000 3 -00100001 0000000011 2010100 -00 002120121 000000011
<i>M. batathen</i>	02000011102110000011 20001- - -00 2 -20200001 00000?1010 0010000 -00 000120120 -00010111
<i>A. goricus</i>	02001011102121000011 00001 - - -0- 2 -20100010 000 - 001000 0000000 -00 000121120 -00000111
<i>A. alosa</i>	02002001102211000000 01001 - - -01 2-20000000 0000 000000 2100001 - 01 002120120 -00000011
<i>B. lividum</i>	0001-01 1121210000000000000000 0100000010 1000000000 0010000 - 00 002120121 000000011
<i>P. bamicus</i>	000000110122110000000000000000 2 -00000001 0000000011 0000001 -00 000120121 100000011
<i>G. pooti</i>	00000011122100000000 000001- 000 0 -20100101 1000000010 0010000 - 00 101120121 000001011
<i>Ph. nigrodorsalis</i>	0201-011102211000010 0100000100 2 -20200100 0000000000 0000000 - 01 002120120000000011
<i>L. talhouki</i>	00000011102110000000 0100000000 0 020000000 0000000000 2010000 - 00 002120121000100011
<i>Ch. camerumensis</i>	0011-010100110000000 000001-000 00201001 11 0000000000 0010010 - 00 000000010000000010
<i>A. pictifrons</i>	00000011102110000000 0000000000 0020000 ?01 0000000010 2010000 - 00002120121000000011
<i>M. drosopouloisi</i>	02001011102120000011 1110000000 302000001 0 001000100 0 0010000 - 02001121121000000111
<i>Ae. phoenicicus</i>	02001011101120000011 110000100- 302010000 0 001000110 0 0010000 - 02 001121121000000111

**ПРИЛОЖЕНИЕ Б.**

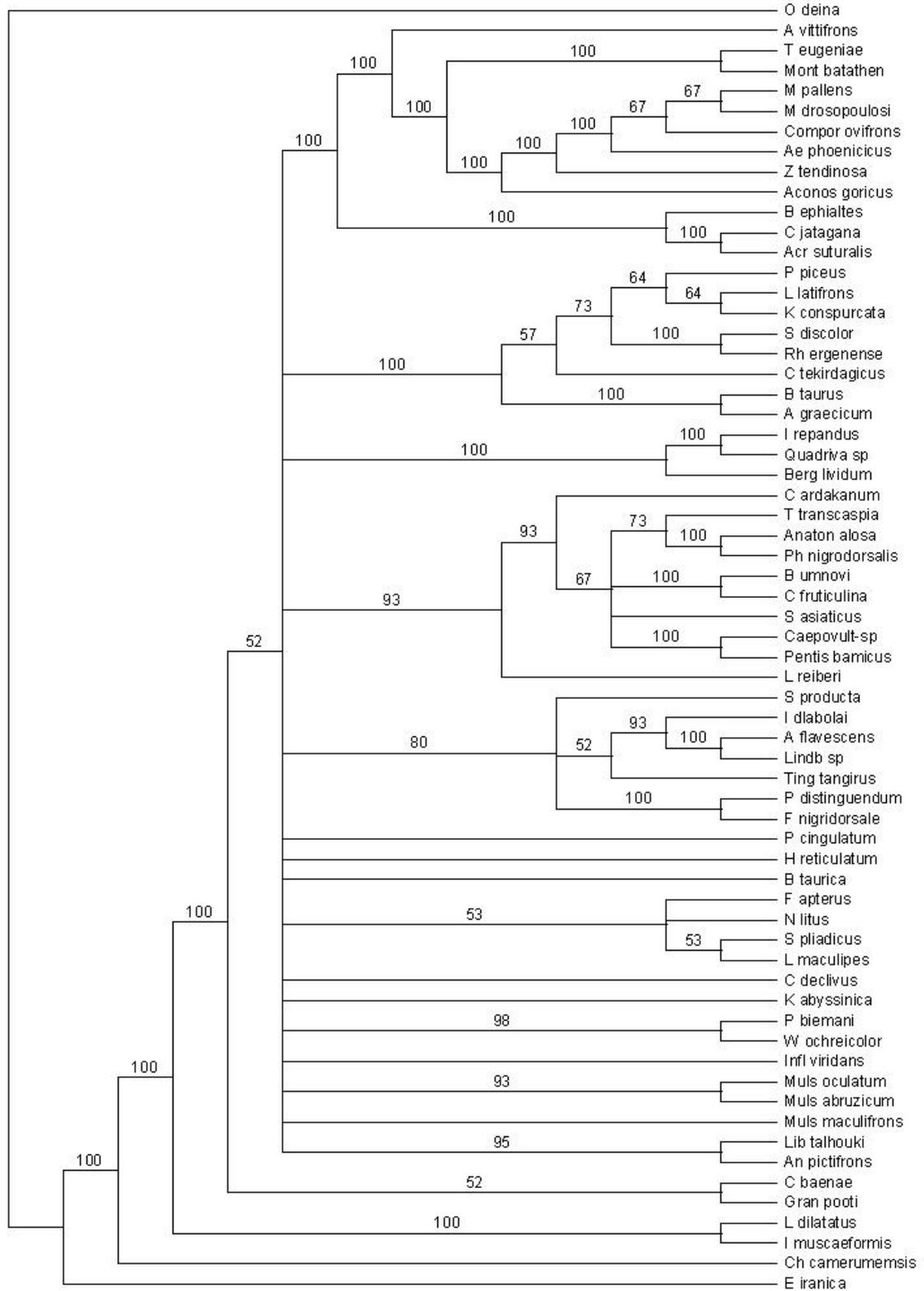
Рисунок Б.1 – Строгий консенсус 3960 деревьев.



## ПРИЛОЖЕНИЕ Б.

Рисунок Б.2 – 50% консенсус 3960 деревьев.

Majority-rule consensus tree



**ПРИЛОЖЕНИЕ Б.****Список имагинальных признаков для филогении**

Категории признаков (номера по списку): голова (0–4); переднее крыло (5–9); заднее крыло (10, 63, 64, 66, 67, 77); ноги (11–13); брюшные стерниты (14); гениталии самца (15–47, 57–62, 68–75); гениталии самки (48–56, 76); окраска (65).

Состояния признаков приведены в скобках для каждого признака по списку.

- 0 – верхний край метопы: широко дуговидно выемчатый, слабо клиновидно выемчатый, слабо выпуклый или прямой (0); резко трапециевидно выемчатый – корифа желобовидно вогнута (1).
- 1 – метопа и корифа соединены: под углом близким к прямому (сбоку) (0); под тупым углом, заметно больше  $160^{\circ}$ – $170^{\circ}$  (1); под острым углом (2).
- 2 – метопа: лишена поперечных килей и валиков (0); с поперечным валиком или парой выпуклостей в ее средней части (1); с поперечным килем в виде латинской «V» (2).
- 3 – метопа: с сублатеральными киями, которые могут быть ослаблены, но идентифицируются (0); лишена сублатеральных килей (1).
- 4 – сублатеральные кили метопы соединяются: на ее верхнем крае, то есть дуговидно сходятся примерно в одной точке или близко к тому (0); под ее верхним краем на заметном расстоянии (1); достигают ее верхнего края раздельно, не соединяясь, то есть идут более или менее параллельно (2).
- 5 – форма крыла: удлинненно овальное или ближе к круглому (0); отчетливо расширяется к каудальному краю (1).
- 6 – первое разветвление радиуса: имеет место близко к базальной ячейке (0); имеет место на заметном расстоянии от базальной ячейки (1).
- 7 – радиус (R): трех-четырёхветвистый (0); двухветвистый (1).
- 8 – передний кубитус (CuA): двухветвистый (0); одноветвистый (1).
- 9 – характер ветвления радиуса (R) и медианы (M) переднего крыла: R ветвится (раньше M) в проксимальной половине крыла (0); M ветвится в дистальной половине крыла, далеко от R (1); R и M ветвятся на одном уровне в проксимальной половине крыла или около его середины (2).

- 10 – заднее крыло: трехлопастное (0); однолопастное или двухлопастное, может достигать вершины переднего крыла или только вершины брюшка (1); рудиментарно (2).
- 11 – боковые шипы на задних голенях: 2–4 (0); два (1); один (2).
- 12 – первый метатарзомер: с 4–8 интермедиальными шипами, образующими сплошной ряд (0); с 1–3 интермедиальными шипами (1); разорванный ряд: 3 + 1 или 4 + 1 (2).
- 13 – аролиум: почти достигает вершин коготков или даже выступает за них (вид сверху) (0); заметно короче коготков (1).
- 14 – стерниты IV–VI самца и самки: без сенсорных ямок (0); с парой сенсорных ямок каждый (1).
- 15 – фаллобаза (вид снизу): без расширений (0); с угловатыми расширениями в нижней трети (1).
- 16 – дорсо-латеральные выросты фаллобазы: без полумесяца из выростов (0); с полумесяцем из выростов (1).
- 17 – верхние углы анальной трубки самцов: без выростов (0); в виде выростов (1).
- 18 – фаллобаза: почти полностью (за исключением самых вершин апикальных отростков) скрывает эдеагус (0); не покрывает верхнюю часть эдеагуса, которая хорошо видна снаружи (1).
- 19 – апикальные отростки эдеагуса: не увеличены, фаллотрема не видна (0); апикальные отростки эдеагуса увеличены, могут быть вздуты, с хорошо заметной фаллотремой (1).
- 20 – апикальные отростки эдеагуса: без выростов (0); в виде выроста или крючка, далеко выступающего за вершину фаллобазы (1); с зубцом (2).
- 21 – апикальные отростки эдеагуса: простые на вершинах (0); раздвоены (1).
- 22 – каждый апикальный отросток эдеагуса: без лопастей (0); с апикальной лопастью (1).
- 23 – внутренняя сторона фаллобазы: без выроста (0); с крупным выростом (1).
- 24 – эдеагус: с парой вентральных крючков (0); без крючков (1).
- 25 – вентральные крючки эдеагуса: почти прямые или дуговидно изогнуты (0); сильно закручены (1); изогнуты под прямым углом (2).

- 26 – вентральные крючки эдеагуса (если не закручены): направлены к его основанию (0); направлены к его вершине по средней линии (1).
- 27 – вентральные крючки эдеагуса: отходят примерно от его середины (0); отходят субапикально (1).
- 28 – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы: без складок (0); с парой длинных складок, острых на вершинах, часто прикрывающих вентральную лопасть фаллобазы снизу (1).
- 29 – вентральная лопасть фаллобазы: цельная, может нести неглубокую выемку (0); с глубокой щелевидной выемкой или в виде трех лопастей (1).
- 30 – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы каждая: с одним субапикальным выростом (0); с двумя субапикальными выростами (1); без выростов (2); в виде ряда зубчиков (3).
- 31 – воротник дорсо-латеральных лопастей фаллобазы: вертикально удлинен, может быть зубчатым и воротниковидным (0); в виде краевого выроста (1).
- 32 – фаллобаза дорсо-пикально (вид сбоку): в виде выпуклого слабо склеротизованного мешка (0); в виде латерально уплощенного выроста (1); без выростов (2); с парой выростов (3).
- 33 – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы: без поперечной субапикальной полосы слабой склеротизации (0); с поперечной субапикальной полосой слабой склеротизации (1).
- 34 – фаллобаза и эдеагус (вид сбоку): полого дуговидно изогнуты (0); круто дуговидно изогнуты (1); почти прямые (2).
- 35 – вентральный край дорсо-латеральных лопастей фаллобазы над вентральными крючками (если имеются): без выроста (0); с крупным лопастевидным или уховидным выростом (1).
- 36 – фаллобаза: без боковых выростов при основании (0); с парой боковых выростов при основании (1).
- 37 – верхний угол пигофора самцов: округлый или тупой (0); близок к прямому (1).
- 38 – шейка стилуса: короткая или не выражена (0); длинная (1); змеевидная (2).
- 39 – головка стилуса на вершине (сверху): широко закруглена или прямо обрублена (0); отчетливо сужена (1).

- 40 – латеральный зубец стилуса: широкий, крупный (0); узкий, маленький или отсутствует (1).
- 41 – фаллобаза сбоку: без глубокой вертикальной выемки – выреза (0); с глубоким вертикальным вырезом (1).
- 42 – край дорсо-латеральных лопастей фаллобазы: простой, выпуклый, гладкий (0); зубчатый (1).
- 43 – вентральная лопасть фаллобазы: без лопастей (0); с вертикальными лопастями (1); с вертикальными лопастями (2).
- 44 – боковые лопасти дорсо-латеральных лопастей на дорсальной стороне фаллобазы: нет (0); есть (1).
- 45 – суспенсориум: обычный (0); со склеротизованными лопастями, заходящими на фаллобазу (1).
- 46 – эдеагус: в виде пары лопастей (0); в виде цилиндра со сросшимися лопастями (1).
- 47 – эдеагус: без вентральной лопасти (0); с вентральной лопастью (1).
- 48 – анальная трубка самок: удлиненная (0); широкая, почти круглая или широкоовальная (1).
- 49 – гоноплаки: без поперечных килей (0); с парой простых килей (1); с зубчатыми киями (2); с пальцевидным выростом (3).
- 50 – медиальное поле гонапофизов IX: с двумя простыми короткими лопастями апикально (0); с двумя крупными простыми, уплощенными с боков или завернутыми в виде складок лопастями (1); с одной медиальной лопастью – результат сросшихся лопастей (2), в виде двух отчетливых, но не сросшихся лопастей (3).
- 51 – медиальное поле гонапофизов IX: выпуклое (0); выдается в виде крупного выроста, направленного вверх (1), выдается в виде крупного, латерально уплощенного, выроста, как правило, направленного вниз (2); выпуклое с парой лопастей (3).
- 52 – латеральные поля гонапофизов IX: плоские или вогнуты (0); с выростами (1).
- 53 – в латеральной группе передней соединительной пластинки: 3–5 зубцов (0); 1–2 зубца (1).

- 54 – треугольная пластинка (TPL) гонапофиза VIII: без выроста (0); с выростом в виде складки (1).
- 55 – эндогонококсальный отросток (GxP) гонапофиза VIII: одновершинный (0); двuverшинный (развилка может быть слабой) (1); 2–3-вершинный, пальчатый (2).
- 56 – дистальные части задних соединительных пластинок гонапофизов IX: изогнуты под углом (0); слабо дуговидные или почти прямые (1).
- 57 – выросты вентральных углов анальной трубки самцов: приблизительно треугольные или полукруглые, короткие (0); в виде крупных, приблизительно полукруглых, выростов (1).
- 58 – шейка стилуса над латеральным зубцом: без горбинки (0); с горбинкой (1).
- 59 – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы: без апикальных выростов (0); с апикальными выростами (1); с рядом апикальных зубцов (2).
- 60 – фаллобаза дорсально: без выроста (0); с непарным выростом (1).
- 61 – фаллобаза: цилиндрическая (0); дорсо-вентрально сплюснута (1).
- 62 – фаллобаза ниже вентральной лопасти: не выпуклая (0); заметно выпуклая (1); вогнута, с боковыми килями (2).
- 63 – медиана трехлопастного заднего крыла: простая (0); нет (1).
- 64 – жилки  $R_{cu}$  и  $A_1$  трехлопастного заднего крыла: свободные (0); частично сливаются – анастомоз (1); нет (2).
- 65 – окраска метопы: без пятна (0); часто с V-образным пятном (1).
- 66 – кубитальная выемка бокового края заднего крыла: есть (0); нет (1).
- 67 –  $CuA$  и  $CuP$  трехлопастного заднего крыла: со свободными вершинами (0); сближены или сливаются вершинами (1); нет (2).
- 68 – каудо-дорсальный угол стилуса: широко закруглен, почти круглый (0); угловатый (1).
- 69 – вентральные крючки эдеагуса: постепенно сужаются к вершине (0); резко сужена перед вершиной (1).
- 70 – апикальная часть фаллобазы: без воротничка (0); с воротничком (1).
- 71 – фаллобаза дорсально: без выростов (0); с парой пальцевидных выростов (1).
- 72 – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы: без узкой полукуруглой пластинки (0); с узкой полукруглой пластинкой (1).

- 73 – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы: не рассечены на лопасти или рассечены иначе (0); рассечены на две приблизительно квадратные лопасти (1).
- 74 – вырез между дорсо-латеральными и вентральной лопастью фаллобазы: вертикальный (0); резко загнут к дорсальной поверхности фаллобазы (1).
- 75 – эдеагус: покрыт фаллобазой дорсально (0); не покрыт фаллобазой дорсально – глубокий вырез (1).
- 76 – край гоноплак (граница Gr1 – Gr2): с отчетливым разрезом (сильной складкой) (0); без разреза (1).
- 77 – анальная выемка бокового края заднего крыла: есть (0); нет (1).

**ПРИЛОЖЕНИЕ В.**

Таблица В.1 – Паттерны переднего крыла Issini и Parahiraciini мировой фауны

Таксон	Паттерн жилкования (R – радиус, M – медиана, CuA – передний кубитус)	Наличие (+) / Отсутствие (-) гипокостальной лопасти
<i>Ориентальные</i>		
Ardelia	R 2 M 2 CuA 2	–
Coruncanus	R 2 M 2 CuA 2	–
Darwallia	R 2-3 M 3-5 CuA 2	–
Dentatissus	R 2 M 2-3 CuA 2	?
Eupilis	R 2 M 3 CuA 1-2	–
Euroxenus	R 2 M 2 CuA 2	–
Eusarima	R 2 M 3-4 CuA 2	+/-
Flavina	R 2 M 1-2 CuA 3	–
Fortunia	R 2 M 2 CuA 2	+
Gabaloeca	R 3 M 3 CuA 2	–
Givaka	R 2 M 3 CuA 2	–
Jagannata	R 2 M 3 CuA 2	–
Kodaiana	R 2 M 2 CuA 2	–
Lusanda	R 3 M 2 CuA 2	+
Kodaianella	R 2 M 3 CuA 2	?
Narayana	R 2 M 3 CuA 2	+/-
Neokodaiana	R 2 M 3 CuA 2	+
Neosarima	R 2 M 3 CuA 2	?
Neotetricodes	R 2 M 3 CuA 1	?
Nikomiklukha	R 2 M 3 CuA 2	–
Parasarima	R 2 M 3 CuA 2	–
Paratetricodes	R 2 M 3 CuA 1	?
Pseudohoutagus	R 2 M 2 CuA 1	?
Redarator	R 2 M 2-3 CuA 2	–
Samantiga	R 2 M 4 CuA 3	+
Sarimodes	R 2 M 3 CuA 2	?
Sarima	R 2-3 M 3 CuA 2	+/-
Sinesarima	R 2 M 2 CuA 2	–
Sundorrhinus	R 3 M 4 CuA 2	–
Syrgis	R 2-3 M 2 CuA 2	–

<b>Таксон</b>	<b>Паттерн жилкования (R – радиус, M – медиана, CuA – передний кубитус)</b>	<b>Наличие (+) / Отсутствие (-) гипокостальной лопасти</b>
Tatva	R 2 M 3 CuA 2	–
Tempsa	R 2 M 3 CuA 2	–
Tetrica	R 2-3 M 3-8 CuA 2	+/-
Tetricodes	R 2 M 4 CuA 1	–
Thabena	R 2 M 3-4 CuA 1-2	–
Thabenoides	R 2 M 3 CuA 2	–
Thabenula	R 2 M 3 CuA 1	–
Vishnuloka	R 2 M 2 CuA 2	–
Yangissus	R 2 M 3 CuA 2	?
<i>Палеарктические</i>		
Agalmatium	R 2 M 3 CuA 1	+
Alloscelis	R 2 M 3 CuA 1	–
Anatolodus	R 2 M 3 CuA 1	–
Anatonga	R 2 M 3 CuA 1	–
Bergevinium	R 2 M 3-4 CuA 1	+
Bootheca	R 2 M 3 CuA 1	–
Brachyprosopa	R 2 M 2 CuA 1	–
Bubastia	R 2 M 3 CuA 1	–
Cavatorium	R 2 M 3-4 CuA 1	–
Caepovultus	R 2 M 1 CuA 2	–
Celyphoma	R 2 M 2-3 CuA 1	–
Clybeccus	R 2 M 3 CuA 1	+
Conosimus	R 2 M 3 CuA 1	+
Corymbius	R 2 M 3-4 CuA 1	–
Falcidius	R 2-3 M 2-4 CuA 1-2	–
Fieberium	R 2 M 2-3 CuA 1	+
Granum	R 2 M 2 CuA 1	–
Hysteropterum	R 2 M 3-4 CuA 1	+
Iberanum	R 2 M 2-4 CuA 1	+
Inflatodus	R 3-4 M 3 CuA 1	–
Iranodus	R 2 M 3 CuA 1	–
Issus	R 2 M 2 CuA 2	–

Таксон	Паттерн жилкования (R – радиус, M – медиана, CuA – передний кубитус)	Наличие (+) / Отсутствие (-) гипокостальной лопасти
Kervillea	R 2 M 2-4 CuA 1	+/-
Latematium	R 2 M 3-5 CuA 1	+
Latilica	R 2-3 M 3 CuA 1	-
Latissus	R 2 M 2 CuA 2	+
Lethierium	R 2 M 4 CuA 1	+
Libanissum	R 2 M 3 CuA 1	-
Lindbergatium	R 2 M 3 CuA 1	+
Mulsantereum	R 2 M 3 CuA 1	+
Mycterodus	R 2 M 2 CuA 1	+/-
Numidius	R 2-3 M 3 CuA 1	+
Palaeolithium	R 2 M 3 CuA 1	+
Palmallorcus	R 2 M 3 CuA 1	-
Pamphylium	R 2 M 5-6 CuA 1	-
Pentissus	R 2 M 2 CuA 1-2	-
Phasmena	R 2 M 2-3 CuA 1	-
Pseudohemisphaerius	R 3 M 3 CuA 1	-
Quadriua	R 2 M 2-3 CuA 1	-
Rhissolepus	R 2 M 2-3 CuA 1	-
Scorlupaster	R 2 M 3 CuA 1	-
Scorlupella	R 2 M 2-3 CuA 1-2	-
Semissus	R 3 M 2-4 CuA 1-2	-
Sfaxia	R 2 M 3 CuA 1	+
Tautoprosopa	R 2 M 3-4 CuA 1	+
Tingissus	R 2 M 3-5 CuA 1	+
Tshurtshurnella	R 2 M 2 CuA 1	-
Webbisanus	R 2 M 3 CuA 1	+
Zopherisca	R 2 M 3 CuA 1	-
<i>Афротропические</i>		
Chimetopon	R 4 M 4 CuA 1	-
Hemisobium	R 3 M 3 CuA 1	+
Ikonza	R 3 M 3 CuA 1	+
Kivupterum	R 4 M 3 CuA 1	-
Katonella	R 2 M 4 CuA 1	+

Таксон	Паттерн жилкования (R – радиус, M – медиана, CuA – передний кубитус)	Наличие (+) / Отсутствие (-) гипокостальной лопасти
Kovacsiana	R 3 M 3 CuA 1	–
<i>Австралийские</i>		
Chlamydopteryx	R 2 M 2-3 CuA 2	–
Apsadaroptyeryx	R 2 M 2-3 CuA 2	–
Orinda	R 2 M 3 CuA 2	–
<i>Неарктические</i> <i>и</i> <i>Неотропические</i>		
Aboloptera	R 2 M 2 CuA 1	+
Amnisa	R 2 M 2-3 CuA 1-2	–
Amphiscepa	R 2 M 5 CuA 3	+
Argepara	R 2 M 2-3 CuA 1- 2	–
Aztecus	R 2 M 3 CuA 2	+/-
Balduza	R 2 M 2 CuA 1	–
Bumaya	R 2 M 3 CuA 2	–
Cheiloceps	R 2-3 M 2 CuA 1	–
Dracela	R 2 M 4-5 CuA 1	–
Delongana	R 2 M 3 CuA 2	–
Diceroptera	R 2 M 4 CuA 1	–
Duroides	R 2 M 2 CuA 2	–
Exortus	R 2 M 2 CuA 1	+
Heremon	R 2 M 2 CuA 1	–
Incasa	R 2 M 3 CuA 1	+
Kathleenum	R 2 M 2 CuA 1	–
Oronoqua	R 2 M 2-3 CuA 1	–
Paralixes	R 2 M 2 CuA 2	–
Paranipeus	R ? M 2 CuA 1	–
Picumna	R 2 M 2-3 CuA 2	–
Proteinissus	R 2 M 2 CuA 1	–
Sarnus	R 2 M 4 CuA 2	+
Stilbometopius	R 2 M 2 CuA 1	+
Thionia	R 2 M 2 CuA 1	+/-
Thioniamorpha	R 3 M 4 CuA 1	?
Thioniella	R 2 M 4 CuA 1	?

Таксон	Паттерн жилкования (R – радиус, M – медиана, CuA – передний кубитус)	Наличие (+) / Отсутствие (-) гипокостальной лопасти
Traxus	R 2 M 2 CuA 2	–
Tylanira	R 2 M 2-3 CuA 1	–
Ulixes	R 2 M 3 CuA 2	+/-

**ПРИЛОЖЕНИЕ В.**

Таблица В.2 – Кариотипы и числа семенных фолликулов и овариол у представителей семейства Issidae (косой слэш (/) показывает колебание числа в разных семенниках или овариолах одного индивидуума, а тире (–) показывает колебание числа у разных индивидуумов) (по: Maryńska–Nadachowska et al., 2006; Kuznetsova et al., 2010).

Таксон	2n♂	Число	
		семенных фолликулов в одном семеннике	овариол в одном яичнике
<i>Agalmatium bilobum</i>	26+X	11	8
<i>A. flavescens</i>	26+X	11	–
<i>Issus coleoptratus</i>	26+X	13 20 (Dufour, 1833)	–
<i>I. lauri</i>	26+X	13	12/13
<i>Bergevinium malagense</i>	26+X	9	–
<i>Brahmaloka</i> sp.	24+X	–	–
<i>Brachyprosopa umnovi</i>	–	–	6–7
<i>Bubastia (Bubastia) obsoleta</i>	26+X	10	–
<i>B. (B.) saskia</i>	26+X	10	–
<i>B. (B.) taurica</i>	26+X	10	–
<i>Corymbius tekirdagicus</i>	26+X	10	–
<i>Dentatissus damnosus</i>	26+X	18	9
<i>Falcidius doriae</i>	26+ X	10	–
<i>F. limbatus</i>	24+XY	–	–
<i>Hysteropterum albaceticum</i>	26+X	10	–
<i>H. vasconicum</i>	26+X	10	–
<i>H. dolichotum</i>	26+X	–	–
<i>Kervillea basiniger</i>	26+X	10	–
<i>Latilica maculipes</i>	24+X	10	–
<i>Latissus dilatatus</i>	26+X	12	–
<i>Apedalmus abruzicus</i>	26+X	10	–
<i>Mycterodus (Semirodus) colossicus</i>	26+X	18	–
<i>M. (S.) pallens</i>	26+X	18	9
<i>Mycterodus (Mycterodus) etruscus</i>	26+X	16	–

Таксон	2n♂	Число	
		семенных фолликулов в одном семеннике	овариол в одном яичнике
<i>M. (M.) intricatus</i>	26+X	20	–
<i>Palaeolithium distinguedum</i>	26+X	7–13 (7/13, 8/8, 8/11, 9/9, 9/11)	8
<i>Palmallorcus balearicus</i>	26+X	9–11 (9/10, 10/10, 11/11)	–
<i>P. nevadense</i>	26+X	10	–
<i>P. punctulatus</i>	26+X	4?	–
<i>Scorlupaster asiaticum</i>	26+X	9	–
<i>Scorlupella discolor</i>	26+X	6	–
<i>Tingissus guadarramense</i>	26+X	10	6
<i>Tshurtshurnella pythia</i>	26+X	12	7
<i>Zopherisca tendinosa</i>	26+X	28	–
<i>Z. skaloula</i>	26+X	30	–
<i>Z. penelopae</i>	26+X	24	–

## ПРИЛОЖЕНИЕ Г.

### Обобщенные экологические данные по видам

#### Род *Issus*

*I. abdulnouri*: На Ближнем Востоке (в Ливане и Израиле) отмечен на дубах (*Quercus cerris pseudocerris*, *Q. infectoria*, *Q. calliprinos*) на высоте 1200-2100 м (Dlabola, 1987c; Gnezdilov et al., 2004). В Турции встречается также в низкогорьях (до 250 м) (Gnezdilov, 2011).

*I. afrolauri*: В Алжире среди вечнозеленых дубов и вереска (*Erica arborea*) (Sergel, 1986b).

*I. cagola*, *I. cahipi*, *I. canariensis*, *I. capapi*, *I. capala*, *I. palama*, *I. padipus*, *I. paladitus*: В канарских лавровых сообществах (*Laurisilva formation*) с ладанником (*Cistus* sp.), эуфорбией (*Euphorbia* sp.), щавелем (*Rumex* sp.) и зверобоем (*Hypericum* sp.) и другими видами на высоте от 400 до 1300 м (Remane, 1985).

*I. coleopratus*: Одно поколение, с мая по октябрь, отдельные имаго доживают до декабря (Niedringhaus et al., 2010). Личинки 1-го возраста появляются с конца июля, личинки 2-го возраста – в августе. Зимуют личинки 3-го возраста. Зимовка этого вида была подробно изучена в Великобритании Д. Бадмином (Badmin, 2010). В Германии имаго встречаются на различных листопадных деревьях – в основном, на дубе и клене, также на березе, вязе, липе, ломоносе, лещине, рябине, плюще (Nickel, Remane, 2002; Holzinger et al., 2003; Himmelsbach et al., 2016), а зимующие личинки найдены на плюще, можжевельнике, тисе, бирючине и в листовом опаде. По сведениям Д. Бадмина (Badmin, 2010) в Великобритании (графство Кент) личинки предпочитают в качестве кормового растения падуб, тис и плющ в каштановых рощах, в то время как рододендрон (*Rhododendron ponticum*) признан токсичным для этого вида. В лесу этот вид предпочитает сравнительно затененные участки (Badmin, 2010). В Молдавии имаго отмечены на дубах и буке (Талицкий, Логвиненко, 1966). В Болгарии на дубах (Байрямова, 1978).

*I. distinguendus*: На Лансароте (Канарские острова) отмечен на *Euphorbia obtusifolia*, *Picridium ligulatum* и *Inula viscosa* (Lindberg, 1954).

*I. frontalis*: В Европе имаго с июня по август на грабе восточном (*Carpinus orientalis*) (Holzinger et al., 2003; Janković, Popović, 1981).

*I. lauri*: Полифаг на широколиственных кустарниках (Holzinger et al., 2003). Встречается в сухих дубовых лесах, часто на опушке, а также на различных деревьях маквиса (Holzinger et al., 2003; Whitehead, Key, 2010). В Греции отмечен на высоте 1000 м (Gnezdilov et al., 2004).

*I. muscaeformis*: Одно поколение, с мая по август. Встречается на солнечных лесных опушках на кустарниках и одиночных деревьях. Является полифагом кустарниковых и древесных растений – дуб, граб, лещина (Байрямова, 1978; Holzinger et al., 2003; Whitehead, Key, 2010; Vadmin, 2010). Личинки также встречаются на высоких травянистых растениях, например, на бузине (*Sambucus ebulus*) (Holzinger et al., 2003). Зимует на стадии яйца; имаго с мая до конца сентября (Логвиненко, 1975а).

*I. patruelis*: В Тунисе обитает в сообществах маквиса (Linnavuori, 1965).

*I. pospisili*: В Греции встречается на высоте 1000-1400 м. (Gnezdilov, 2011). В Краснодарском крае в дубово-грабовых и каштановых лесах в подлеске и на опушках, имаго с мая по сентябрь (Гнездилов, 2000).

#### Род *Latissus*

*L. dilatatus*: Обычен в июне-июле в средиземноморских лесных сообществах на дубах (Burrows, 2009; Holzinger et al., 2003). Имаго и личинки питаются на деревьях и кустарниках (Guglielmino et al., 2015).

#### Род *Agalmatium*

*A. bilobum*: Имеются данные по биологии этого вида в Южной России (Чумак, 2005), Западной Грузии (Батиашвили, Деканоидзе, 1973) и Калифорнии (Doering, 1958; Schlinger, 1958). Развивается в одном поколении, зимует яйцо, отложенное во второй половине лета – начале осени на стебли растений.

Личинки и имаго высасывают клетки паренхимы, так что в местах прокалывания разрушается хлорофилл, что влечет за собой появление характерных точечных желтых пятен (Чумак, 2005).

В Азербайджане, в окрестностях Баку, А.М. Кулиева (1962) изучила биологические особенности *Agalmatium* sp. (неправильно определенного ею как *Hysteropterum asiaticum*). Здесь в качестве наиболее предпочитаемых кормовых растений были установлены дрок прутьевидный, бирючина, лох, белая акация, а также в меньшей степени слива, черешня, груша, абрикос. Наименее популярными оказались олеандр и клен. При этом Кулиева отмечает повреждения как на стволах, побегах и листьях, так и на цветках и плодах. Последние данные, однако, кажутся сомнительными и нуждаются в подтверждении, особенно это касается генеративных частей растений. Зимует этот вид в фазе яйца на стволах прутьевидного дрока, бирючины и других древесных пород. Начало отрождения личинок было отмечено 26 апреля при среднесуточной температуре 17°C. Вылупление личинок заканчивается в течение 20-25 дней. Продолжительность отдельных возрастов колеблется от 7 до 10 дней. Яйцекладка протекает в середине июля. У взрослых самок половые продукты не развиты и только через 25-30 дней яички начинают развиваться после дополнительного питания.

В субсредиземноморских сообществах Краснодарского края отмечен на высоте 500 м (Гнездилов, 2000). В Ливане и на Кипре поднимается на высоту от 1400 до 1700 м, собран с цистиса (*Cistis salviaefolius*) и метельника (*Spartium junceum*) (Gnezdilov et al., 2004; Гнездилов, 2010). Является одним из обычных видов в сообществах маквиса.

*A. flavescens*: В Восточной Грузии в зоне низинных лесов. Имаго в плодовых питомниках и молодых садах на листьях шелковицы, яблони и абрикоса (Батиашвили, Деканоидзе, 1967). В Средиземноморье отмечен на маслинах, винограде, инжире, плодовых деревьях, шелковице, сахарной свекле (Silvestri, 1934; Емельянов, 1972а). В Болгарии на сухих лугах (Коллекция ЗИН).

#### Род *Alloscelis*

*A. vittifrons*: И. Иванов (1885) в оригинальном описании отметил этот вид на шалфее (*Salvia*), однако, в Краснодарском крае он населяет разнотравно-злаковые сообщества по берегу р. Кубани, где выкашивается со сложноцветных, также отмечен в субсредиземноморских сообществах (Гнездилов, 2007). Зимует на стадии яйца, личинки в мае–июне, имаго с июня по август (Логвиненко, 1975а).

Род *Bergevinium*

*B. drahamense*: В Тунисе в сообществах маквиса (Linnavuori, 1965).

Род *Bootheca*

*B. taurus*: В Молдавии на опушках и склонах, в частности, на миндале (*Amygdalus nana*), имаго с мая по июль (Horvath, 1894; Галицкий, Логвиненко, 1966). На Украине на склонах с разнотравной растительностью. Зимуют, вероятно, яйца; имаго встречаются с середины июня до начала августа (Логвиненко, 1975а). В Болгарии на *Ruta graveolens* (Rutaceae) (Gruev, 1973).

Род *Brachyprosopa*

*B. bicornis*: Емельянов (1969) относит этот вид к категории глинистопустынных – олигофагов солянок (карабоялыч, биюргун), полыней, эфедры или полифагов. Челпакова (1994) относит этот вид к кустарниковостепным, предпочитающим бобовые. В Кызылкумах в поймах рек, на глинисто-солончаковых лугах. В Чимкенте встречался в садах, уличных насаждениях шелковицы и питался на ягодах и черешках листьев. В Алма-Ате обнаружен на хмеле (Митяев, 1975, 2002). В Фергане встречался в предгорьях и на орошаемых землях (Дубовский, 1966). Также отмечен в Средней Азии на кукурузе, джугаре, свекле, люцерне и лобии (Емельянов, 1972а).

*B. umnovi*: В Восточных Каракумах встречается повсеместно от барханных до мелкобугристых песков, долинообразных понижений и солончаков. Оптимальные условия обитания для вида складываются в закрепленных песках с саксаульниками. Широкий полифаг. Личинки и имаго сосут молодые стебли и зеленые побеги крестоцветных, зонтичных, бобовых и маревых, отдавая предпочтение последним (Каплин, 1986а). Личинки отрождаются в конце марта, первой и второй декадах апреля и встречаются до конца июня – первой декады июля. Лет имаго и откладка яиц происходит во второй половине июня – июле. Развитие личинок протекает при среднедекадной температуре воздуха 16-30°C. Личинки 1-2-го возраста развиваются 11-12, 3-4-го – 14–15, 5-го – до 20 дней. Личинки 1-го возраста достигают взрослого состояния за 65-70 дней. Самки откладывают яйца на ветви саксаулов и солянки

(*Salsola richteri*), где они диапаузируют до марта следующего года. После отрождения часть личинок мигрирует на однолетние маревые и другие травы с более высоким содержанием воды (Каплин, 1986а, 1986b, 2009).

#### Род *Bubastia*

*B. corniculata*, *B. josifovi* и *B. ludviki* в Болгарии на сухих лугах (Коллекция ЗИН).

*B. jankovici*, *B. olympica*, *B. sakisi*: В Греции на высоте от 1050 до 1400 м (Dlabola, 1982; Gnezdilov et al., 2004).

*B. novalis*: На Разнотравно-злаковой растительности (Логвиненко, 1975с). В Греции на высоте 700 м (Gnezdilov et al., 2004).

*B. obsoleta*: На Балканах встречается на высоте от 1000 до 1800 м (Gnezdilov et al., 2004; Гнездилов, 2010).

*B. taurica*: Населяет ксерофитные субсредиземноморские сообщества на юге России, а также проникает в предгорья Кавказа по сухолуговым стадиям беслесных вершин (гора Папай, 818 м) (Гнездилов, 2003, 2007), где обитает на травянистых растениях. Зимует, вероятно, на стадии имаго. Личинки в июле-августе, имаго в июле-октябре (Логвиненко, 1975а).

#### Род *Thalassana*

*T. cyrenaica*: Типовая серия в Ливии собрана в сообществах маквиса (Linnavuori, 1965).

*T. ephialtes*: В Турции и Ливане отмечен на высоте от 300 до 1800 м, на астрагалах (*Astragalus* sp.), цистусе (*Cistus salviaeifolius*) и мордовнике (*Echinops viscosus*) (Dlabola, 1987с; Gnezdilov et al., 2004; Kartal, Karavin, 2010). В Сирии отмечен в сосново-дубовом (*Quercus pseudocerris*) лесу на высоте 600 м; поднимается до 2500 м (Dlabola, 1994).

#### Род *Acrestia*

##### Подрод *Acrestia*

*A. (A.) spartica*: В Греции встречается на высоте от 300 до 1000 м (Dlabola, 1982).

*A. (A.) suturalis*: В Греции встречается на высоте от 300 до 2000 м (Dlabola, 1980a; Gnezdilov et al., 2004).

#### Подрод *Capititudes*

*A. (C.) jatagana*: Кошение травянистой растительности прибрежных луговых станций на Родосе (Коллекция ЗИН). В Турции собран на коровяке (*Verbascum* sp.) (Dlabola, 1980a).

#### Род *Cavatorium*

*C. ardakanum*: В Иране встречается на высоте от 2064 до 2450 м (Dlabola, 1980a; Коллекция ЗИН).

*C. bispinatum*: В Иране встречается на высоте от 1800 до 3000 м (Dlabola, 1980a).

*C. quadrispinatum*: В Иране встречается на высоте от 1000 до 1400 м (Dlabola, 1980a).

#### Род *Corymbius*

*C. tekirdagicus*: В Греции на полянах в дубовом лесу (Гнездилов, 2010). В Турции на отмечен на винограде (*Vitis vinifera*) и держи-дереве (*Paliurus spinochristi*) (Dlabola, 1982).

#### Род *Granum*

*G. rooti*: Встречается на высоте от 1080 до 1400 м (Dlabola, 1989; Gnezdilov et al., 2004; Гнездилов, 2010; коллекция ЗИН).

#### Род *Hysteropterum*

*H. albaceticum*, *H. alicantium*, *H. dolichotum*, *H. vasconicum*: На Пиренеском полуострове отмечены на высоте от 600 до 1800 м (Dlabola, 1983; Gnezdilov et al., 2004; Гнездилов, 2010). *H. dolichotum* на юге Франции отмечен в сообществах маквиса (Коллекция ЗИН).

*H. reticulatum*: В Бургундии обитает в субсредиземноморских сообществах (Puissant, Gnezdilov, 2015).

### Род *Latilica*

*L. abdunnouri*: На дубах (*Quercus cerris pseudocerris*, *Q. infectoria*, *Q. calliprinos*) на высоте 1500 м (Гнездилов, 2004).

*L. antalyica*: На оливах, соснах, ладаннике (*Cistus*), мирте (*Myrtus*), тимьяне (*Thymus*), васильке (*Centaurea*), на травянистой растительности в оливковых садах (Dlabola, 1986; Gnezdilov et al., 2004; Коллекция ЗИН).

*L. forciceps*: На оливах (*Olea*) и каперсах (*Capparis*) (Dlabola, 1986).

*L. libanensis*: На дубах (*Quercus cerris pseudocerris*, *Q. infectoria*, *Q. calliprinos*) на высоте 1200-1500 м (Гнездилов, 2004).

*L. maculipes*: Субсредиземноморские и средиземноморские сообщества с дубом (*Quercus ilex*), смолосемянником (*Pyttosporum* sp.) и лавром (*Laurus nobilis*), где встречается на деревьях и кустарниках. В Крыму самец и самка были собраны в листовом опаде в ноябре – возможно, зимует на стадии имаго (Gnezdilov, Mazzoni, 2004a). Логвиненко (1975a) отмечала этот вид на тамариске. На оливковых деревьях (Linnavuori, 1952). На Кипре собран на песчаных дюнах (Gnezdilov et al., 2004).

*L. melichari*: На дубах (*Quercus cerris pseudocerris*, *Q. infectoria*) на высоте 400–1500 м (Гнездилов, 2004).

*L. petrica*: В Иордании типовая серия собрана на выстое 900 м (Dlabola, 1985).

*L. tunetana*: Средиземноморские сообщества с дубом (*Quercus ilex*), фисташкой (*Pistacia lentiscus*) и филлиреей (*Phillyrea* spp). Возможно одно поколение в году, с зимовкой в листовом опаде на стадии имаго. Вылупление происходит в июне. Первые имаго нового поколения появляются во второй половине июля (Gnezdilov, Mazzoni, 2004a). В Алжире отмечен на высоте 1000 м (Bergevin, 1918b). В Тунисе на песчаных дюнах, на солончаках и на можжевельнике (*Juniperus* sp.) (Gnezdilov et al., 2004). Имаго и личинки питаются на деревьях и кустарниках (Guglielmino et al., 2015).

### Род *Caepovultus*

*C. deemingi*: Голотип собран в Омане на высоте 1880 м (Gnezdilov, Wilson, 2007d).

*C. vegrandis*: В ОАЭ среди подушковидных сложноцветных на каменистых пологих склонах на высоте 1272 м (Gnezdilov, Wilson, 2011).

### Род *Celyphoma*

*C. atomata*: В Казахстане (Среднеилийская долина) на курчавке (*Atraphaxis* sp.) – каменистопустынный кустарниковый вид (Митяев, 2002).

*C. biarmata*: Кустарниковостепной (Челпакова, 1994).

*C. bogutica*: На осоке (*Carex* sp.) и саксауле (*Haloxylon*) (Митяев, 1995, 2002).

*C. coelimontana*: На *Atriplex cana* (коллекция ЗИН). Кустарниковостепной (Челпакова, 1994).

*C. corrugata*: Глинистопустынный (Челпакова, 1994).

*C. dietrichi*: 2260 м (Ануфриев, 2004).

*C. dilatata*: 2000 м (Емельянов, 1978).

*C. dzhungarica*: Среди спиреи (*Spiraea*), ферулы (*Ferula*) и ковыля (*Stipa*). Каменистопустынный кустарниковый (Митяев, 2002).

*C. fruticulina*: Имаго с мая по июнь, обитатель опустыненных степей, северной полосы пустынь, солянковых пустынных и солончаково-солонцовых стадий, На кокпеке (*Atriplex cana*) и сведы (*Sueda physophora*) (Емельянов, 1964, 1969). В Западном Тянь-Шане населяет полупустынные полынные и сухостепные полынно-злаковые, часто каменистые, склоны гор и саи, с примесью мелких кустарничков (Митяев, 2002). По Емельянову (1969) – глинистопустынный вид, олигофаг солянок (карабоялыч, биюргун), полыней, эфедры или полифаг.

*C. glareosa*: Солянковая пустыня, среди поташника (*Kalidium*), боялыча (*Salsola arbuscula*), сведы, нанофитума и симпегмы (Митяев, 1995, 2002).

*C. gultchense*: Пестроцветы, 2300 м (Ануфриев, 2004).

*C. issykkulica*: С марта по август; глинистопустынный (Челпакова, 1989, 1994).

*C. karatavica*: На полыни каратавской (*Artemisia karatavica*) (Митяев, 1995, 2002).

*C. karatepica*: Скалистые склоны с лесостепной растительностью, 1200 м (Dlabola, 1961; Ануфриев, 2004).

*C. loginovae loginovae*: 2530 м (Ануфриев, 2004).

*C. loginovae karakolica*: 2830 м (Ануфриев, 2004).

*C. modesta*: 2850 м (Ануфриев, 2004).

*C. modestula*: 2530 м (Ануфриев, 2004).

*C. nigrimontana*: Склоны гор, среди лепидолофы и ферулы (Митяев, 2002).

*C. obnoxia*: На *Salsola arbusculiformis* (Митяев, 1995, 2002).

*C. ogusica*: Склоны с караганой или полынями (Челпакова, 1989; Ануфриев, 2004). Глинистопустынный (Челпакова, 1994).

*C. spiraeae*: Предгорья и кустарниково-степные низкогорья. В Тарбагатае (Казахстан) на высоте 1100 м. На спирее (*Spiraea*) и карагане (*Caragana*). Личинки в мае – начале июня, имаго – в июне – августе (Митяев, 1967, 2002). Кустарниковостепной (Челпакова, 1994).

#### Род *Clybeccus*

*C. declivus*: На Мальте отмечен на *Periploca angustifolia* (Asclepiadaceae) (D'Urso, Mifsud, 2012).

#### Род *Conosimus*

*C. baenai*: Связан на стадии личинки и имаго с *Echinopartum boissieri* (Fabaceae) (Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014) на высоте более 900 м. Возможно, это редкий случай монофаги среди иссид, однако, это утверждение нуждается в проверке.

*C. coelatus*: На юге Франции встречается в сообществах гарриги (Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014).

*C. malfanus*: Типовая серия собрана на галофильной растительности (Dlabola, 1987b).

*C. noualhierii*: В Марокко отмечен в сосновом лесу на высоте 850 м (Gnezdilov, 2011).

#### Род *Eusarima*

*E. iranica*: В Тегеране на плюще (*Hedera helix*) и бересклете (*Evonymus* sp.) (Gnezdilov, Mozaffarian, 2011).

Род *Falcidius*

*F. apterus*: В прибрежных и горных районах Алжира (260-640 м), в Италии до 1400 м (Gnezdilov, 2004).

*F. duffelsicus*: на побережье (до 150 м) (Gnezdilov, Wilson, 2008).

*F. hannibal*: В Тунисе и Алжир на высоте от 300 до 2000 м (Gnezdilov, Wilson, 2008).

*F. limbatus*: На Сицилии на склонах вулкана Этна (700 м). В Алжире в оливковом саду (650 м) (Gnezdilov, Wilson, 2008).

*F. scipionis*: В Алжире на влажном сельскохозяйственном участке, на высоте от 1300 до 1400 м и в оливковом саду (650 м) (Gnezdilov, Wilson, 2008).

Род *Fieberium*

*F. royeri*: В Алжире в горах Атлас, на высоте 700-800 м (Bergevin, 1921).

*F. paludum altivagum*: В высокогорьях Туниса в степеподобных сообществах на полыни (*Artemisia* sp.) (Linnavuori, 1965).

Род *Anatolodus*

*A. midicus*: Злаковое разнотравье на ксерофитных склонах; в Билаве – на полыни (*Artemisia* sp.) и верблюжьей колючке (*Alhagi* sp.); в окрестностях Баку – на солянке (*Salsola* sp.); в Талыше – на астрагале (*Astragalus* sp.) (Логвиненко, 1975b).

*A. karabachicus*: В ксерофитных стациях с астрагалами (*Astragalus* spp), в Турции на высоте 2150 м (Логвиненко, 1975b; Dlabola, 1981a).

Род *Inflatodus*

*I. carinatus*: Типовая серия в Азербайджане собрана на ксерофитных склонах с кустарниковым астрагалом и солянками (Логвиненко, 1978).

*I. kuaxares* и *I. astyages*: Типовые серии этих видов в Иране собраны на высоте 2400 м (Dlabola, 1982).

*I. parvus*: Типовая серия в Азербайджане собрана на кустарниковом астрагале (Логвиненко, 1977a).

*I. persicus*: В Иране (Эльбурс) отмечен на высоте 1700-3900 м в полупустыне с саксаулом и полынями (Dlabola, 1981a).

Род ***Iranodus***

*I. amygdalinus*: В Иране на миндале (*Amygdalus* sp.), на высоте 1000-1600 м (Abaii, 2000; Dlabola, 1980a).

*I. dumetorus*: В Иране встречается в полупустыне с саксаулом, полынями и фисташками на высоте около 2500 м (Dlabola, 1981a).

*I. khatunus*: В Иране встречается в полупустыне с полынями на высоте около 2500 м (Dlabola, 1981a).

*I. repandus*: В Иране отмечен в полупустыне, а также на фисташке и дубах (Dlabola, 1981a; Abaii, 2000).

*I. transversalis*: В Иране отмечен на высоте 2800-3100 м (Dlabola, 1980a).

*I. nishabur*: В Иране отмечен на высоте 1600-2300 м (Dlabola, 1982).

Род ***Latematium***

*L. latifrons*: В Греции и Македонии на высоте от 880 до 1600 м (Gnezdilov, 2011). В Болгарии на сухих лугах (Коллекция ЗИН).

Род ***Lethierium***

*L. cedricolum*: В Марокко (Средний Атлас) обитает в кедровом лесу, на высоте 2080 м (Dlabola, 1989).

Род ***Kervillea***

*K. anatolica*: На *Pirus eleagnifolia* (Dlabola, 1979a).

*K. ancyrana*: В Турции на высоте 850-1300 м (Kartal, Miroğlu, 2011).

*K. beysehirica*: Голотип собран на *Pirus malus* (Dlabola, 1983).

*K. campanuliformis*: На *Pirus eleagnifolia* (Dlabola, 1979a).

*K. conspurcata*: В Болгарии на сухих лугах (Коллекция ЗИН), также отмечен на дубе (Dlabola, 1980a).

*K. epunctata*: В полупустынях и сухих степях. Предпочитает сухие ковыльно-полынные или типчаково-полынные степи с ромашником. Часто на чернополынных

или биюргуново-чернополынно-кокпековых вариантах степей. Имаго на ромашнике (*Pyretrum*) и черной полыни (*Artemisia paucifolia*) (Митяев, 2002).

*K. kirgisorum*: В сухих степях с ромашником и полынью. Личинки в мае, имаго в конце мая – июле (Митяев, 2002).

*K. placophora*: В Турции на высоте 1350 м (Kartal, Miroğlu, 2011).

*K. scoleogramma*: На *Rumex acetosella* (Dlabola, 1994). В Греции на высоте 1500 м (Gnezdilov et al., 2004).

#### Род *Libanissum*

*L. hermonicus*: В Сирия (гора Гермон) на высоте 1900-2500 м (Dlabola, 1994).

*L. talhouki*: В Ливане собран на высоте 1000-1200 м (Коллекция ЗИН).

#### Род *Lindbergatium*

*L. atlasense*: В Марокко (Атлас) на высоте 1200 м (Lindberg, 1964).

*L. halophilum*: В Марокко на галофитах (Lindberg, 1964).

*L. nigrosuturale aaiunense*: В Западной Сахаре на галофитах (Lindberg, 1965).

#### Род *Mulsantereum*

*M. maculifrons*: В Испания отмечен на высоте 540-659 м (Gnezdilov et al., 2004). В Южной Франции (Прованс) – обитатель сообществ маквиса (Коллекция ЗИН).

#### Род *Apedalmus*

*A. abruzicus*: В Италия на сухих травянистых растениях в дубовом лесу, на высоте 650 м (Dlabola, 1983; Коллекция ЗИН).

#### Род *Palmallorcus*

*P. punctulatus*: В Испани (Андалузия) на прибрежной растительности (Gnezdilov et al., 2004).

#### Род *Pamphylium*

*P. cingulatum*: В Турции на смешанной растительности (*Cupressus*, *Olea europaea*, *Salvia*), на высоте около 700 м (Dlabola, 1983; Gnezdilov et al., 2004).

*P. cypricum*: На Кипре встречается на высоте 650-1000 м (Dlabola, 1982, Gnezdilov et al., 2004).

Род *Pentissus*

*P. bamicus*: В Иране встречается на высоте 1420-2900 м (Dlabola, 1980a; Коллекция ЗИН).

Род *Pseudohemisphaerius*

*P. piceus*: Эндемик горы Парнас, где обитает на известковых южных склонах в сообществах маквиса, на высоте 900 м (Gnezdilov, 2011).

Род *Mycterodus*

Подрод *Mycterodus*

*M. (M.) aspernatus*: Субальпийские луга хребта Аибга (Краснодарский край, Россия) и Бзыбского хребта (Абхазия, Грузия), 1700-2200 м, на травянистой растительности, имаго в июле-августе (Gnezdilov, 2001; Гнездилов, 2007, 2009b).

*M. (M.) astragalicus*: В Иране на астрагалах (*Astragalus* spp.) (Dlabola, 1974a; Abaïi, 2000). Поднимается на высоту 3200 м (коллекция ЗИН).

*M. (M.) arpadi*: В Турции в сообществах маквиса (Dlabola, 1977).

*M. (M.) carpathicus*: На Украине (Закарпатье) в зарослях ежевики (*Rubus* sp.) с участием ромашки (*Matricaria* sp.), душицы (*Origanum* sp.) и др. (Логвиненко, 1974).

*M. (M.) chorassanicus*: В Туркмении на парнолистнике (*Zygophilum* sp.) (Логвиненко, 1974).

*M. (M.) cuniceps*: Одно поколение, имаго с май по август. В лесах и на опушках на *Quercus pubescens* и *Q. cerris*. Полифаг на широколиственных кустарниках и деревьях – дубе, сливе, боярышнике, сирени (Holzinger et al., 2003).

*M. (M.) demavendinus*: В Иране в степеподобных сообществах с астрагалом (*Astragalus* sp.) и акантолимоном (*Acantholimon* sp.) (Plumbaginaceae) на высоте до 3000-3500 м (Dlabola, 1981a; Abaïi, 2000).

*M. (M.) drosopouloisi*: В Греции и Турции на *Quercus coccifera* (Dlabola, 1982; Gnezdilov, 2015c).

*M. (M.) efesicus*: На Самосее отмечен на высоте 700 м (Гнездилов, 2008).

*M. (M.) etruscus*: В Италии собран на кустарниках (*Clematis*, *Rubus* etc.) на высоте 1400 м (Guglielmino, Bückle, 2008).

*M. (M.) inassuetus*: В Иране в степеподобных сообществах на высоте 1400 м (Dlabola, 1981a).

*M. (M.) intricatus*: В горных районах Крыма на дубе, клене, тополе, терне, персике, бузине. Зимует на стадии яйца; имаго с середины мая до начала августа (Логвиненко, 1975a).

*M. (M.) krameri*: На дубах (*Quercus* spp.) (Abaii, 2000).

*M. (M.) lapaceki*: На Крите поднимается на высоту 2000 м (Gnezdilov et al., 2004).

*M. (M.) lodosicus*: В Турции на сосне (*Pinus* sp.) (Dlabola, 1980a).

*M. (M.) orthocephalus*: В Италии отмечен на высоте 400-1000 м, где собран на терне (*Prunus spinosa*) и клематисе (*Clematis* sp.) (Dlabola, 1980b; Guglielmino, Bückle, 2008).

*M. (M.) fagetophilus*: В Иране в буково-грабовый лесу на сливе (*Prunus* sp.) (Dlabola, 1980b).

*M. (M.) hezarmeshedi*: В Иране в горных сообществах с астрагалом, на высоте 2000 м (Dlabola, 1980b).

*M. (M.) izmiticus*: В Турции на лещине (*Corylus avellana*) (Dlabola, 1979b).

*M. (M.) kandavanicus*: В Иране (Эльбурс) в горных сообществах с астрагалом (Dlabola, 1980b).

*M. (M.) pozanticus*: В Турции отмечен на высоте 1100 м (Kartal, 1983).

*M. (M.) rostratulus*: В Краснодарском крае обитатель сообществ приморских субсредиземноморских лесов (Гнездилов, 2000).

*M. (M.) sexpunctatus*: В Иране в горных сообществах с астрагалом (Dlabola, 1980b).

*M. (M.) shahrudicus*: В Иране в горной долине с астрагалом (Dlabola, 1980b).

#### Подрод *Aconosimus*

*M. (A.) anatolicus*: В Турции отмечен на высоте 750-1140 м (Гнездилов, 2008).

*M. (A.) kobachidzei*: На васильке (*Centaurea marschalliana*); имаго с конца мая по июнь (Логвиненко, 1975а).

*M. (A.) morulus*: Типовая серия в Дагестане собрана на спирее и кустарниковом астрагале (Логвиненко, 1976).

#### Подрод *Aegaeum*

*M. (Ae.) bicornutus*: В Турции на оливах и дубах (Dlabola, 1986).

*M. (Ae.) capitatus*: В Турции отмечен на высоте 850-1800 м (Гнездилов, 2008).

*M. (Ae.) hakkaricus*: В Турции голотип собран на дубе (Dlabola, 1980а). В Ираке поднимается на высоту 1200-1800 м (Gnezdilov, 2011).

*M. (Ae.) lesbicus*: Голотип собран на Лесбосе на *Quercus macrolepis* (Dlabola, 1981b).

*M. (Ae.) spinicordatus*: В Турции на соснах (*Pinus eleagnifolia*, *P. communis*) (Dlabola, 1983).

*M. (Ae.) phoenicicus*: В Ливане на ливанском кедре (*Cedrus libani*) в лесу, на высоте 1000-1600 м (Гнездилов, 2008).

#### Подрод *Comporodus*

*M. (C.) caucasicus*: В Западной Грузии в зоне каштановых лесов. Имаго – до середины ноября. Как личинки, так и имаго питаются на листьях и зеленых побегах яблони, алычи, сливы, лещины, мушмулы (Батиашвили, Деканоидзе, 1967).

*M. (C.) lobatus*: В Грузии типовая серия собрана в тенистом распадке в зарослях папоротника, крапивы и травянистой бузины и под пологом леса в зарослях ежевики и шиповника (Логвиненко, 1968).

*M. (C.) ovifrons*: В Турции отмечен на высоте 1500 м (Dlabola, 1994). В Краснодарском крае обитает в подлеске и на опушке дубово-грабовых лесов (Гнездилов, 2000). Д.Б. Каримова (2009) изучила биологию этого вида в Казахстане (под ошибочным названием *M. kasachstanicus*), где этот вид был обнаружен в Ботаническом саду Алма-Аты в экспозиции, как ни странно, Северной Америки. В частности, было установлено, что на зимовку уходят личинки 2-го возраста с наступлением отрицательных температур в октябре. Перезимовавшие личинки появляются в конце марта – начале апреля и держатся на всходах травянистых

растений среди лугового разнотравья с преобладанием житняка, мятлика, пырея, фиалки, котовника, золотарника и валерианы и поросли ясеня. Личинки старших возрастов встречаются до конца июля, имаго появляются в начале августа и встречаются до октября. Имаго питаются на молодых ветках и черешках листьев дерена и ясеня.

#### Подрод *Semirodus*

*M. (S.) pallens*: В Греции на высоте 1900-2200 м (Gnezdilov et al., 2004).

#### Род *Numidius*

*N. litus*: В сообществах средиземноморского маквиса на оливах (*Olea europea* L. var. *silvestris* Brot.) и дубе (*Quercus ilex*) (Gnezdilov, Guglielmino, D'Urso, 2003).

#### Род *Anatonga*

*A. alosa*: С май по октябрь; 1 ♀ собрана на белом саксауле (*Haloxylon persicum*) (Емельянов, 1978).

#### Род *Phasmena*

*Ph. cardinalis*: На курчавке (*Atraphaxis* sp.) (Емельянов, 1978).

*Ph. nasuta*: В Иране в полупустыне на пальмовых плантациях (Dlabola, 1981a).

*Ph. tardiviva*: По гребням и саям, личинки и имаго на курчавке (*Atraphaxis* sp.) (Емельянов, 1978; Митяев, 2002).

*Ph. telifera*: В Иране в остепненных стациях, на пальмовых и цитрусовых плантациях (Dlabola, 1981a).

#### Род *Quadriva*

*Q. aghilica*: В Кашмире собран на высоте 1000 м (Dlabola, 1982).

*Q. allotria*: В Таджикистане отмечен на высоте 1700 м (Лукьянова, 1991).

*Q. dehbakrina* и *Q. proxima*: В Иране отмечены на высоте 1700-1750 м (Dlabola, 1980a).

*Q. lassa*: В Иране (Загрос) в полупустыне с полынями и саксаулом, а также в остепненных горных стациях с астрагалами, на высоте 3200 м (Dlabola, 1981a).

*Q. sabzevarana*: В Иране отмечен на высоте 1100 м (Dlabola, 1980a).

*Q. taftanica*: В Иране собран кошением с астрагала и полыни на высоте 2400 м (Dlabola, 1980a).

*Q. tangesarhena*: В Иране 960 м (Dlabola, 1980a).

*Q. tunicata*: В Таджикистане отмечен на высоте 2400 м (Логвиненко, 1974).

#### Род *Rhissolepus*

*Rh. aspinosus*: Типовая серия собрана на бурачнике (*Borago officinalis*) (Dlabola, 1982).

*Rh. ergenensis*: Разнотравно-злаковостепной, мезоксерофил. Обитает в степных станциях с ромашником (Емельянов, 1969).

#### Род *Scorlupaster*

*S. alexandrae*: на вишне и горчаке (Коллекция ЗИН).

*S. asiaticum*: Емельянов (1969) относит этот вид к категории глинистопустынных – олигофагов солянок (карабоялыч, биюргун), полыней, эфедры или полифагов. В пустынях, полупустынях и на подгорных сухостепных равнинах. Развивается, в основном, на верблюжьей колючке (*Alhagi*). Личинки и имаго сосут зеленые побеги, черешки листьев, усики и гребешки кистей винограда на плантациях (Емельянов, 1972a). Зимуют яйца на стеблях растений, преимущественно на верблюжьей колючке. Личинки отрождаются в середине июня и встречаются до августа (Митяев, 1975, 2002).

*S. emersum*: В Иране типовая серия собрана в степеподобных сообществах с древовидным можжевельником (Dlabola, 1981a).

*S. ferganense*: Типовая серия собрана в ореховом редколесье. Также встречается на травянистых растениях субальпийского пояса и на различных кустарниках (таволге, иргеае, шиповнике, барбарисе) (Дубовский, 1966). В Киргизском Алатау отмечен на склонах гор, среди степной и тяньшанской вишни, полыни, горчака (Митяев, 2002).

*S. heptapotamicum*: Разнотравно-злаковостепной, полифаг (Челпакова, 1994). В Казахстане в низко- и среднегорьях Заилийского и Джунгарского Алатау; в пустынях Южного Прибалхашья встречается в каменистых горах на курчавке, верблюжьей

колючке, злаках. Отмечен также на тамариске, на степной вишне, эфедре, ежевике. Личинки с конца апреля до середины июня, имаго со второй половины июня до сентября (Митяев, Ященко, 2007).

*S. karakunusum*: Собран на курчавке (Митяев, 2002), однако, трофическая связь с этим видов растений сомнительна (Митяев, перс. сообщ.).

### Род *Scorlupella*

*S. discolor*: Длинная серия собрана в окрестностях Симферополя кошением по траве в лесу (лес Кесслера). Другая серия этого вида в Крыму собрана на сухих лесных полянах (по коллекции ЗИН). Логвиненко (1975а) отмечает этот вид в степных разнотравно-злаковых сообществах. Зимует на стадии яйца; имаго встречаются с конца мая до сентября (Логвиненко, 1975а). В Болгарских Родопах поднимается на высоту 550-900 м (коллекция ЗИН).

*S. montana*: в высокогорьях Казахстана по фрагментам степной растительности поднимается в альпийский пояс (3000-3500 м) (Митяев, 2002). Емельянов (1969) относит этот вид к категории разнотравно-злаковостепных – мезоксерофильных видов. Полифаг, предпочитающий злаки, часто на типчаке (*Festuca valesiaca*) (Емельянов, 1969; Митяев, 2002). В Южном Прибалхашье встречается в аридных горах и в песках на аристиде. В Восточной Грузии в зоне низинных лесов (Батиашвили, Деканоидзе, 1967). В Иране имаго в большом количестве встречаются на листьях яблони, шелковицы, белой акации, а в степных сообществах на астрагалах на высоте 1350-2645 м (Гнездилов, 2010; Mozaffarian, Gnezdilov, 2011). С мая по август (Митяев, 2002).

*S. medea*: в Краснодарском крае, встречаясь на лесных полянах и остепненных лугах в низко- и среднегорьях, поднимается до субальпийских лугов на высоту от 2000 до 2200 м.

### Род *Tautoprosopa*

*T. transcaspia*: Приурочен к глинистопустынным стациям, где встречается на аммотамнусе (*Ammothamnus songoricus*), астрагале (*Astragalus turcomanicus*) и карагане (*Caragana grandiflora*) (Митяев, 2002).

Род *Tshurtshurnella*

*T. acuta*: В сообществах маквиса с миртом (*Myrtus* sp.) и черноголовником (*Poterium* sp.) и в сосновом лесу (*Pinus halepensis*) (Linnavuori, 1965).

*T. adana*: Отмечен на высоте 900 м (Dlabola, 1986).

*T. akdagica*, *T. aschei*, *T. bozarmutica*, *T. elmalica*: В Турции отмечены на высоте от 1500 до 1700 м (Kartal, 1985a).

*T. bicornuta*: На земляничном дереве (*Arbutus unedo*) и тамариске (*Tamarix* sp.) (Dlabola, 1983).

*T. carica*, *T. mysica*: Типовые серии собраны на высоте 1000 м (Gnezdilov, 2002).

*T. decempunctata*: Связана с травянистой растительностью в дубовых лесах Болгарии (Gnezdilov, Gjonov, 2015).

*T. despecta*: Обычен на различных галофитах в «засоленной степи», также обнаружен на сухих остепненных склонах (Linnavuori, 1965).

*T. diyarbakira*: Типовая серия собрана на гранате (*Punica* sp.) (Dlabola, 1980a).

*T. eugeniae*: В Крыму на пестроцветках (Gnezdilov, 2002). В Белгородской области по склонам с меловыми обнажениями (Гнездилов, 2010). Зимует, возможно, на стадии яйца (Логвиненко, 1975a).

*T. extrema*: Типовая серия собрана на злаках (Dlabola, 1980a).

*T. hani*: Типовая серия собрана на астрагале на высоте 1800 м (Gnezdilov, 2002).

*T. lodosi*: В Загросе отмечен на высоте от 850 до 1300 м (Gnezdilov, 2011).

*T. pythia*: В Греции отмечен на высоте от 700 до 1900 м (Gnezdilov et al., 2004).

*T. serapae*: В Турции отмечен на высоте 1950 м (Kartal, 1985a).

*T. trifasciata*: В Сирии собран в сосново-дубовом лесу на высоте 600 м (Gnezdilov et al., 2004).

*T. ventricornis*: На астрагале (Dlabola, 1986).

*T. verbasci*: На коровяке (*Verbascum* sp.) и дубах (Dlabola, 1983).

*T. yozgatica*: Типовая серия собрана в Турции на высоте от 1200 до 1300 м (Kartal, 1985b).

Род *Montissus*

*M. batathen*: В Краснодарском крае в субсредиземноморских сообществах (Гнездилов, 2003).

Род *Webbisanus*

*W. ochreicolor*: В Турции на высоте 1000 м (Gnezdilov, 2011).

Род *Zopherisca*

*Z. skaloula*: Личинки на дубе (*Quercus coccifera*) на высоте 1000 м (Гнездилов, Дрозопулос, 2006).

*Z. penelopeae*: Личинки и имаго на дубе (*Quercus coccifera*) на высоте 1200-1600 м (Гнездилов, Дрозопулос, 2006).

*Z. tendinosa*: В Болгарии и Греции на высоте от 600 до 1200 м (Гнездилов, Дрозопулос, 2006).

**ПРИЛОЖЕНИЕ Д.****Таксономический состав фауны семейства Issidae Западной Палеарктики**

Видовые и родовые синонимы приведены в каталогах Меткафа (Metcalf, 1958) и Гнездилова с соавторами (Gnezdilov et al., 2014a). Система таксонов принята по Гнездилову (2013а, 2016с).

Семейство Issidae Spinola, 1839

Issoides Spinola, 1839: 204. Типовой род: *Issus* Fabricius, 1803.

Подсемейство Issinae Spinola, 1839

Триба Issini Spinola, 1839

Подтриба Issina Spinola, 1839

Issoides Spinola, 1839: 204. Типовой род: *Issus* Fabricius, 1803.

= Hysteropterinae Melichar, 1906: 3 (типовой род: *Hysteropterum* Amyot et Serville, 1843), син. по: Гнездилов, 2016с.

= Agalmatiina Gnezdilov, 2002: 609 (типовой род: *Agalmatium* Emeljanov, 1971), син. по: Гнездилов, 2016с.

*Группа родов Issus*

Род *Issus* Fabricius, 1803

Fabricius, 1803: 99. Типовой вид: *Cercopis coleoprata* Fabricius, 1781.

= *Archissus* Sergel, 1986a: 49 (Типовой вид: *Issus canariensis* Melichar, 1906), син. по: Гнездилов, 2003.

*I. abdulnouri* Dlabola, 1987

*I. afrolauri* Sergel, 1986

*I. analis* Brullé, 1832

*I. bellardi* Melichar, 1906

*I. bimaculatus* Melichar, 1906

= *I. dispersus* Lindberg, 1954, син. по: Remane, 1985.

*I. cagola* Remane, 1985

*I. cagracala* Remane, 1985

*I. cahipi* Remane, 1985

*I. canalaurisi* Sergel, 1986

*I. canariensis* Melichar, 1906

*I. capala* Remane, 1985

*I. capapi* Remane, 1985

*I. cinereus* (Olivier, 1791)

*I. climacus* Fieber, 1876

*I. coleopratus* (Fabricius, 1781)

= *I. quadriguttatus* Walker, 1851, син. по: Gnezdilov, Drosopoulos, Wilson, 2004.

*I. distinguendus* Lindberg, 1954

*I. fieberi* Melichar, 1906

*I. frontalis* Fieber, 1876

= *I. novaki* Dlabola, 1959, син. по: Gnezdilov, Soulier-Perkins, Bourgoin, 2011.

*I. gracalama* Remane, 1985

*I. gratehigo* Remane, 1985

*I. hidipus* Remane, 1985

*I. kabylicus* Dlabola, 1989

*I. lauri* Ahrens, 1814

*I. maderensis* Lindberg, 1954

*I. muscaeformis* (Schrank, 1781)

*I. padipus* Remane, 1985

*I. paladitus* Remane, 1985

*I. palama* Remane, 1985

*I. pallipes* Lucas, 1853

*I. patruelis* Stål, 1861

*I. pospisili* Dlabola, 1958

*I. rarus* Lindberg, 1954

*Latissus* Dlabola, 1974

Типовой вид: *Cicada dilatata* Fourcroy, 1785.

*L. dilatatus* (Fourcroy, 1785)

*Группа родов Conosimus*

*Conosimus* Mulsant et Rey, 1855

Типовой вид: *Conosimus coelatus* Mulsant et Rey, 1855

= *Sphenidius* Soós, 1976 (Типовой вид: *Sphenidius horvathi* Soós, 1976) син. по: Dlabola, 1987b.

*C. coelatus* Mulsant et Rey, 1855

*C. baenai* Gnezdilov et Aguin-Pombo, 2014

*C. horvathi* (Soós, 1976)

*C. malfanus* Dlabola, 1987

*C. noualhieri* Puton, 1898

*C. violantis* Ferrari, 1884

*Группа родов Mycterodus*

*Acrestia* Dlabola, 1980

Типовой вид: *Bubastia quadracuta* Dlabola, 1980.

*Acrestia* (*Acrestia* Dlabola, 1980)

*B. spartica* Dlabola, 1982

*B. suturalis* (Fieber, 1877)

= *Acrestia quadracuta* Dlabola, 1980, син. по: Gnezdilov, Drosopoulos, Wilson, 2004.

*Acrestia* (*Capititudes* Gnezdilov, Drosopoulos et Wilson, 2004)

Типовой вид: *Bubastia jatagana* Dlabola, 1980.

*B. jatagana* (Dlabola, 1980)

*Thalassana* Gnezdilov, 2016

Типовой вид: *Hysteropterum ephialtes* Linnavuori, 1971.

*T. cyrenaica* (Linnavuori, 1965)

*T. ephialtes* (Linnavuori, 1971)

= *Bubastia libanotica* Dlabola, 1987, син. по: Gnezdilov, Drosopoulos, Wilson, 2004.

*Alloscelis* Kusnezov, 1930

Типовой вид: *Hysteropterum vittifrons* Ivanoff, 1885.

*A. vittifrons* (Ivanoff, 1885)

*Tshurtshurnella* Kusnezov, 1927

Типовой вид: *Tshurtshurnella eugeniae* Kusnezov, 1927.

= *Megissus* Linnavuori, 1965 (Типовой вид: *Megissus acutus* Linnavuori, 1965), син. по: Dlabola, 1979.

*T. acigoelica* Dlabola, 1983

*T. acuta* (Linnavuori, 1965)

*T. adana* Dlabola, 1986

*T. akdagica* Dlabola, 1985

*T. alanyana* Dlabola, 1982

*T. armatissima* (Linnavuori, 1962)

*T. aschei* Kartal, 1985

*T. bicornuta* Dlabola, 1983

*T. bozarmutica* Kartal, 1985

*T. campestris* (Lindberg, 1948)

= *Tshurtshurnella campestre bidens* Linnavuori, 1965, син. по: Dlabola, 1980.

*T. cappadocica* (Dlabola, 1981)

*T. carica* Gnezdilov, 2002

*T. decempunctata* Gnezdilov et Gjonov, 2015

*T. despecta* (Linnavuori, 1965)

*T. diyarbakira* Dlabola, 1980

*T. duffelsi* (Dlabola, 1975)

*T. edremitica* Dlabola, 1982

*T. elmalica* Kartal, 1985

*T. eugeniae* Kusnezov, 1927

- T. extrema Dlabola, 1980
- T. hani Gnezdilov, 2002
- T. kalkandelenica Dlabola, 1982
- T. konstanto Gnezdilov et Drosopoulos, 2006
- T. linnavuori Dlabola, 1985
- T. iodosi Dlabola, 1979
- T. longispinosa Linnavuori, 1962
- T. mesopotamica Dlabola, 1979
- T. moreana Dlabola, 1979
- T. mysica Gnezdilov, 2002
- T. peloponica Dlabola, 1979
- T. pythia Dlabola, 1979
- T. ramosa Dlabola, 1982
- T. rhombica Dlabola, 1982
- T. serapae Kartal, 1985
- T. striolata (Fieber, 1877)
- T. trifasciata (Linnavuori, 1965)  
 = *Tshurtshurnella zebrina* Dlabola, 1987, син. по: Gnezdilov, Drosopoulos, Wilson, 2004.
- T. uvarovi Gnezdilov, 2002
- T. ventricornis Dlabola, 1986
- T. verbasci Dlabola, 1983
- T. yozgatica Kartal, 1985
- T. zelleri (Kirschbaum, 1868)  
 = *Hysteropterum pseudarmatum* Linnavuori, 1965, син. по: Dlabola, 1984.

Montissus Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Myceterodus batathen* Gnezdilov, 2003.

M. batathen (Gnezdilov, 2003)

M. bernhaueri (Dlabola, 1997)

Zopherisca Emeljanov, 2001

Типовой вид: *Issus tendinosus* Spinola, 1839.

Z. penelopae (Dlabola, 1974)

Z. skaloula Gnezdilov et Drosopoulos, 2006

Z. tendinosa (Spinola, 1839)

Mycterodus Spinola, 1839

Типовой вид: *Issus nasutus* Herrich-Schaeffer, 1835 (= *Cercopis immaculata* Fabricius, 1794).

Mycterodus (Mycterodus Spinola, 1839)

Типовой вид: *Issus nasutus* Herrich-Schaeffer, 1835 (= *Cercopis immaculata* Fabricius, 1794).

M. (M.) anaticeps Puton, 1895

M. (M.) arpadi Dlabola, 1977

M. (M.) aspernatus Gnezdilov, 2001

M. (M.) astragalicus Dlabola, 1974

M. (M.) balikesiricus Dlabola, 1979

M. (M.) carpathicus Logvinenko, 1974

M. (M.) chorassanicus Logvinenko, 1974

M. (M.) confusus Stål, 1861

M. (M.) cuniceps Melichar, 1906

= *Mycterodus longivertex* Gruev, 1970, син. по: Gruev, 1973.

M. (M.) demavendinus Dlabola, 1981

M. (M.) denticulatus Lindberg, 1948

M. (M.) drosopouloسی Dlabola, 1982

M. (M.) efesicus Dlabola, 1971

M. (M.) etruscus Dlabola, 1980

M. (M.) fagetophilus Dlabola, 1980

M. (M.) guilanicus Dlabola, 1981

M. (M.) hamatus Dlabola, 1971

M. (M.) hezarmeshedi Dlabola, 1980

M. (M.) horvathi Dlabola, 1977

M. (M.) hyrcanus Logvinenko, 1974

M. (M.) immaculatus (Fabricius, 1794)

= *Issus nasutus* Herrich-Schaeffer, 1834 auct. по: Holzinger et al., 2003.

- M. (M.) *inassuetus* Dlabola, 1981  
 M. (M.) *intricatus* Stål, 1861  
 M. (M.) *izmiticus* Dlabola, 1979  
 M. (M.) *kandavanicus* Dlabola, 1980  
 M. (M.) *krameri* Dlabola, 1974  
 M. (M.) *lapaceki* Dlabola, 1985  
 M. (M.) *lodosicus* Dlabola, 1980  
 M. (M.) *orthocephalus* Ferrari, 1885  
 M. (M.) *osellai* Dlabola, 1977  
 M. (M.) *osmanicus* Dlabola, 1971  
 M. (M.) *peterseni* Dlabola, 1980  
 M. (M.) *rhynchophysus* Logvinenko, 1967  
 M. (M.) *rostratulus* Emeljanov, 1964  
 M. (M.) *sarmaticus* Logvinenko, 1967  
 M. (M.) *serbicus* Dlabola, 1980  
 M. (M.) *sexpunctatus* Dlabola, 1980  
 M. (M.) *shahrudicus* Dlabola, 1980  
 M. (M.) *talyshensis* Logvinenko, 1974  
 M. (M.) *wittmeri* Dlabola, 1974

*Mycterodus* (*Semirodus* Dlabola, 1987)

Типовой вид: *Mycterodus pallens* Stål, 1861.

- M. (S.) *colossicus* (Dlabola, 1987)  
 M. (S.) *croaticus* Gnezdilov et Wilson, 2005  
 M. (S.) *hioles* Gnezdilov et Drosopoulos, 2005  
 M. (S.) *idomeneus* Dlabola, 1985  
 M. (S.) *ikarus* Gnezdilov et Drosopoulos, 2005  
 M. (S.) *ionus* Gnezdilov et Drosopoulos, 2005  
 M. (S.) *johannesi* Gnezdilov et Drosopoulos, 2005  
 M. (S.) *pallens* Stål, 1861

*Mycterodus* (*Aconosimus* Dlabola, 1987)

Типовой вид: *Conosimus goricus* Dlabola, 1958.

М. (А.) *alatus* Logvinenko, 1968

М. (А.) *anatolicus* Dlabola, 1981

М. (А.) *anatoloriens* Dlabola, 1979

М. (А.) *armeniacus* Logvinenko, 1974

М. (А.) *azerbeidzhanicus* Dlabola, 1983

М. (А.) *elbursicus* Logvinenko, 1974

М. (А.) *goricus* (Dlabola, 1958)

= *Conosimus caucasicus* Melichar, 1914. – *Conosimus goricus* Dlabola, 1958 –

замещающее название для *Conosimus caucasicus* Melichar, 1914 по: Gnezdilov, Malenovský, 2008.

М. (А.) *hakkaricus* Dlabola, 1980

М. (А.) *kobachidzei* (Dlabola, 1958)

М. (А.) *lanceatus* Dlabola, 1997

М. (А.) *marki* Gnezdilov, 2008

М. (А.) *morulus* Logvinenko, 1976

М. (А.) *nuchensis* Logvinenko, 1968

М. (А.) *sidorskii* Logvinenko, 1974

М. (А.) *ulukislanus* Dlabola, 1985

*Mufterodus* (*Comporodus* Kocak, 1982)

Типовой вид: *Mufterodus batumus* Dlabola, 1958.

М. (С.) *batumus* Dlabola, 1958

М. (С.) *caucasicus* Melichar, 1906

М. (С.) *lobatus* Logvinenko, 1968

М. (С.) *mutuus* Logvinenko, 1968

М. (С.) *ovifrons* (Puton, 1890)

= *Mufterodus kasachstanicus* Karimova, 2009, син. по: Гнездилов, 2015.

М. (М.) *pozanticus* Kartal, 1983

*Mufterodus* (*Aegaeum* Gnezdilov, 2003)

Типовой вид: *Hysteropterum lesbicum* Dlabola, 1981.

*M. (Ae.) bicornutus* Dlabola, 1986

= *Mycterodus syriacus* Gnezdilov, 2008, син. по: Гнездилов, 2010.

*M. (Ae.) capitatus* Dlabola, 1982

*M. (Ae.) lesbicus* (Dlabola, 1981)

*M. (Ae.) muticus* Dlabola, 1986

*M. (Ae.) phoenicicus* Gnezdilov, 2008

*M. (Ae.) spinicordatus* Dlabola, 1983

*M. (Ae.) tekneticus* Dlabola, 1982

*M. (Ae.) torosicus* Dlabola, 1980

*Грунна родоѡ Bubastia*

*Bubastia* Emeljanov, 1975

*Bubastia* (nom. nov. pro *Aeluropsis* Emeljanov, 1971 nec Lyddeker, 1884). Типовой вид:

*Hysteropterum tauricum* Kusnezov, 1926.

*B. amasica* Kartal et Karavin, 2010

*B. corniculata* (Puton, 1890)

*B. jankovici* Dlabola, 1980

*B. josifovi* Dlabola, 1980

*B. kelkitica* Kartal et Karavin, 2010

*B. lindskogi* Dlabola, 1985

*B. ludviki* Dlabola, 1979

*B. lukia* Dlabola, 1984

*B. montandonica* Dlabola, 1984

*B. novalis* (Logvinenko, 1975)

*B. obsoleta* (Fieber, 1877)

*B. olympica* (Dlabola, 1982)

*B. sakisi* Dlabola, 1984

*B. saskia* Dlabola, 1984

*B. taurica* (Kusnezov, 1926)

*B. thaidis* Dlabola, 1987

*B. thessalica* Dlabola, 1980

Palmallorcus Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Hysteropterum balearicum* Dlabola, 1982

= *Barbarissus* Gnezdilov, 2003 (Типовой вид: *Issus punctulatus* Rambur, 1840) син. по: Gnezdilov, 2005.

*P. balearicus* (Dlabola, 1982)

*P. biemani* Gnezdilov, 2005

*P. nevadensis* (Linnavuori, 1957)

*P. phaeophleps* (Fieber, 1877)

*P. punctulatus* (Rambur, 1840)

Webbisanus Dlabola, 1983

Типовой вид: *Webbisanus ochreicolor* Dlabola, 1983.

*W. ochreicolor* Dlabola, 1983

Apedalmus Gnezdilov, 2016

Типовой вид: *Falcidius abruzicus* Dlabola, 1983.

*A. abruzicus* (Dlabola, 1983)

*A. novaki* (Wagner, 1962)

*A. oculatus* (Linnavuori, 1965)

Falcidius Stål, 1866

Типовой вид: *Cercopis aptera* Fabricius, 1794.

*F. apterus* (Fabricius, 1794)

*F. chlorizans* (Rey, 1891)

*F. diphtheriopsis* Bergevin, 1919

*F. doriae* (Ferrari, 1884)

*F. limbatus* (A. Costa, 1864)

*F. marocanus* Bergevin, 1923

= *Falcidius bergevini* Lindberg, 1963, син. по: Gnezdilov, Wilson, 2008

*F. duffelsicus* Dlabola, 1982

*F. ebejeri* Gnezdilov et Wilson, 2008

F. hannibal Gnezdilov et Wilson, 2008

F. scipionis Gnezdilov et Wilson, 2008

Numidius Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, 2003

Типовой вид: Numidius litus Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, 2003.

N. litus Gnezdilov, Guglielmino et D'Urso, 2003

Semissus Melichar, 1906

Типовой вид: Issus acuminatus Lethierry, 1876.

= *Theryana* Bergevin, 1922 (Типовой вид: *Theryana semissoides* Bergevin, 1922), син.

по: Gnezdilov, Wilson, 2005.

S. acuminatus (Lethierry, 1876)

S. hesperidicus Gnezdilov et Wilson, 2005

S. hyadicus Gnezdilov et Wilson, 2005

S. pliadicus Gnezdilov et Wilson, 2005

S. semissoides (Bergevin, 1922)

Latilica Emeljanov, 1971

Типовой вид: *Latilica emeljanovi* Logvinenko, 1975 с последующей фиксацией

типового вида: Emeljanov, 2001a.

= *Dalmatium* Dlabola, 1980 (Типовой вид: *Hysteropterum maculipes* Melichar, 1906),

син. по: Emeljanov, 2001a.

L. abdulnouri Gnezdilov, 2004

L. antalyica (Dlabola, 1986)

L. forciceps (Dlabola, 1986)

L. libanensis Gnezdilov, 2004

L. maculipes (Melichar, 1906)

= *Latilica emeljanovi* Logvinenko, 1975, син. по: Gnezdilov, Mazzoni, 2004a.

L. melichari Gnezdilov, 2004

L. oertzeni (Matsumura, 1910)

= *Hysteropterum quercus* Lindberg, 1948, син. по: Gnezdilov, Mazzoni, 2004a.

L. petrica (Dlabola, 1985)

*L. retamae* (Linnavuori, 1962)

*L. tunetana* (Matsumura, 1910)

= *Hysteropterum issifrons* Bergevin, 1918, син. по: Gnezdilov, Mazzoni, 2004a.

*Kovacsiana* Synave, 1956

Типовой вид: *Kovacsiana abyssinica* Synave, 1956.

*K. abyssinica* Synave, 1956

*Granum* Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Hysteropterum rooti* Dlabola, 1989

*G. rooti* (Dlabola, 1989)

*Anatolodus* Dlabola, 1982

Типовой вид: *Anatolodus musivus* Dlabola, 1982.

= *Logvinenkoana* Gnezdilov, 2002 (Типовой вид: *Hysteropterum pictifrons* Melichar, 1906), син. по: Гнездилов, 2010.

*A. karabachicus* (Logvinenko, 1975)

= *Hysteropterum ignavum* Dlabola, 1981, син. по: Гнездилов, 2010.

*A. midicus* (Logvinenko, 1975)

*A. musivus* Dlabola, 1982

*A. pictifrons* (Melichar, 1906)

= *Bubastia kulikiana* Logvinenko, 1977, син. по: Gnezdilov, 2002a.

*A. transcausicus* (Melichar, 1914)

*Libanissum* Dlabola, 1980

Типовой вид: *Hysteropterum talhouki* Dlabola, 1974.

= *Irakopterum* Dlabola, 1985 (Типовой вид: *Irakopterum trispinatum* Dlabola, 1985), син. по: Gnezdilov, Wilson, 2007c.

*L. circinalis* Dlabola, 1994

*L. hermonicus* Dlabola, 1994

*L. laminatum* (Horvath, 1911)

*L. talhouki* (Dlabola, 1974)

*L. trispinatum* (Dlabola, 1985)

*Группа родов Phasmena*

Mulsantereum Gnezdilov, 2002

Типовой вид: *Hysteropterum maculifrons* Mulsant et Rey, 1855.

*M. maculifrons* (Mulsant et Rey, 1855)

Inflatodus Dlabola, 1982

Типовой вид: *Hysteropterum viridans* Dlabola, 1974

*I. astyages* Dlabola, 1982

*I. carinatus* (Logvinenko, 1978)

*I. kyaxares* Dlabola, 1982

*I. parvus* (Logvinenko, 1977)

*I. persicus* (Dlabola, 1981)

*I. viridans* (Dlabola, 1971)

Lethierium Dlabola, 1980

Типовой вид: *Hysteropterum reiberi* Lethierry, 1878.

*L. cedricolum* (Dlabola, 1989)

*L. juniperi* (Bergevin, 1915)

*L. reiberi* (Lethierry, 1878)

Bergevinium Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Hysteropterum gravesteini* Dlabola, 1975.

*B. angulare* (Fieber, 1877)

*B. drahamense* (Linnavuori, 1965)

*B. gravesteini* (Dlabola, 1975)

*B. lividum* (Bergevin, 1923)

*B. malagense* (Matsumura, 1910)

*B. maroccanum* (Lethierry, 1877)

*B. theryi* (Bergevin, 1925)

Iranodus Dlabola, 1980

Типовой вид: *Iranodus transversalis* Dlabola, 1980.

- I. amygdalinus Dlabola, 1980
- I. dumetorus (Dlabola, 1981)
- I. khatunus (Dlabola, 1981)
- I. nishabur (Dlabola, 1982)
- I. repandus (Dlabola, 1981)
- I. transversalis Dlabola, 1980

#### Quadriva Ghari, 1965

Типовой вид: *Quadriva artemisiae* Ghari, 1965.

= *Hysterodus* Dlabola, 1980 (Типовой вид: *Hysterodus sabzevaranus* Dlabola, 1980), син. по: Gnezdilov, Drosopoulos, Wilson, 2004.

- Q. aghilica (Dlabola, 1982)
- Q. artemisiae Ghauri, 1965
- Q. allotria (Lukjanova, 1991)
- Q. aurita (Dlabola, 1982)
- Q. dehbakrina (Dlabola, 1980)
- Q. lassa (Dlabola, 1981)
- Q. ochaninei (Puton, 1890)
- Q. proxima (Dlabola, 1980)
- Q. tunicata (Logvinenko, 1974)
- Q. sabzevarana (Dlabola, 1980)
- Q. tangesarhena (Dlabola, 1980)
- Q. taftanica (Dlabola, 1980)

#### Sfaxia Bergevin, 1917

Типовой вид: *Sfaxia inermipes* Bergevin, 1917.

= *Planocostium* Dlabola, 1982 (Типовой вид: *Hysteropterum angusticeps* Lethierry, 1874), син. по: Dlabola, 1989.

- S. albogrisea (Dlabola, 1984)
- S. angusticeps (Lethierry, 1874)
- S. inermipes Bergevin, 1917
- S. producta Linnavuori, 1965

*Caerovultus* Gnezdilov et Wilson, 2007

Типовой вид: *Caerovultus deemingi* Gnezdilov et Wilson, 2007.

*C. deemingi* Gnezdilov et Wilson, 2007

*C. vegrandis* Gnezdilov et Wilson, 2011

*Pentissus* Dlabola, 1980

Типовой вид: *Pentissus bamicus* Dlabola, 1980.

*P. bamicus* Dlabola, 1980

*Cavatorium* Dlabola, 1980

Типовой вид: *Cavatorium bispinatum* Dlabola, 1980.

*C. ardakanum* Dlabola, 1980

*C. bispinatum* Dlabola, 1980

*C. quadrispinatum* Dlabola, 1980

*C. sarbaz* Dlabola, 1980

*Brachyprosopa* Kusnezov, 1929

Типовой вид: *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov, 1929.

*B. bicornuta* (Kusnezov, 1929)

= *Hysteropterum enitidum* Dlabola, 1961, син. по: Дубовский, 1966.

*B. umnovi* Kusnezov, 1929

*Celyphoma* Emeljanov, 1971

Типовой вид: *Hysteropterum fruticulinum* Emeljanov, 1964.

*C. atomata* (Mitjaev, 1971)

*C. biarmata* Chelpakova, 1989

*C. bogutica* Mitjaev, 1995

*C. chelifera* Lukjanova, 1992

*C. coelimontana* Emeljanov, 1978

*C. corrugata* Emeljanov, 1978

*C. dietrichi* Anufriev, 2004

*C. dilatata* Emeljanov, 1978

- C. dzhungarica* Mitjaev, 1995  
*C. emeljanovi* Anufriev, 2004  
*C. fruticulina* (Emeljanov, 1964)  
*C. furcata* Lukjanova, 1992  
*C. gloreosa* Mitjaev, 1995  
*C. gultchense* Anufriev, 2004  
*C. issykulica* Chelpakova, 1989  
*C. karatavica* Mitjaev, 1995  
*C. karatepica* (Dlabola, 1961)  
*C. loginovae loginovae* Anufriev, 2004  
*C. loginovae karakolica* Anufriev, 2004  
*C. modesta* Lukjanova, 1992  
*C. modestula* Anufriev, 2004  
*C. nigrimontana* Emeljanov, 1978  
*C. obnoxia* Mitjaev, 1995  
*C. ogusica* Chelpakova, 1989  
*C. spiraeae* (Mitjaev, 1967)

*Tautoprosopa* Emeljanov, 1978

Типовой вид: *Brachyprosopa transcaspia* Emeljanov, 1978.

= *Verticisium* Dlabola, 1979 (Типовой вид: *Hysteropterum pictifrons* Dlabola, 1979 (non Melichar, 1906)), син. по: Gnezdilov, 2002a.

*T. transcaspia* (Emeljanov, 1978)

*Anatonga* Emeljanov, 2001

Типовой вид: *Phasmena alosa* Emeljanov, 1978.

*A. alosa* (Emeljanov, 1978)

*Phasmena* Melichar, 1902

Типовой вид: *Phasmena telifera* Melichar, 1902.

*Ph. adyoungi* Dlabola, 1982

*Ph. breviscula* Emeljanov, 1978

*Ph. cardinalis* Emeljanov, 1978

Ph. nasuta Melichar, 1902  
 Ph. nigrodorsalis Sidorski, 1938  
 Ph. tardiviva Emeljanov, 1978  
 Ph. telifera Melichar, 1902

Scorlupaster Emeljanov, 1971

Типовой вид: *Hysteropterum asiaticum* Lethierry, 1878.

S. alexandrae Mitjaev, 2010  
 S. asiaticum (Lethierry, 1878)  
 S. emersum (Dlabola, 1981)  
 S. ferganense (Dubovsky, 1966)  
 S. heptapotamicum (Mitjaev, 1971)  
 S. karakunusum (Mitjaev, 1971)

*Группа родов Hysteropterum*

*Hysteropterum* Amyot et Serville, 1843

Типовой вид: *Issus reticulatus* Herrich-Schaeffer, 1835.

H. albaticum Dlabola, 1983

H. alicantium Dlabola, 1986

= *Hysteropterum alciranum* Gnezdilov, 2003 син. по Гнездилов, 2010

H. dolichotum Gnezdilov et Mazzoni, 2004

H. reticulatum (Herrich-Schaeffer, 1835)

= *Hysteropterum schaefferi* Metcalf, 1958 (nom. nov. pro *Issus immaculatus* Herrich-Schaeffer, 1836 nec *Cercopis immaculata* Fabricius, 1794), син. по: Holzinger et al., 2003.

H. tkalcui (Dlabola, 1980)

H. vasconicum Gnezdilov, 2003

*Clybeccus* Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Hysteropterum declivum* Dlabola, 1986

C. declivus (Dlabola, 1986)

*Iberanum* Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Iberanum dlabolai* Gnezdilov, 2003.

*I. dlabolai* Gnezdilov, 2003

*I. fuscovenosum* (Fieber, 1877)

= *Iberanum nuragicum* Gnezdilov et Mazzoni, 2003 син. по: Gnezdilov et al., 2011.

*Agalmatium* Emeljanov, 1971

Типовой вид: *Cercopis grylloides* Fabricius, 1794.

*A. abruptum* (Bergevin, 1920)

*A. bilobum* (Fieber, 1877)

= *Hysteropterum angustum* Melichar, 1906, син. по: Dlabola, 1980a.

= *Hysteropterum beameri* Doering, 1958, син. по: Gnezdilov, O'Brien 2006b.

= *Hysteropterum dubium* Melichar, 1906, син. по: Dlabola, 1984.

= *Hysteropterum inconspicuum* Matsumura, 1910, син. по: Dlabola 1984.

= *Hysteropterum severini* Caldwell et De Long, 1948, син. по: Gnezdilov, O'Brien 2006b.

*A. costale* (Matsumura, 1910)

= *Hysteropterum dubiosum* Matsumura, 1910, син. по: Dlabola 1984.

*A. curtulum* (Melichar, 1906)

*A. flavescens* (Olivier, 1791)

= *Hysteropterum euryproctum* Kirschbaum, 1868, син. по: Dlabola 1984.

= *Hysteropterum orientale* Kusnezov, 1926, син. по: Nast, 1987.

= *Issus liliimaculata* O. Costa, 1834, син. по: Linnavuori, 1962.

*A. piceovenosum* (Puton, 1887)

*Lindbergatium* Dlabola, 1984

Типовой вид: *Hysteropterum atlasense* Lindberg, 1964.

*L. atlasense* (Lindberg, 1964)

*L. battandieri* (Bergevin, 1923)

*L. draense* (Lindberg, 1964)

*L. evanescens* (Bergevin, 1919)

= *Hysteropterum s-album* Linnavuori, 1965, син. по: Dlabola, 1984.

*L. halophilum* (Lindberg, 1964)

*L. nigrosuturale nigrosuturale* (Lindberg, 1964)

*L. nigrosuturale aaiunense* (Lindberg, 1965)

*L. punctulifrons* (Lindberg, 1964)

*L. sousense* (Lindberg, 1964)

*Tingissus* Gnezdilov

Типовой вид: *Hysteropterum tangirum* Matsumura, 1910.

*T. guadarraamense* (Melichar, 1906)

= *Hysteropterum tangirum* Matsumura, 1910, син. по: Гнездилов, 2010.

*T. melanophleps* (Fieber, 1877)

*Fieberium* Dlabola, 1980

Типовой вид: *Hysteropterum impressum* Fieber, 1877.

= *Lyrofrontium* Dlabola, 1982 (Типовой вид: *Hysteropterum paludum* Bergevin, 1918),  
син. по: Гнездилов, 2003.

*F. bergevini* (Dlabola, 1984)

*F. candidum* (Bergevin, 1919)

*F. corsicum* (Dlabola, 1982)

*F. deserticum* (Linnavuori, 1962)

*F. flavosuturale* (Lindberg, 1956)

*F. impressum* (Fieber, 1877)

*F. nigridorsale* (Matsumura, 1910)

*F. normandi* (Bergevin, 1920)

*F. oranense* (Matsumura, 1910)

= *Hysteropterum melanosticum* Bergevin, 1917 син. по: Dlabola, 1984.

= *Hysteropterum leucodictyon* Bergevin, 1917 син. по: Dlabola, 1984.

*F. pallidellum* (Matsumura, 1910)

*F. paludum paludum* (Bergevin, 1918)

*F. paludum altivagum* (Linnavuori, 1965)

*F. royeri* (Bergevin, 1921)

*Palaeolithium* Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Hysteropterum distinguendum* Kirschbaum, 1868.

*P. distinguendum* (Kirschbaum, 1868)

= *Hysteropterum straminum* Bergevinium, 1915, син. по: Гнездилов, 2003.

*Группа родов Kervillea*

*Scorlupella* Emeljanov, 1971

Типовой вид: *Issus discolor* Germar, 1821.

*S. amica* Dlabola, 1984

*S. assimilis* (Horvath, 1905)

*S. boulandi* Dlabola, 1984

*S. corumica* Dlabola, 1982

*S. discolor* (Germar, 1821)

*S. medea* Logvinenko, 1976

*S. montana* (Becker, 1865)

*S. okalii* Dlabola, 1983

*S. pontica* Dlabola, 1982

*S. pulchella* (Ivanoff, 1885)

*Rhissolepus* Emeljanov, 1971

Типовой вид: *Hysteropterum ergenense* Becker, 1865.

*Rh. aspinosus* Dlabola, 1982

*Rh. ergenensis* (Becker, 1865)

*Rh. insulanus* (Dlabola, 1982)

*Rh. tubulatus* (Dlabola, 1989)

*Corymbius* Gnezdilov, 2002

Типовой вид: *Quadrastylum tekirdagicum* Dlabola, 1982.

*C. tekirdagicus* (Dlabola, 1982)

*Boothesa* Emeljanov, 1964

Типовой вид: *Lusanda taurus* Oshanin, 1870.

*B. taurus* (Oshanin, 1870)

Atticus Gnezdilov, 2003

Типовой вид: *Latematium graecicum* Dlabola, 1982.

*L. graecicus* (Dlabola, 1982)

*Pseudohemisphaerius* Melichar, 1906

Типовой вид: *Hysteropterum piceum* Puton, 1884

*P. piceus* (Puton, 1884)

*Latematium* Dlabola, 1979

Типовой вид: *Hysteropterum latifrons* Fieber, 1877.

*L. cygnetis* (Fieber, 1877)

*L. latifrons* (Fieber, 1877)

*Kervillea* Bergevin, 1918

Типовой вид: *Kervillea ancyrana* Bergevin, 1918.

= *Hysterella* Logvinenko, 1977 (Типовой вид: *Hysterella coronata* Logvinenko, 1977),  
син. по: Gnezdilov, 2002a.

= *Quadrastylum* Dlabola, 1979 (Типовой вид: *Quadrastylum campanuliforme* Dlabola,  
1979), син. по: Gnezdilov, 2002a.

= *Falcidiopsis* Kusnezov, 1930 (Типовой вид: *Falcidiopsis kirgisorum* Kusnezov, 1930),  
син. по: Гнездилов, 2010.

*K. anatolica* (Dlabola, 1979)

*K. ancyrana* Bergevin, 1918

= *Kervillea parvissimum* Dlabola, 1957, син. по: Kartal, Miroğlu, 2011.

*K. aylae* (Dlabola, 1987)

*K. basinigra* (Dlabola, 1982)

*K. beysehirica* (Dlabola, 1983)

*K. campanuliformis* (Dlabola, 1979)

*K. conspurcata* (Spinola, 1839)

*K. coronata* (Logvinenko, 1977)

*K. epunctata* (Mitjaev, 1971)

*K. gaziantepica* Dlabola, 1985

K. jahjai (Dlabola, 1983)  
 K. kirgisorum (Kusnezov, 1930)  
 K. kulaica (Dlabola, 1982)  
 K. lodosica (Dlabola, 1980)  
 K. meridionalis (Dlabola, 1983)  
 K. nervosa (Fieber, 1877)  
 K. placophora (Horváth, 1905)  
 K. scoleogramma (Fieber, 1877)  
 = *Hysteropterum fallaciosum* Matsumura, 1910, син. по: Dlabola, 1984.  
 K. syriaca (Melichar, 1906)  
 K. tarsusana (Dlabola)

Pamphylium Gnezdilov et Wilson, 2007

Типовой вид: *Latematium cingulatum* Dlabola, 1983.  
 P. cingulatum (Dlabola, 1983)  
 P. cypriacum (Dlabola, 1982)

*Виды с неопределенным таксономическим положением*

Quadriva bloetei Dlabola, 1982  
 Libanissum malickyi Dlabola, 1989

Подтриба Thioniina Melichar, 1906

Thioniinae Melichar, 1906: 3. Типовой род: *Thionia* Stål, 1859.

Eusarima Yang, 1994

Типовой вид: *Eusarima contorta* Yang, 1994.

Eusarima (Nepalius) Dlabola, 1997

Типовой вид: *Nepalius hellerianus* Dlabola, 1997.  
 E. iranica Gnezdilov et Mozaffarian, 2011  
 E. albifrons Gnezdilov, 2016

Thionia Stål, 1859

Типовой вид: *Issus longipennis* Spinola, 1839.

*T. simplex* (Germar, 1830)

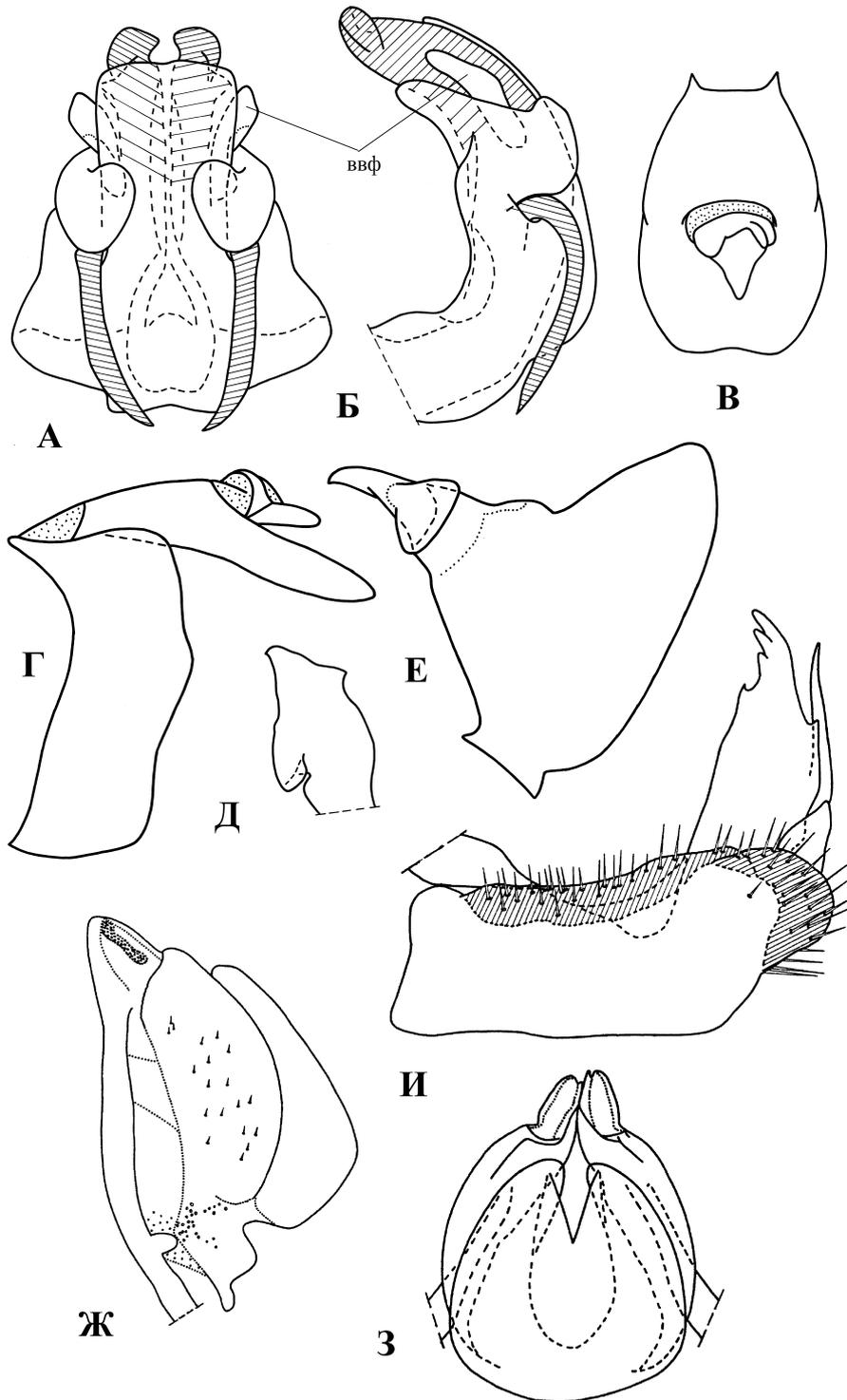
**ПРИЛОЖЕНИЕ Е.**

Рисунок Е.1 – *Issus muscaeformis* (Schrank), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пенис снизу, Б – то же, сбоку, В – анальная трубка самца сверху, Г – пигофор и анальная трубка самца сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – стилус сбоку, Ж – гонапофизы IX сбоку, З – то же снизу, И – гонококса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: ввф – выросты внутренних стенок дорсо-латеральных лопастей.

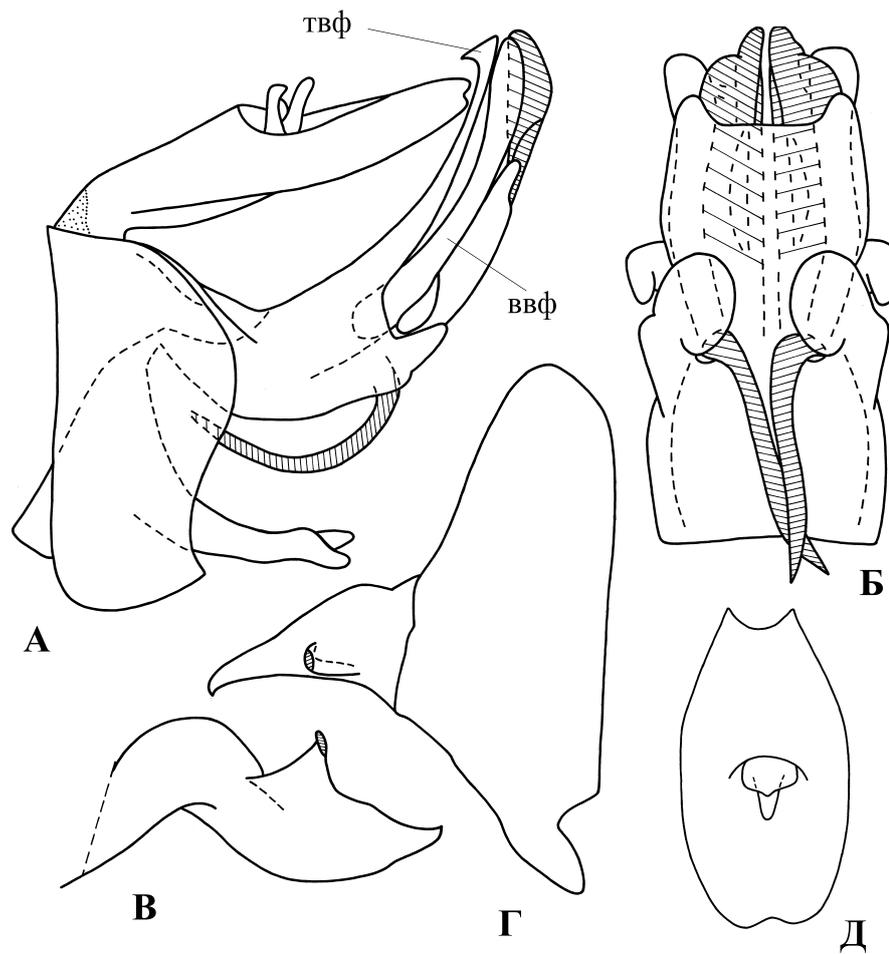


Рисунок Е.2 – *Issus canariensis* Melichar, гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – penis снизу, В – головка стилуса сверху, Г – стилус сбоку, Д – анальная трубка сверху. Обозначения: твф – треугольный вырост фаллобазы.

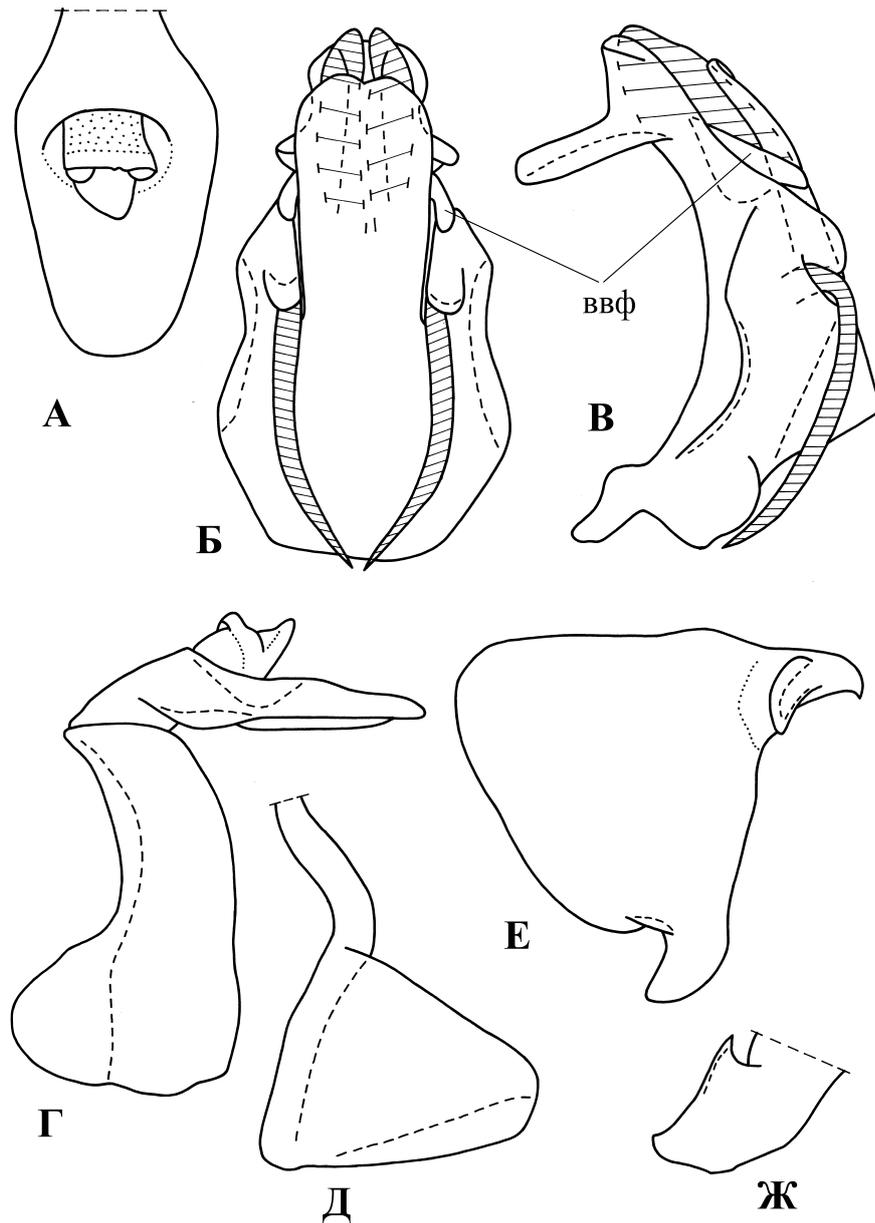


Рисунок E.3 – *Latissus dilatatus* (Fourcroy), гениталии самца (по: Гнездилов, 2016с и ориг.).  
 А – анальная трубка самца сверху, Б – пенис снизу, В – то же сбоку, Г – пигофор и анальная трубка самца сбоку, Д – коннектив сбоку, Е – стилус сбоку, Ж – головка стилуса сверху. Обозначения: ввф – выросты внутренних стенок дорсо-латеральных лопастей.

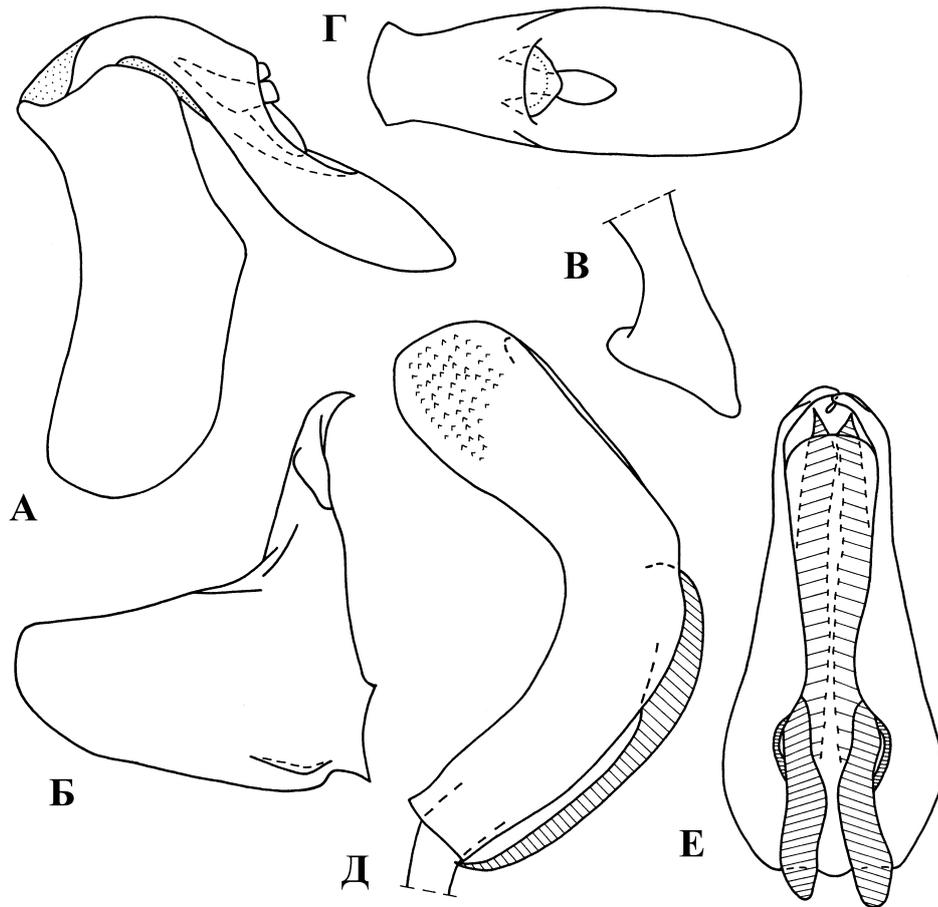


Рисунок Е.4 – *Conosimus baenae* Gnezdilov et Aguin-Pombo, гениталии самца (по: Gnezdilov, Aguin-Pombo, 2014). А – пигофор и анальная трубка сбоку, Б – стилус сбоку, В – головка стилуса сверху, Г – анальная трубка сверху, Д – пенис сбоку, Е – то же снизу.

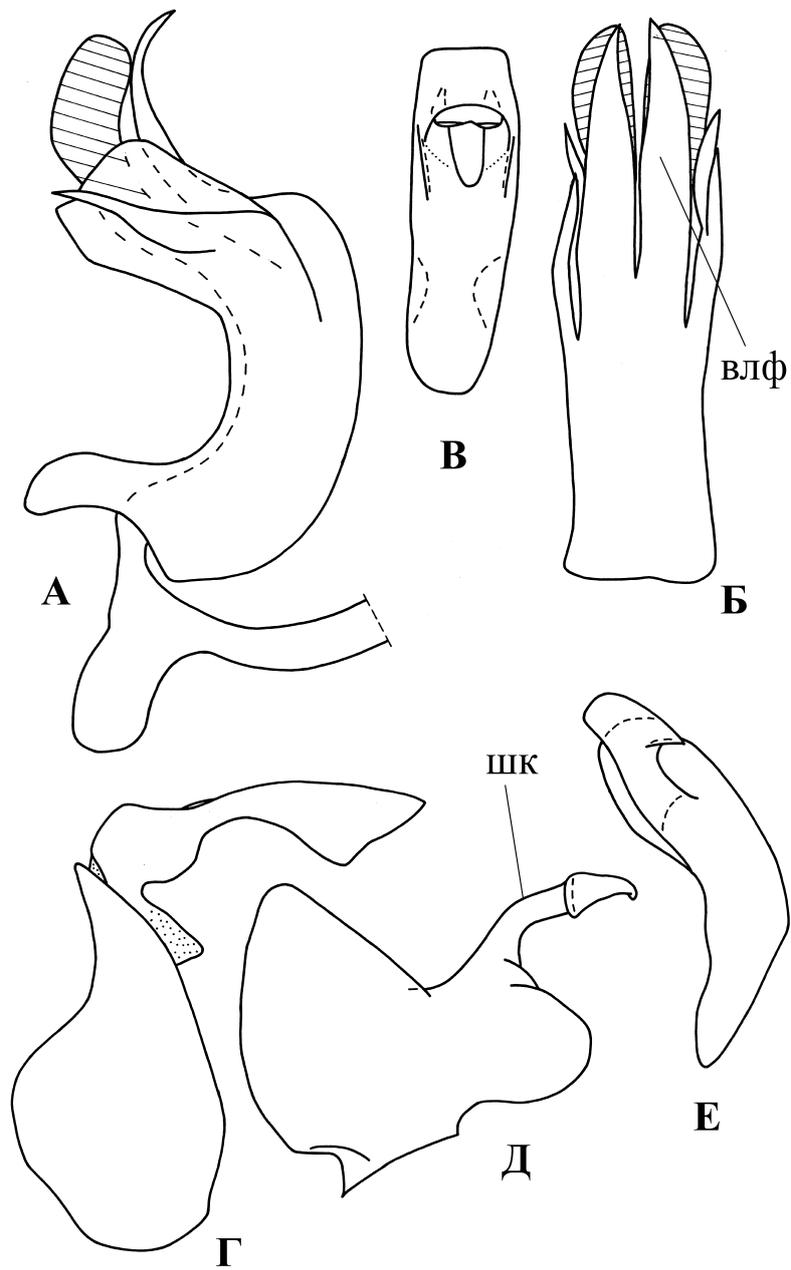


Рисунок Е.5 – *Acrestia (Acrestia) suturalis* (Fieber), гениталии самца (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – анальная трубка сверху, Г – пигофор и анальная трубка сбоку, Д – стилус сбоку, Е – то же сверху. Обозначения: шк – шейка стилуса.

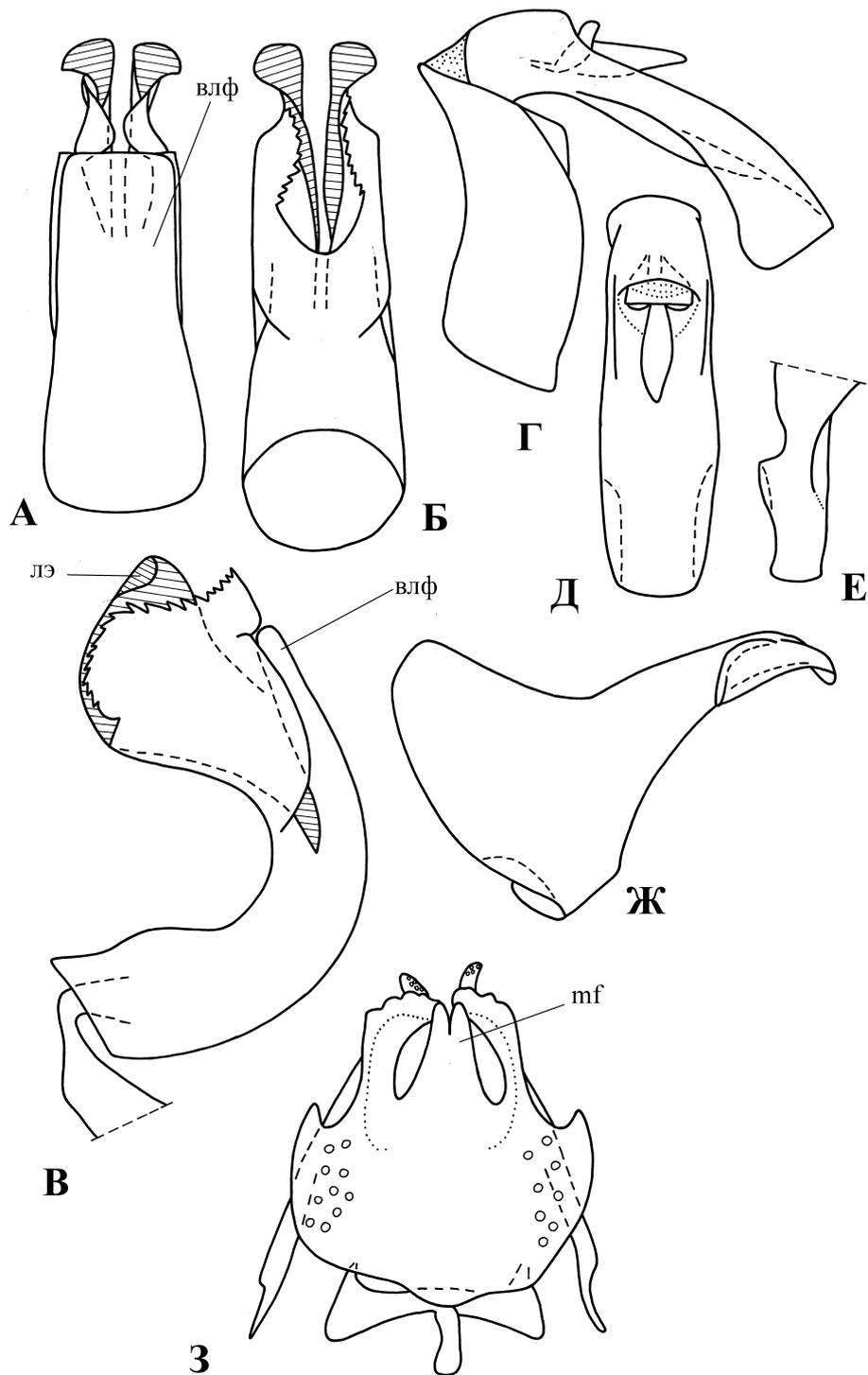


Рисунок Е.6 – *Acrestia (Capititudes) jatagana* (Dlabola), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пенис снизу, Б – то же сзади, В – то же сбоку, Г – пигофор и анальная трубка самки сбоку, Д – анальная трубка самца сверху, Е – головка стилуса сверху, Ж – стилус сбоку, 3 – гонапофизы IX снизу. Обозначения: влф – вентральная лопасть фаллобазы, лэ – лопасти апикальных отростков эдегуса, mf – медиальное поле гонапофизов IX.

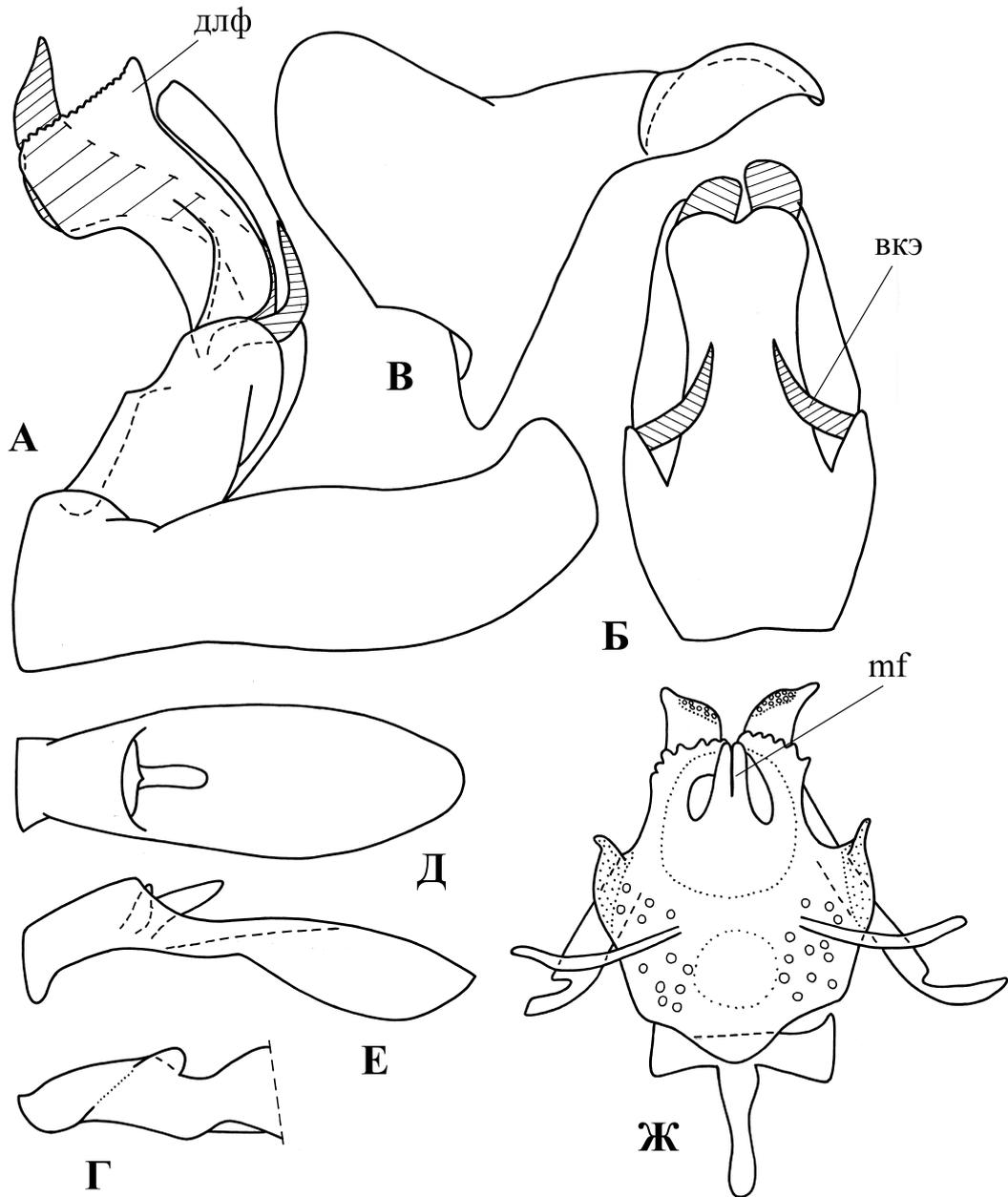


Рисунок Е.7 – *Thalassana ephialtes* (Linnæus), гениталии самца (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пигофор и пенис сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка сверху, Е – то же сбоку, Ж – гонапофизы IX снизу. Обозначения: вкэ – вентральные крючки эдеагуса, длф – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы, mf – медиальное поле гонапофизов IX.

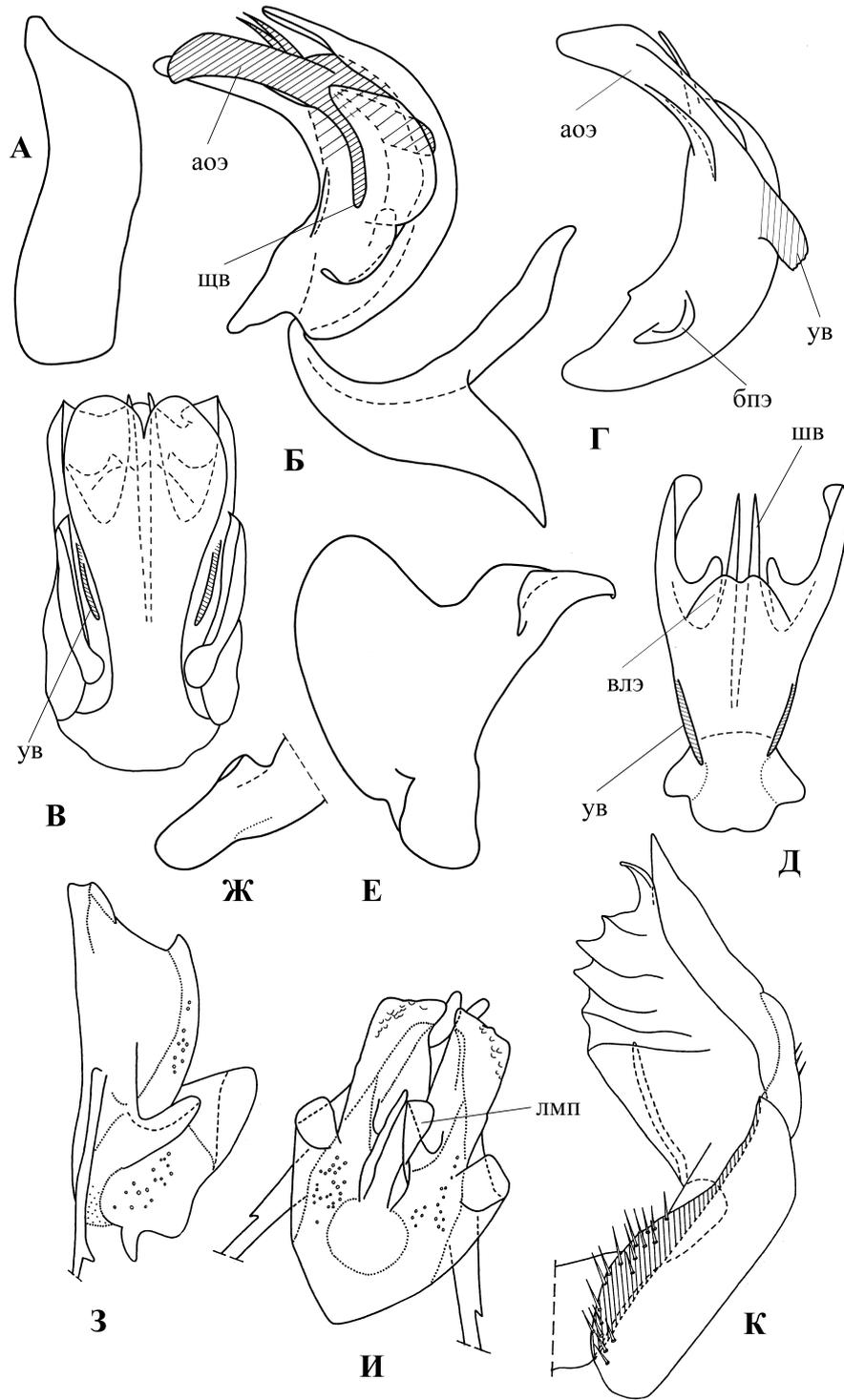


Рисунок E.8 – *Alloscelis vittifrons* (Ivanoff), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002, 2015b и ориг.). А – пигофор сбоку, Б – пенис и коннектив сбоку, В – пенис снизу, Г – эдеагус сбоку, Д – то же снизу, Е – стилус сбоку, Ж – головка стилуса сверху, З – гонапофизы IX сбоку, И – то же снизу, К – гонокса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: аоэ – апикальные отростки эдеагуса, лмп – лопасти медиального поля, влэ – вентральная лопасть эдеагуса, бпэ – боковые пластинки эдеагуса, шв – шиловидные выросты, ув – уховидные выросты, щв – щелевидная выемка.

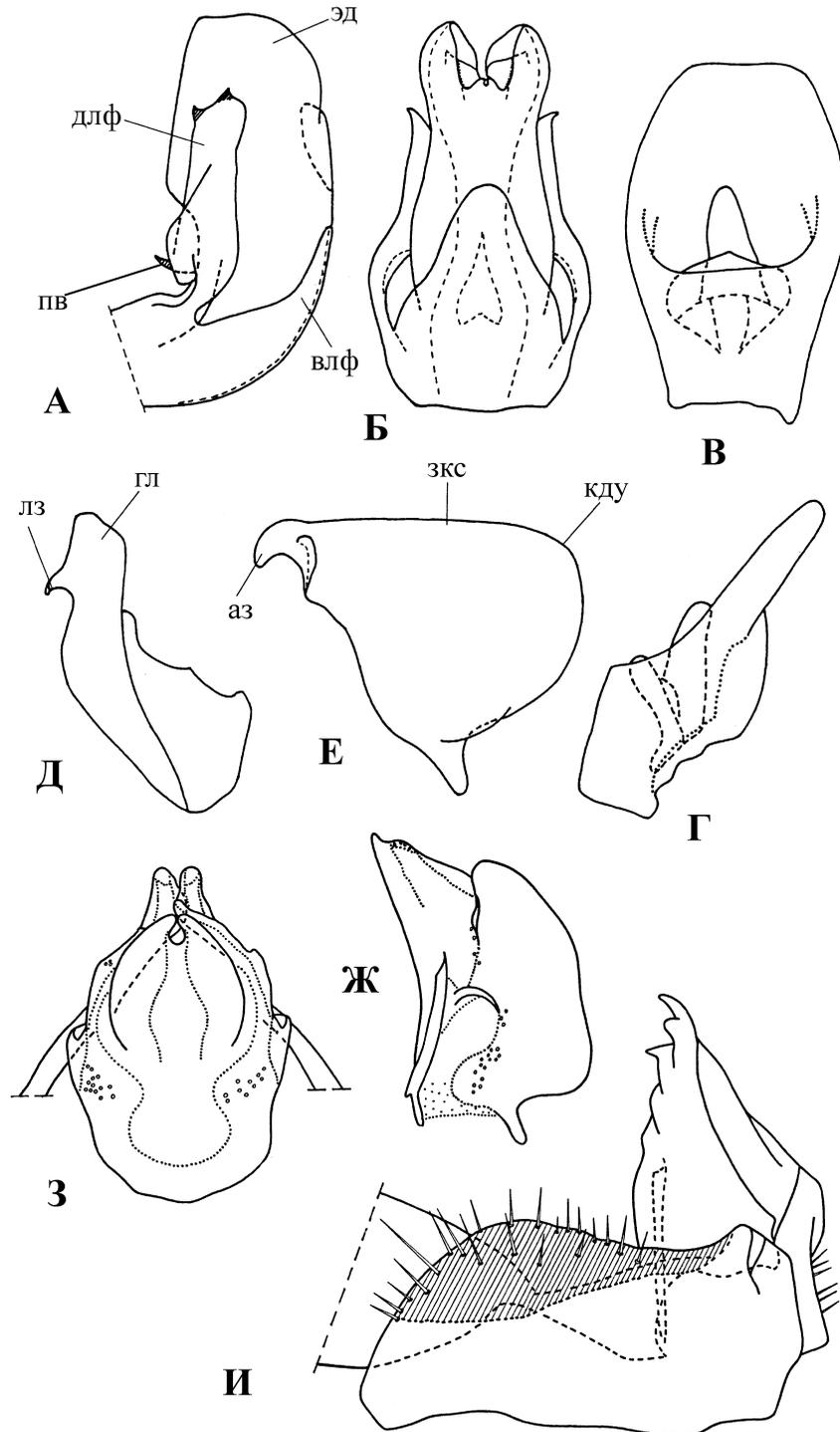


Рисунок Е.9 – *Tshurtshurnella eugeniae* Kusnezov, гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и Gnezdilov, 2002b). А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – анальная трубка самца сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сверху, Е – то же сбоку, Ж – гонапофизы IX сбоку, З – то же снизу, И – гонококса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: аз – апикальный зубец стилуса, лз – латеральный зубец стилуса, зкс – задний край стилуса, длф – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы, эд – эдеагус, влф – вентральная лопасть фаллобазы, гл – головка стилуса, кду – каудо-дорсальный угол стилуса.

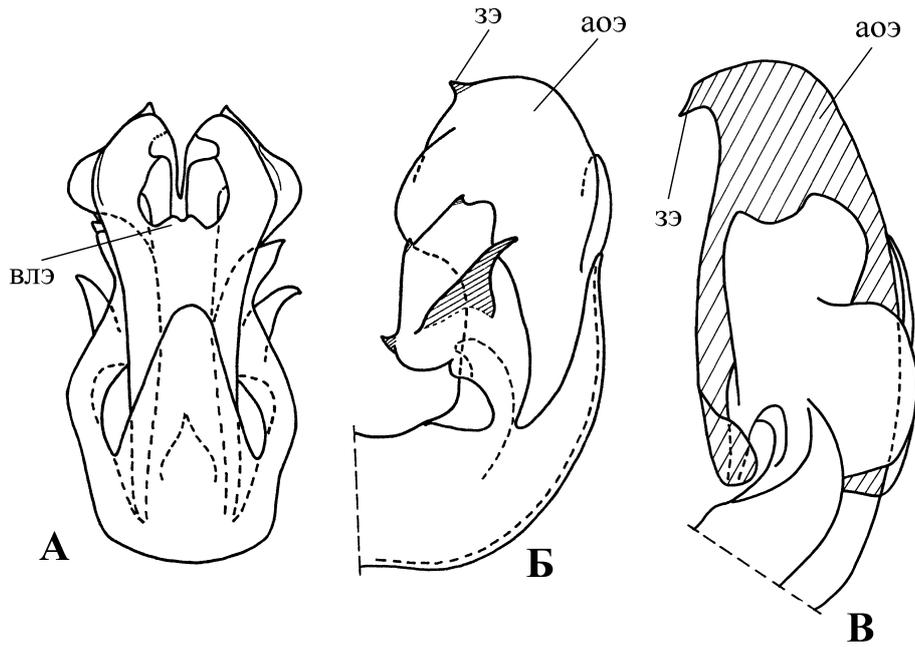


Рисунок Е.10 – *Tshurtshurnella carica* Gnezdilov (А, Б) и *Montissus batathen* Gnezdilov (В), пенис (по: Гнездилов, 2015b). А – снизу, Б, В – сбоку. Обозначения: влэ – вентральная лопасть эдеагуса, аоэ – апикальные отростки эдеагуса, зэ – зубец эдеагуса.

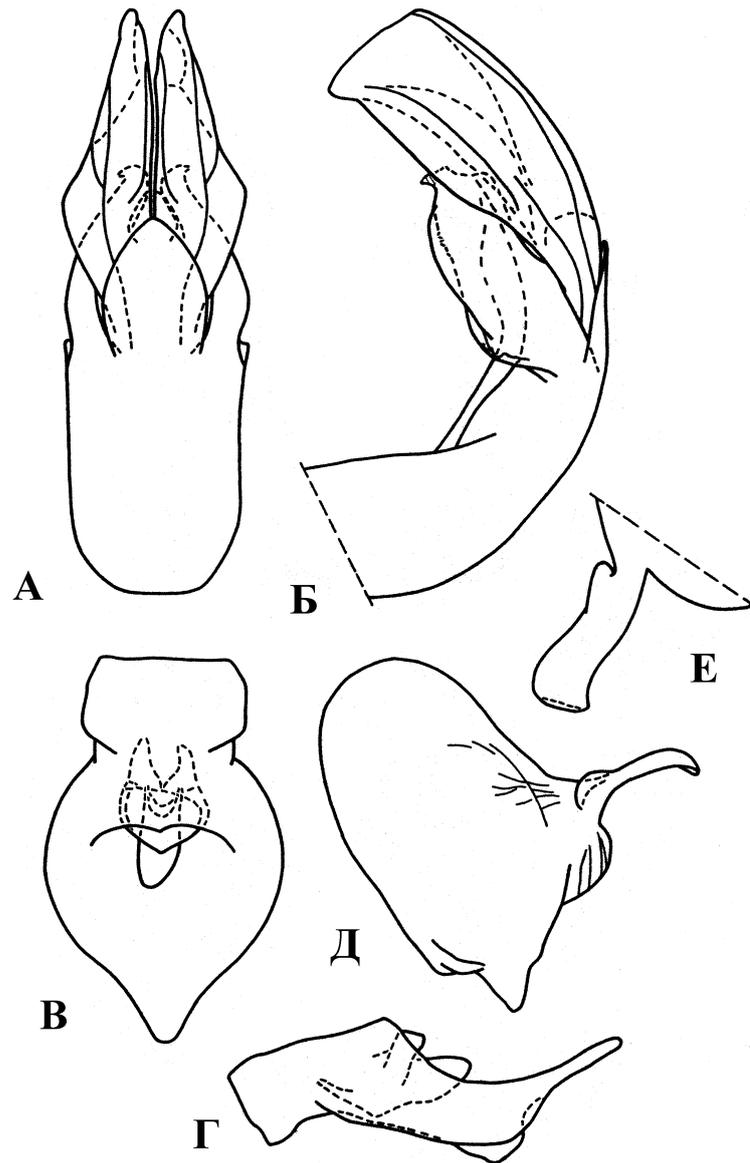


Рисунок Е.11 – *Zopherisca tendinosa* (Spinola), гениталии самца (по: Гнездилов, Дрозопулос, 2006). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сбоку, Е – головка стилуса сверху.

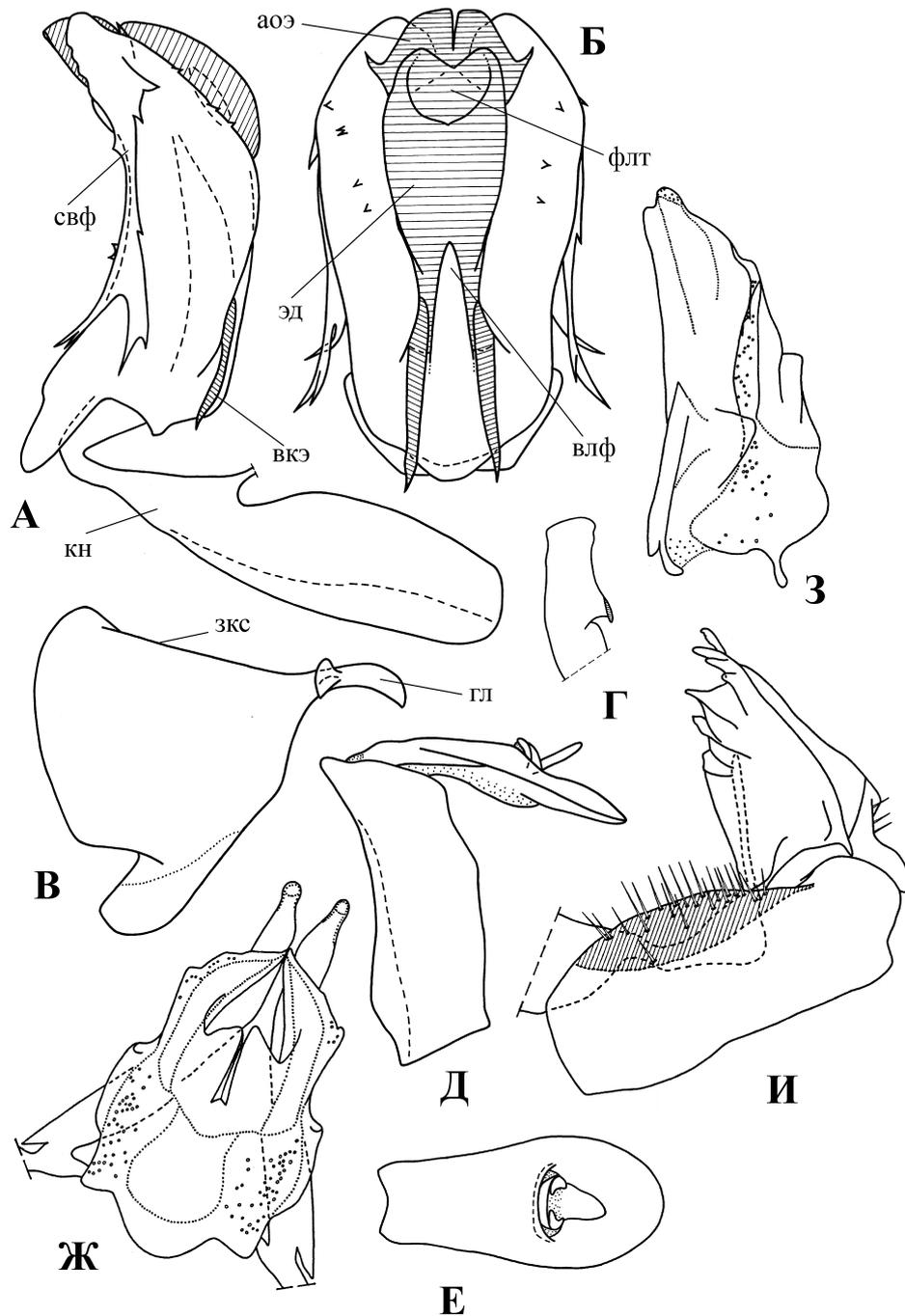


Рисунок E.12 – *Mycterodus* (*Mycterodus*) spp., гениталии самца и самки: А–Е – *M. drosopoulosi* Dlabola (по: Gnezdilov, 2015d); Ж–И – *M. intricatus* Stål (по: Гнездилов, 2002). А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – пигофор и анальная трубка самца сбоку, Е – анальная трубка самца сверху, Ж – гонапофизы IX снизу, З – то же сбоку, И – гоноккса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: аоэ – апикальные отростки эдеагуса, вкэ – вентральные крючки эдеагуса, свф – субапикальные выросты фаллобазы, флт – фаллотремма, эд – эдеагус, влф – вентральная лопасть фаллобазы, зкс – задний край стилуса, гл – головка стилуса, кн – коннектив.

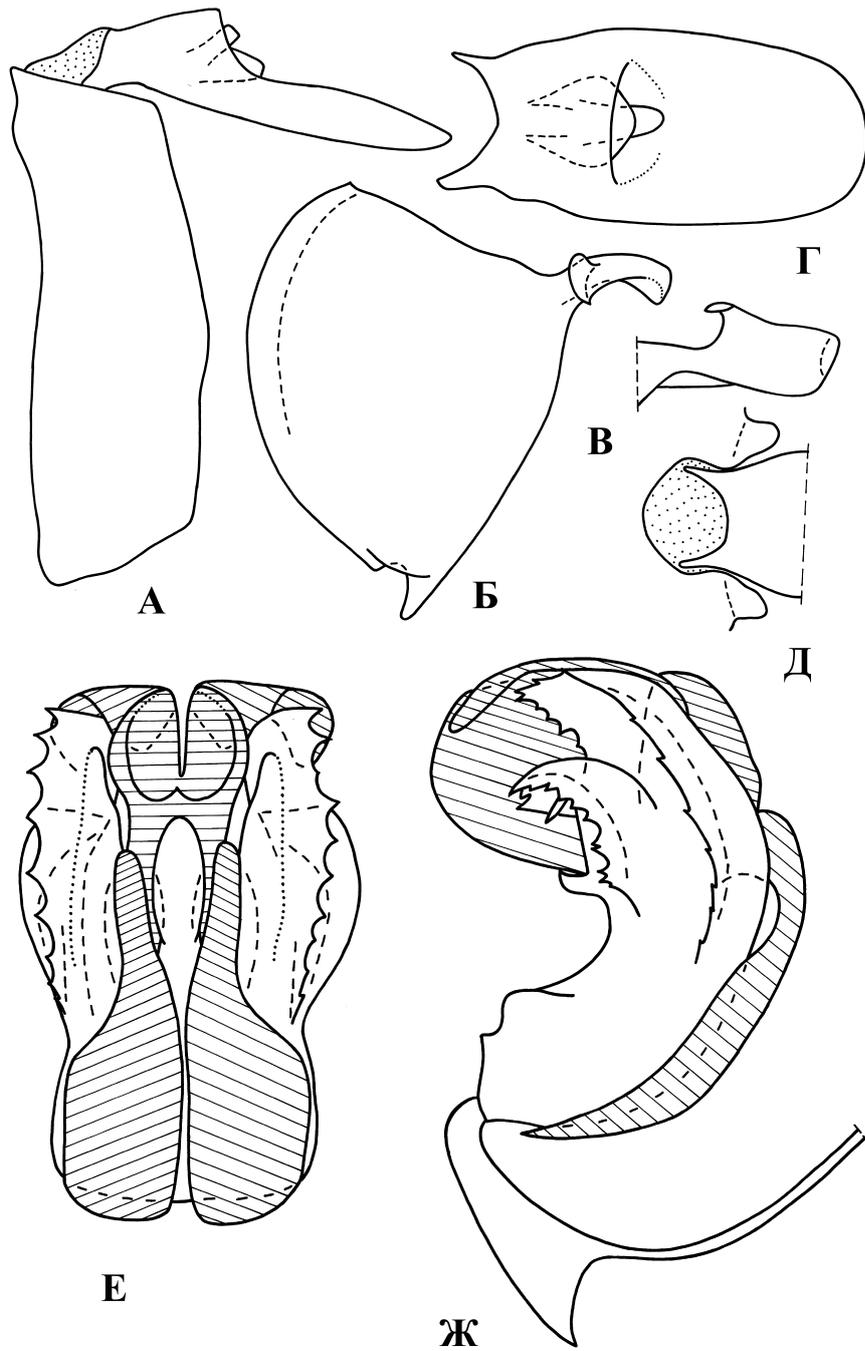


Рисунок Е.13 – *Mycterodus (Comporodus) ovifrons* (Puton), гениталии самца (по: Гнездилов, 2015b и ориг.). А – пигофор и анальная трубка сбоку, Б – стилус сбоку, В – головка стилуса сверху, Г – анальная трубка сверху, Д – основание анальной трубки сверху, Е – пенис снизу, Ж – пенис и коннектив сбоку.

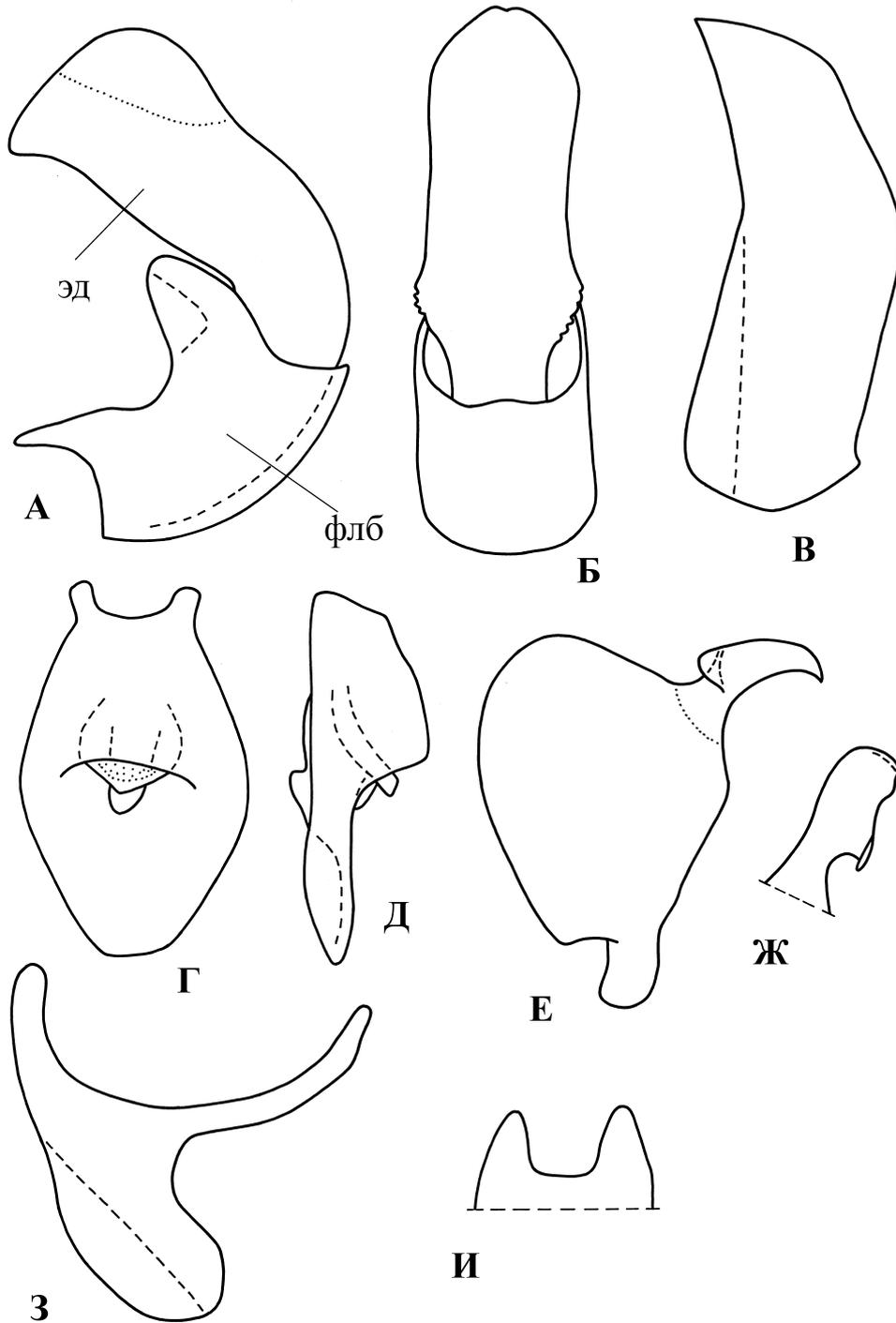


Рисунок E.14 – *Mycterodus (Aconosimus) goricus* (Dlabola), гениталии самца. А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – пигофор сбоку, Г – анальная трубка сбоку, Д – то же сверху, Е – стилус сбоку, Ж – головка стилуса сверху, З – коннектив сбоку, И – вершина вентральной лопасти фаллобазы снизу. Обозначения: эд – эдеагус, флб – фаллобаза.

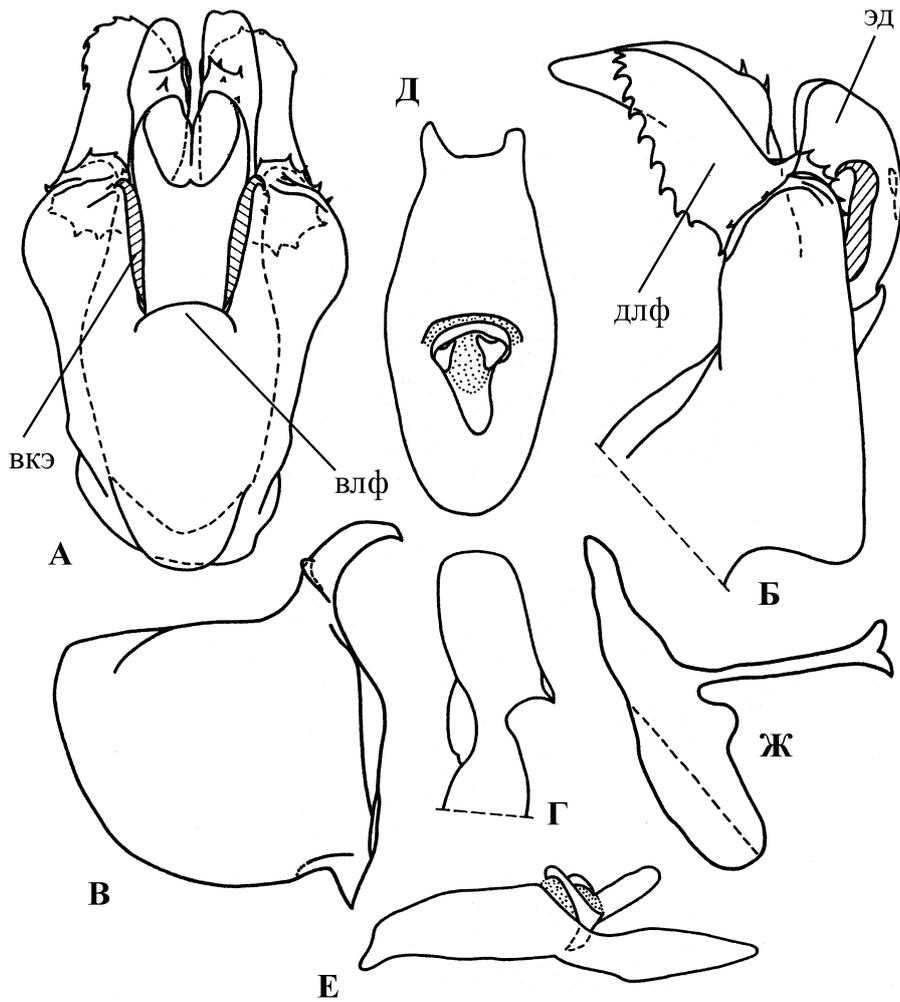


Рисунок Е.15 – *Mycterodus (Aegaeum) phoenicicus* Gnezdilov, гениталии самца (по: Гнездилов, 2008). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка сверху, Е – то же сбоку, Ж – коннектив сбоку. Обозначения: эд – эдеагус, вкэ – вентральные крючки эдеагуса, влф – вентральная лопасть фаллобазы, длф – дорсо-латеральные лопасти фаллобазы.

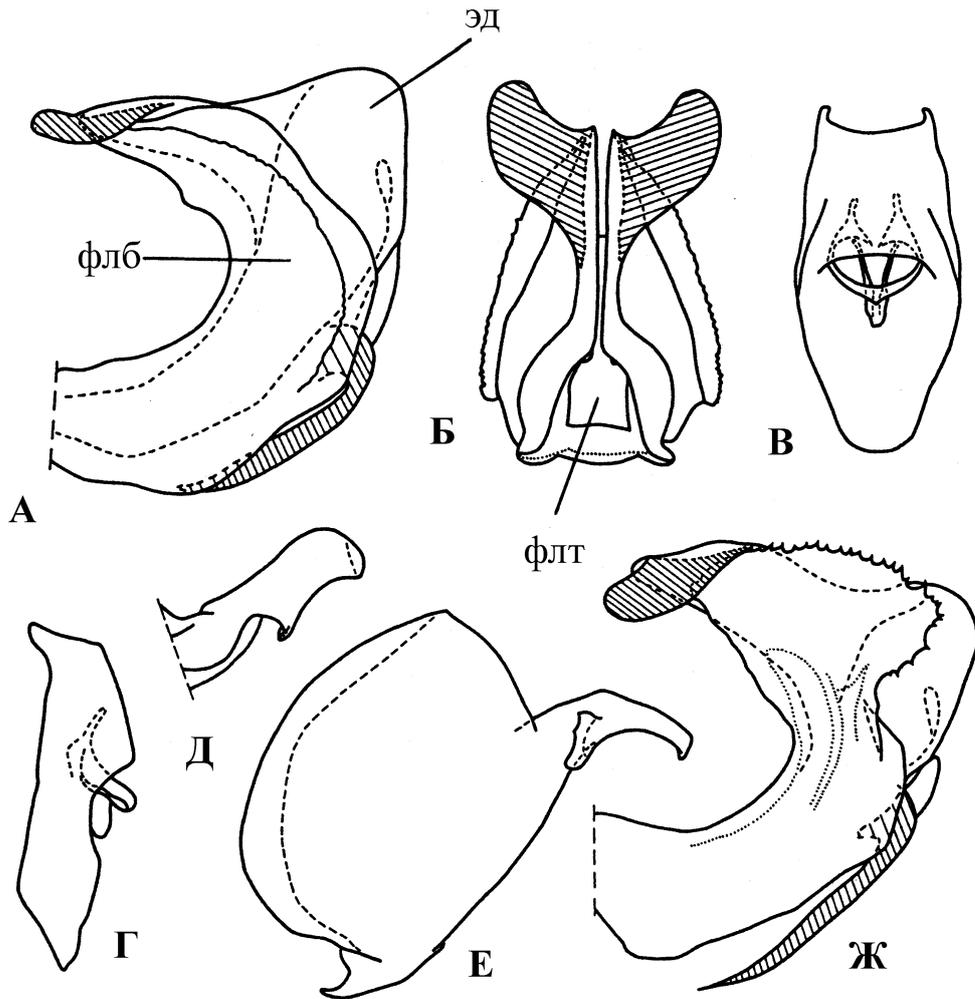


Рисунок E.16 – *Mycterodus (Semirodus)* spp., гениталии самца (по: Gnezdilov, Drosopoulos, 2005): А–Е – *M. (S.) idomeneus* Dlabola, Ж – *M. (S.) pallens* Stål. А, Ж – пенис сбоку, Б – то же сверху, В – анальная трубка сверху, Г – то же сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – стилус сбоку. Обозначения: эд – эдеагус, флб – фаллобаза, флт – фаллотремма.

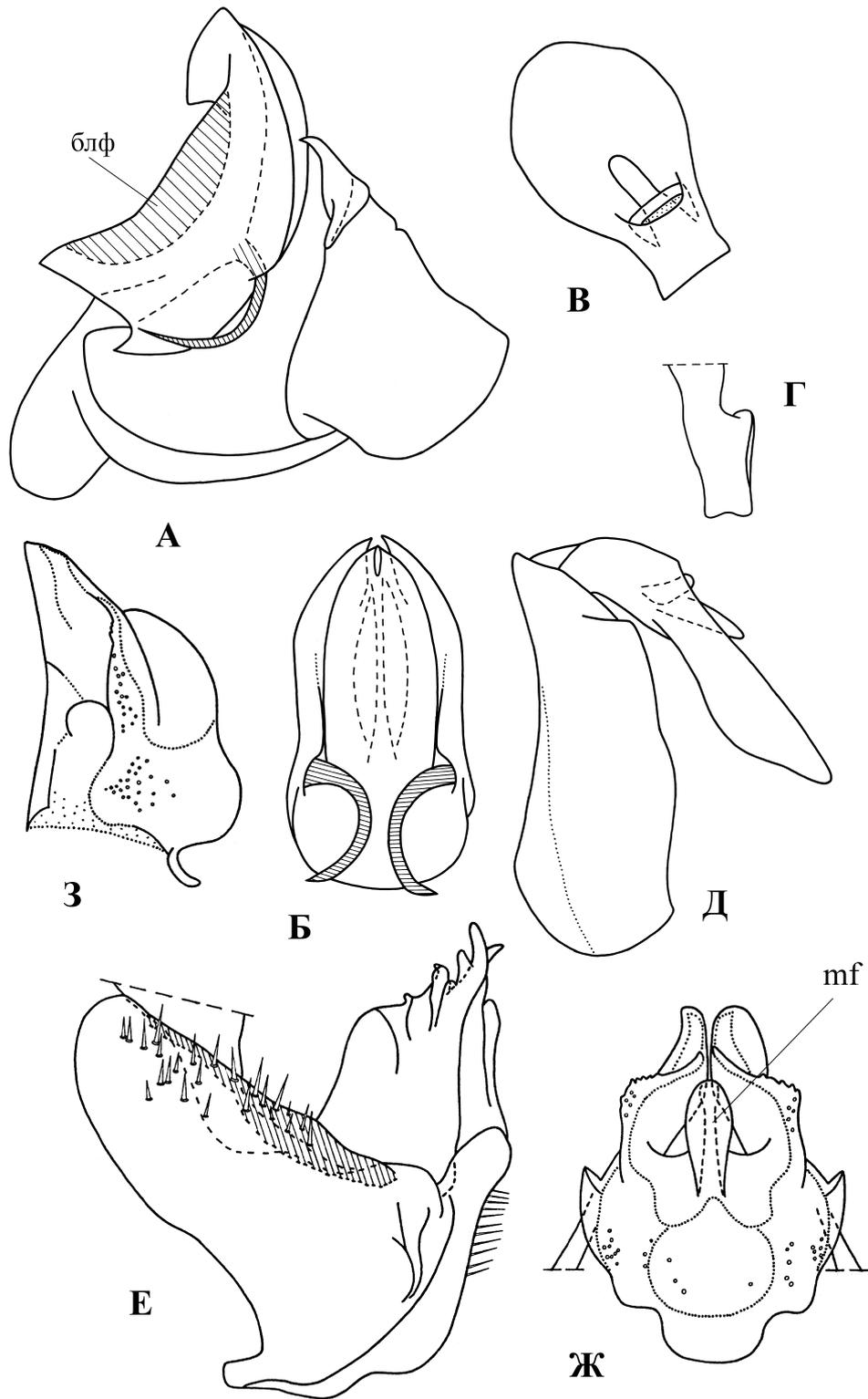


Рисунок E.17 – *Bubastia taurica* (Kusnezov), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002, 2016с и ориг.). А – пенис, коннектив и стилус сбоку, Б – пенис снизу, В – анальная трубка самца сверху, Г – головка стилуса сверху, Д – пигофор и анальная рубка самца сбоку, Е – гоноккса и гонапофиз VIII сбоку, Ж – гонапофизы IX снизу, З – то же сбоку. Обозначения: блф – боковые лопасти фаллобазы.

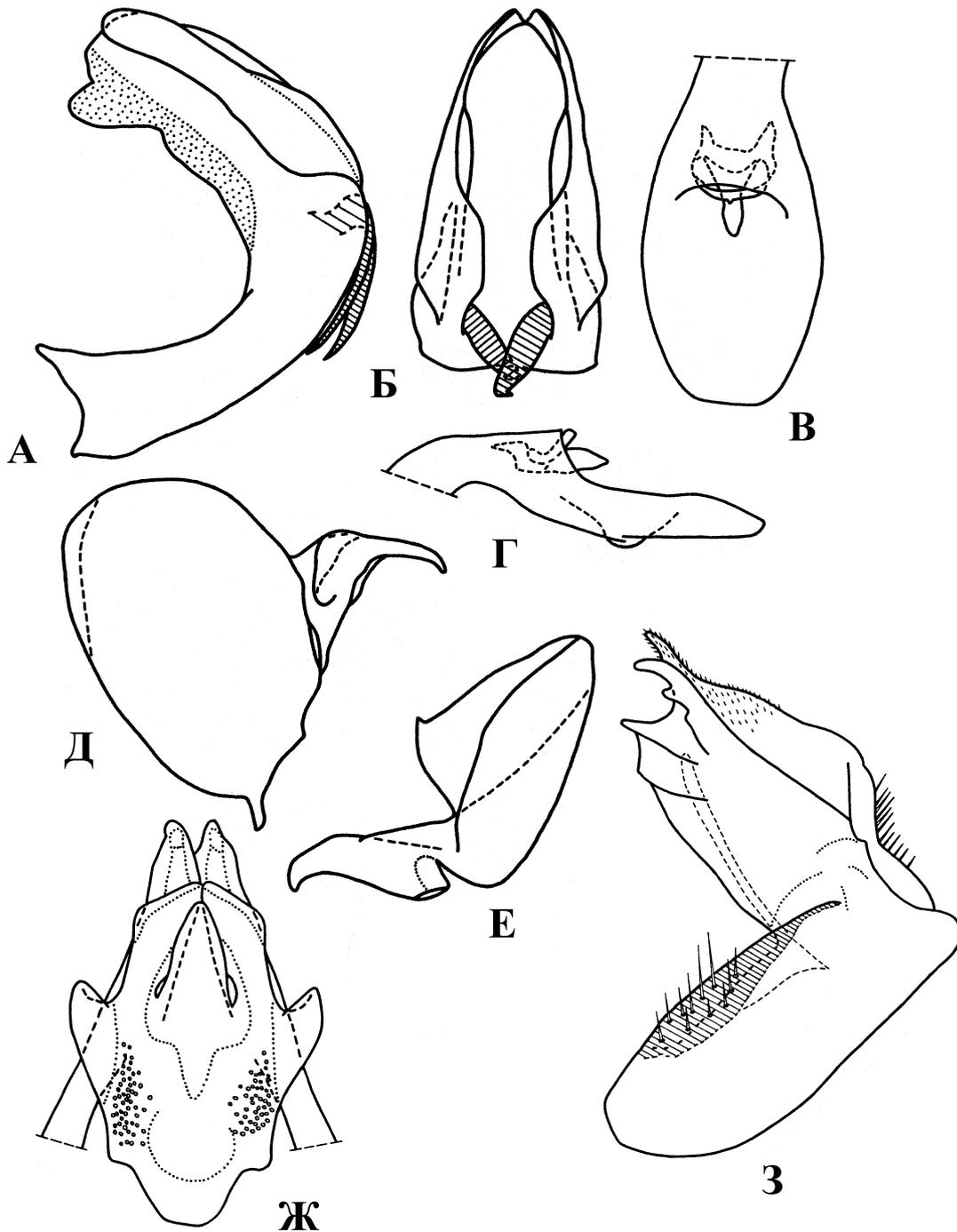


Рисунок Е.18 – *Palmallorcus* spp., гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2003 и Gnezdilov, 2005): А–Е – *P. biemani* Gnezdilov, Ж, З – *P. punctulatus* (Rambur). А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – анальная трубка самца сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сбоку, Е – то же сверху, Ж – гонапофизы IX снизу, З – гонокоса и гонапофиз VIII сбоку.

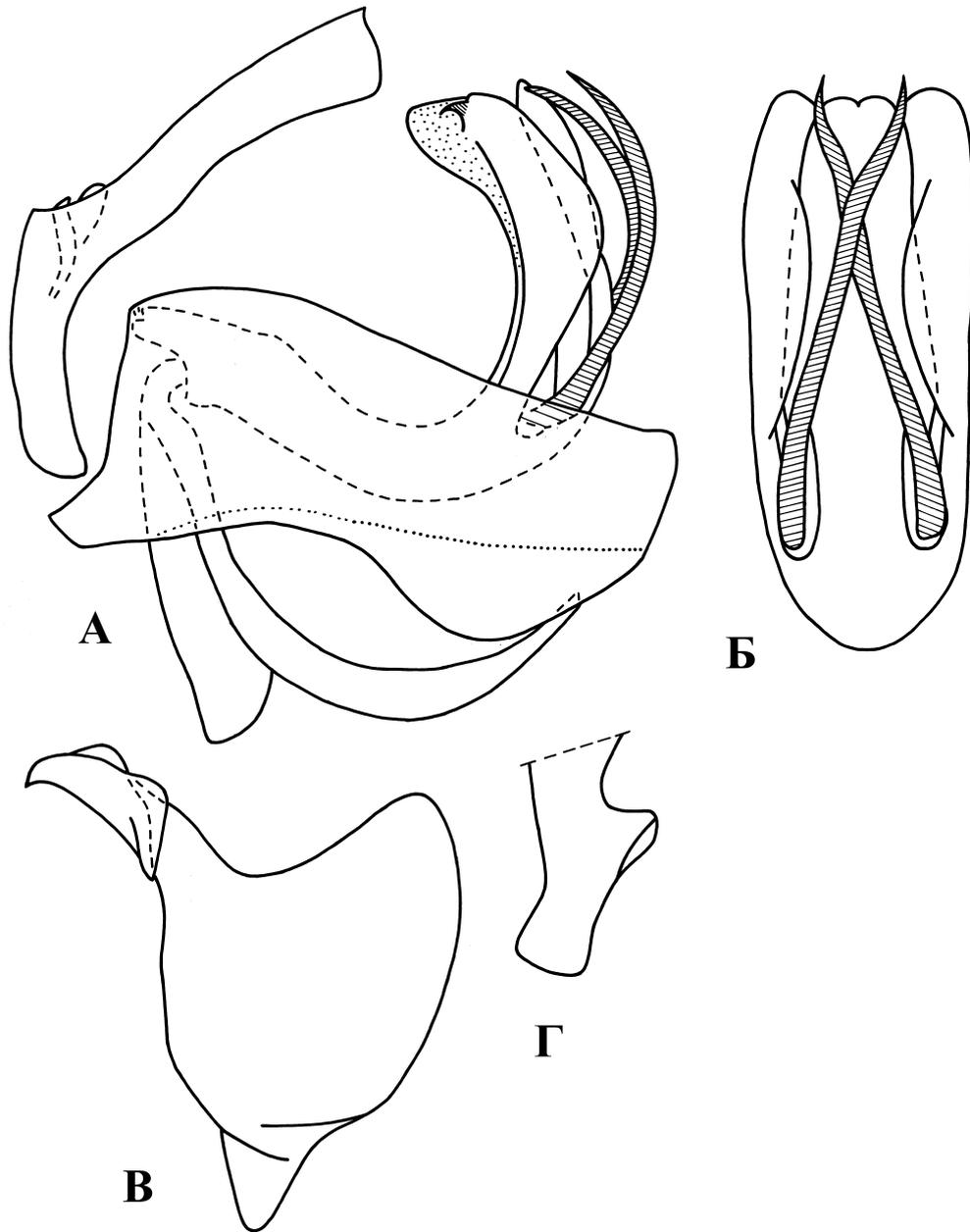


Рисунок Е.19 – *Webbisanus ochreicolor* Dlabola, гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху.

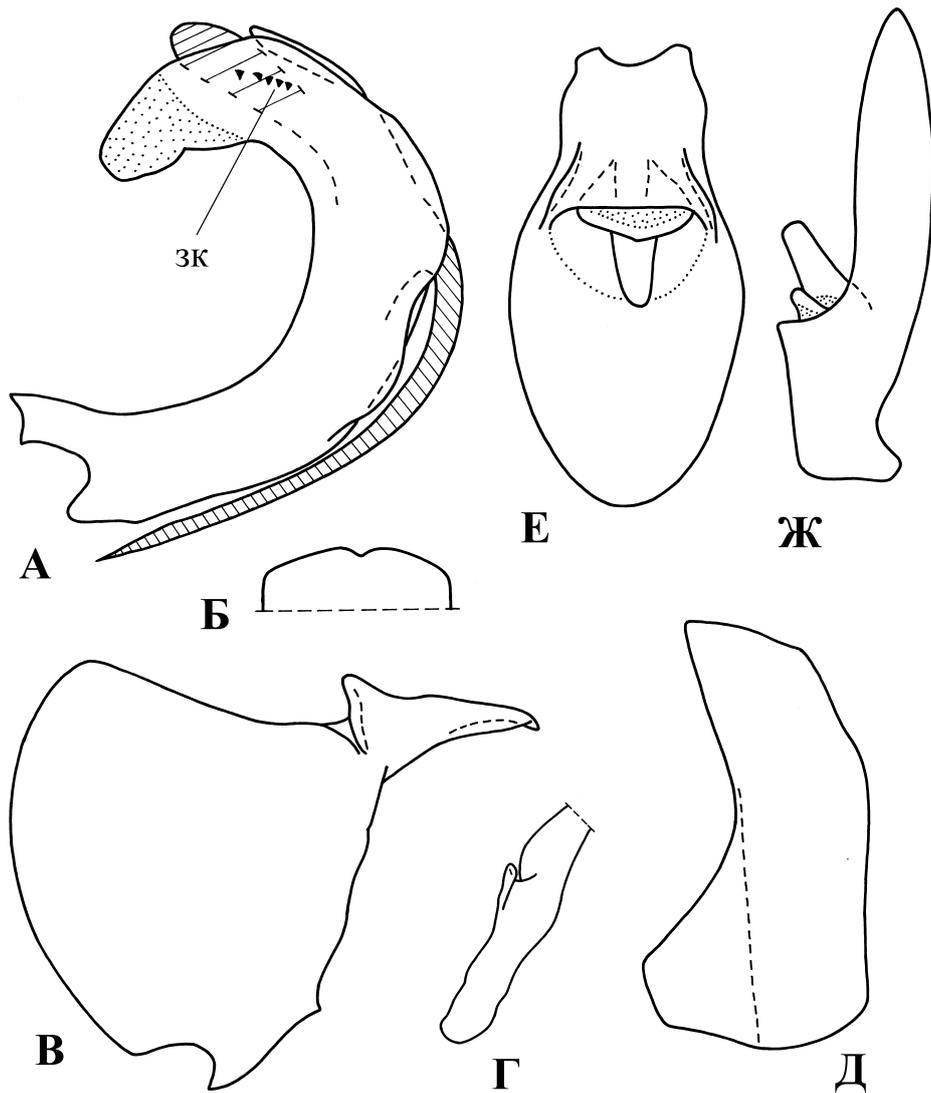


Рисунок Е.20 – *Apedalmus abruzicus* (Dlabola), гениталии самца (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пенис сбоку, Б – вершина вентральной лопасти фаллобазы снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – пигофор сбоку, Е – анальная трубка сверху, Ж – то же сбоку. Обозначения: зк – зубчатый кант.

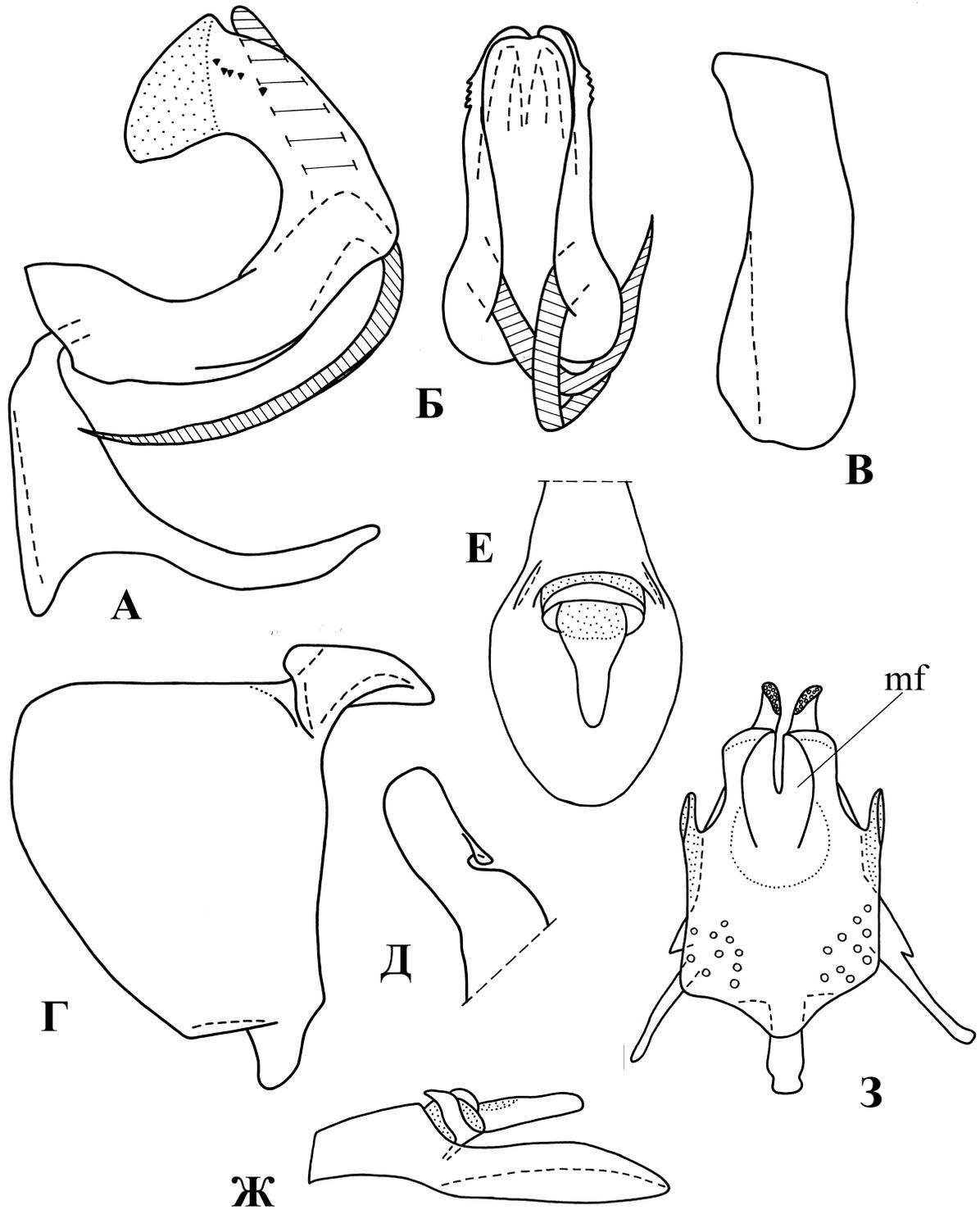


Рисунок E.21 – *Apedalmus oculatus* (Linnavuori), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – пигофор сбоку, Г – стилус сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – анальная трубка самца сверху, Ж – то же сбоку, З – гонапофизы IX снизу. Обозначения: mf – медиальное поле.

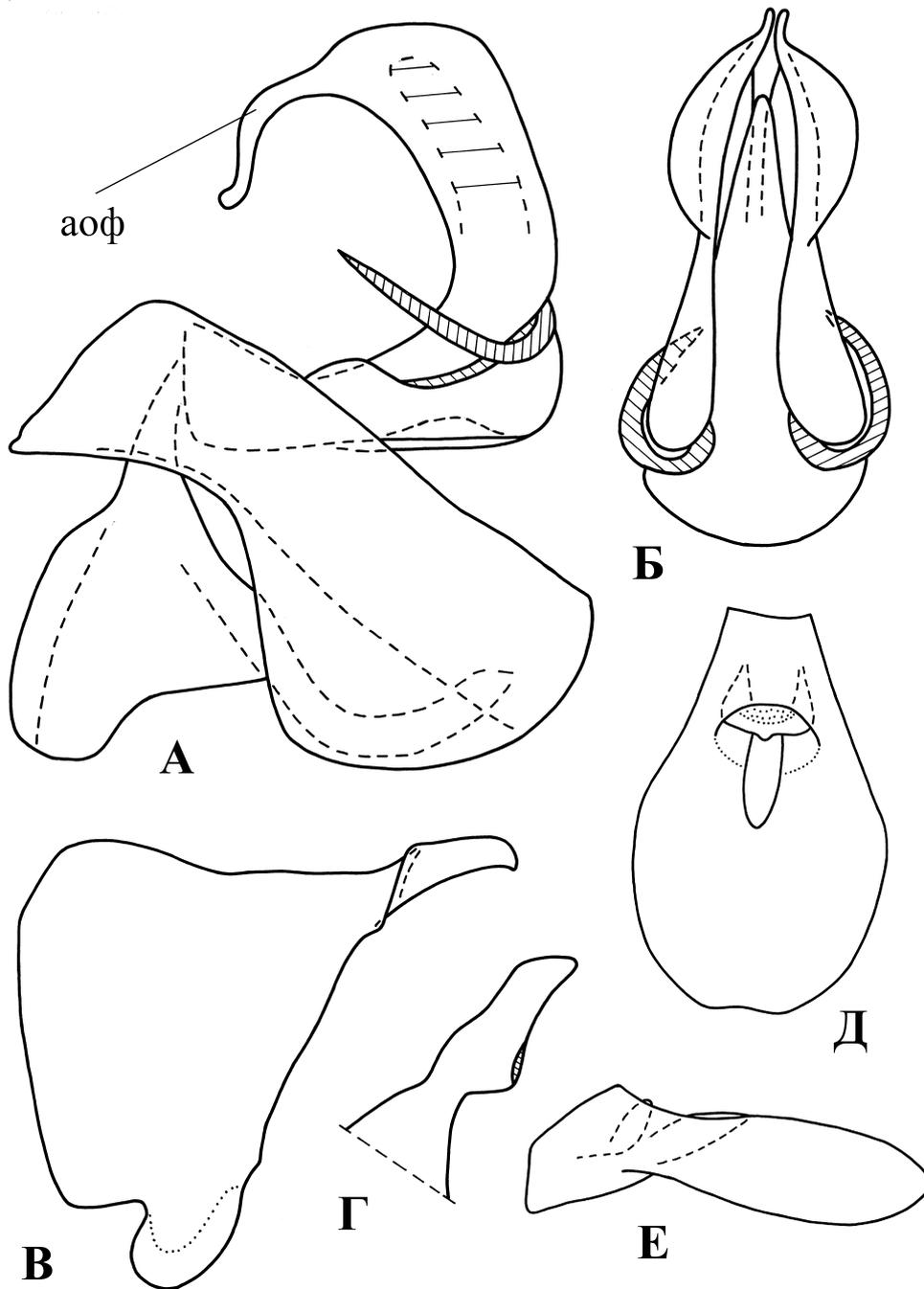


Рисунок E.22 – *Granum pooti* (Dlabola), гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка сверху, Е – то же, сбоку. Обозначения: аоф – апикальный отросток фаллобазы.

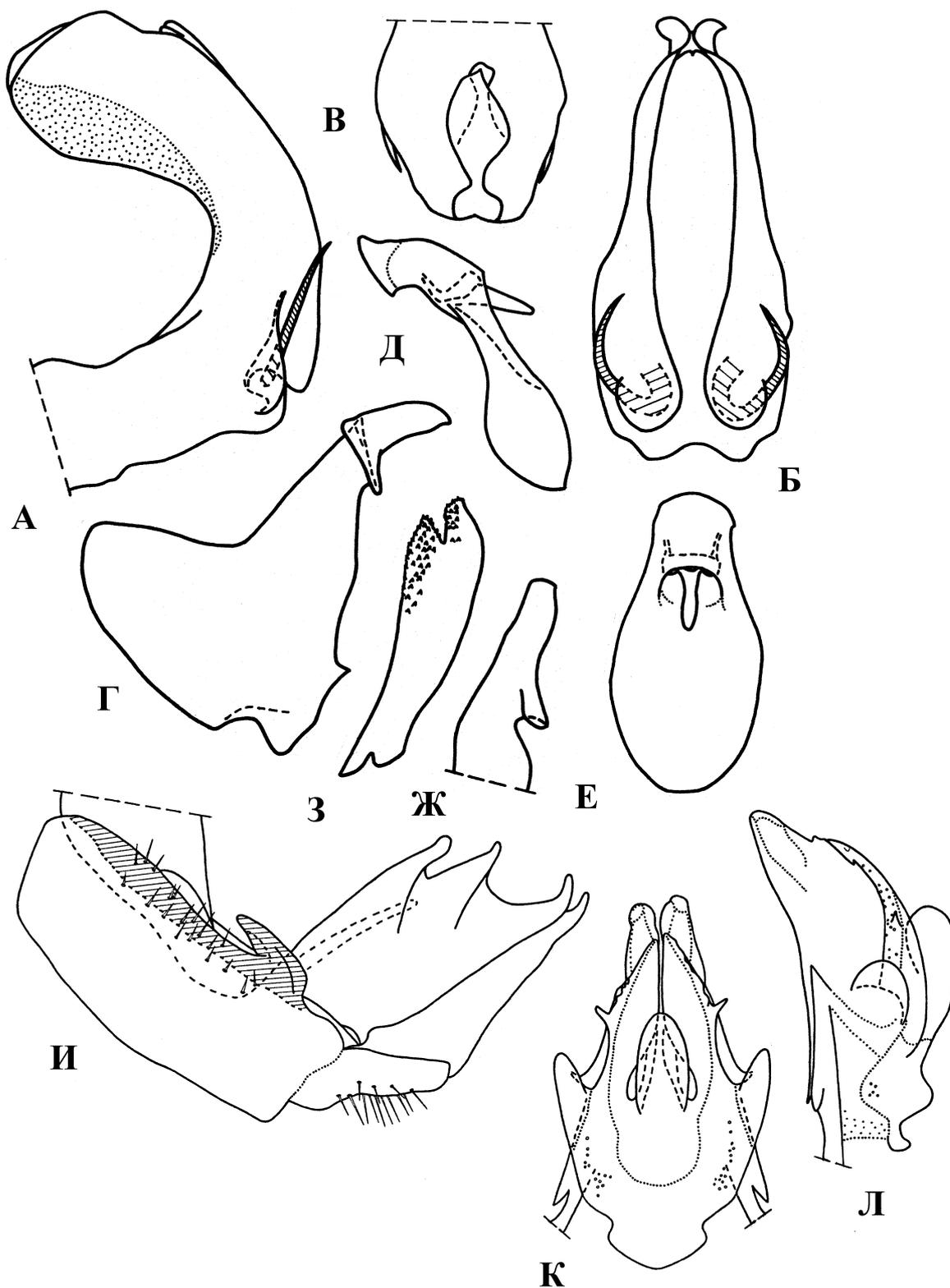


Рисунок E.23 – *Falcidius apterus* (Fabricius), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002a и Gnezdilov, Wilson, 2008). А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – то же сверху, Г – стилус сбоку, Д – анальная трубка самца сбоку, Е – то же сбоку, Ж – головка стилуса сверху, З – апикальный отросток эдеагуса сбоку, И – гоноккса и гонапофиз VIII сбоку, К – гонапофизы IX снизу, Л – то же сбоку.

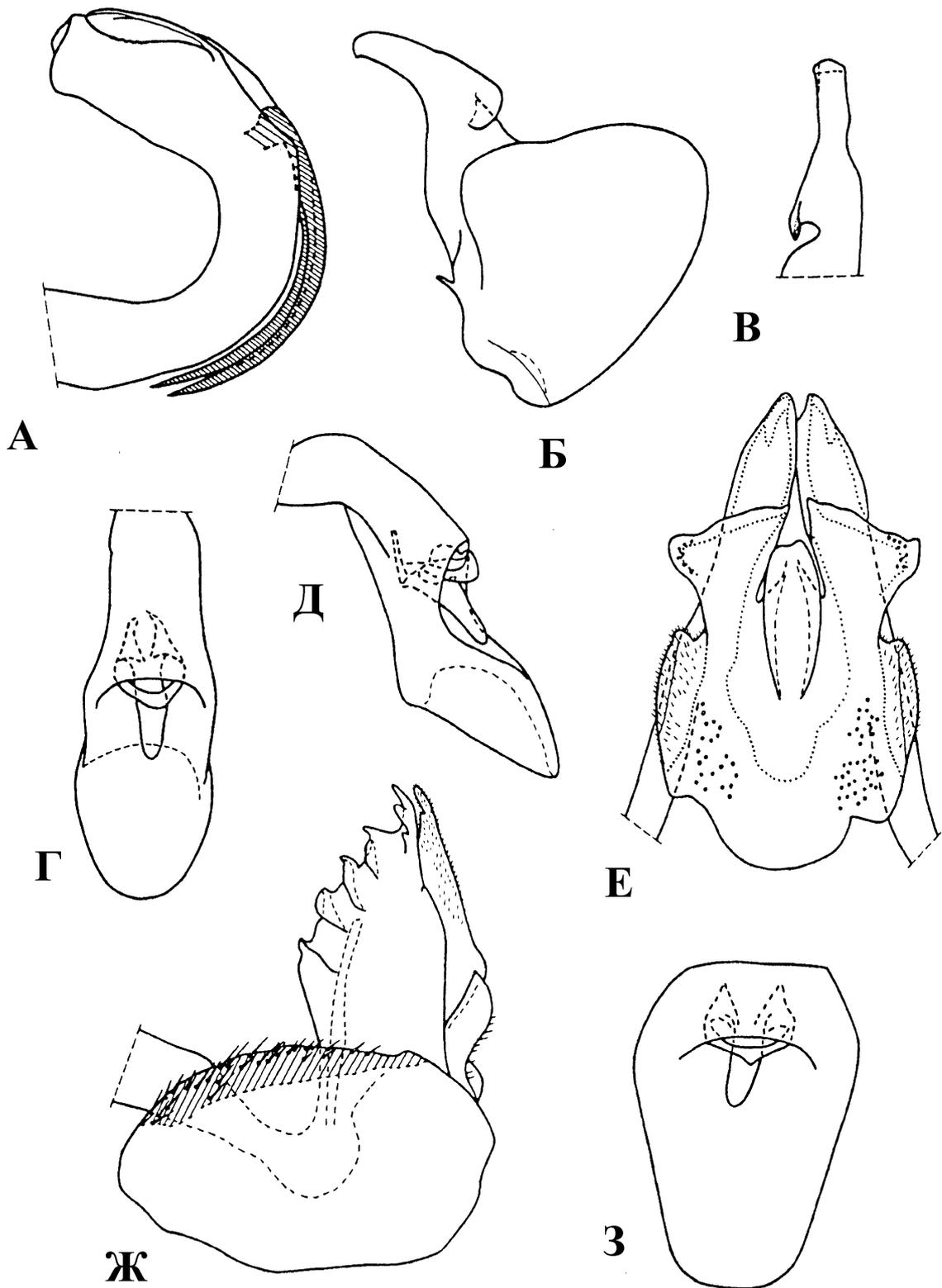


Рисунок E.24 – *Numidius litus* Gnezdilov, Guglielmino et D’Urso, гениталии самца и самки (по: Gnezdilov et al., 2003). А – пенис сбоку, Б – стилус сбоку, В – головка стилуса сверху, Г – анальная трубка самца сверху, Д – то же сбоку, Е – гонапофизы IX снизу, Ж – гонококка и гонапофиз VIII сбоку, З – анальная трубка самки сверху.

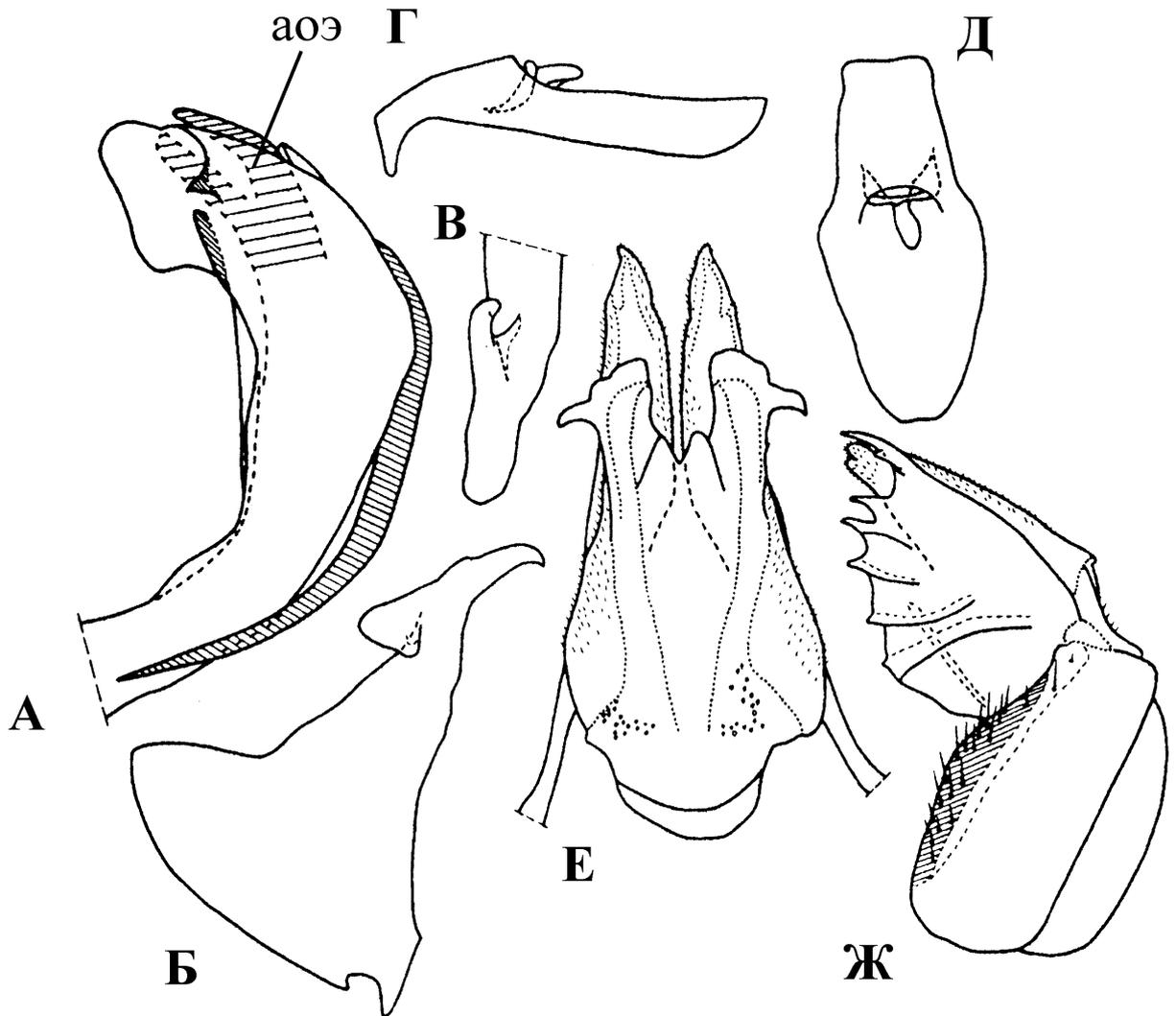


Рисунок E.25 – *Semissus pladicus* Gnezdilov et Wilson, гениталии самца и самки (по: Gnezdilov, Wilson, 2005a). А – пенис сбоку, Б – стилус сбоку, В – головка стилуса сверху, Г – анальная трубка самца сбоку, Д – то же сверху, Е – гонапофизы IX снизу, Ж – гонококка и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: аоэ – апикальные отростки эдеагуса.

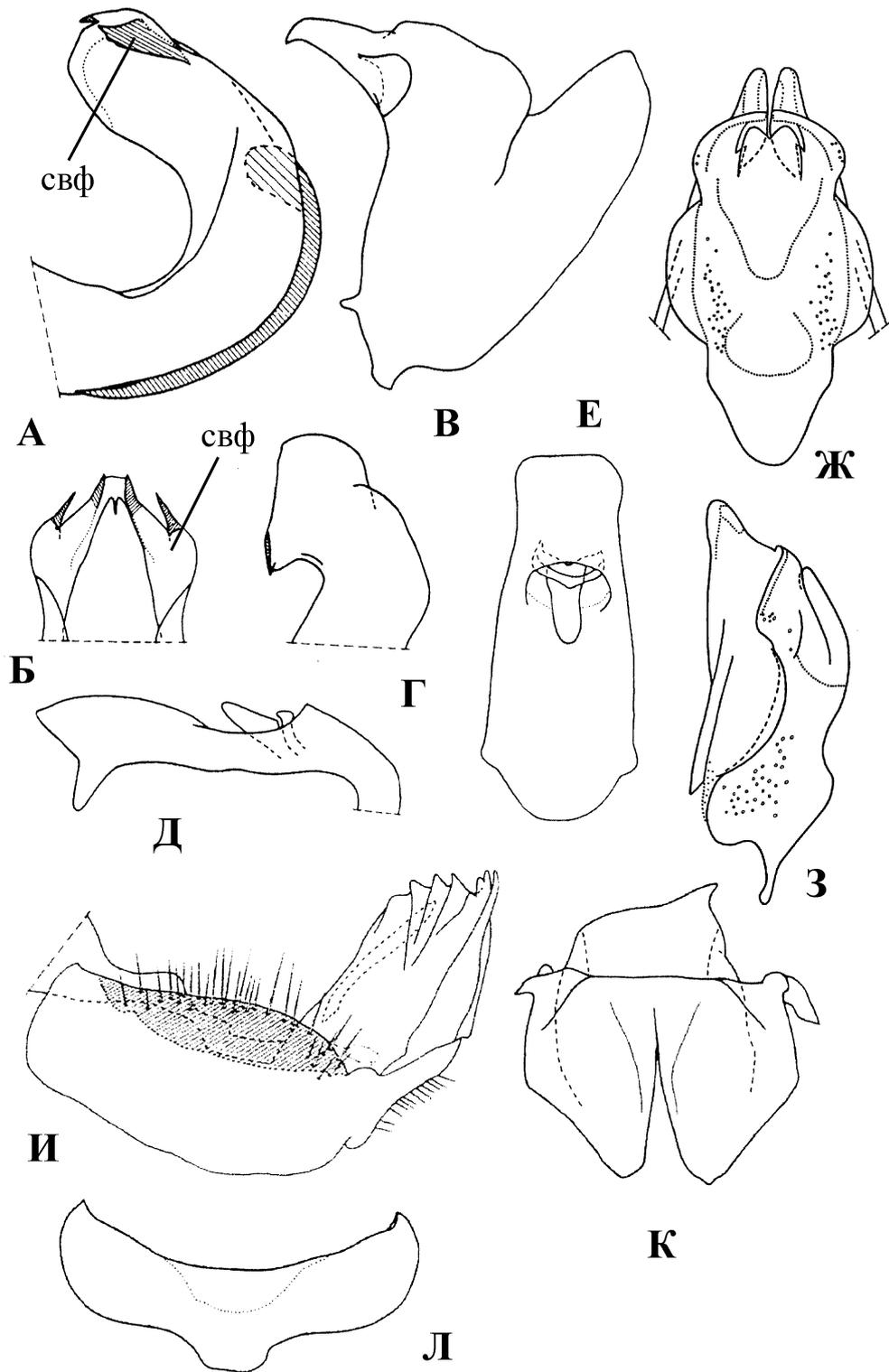


Рисунок E.26 – *Latilica maculipes* (Melicher), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и Gnezdilov, Mazzoni, 2004a). А – пенис сбоку, Б – вершина пениса снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка самца сбоку, Е – то же сверху, Ж – гонапофизы IX сбоку, З – то же снизу, И – гонококса и гонапофиз VIII сбоку, К – гоноплаки сверху, Л – VII стернит самки снизу. Обозначения: свф – субапикальные выросты фаллобазы.

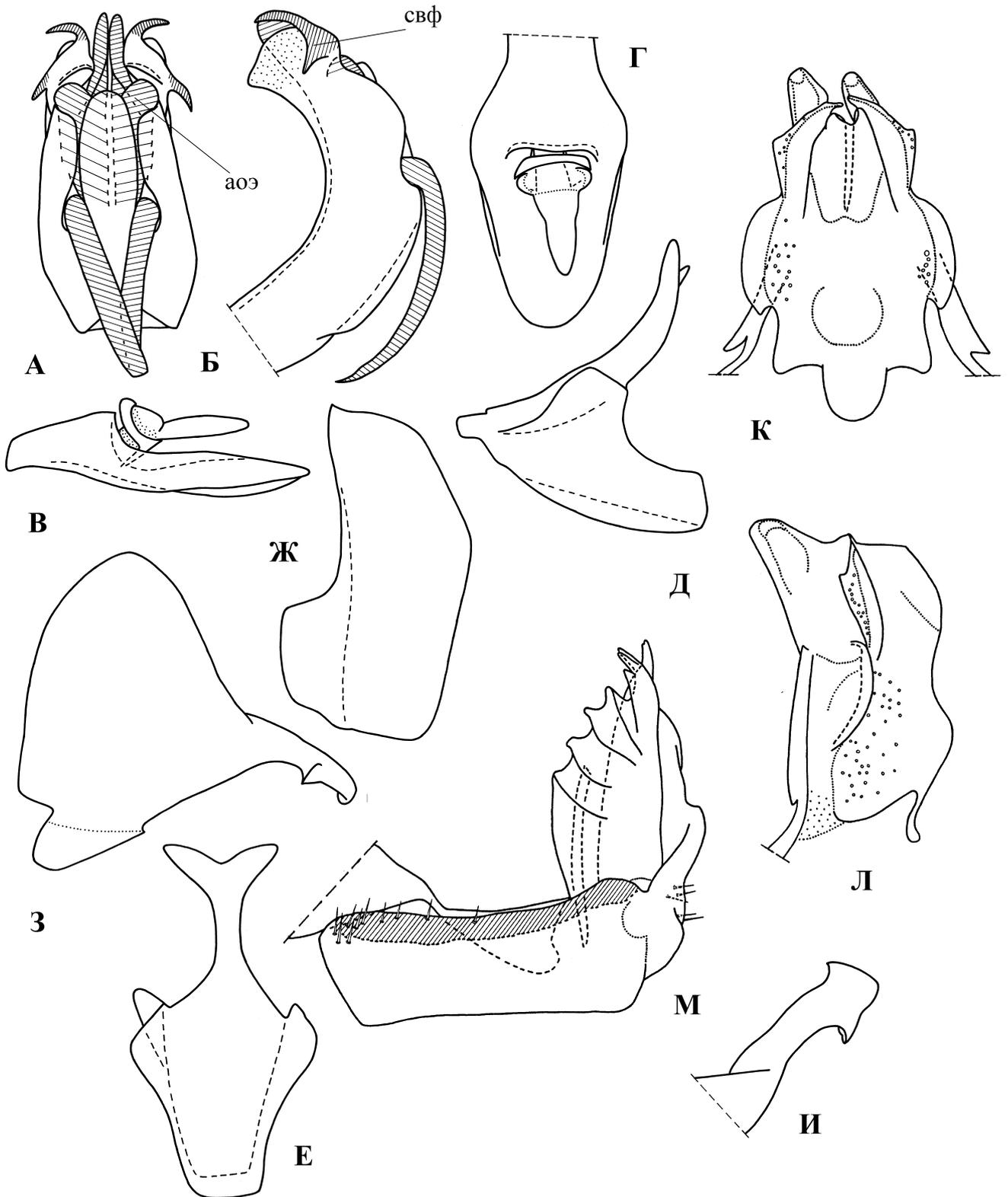


Рисунок E.27 – *Kovacsiana abyssinica* Synave, гениталии самца и самки (по: Гнездилову, 2002 и ориг.). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка самца сбоку, Г – то же сверху, Д – коннектив сбоку, Е – то же сверху, Ж – пигофор сбоку, З – стилус сбоку, И – головка стилуса сверху, К – гонапофизы IX снизу, Л – то же сбоку, М – гоноксоа и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: аоэ – апикальные отростки эдегуса, свф – субапикальные выросты фаллобазы.

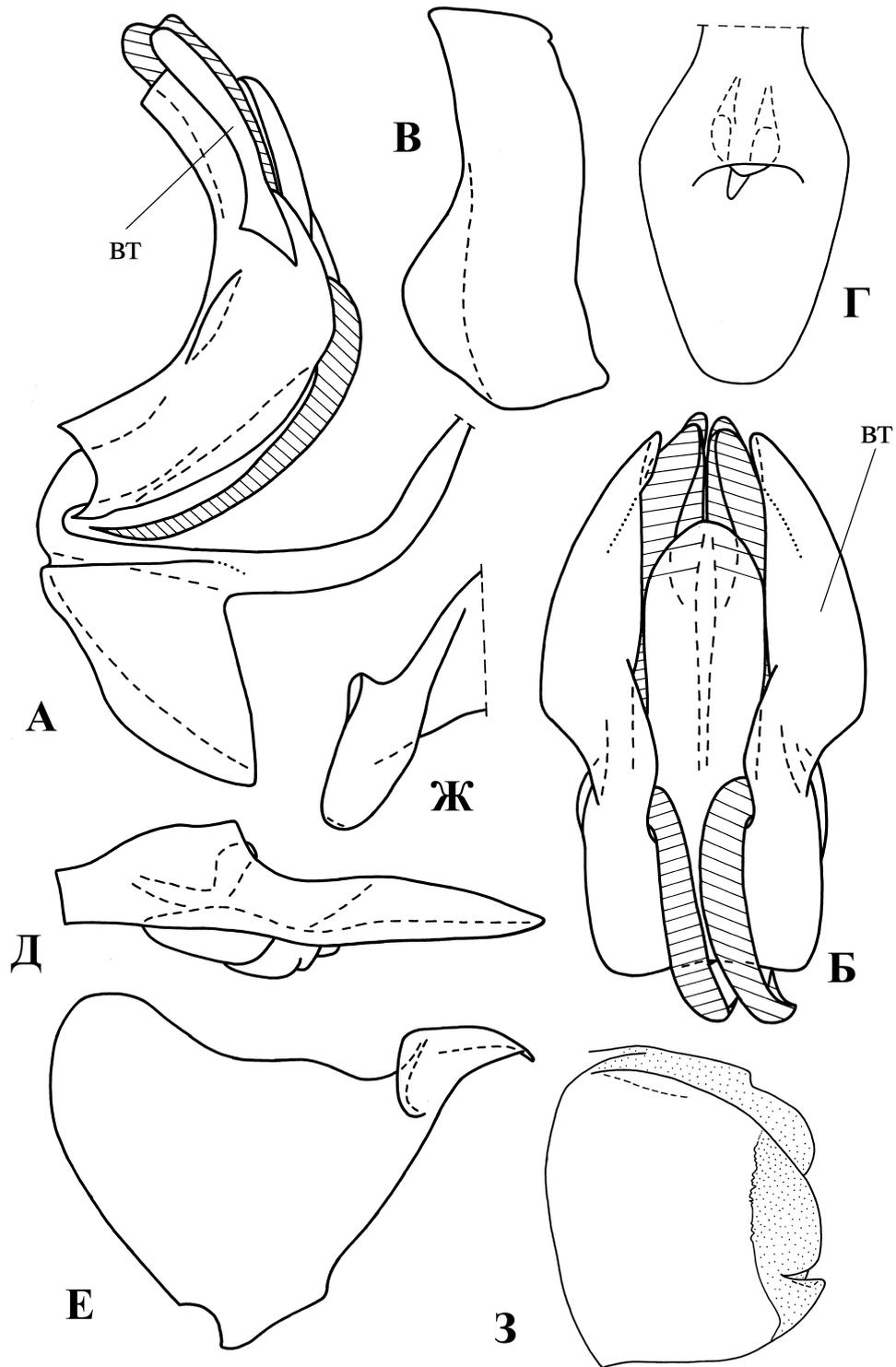


Рисунок E.28 – *Libanissum talhouki* (Dlabola), гениталии самца и самки. А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – пигофор сбоку, Г – анальная трубка самца сверху, Д – то же сбоку, Е – стилус сбоку, Ж – головка стилуса сверху, З – гоноплаки сбоку. Обозначения: вг – воротник.

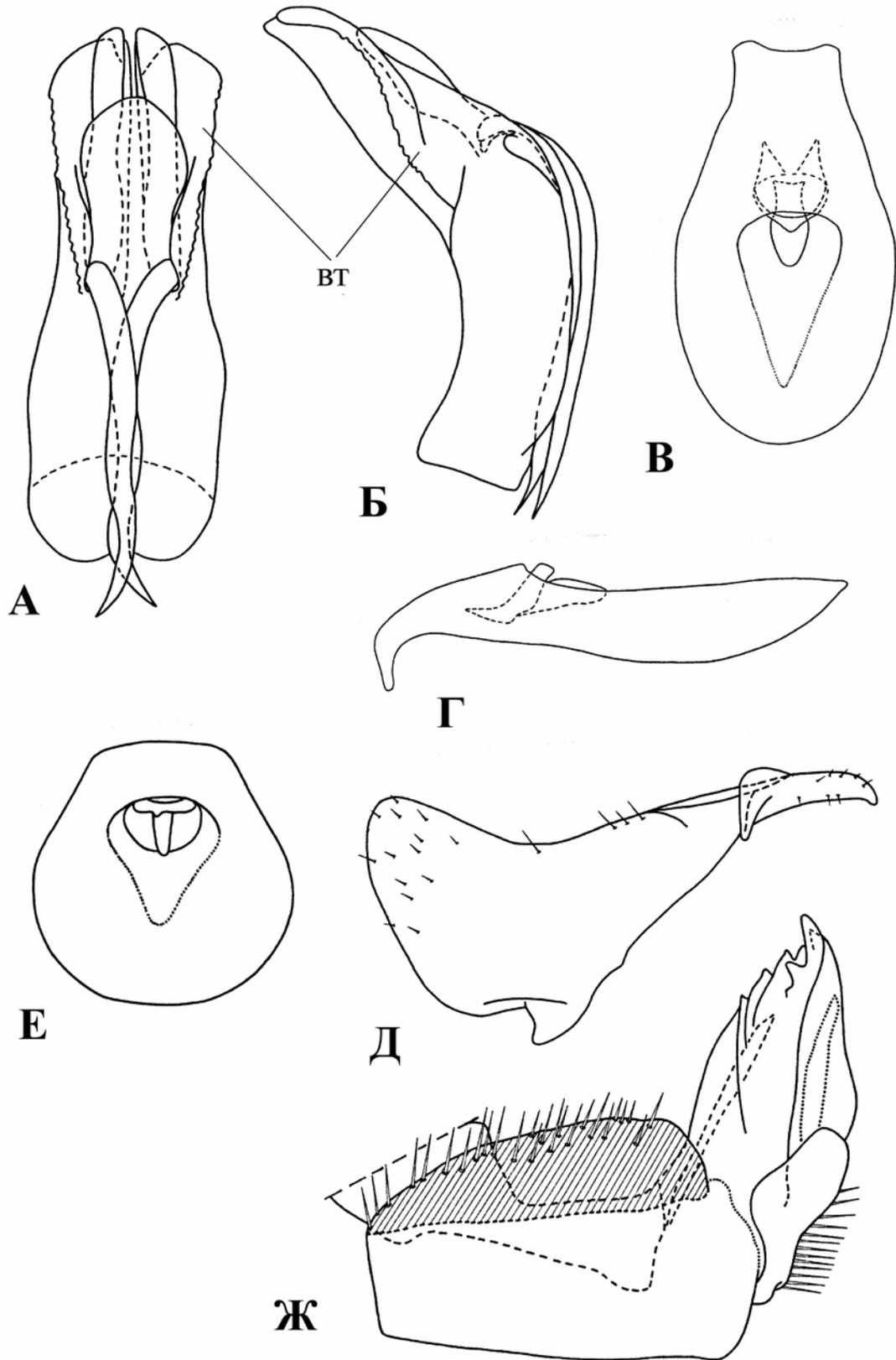


Рисунок E.29 – *Anatolodus pictifrons* (Melichar), гениталии самца и самки (по: Gnezdilov, 2003a). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка самца сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сбоку, Е – анальная трубка самки сверху, Ж – гонококка и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: вт – воротник.

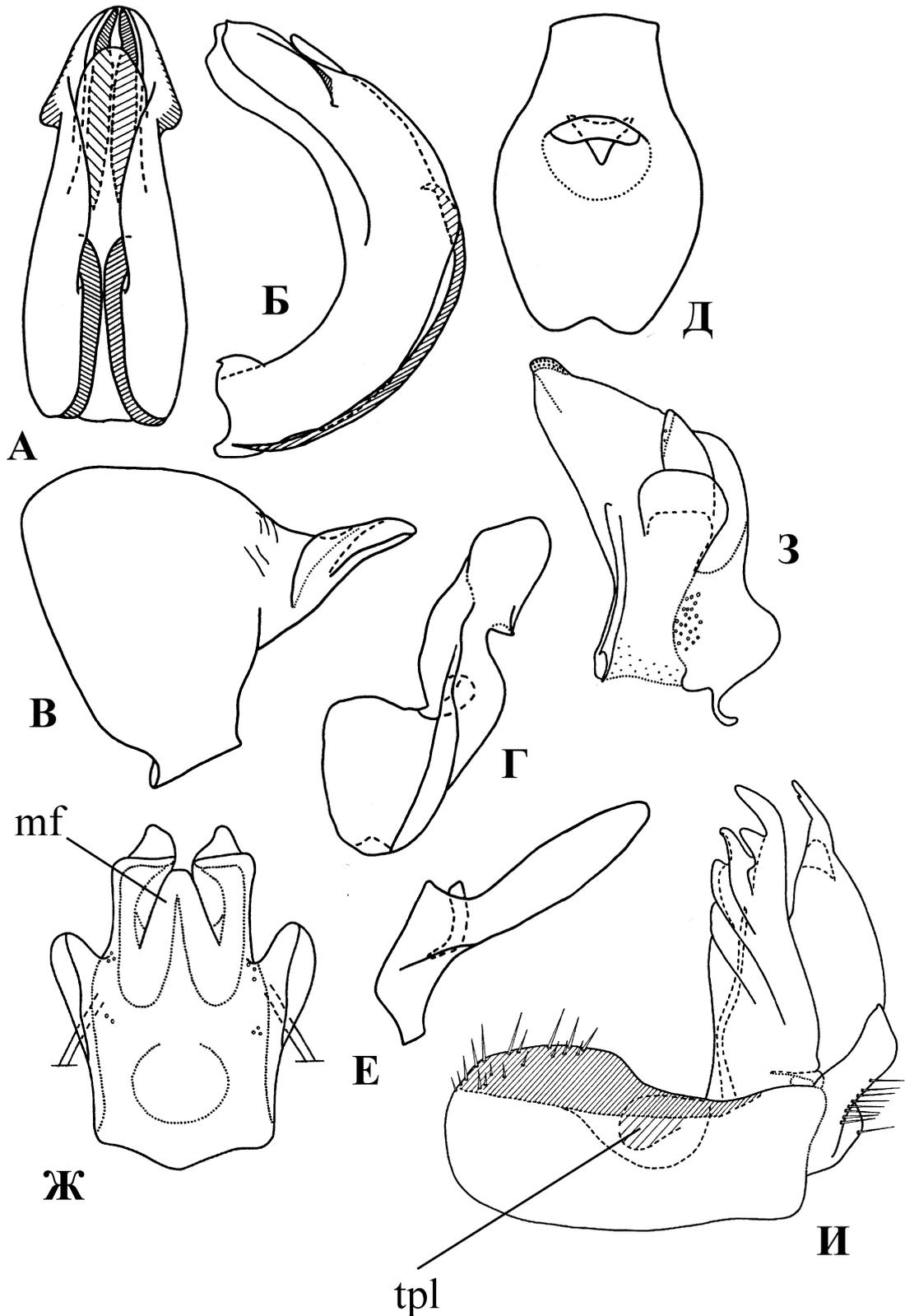


Рисунок Е.30 – *Mulsantereum maculifrons* (Mulsant et Rey), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002, 2003). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – стилус сбоку, Г – то же сверху, Д – анальная трубка самца сверху, Е – то же сбоку, Ж – гонапофизы IX снизу, З – то же сбоку, И – гонокоса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: mf – медиальное поле, tpl – треугольная пластинка.

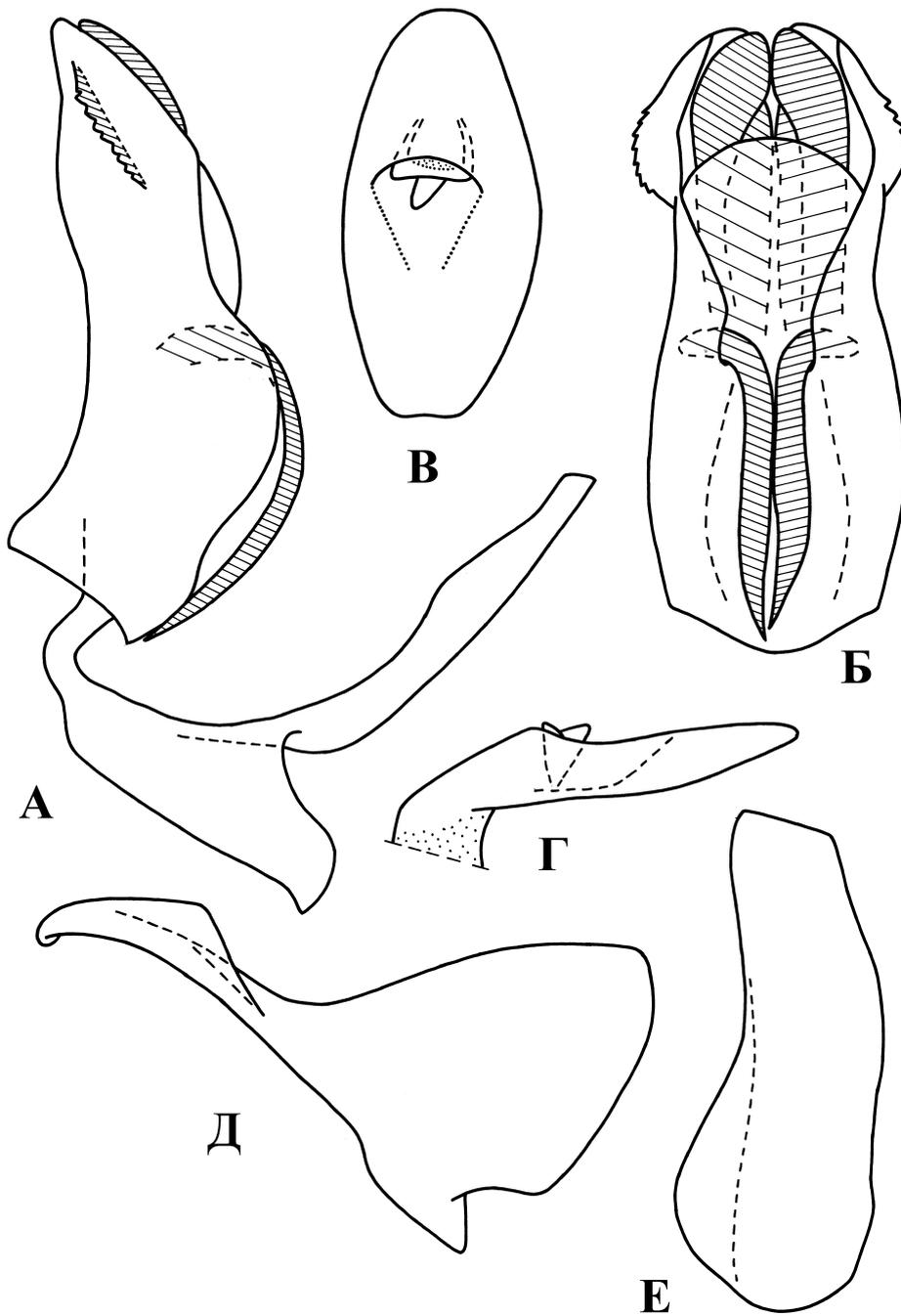


Рисунок Е.31 – *Inflatodus viridans* (Dlabola), гениталии самца. А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – анальная трубка сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сбоку, Е – пигофор сбоку.

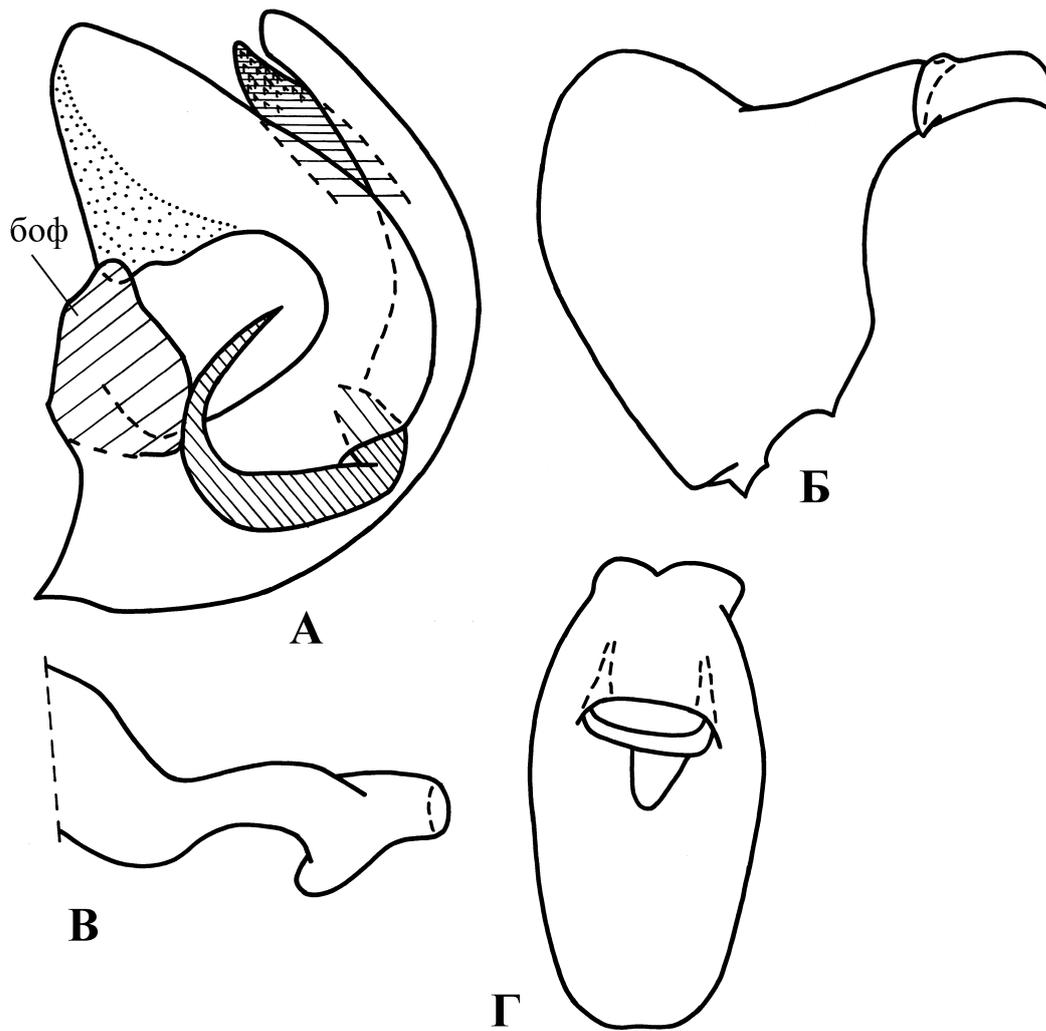


Рисунок E.32 – *Lethierium cedricolum* (Dlabola), гениталии самца. А – пенис сбоку, Б – стилус сбоку, В – головка стилуса сверху, Г – анальная трубка сверху. Обозначения: боф – базальные выросты фаллобазы.

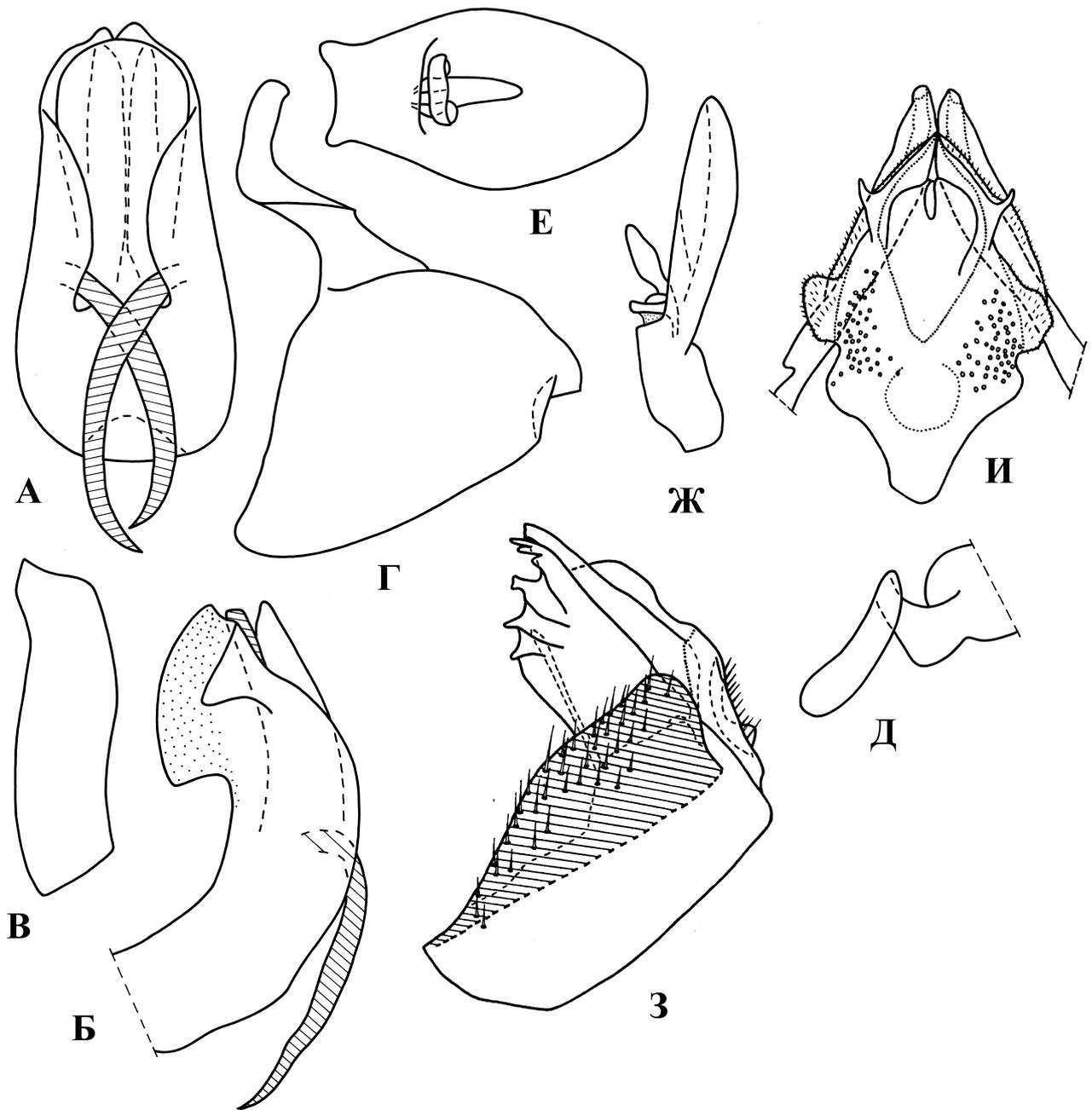


Рисунок Е.33 – *Bergevinium* spp, гениталии самца и самки: А–Ж – *B. lividum* (Bergevin), З, И – *B. gravesteini* (Dlabola) (по: Гнездилов, 2003). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – пигофор сбоку, Г – стилус сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – анальная трубка самца сверху, Ж – то же сбоку, З – гонококсы и гонапофиз VIII сбоку, И – гонапофизы IX сбоку.

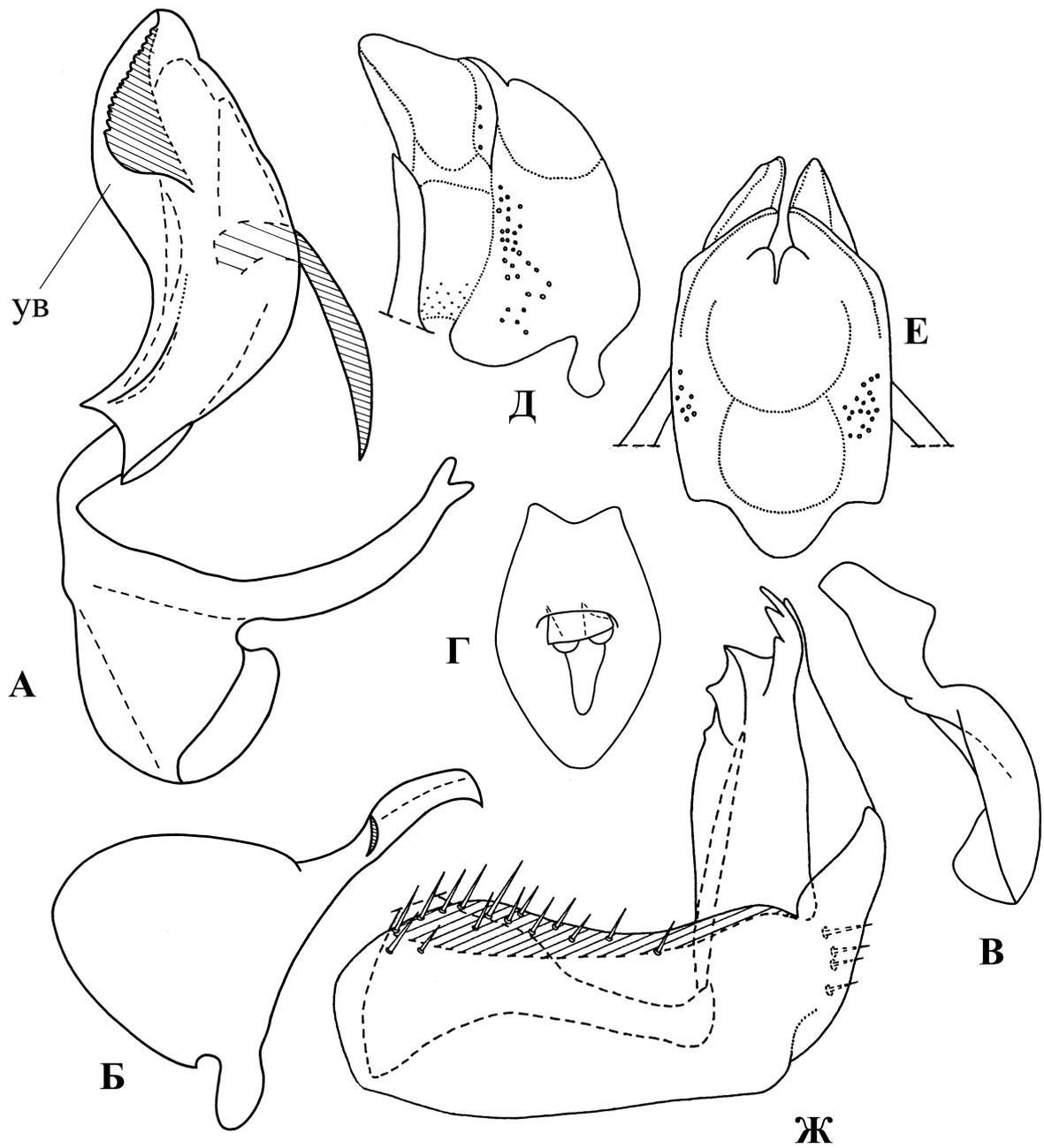


Рисунок Е.34 – *Quadriva* sp., гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и ориг.). А – пенис и коннектив сбоку, Б – стилус сбоку, В – то же сверху, Г – анальная трубка самца сверху, Д – гонапофизы IX сбоку, Е – то же сбоку, Ж – гонококса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: ув – уплощенный вырост фаллобазы.

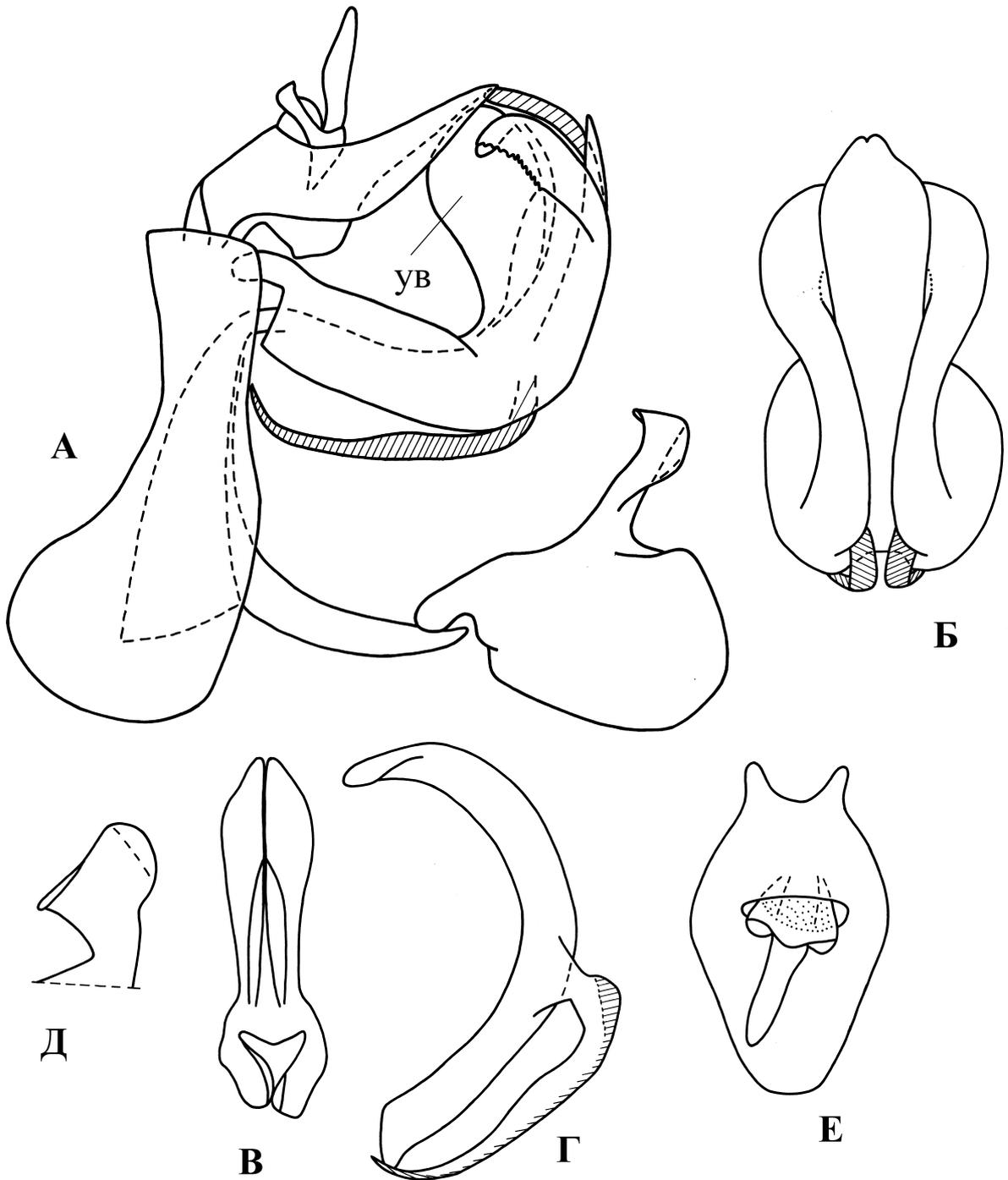


Рисунок E.35 – *Iranodus repandus* Dlabola, гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – эдеагус снизу, Г – то же сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – анальная трубка сверху. Обозначения: ув – уплощенный вырост фаллобазы.

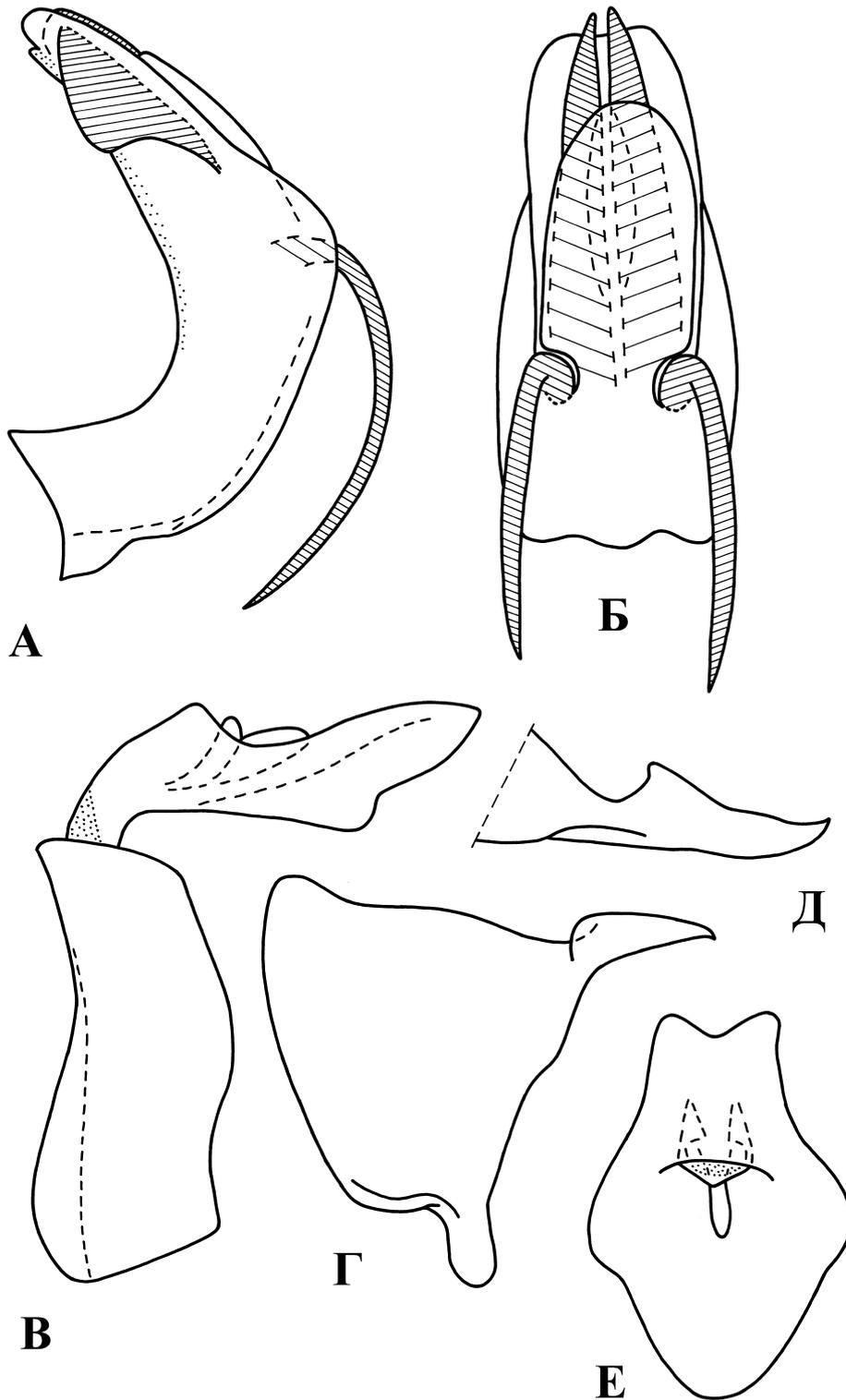


Рисунок Е.36 – *Sfaxia producta* Linnavuori, гениталии самца. А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – пигофор и анальная трубка сбоку, Г – стилус сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – анальная трубка сверху.

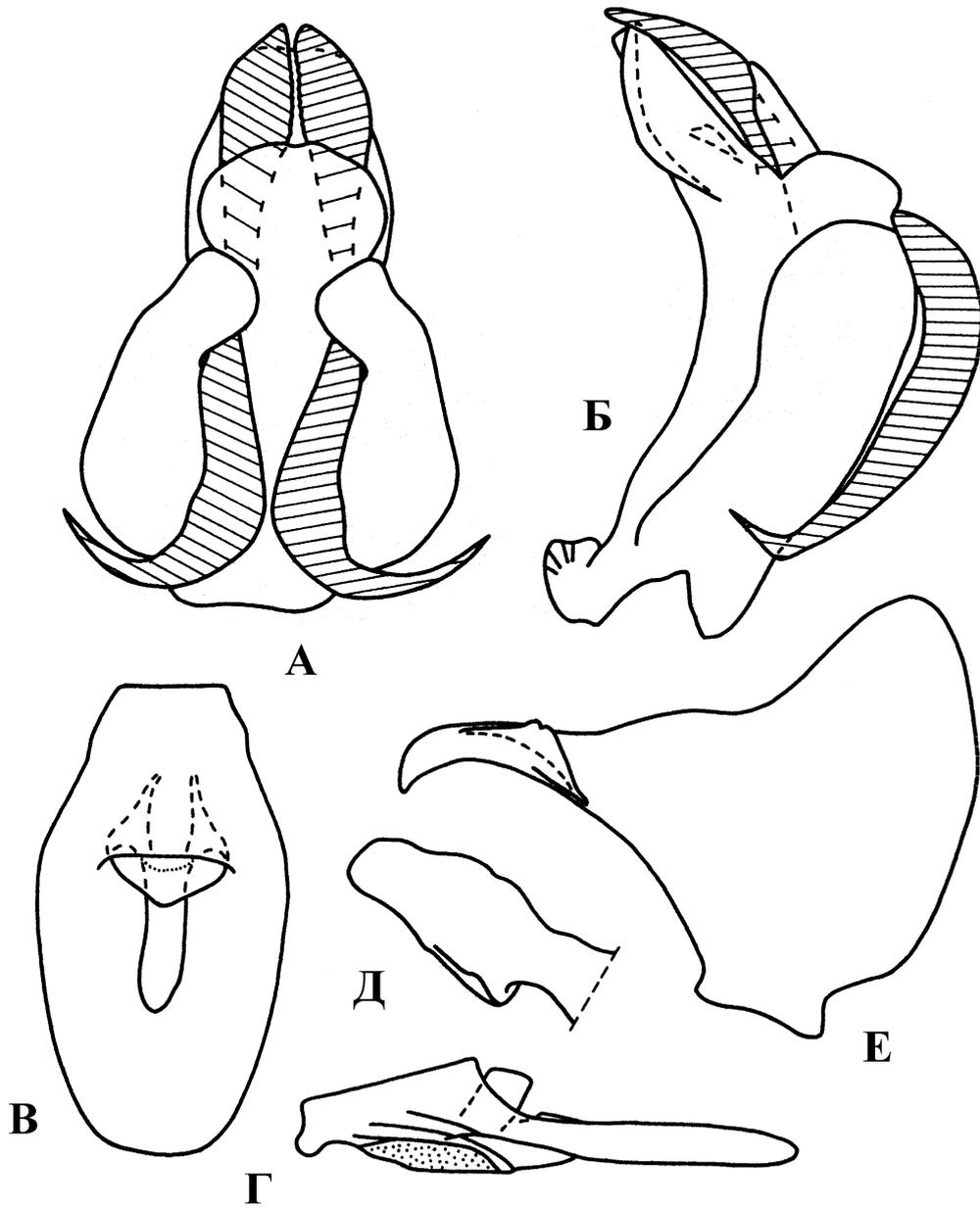


Рисунок Е.37 – *Caerovultus vegrandis* Gnezdilov et Wilson, гениталии самца (по: Gnezdilov, Wilson, 2011). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка сверху, Г – то же сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – стилус сбоку.

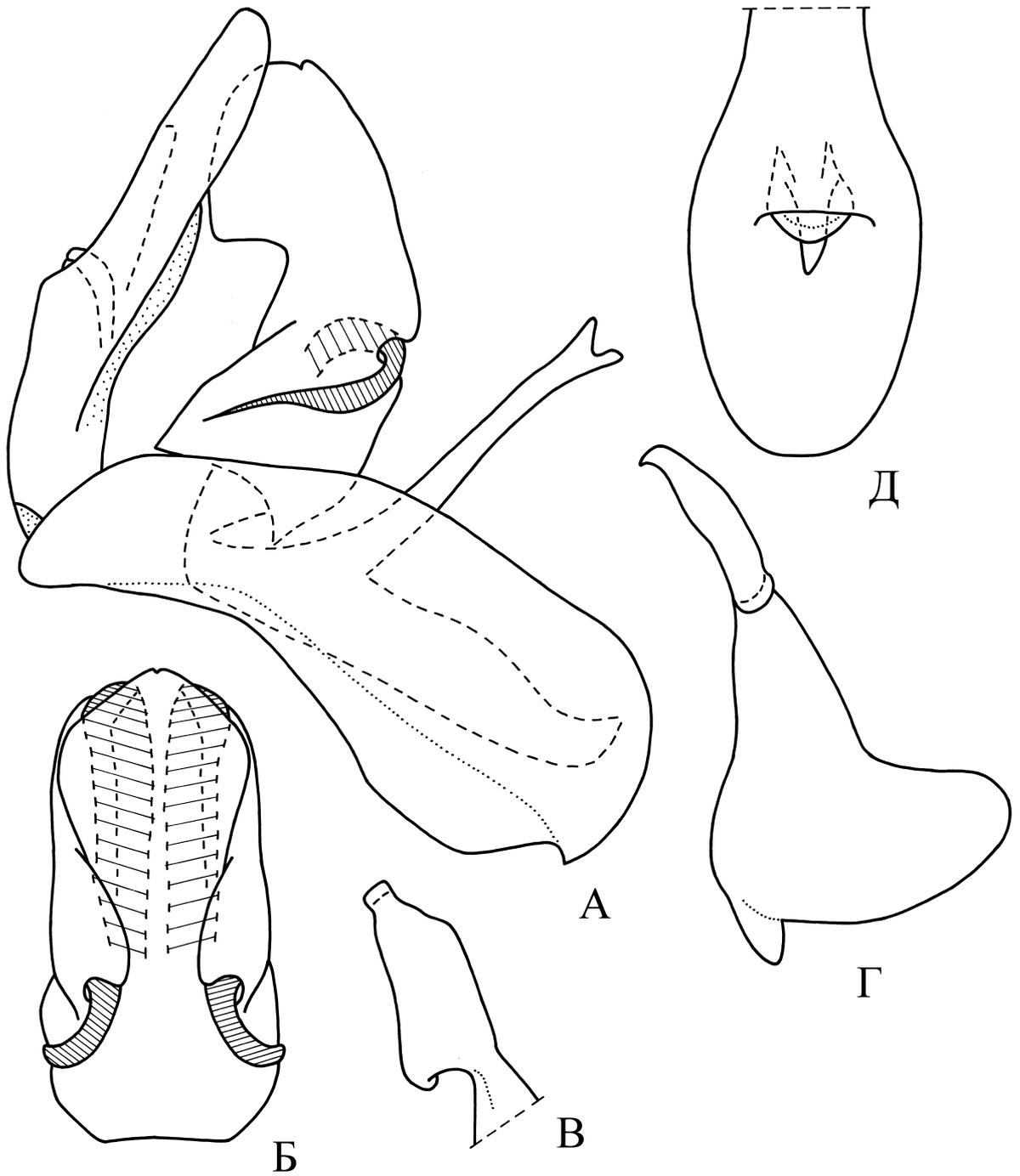


Рисунок E.38 – *Pentissus bamicus* Diabola, гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – головка стилуса сверху, Г – стилус сбоку, Д – анальная трубка сверху.

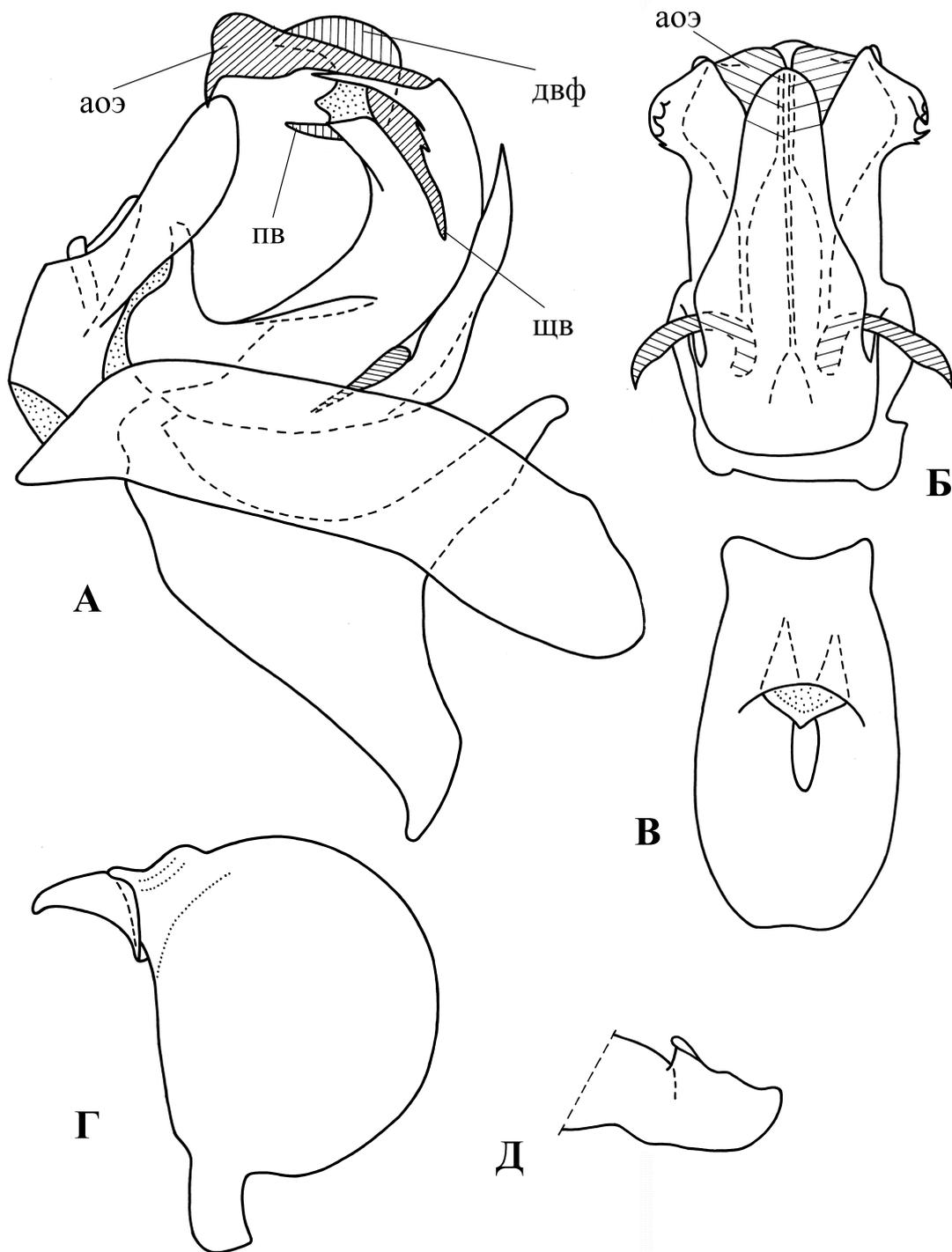


Рисунок E.39 – *Cavatorium ardakanum* Dlabola, гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – анальная трубка сверху, Г – стилус сбоку, Д – головка стилуса сверху. Обозначения: аоэ – апикальные отростки эдеагуса, пв – пальцевидный вырост, двф – дорсальный вырост фаллобазы, щв – щелевидная выемка.

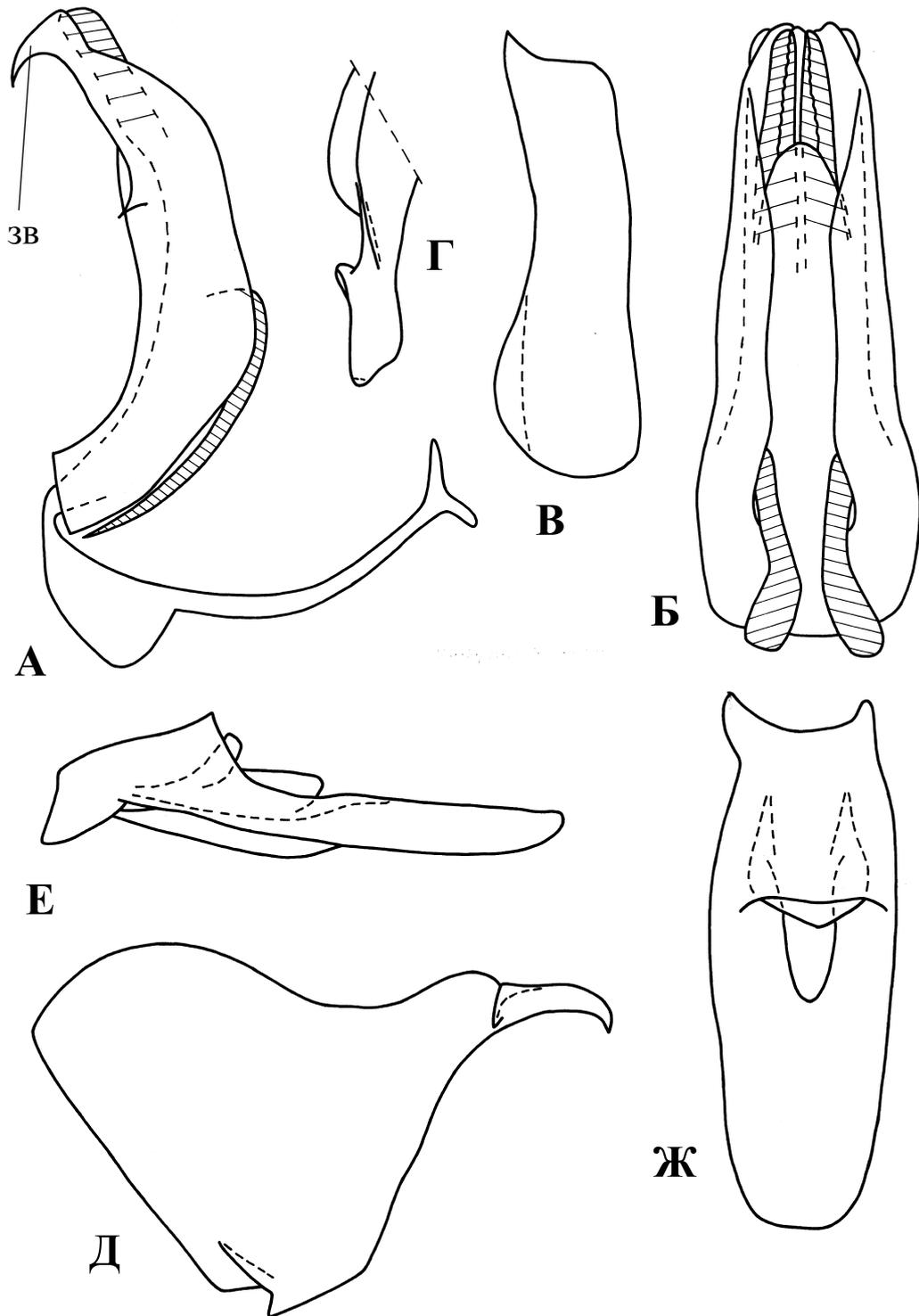


Рисунок Е.40 – *Brachyprosopa umnovi* Kusnezov, гениталии самца. А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – пигофор сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – стилус сбоку, Е – анальная трубка сбоку, Ж – то же сверху. Обозначения: зв – зубовидный вырост.

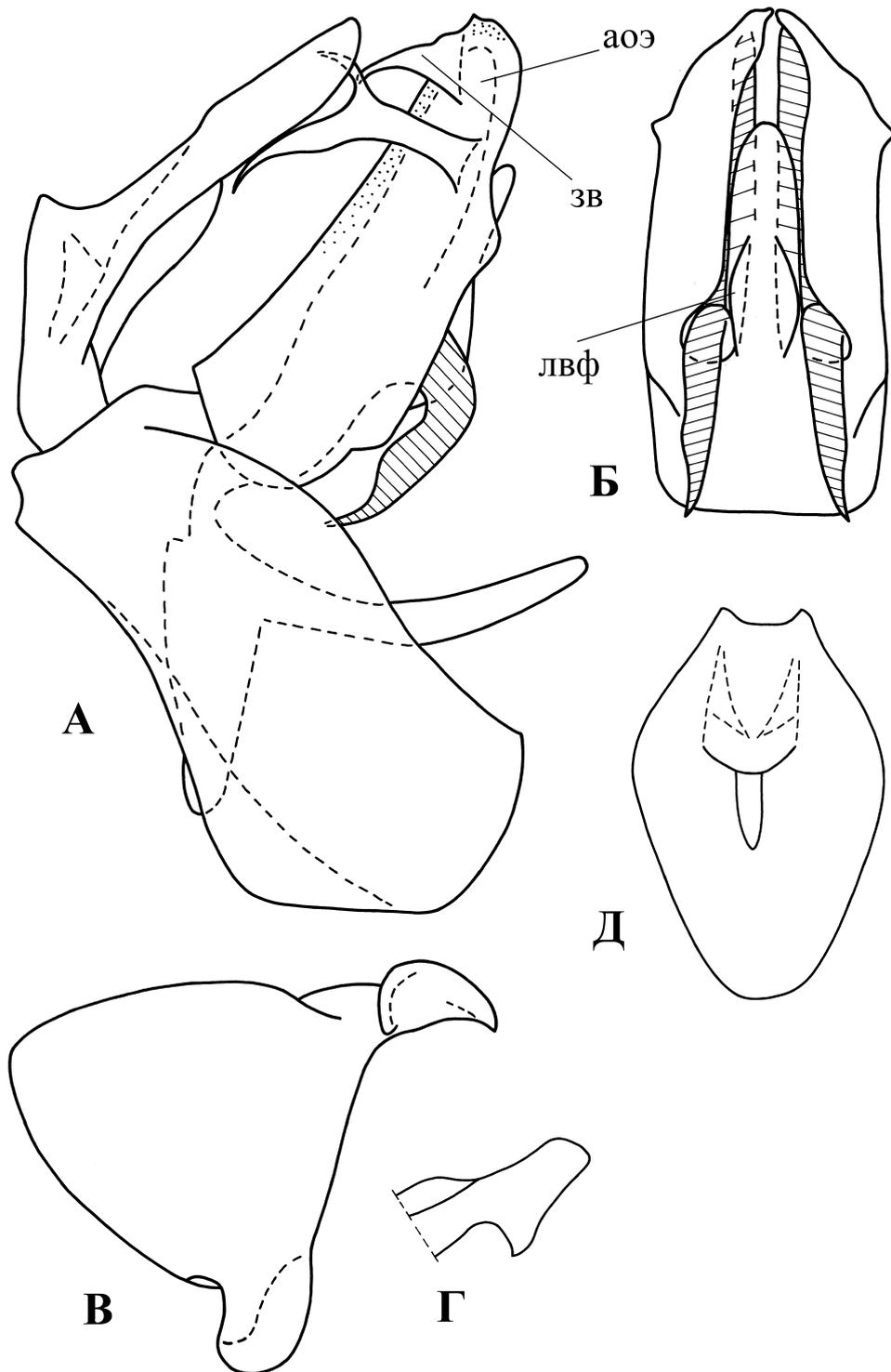


Рисунок Е.41 – *Celyphoma fruticulina* (Emeljanov), гениталии самца (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка сверху. Обозначения: зв – зубовидный вырост; аоэ – апикальные отростки эдеагуса; лвф – лопасти вентральной лопасти фаллобазы.

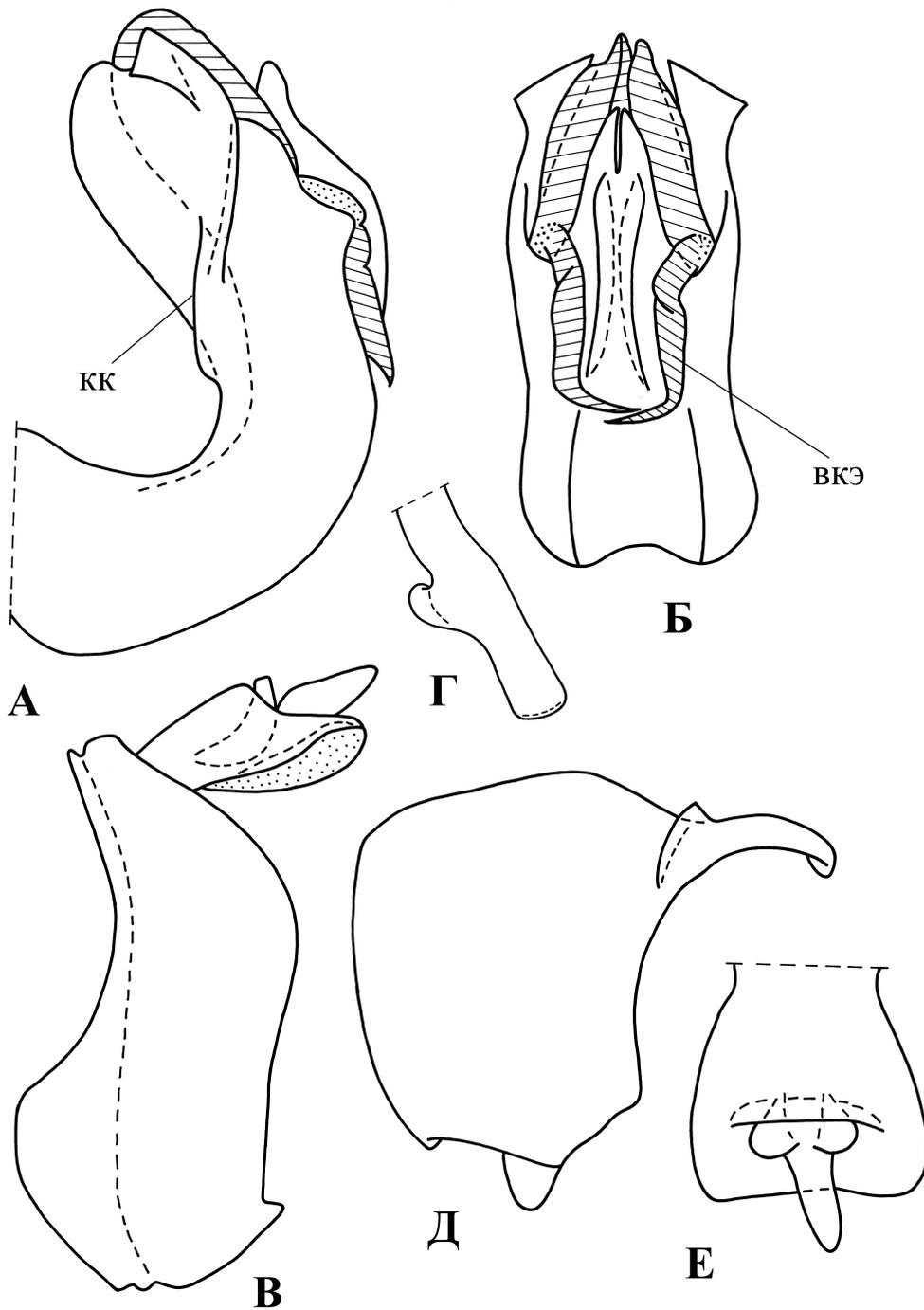


Рисунок Е.42 – *Tautoprosopa transcaspia* (Emeljanov), гениталии самца. А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – пигофор и анальная трубка сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – стилус сбоку, Е – анальная трубка сверху. Обозначения: вкэ – вентральные крючки эдеагуса, кк – косые кили фаллобазы.

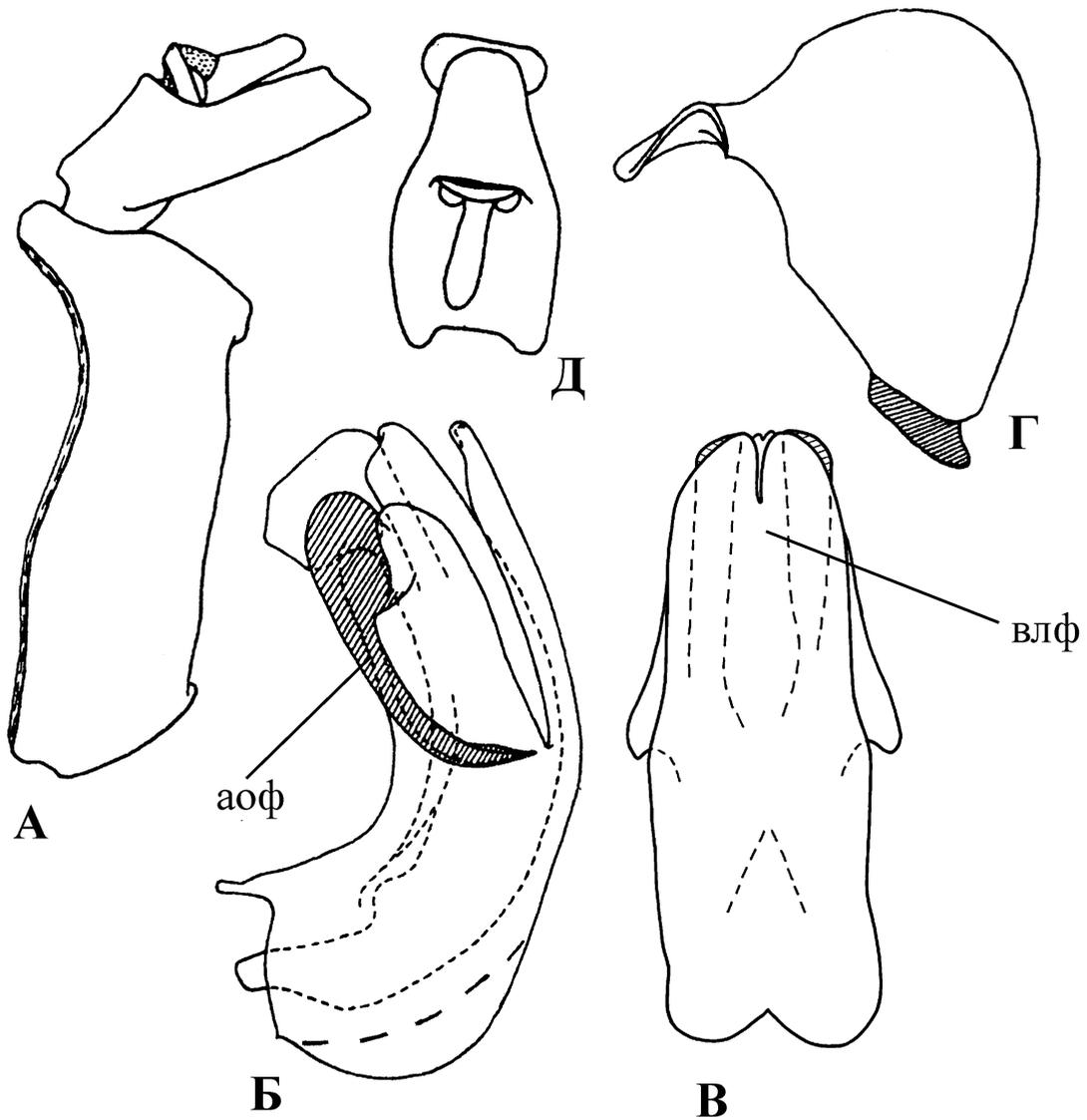


Рисунок Е.43 – *Anatonga alosa* (Emeljanov), гениталии самца (по: Emeljanov, 2001 и ориг.).  
 А – пифофор и анальная трубка сбоку, Б – пенис сбоку, В – то же снизу, Г – стилус сбоку,  
 Д – анальная трубка сверху. Обозначения: аоф – апикальные отростки фаллобазы, влф –  
 вентральная лопасть фаллобазы.

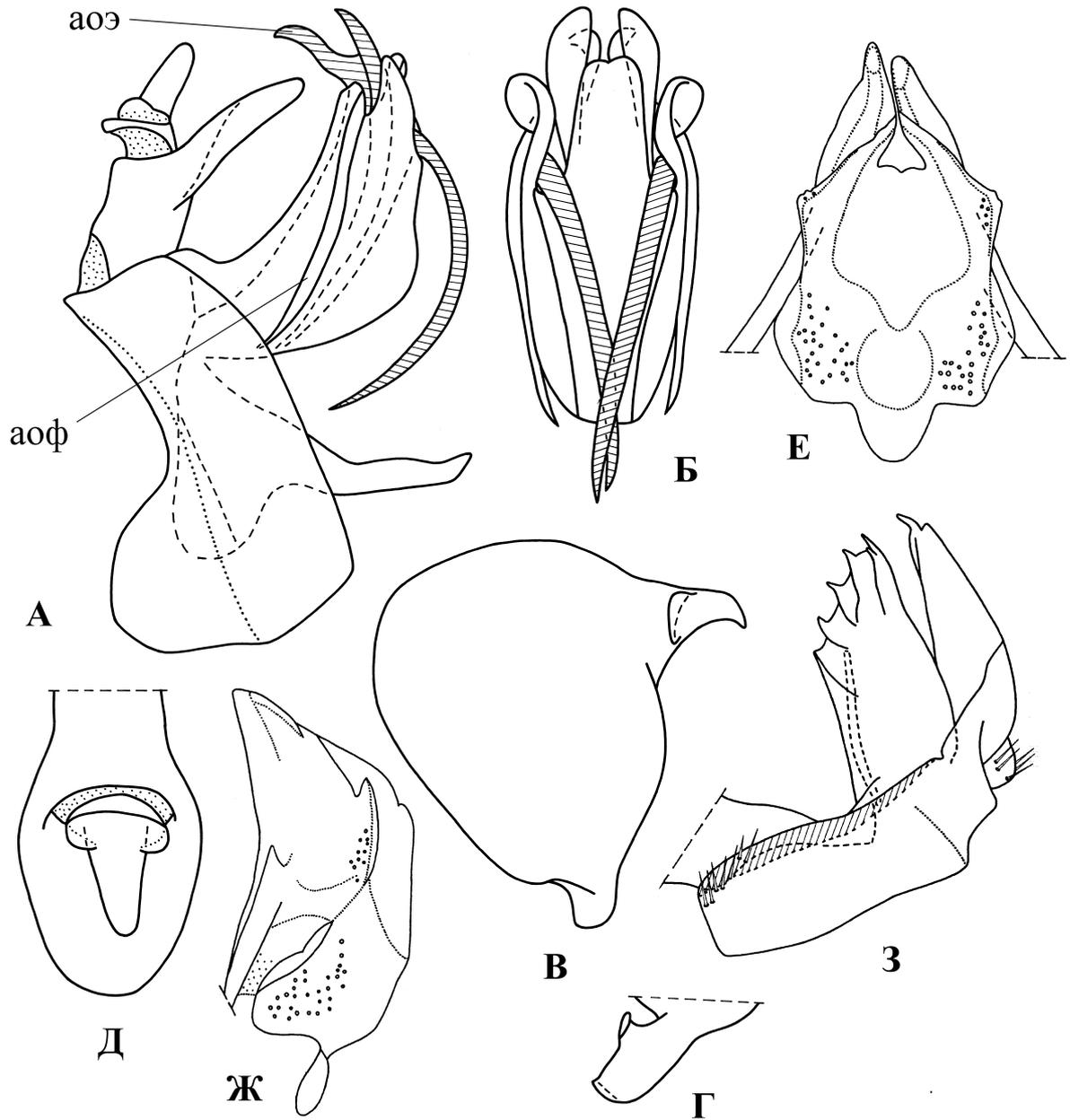


Рисунок E.44 – *Phasmena* spp. гениталии самца и самки: А–Д – *Ph. nigrodorsalis* Sidorski, самец, Е–З – *Ph. cardinalis* Emeljanov (по: Гнездилов, 2002, 2016с и ориг.). А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка самца сверху, Е – гонапофизы IX снизу, Ж – то же сбоку, З – гонококка и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: аоф – апикальные отростки фаллобазы, аоэ – апикальные отростки эдеагуса.

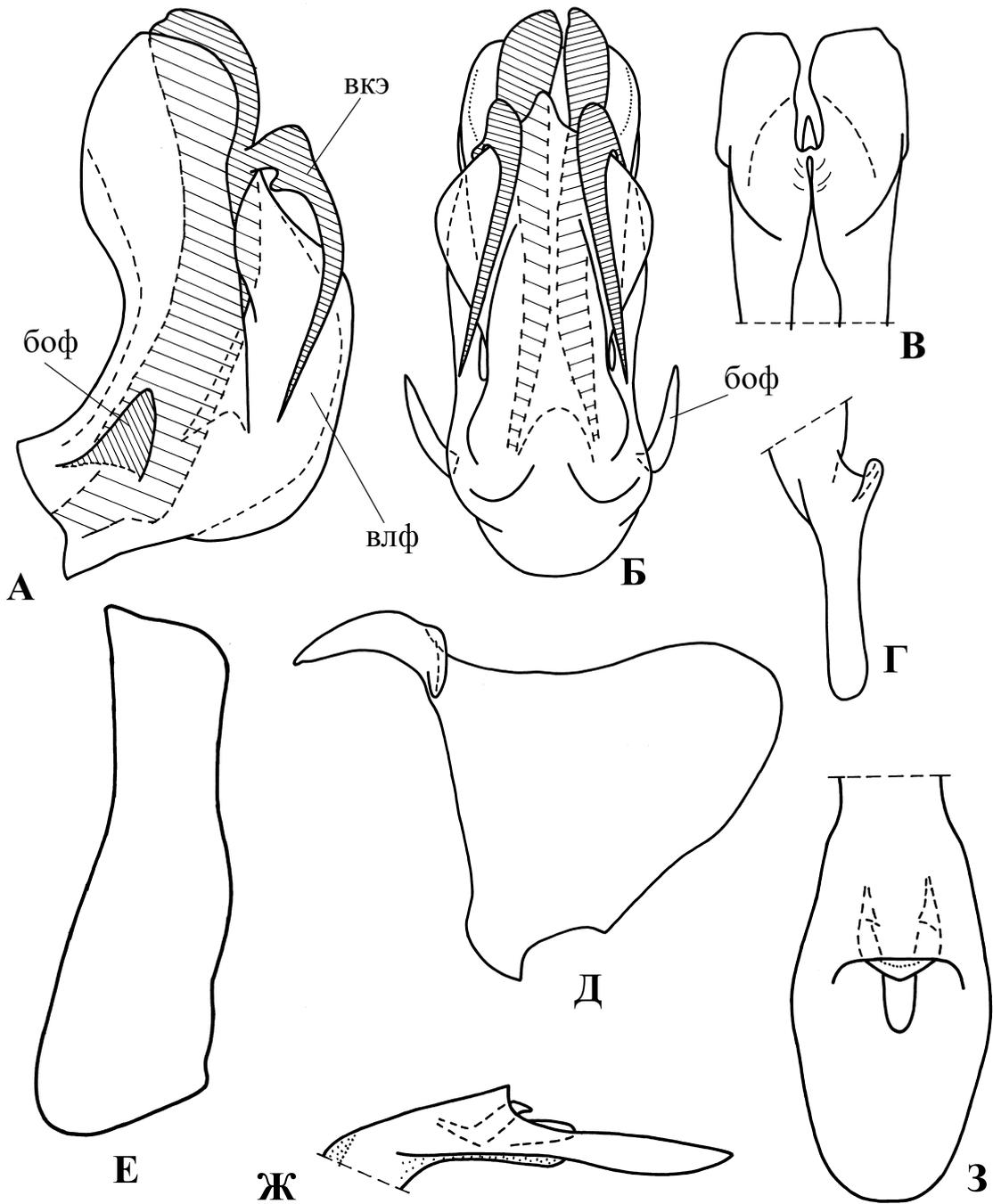


Рисунок E.45 – *Scorlupaster asiaticum* (Lethierry), гениталии самца (по: Гнездилов, 2016b и ориг.). А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – вершина фаллобазы сзади, Г – головка стилуса сверху, Д – стилус сбоку, Е – пигофор сбоку, Ж – анальная трубка сбоку, З – то же сверху. Обозначения: влф – ventральная лопасть фаллобазы, вкэ – ventральные крючки эдеагуса, боф – базальные выросты фаллобазы.

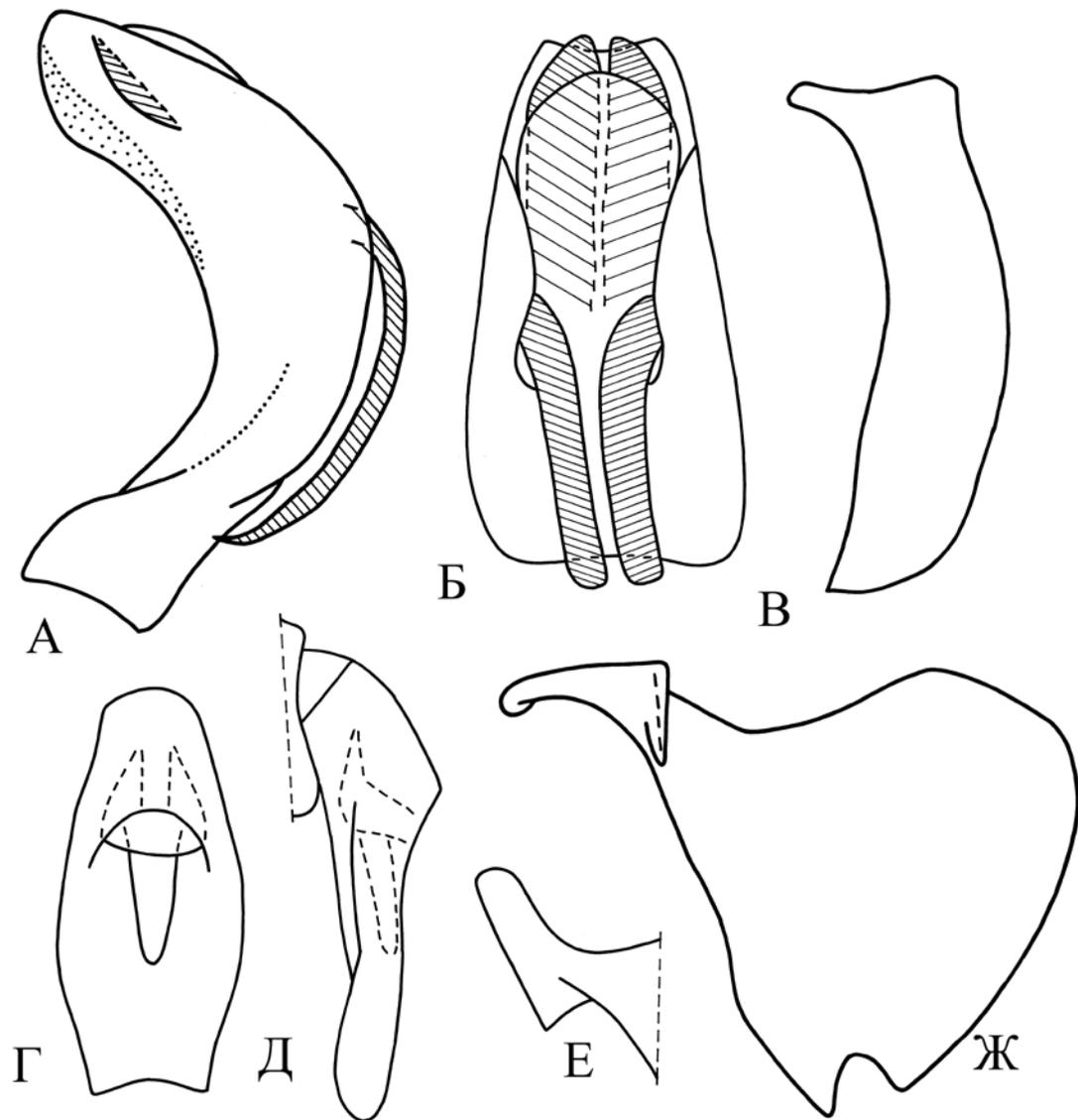


Рисунок Е.46 – *Hysteropterum reticulatum* (Herrich-Schaeffer), гениталии самца (по: Puissant, Gnezdilov, 2015). А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – пигофор сбоку, Г – анальная трубка сверху, Д – то же сбоку, Е – головка стилуса сверху, Ж – стилус сбоку.

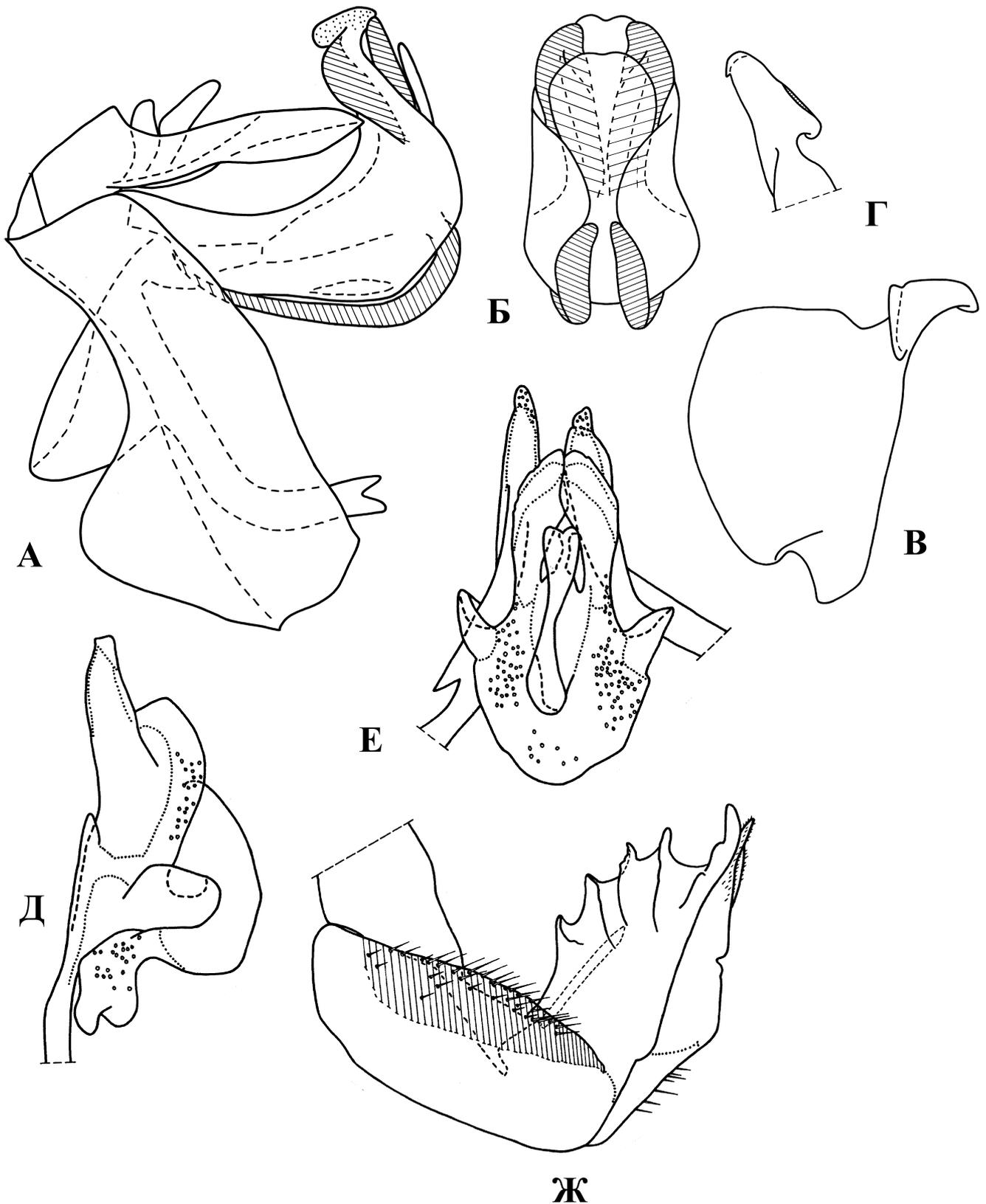


Рисунок Е.47 – *Clybeccus declivus* (Dlabola), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2003 и ориг.). А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – гонапофизы IX сбоку, Е – то же снизу, Ж – гонококса и гонапофиз VIII сбоку.

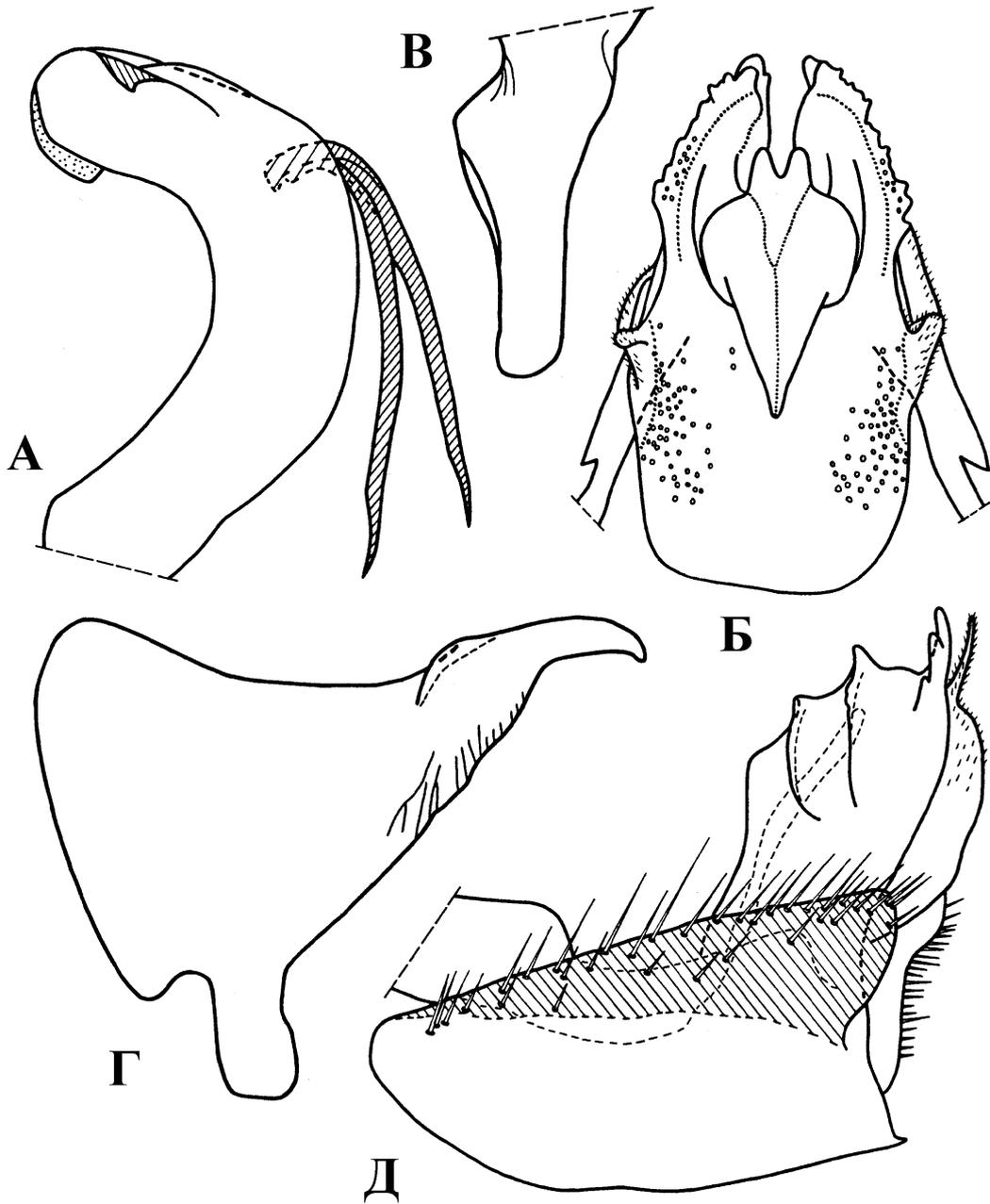


Рисунок Е.48 – *Iberanum dlabolai* Gnezdilov, гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2003). А – пенис сбоку, Б – гонапофизы IX снизу, В – головка стилуса сверху, Г – стилус сбоку, Д – гонокса и гонапофиз VIII сбоку.

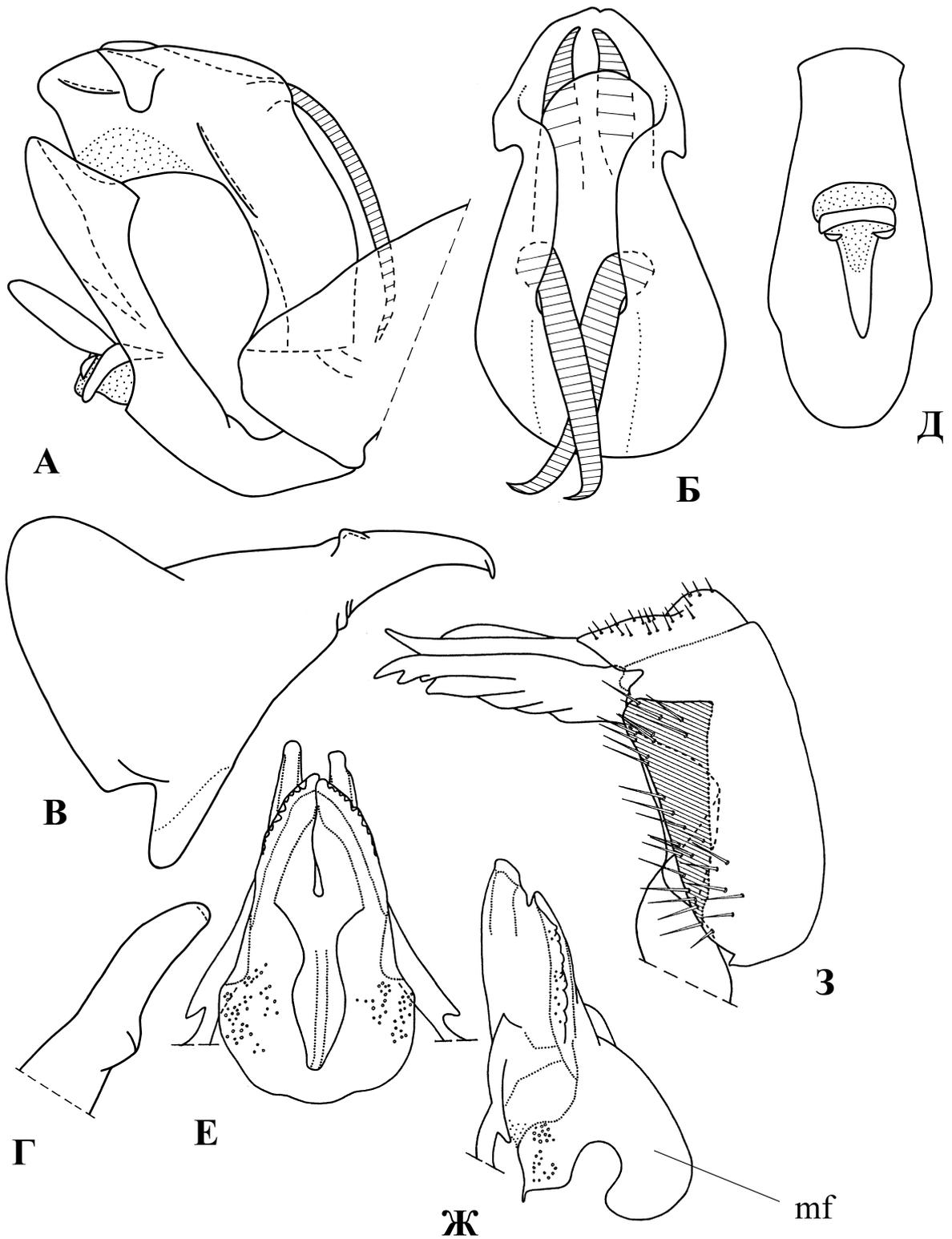


Рисунок Е.49 – *Agalmatium flavescens* (Olivier), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и ориг.). А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка самца сверху, Е – гонапофизы IX снизу, Ж – то же сбоку, З – гоноккса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: mf – медиальное поле гонапофизов IX.

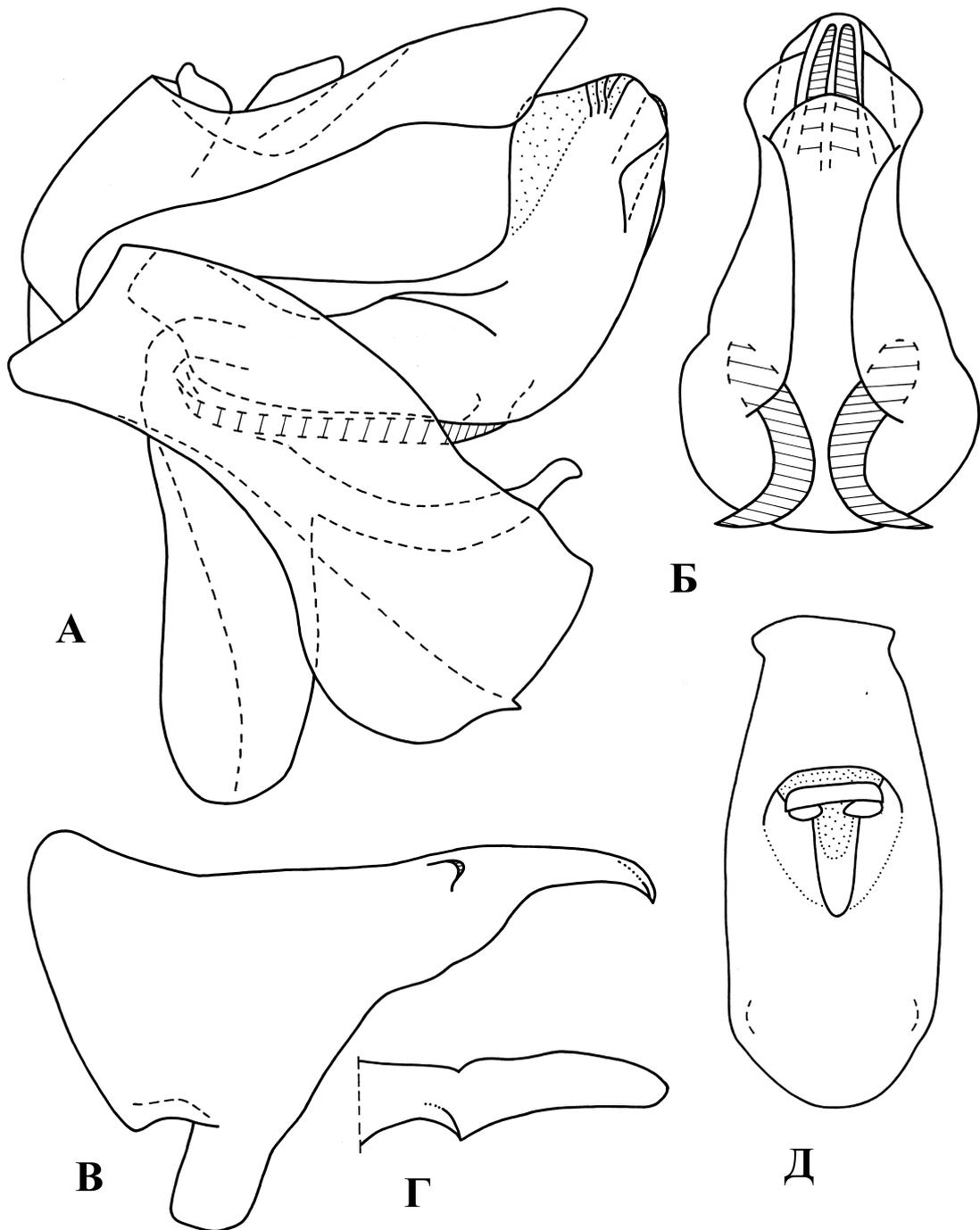


Рисунок E.50 – *Lindbergatium* sp., гениталии самца. А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – анальная трубка сверху.

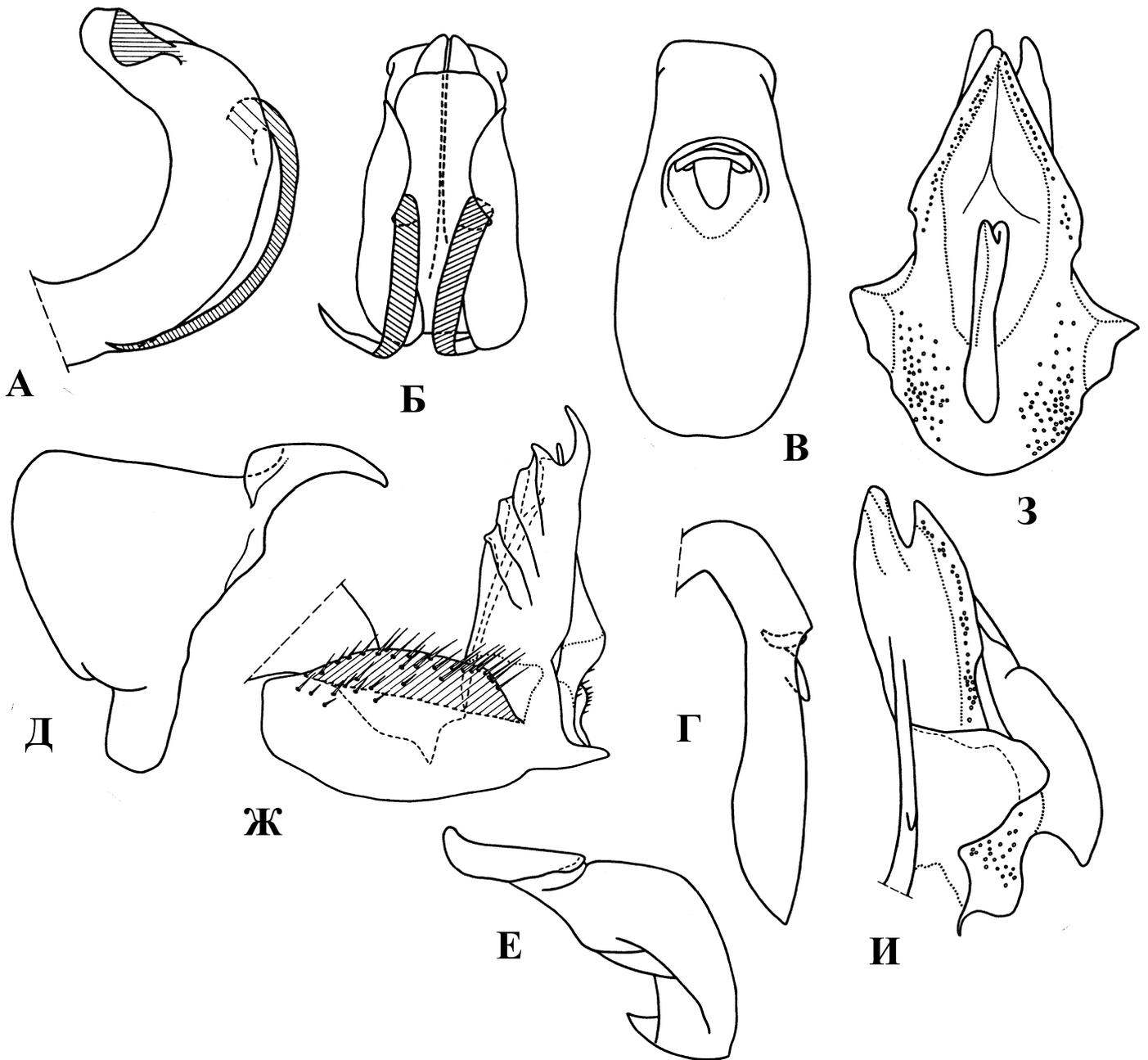


Рисунок E.51 – *Tingissus tangirus* (Matsumura), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2003). А – пенис сбоку, Б – то же снизу, В – анальная трубка самца сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сбоку, Е – то же сверху, Ж – гонококса и гонапофиз VIII сбоку, З – гонапофизы IX снизу, И – то же сбоку.

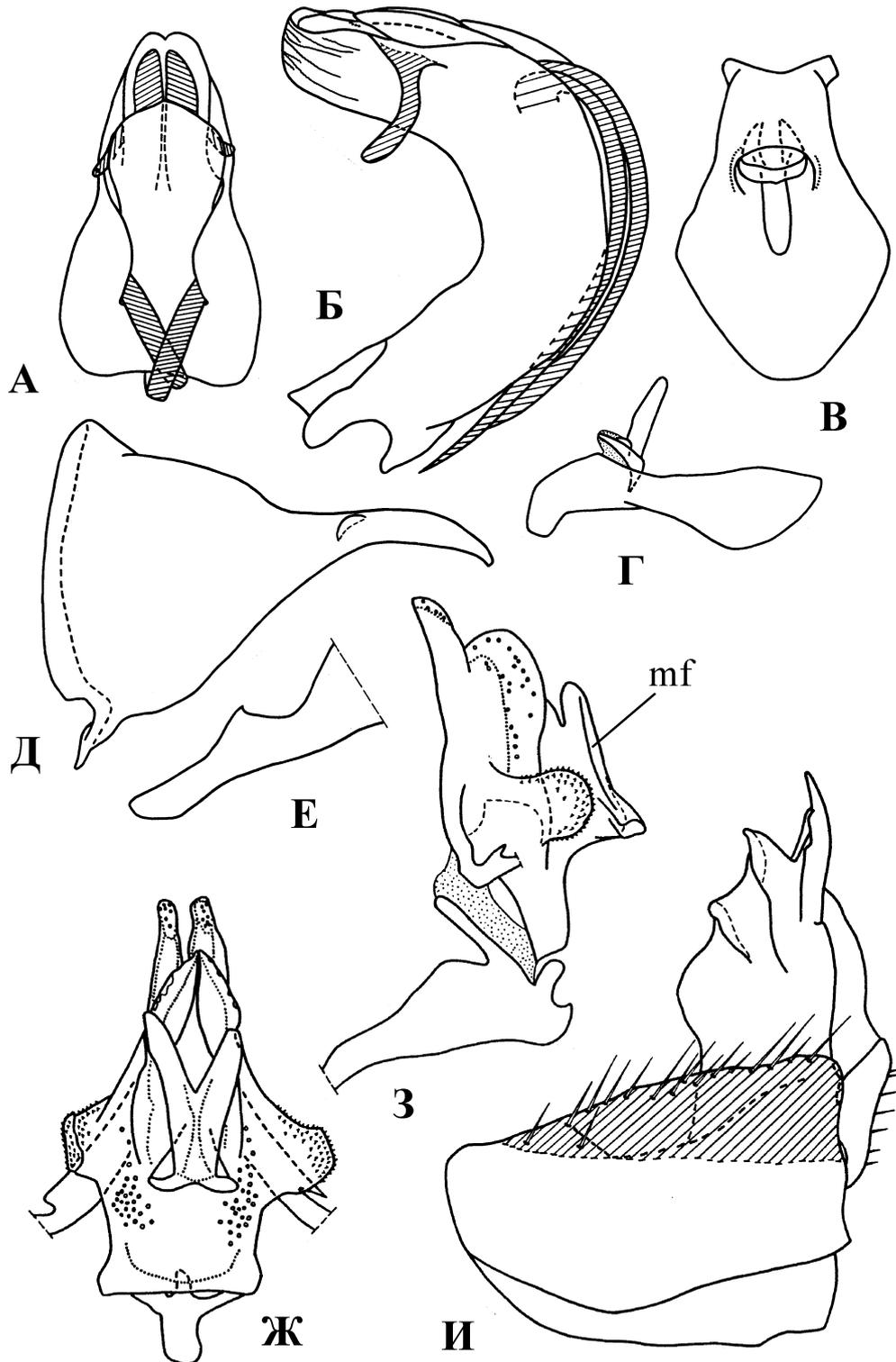


Рисунок Е.52 – *Fieberium impressum* (Fieber), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2003). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка самца сверху, Г – то же сбоку, Д – стилус сбоку, Е – головка стилуса сверху, Ж – гонапофизы IX снизу, З – то же сбоку, И – гонокоса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: mf – медиальное поле гонапофизов IX.

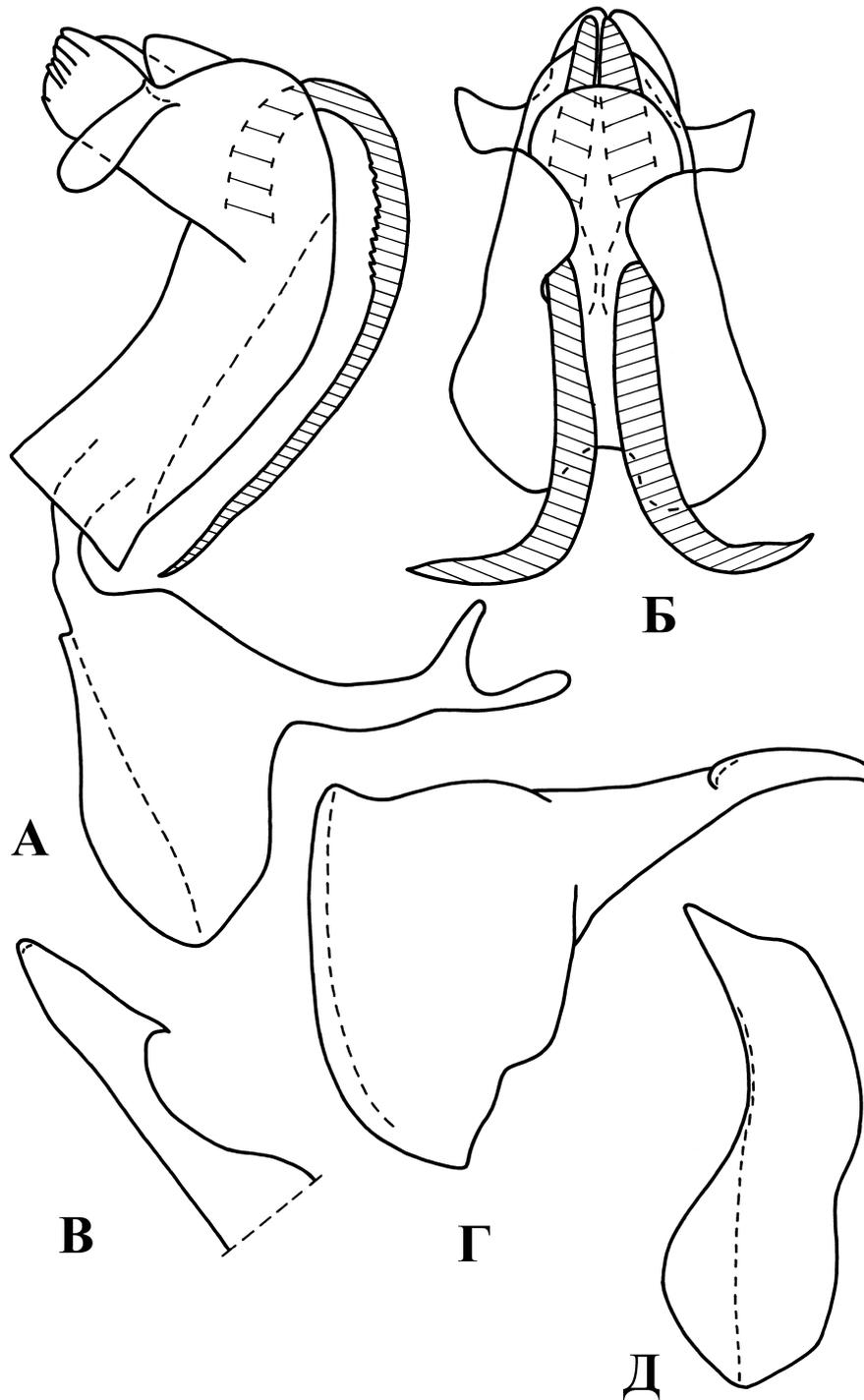


Рисунок E.53 – *Palaeolithium distinguendum* (Kirschbaum), гениталии самца. А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – головка стилуса сверху, Г – стилус сбоку, Д – пигофор сбоку.

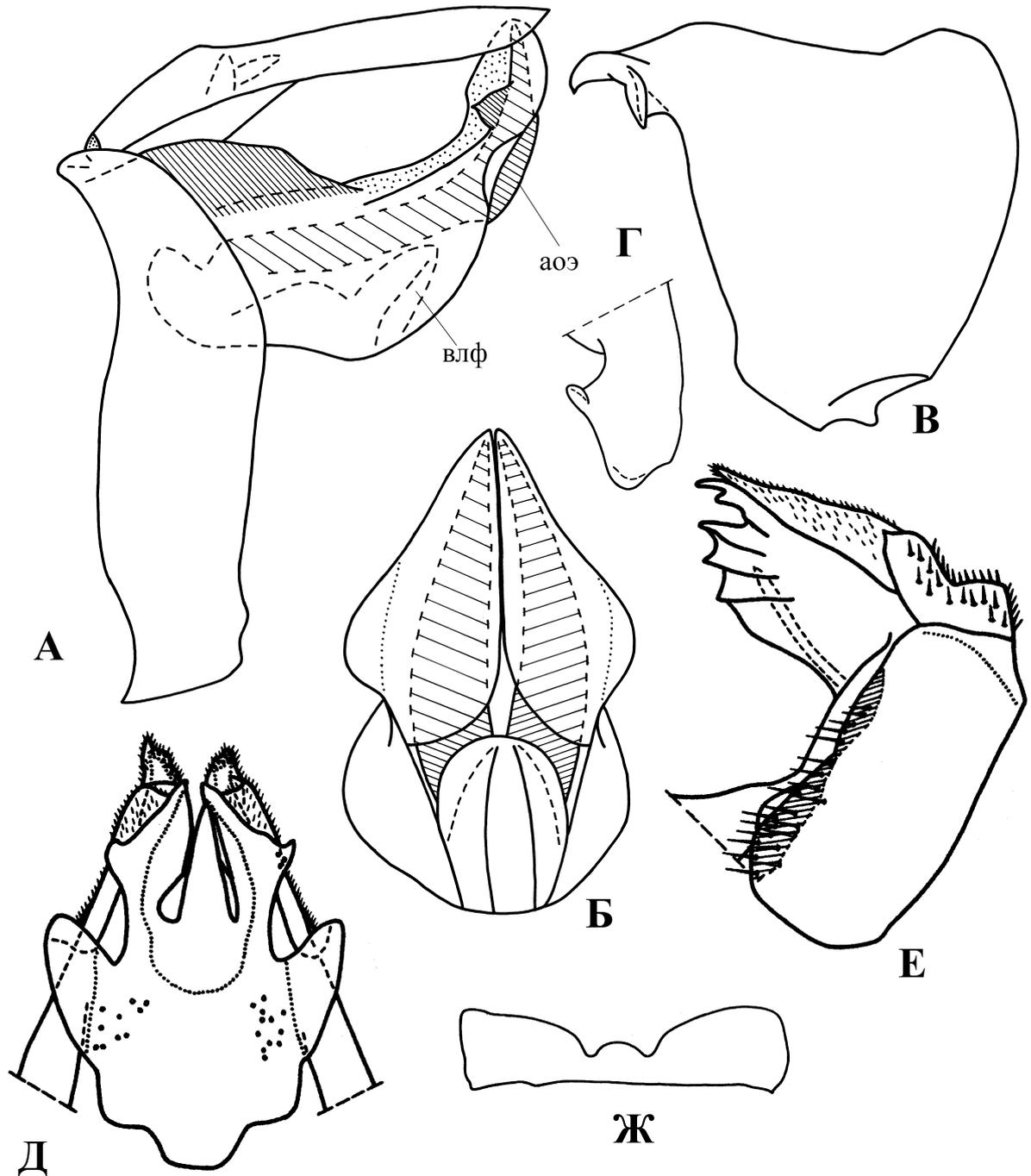


Рисунок E.54 – *Pamphylium cingulatum* (Dlabola), гениталии самца и самки (по: Gnezdilov, Wilson, 2007c и ориг.). А – генитальный блок сбоку, Б – пенис снизу, В – стилус сбоку, Г – головка стилуса сверху, Д – гонапофизы IX снизу, Е – гоноккса и гонапофиз VIII сбоку, Ж – VII стернит самки снизу. Обозначения: аоэ – апикальные отростки эдеагуса, влф – вентральная лопасть фаллобазы.

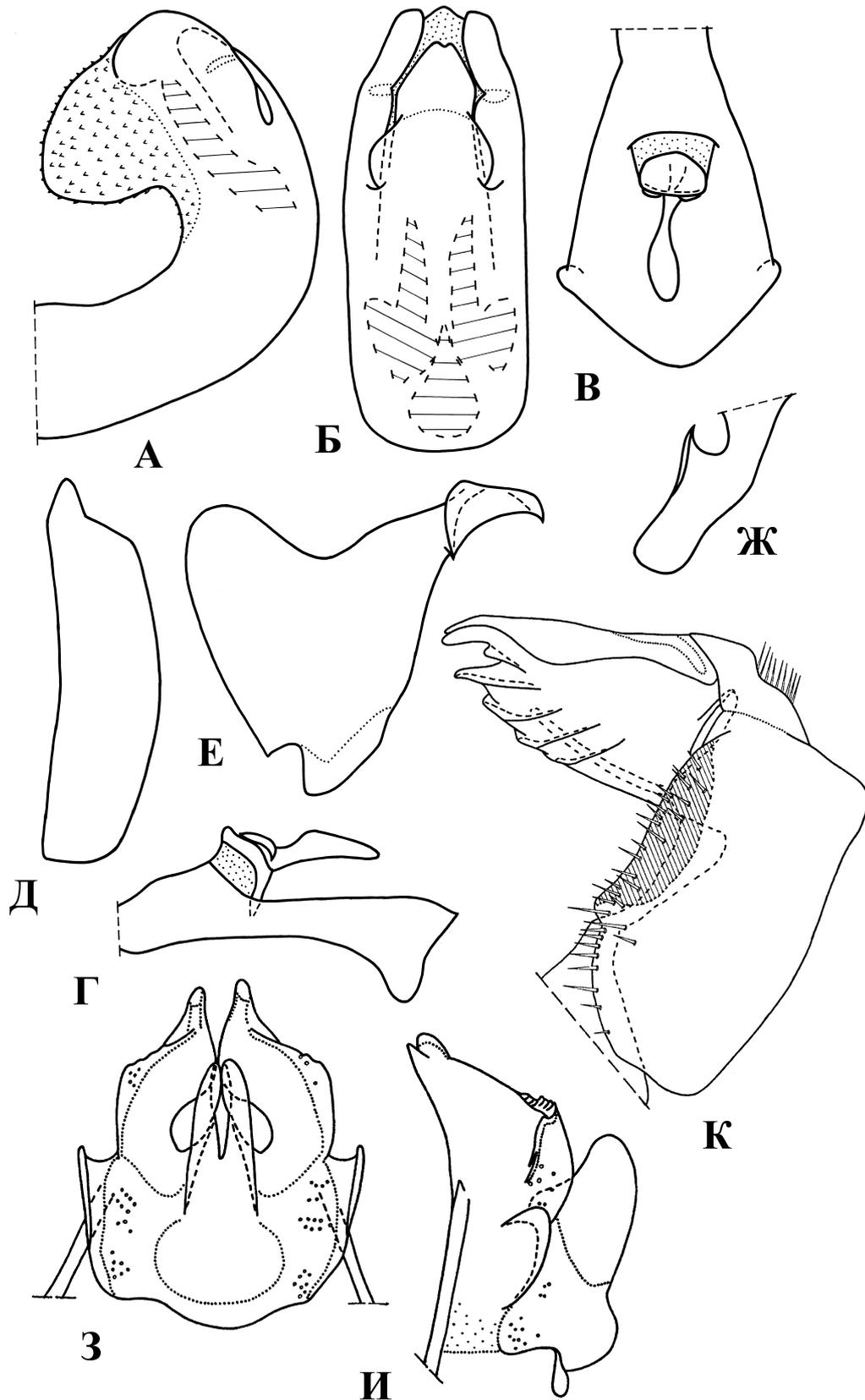


Рисунок E.55 – *Scorpupella discolor* (Germar), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и ориг.). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка самца сверху, Г – то же сбоку, Д – пигофор сбоку, Е – стилус сбоку, Ж – головка стилуса сверху, З – гонапофизы IX снизу, И – то же сбоку, К – гонокоса и гонапофиз VIII сбоку.

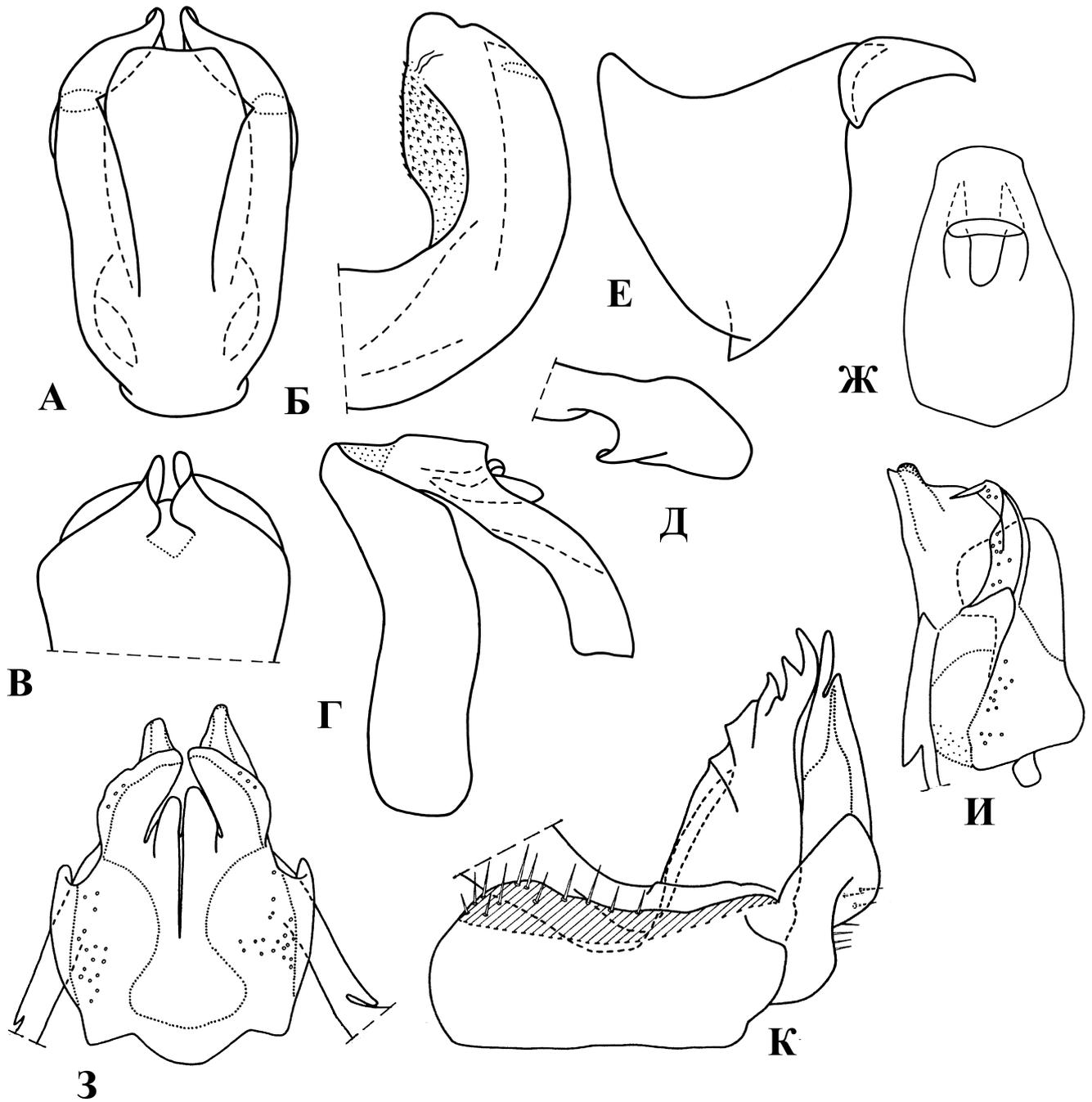


Рисунок E.56 – *Rhissolepus ergenese* (Becker), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и ориг.). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – то же сверху, Г – пигофор и анальная трубка самки сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – стилус сбоку, Ж – анальная трубка самца сверху, З – гонапофизы IX снизу, И – то же сбоку, К – гонококса и гонапофиз VIII сбоку.

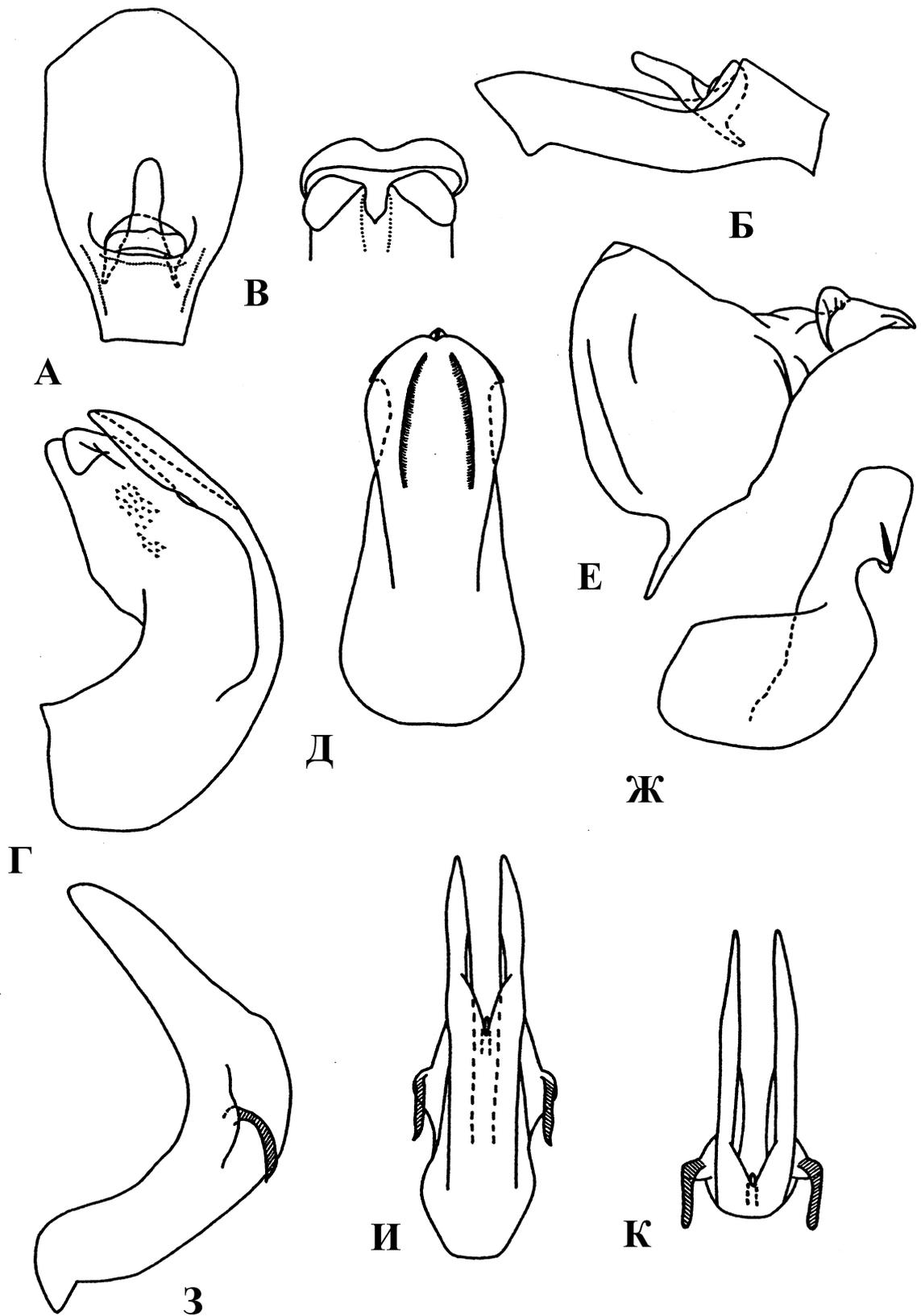


Рисунок E.57 – *Corymbius tekirdagicus* (Dlabola), гениталии самца (по: Gnezdilov, 2002a). А – анальная трубка сверху, Б – то же сбоку, В – фаллобаза сверху, Г – то же сбоку, Д – то же снизу, Е – стилус сбоку, Ж – то же сверху, З – эдеагус сбоку, И – то же снизу, К – то же сверху.

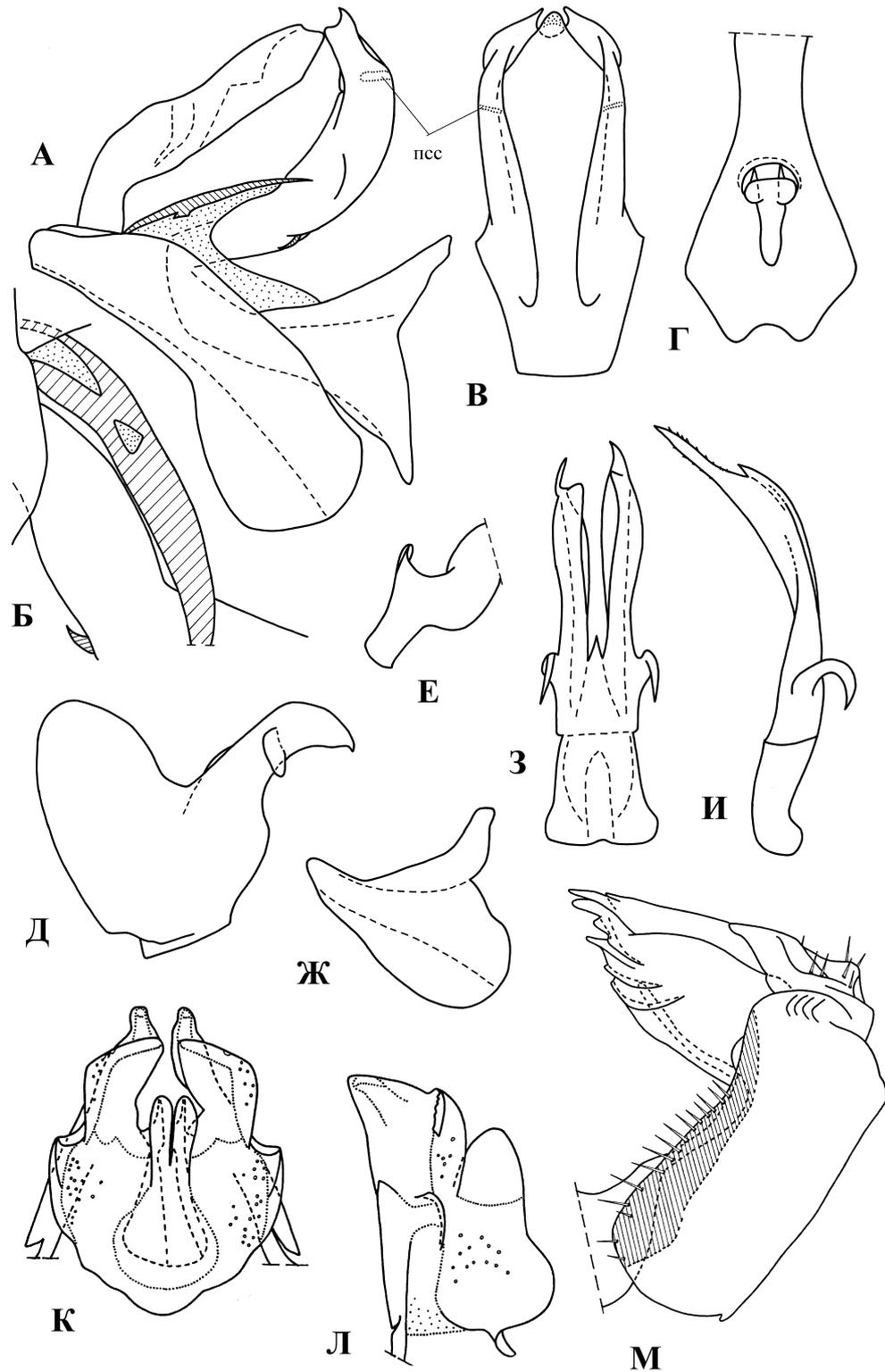


Рисунок E.58 – *Bootheca taurus* (Oshanin), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и ориг.). А – генитальный блок самца сбоку, Б – суспензориум, В – пенис снизу, Г – анальная трубка самца сверху, Д – стилус сбоку, Е – головка стилуса сверху, Ж – коннектив сбоку, З – эдеагус снизу, И – то же сбоку, К – гонапофизы IX снизу, Л – то же сбоку, М – гонокса и гонапофиз VIII сбоку. Обозначения: псс – полоса слабой склеротизации.

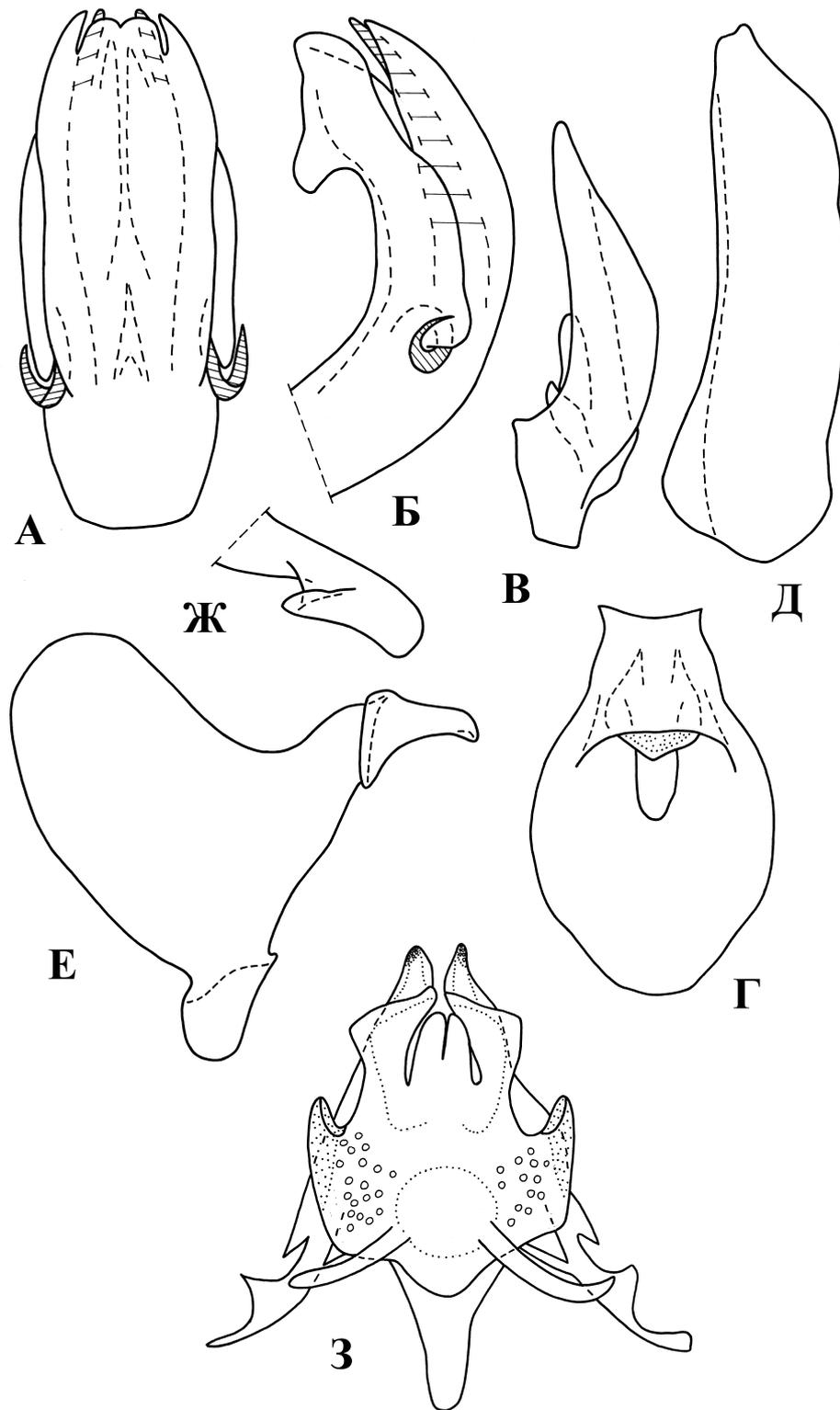


Рисунок Е.59 – *Atticus graecicus* (Dlabola), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2016с и ориг.). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – анальная трубка самца сбоку, Г – то же сверху, Д – пигофор сбоку, Е – стилус сбоку, Ж – головка стилуса сверху, З – гонапофизы IX снизу.

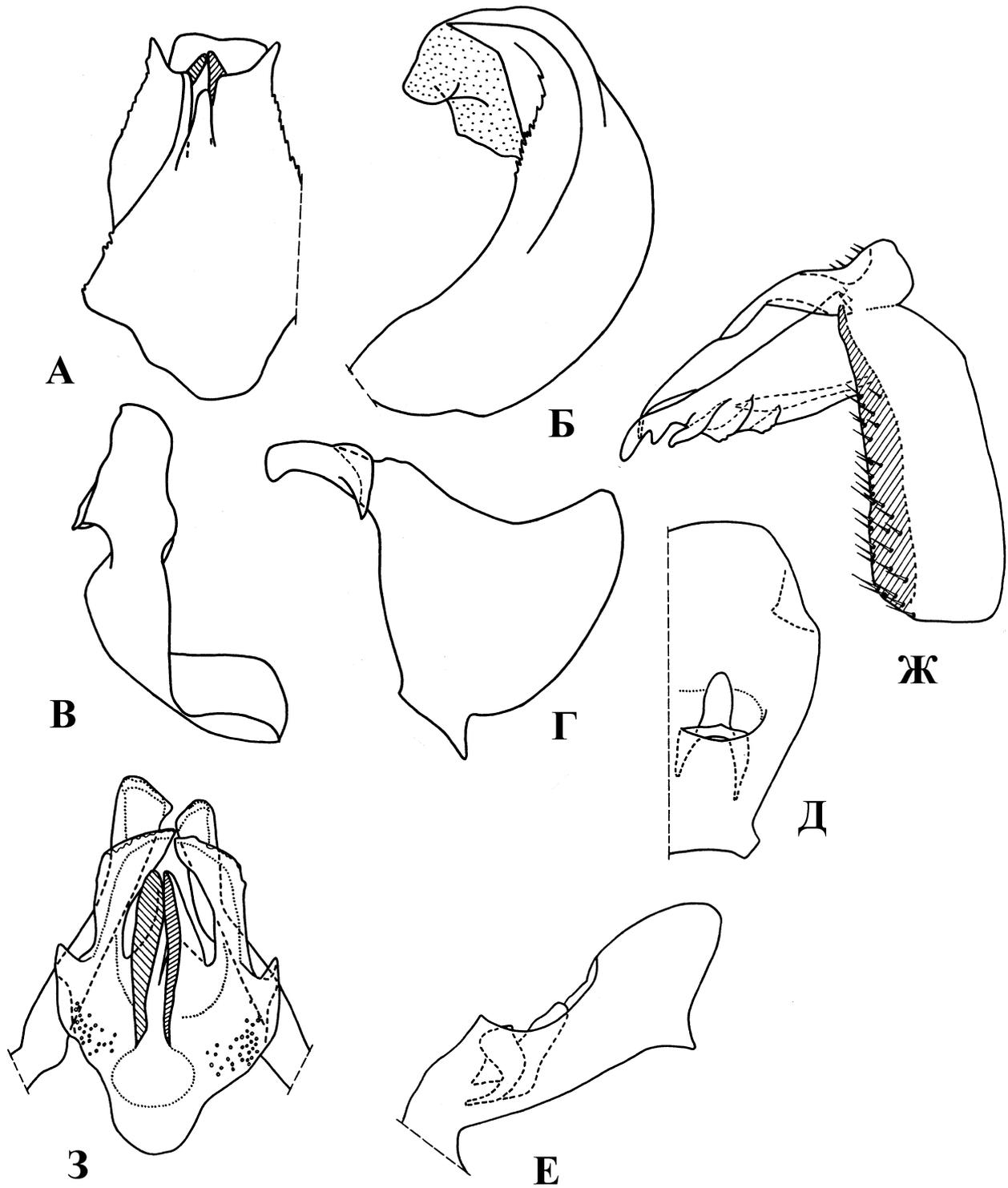


Рисунок E.60 – *Pseudohemisphaerius piceus* (Puton), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2003). А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – стилус сверху, Г – то же сбоку, Д – анальная трубка самца сверху, Е – то же сбоку, Ж – гоноккса и гонапофиз VIII сбоку, З – гонапофизы IX снизу.

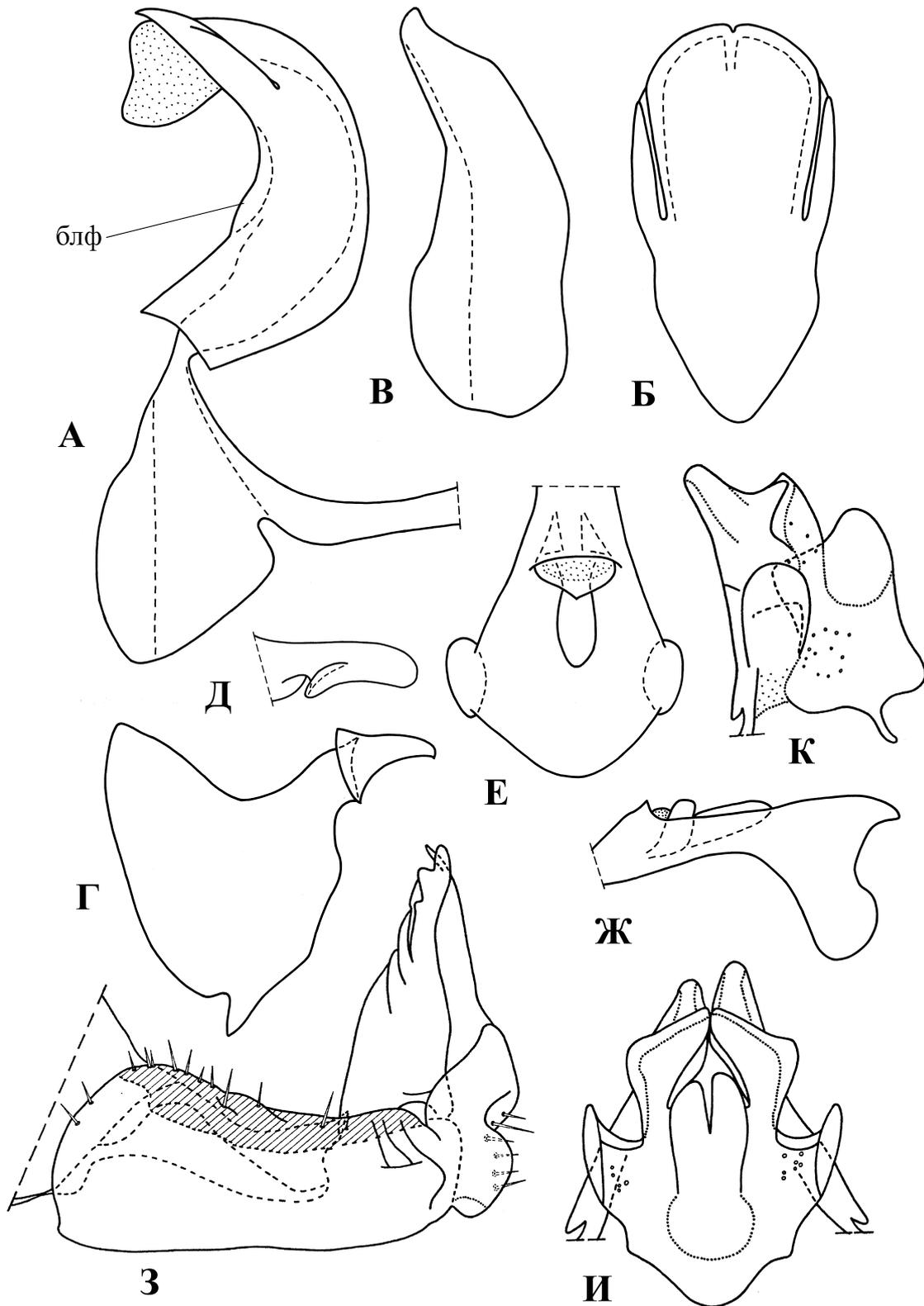


Рисунок E.61 – *Latematium latifrons* (Fieber), гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2002 и ориг.). А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – пигофор сбоку, Г – стилус сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – анальная трубка самца сверху, Ж – то же сбоку, З – гонококка и гонапофиз VIII сбоку, И – гонапофизы IX снизу, К – то же сбоку. Обозначения: блф – боковые лопасти фаллобазы.

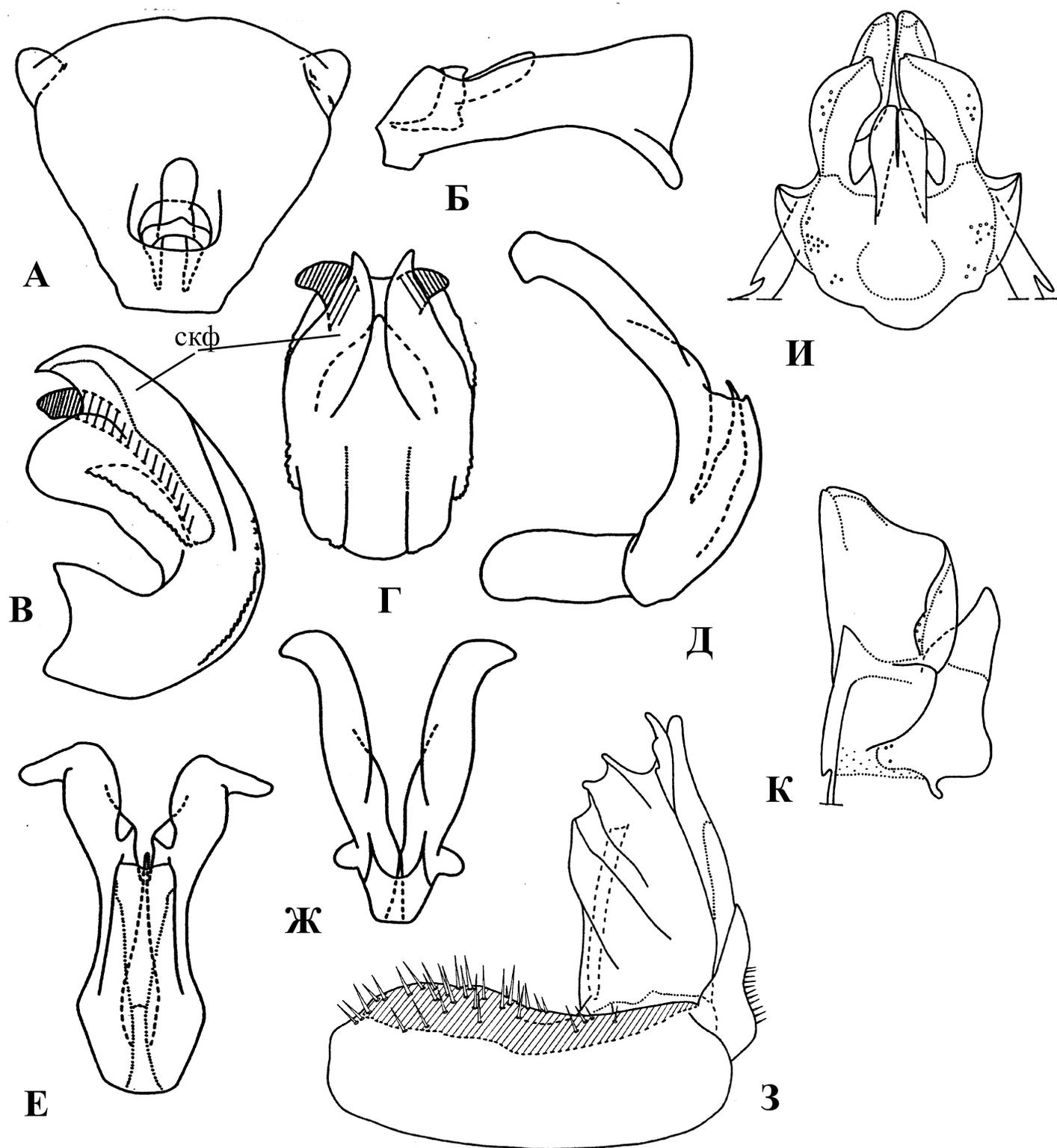


Рисунок Е.62 – *Kervillea* spp., гениталии самца и самки (по: Гнездилову, 2002 и Gnezdilov, 2002a): А–Ж – *K. conspurcata* (Spinola), самец, 3–К – *K. kirgisorum* (Kusnezov), самка. А – анальная трубка самца сверху, Б – то же сбоку, В – пенис сбоку, Г – то же снизу, Д – эдеагус сбоку, Е – то же снизу, Ж – то же сверху, 3 – гонококса и гонапофиз VIII сбоку, И – гонапофизы IX снизу, К – то же сбоку. Обозначения: скф – складки фаллобазы.

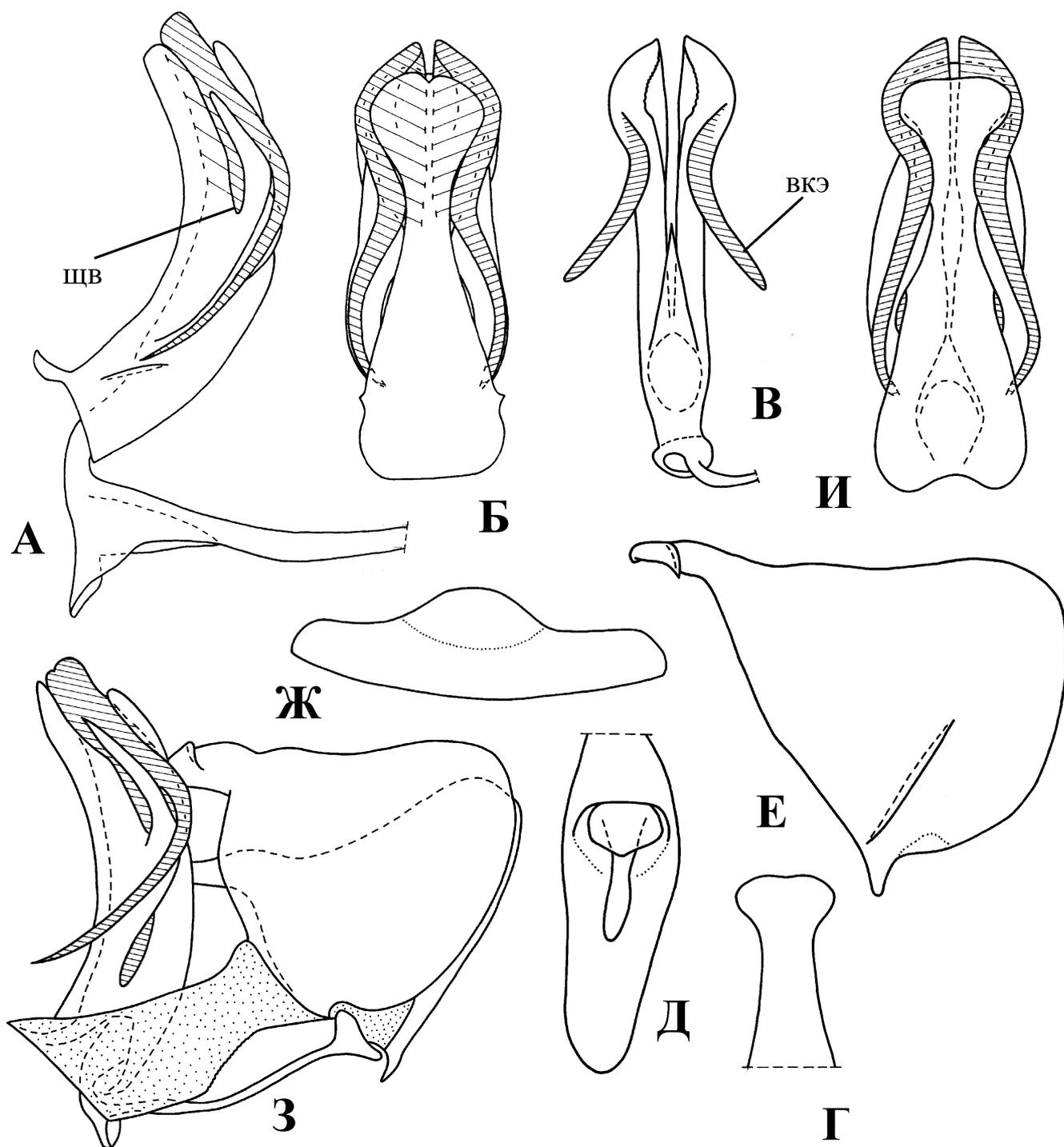


Рисунок Е.63 – *Eusarima* spp., гениталии самца и самки (по: Гнездилов, 2016b): А–Ж – *E. iranica* Gnezdilov et Mozaffarian, З, И – *E. albifrons* Gnezdilov. А – пенис и коннектив сбоку, Б – пенис снизу, В – эдеагус снизу, Г – вершина вентральной лопасти фаллобазы снизу, Д – анальная трубка самца сверху, Е – стилус сбоку, Ж – VII стернит самки снизу, З – пенис, коннектив и стилусы сбоку, И – пенис снизу. Обозначения: вкэ – вентральные крючки эдеагуса, щв – щелевидная выемка.

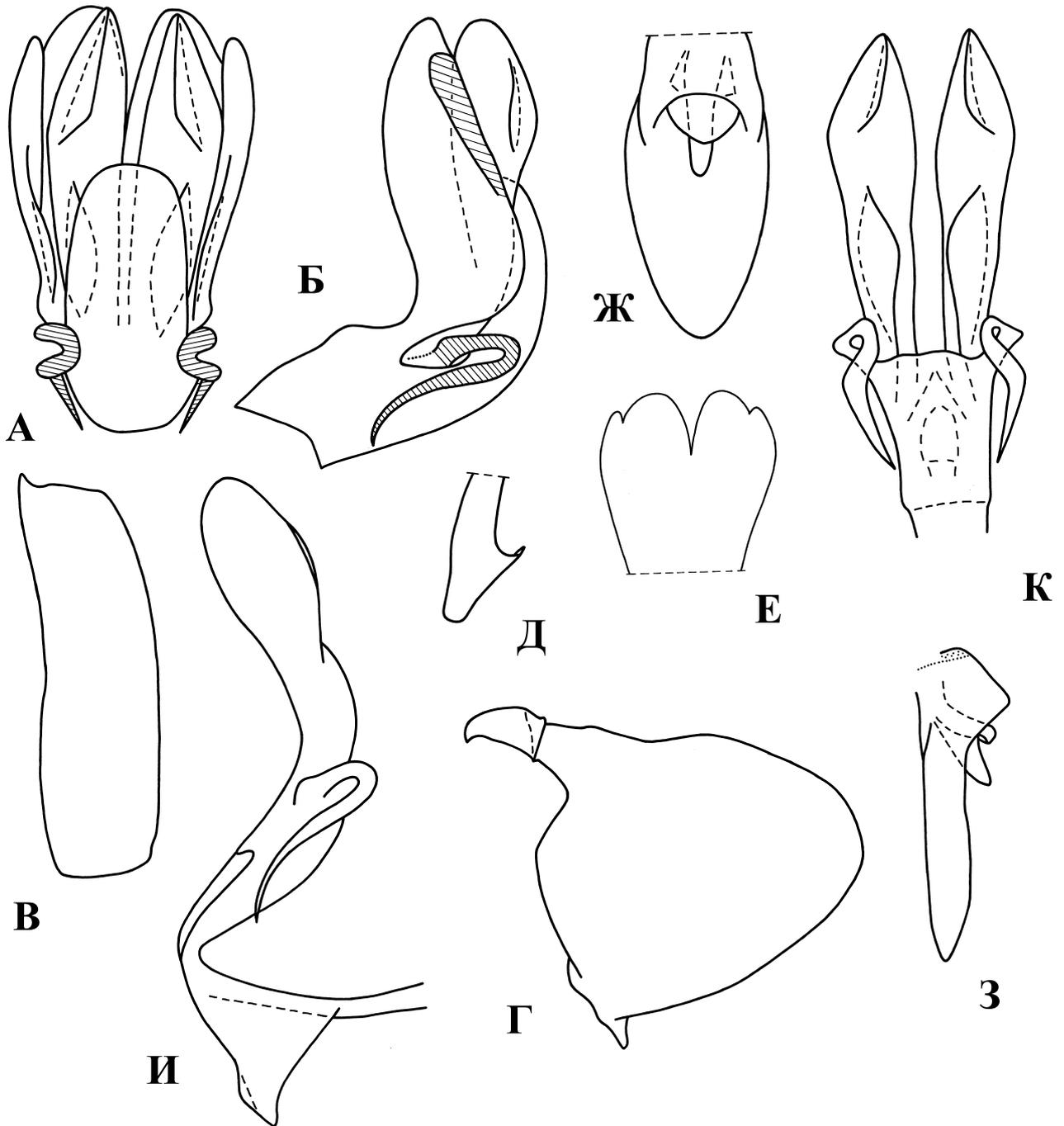


Рисунок Е.64 – *Chimetopon camerunensis* Schmidt, гениталии самца. А – пенис снизу, Б – то же сбоку, В – пигофор сбоку, Г – стилус сбоку, Д – головка стилуса сверху, Е – вершина дорсальной части фаллобазы сзади, Ж – анальная трубка сверху, З – то же сбоку, И – эдеагус и коннектив сбоку, К – эдеагус снизу.