

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ДОКЛАД
НА ТРИДЦАТЬ ВТОРОМ
ЕЖЕГОДНОМ ЧТЕНИИ
ПАМЯТИ
Н.А. ХОЛОДКОВСКОГО

10 АПРЕЛЯ 1979 г.

А. Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ
ФИЛОГЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ НОСАТОК
ПОДСЕМЕЙСТВА ORGERIINAE
(НОМОПТЕРА, ДИКТЮФАРИДАЕ)



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Президиумом Академии наук СССР утверждены ежегодные чтения в память выдающегося русского зоолога, члена-корреспондента Академии наук, почетного члена Всесоюзного энтомологического общества при АН СССР

НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ХОЛОДКОВСКОГО

(1858—1921)

УДК 595.753.2 : 591.150

Филогения и эволюция носаток подсемейства *Orgeriinae* (Homoptera, Dictyopharidae). Емельянов А. Ф. В серии: Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклад на тридцать втором ежегодном чтении 10 апреля 1979 г. Л., «Наука», 1980. 96 с.

В работе дается детально аргументированная филогения распространенного в аридных частях Голарктики подсемейства *Orgeriinae*, а также общая картина его эволюции, увязанная с палеогеографией. На конкретных примерах анализируются и уточняются отдельные макроэволюционные закономерности. Предлагаемая работа является первой сводкой такого рода по семейству *Dictyopharidae*. Работа иллюстрирована тотальными и детальными морфологическими рисунками, филогенетическим древом, картами современного распространения и палеогеографическими картами, показывающими предполагаемую историю развития и расселения отдельных групп подсемейства. Лит. — 74 назв., табл. — 1, ил. 172.

Ответственный редактор

Президент Всесоюзного энтомологического общества
академик М. С. ГИЛЯРОВ

Редактор выпуска

Э. П. НАРЧУК

Ч $\frac{21008-640}{055(02)-80}$ 540-80 2005000000

© Издательство «Наука», 1980 г.

I. ВВЕДЕНИЕ

Филогенетические исследования являются венцом работы систематики, они выводят его деятельность непосредственно к проблемам теории эволюции, притом к той части проблематики, которая остается наименее разработанной. Эволюционное учение, несмотря на бесспорные и громадные успехи, страдает существенной неполнотой из-за отсутствия увязки между своими микро- и макроэволюционными направлениями, конкретнее, из-за невыясненности микроэволюционных механизмов большинства макроэволюционных явлений и закономерностей, полученных эмпирически. Именно отсутствие такой увязки выступает главной причиной современного кризиса эволюционного учения, выражающегося в создании достаточно известных экстравагантных гипотез (например, М. Г. Попов, В. А. Красилов, Н. Н. Цвелев) и в усилении критики так называемой синтетической теории эволюции, а в более широком плане и всего современного дарвинизма (например, А. А. Любищев, С. В. Мейен, А. Б. Ивановский). Причиной неувязки между микро- и макроэволюционными концепциями может быть не только слабый интерес и даже пренебрежение микроэволюционистов к проблемам макроэволюции, отразившееся, например, в тезисе о сводимости макроэволюции к микроэволюции, но и слабая изученность самих явлений макроэволюции, за которую отвечают систематики-филогенетики.

Для того чтобы все элементарные макроэволюционные явления были выявлены, твердо доказаны и тем самым подталкивали микроэволюционистов к поискам их генетических механизмов, необходимо изучение многочисленных и разнообразных примеров макроэволюции на ее низших этапах. Предлагаемая работа и является посильным вкладом в такого рода изучение.

Чтобы построить хорошо обоснованную филогению, необходимо собрать, выяснить и сопоставить возможно большее количество разнообразных данных. Традиционно главным источником фактов для построения филогении считается триада — палеонто-

1. Имагинальные морфологические признаки

Морфологические признаки *Orgelinae* использовались до сих пор только для целей систематики без непосредственной ориентации на филогению. По этой причине круг структур и признаков, принятых во внимание, был недостаточен широк, а сами признаки часто использовались формально (Melichar, 1912; Ошанин, 1913; Ball, Hartzell, 1922; Кузнецов, 1936, и др.). Единичные детали работы по морфологии какались немногих структур (перарсус, генигалии) и не охватывали всего объема подсемейства (Doering, 1955, 1956).

Общая структура носоток типичен для *Fulgoroidea*. Тело носоток более или менее продольно вытянутое, умеренно дорсовентрально уплощенное, сверху более плоское, снизу более выпуклое, ноги наиболее развитые среди *Fulgoroidea*. Передние ноги несколько длиннее средних, что обуславливает приподнимание передней части тела. Прыгательные задние ноги крепкие и пропорционально более длинные, чем у других *Fulgoroidea*. Наиболее изменчива длина и форма головы. Вторичнополовой диморфизм отсутствует или слабо выражен. *Dictyopharinae*, как правило,

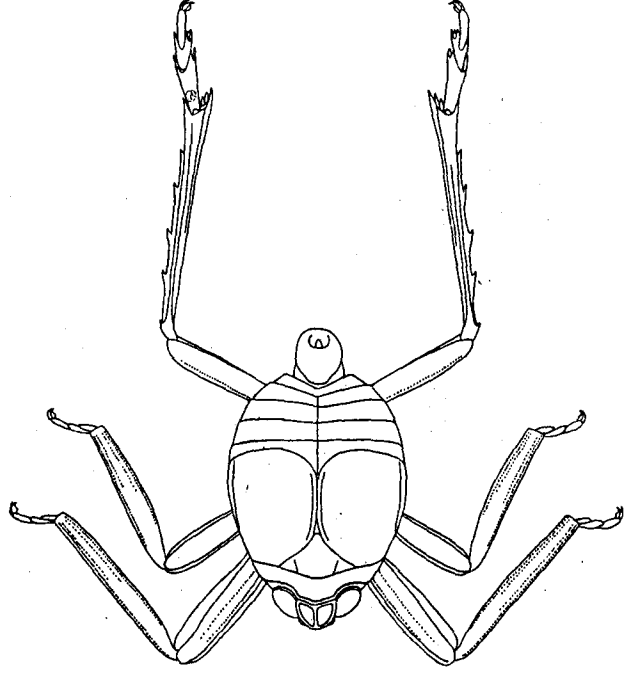


Рис. 1. *Phyllorgerius jacobsoni*, самец, общий вид сверху.

логия, онтогенез и морфология. Избранная для филогенетического исследования аридная древнесредиземноморская группа — *Orgelinae* — в ископаемом состоянии неизвестна, как это вообще характерно для большинства аридных групп. Эмбриологические данные по *Orgelinae* также отсутствуют. Остается круг фактов, извлекаемых из морфологии взрослой стадии и стадии личинки, а также из данных о географическом распространении, ландшафтно-стабильном распределении и образе жизни, т. е. комплекс сведений, который добывается систематиком-фаунистом в процессе его полевого и камеральной деятельности.

Избранная для филогенетических изысканий группа *Orgelinae* оказалась удобной в том отношении, что почти целиком органичена пределами аридной части Палеарктики, будучи широко и разнообразно представлена в фауне СССР. Благодаря этому легко удалось познать ее с группой непосредственно в природе. Что касается коллекционного материала, то практически все роды *Orgelinae* и подавляющая часть видов были изучены автором в натуре. Другой особенностью группы, облегчающей построение филогении, оказалась четкая структурно-морфологическая выраженность большинства этапов ее эволюции.

Предварительные данные по тематике предлагаемой работы были опубликованы ранее (Емельянов, 1969а, 1969б). Большое значение для выполнения работы имел богатый таксономический материал, полученный из различных зарубежных и отечественных коллекций благодаря любезности проф. М. Байера (Вена), д-ра Дж. В. Байерса (Лоренс), д-ра В. Варнера и д-ра Г. Вайнера (Тамбури), д-ра Г. Галлина (Стокгольм), д-ра И. Длаболы (Прага), д-ра А. Н. Дьяконова (Лейден), д-ра Р. Линнаварди (Сомерс), В. Н. Ловиненко (Київ), д-ра М. Майнандера (Хельсинки), И. Д. Митрева (Алма-Ата), д-ра И. Стехлика (Брно), д-ра А. Шоша (Будапешт). Я выражаю также сердечную благодарность Л. П. Данилову, Т. Г. Кокоревой и С. С. Кожевникову, оказавшим мне большую техническую помощь, а также И. М. Кержнеру, М. М. Логиновой, М. И. Фальковичу и другим, принявшим участие в обсуждении рукописи.

II. ОБЗОР ЭВОЛЮЦИОНИРУЮЩИХ ПРИЗНАКОВ И СТРУКТУР

Для построения филогении использованы четыре категории признаков: признаки морфологии имаго и признаки морфологии личиночного развития как основные доказательные, признаки распространения и ландшафтно-стабильной приуроченности как признаки контрольные, дополнительные, позволяющие подкрепить и с большей полнотой нарисовать общую картину эволюции группы.

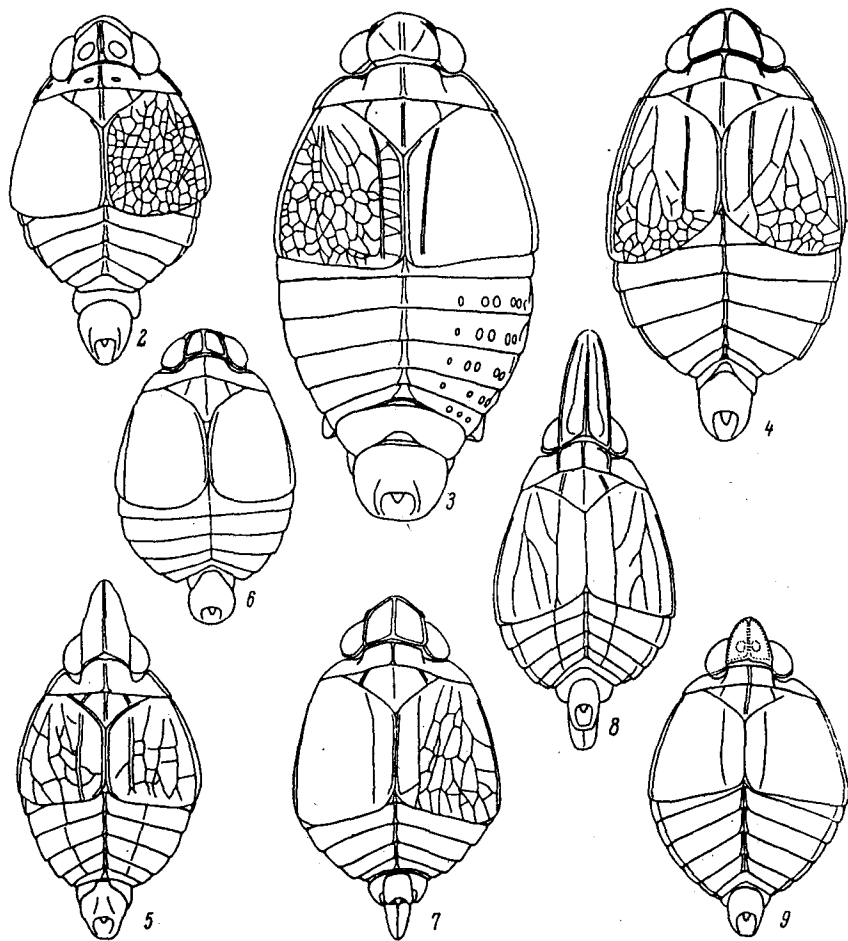


Рис. 2—9. Общий вид сверху, ноги не изображены. Представители триб Ranissini (рис. 2—8) и Colobocini (рис. 9).

2 — *Ranissus edirneus*; 3 — *Orgerius plalypus*; 4 — *Elysiaca ferganensis*; 5 — *Cnodalum rugosum*; 6 — *Phylorgerius jacobsoni*; 7 — *Sphenocratus akakius*; 8 — *S. palaeomastodon*; 9 — *Colobocus conspersus*.

моморфно полнокрылые летающие, более вытянутые со сравнительно более гибкими и тонкими покровами. Orgeriinae более компактные нелетающие моморфно короткокрылые с более толстыми и жесткими покровами (рис. 1—38).

Разнообразие модификаций строения головы в подсемействе Orgeriinae несколько выше, чем у Dictyopharinae, но и здесь изменения в основном не затрагивают общий план строения головы (рис. 1—81).

Наиболее короткая и широкая голова свойственна родам *Elysiaca*, *Ranissus*, некоторым группам рода *Sphenocratus* из Ranissini, а также роду *Haumavarga* из Almanini. При короткой голове темя почти не выдается вперед от глаз, имеет полукруглую или округленно-угловатую форму, а его ширина заметно больше длины. Особый вторичный тип короткой головы присущ родам *Ticida* из Orgeriini и *Ototettix* и *Repetekia* из Almanini, у которых темя сильно укорочено, а верхняя часть лба перегнулась на теменную поверхность. В случае удлинения головного отростка он приобретает клиновидно-пирамидальную или призматическую форму; вершина головы в первом случае будет узкой, слабо преобразованной, во втором случае — широкой и разнообразно преобразованной у разных представителей. Простая вытянутая пирамидальная голова характерна для многих представителей родов *Sphenocratus*, *Cnodalum* из Ranissini, *Orgamara* и *Orgamarella* из Orgeriini и Almanini.

Темя обычно имеет простое строение с развитыми киями и полого вдавленными площадками между ними. Боковые и передние кили темени почти всегда хорошо выражены, редко более или менее сглажены — у некоторых видов рода *Ranissus* и у *Elysiaca oshanini*. В некоторых случаях боковые кили темени бывают сильно листовидно расширены — в родах *Tigrahauda*, *Ototettix*, у *Nymphorgerius auriculatus*, у некоторых видов рода *Orgerius*. Средний киль темени постоянен, он часто бывает слабее выражен, чем боковые, либо частично или полностью редуцирован. Наименее выраженный вариант редукции среднего кия заключается в его ослаблении в передней части темени (впереди от теменных площадок) у представителей родов *Scirtophaca*, некоторых *Nymphorgerius* и др.; следующий вариант — исчезновение кия в передней половине или замещение его здесь бороздкой — род *Mesorgerius*, многие виды рода *Bursinia* и др.; третий вариант — исчезновение кия полностью — известен только в роде *Haumavarga*.

Интересный вариант развития килей темени характерен для *Tigrahauda ototettigoides* — здесь средний киль темени заметно выше в передней половине, а боковые — в задней. Особый случай формирования среднего кия находим в роде *Ranissus*: у его представителей средний киль частично или полностью раздвоен — это переход личиночного признака на имаго. Площадки темени у видов с вытянутой головой и развитым средним килем часто становятся продольно желобовидными. У видов со слабым средним килем темя целиком становится желобовидным при гипертрофии боковых килей — *Tigrahauda* s. str., *Nymphorgerius auriculatus*. Другой вариант преобразования темени — выпуклое темя. Оно может быть крышевидным с плоскими боковыми площадками (род *Coppa*) или коробовидным выпуклым, дуговидным в поперечном сечении (большинство видов рода *Bursinia*, *Coppidius*, *Iphicara*), или неправильно округло выпуклым (род *Haumavarga*).

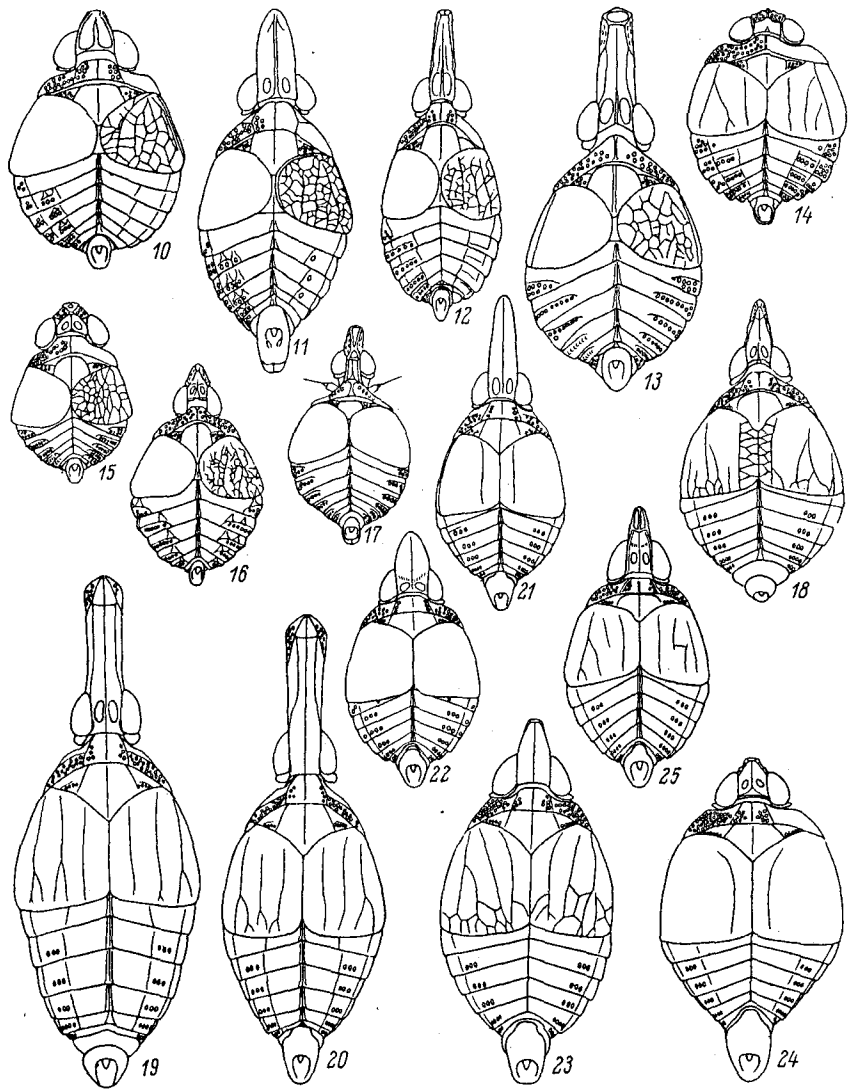


Рис. 10—25. Общий вид сверху, ноги не изображены. Представители триб Orgeriini (рис. 10—17) и Almanini (рис. 18—25).

10 — *Orgerius* sp.; 11 — *Deserta obscura*; 12 — *Orgamara argentic*; 13 — *Yucanda albida*; 14 — *Ticida cingulata*; 15 — *Timonidia solitaria*; 16 — *Aridia* sp.; 17 — *Acinaca lurida*; 18 — *Tilimonita canariensis*; 19, 20 — *Almana longipes*; 21 — *Bursinia elongatula*; 22 — *Iphicara fasciata*; 23 — *Parorgerioides alluaudi*; 24 — *P. saboureti*; 25 — *Tachorga recurviceps*.

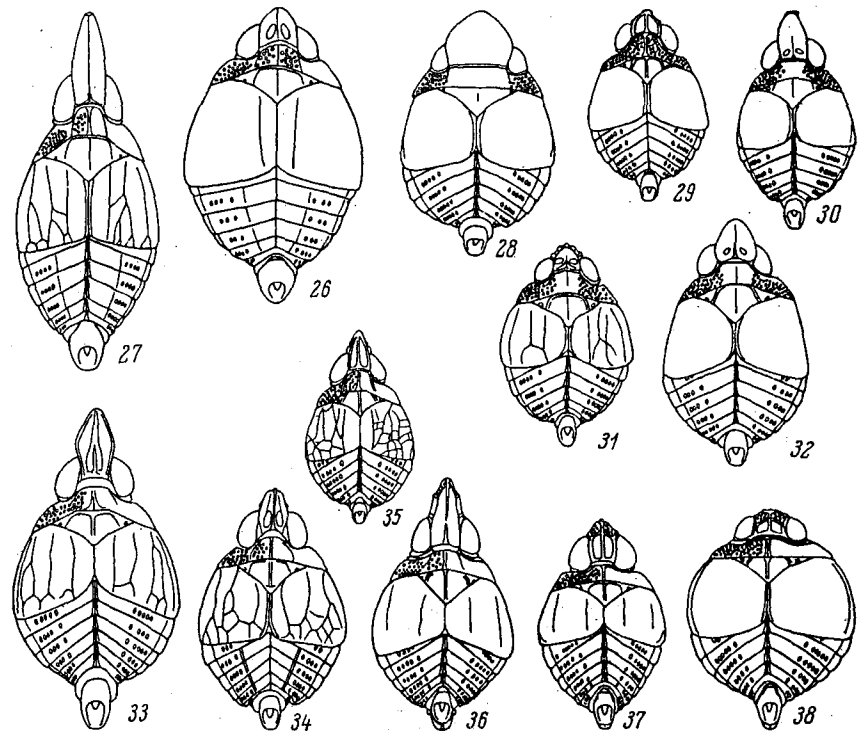


Рис. 26—38. Общий вид сверху, ноги не изображены. Представители трибы Almanini.

26 — *Nymphorgerius rotundus*; 27 — *N. Gussakovskii*; 28 — *Haumavarga fedtschenkoi*; 29 — *Scirlophaca junatovi*; 30 — *Coppidius semidesertus*; 31 — *Stephanorgerius zaisanensis*; 32 — *Mesorgerius rysakovi*; 33 — *Tigrahauda tiarata*; 34 — *T. ototeltigoides*; 35 — *Orgamarella lata*; 36 — *Kumlika recurviceps*; 37 — *Ototeltix jaxartensis*; 38 — *Repetekia orbicularis*.

Исходный вариант контура темени в профиль — прямой или слегка выпуклый по гребням килей. В случае простого пирамидального вытягивания головного отростка темя слегка изгибается вниз в вершинной части, становится здесь в профиль выпуклым, а в задней части иногда слегка вогнутым. В случаях сложного призматического вытягивания темени оно в профиль становится полого S-образно изогнутым, а в более резких случаях — дважды угловато перегнутым. В последнем случае задний прогиб, находящийся впереди глаз, вогнутый, слабо тупоугольный, а передний перед вершиной — выпуклый, резко остроугольный или прямоугольный. Первый вариант характерен для родов *Bursinia*, *Deserta*, *Iphicara*, для *Parorgerioides pardoi*, причём в родах *Iphicara* и *Bursinia* апикальная часть темени бывает

округло вздута и нависает боковыми краями над более узким здесь лбом; второй вариант — для родов *Tachorga*, *Tilimontia*, *Almana* из *Almanini*. Первый перегиб темени соответствует месту ослабления среднего кля при его частичной редукции, этот перегиб отмечен лишь поперечной складкой. Второй перегиб не гомологичен у разных родов, он обозначен вторичным поперечным килем. Поперечный киль у *Almana* и *Tachorga* лежит позади места присоединения боковых килей лба к темени, но у *Tachorga* боковые кили лба сверху редуцированы и не вполне ясно прослеживаются; напротив, у *Tilimontia* поперечный киль лежит позади места их прикрепления. Во всех этих случаях впереди апикального участка темени лежит ясная апикальная мозоль, в каждом случае имеющая свои особенные очертания. У *Almana* мозоль маленькая, лежащая целиком между местом соединения килей темени и промежуточных килей лба, у *Tilimontia* — большая, заходящая ниже места соединения промежуточных килей лба, у *Tachorga* то же, но с более развитой нижней частью и укороченной верхней.

Внешне сходное с *Tachorga*, *Tilimontia* и *Almana* строение головы имеют роды *Yucanda* и *Acinaca* из трибы *Orgeriini*, но апикальная ячейка головы у них является увеличенной апикальной мозолью, а не частью темени. Гомология апикальной ячейки *Orgeriini* с апикальной мозолью хорошо прослеживается при сравнении *Yucanda* и *Acinaca* с близко родственными родами *Orgamara* и *Aridia* соответственно, которые имеют нормально развитую апикальную мозоль, занимающую точно то же место в конструкции головы.

Лоб *Orgeriinae* вытянутый, параллельнобокий, с вогнутым клипеальным краем и различно оформленным верхним лбно-теменным краем. Большинство килей всегда развиты, в немногих случаях бывают более или менее редуцированы верхние или средние части боковых килей, и редко частично редуцируется средний киль лба. Апикальная мозоль небольшая или крупная, обычно округлая, но бывает поперечно или продольно вытянута, в последнем случае часто приобретает вид апикального кля.

В подсемействе можно выделить два главных типа лба: плоский лоб *Ranissini*—*Colobocini* такого же типа, как у *Dictyopharinae*, без сенсорных ямок, и поперечно выпуклый лоб с сенсорными ямками *Almanini*—*Orgeriini*. Первый тип отличает плоская форма, сохраняющаяся от клипеуса до уровня верхних краев глаз, а у короткоголовых форм почти до вершины. Выше уровня глаз боковые доли лба, перегибаясь вдоль продольной оси, переходят к вершине головы на ее боковые стороны в вертикальную плоскость, в то время как средние доли сохраняют свое положение до вершин. Для второго типа характерен перегиб боковых долей в косую или даже вертикальную боковую плоскость, начиная от нижних краев глаз или даже от низа над эпиклипеальными долями. Такое положение долей свойственно личинкам *Orgeriinae*,

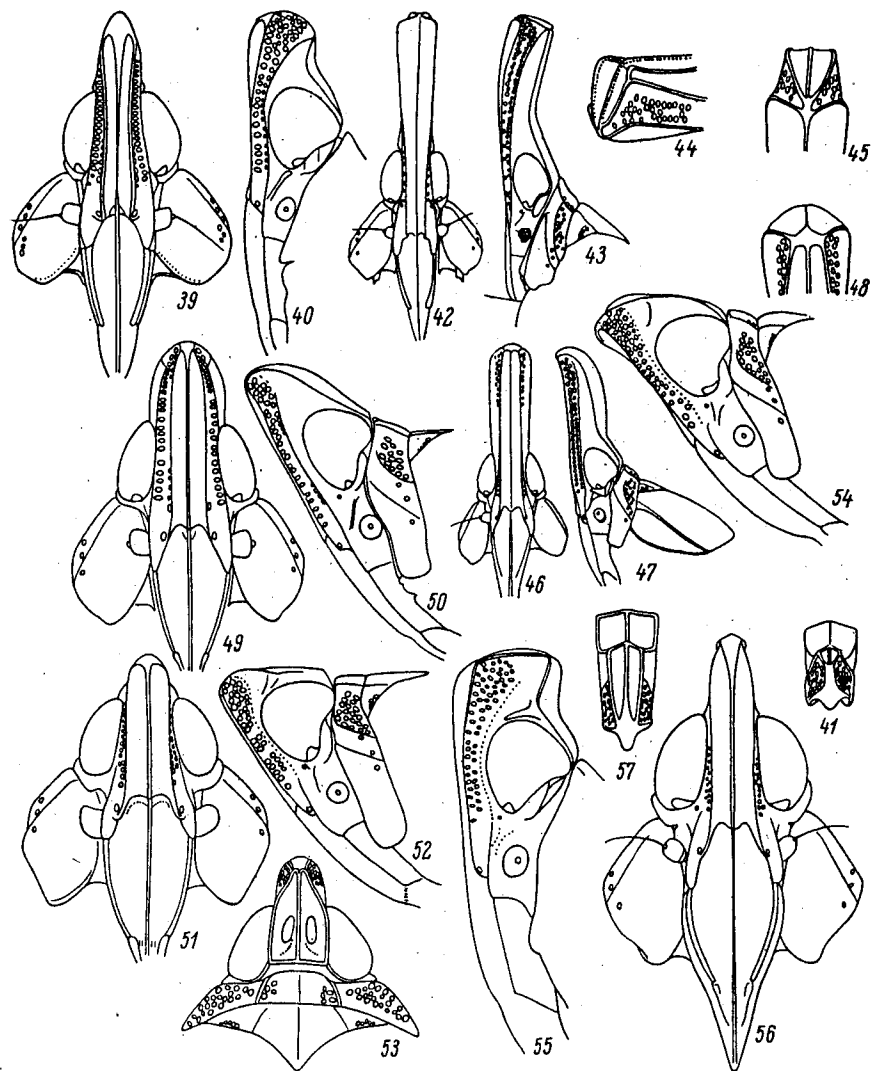


Рис. 39—57. Передняя часть тела, вид спереди снизу и сбоку. Представители трибы *Almanini*.

39—41 — *Tilimontia canariensis* (41 — вершина головы, вид спереди сверху); 42—45 — *Almana longipes* (44 — вершина головы косо сбоку сверху, 45 — вершина головы спереди); 46—48 — *Bursinia elongatula* (48 — вершина головы спереди); 49, 50 — *Iphicara fasciata*; 51—53 — *Parorgerioides immundus* (53 — передняя часть тела сверху); 54 — *P. pardoi*; 55—57 — *Tachorga recurviceps* (57 — вершина головы, вид спереди сверху).

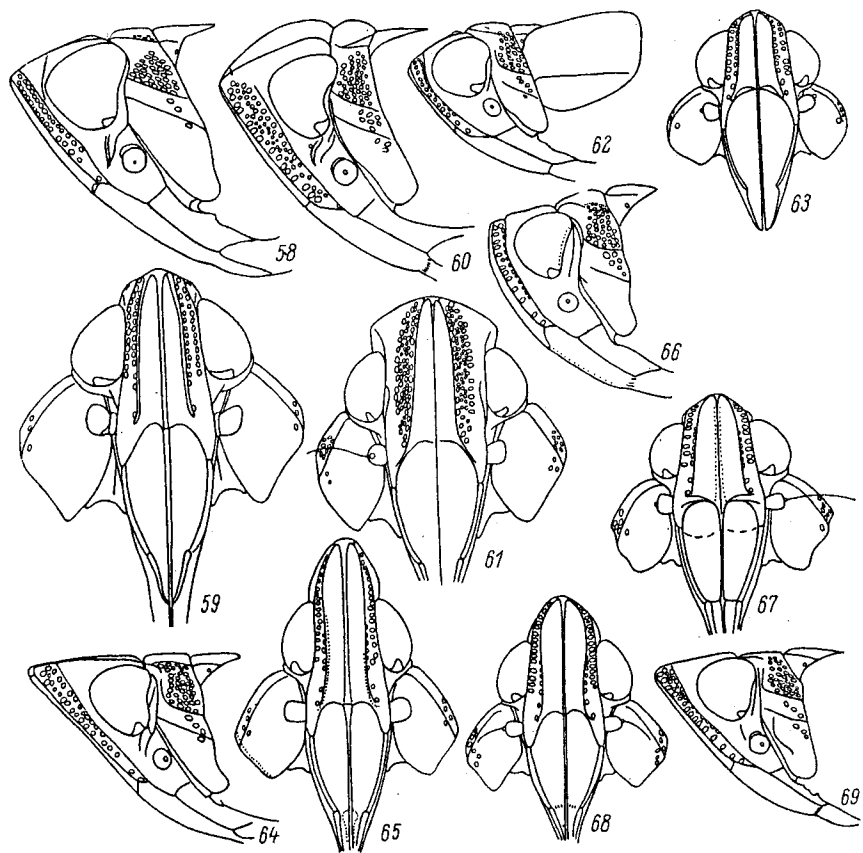


Рис. 58—69. Передняя часть тела, вид спереди снизу и сбоку. Представители трибы Almanini.

58, 59 — *Nymphorgerius rotundus*; 60, 61 — *Haumavarga fedtschenkoi*; 62, 63 — *Scirtophaca junatovi*; 64, 65 — *Coppidius semidesertus*; 66, 67 — *Stephanorgerius zaisanensis*; 68, 69 — *Mesorgerius rysakovi*.

включая и трибы Ranissini—Colobocini (для последней предположительно).

Как показывает изучение личинок младшего возраста, лобный киль выше места прикрепления промежуточных килей гомологичен апикальной мозоли; эта гомология объясняет заворот верхней части лба на теменную поверхность. Вариантом описываемого типа является голова в родах *Yucanda* и *Acinaca* с расширенной в ячейку апикальной мозолью.

Мелкие Внутренние доли у лба второго типа (трибы Almanini и Orgegini) несут сенсорные образования, называемые сенсорными ямками. Сенсорные ямки разделяются на более крупные основные и более мелкие дополнительные.

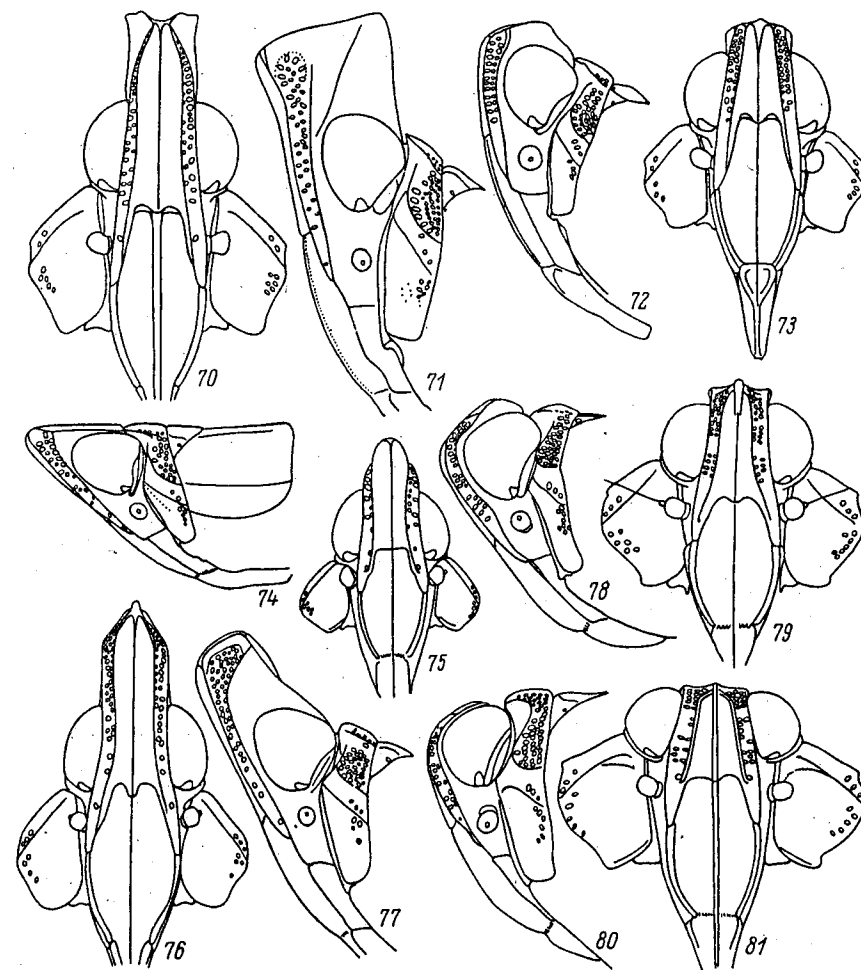


Рис. 70—81. Передняя часть тела, вид спереди снизу и сбоку. Представители трибы Almanini.

70, 71 — *Tigrahauda liarata*; 72, 73 — *T. ototettigoides*; 74, 75 — *Orgamarella lata*; 76, 77 — *Kumlika recurviceps*; 78, 79 — *Ototettix auritus*; 80, 81 — *Repetekia orbicularis*.

Постклипеус имеет вытянуто-овальную форму и по степени развития варьирует от узкого пологокрышевидного в поперечном сечении и слабо вдающегося в лоб до широкого вздутого, глубоко вдающегося в лоб. В трибах Ranissini и Colobocini постклипеус не бывает расширен и вздут, он обычно плоскокрышевидный и вдается в лоб пологозакругленно или трапезиевидно только до уровня усиков или еще слабее. Вдающаяся в лоб часть постклипеуса составляет $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ его общей длины, ее ширина

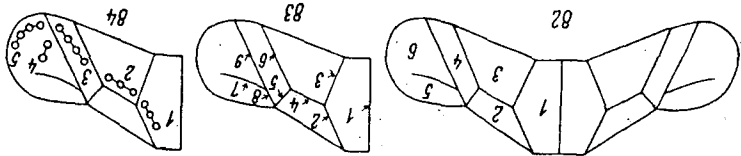
У *Orgellina* на шеках волеиз леба на уровне нижних краев рудименты глазков, наиболее постоянны они у родов *Almana*, *Bursinia* и близких им, однако бывают заметны также у *Ranissini* головы (*Asiaca*).

или видоизменяется в связи с расширением затылочной части заглазничная поверхность вторично уплощается (*Ticida*, *Aridia*) киль, образуются угловидные тупые выступы. В ряде случаев заднюю поверхность, и вниз, перед переходом в подглазничную. Часто на заглазничном вздутьи сверху, где киль выходит на его четко переходит в подглазничный киль, если последний развит. Киль, отходящий от фасцированного края косо назад вниз и ду- ший дугой по заднему краю вздутья вниз, где он более или менее небольшое, более или менее почковидное, у *Almani* оно несет заглазничное вздутье. У *Orgellini* это вздутье выглядит как *pmi* и *Orgellini* вздувается и расширяется, образуя так называемое тый в примитивных трибах *Ranissini* и *Colobocini*, у многих *Alma-* и приподнята в виде валика. Этот валик, узкий и слабо приподня- вой и нижней части отделена от оматидиальной части желобком срезанной задней стенки и также лишенная оматидиев, в боко-

Задняя закраина глазной выгуклости, граничащая с ее плоско- вило, черная и очень блестящая. долей лавной нерезкой перетяжкой; такая вздутая часть, как пра- влю часть постклипеса, отделенная по концам эпиклипеальных (*Otagellus*). В ряде случаев вздуется только вентрившаяся выше уровня усиков или даже до уровня нижних краев глаз (заметно шире леба), вздут и часто сильно вдается в лоб — почти особенно в первой, постклипес бывает значительно расширен обычно превосходит длину. В трибах *Almani* и *Orgellini*,

План и номенклатура: 82 — прей (1 — дискальное поле, 2 — постоклюарное, 3 — боковое, или предклипеовое, 6 — заднее подклипеовое, или заклипеовое, 4 — надклипеовое, 5 — переднее подклипеовое, или паранотум; 5—6 — подклипеовое поле); 83 — киль (1 — средний киль диска передне- спинки, 2 — переднедискальный киль, 3 — заднедискальный, 2—3 — боковой киль диска; 4 — постоклюарный киль, 5 — субоклюарный, 6 — боковой киль верха передне- спинки); 84 — сенсорных ямок (группы: 1 — дискальная, 2 — латеральная, 1—2 — явно- тальная; 3 — верхняя паранотальная, 4 — передне-нижняя паранотальная, 5 — задне- нижняя паранотальная, 4—5 — нижняя паранотальная).

Рис. 82—84. План строения передне-спинки и номенклатура ее частей. Схематиче- ская развертка.



и *Orgellini*. Под глазами на шеках бывает развит подглазничный киль, более обычный в трибе *Almani*. Другие кили на шеках обычно нет, только в подтрибе *Orgellina* выражен в виде бугорка нижний конек постглазничного киль.

Строение усиков у всех носатов весьма единообразное, некото- рые различия наблюдаются только в количестве пинариев (рис. 138—146).

Передне-спинка несет у носатов борозту скульптуру в виде килей. Эти кили у всех Fulgoroidea имеют общую природу, и их гомология довольно легко прослеживается. В различных семействах у разных представителей одного семейства часть килей подвергается редукции, но при этом обычно легко устано- вить, какие кили сохранились, сравнивая с общей схемой (рис. 82—84). Наиболее полно такая схема сохранилась у личинок *Achillidae*, в частности у видов рода *Cixidia*, но также в достаточно полной мере выражена и у *Dictyopharidae*. Выяснению гомологии килей помогает расположение сенсорных ямок (см. с. 34). Кили повялись, очевидно, прежде всего у личинок со слабо склеротизо- ванными покровами как ребра прочности, большей частью вдоль групп сенсорных ямок, которые также изначально свойственны только личинкам. Ямки и у много часто вызывают возникновение около них килей — у *Almana* на шитке, у подвинутых *Orgellini* на бруске и т. п.

На передне-спинке личинок ясно различаются четыре группы сенсорных ямок, которые развиты также и на двух других сегмен- тах груди, причем три внешние группы припадают там на зачатки крыльев, причем три внешние группы припадают там на зачатки крыльев, что особенно ясно видно на пятой стадии личинок. Это позволяет считать три внешние группы ямок относящимися к паранотуму согласно паранотальной теории происхождения крыльев. В таком случае те части передне-спинки, на которых расположены гомологичные птероторакальным внешние группы сенсорных ямок, с известной степенью вероятности могут быть приравнены к паранотуму. Необычное положение боковых частей передне-спинки на месте птеритов птероторака также характерно для развивающегося гомолога. В дальнейшем к предполетным пропаранотам применяется название «бочки передне-спинки». Границу собственно передне-спинки обозначает боковой киль передне-спинки, лежащий между обычно разволенной эвнотальной группой и тремя паранотальными. Верх передне-спинки раздвигается на диск и боковые доли.

У носатов обычно хорошо выражены средний киль, боковые и паранотальный киль, боковой киль верха передне-спинки и паранотальный киль боков передне-спинки бывает развит только у некоторых представителей подсемейства *Dictyopharidae*. Чаше редукцируются заглазничные, реже заднебоковые кили диска. Редукция заднебоковых килей на диске начинается с задних концов. Во многих случаях переднебоковые кили диска

плавано переходят в заглазничные, а те в свою очередь в боковые кили, образуя непрерывный изогнутый киль. В роде *Haemaphys* редуплицирован средний киль переднеспинки.

Общая конфигурация переднеспинки (рис. 1—81) сохраняется достаточно строго. Боковые края верха переднеспинки варьируют по степени расширения назад, однако никогда не приближаются к парамеллярным, диск переднеспинки или слабо выдается вперед по отношению к заглазничным килям, а задний край верха переднеспинки изменяется у разных представителей от умеренно тупоголового, округло или трапециевидно возгнутого до прямого (*Colobocis*, *Repetekia*). У крылатых *Dictyopharinae* выемка глубока. Глубина выемки заднего края скореплированная, кроме того, с длинной головой и строением тела: у более вытянутых форм выемка глубока.

На боцках переднеспинки в тридах *Almani* и *Orgelini* бывают развиты округлые вздутия — мамониды, обычно сильно бугристые, гладкие и черные; они или лежат целиком под горизонтальным килем боцков или верхним краем слетка переходят через него, сражкаясь киль в этом месте (некоторые представители родов *Nymphorghetus*, *Parorghetoides*, *Ticida* и др.). Мамониды обычно развиты у видов с аналогично вздутым и обособленным верхним участком постклипелуса.

Для трид *Ranissini* и *Colobocini* характерен широкий короткий диск переднеспинки, несущий посредине каждого своего поля два близлежащих выемления.

В тридах *Orgelini* и *Almani* у более примитивных представителей боковые кили развиты полностью (группа *Almana*, *Nymphorghetus*, *Orgetus*, *Deserta*, *Orgama*), при этом бывают полностью развиты и заглазничные кили (*Almana*, *Deserta*, *Orgama*), хотя в большинстве случаев их внутренне, при-дисклянные части сглажены. В роде *Tigrahauda* заднебоковые кили в задней части иногда нечеткие, у родов *Haemaphys*, *Mesorghetus*, *Orgamarella* и *Ototettix* их нет, так же как у *Yucanda* и подтрибы *Ticidina*. У *Almani* отсутствие заднебоковых килей диска скореплировано с редукцией внутренних частей заглазничного кила, однако в группе *Ototettiges* и особенно у *Repetekia* заглазничный киль вторично развит почти полностью. Полностью развит заглазничный киль в подтрибе *Ticidina*, он здесь составляет единое целое с переднебоковым килем диска и боковым килем переднеспинки.

Дисклянная группа сенсорных ямок четко обособлена лишь в том случае, если развиты заднебоковые кили диска. Тогда она состоит либо только из трех основных ямок, либо из них и нескольких дополнительных, которые образуют 1—2 ряда, парамеллярных основном, и содержат не более 2—3 ямок в ряду; лишь в роде *Nymphorghetus* число ямок возрастает, дополнительные ямки сгруппированы и заполняют большую часть поверхности диска, начиная от его боковых килей. Боковые доли переднеспинки сплошь

покрыты сенсорными ямками, среди которых выделяются несколько более крупные — основные, расположенные вдоль заглазничных и боковых килей и представляющие прямое продолжение дискального ряда основных ямок, если заднебоковые кили диска не развиты. В последнем случае ямки либо заполняют весь или почти весь диск (*Scitrophaca*, *Tigrahauda*, гр. *Ototettiges*), либо полностью или почти полностью составляют диск свободным вследствие исчезновения или отупления на бока всех ямок, включая основные (*Mesorghetus*, *Haemaphys*).

Бошки переднеспинки несут группу ямок над горизонтальным килем и группу ямок под ним. Подкилевая группа ямок соответствует 4-й и 5-й группам ямок исходной схемы. Часто накилевая группа представляет два ямки, а подкилевая одной (гр. *Almana* за исключением *Timonilla*, иногда видя род *Nymphorghetus* и некоторые другие), однако в ряде случаев надкилевая группа увеличивается до 3—5 ямок, а подкилевая до 5—7, причем в группе *Scitrophaca* характерно численное преобладание ямок над килем, а в группе *Ototettiges* — под килем.

Средняя часть. Большинство отличий в строении средней аксиллярных склериты, их рудименты отчасти сохраняются в виде неопределенных склеротизованных участков. Преларный мост сильно утончается и ослабевает, на нем исчезает нижний бугорок и киновидачная лопасть. Тергиты также исчезают. Передний и средний крыловые отростки спинки почти неразличимы, задний отступает так же, как у остальных носатов. Субаллярная пластинка редуплицируется, но сохраняется, как бы занимающая местоположение заднего спинного крылового отростка, однако ее гомология ясна, так как она четко соединяется с постнотумом. Крыловой V-образный уступ и лежащая позади него складка скутеллярной сильно сокращаются — уступ низкий, складка тонкая, паз между ними стьющей части края клявуса. Постнотум также сильно сокращен: глубокий и резкий; в этот паз входит киль, дульный по соответствующей части края клявуса. Постнотум также сильно сокращен: в средней части под скутеллярной складкой уверенно не распознана, его боковые части, лежащие свободно, ослаблены и не соединены четко с эпимером, заканчиваясь более или менее свободно у его края. Полностью редуплицирована постфрета. Заднеспинка плотно сростается со среднеспинкой в единое механическое целое. Бошки средней части более плоскими и менее вытянутыми. Верхний край эпистерна сужается, здесь исчезает губовидный киль, фиксирующий костяный край крыла, на внутренней стенке редуплицируется лопасть, служащая для прикрепления лета-

тельной мышцы. Косой киль на эпимере, фиксирующий костальный край крыла, смещается от ее верхнего края вниз, так как элитры распространяются на бочки вниз, охватывая их верхние части с боков. В стеральной области для *Orgeriinae* свойственна редукция префуркальной части, как говорилось выше; в эндоскелете — вытягивание плевральных и внешних ветвей стеральных апофиз и их непосредственное смыкание. В целом тергоплевральная скелетная связь теряет в прочности, а стерноплевральная усиливается. Сокращение длины среднеспинки приводит к относительно продвижению назад вершин передних тазиков.

Разнообразие в строении среднегрудного сегмента у *Orgeriinae* сводится к небольшим изменениям пропорций, заметным прежде всего по соотношениям щитка то более короткого и широкого, то более длинного и узкого. У более вытянутых форм, кроме того, передний, видимый из-под переднеспинки край становится часто более выпуклым. Наибольшее разнообразие наблюдается в скульптуре щитка. Три его продольных кия ясно и резко выражены почти во всех случаях, только у *Elysiaca oshanini* и *Acinaca lurida* кили могут быть незаметны — боковые у первого и все три у второго. В трибах *Orgeriini* и *Almanini* часто бывает выражен еще поперечный киль, объединяющий передние концы продольных килей и идущий сразу позади края переднеспинки. У *Almanini* этот киль бывает выражен только между концами боковых килей, за исключением *Almana*, у *Orgeriini* он простирается далеко в стороны, аналогично развит поперечный киль и у *Almana*.

Боковые части щитка снаружи от боковых килей и позади переднего кия, если он здесь развит, у представителей триб *Almanini* и *Orgeriini* несут сенсорные ямки. В трибе *Orgeriini* эти ямки расположены кучкой, они всегда многочисленны. В трибе *Almanini* их либо несколько (3—5) и они расположены в поперечный ряд за исключением одной ямки, лежащей позади ряда (гр. *Almana*), либо ямка всего одна, иногда и эта ямка уменьшается или исчезает.

Заднегрудной сегмент в значительной степени изолирован от непосредственного активного контакта с внешней средой: сверху он прикрыт надкрыльями, снизу — тазиками средних ног, вдоль его плевральных частей вплотную двигаются бедра задних ног, вдоль его плевральных частей вплотную двигаются бедра задних ног при прыжках и ходьбе. Эти обстоятельства, а также то, что сегмент связан с важными и совершенными функциями прыжка, определяют его малую изменчивость и большое однообразие строения у носаток и *Fulgonoidea* в целом.

Особенности строения заднегруды у *Orgeriinae*, можно сказать, целиком связаны с утратой ими полета. У них исчезают вторая и третья фрагмы, служащие для прикрепления продольных крыловых мышц, исчезают косые перепончатые пространства, отделяющие, по Крамеру (Крамер, 1950), прескутум от скутума, которые придавали метанотуму большую гибкость, необходимую для

работы крыльев, редуцируются задние крылья и исчезают аксиллярные склериты, а постнотум сужается до узкой полоски. Исчезновение вторых фрагм позволяет вершинам метэпистернальных аподем продвинуться вперед в область среднегруды, ложась вдоль ее тергальной стенки. Этот процесс наиболее далеко заходит у *Almanini*, у которых вершины аподем заднегруды продвигаются даже в заднюю половину переднегруды. Получается, что почти весь грудной отдел занят двумя мощными прыгательными мышцами. Однако такое продвижение мышц вперед по грудному отделу осуществляется главным образом не за счет их относительного увеличения, а за счет сокращения в длину среднегруды и отчасти заднегруды в связи с редукцией крыловой мускулатуры. Прыгательная мускулатура занимает место, освободившееся от крыловой. Продвижение заднегруды вперед заметно по смещению надреза эпистерна, который у *Dictyophaginae* лежит позади и снизу от заднего угла мезэпимеров, у *Ranissini* приблизительно подходит к этому углу, а у *Almanini* лежит гораздо выше его, подходя к заднему концу кия мезэпимера.

Ходильные ноги носаток наиболее значительно различаются по длине и особенно по степени расширения бедер и голеней; наблюдаются также различия и в строении тазиков. Латеральный киль передних тазиков в ряде случаев резко повышается к дистальному концу тазика и здесь обрывается уступом. Такой гипертрофированный киль присущ всем низшим представителям триб *Orgeriini* и *Almanini* и некоторым другим, отличающимся длинными и расширенными бедрами и голеними передних и средних ног. Средние тазики отличаются постепенной редукцией мероканты у более продвинутых представителей.

Передние и средние лапки (рис. 85—99) имеют практически идентичное строение. Общее количество щетинок на лапках и правильность их расположения в основном зависят от размеров лапки: у видов более крупных (с более крупными лапками) щетинки полимеризованы и ряды их сбиты. Первый и второй членики этих лапок снизу несут по паре так называемых саркохет — щетинок со стекловидным утолщенным телом и заостренной (акутелла) или затупленной (плателла) вершиной. У *Dictyophaginae* встречаются только акутеллы (рис. 85, 86), у *Orgeriinae* — только плателлы (рис. 87, 88, 93—98). И в том и в другом подсемействе известны случаи замены саркохет на простые толстые щетинки. Среди *Orgeriinae* саркохет (плателл) нет у рода *Tigrahauda* из *Almanini* и у всех представителей *Orgeriini* (рис. 89—92, 99).

Форма плателл у *Orgeriinae* претерпевает ряд прогрессивных изменений. У *Ranissini* плателлы длинные и узкие, их брюшко (нижний утолщенный бок) в профиль выражено относительно слабо. У *Almanini* плателлы последовательно укорачиваются и утолщаются, достигая наивысшего выражения этих особенностей в группе *Ototettiges*.

В трибе Orgeriini, утратившей плателлы, идет усиление простых щетинок, заместивших плателлы; в наиболее продвинутом роде *Acinaca* соседние щетинки второго ряда также уподобляются тем, которые замещают плателлы.

Претарсус имеет одинаковое строение на всех трех парах ног (рис. 100—104). При этом аролий у Dictyopharinae несет 4 щетинковидные сенсиллы, а у Orgeriinae. — 2. В подсемействе Orgeriinae наблюдается скоррелированное изменение строения претарсуса у разных групп. Полное число коготковых щетинок (4) характерно для претарсуса с относительно короткими коготками и большим широким аролием (Ranissini, а также все Dictyopharinae). В общих чертах, чем длиннее коготки, тем они острее, тем меньше они несут щетинок и тем меньше и уже аролий. Наиболее длинные коготки и маленький узкий аролий наблюдаются у родов высших Almanini (*Tigrahauda*—*Ototettiges*), у которых коготковая щетинка всегда одна или их нет вовсе. Очевидно, при удлинении коготков часть функций аролия и коготковых щетинок переходит к самим коготкам.

Задние ноги (рис. 1, 137, 143). Изменения в строении задних ног у разных представителей носаток сводятся главным образом к некоторому изменению общей длины ног по отношению к размерам тела, прямо скоррелированному с изменением длины передних и средних ног, к изменению соотношения длины бедер и голеней, к изменению числа боковых зубцов на голени, к степени выраженности килей на бедрах и голени, но прежде всего к перестройкам в дистальном гребне зубцов на голени и к изменению числа зубцов в дистальных гребнях лапок.

Число боковых зубцов на голени колеблется от 3—5 до 7—9, при этом можно подметить прямую связь числа зубцов с размерами особи и обратную — со степенью продвинутой, однако поскольку в целом прогрессивные представители Orgeriinae мельче примитивных, то трудно выяснить долю участия каждой тенденции в суммарном результате.

Вершина голени снизу несет ряд зубцов, разделенный на две группы — внешнюю и внутреннюю. Три зубца внутренней группы сильнее выдаются назад, чем соседние с ними зубцы внешней, которые равномерно удлиняются к наружному краю. Число зубцов внешней группы колеблется у Dictyopharinae от 4 до 6 в разных трибах, у всех Orgeriinae, кроме Ranissini, их 4, у Ranissini — 5. В исходном случае чередуются зубцы более длинные, лежащие ближе к оси голени, и более короткие, лежащие немного дальше, образуя два нерезко разделенных ряда, крайние зубцы при этом всегда принадлежат к более длинным. В некоторых случаях первоначальное расположение зубцов видоизменяется: часто более короткие и более длинные зубцы бывают выстроены в один ряд, сохраняя исходную разницу в длине; в наиболее уклоняющемся случае в группах Orgamarellae и Ototettiges все зубцы ста-

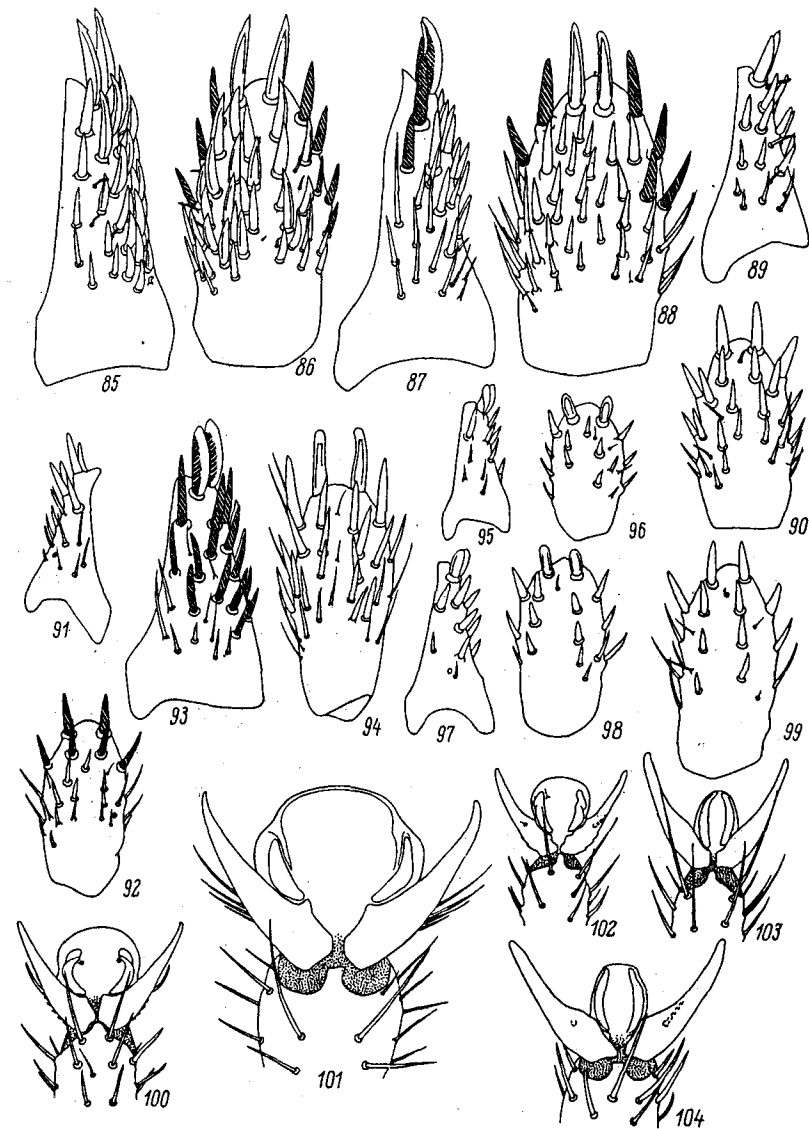


Рис. 85—104. Детали строения ног у Dictyopharinae: первый членок передних лапок снизу и сбоку (84—99) и претарсус передних лапок сверху (100—104).

85, 86 — *Dictyophara europaea*; 87, 88 — *Elysiaca ferganensis*; 89, 90 — *Orgerius* sp.; 91, 92 — *Acinaca lurida*; 93, 94 — *Nymphorgerius reuteri*; 95, 96 — *Scirtophaca subtilis*; 97, 98 — *Kumlika recurviceps*; 99 — *Tigrahauda tiarata*; 100 — *Orgerius* sp.; 101 — *Elysiaca ferganensis*; 102 — *Scirtophaca subtilis*; 103 — *Tigrahauda ototettigoides*; 104 — *Kumlika recurviceps*.

новятся очень похожими, совершенно равномерно распределены, расстояние между ними в один-два ряда. Число зубцов на вершинах первых члеников задних лапок варьирует от 6 до 20—22 у разных представителей. Индивидуальная вариация при этом ограничивается 2—3 зубцами. Чаше всего число зубчиков на обоих члениках одинаково, такое бывает у всех *Dictyopharinae* и у большинства *Orgelinae*, однако у некоторых представителей *Kanissini* имеется тенденция к превышению числа зубчиков на базальном членике на 2—4 (например, у *Sphenocratus lukjanovitschi*, *Elusica ferganensis*), а у некоторых *Almani* — на среднем членике на 4—6 зубчиков (у *Nimphorgheris gussakovskii*, *N. medius*), в менее сильной степени у некоторых *Bursina* и *Parorgeloides*. В самых общих чертах удается наметить связь числа зубчиков с характером местообитаний, населяемых тем или иным видом. Большое число зубчиков, как правило, свойственно видам, заселяющим более густую и высокую растительность, малое — видам преимущественно пустынным, живущим на разреженной растительности.

Этиры Orgelinae (рис. 1—38). В отличие от подавляющего большинства нормальных летающих Dictyopharinae передние крылья у Orgelinae превращены в плотные укороченные элитры, которые неподвижно укреплены на теле в положении, отвечающем положению покоя у летающих форм. Телулы и все аксиллярные образования совершенно редуцированы. Элитры прикрывают задний край среднеспинки позади скutelлярного углубления, заднеспинку и 2—3 первых тергита брюшка. Задний край элитр почти прямой или слегка косо обрублен, так что задние края обеих элитр вместе образуют более или менее ясный возвышенный угол. Задний край элитр проецируется обычно на III тергит брюшка. У представителей *Kanissini* с типологично скошенными задними краями элитр они по бокам немного заходят даже на IV тергит, обрываясь по середине у переднего края II. У других *Kanissini*, например элитр этот край идет вдоль задней половины III тергита. У высших *Almani* средние части тергитов брюшка типологично подвижно прилегают к краям подстилающих тергитов, так как у них тергиты примерно настолько же типологично продвинуты вперед. Для *Orgelini* вообще характерно укорочение шва элитр и сильное закругление их задних внутренних углов. На элитрах *Orgelinae* расширяется коstantialная область крыла, costальные края элитр смешаются несколько вниз по плевральным частям груди.

Пришитковая, базальная часть заднего края служит для фиксации элитр на теле. Здесь выделяются три типа крепления,

сменяющие друг друга в основной линии эволюции *Orgelinae*. Примитивный тип, характерный для *Kanissini*, мало чем отличается от механизма фиксации крыльев в покоя у летающих *Dictyopharinae*. Клавалярный бортик (нижний край заднего края *главуса*), узкий и крепкий, входит в паз, образованный скutelлярным углублением и скutelлярной складкой. Основную функцию выполняет так как бортик легко выходит из паз. Крыло у основания крышевидно сложено по субcostальному килю без каких-либо дополнительных усложнений. Основание крыла слегка поворачивается вперед до рода *Nimphorgheris* и, по-видимому, всем *Orgelini*. В этом типе основание крыла становится возвышенным в форме трехкратной крыши или колпачка за счет внедрения разросшегося переднего края основания крыла чуть расширен и отогнут назад, образуя небольшую гуду, образованную здесь задней стенкой паз; на остальном протяжении он мало чем отличается от бортика у первого типа, но плотнее подогнан к пазу. В третьем типе, свойственном высшим *Almani*, к вышесказанным структурам прибавляется замок в виде двойного паз, который соединены элитры по своему контакту (шву элитр) позади шитка.

Висцеральный отдел брюшка. III—VII тергиты брюшка носаток несут в той или иной степени развитый средний продольный киль. У крылатых форм он развит всегда слабо. У короткокрылых — *Orgelinae* — тергиты кроме среднего киля несут еще некоторые дополнительные, которые, впрочем, у личинок *Dictyopharinae* также бывают наменьше.

В подсемействе *Orgelinae* наблюдаются некоторые модификации в строении латеральных частей тергитов. Исходное состояние, выраженное в подтрибе *Kanissina*, заключается в отгибании боков до отвесного положения; при этом отогнутые части (латеральное поле) совнутри отращиваются килем (сублатеральным). Латеральный киль на III тергите спешит на латеральный тип к наружному краю латерального поля как продолжение присоединен смежный склеротизованный участок стимальной борозды, и при этом период оформлен более или менее четким килем (латеральным). Экстралатеральное поле и латеральный киль примерно в том же виде представляются и в прочих трибах. С образованием экстралатерального поля латеральное поле снова возвращается в исходное положение.

Наиболее постоянно и всегда резко выражен у носаток средний латеральный киль, который присущ также всем другим *Fulgoroidea* латеральный киль, и всегда развита у их личинок. Средний латеральный киль у представителей триб *Colobocini*, *Orgelini* и *Almani* имеет двойную предечу. Вторым по степени выраженности и постоянства является

активные механические функции и контакт с внешней средой. Детали строения гениталий самки, связанные с копуляцией, изменяются гораздо менее или с трудом поддаются обнаружению, так как эти изменения большей частью происходят в несклеротизованных образованиях.

Отверстие влагалища, принадлежа VIII сегменту, лежит практически на границе VII и VIII стернитов, оно обычно окружено мембранозными частями и плохо заметно снаружи. У *Orgeriinae* из средиземноморской группы *Almana* склеротизируется в овальную поперечную очень четкую пластинку (превагинальную) — задний отвесный участок VII сегмента (стернита) впереди вагинального отверстия. У некоторых *Dictyopharinae*, напротив, часть мембраны, лежащая позади вагинального отверстия между вальвиферами и впереди базальных пластинок, склеротизируется в виде отдельной поствагинальной пластинки.

Базальные пластинки первых створок у *Dictyopharinae* и низших *Orgeriinae* имеют неправильную выпуклую форму и приблизительно прямоугольные очертания, их задние края проходят поперечно и не совпадают с лежащим косо на некотором отдалении нижними краями внешних долей третьих створок. У рода *Sphenocratus* и у всех высших представителей *Orgeriinae* базальные пластинки уплощены, тесно сомкнуты, их задние края имеют косое положение, подогнанное к примыкающему нижнему краю внешних долей третьей створки, отчего яйцеклад приобретает более компактные и простые общие очертания. У высших *Orgeriinae* несколько активизируется сочленение между вальвифером и базальной пластинкой.

У примитивных *Orgeriinae* внешние доли первой створки устроены очень сходно, но они иногда несколько шире и всегда несколько ниже в основании. У *Dictyopharinae* варьирует лишь степень развития отдельных зубцов, местоположение третьего зубца апикальной группы и дифференцированность первого гребня-зубца базальной группы; этот гребень-зубец часто распадается на 2—3 расположенных рядом зубца. Базальные зубцы у *Ranissini* при широкой верхней стенке доли имеют характер поперечных гребней, которые могут посередине седловидно понижаться (*Ranissus*) или даже распадаться на пары зубцов — внутренний и внешний; при этом внешние зубцы таких пар могут подстраиваться к апикальной группе, поворачивая свою плоскость. Так, в роде *Elysiaca* в апикальной группе бывает 4, 5 и даже 6 зубцов, растянутых по всей длине доли. У низших *Almanini* происходит более резкая дифференциация апикальной и базальной групп зубцов — апикальная группа всегда четко состоит из 3 зубцов, причем вершинный участок ствола, несущий апикальные зубцы, сильно отогнут вниз. У высших *Almanini* происходит новая перестройка зубцов внешней доли — зубцы апикальной группы поворачиваются в поперечную плоскость, группа теряет ясную обособленность, все зубцы обеих групп

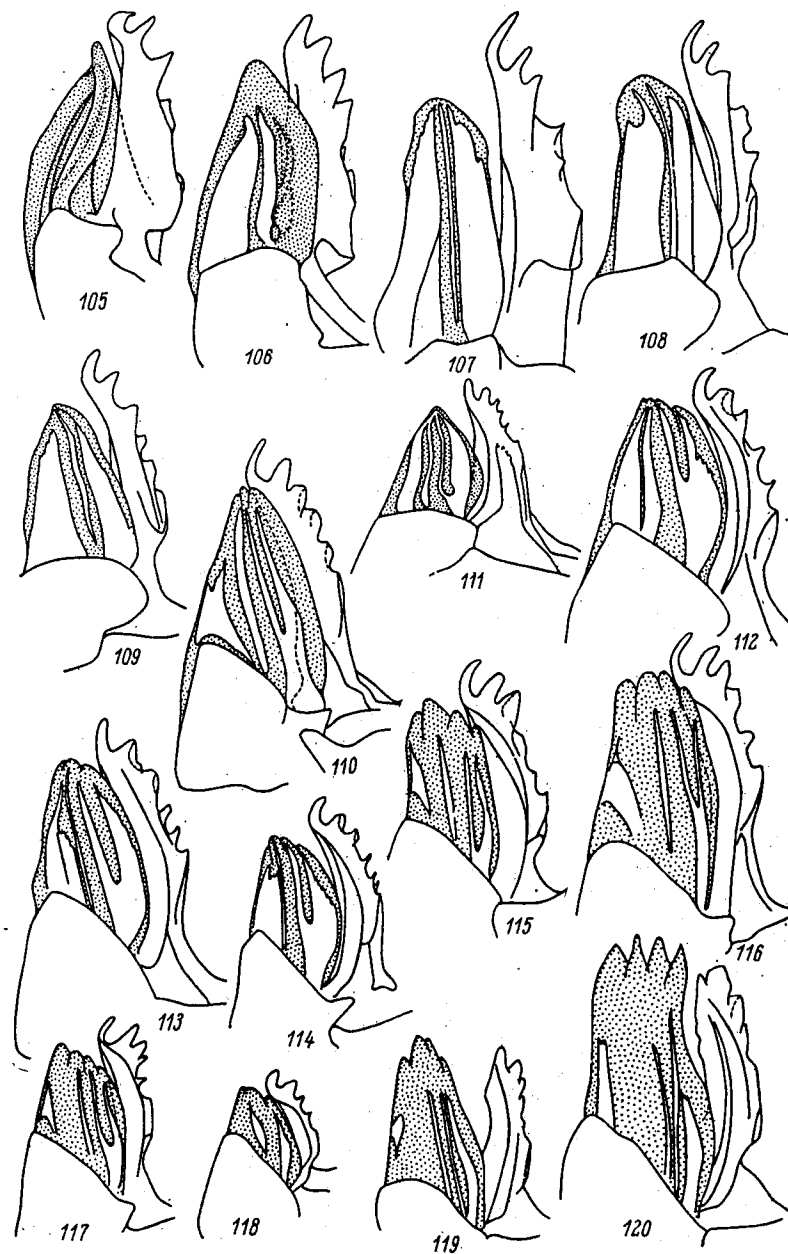


Рис. 105—120. Первые створки яйцеклада *Orgeriinae*, вид снизу.

105 — *Ranissus scytha*; 106 — *Elysiaca oshanini*; 107 — *Phyllorgerius jacobsoni*; 108 — *Sphenocratus palaeomastodon*; 109 — *S. heptapotamicus*; 110 — *Colobocus conspersus*; 111 — *Orgerius* sp.; 112 — *Almana longipes*; 113 — *Bursinia genei*; 114 — *Parorgerioides immundus*; 115 — *Nymphorgerius alboniger*; 116 — *Mesorgerius rysakovi*; 117 — *Tigrahauda ototettigoides*; 118 — *Orgamarella lata*; 119 — *Ototettix jaxartensis*; 120 — *Repektekia orbicularis*.

приобретают сходную поперечную ориентировку. В роде *Repetekia*, кроме того, происходит ослабление первого апикального зубца, смещающегося вниз, и второй зубец становится терминальным.

Внутренняя доля первой створки у Dictyopharinae и примитивных Orgeriinae цельнокраяняя, толстая и слабо склеротизованная, укреплена снизу двумя киями. В трибе Ranissini у части родов эти кили сглажены, а промежутки между ними склеротизованы в 3 пластинки. У Colobocini и более высших Orgeriinae латеральная пластинка склеротизации от вершины более или менее глубоко разделена надвое продольной перепончатой полоской, а край доли расчленен вырезками на 4 заостренные лопасти по числу пластинок, которые входят в них. У высших Almanini (*Kumlika*, *Ototettix*, *Repetekia*) внутренняя доля увеличена и заметно длиннее внешней, тогда как у остальных носаток она короче внешней. Вторая пара створок изменяется мало.

В строении внешней лопасти третьей створки почти все существенные изменения касаются апикального придатка, который из пальцеvidного у большинства Dictyopharinae и у низших Ranissini превращается у остальных Orgeriinae в широкую лопасть, являющуюся продолжением края доли. Превращение пальцеvidного придатка в лопасть осуществляется в нескольких линиях эволюции семейства независимо — у некоторых неотропических Dictyopharinae (*Hyalodictyon*), у рода *Cnodalum* и у рода *Sphenocratus* вместе со всеми высшими Orgeriinae.

Внутренняя доля третьей створки весьма изменчива у разных видов по степени склеротизации и по деталям конфигурации, но не подвержена сколько-нибудь ясно направленным филогенетическим преобразованиям. Можно отметить только, что у высших Almanini происходит редукция нижнебазальных лопастей и вместе с ними продольных мясистых килей позади них; у низших Almanini (группа Almanae) эти кили преобразованы в мясистый пальцеобразный отросток.

Гениталии самца (рис. 121—132). Фаллотека у носаток в самых общих чертах имеет цилиндрическую форму. Ее основание и базальная опора всегда склеротизованы, а дистальные части могут быть снабжены разнообразными, способными раздуваться перепончатыми участками, которые обычно отделены друг от друга склеротизованными в виде пластинки боковыми краями теки. Устье теки открывается поперечной щелью, зажатой, как губами, верхним и нижним пузырями теки, которые с боков разделены латеральной пластинкой. Латеральная пластинка дистально проходит в нижнебоковую стенку верхних пузырей и верхнебоковую стенку нижних. Эти ее две части разделены глубокой выемкой с закругленным окончанием, которая формирует боковые края устья теки. Верхний и нижний края латеральной пластинки, постепенно десклеротизируясь, переходят в соответствующие пузыри. Очень редко верхние и нижние пузыри сливаются по бокам от устья теки (*Ranissus scytha*, *Cnodalum rugosum*). Верхние

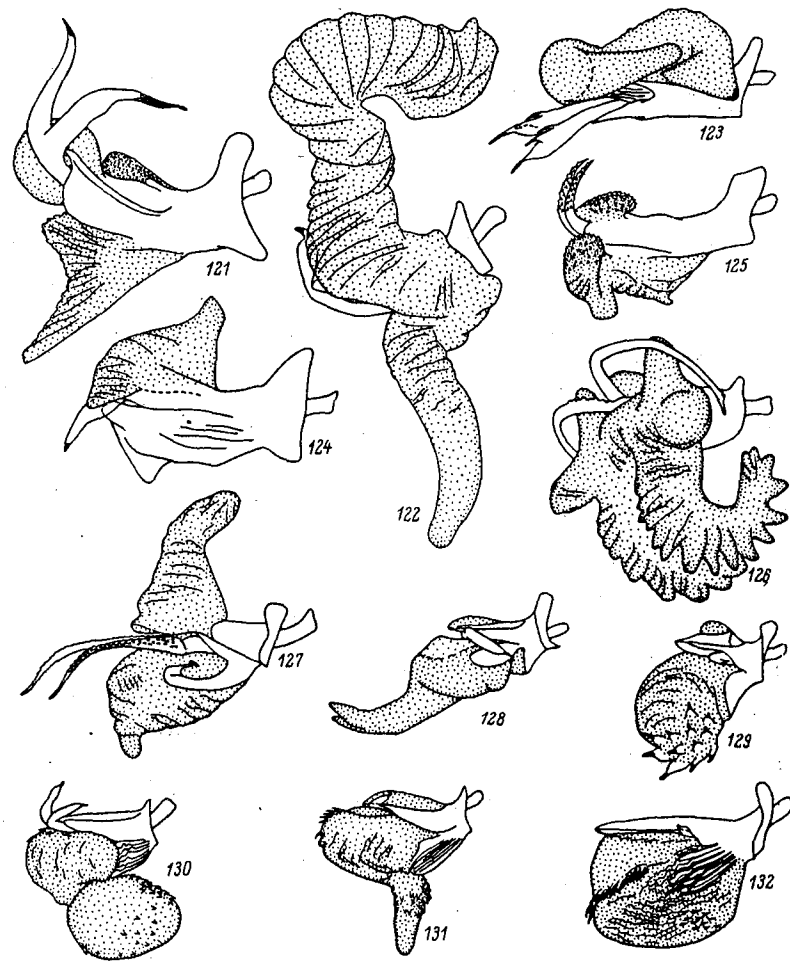


Рис. 121—132. Пенис Orgeriinae, вид сбоку.

121 — *Ranissus acucephalus*; 122 — *Cnodalum rugosum*; 123 — *Sphenocratus heptapotamicus*; 124 — *Colobocus conspersus*; 125 — *Parorgerioides immundus*; 126 — *Bursinia genei*; 127 — *Nymphorgerius plotnikovi*; 128 — *Haumavarga fedtschenkoi*; 129 — *Scirtophaca junalovi*; 130 — *Tigrahauda ototelligoides*; 131 — *Orgamarella lata*; 132 — *Ototellix jaxarlensis*.

и нижние пузыри исходно и обычно парные. Верхние пузыри, как правило, имеют единый купол в средней части протяжения теки и пару отрогов, проходящих дистально. У многих видов рода *Sphenocratus* верхний купол дает возвратный раздваивающийся отрөг, бывают и у нижних пузырей парные возвратные отрөгги (*Haumavarga fedtschenkoi*). Нижние пузыри также имеют общий

Личинки носоток изучены очень слабо (Fulton, Sitrine, 1914; Müller, 1940), а личинки *Orgelini* не изучены вовсе. Данные по личинкам других семейств Fulgoroidea также весьма скудные (Kershaw, Kitchaldy, 1910; Sulc, 1928, 1929; Silvestri, 1934; Lindberg, 1939; Sander, 1956; Вильбасте, 1968).

Среди Fulgoroidea личинки носоток наряду только с личинками свинухек (*Delphacidae*) наиболее приближаются к имаго по облику и образу жизни. По сравнению с имаго личинкам свойственно упрощенное строение двух первых сегментов брюшка, ног и усиков, а также наличие некоторых провизорных структур и органов — сенсорных ямок, восковых желез, пигментов и пигментов в заднебрюди, зучающего спеления задних вертлюгов. Одни из перечисленных отличий от имаго наиболее ярко выражены в младших возрастах, другие в старших, третьи остаются более или менее неизменными на всем личиночном отрезке развития. Отличия в габитусе и пропорциях отдельных частей тела наиболее заметны у младших возрастов. Некоторые структуры, прорисовано

2. Личиночные морфологические признаки и их развитие по возрастам

Личинки носоток изучены очень слабо (Fulton, Sitrine, 1914; Müller, 1940), а личинки *Orgelini* не изучены вовсе. Данные по личинкам других семейств Fulgoroidea также весьма скудные (Kershaw, Kitchaldy, 1910; Sulc, 1928, 1929; Silvestri, 1934; Lindberg, 1939; Sander, 1956; Вильбасте, 1968).

Среди Fulgoroidea личинки носоток наряду только с личинками свинухек (*Delphacidae*) наиболее приближаются к имаго по облику и образу жизни. По сравнению с имаго личинкам свойственно упрощенное строение двух первых сегментов брюшка, ног и усиков, а также наличие некоторых провизорных структур и органов — сенсорных ямок, восковых желез, пигментов и пигментов в заднебрюди, зучающего спеления задних вертлюгов. Одни из перечисленных отличий от имаго наиболее ярко выражены в младших возрастах, другие в старших, третьи остаются более или менее неизменными на всем личиночном отрезке развития. Отличия в габитусе и пропорциях отдельных частей тела наиболее заметны у младших возрастов. Некоторые структуры, прорисовано

купол — основание в средней части теки и пары отрогов дистально. Отроги могут сильно вытягиваться, давая дополнительные втройные отроги и выпуклости. В ряде случаев отроги несут на своей поверхности мелкие шипики или склеротизованные зубцы, в других случаях верхние или нижние пузырь могут быть редуцированы и участки на их месте тогда неспособны раздуваться.

Крючки пенниса высовываются из теки по бокам от верхних парных дистальных отрогов и загибаются обычно навверх и возвратно, однако они высовываются не в самой глубине дистальных вырезок латеральных пластинок, а гораздо дистальнее. В положении покоя пузырь компактно сжаты и выдаются назад округлыми дорсовентрально уплощенными губами с раздвоенной вершиной, где они прижаты друг к другу. Части теки, где расположены пузырь, в покое образуют общую цилиндрическую вальковатую поверхность не шире базальных слопшь склеротизованных частей. Крючки пенниса прижаты сверху к верхним пузырькам.

Латеральные пластинки теки ниже выемки обычно сильно выдаются назад по бокам нижних пузырей и четче отграничены от перепонки пузыря дистально; этот участок латеральных пластинок носит название латеральных пластинок. Они могут быть гладкими, зубчатыми или продолжительно бороздчатыми.

Крючки пенниса всегда более или менее мембранозные, цилиндрические и конические с заостренной и склеротизованной вершиной. Только у *Nymphorgerius skobelovi* вершина притупленная, мембранозная. В большинстве случаев крючки пенниса торчат из теки и могут быть очень длинными, иногда (*Ratuna*, *Mesorgerius submontanus*) они укорочены и из теки не высовываются. Крючки обычно гладкие или поперечно морщинистые, изредка бывают равномерно покрыты зучиками-сосочками (*Nymphorgerius plottikovii*, *Coppa huldaensis*, *Bursinia* spp.), в других случаях могут дорсально иметь ряд мелких отрогов в виде гребня, как бы мелких дополнительных ветвей с заостренными склеротизованными вершинами (*Sphenocratus*), или быть двувершинными, как у многих видов рода *Ranissus*. У *Sphenocratus lukjanovitshi* и *S. tarbagataicus* крючки пенниса кроме ответвляющихся еще округлые задние сразу после выхода крючков из теки. Менее выраженные задние крючков сразу после выхода из теки есть также у *Nymphorgerius skobelovi* и нечто подобное у *Haemaphysa fedtschenkoi*. У некоторых представителей с короткими крючками их этиб жестко фиксирован, иногда это выглядит как смешение апикального зубчика на дорсальную сторону крючка.

Парпалоты, называемые у пикадовых обычно стилусами, несут два зубца. Верхний зубец обычно отогнут вершиной вперед, а нижний вниз и назад. Нижний зубец находится несколько базальнее верхнего или прямо под ним. План строения парпалотов

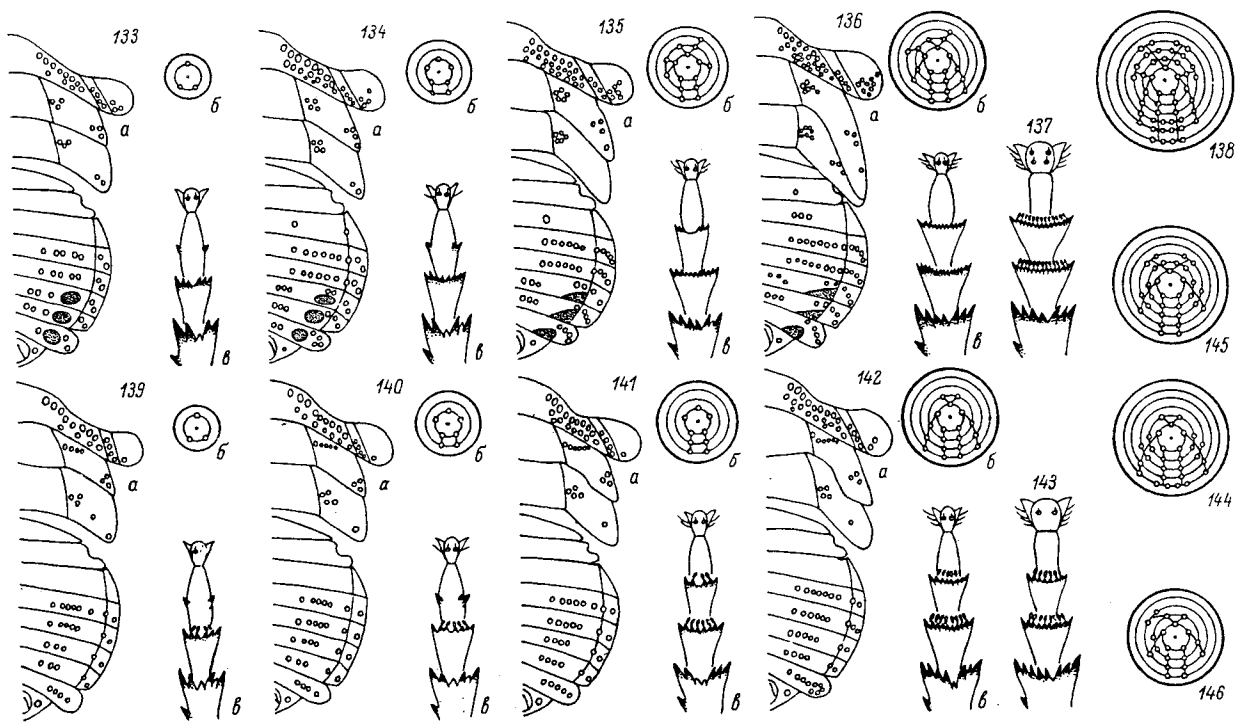


Рис. 133—146. Схема строения различных частей тела личинок Dictyopharidae по возрастам (иногда с данными по имаго).
 а — схематическая развертка тергальных частей груди и брюшка; б — схематическая развертка поверхности второго членика усиков (вид с дистального полюса, передняя часть усика слева), показывающая план расположения ринариев; круги и линии показывают взаимосвязь ринариев по местоположению и порядку появления в онтогенезе; в — схема строения дистальной части задних ног — вершина голени и лапка, вид снизу.
 133—138 — *Dictyophara rannonica* (133 — II возраст, или B₁, 134 — III возраст, или B₂, 135 — IV возраст, или C₁, 136 — пятый возраст, или C₂, 137 и 138 — задняя нога и усик у имаго); 139—144 — *Elysiaca ferganensis* (та же последовательность, как на рис. 133—138); 145 — усик имаго *Nymphorgerius ivanovi*; 146 — усик имаго *Ototettix jaxartensis*.

З. А. Ф. Емельянов

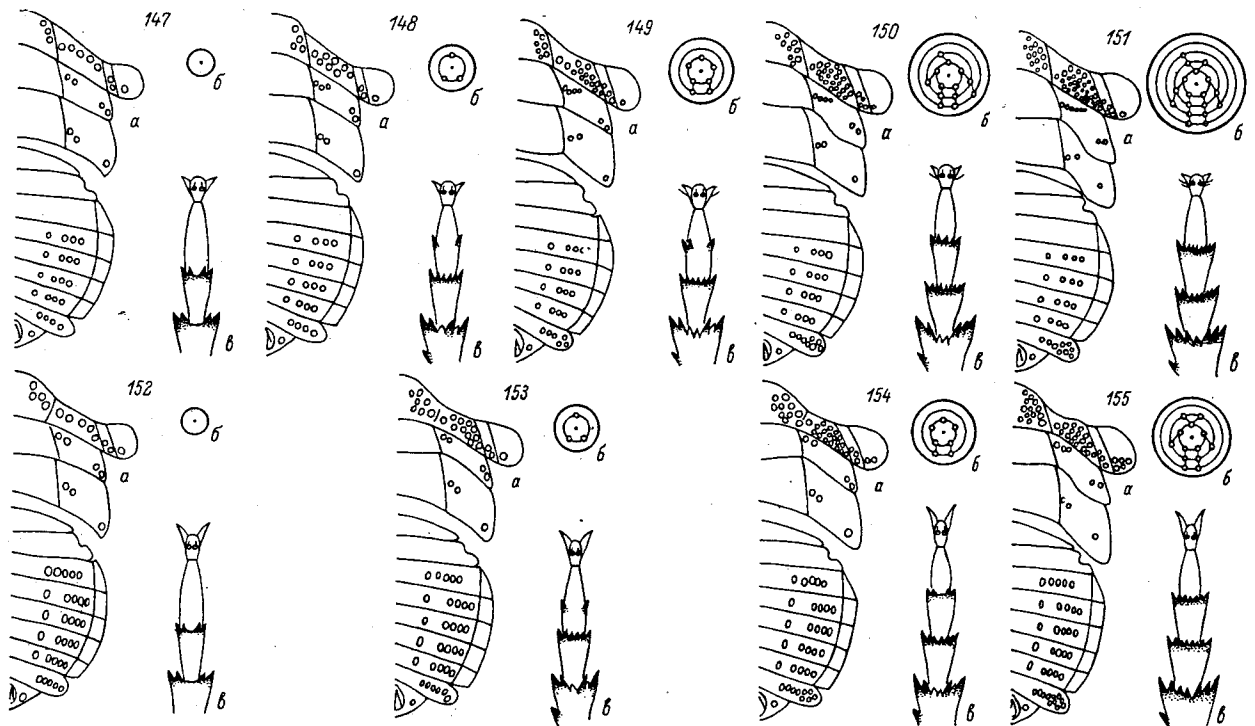


Рис. 147—155. Схема строения различных частей тела личинок Dictyopharidae по возрастам (а—в — то же, что на рис. 133—146).
 147—151 — *Nymphorgerius ivanovi* (147 — I возраст, или A, 148 — II возраст, или B₁, 149 — III возраст, или B₂, 150 — IV возраст, или C₁, 151 — V возраст, или C₂; усик имаго см. на рис. 145); рис. 152—155 — *Ototettix jaxartensis* (152 — I возраст, или A, 153 — II возраст, или B, 154 — III возраст, или C₁, 155 — IV возраст, или C₂; усик имаго см. на рис. 146).

развивающиеся у личинок, например восковые железы, а во многих случаях и сенсорные ямки, тем не менее исчезают у имаго. Зачатки крыльев и генитальной ооформляются на средних возрастах, у крылатых носаток на старших возрастах, кроме того, появляются зачатки простых глазков.

Сенсорные ямки и группы четкие возрастные и групповые отличия у личинок наблюдаются в количестве и расположении сенсорных ямок.

Сенсорные ямки покрывают только тергалыые образований, они есть на голове, груди и брюшке. Единственный случай появления ямок на стергальных склеритах брюшка обнаружен у *Alloplasts* из семейства Issidae.

Расположение сенсорных ямок на голове, переднеспинке и брюшке у личинок (рис. 133—135) имеет примерно тот же план, как у имаго триб *Almaniini* и *Orgelini*, описанный выше (см. с. 15).

В отличие от других частей тела на птеротораксе личиночный план расположения ямок у имаго никогда не сохраняется. Здесь различаются две основные группы — внутренняя и внешняя, прием внешняя часто у полнокрылых *Dictyopharinae* разбивается на 2—3 подгруппы. Внутренняя группа на среднеспинке состоит из нескольких ямок, расположенных кучкой (*Dictyopharinae*) или в виде поперечного, часто косого ряда (*Orgelinae*); при этом размеры ямок уменьшаются в латеральном направлении. У *Dictyopharinae* иногда имеются 1—2 ямки на костальном поле передних крыловых зачатков. На заднеспинке внутренняя группа состоит из нескольких ямок, всегда расположенных кучкой, а внешняя —

редки наружу — назад от внутренней группы.

Возрастные изменения и личинок *Figuloroidae*, как это было уже отмечено Кершоу и Линдбергом (*Kershaw, Kitkalid, 1910; Lindberg, 1939*), затрагивают пропорции тела, особенно пропорции головы и крыловых зачатков, число и расположение сенсорных ямок, форму и пропорции усиков, число и расположение ринариев на них, число оматидиев в глазах, ряд деталей строения ног, прежде всего задних, форму и местоположение восковых желез, если они имеются.

На стадии личинки носатки проходят 4 или 5 возрастов (рис. 133—155), группирующихся в последовательные три главных этапа развития, каждый из которых охватывает 1—2 возраста: А — этап округло компактных личинок, у которых отсутствуют ринарии на усиках и боковые зубцы на задних голених; В — этап формирования специфического, похожего на иматиниальный габитуса; появление ринариев на усиках и боковых зубцов на задних голених; С — этап (нимфальный), когда появляются и растут зачатки крыльев, задние лапки становятся трехчлениковыми, а у крылатых форм появляются зачатки глазков.

В первичном пятивозрастном типе личиночного онтогенеза, характерного для многих *Dictyopharidae*, к первому этапу относительного онтогенеза, т. е. возрастают в числе от возраста к воз-

сится 1 возраст, ко второму — II и III, к третьему — IV и V. У высших *Almaniini*, начиная с группы *Scitopharsae*, число возрастов сокращается до четырех за счет прохождение второго этапа за один (II) возраст. Особый вторичный случай пятивозрастного развития, произошедшего от четырехвозрастного, наблюдается у *Repetekia*, у которого первый этап проходит за два возраста, появившихся в результате удвоения 1 возраста в онтогенезе четырехвозрастного типа.

Рост тела личинки от возраста к возрасту происходит примерно в геометрической прогрессии с коэффициентом около 1.4 по отношению к линейным размерам, но строгой закономерности не наблюдается, очевидно, потому, что кроме роста происходит и качественные изменения формы.

На усиках довольно равномерно идет нарастание числа ринариев и усложнение их расположения (рис. 133—155). Например, у *Dictyophara rannota* число ринариев увеличивается по возрасту следующим образом: (1—0), II—3, III—7, IV—15, V—32 — каждый раз примерно в 2 раза.

На задних ногах происходит возрастание числа зубчиков (рис. 133—155). За два возраста до имаго происходит разделение дистального членика на два, и лапка становится трехчлениковой, как у имаго. Нарастание числа зубчиков у *Ranissini* идет следующим образом: вершина голени — II—6(3+3), III—6(3+3), IV—7(4+3), V—8(5+3); во всех случаях вновь появляющиеся зубцы полностью развиваются лишь в последующих возрастах; первый членик лапки — II—6, III—7, IV—8, V—10; второй членик — II—2, III—3, IV—5, V—8. Интересной особенностью личинок *Ranissini* является наличие у них на задних лапках субапикальных щетинок (рис. 139—144), которые у всех других носаток развиты только у имаго. Боковые зубцы задних голених также нарастают в числе от возраста к возрасту. Большинство этапов достигает окончательного относительного развития в два приема (в одном возрасте они появляются как зачаточные, в следующем достигают полного развития) или даже в три.

В строении проторакса возрастные изменения более сильно выражены у *Dictyopharinae* и *Ranissini*: здесь увеличивается по возрастам число коротковых щетинок: (1—0), II—0, III—1, IV—2, V—3, имаго — 4. У *Almaniini* на III возрасте появляется I щетинка, сохраняющаяся далее в IV и V, дефинитивное число щетинок формируется только при линьке на имаго, если же у имаго щетинок нет, то их нет и у личинок.

Сенсорные ямки (рис. 133—155) претерпевают в целом поступательное развитие, т. е. возрастают в числе от возраста к возрасту. Идет нарастание числа ямок эвнотальной группы, ямок задней группы боков переднеспинки, числа брюшных ямок и в ряде случаев ямок птероторакса. В других случаях некоторые другие группы ямок остаются неизменными в течение всего личи-

сится I возраст, ко второму — II и III, к третьему — IV и V. У высших *Almani*, начиная с группы *Scitophidae*, число возрастов сокращается до четырех за счет прохождения второго этапа за один (II) возраст. Особый вторичный случай пятивозрастного развития, произошедшего от четырехвозрастного, наблюдается у *Repetika*, у которого первый этап подходит за два возраста, появившихся в результате удвоения I возраста в онтогенезе четырехвозрастного типа.

Рост тела личинки от возраста к возрасту происходит примерно в геометрической прогрессии с коэффициентом около 1,4 по отношению к линейным размерам, но строгий закономерности не наблюдается, очевидно, потому, что кроме роста происходит и качественные изменения формы.

На усиках довольно равномерно идет нарастание числа ринариев и усложнение их расположения (рис. 133—155). Например, у *Dictyophara rannonica* число ринариев увеличивается по возрастам следующим образом: I — 0, II — 3, III — 7, IV — 15, V — 32 — каждый раз примерно в 2 раза.

На задних ногах происходит возрастание числа зубчиков на вершинах голеней и на первых двух члениках лапок (рис. 133—155). За два возраста до имаго происходит разделение дистальной членика на два, и лапка становится трехчлениковой, как у имаго. Нарастание числа зубчиков у *Rapissini* идет следующим образом: вершина голени — II — 6(3+3), III — 6(3+3), IV — 7(4+3), V — 8(5+3); во всех случаях вновь появившиеся зубцы полностью развиваются лишь в последующих возрастах; первый членик лапки — II — 6, III — 7, IV — 8, V — 10; второй членик — II — 2, III — 3, IV — 5, V — 8. Интересной особенностью личинок *Rapissini* является наличие у них в задних лапках содапикальных щетинок (рис. 139—144), которые у всех других носителей развиты только у имаго. Боковые зубцы задних голеней также нарастают в числе от возраста к возрасту. Большинство зубцов достигает окончательного относительного развития в два приема (в одном возрасте они появляются как зачаточные, в следующем достигают полного развития) или даже в три.

В строении проторакса возрастные изменения более сильно выражены у *Dictyopharidae* и *Rapissini*: здесь увеличивается по возрастам число коротких щетинок: I — 0, II — 0, III — 1, IV — 2, V — 3, имаго — 4. У *Almani* на III возрасте появляется I щетинка, сохраняющаяся даже в IV и V, дефинитивное число щетинок формируется только при линьке на имаго, если же у имаго щетинок нет, то их нет и у личинок.

Сенсорные ямки (рис. 133—155) претерпевают в целом поступательное развитие, т. е. возрастают в числе от возраста к возрасту. Идет нарастание числа ямок экваториальной группы, ямок задней группы боков переднеэпикрия, числа брюшных ямок и в ряде случаев ямок проторакса. В других случаях некоторые другие группы ямок остаются неизменными в течение всего личин-

развивающихся у личинок, например восковые железы, а во многих случаях и сенсорные ямки, тем не менее исчезают у имаго. Зачатки крыльев и гениталий формируются на средних возрастах, у крылатых носителей на старших возрастах, кроме того, появляются зачатки простых глазков.

Сенсорные ямки и м.к.и. Особенно четкие возрастные и групповые отличия у личинок наблюдаются в количестве и расположении сенсорных ямок.

Сенсорные ямки покрывают только тергалные образования, они есть на голове, груди и брюшке. Единственный случай появления ямок на стергалных склеритах брюшка обнаружен у *Alleloplasis* из семейства Issidae.

Расположение сенсорных ямок на голове, переднеэпикрии и брюшке у личинок (рис. 133—135) имеет примерно тот же план, как у имаго триб *Almani* и *Orgelini*, описанный выше (см. с. 15). В отличие от других частей тела на протораксе личиночный план расположения ямок у имаго никогда не сохраняется. Здесь различаются две основные группы — внутренняя и внешняя, причем внешняя часть у полнокрылых *Dictyopharidae* разбивается на 2—3 подгруппы. Внутренняя группа на среднеэпикрии состоит из нескольких ямок, расположенных кучкой (*Dictyopharidae*) или в виде поперечного, часто косоугольного ряда (*Orgelinae*); при этом размер ямок уменьшается в латеральном направлении. У *Dictyopharidae* иногда имеются 1—2 ямки на костальном поле передних крыловых зачатков. На среднеэпикрии внутренняя группа состоит из нескольких ямок, всегда расположенных кучкой, а внешняя — из 1—2, расположенных, если их 2, по косой линии совуэтри—спереди наружу — назад от внутренней группы.

Возрастные изменения и я личинок *Fulgoroidea*, как это было уже отмечено Кершом и Линдбергом (*Kerschaw, Kitkaldu, 1910; Lindberg, 1939*), зарегистрировано пропорции тела, особенно сенсорных ямок, формы и пропорции усиков, число и расположение ринариев на них, число омагидиев в глазах, ряд деталей строения ног, прежде всего задних, форму и местоположение восковых желез, если они имеются.

На стадии личинки носители проходят 4 или 5 возрастов (рис. 133—155), группировавшихся в последовательные три главных этапа развития, каждый из которых охватывает 1—2 возраста: A — этап округло компактных личинок, у которых отсутствуют ринарии на усиках и боковые зубцы на задних голенях; B — этап формирования специфического, похожего на магнальный табитуса; появление ринариев на усиках и боковых зубцов на задних голенях; C — этап (нимфальный), когда появляются и растут зачатки крыльев, задние лапки становятся трехчлениковыми, а у крылатых форм появляются зачатки глазков.

В первом пятивозрастном типе личиночного онтогенеза, характерного для многих *Dictyopharidae*, к первому этапу относительного

растительности, это группа, связанная преимущественно с открытыми пространными и поэтому в значительной мере ксерофильная. Для семейства характерна полигамия и откладка яиц на поверхность почвы; последнее также гармонирует с условиями основных местобитаний носок.

Полезнейшее состоит из видов крылатые, мезофильные и гемиксерофильные, настоящих резко выраженных ксерофилов в нем нет; напротив, большинство представителей семейства *Orgeriinae* — резко выраженные ксерофилы, хотя среди них имеются и гемиксерофилы.

Ландшафтно-стадиальное распределение носок *Orgeriinae*, как показывают литературные данные и наши наблюдения, населяют арктические терпидии и арктические стадии (Uhlen, 1891; Van Duzee, 1908, 1923, 1934; Ball, 1909, 1937; Horvath, 1910; Bergelin, 1912, 1915, 1919, 1922a, 1922b, 1924; Oshannin, 1913; Ball, Hertzell, 1922; Кузнецов, 1930, 1933; Lindberg, 1948; Doering, 1955; Djabola, 1957, 1961, 1965; Linnapuori, 1962, 1964, 1965; Дубовский, 1964, 1966; Вильбасте, 1965; Талицкий, Логвиненко, 1966; Митяев, 1967, 1968, 1971; Емельянов, 1969a, 1977; Королевская, 1974; Логвиненко, 1975). Наиболее мезофильные представители живут на сухих степных или полустепных участках и среди гемиксерофильных зарослей кустарников в семнарктических областях, настоящие мезофильные стадии не заселяют. Самыми обычными местобитаниями для них являются пустыни, полупустыни, маквис, гариги, чапараль, степи и т. п. Ориентируясь на те особенности местобитаний, которые имеют более важное значение для *Orgeriinae*, эти заселенные местобитания можно сгруппировать в ряд типов, которыми соответствует ряд стадиальных групп *Orgeriinae*. Ниже перечислены виды, свойственные каждому типу, и некоторые виды, характерные для нескольких близких типов; у последних видов после названия дается отсылка к другим типам стадий, в которых они встречаются.

1. Луга степного пояса — *Sphenocratus septentrionalis*, *S. floridus*, *S. griseus*, *Elysiaca fusca*, *Phyllorgerius jacobsoni* (9a). 2. Высокотравные полусаваанные и луга в пределах пояса полусавааны — *Elysiaca ferganensis*, *E. chomstovii*, *E. sclerosa*, *E. oshanini*, *E. elliptica*.

3. Степи и степеподобные прибрежноморские и аналогичные калифорнийские злаково-разнотравные заросли. Эти стадии составляют переход от средиземноморских арктических злаковников к степям в умеренном поясе и саванно-степям и т. п. в субтропическом. Такие переходные типы можно назвать ложностепью, так как, несмотря на физиономическое сходство со степью, они существуют в условиях средиземноморского климата с летним минимумом осадков, тогда как для степей характерен летний максимум осадков. Эти стадии имеют также сходство со средиземноморскими полусаваанными. За — присредиземноморская ложностепь — *Ra-*

связанная с низкорослой и поэтому преимущественно травянистой Семейство в целом — группа термофильная и солнелюбивая, лань по средиземноморской и монгольской флорам.

Условия существования и образ жизни носок в литературе освещены недостаточно. Особенно мало литературных сведений об *Orgeriinae*. Лучшее изучение средиземноморские представители семейства, значительно хуже средиземноморские и европейские, о представителях других терпидий *Palaearktiki* неизвестно практически почти ничего. Дополнить литературную картину позволяют собственные, большей частью не опубликованные исследования.

3. Ландшафтно-стадиальное распределение и образ жизни

Во II возрасте у *Ranissini* на VI—VIII терпидях ямки расплаются почти так же, как у *Distyorchatinae*, оставаясь свободными внешние четверти терпидов ковшури от сублареального кля. У *Distyorchatinae* здесь расположены восковые железки, а у *Ranissini* этот участок остается свободным. На предыдущих терпидях такой восковой железки нет, и на них ни в одной группе носок не бывает несходство в расположении ямок на IV—V и VI—VII терпидях растает, а у *Ranissini* невелируется. Наличие восковых желез на VI—VIII терпидях является анцистральным признаком всех *Fulgoidae*, включая и *Distyorchatinae*, однако у всех *Orgeriinae* железки отсутствуют несомненно вторично. К IV возрасту, очевидно путем девиации, у *Ranissini* ямки на IV—VII терпидях выстраиваются в ряд, восстанавливая или имитируя примитивную гомонимную картину. В более продвинутой трибе *Almanini* расположено ямок на терпидях бруска однообразное и неизменное во всех возрастах. Здесь девиация, продвигаясь к началу личиночного онтогенеза, перешла в архилоксис и полностью сивелировала прежнюю гетерономность.

Таковы ямки верхней паранотальной группы у *Distyorchatinae* и *Ranissini* (их всегда 4), ямки задней паранотальной группы у *Orgeriinae*, ямки бруска у *Almanini*. Кроме того, ряд ямок и их групп испытывает пересечение разветвления между II и III возрастом, сливаются у них же со II до IV возраста в 1—3 группы ковшури от лареального кля на IV—V терпидях, по-видимому исчезают ямки передней группы на бочках передспинки у *Distyorchata panonica*, исчезает средняя ямка на заднерудии у *Ranissini*.

Процесс перемещений и нарастания числа сенсорных ямок у *Ranissini* на V—VII терпидях приводит к вычлениению частичной (рис. 139—142).

nissus punctiger, *R. edirneus*, ?*R. leptopus*; 3б — присредиземноморская разнотравно-злаковая степь — *Ranissus scytha*, ?*R. montandoni*; 3в — калифорнийская (притихоокеанская) субтропическая ложностепь — *Orgerius rhyarus*, *O. pajaronius*, *O. bilobatus*, *O. spicatus*, *O. concordus*.

4. Горные разнотравно-злаковые степи — *Sphenocratus lukjanovitshi*, *S. tarbagataicus*, *Elysiaca fusca*. Эта группа тесно связана и экологически, и пространственно с первой группой и является, так сказать, ее более ксерофильным крылом.

5. Средиземноморские гариги и томиляры, калифорнийские чаппарали, т. е. заросли низких ксерофильных кустарников и полукустарников в субаридных субтропиках с сухим летом. Достоверных данных о заселении оргериинами собственно маквиса в литературе нет. Вообще говоря, Оргериинае избегают высоких кустарников, которые характерны для маквиса. 5а — средиземноморские гариги и томиляры — *Tilimontia canariensis*, *T. insularis*, *Almana longipes*, *Iphicara bouvieri*, *Bursinia genei*, *B. sicula*, *B. asphodeli*, *B. socialis*, *Parorgerioides cyrenaicus*, *P. peyerimhoffi*, *P. saboureti*, *P. alluaudi*, *P. angusticeps*. Скудость сведений о местообитаниях средиземноморских Оргериинае не позволяет их рассмотреть с желаемой подробностью; 5б — калифорнийско-сонорский чаппараль — *Acinaca lurida*, *Timonidia solitaria*, *Timodema miracula*, *Orgamara acuta*, *Deserta raptoria*.

6. Заросли аридных листопадных кустарников в горах — шибляк. 6а — полусаванновый шибляк — *Nymphorgerius fuliginosus*; 6б — степной шибляк — *Nymphorgerius skobelevi*, *Cnodalum rugosum* (7а).

7. Злаковники полупустынь. 7а — злаковые пустынные степи — *Sphenocratus alakulis*, *S. heptapotamicus*, *Elysiaca similis*, *Cnodalum rugosum* (6б). *S. heptapotamicus* и *E. similis* встречаются как на равнинах, так и в горах; 7б — средиземноморские предсахарские злаковники — ?*Colobocus conspersus*. Местообитания этого интересного вида точно не известны, но все его находки приходится на район так называемых «степей с альфа». Эти «степи» с преобладанием крупного злака альфа (*Megachloa tenacissima*), родственного ковылю, лежат в полосе средиземноморских полупустынь на границе с Сахарой.

8. Степные ксерофитно-разнотравные станции типа полынных (с полынями, ромашником и т. п.) — *Stephanorgerius zaisanensis*, *Mesorgerius rysakovi*, *M. submontanus*, *M. altaicola*, *M. breviceps*. Два первых вида обитают в равнинных степях, два последних — в горных; *M. submontanus* характерен для тех и других условий.

9. Пустынные и полупустынные полынные, изенники и т. п. 9а — полынные степных полупустынь: равнинных — *Sphenocratus palaeomastodon*, *S. reticulatus*, *Nymphorgerius ivanovi*, *Coppidius semidesertus*; предгорных — *Sphenocratus hastatus*, *S. megacephalus*, *Phyllorgerius jacobsoni*; равнинных и предгорных — *Tigrahauda tiarata* (10б), *Haumavarga fedtschenkoii* (9б);

9б — полынные полусаванновых предгорных полупустынь — *Nymphorgerius falkovitshi*, *N. grigorievi*, *N. plotnikovi*, *N. eburneolus*, *N. horvathi*, ?*N. stali*, ?*N. bucharicus*, *Haumavarga fedtschenkoii* (9а); 9в — полынные средиземноморских полупустынь — *Parorgerioides immundus*, *Bursinia elongatula*, *B. seminitens*; 9г — полынные сонорские с *Artemisia tridentata* — *Deserta bipunctata*, *D. obesa*, *D. obscura*, *Aridia compressa*.

10. Солянковые пустыни на плотных почвах. Многие виды этой группы вместе со своими кормовыми растениями проникают на солонцы и солончаки. 10а — мелкосолянковые (полукустарничковые) пустыни — *Tigrahauda ototettigoides*, *Scirtophaca junatovi*, *S. uralensis*, *S. subtilis*, *S. tianshanskyi*, *S. narynensis*, *Mesorgerius emmosus*, *M. gobicus*, *M. tschujensis*. Виды второй части списка, начиная с *S. tianshanskyi*, характерны для предгорно-котловинных пустынь; 10б — крупносолянковые (полукустарничковые) пустыни — *Ototettix jaxartensis*, *Tigrahauda tiarata* (9а); 10в — сонорские пустыни с *Atriplex canescens* — *Orgerius minor*, *O. vcnctosus*, *Ticida cingulata*.

11. Песчаные кустарничковые пустыни. 11а — крупнокустарничковые пустыни — *Tachorga recurviceps*, *Kumlika recurviceps*, *K. desertorum*, *Ototettix auritus*, *Repetekia orbicularis*. 11б — мелкокустарничковые пустыни — *Orgamarella lata*, *O. oblonga*.

12. Сонорские полупустыни и пустыни с древовидными лилейными (*Yucca*, *Agave*) — *Yucanda albida*, *Ticida dammersi*.

Из приведенной классификации видно, что далеко не все аридные условия и не в равной мере заселены оргериинами. Наименее всего заселены травянистые сообщества — луга и степи, причем здесь заметна предрасположенность группы к разнотравью. Имеется лишь немного видов Оргериинае, как будто бы тяготеющих к злаковым ассоциациям, — некоторые *Elysiaca*, *Cnodalum*, возможно *Colobocus*. Связь с однодольными — с песчаной осочкой *Carag physodes* — характерна для младших личиночных возрастов ряда представителей высших Алмаини (*Orgamarella*, *Kumlika*, *Repetekia*), живущих в песчаных пустынях. В Неарктике, по-видимому, со злаками связаны некоторые виды рода *Orgerius* из калифорнийских ложностепей.

Большинство Оргериинае связано с полукустарниками и кустарниками разных типов. В одних случаях связь прослеживается с более травянистыми полукустарниками, обычными для тимьянников, в других — с полукустарниками типа полыней, изеня, затем с еще сильнее одревесневающими полукустарниками типа солянок и, наконец, со склерофильными и микро- или афилльными кустарниками гариги, шибляка и пустынь.

Наиболее мезофильные Оргериинае, связанные с лугами, разнотравно-злаковыми степями и высокотравными полусаваннами, сосредоточены в горах и предгорьях, лишь немногие относительно

мезофильные виды (*Ranissus scytha*) чисто равнинные; другие же если и выходят на равнину, то не менее обычных и в предгорьях. Распространение представителей субаридно-травянистой группы носит реликтовый характер и не охватывает равномерно всю территорию, занятую соответствующим типом растительности. Для степного типа растительности *Orgeriinae* не являются генеральной группой, они не занимают всю территорию степной зоны и не связаны в ней со злаковыми ассоциациями. Они сосредоточены здесь либо в степях, уклюняющихся к стороне преобладающей равнины, либо повышенной ксерофитности, либо, наоборот, пониженной — первое в казахстанских степях, второе в западнопричерноморских. В восточнопричерноморских степях опренин вообще нет.

Средиземноморские зональные условия также не отвечают основным требованиям опренин; как можно пока судить, здесь они занимают прежде всего интразональные стации — гари и томилтры (тимьянники), небезая маквиса, не говоря уже о настоящих лесах. Для Средиземноморья, как и для степей, характерна гетерогенность фауны в сходных условиях равнинных районов.

Напротив, полупустыни и пустыни довольно равномерно заселены опренинами, которые представляют здесь в разнообразных зональных условиях и интразонально на солончаках; богато населены и горно-предгорные пустыни и полупустыни. У отдельных видов *Orgeriinae* амплитуда заселяемых условий довольно широка. В частности, это проявляется в том, что некоторые виды, обычные в сухих низкотермальных разнотравно-злаковых лугах, встречаются и в предгорных полупустынных полянниках — *Phyllogentis jacobsoni*, *Sphenocratus hepitarolaticus*; некоторые в основном пустынные виды встречаются на солончаках и солончаках — *Tigrahauda otolithigoides*, *Otolithiaxartensis*; последние, будучи типичны для пустынь с плотными почвами, встречаются также и в некоторых более засоленных вариантах песчаных пустынь. Солончи и солончаки пустынной зоны не имеют специфической фауны *Orgeriinae*, но на них встречаются обычно *Tigrahauda otolithigoides*, *T. hiarata*, *Otolithiaxartensis*, *Nitrophorgerius horvathi*.

Значение отдельных экологических факторов в жизни носок не изучено. Общая термфильность группы проявляется в ограничении ее пределов ее распространения на север суббореальным поясом. Особенно ярко проявляется на подсе-мействе *Distypharinae*, которое представлено как в аридных, так и в гумидных областях. В зоне пустынь *Distypharinae* встречаются только в интразональных стациях — на равнине, преимущественно в тулах.

Области распространения, стации обитания и фенология, присущие *Orgeriinae*, характеризуют группу как ксерофильную вплоть до крайних степеней, выраженных у видов с непрерывной

лстной активностью, которые населяют гипсовые и известняковые группы в целом достаточо холодоустойчива, и некоторые виды переносят климат с резко морозной малоснежной зимой, как например *Mesopterus tshuensis*, *M. submontanus* в Котловине Больших озер Монголии, где январские средние температуры ниже -30° , а абсолютные минимумы около -48° . Пределом продвижения группы на юг являются южные субтропики со средней-варскими температурами $8-12^{\circ}$ и абсолютными минимумами около -5° . В пустынных территориях, заселенных группой, летом температура может приближаться к 50° , а среднеиюльская к 32° . Низкая влажность воздуха также, очевидно, не накладывает заметных ограничений на жизнедеятельность *Orgeriinae*, так как отдельные виды (*Scitophaca junatovi* и др.) известны с горных территорий, где относительная влажность воздуха падает часто до 0. Наиболее влажные территории, заселенные *Orgeriinae*, имеют в субтропическом климате не более 1000 мм осадков в год; основные территории лежат в пределах недостаточного увлажнения (на юге менее 700 мм, а на севере менее 500 и даже 250 мм). Хотя влияние отдельных составляющих климата на *Orgeriinae* не выяснено, все же, судя по распространению, можно заключить об их тонкой реакции на климат. Большинство *Orgeriinae* имеет ареалы с одноконтинентальным климатом по ритмике, но принадлежат к тому или иному термическому поясу и т. п. Большинство ареалов ограничено одним физико-географическим поясом и одним сектором; самые обширные видовые ареалы *Orgeriinae* не выходят за пределы одного пояса, либо за пределы одного сектора. Здесь могут быть упомянуты виды *Scitophaca junatovi*, *Tigrahauda hiarata* и *T. otolithigoides*. Конечно, при отсутствии точных данных об отношении *Orgeriinae* к отдельным элементам климата трудно отделить непосредственное влияние климата от опосредованного через растительность.

Насколько можно сейчас судить, наиболее важным фактором среды для *Orgeriinae* является растительность, через которую трансформируется для них в основном воздействие большинства абиотических факторов. Кроме растительности в пустынных условиях становится заметным влияние субстрата в связи с разреженностью растительности. В пустынях выделяются виды, приуроченные только к песчаным пустыням — *Kumlika* spp., *Orgamarella* spp., *Otolithiaxartensis*, *Repetekia orbicularis*; *Otolithiaxartensis*, возможно, обитает только на незакрепленных песках. Менее четко выделяются виды, ограниченные только пустынями с плотными почвами, такие как виды родов *Scitophaca*, *Tigrahauda*. Однако есть виды (например, *Otolithiaxartensis*), хотя и более обычные в гипсовых пустынях, но встречающиеся и в песчаных на закрепленных песках. Существование, что большинство обитателей пустынь с плотными почвами (*Tigrahauda hiarata*, *T. otolithigoides*, *Otolithiaxartensis*) заходят и на солончи-солончаки, не имеющие своей специфической фауны.

Во влиянии растительности на *Orgelinae* может быть выделен аспект трансформации климата, созданная определенными микроклиматическими условиями приземного слоя, занимаемого *Orgelinae*, и аспект пространственной структуры этого слоя, определяемой габитусом, характером роста растений, их долговечностью и т. п. Этот второй аспект находит свое отражение в приуроченности *Orgelinae* к тем или иным типам зарослей — злаковым или разнотравно-злаковым лугам, зарослям типа полынных, мелко- и крупносолянковыми зарослям и т. п. Приуроченность различных *Orgelinae* к тем или иным типам зарослей отражена в классификации стадийного распределения. *Orgelinae* преиму- щественно связаны с зарослями низкорослых, многолетних и большей частью одревесневающих растений; на однолетних рас- тениях факультативно встречаются некоторые виды — на солонча- солончаках *Tigrahauda otolittigoides*, на песках *Repetekia, Orga- marella, Kumlika*.

Наиболее важное значение для носаток растительность имеет как источник пищи. Для *Dictyopharidae*, как и вообще для боль- шинства *Fulgoroidea*, типична полифагия. Подсемейство *Orge- linae* в этом отношении не представляет исключения.

Как показывала многочисленные наблюдения, пищевыми рас- тениями *Orgelinae* являются большей частью преобладающие растения заселяемых местообитаний, хотя и замечаются часто предпочтительные растения в поддоминантных зарослях. Ряд пред- ставителей *Ranissini*, по-видимому, предпочитают злаки; эти виды перечислены в стадийных группах, заселяющих стадии с преоб- ладанием злаков; другой распространенный тип пищевой специа- лизации выражается в предпочтении сложнопетельных, особенно полных; третий выражается в предпочтении солянков и, наконец, четвертый тип, свойственный обитателям песчаных пустынь, выра- жается в отлупчивости систематической предпочтительности. Питание *Orgelinae* установлено на растительных семействах *Chenopodiaceae, Asteraceae, Rosaceae, Tamaricaceae (Rauvolfia), Euphorbiaceae, Zygorhizaceae, Polygonaceae, Fabaceae, Lamnaceae, Convolvulaceae, Liliaceae, Cyperaceae, Rosaceae* и, очевидно, многих других.

Жизненные циклы и к. л. Все имеющиеся ковенные данные указывают на то, что *Orgelinae*, так же как и *Dictyopharidae*, имеют одно поколение в год с зимовкой на стадии яйца. Личинки встречаются весной и в первой половине лета. Взрослые в боль- шинстве случаев встречаются все лето, к осени постепенно убывая в числе. Так, например, *Scirtophaca junatovi* в Северном Туране, становится взрослой в середине июня, затем встречается до сере- дины сентября. Сходную долговечность в северных и южных районах имеют виды родов *Tigrahauda, Orgamarella, Kumlika, Otolittix*, в степях — *Mesorgelius*, в горах — многие виды рода *Nymphorgelius* и т. д. Судя по отрывочным данным, в Средизем- номорье также преобладают летние и долговечные виды.

Очень небольшое число видов может быть отнесено к настоящим весенним эфемерам — в высокогорных полусаваанных средне- горных и низкорослых Средней Азии это виды рода *Elysiaca, blazianke* к *E. elliptica*, последний становится взрослым в конце мая и вымирает к концу июня; в равнинных пустынях это только *Repetekia orbicularis* из песчаных пустынь, связанная отчасти с однолетниками.

Таким образом, развитие личинок *Orgelinae* приходится на бо- лее благоприятное в большинстве регионов время (кроме пустынь Центральной Азии, где *Orgelinae* малочисленны), а существово- вание взрослых приходится на самую жаркую и сухую часть года. *Orgelinae* одна из самых ксерофильных и выносливых групп, не избегающая самых суровых условий в пустынях и актив- но проводящая все лето и весь световой день открыто на расте- ниях.

Жизненная форма и образ жизни. Основная форма носаток преобладает в подсемействе *Dictyopharidae*. Для этой исходной формы харак- терны средние размеры, вытянутое, слабодорсоventральное уло- щенное тело, нормально развитые, изолируемые для полета крылья, прыгательные задние ноги и сильный прыжок, ветгати- ная фитополлифатия, откладывание яиц на землю, активный, холодный с имало образ жизни личинок, моновольтинность при зимовке на стадии яйца. Это малоспециализированная жизненная форма, приспособленная к существованию преимущественно на низкой растительности открытых пространств, ей присуща термophilность и светолюбивость и поэтому тенденция к умерен- ной ксерофильности.

Все представители весьма цельного подсемейства *Orgelinae* относятся к одной жизненной форме. Это хорошо прыгающие бескрылые сосущие полифаги-ксерофилы, ведущие подвижный открытый образ жизни. Их личинки по образу жизни очень сходны с имало, отличающаяся несколько меньшей подвижностью и более открытым приземным образом жизни, особенно на ранних стадиях. Очень компактные, с плотными покровами, длинным хоботком и но- гами, очень подвижные, с хорошо развитым зрением, они пред- ставляют собой весьма специализированную и развитую жизнен- ную форму, приспособленную к условиям низкой и разреженной ксерофильной растительности. Практически в Палеарктике они встречаются в пустынях, средиземноморских и степных равнинных обитателях нелетающих прыгунов из цикадовых *Orgelinae* отли- чаются универсальностью своего прыжка и общей более высокой подвижностью, более короткой формой тела при задранном переднем конце.

О приспособительном смысле обычной позы *Orgelinae* в лите- ратуре существуют два мнения: одно высказал Болл, другое, критикуя его, Ошанин (Ball, 1909; Ошанин, 1913). Болл считал,

что длинные ноги и поза *Orgelinae* служат им для придания тела над поверхностью скаленного песка. Ошанин, возражая Болю, совершенно справедливо указывает, что не все *Orgelinae* живут в песках и что никогда не задерживаются на голом скаленном субстрате, проводя большую часть времени на растении. В свою очередь Ошанин высказывается в пользу критичности некоторо значеия позы в сочетании с окраской. Он считает, что *Orgelinae* напоминают семянки сложнопетельных, снабженные на одном конце пучком волосков, которые легко прицепляются к разным предметам, причём ножки *Orgelinae* имитируют эти пучки волосков. Думается, что это объяснение также не соответствует действительности. Внешность цикадовых весьма разнообразна, они весьма подвижны, и эти обстоятельства мало подходят для подобного критического суждения. Наиболее правдоподобное объяснение адаптивного смысла обычной позы оргелин заключается в том, что эта поза является приспособлением как для сохранения с помощью длинного хоботка, так и для совершения прыжков без предварительной подготовки в любой момент, включая и момент сосания. Длинный хоботок открывает возможность проникновения в глубину, более сочные и защитные корой части растений, что особенно важно в аридном климате. Приподнятая передняя часть тела расширяет сектор, в который может быть совершён прыжок.

В окраске *Orgelinae* сочетаются общий покровительственный принцип и принцип контрастного расчленения. В большинстве случаев покровительственная окраска делает оргелин плохо заметными на фоне почвы и веточек кормовых растений. Это обычно различные варианты серого крапчатого рисунка. Реже — у некоторых *Rapissini* — встречается рисунок с участием интенсивных желтых и зелёных тонов.

Покровительственная окраска большей частью сочетается у *Orgelinae* с раздвигшей. Наиболее часто через нижнюю часть тела, щёки и бочки переднеспинки под глазами проходит светлая или белая полоса, отененная сверху и снизу затемнением. У некоторых *Rapissini* маскировка глаз и головы осуществляется вертикальными полосами.

Безмя возможо, что особою адаптацией некоторых *Orgelinae*, которая дополняет их покровительственную окраску, является миметическое сходство с пауками-скакунями, многочисленными в местах обитания оргелин. В аналогичной форме такое сходство свойственно и некоторым Issidae — *Calliscelis* и др. Сходство это не носит глубокого всеобъемлющего характера: имитируется сходство с пауками лишь в некоторых отношениях — в общем облике и характере движения передних ног и в облике передней части тела, несущей блестьящие вышуклости, имитирующие глаза пауков. Эти вышуклости образуются на бочках переднеспинки (маммоиды), а также реже на верхней части

постклипеуса, которая нередко отшнуровывается снизу, вздувается и становится очень черной и блестьящей, так же как и вышуклости на переднебочках. Эти приспособления, по-видимому, ориентированы на самца пауков, которые принимают оргелин за таких же, как они, защитенных хищников. Возможно, ложным предостерегающим сходством с глазами пауков обманывают и вышуклые блестьящие края тергитов у *Rapissus scypha*.

Морфологические выраженные адаптации к ариднему климату у *Orgelinae* мало. К их числу могут быть отнесены уплотнение покрова, увеличение компактности тела, развитие у некоторых оргелин имитирующих сенсорных ямок (*Almani* и *Orgelini*). Если справедливо мнение, что сенсорные ямки выполняют роль органа чувств влажноти, то последние трибы надо признать в этом признаку более совершенно приспособленными к ариднему климату.

У *Dictyopharinae* половой диморфизм выражен очень слабо, главным образом в небольших различиях размеров самцов и самок. У многих *Orgelinae* более ясно выражен нерезкий половой диморфизм (см. рис. 19, 20). Самки в той или иной степени крупнее самцов и часто менее контрастно окрашены. В наиболее реких случаях, как у отдельных видов *Elysiaca* s. str., *Nymphorgerius* s. str., *Parogeritoides*, *Phyllogeritius* и некоторых других, самки имеют однотонные, а самцы контрастно окрашены сверху в черные и белесые тона или в черные и оранжево-желтые. У *Phyllogeritius jacobsoni* самец сплошь черный с белой перевязью через лицо и грудь, у *Elysiaca oshani* самец такой же, но с грязно-желто-зелеными надкрыльями. У *Elysiaca* s. str. низ тела более или менее темный со светлой перевязью через лицо, верх спереди — от головы до эпит — оранжево-желтый, задни (брюшко) — черный с продолжным оранжевым пятном.

Диморфизм *Orgelinae* также часто проявляется в степени вздутости головы и вздутости постклипеуса — у самцов в таких случаях голова немного длиннее, а клипеус сильнее вздут.

4. Географическое распространение

Распространение оргелин в самых общих чертах в свое время проанализировал В. Ф. Ошанин (1913). Он, учитывая аридный образ жизни группы, сделал ряд последственных подтердившихся прогнозов о территориях, где должны быть обнаружены *Orgelinae*. По современным данным ареал подсемейства оказался даже несколько более широким, чем предполагал Ошанин. В деталях распространения *Orgelinae* Ошанин не входил, да и не мог войти из-за плохой изученности системы и распространения группы в целом. В более новых работах встречаются лишь отдельные оценки распространения немногих видов без каких-либо обобщений.

Распределение *Orgeriinae* по биогеографическим провинциям и подпровинциям

	V 5a	VII I	VII 2a	VIII 7a
<i>Ranissus</i> Fieb.				
<i>acucephalus</i> Fieb.	●	—	—	—
<i>candidatus</i> Em.	●	—	—	—
<i>discrepans</i> Fieb.	●	—	—	—
<i>punctiger</i> Horv.	●	—	—	●
<i>leptopus</i> Fieb.	●	—	—	—
<i>editrueus</i> Dlab.	●	—	—	—
<i>montandoni</i> Horv.	—	●	—	—
<i>scytha</i> Osh.	●	●	●	—
<i>Parorgerius</i> Mel.				
<i>platypus</i> Fieb.	●	—	—	—
<i>Nastrana</i> Em.				
<i>producta</i> Fieb.	●	—	—	—

	VII 4c	VII 4d	VIII 12a	VIII 12b	VIII 15c	VIII 15d	VIII 16a	VIII 16b
<i>Elysiaca</i> Em.								
<i>kusnetsovi</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>ferganensis</i> Osh.	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>kiritschenkoi</i> Osh.	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>chomutovi</i> Osh.	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>oshanini</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>sclerosa</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>runderata</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>elliptica</i> Osh.	—	—	●	●	—	—	—	—
<i>fusca</i> Osh.	—	—	●	—	—	—	—	●
<i>similis</i> Osh.	—	—	●	—	●	—	—	—
<i>Phyllorgerius</i> Kusn.								
<i>jacobsoni</i> Osh.	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>Cnodalum</i> Em.								
<i>rugosum</i> Em.	—	—	—	—	●	●	—	—
<i>Sphenocratus</i> Horv.								
<i>septentrionalis</i> Osh.	—	—	—	—	—	—	●	—
<i>floridus</i> Em.	—	—	—	—	—	—	●	—
<i>griseus</i> Em.	—	—	—	—	—	—	●	—
<i>akakius</i> Em.	—	—	—	●	—	—	—	—
<i>heptapotamicus</i> Osh.	—	—	—	—	●	●	—	—
<i>alakulis</i> Mit.	—	—	—	—	●	—	—	—
<i>reticulatus</i> Osh.	—	—	—	—	●	—	—	—
<i>barbanigra</i> Em.	—	—	—	●	—	—	—	—
<i>lukjanovitshi</i> Kusn.	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>tarbagataicus</i> Mit.	—	●	—	—	—	—	—	—
<i>simplex</i> Em.	—	●	—	—	—	—	—	—
<i>megacephalus</i> Osh.	—	—	—	—	—	—	●	—
<i>hastatus</i> Osh.	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>palaeomastodon</i> Kusn.	—	—	—	—	●	—	—	—

	V 3	V 4b	V 4c	V 4d	V 4e	VIII 4
<i>Colobocus</i> Em.						
<i>conspersus</i> Put.	—	—	—	—	●	—
<i>Iphicara</i> Em.						
<i>ritleri</i> Brgv.	—	—	—	—	●	—
<i>bouvieri</i> Brgv.	—	—	—	—	●	—
<i>globiceps</i> Lnv.	—	—	—	●	—	—
<i>socors</i> Horv.	—	—	—	—	●	—
<i>breviceps</i> Horv.	—	—	●	—	●	—
<i>Tilimontia</i> Em.						
<i>canariensis</i> Lindb.	●	—	—	—	—	—
<i>insularis</i> Mel.	●	—	—	—	—	—
<i>Almana</i> Stål						
<i>longipes</i> Duf.	—	—	●	—	—	—
<i>Parorgerioides</i> Brgv.						
<i>albofasciatus</i> Put.	—	—	—	—	—	●
<i>albocinctus</i> Mel.	—	—	—	—	—	●
<i>saboureti</i> Brgv.	—	—	—	—	—	●
<i>angusticeps</i> Blöte	—	—	—	—	—	●
<i>transversus</i> Blöte	—	—	—	—	—	●
<i>alluaudi</i> Brgv.	—	—	—	—	—	●
<i>bolivari</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>numanni</i> Blöte	—	—	—	—	—	●
<i>perezi</i> Bol. et Chic.	—	—	●	—	—	●
<i>immundus</i> Horv.	—	—	—	—	—	●
<i>cyrenaicus</i> Lnv.	—	—	—	—	—	●
<i>peyerimhoffi</i> Brgv.	—	—	—	—	—	●
<i>bergvini</i> Em.	—	—	—	—	—	●
<i>dumonti</i> Brgv.	—	—	—	—	—	●
<i>Tachorga</i> Em.						
<i>recurviceps</i> Lnv.	—	—	—	—	—	●
<i>Bursinia</i> A. Costa						
<i>pithyusa</i> Em.	—	—	●	—	—	—
<i>latipes</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>discolor</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>hemiptera</i> O. Costa	—	—	●	—	—	—
<i>genel</i> Duf.	—	—	●	●	—	—
<i>rugosa</i> Em.	—	—	●	—	—	—
<i>parvula</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>adelpa</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>carinata</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>fallax</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>griseola</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>acuticeps</i> Brgv.	—	—	—	—	—	●
<i>elongatula</i> Lnv.	—	—	—	—	—	●
<i>sicula</i> Em.	—	—	—	—	—	●
<i>asphodeli</i> Horv.	—	—	—	—	—	●
<i>seminitens</i> Horv.	—	—	—	—	—	●

	V 5b	VIII 7a	VIII 10	VIII 11	VIII 12a	VIII 12b	VIII 13	VIII 14c	VIII 15a	VIII 15b	VIII 15c	VIII 15d	VIII 16b
<i>Coppa</i> Em. <i>huldaensis</i> Lnv.	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nymphorgerius</i> Osh. <i>cypricus</i> Lindb.	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>curticeps</i> Lnv.	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>transcaucasicus</i> Sid.	—	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—
<i>balchanicus</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>longiceps</i> Osh.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>gussakovskiyi</i> Kusn.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>angustipes</i> Em.	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>fuliginis</i> Em.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>stali</i> Osh.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>bucharicus</i> Osh.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>auriculatus</i> Em.	—	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—
<i>horvathi</i> Osh.	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>skobelevi</i> Osh.	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>reuteri</i> Osh.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>eburneolus</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>convergens</i> Em.	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>plotnikovi</i> Kusn.	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>medius</i> Osh.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>rotundus</i> Kusn.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>dimorphus</i> Osh.	—	—	—	—	●	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>rudiceps</i> Em.	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>clariceps</i> Em.	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>korolkovi</i> Osh.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>ivanovi</i> Kusn.	—	—	—	—	—	—	●	—	●	—	—	—	—
<i>grigorievi</i> Osh.	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>albontger</i> Em.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>gemmatus</i> Horv.	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haumavarga</i> Osh. <i>fedtschenkoti</i> Osh.	—	—	—	—	●	●	—	—	●	●	●	●	●

	VIII 13	VIII 15a	VIII 15b	VIII 15c	VIII 15d	VIII 17a	VIII 17b	VIII 17c	VIII 18a
<i>Scirtophaca</i> Em. <i>tianshanskyi</i> Osh.	—	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>narynensis</i> Em.	—	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>subtilis</i> Em.	—	—	—	●	●	—	—	—	—
<i>evoluta</i> Em.	—	—	—	●	—	—	—	—	—
<i>uralensis</i> Em.	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>junatovi</i> Em.	—	—	●	●	●	●	—	●	—
<i>bungeti</i> Em.	●	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coppidius</i> Em. <i>semidesertus</i> Mit.	—	—	—	—	●	—	—	—	—

	VII 3a	VII 3b	VII 4b	VII 4c	VII 4d	VII 5c	VII 5d	VII 5e	VII 5f	VII 6c	VII 6d	VII 6e	VII 6f
<i>Stephanorgerius</i> Kusn. <i>zaisanensis</i> Kusn.	—	●	—	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mesorgerius</i> Kusn. <i>tschujensis</i> Vilb.	—	—	—	—	—	—	●	●	●	—	—	—	—
<i>emammosus</i> Em.	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>altaicola</i> Vilb.	—	—	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>submontanus</i> Dlab.	—	—	—	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>breviceps</i> Em.	—	—	—	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—
<i>rysakovi</i> Kusn.	●	●	—	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—

	VIII 10	VIII 14a	VIII 14b	VIII 14c	VIII 15a	VIII 15b	VIII 15c
<i>Tigrahauda</i> Osh. <i>ototettigoides</i> Osh.	●	●	●	●	—	—	—
<i>tiarata</i> Osh.	—	●	●	●	●	●	●
<i>Orgamarella</i> Em. <i>lata</i> Em.	—	●	—	—	—	●	●
<i>Kumlika</i> Osh. <i>recurviceps</i> Osh.	—	●	—	—	—	—	—
<i>desertorum</i> Osh.	—	●	—	●	—	—	—
<i>Ototettix</i> Osh. <i>jazartensis</i> Osh.	—	●	—	—	—	●	—
<i>auritus</i> Osh.	—	●	—	—	—	—	—
<i>Repetekia</i> Osh. <i>orbicularis</i> Osh.	—	●	—	—	—	—	—

	3a	3b	4a	4b	4c	4d	4e
<i>Orgerius</i> Stål <i>bicornis</i> D. D.	—	—	●	—	—	—	—
<i>bilobatus</i> D. D.	●	—	—	—	—	—	—
<i>bucculentus</i> D. D.	●	—	—	—	—	—	—
<i>concordus</i> B. H.	—	●	—	—	—	—	—
<i>disgregus</i> D. D.	—	●	—	—	—	—	—
<i>foliatus</i> D. D.	—	—	—	—	—	—	●
<i>junceus</i> D. D.	—	●	—	—	—	—	—
<i>minor</i> Ball	—	—	—	—	—	—	—
<i>pajaronius</i> B. H.	●	—	●	—	—	—	—
<i>proprius</i> D. D.	●	—	—	—	—	—	—
<i>rhyparus</i> Stål	●	—	—	—	—	—	—
<i>spicatus</i> D. D.	—	●	—	—	—	—	—
<i>triquetrus</i> D. D.	—	●	—	—	—	—	—
<i>ventosus</i> B. H.	—	●	—	●	—	—	—
<i>Deserta</i> B. H. <i>bipunctata</i> Ball.	—	—	●	—	—	—	—
<i>fuscata</i> Doer.	—	●	—	—	—	—	—
<i>obesa</i> Ball	—	—	●	—	—	—	—
<i>obscura</i> Ball	—	—	●	—	—	—	—
<i>pinturensis</i> Doer.	—	—	●	—	—	—	—
<i>raptorica</i> Ball	—	●	—	—	—	—	—

	3a	3b	4a	4b	4c	4d	4e
<i>Orgamara</i> Ball							
<i>acuta</i> Ball	—	●	—	—	—	—	—
<i>argentina</i> Ball	—	—	—	—	—	●	—
<i>reducta</i> Ball	—	●	—	—	—	—	—
<i>Yucanda</i> B. H.							
<i>albida</i> Ball	—	—	—	●	—	—	—
<i>miniata</i> Ball	—	—	—	—	—	●	—
<i>ornata</i> Ball	—	—	—	—	—	●	—
<i>Ticida</i> Uhl.							
<i>chamberlini</i> V. D.	—	●	—	—	—	—	—
<i>cingulata</i> Uhl.	—	●	●	—	—	—	—
<i>dammersi</i> V. D.	—	●	—	—	—	—	—
<i>transversa</i> V. D.	—	—	—	—	—	●	—
<i>Timodema</i> Ball							
<i>miracula</i> Ball	—	●	—	—	—	—	—
<i>Aridia</i> B. H.							
<i>compressa</i> Ball	—	—	●	—	—	—	—
<i>erecta</i> Ball	—	—	●	●	—	—	—
<i>nodosa</i> Ball	—	—	●	—	—	—	—
<i>Timonidia</i> B. H.							
<i>solitaria</i> B. H.	—	—	—	●	—	—	—
<i>Acinaca</i> B. H.							
<i>lurida</i> B. H.	—	—	—	●	—	●	—

Биогеографическое деление и индексы провинций (по: Емельянов, 1974): V — Гесперийская область, VII — Скифская область, VIII — Сетийская область; провинции и подпровинции: V/3 — Канарская, V/4b — Марокканская, V/4c — Иберийская, V/4d — Латинская, V/4e — Атласско-Бегийская, V/5a — Эгейская, V/5b — Левантинская, VII/1 — Паннонская, VII/2a — Западнопричерноморская, VII/3a — Западноказахстанская, VII/3b — Восточноказахстанская, VII/4b — Русскоалтайская, VII/4c — Калбинская, VII/4d — Тарбагатайская, VII/5c — Засаянская, VII/5d — Монголоалтайская, VII/5e — Убсинская, VII/5f — Харауская, VII/6c — Прихентейская, VII/6d — Халхасская, VII/6e — Баргинская, VII/6f — Северногорьская, VIII/4 — Сумерийская, VIII/7a — Ангорская, VIII/10 — Хорасанская, VIII/11 — Афганская, VIII/12a — Севернотуркестанская, VIII/12b — Южнотуркестанская, VIII/13 — Куроараксинская, VIII/14a — Кумистанская, VIII/14b — Ферганская, VIII/14c — Таджикская, VIII/15a — Прикаспийская, VIII/15b — Приаральская, VIII/15c — Прибалхашская, VIII/15d — Зайсанская, VIII/16a — Предилийская, VIII/16b — Заилийская, VIII/17a — Джунгарская, VIII/17b — Центральногорьская, VIII/17c — Алашаньская, VIII/18a — Центральнояньшаньская. Индексы без римских цифр относятся к Неарктике и соответствуют обозначениям на рис. 162.

Для нашего анализа использована схема деления Голарктики, предложенная автором (Емельянов, 1974). Для аридной части Неарктики она дополнена необходимыми для анализа распространения *Orggeiinae* провинциальными и подпровинциальными выделениями, имеющими предварительный характер.

Семейство в целом имеет всеветное распространение, но на север оно не идет далее суббореального пояса. В Палеарк-

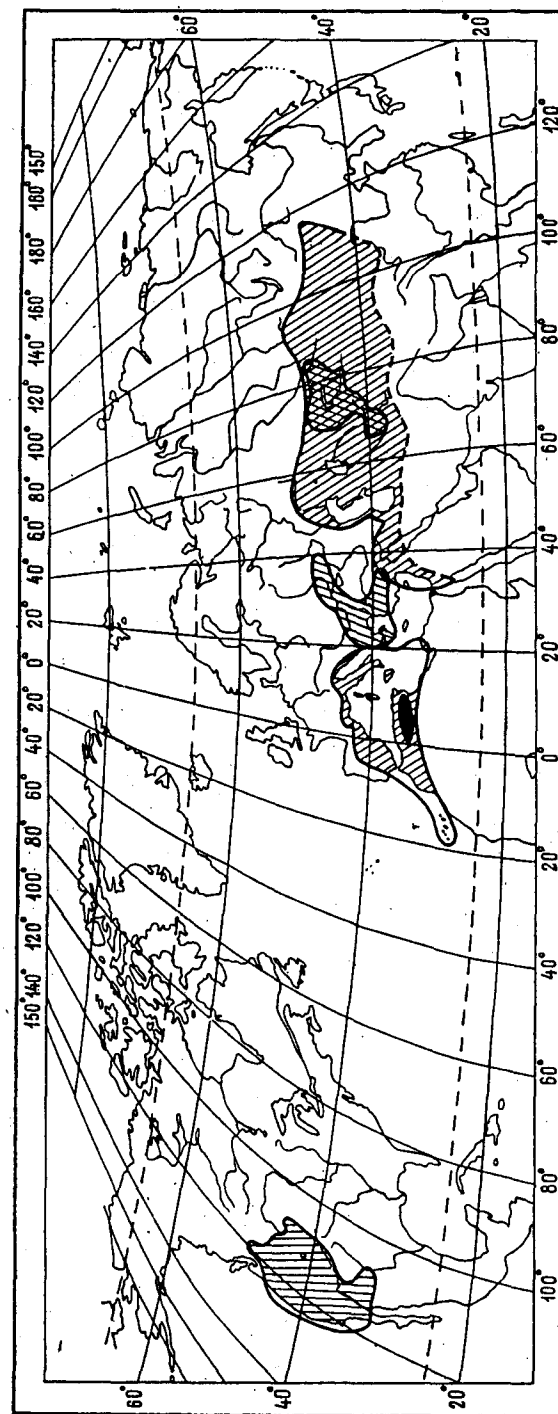


Рис. 156. Ареал подсемейства *Orggeiinae* по трибам (1 — *Ranissini*,

2 — *Colobocini*, 3 — *Almanini*, 4 — *Orggeiini*).

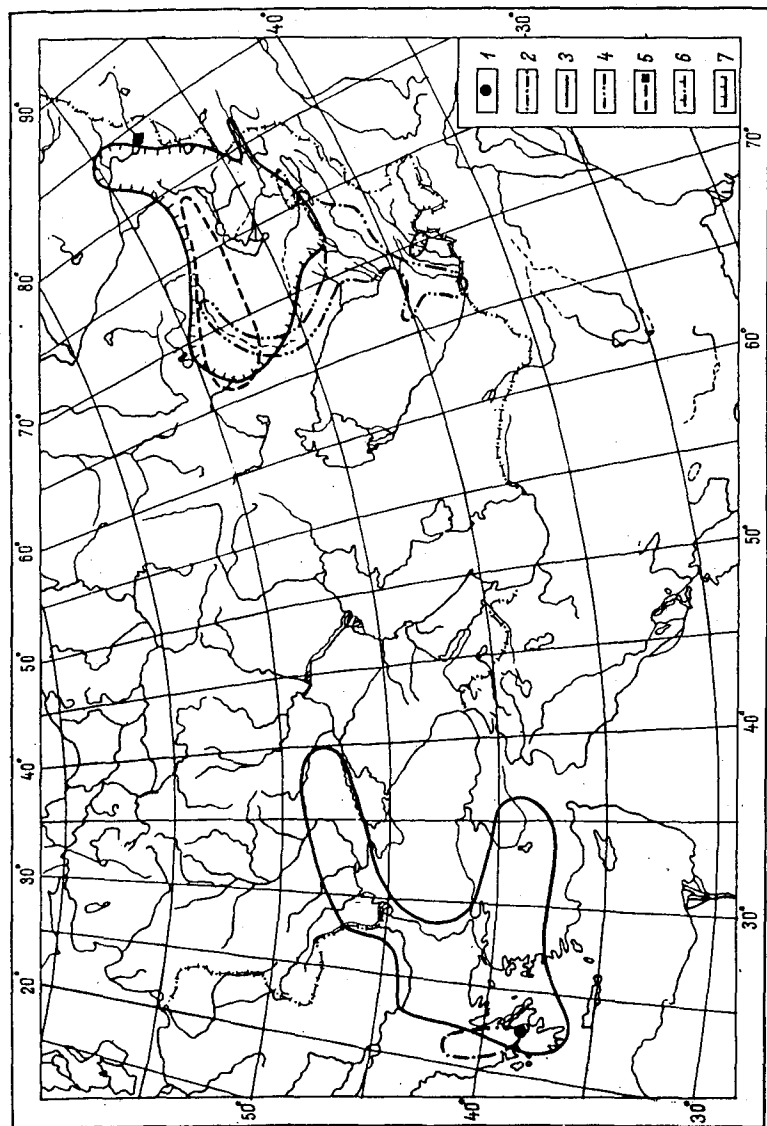


Рис. 157. Ареалы родов трибы Ranissini (1 — *Nasirana*, 2 — *Parorgerius*, 3 — *Ranissus*, 4 — *Elysiaca*, 5 — *Cnodolum*, 6 — *Phyllorgerius*, 7 — *Sphenocratus*).

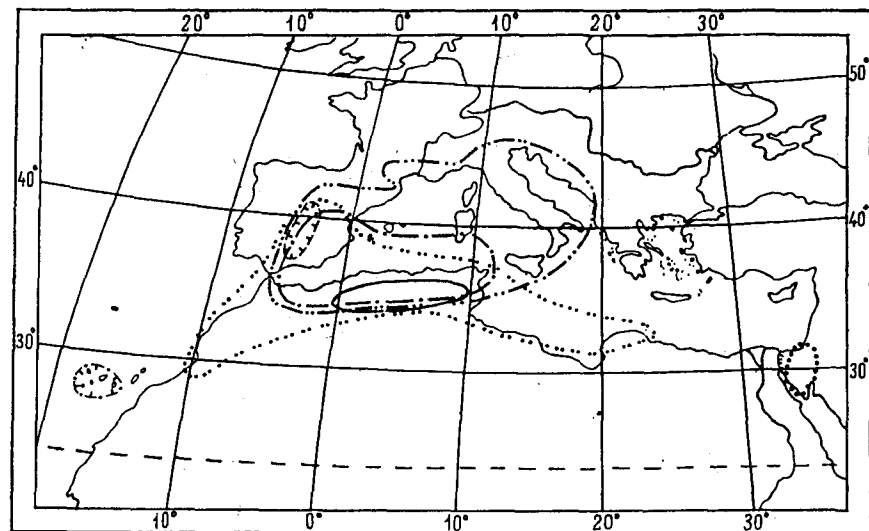


Рис. 158. Ареалы родов триб Colobocini (1 — *Colobocus*) и Almanini из группы Almanae (2 — *Tilimontia*, 3 — *Almana*, 4 — *Bursinia*, 5 — *Iphicara*, 6 — *Parorgerioides*, 7 — *Tachoga*).

тике северная граница распространения семейства приблизительно совпадает с северной границей суббореального пояса. Однако распространение двух подсемейств носит совершенно различный характер.

У Dictyopharinae фактором, ограничивающим продвижение на север, выступает тепло. Вся северная граница распространения семейства образована ареалами носаток-диктиофарин. У Orgeriinae фактором, ограничивающим распространение, выступает в первую очередь увлажнение. Ареал Orgeriinae может быть охарактеризован как тетийско-сонорский (рис. 156). Он также охватывает суббореальный и субтропический пояса, но только в пределах территорий с аридным климатом. Южная граница распространения Orgeriinae недостаточно выяснена, однако они нигде не заходят в тропики; по-видимому, южная граница распространения Orgeriinae определяется тепловым фактором.

В подсемействе Orgeriinae преобладают довольно узкие ареалы, часто ограниченные какой-либо провинцией или ее частью, заметную долю составляют реликтовые узкие или дизъюнктивные ареалы.

Широко распространенных в обычном смысле этого слова видов нет; наиболее обширные видовые ареалы, как у *Haumavarga fedtschenkoi* или у *Scirtophaca junatovi*, все же зонально и провин-

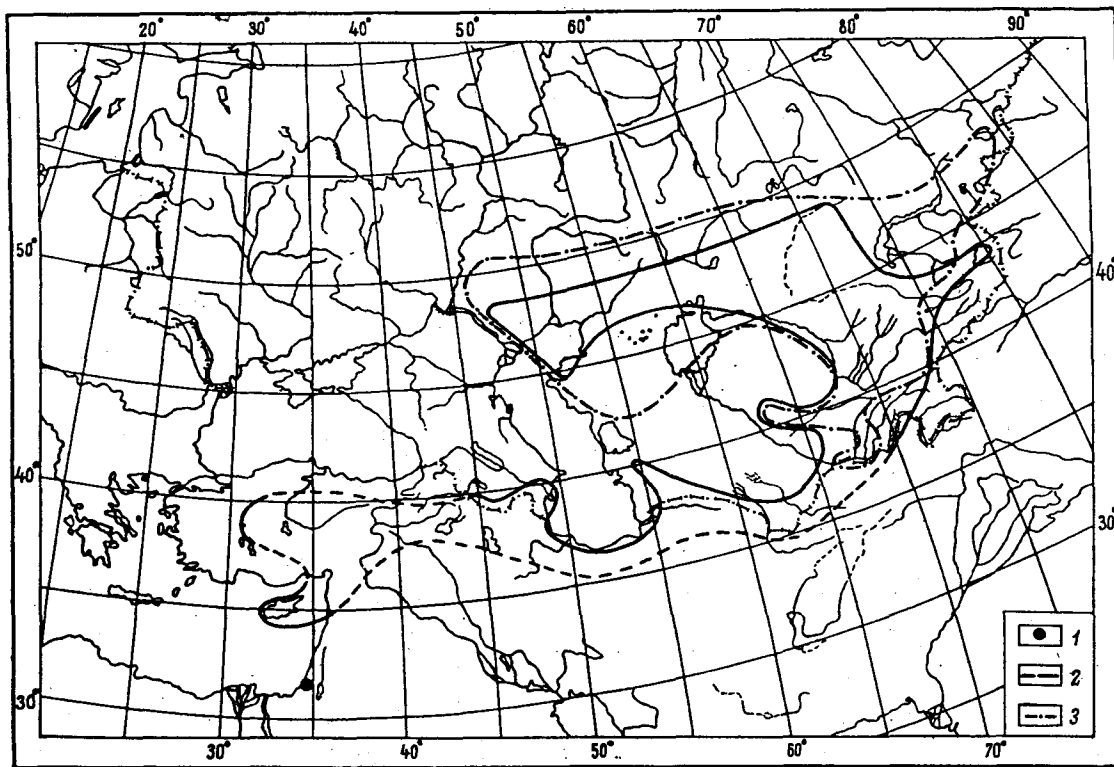


Рис. 159. Ареалы родов трибы Almaniini из группы Nymphogerii (1 — *Copra*, 2 — *Nymphorgerius*, 3 — *Haumavarga*).

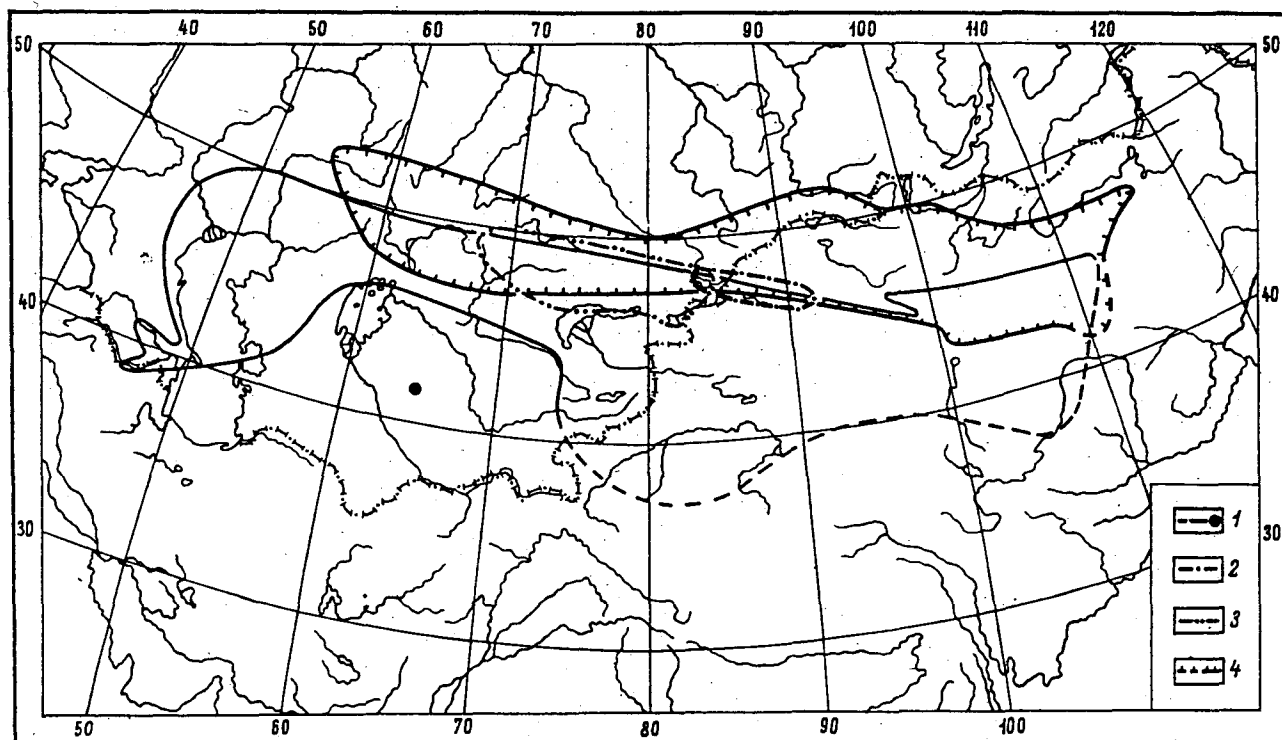


Рис. 160. Ареалы родов трибы Almaniini из группы Scirtophacae (1 — *Scirtophaca*, 2 — *Coppidius*, 3 — *Stephanorgerius*, 4 — *Mesorgerius*).

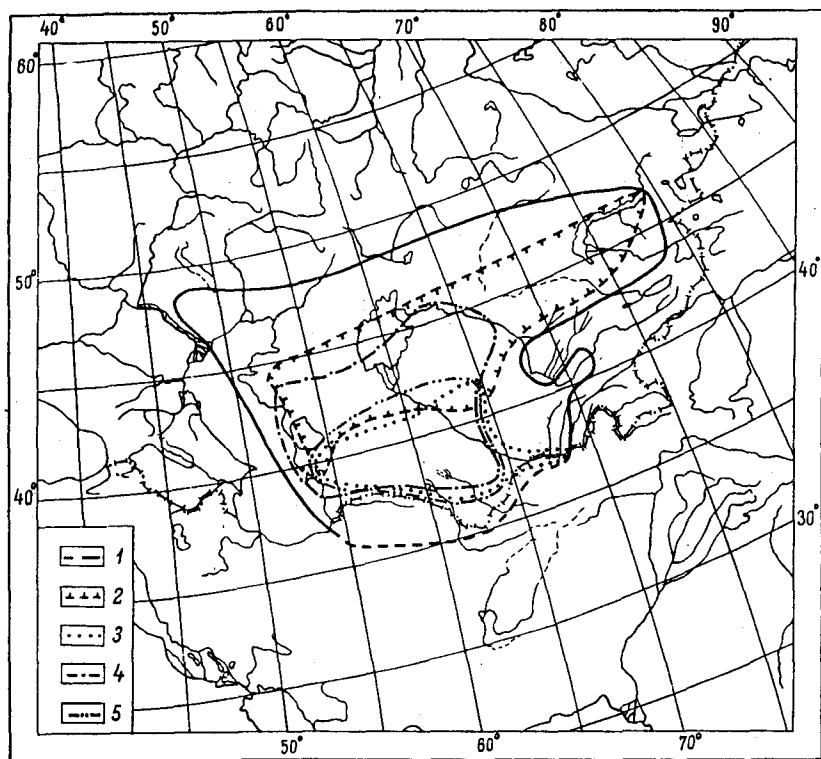


Рис. 161. Ареалы родов трибы Almanini из групп Tigrahaudaе (1), Orgamarellae (2), Ototettiges (3—5) (1 — *Tigrahauda*, 2 — *Orgamarella*, 3 — *Kumlika*, 4 — *Ototettix*, 5 — *Repetekia*).

циально весьма ограничены, хотя и растянуты на значительные территории.

Описанная картина объясняется весьма тесной и узкой связью всех Orgegiinae с определенными природными условиями — их взаимосвязанными стенотопностью и короткокрылостью. Распределение ареалов отдельных видов внутри общего ареала подсемейства носит преимущественно мозаичный характер, когда на каждой отдельной территории порядка провинции или группы провинций преобладают местные эндемичные виды, а не виды более широкого распространения.

Изученность распространения Orgegiinae в Палеарктике весьма неравномерна. Северные части общего ареала изучены гораздо лучше, и здесь не приходится ожидать существенных изменений в очертаниях ареальных границ. Наилучше изучены территории МНР и СССР. В СССР заметные дополнения по составу и распространению оргериин можно ожидать только

в горах Средней Азии и Закавказья. Гораздо хуже изучено Средиземноморье, но здесь, по-видимому, основной состав фауны уже выяснен. Хуже всего изучены китайская территория Центральной Азии, Иран и Афганистан. Из Ирана и Афганистана имеются лишь единичные находки, не отражающие реального состава и распространения фауны, из китайской Центральной Азии не известно ничего. В целом южный край общего ареала подсемейства остается пока плохо определенным.

В Палеарктике подсемейство представлено тремя эндемичными трибами: Ranissini, Colobocini и Almanini, в Неарктике — одной эндемичной трибой Orgegiini. Палеарктические представители подсемейства целиком ограничены Тетийским (Древнесредиземноморским) подцарством, причем лучше представлены в его западной части, хотя общий ареал покрывает его почти целиком (рис. 157—161, 172).

Сравнение трех заселенных оргериинами областей Палеарктики показывает, что наиболее богата Сетийская область, почти столь же богата Гесперийская и сравнительно бедна Скифская.

Если не учитывать наложение ареалов в переходных полосах между областями, то практически все области имеют полностью эндемичский видовой состав: Гесперийская — около 50 видов, Сетийская — около 70 видов, Скифская — 12 видов. Эндемические роды также резко преобладают во всех областях: их в Гесперийской — 9 из 11, в Сетийской — 12 из 15, в Скифской — 2 из 4. Только 3 рода не ограничены какой-либо одной областью — *Ranissus*, *Sphenocratus* и *Nymphorgerius*. Гесперию со Скифией соединяет род *Ranissus*, Скифию с Сетией — род *Sphenocratus*, Сетию с Гесперией — род *Nymphorgerius*.

Наибольшее число триб представлено в Гесперии — все 3, но нет такой локальной территории, где бы вместе встречалось больше двух.

В Неарктике подсемейство представлено эндемичной трибой Orgegiini. Ареал этой трибы ограничен Западной Неарктикой и весь лежит в пределах Калифорнийской и Колорадской областей Сонорского аридного подцарства. Таким образом, в отличие от Палеарктики в Неарктике Orgegiinae не заходят в восточную половину континента и не представлены в степной Миссурийской области так же, как и в Техасской саванновой, которая не имеет прямого аналога в Палеарктике.

Область распространения подсемейства в Неарктике компактная и цельная; в распределении подтриб, родов и видов незаметно существенных разрывов и других географических проявлений реликтового состояния. Обособленность фаун двух занятых областей (Калифорнийской и Колорадской) здесь также выражена слабее, чем в Палеарктике.

В распределении представителей трибы ясно намечается надпровинциальная граница, разделяющая северные и южные

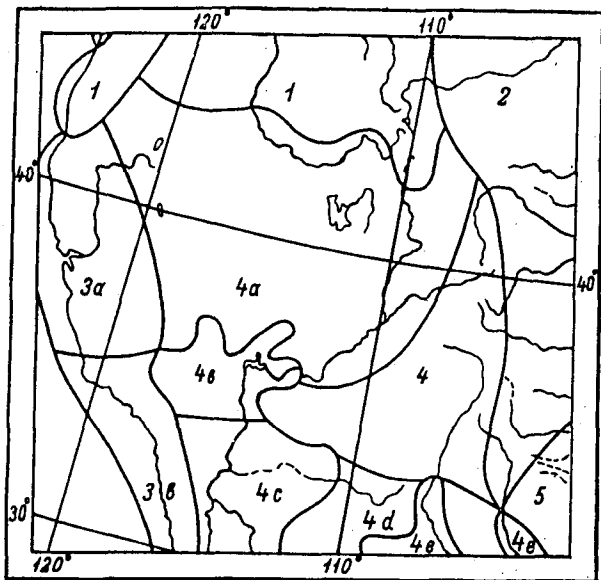


Рис. 162. Рабочая схема районирования юго-западной части Nearктики в пределах ареала *Orgeriinae*.

Области: 1 — Орегонская неморальная, 2 — Миссурийская степная (область Прерий), 3 — Калифорнийская вечнозеленая (3a — Севернокалифорнийская провинция, 3b — Южнокалифорнийская провинция), 4 — Колорадская пустынная (4a — Мормонская, или провинция Большого Бассейна, 4b — Мохавская, 4c — Сонорская; 4d — Аризонская, 4e — Риограндская провинция), 5 — Техасская саваннованая.

части обеих занятых областей и объединяющая южные части обеих областей в противопоставлении с северными. Для северной части характерны роды *Orgerius*, *Deserta*, *Aridia*, для южной — *Orgamara*, *Acinaca*, *Yucanda*.

III. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ФИЛОГЕНИИ

Разработка филогении какой-либо группы практически всегда проводится после построения ее таксономической классификации, хотя в конечном итоге естественная классификация, система, является особым схематическим отражением филогении. Отсутствие разработок филогении при наличии сравнительно дробной и давно признанной системы носаток (Melichar, 1912; Muir, 1930) может служить частной иллюстрацией сказанного выше.

Учитывая несовершенство системы, построенной без филогении, и возможные ошибки систематиков при ограничении и соподчинении различных таксонов, необходимо, прежде чем строить

филогению, пересмотреть, где это возможно, систему и применяемые критерии, чтобы в дальнейшем оперировать всем известным материалом, освобожденным от чужеродных элементов.

Говоря конкретно о цикадовых, необходимо подчеркнуть, что различия надсемейств здесь весьма четки и надежны, так что возможность ошибок практически исключена; наоборот, в отношении близких семейств и подсемейств наблюдаются довольно многочисленные спорные случаи.

Практика показывает, что неверное определение места таксонов более низкого ранга (триб, родов) встречается чаще, так как в этих случаях отличия таксонов сравнительно невелики, а возможности параллелизмов широки.

Трудности при оценке показателей родства, связанные с недостатком данных и в особенности с возможным независимым появлением признаков кажущегося непосредственного родства у групп, в действительности более далеких (параллелизмы и конвергенции), заставляют проводить дополнительное (контрольное) сравнение каждой из сестринских групп с аналогичными группами второй степени родства; например, каждое из подсемейств носаток сравнивать с фонарницами по отдельности, чтобы дополнительно убедиться в надежности выводов о монофилии *Dictyopharidae*.

Понятие сестринских групп здесь употребляется в служебном приблизительном смысле, отнесенном только к рецентному материалу и к филогении, построенной только на рецентном материале, когда вымершие ветви не показаны, неизвестны и не учитываются при квалификации тех или иных групп в качестве сестринских. Иными словами, здесь сестринскими считаются две такие группы, родоначальники которых произошли от общего предка, от которого, минуя эти сестринские группы, произошла никакая другая рецентная группа.

1. Положение носаток в системе надсемейства *Fulgoroidea*

Пользующаяся всеобщим признанием система *Fulgoroidea*, предложенная Ф. Майром (Muir, 1923, 1930), разработана на обширном материале с привлечением разнообразных признаков. Это определяет долговечность и достоверность большинства ее выводов, однако она недостаточно детализована и оставляет открытыми вопросы о более узком родстве многих семейств. Попытку усовершенствовать систему Майра сделал Меткаф (Metcalf, 1951); он выделил среди *Fulgoroidea* ряд промежуточных таксонов, введя для них ряд дополнительных категорий (когорты, подкогорты, фаланги и др.) различных рангов между семейством и подотрядом. Некоторые сближения Меткафа вызывают большие сомнения, однако в отношении ближайших к носаткам семейств обе системы единодушны. Разбор морфологии носаток, проведен-

иная с Orthopagini делают все же первое предположение более вероятным.

Всех представителей Dicyorhathinae объединяют два синанпоморфных признака: удвоенные (до 4) базикоинические сенсиллы на аролии и вторичная складка на задних крыльях. Была ли такая складка у крылатого предка Orthopini — неизвестно. Признак удвоенная сенсилла также не является абсолютно надежным, так как одна из пар сенсилл в принципе может исчезнуть благодаря редукции. Пока нельзя опровергнуть предположение, что предок Orthopini никогда не имел второй пары сенсилл на аролии. Предположение же о происхождении Orthopini от Orthopagini неизбежно связано с признанием такой редукции.

Подсемейство Orthopini от Dicyorhathinae отличаются признаками, связанными с утратой полета, — короткокрылость, отсутствие геглы, а также признаками отсутствия восковых желез у личинок и второй пары сенсилл на аролии. Таким образом, синанпоморфии Orthopini несут нетипичный характер, а положительный признак отличия от Dicyorhathinae (сенсиллы аролии) плезиоморфны. Однако естественность, монофилетичность подсемейства Orthopini кроме вышеприведенных простых и недостоверно надежных признаков аргументируется еще тройной и доказательной филогенетической (рис. 163), обоснование которой будет дано несколько ниже.

Наиболее примитивная триба Orthopini — Kanissini, имеет допозитивно некоторые признаки отличия от Dicyorhathinae, которые у высших триб возвращаются в состояние, как у Dicyorhathinae, или преобразуются в третьем направлении. У Kanissini в отличие от Dicyorhathinae 5 зубцов во внешней группе на вершинах задних голеней, имеются субапикальные шетинки на зубцах первого и второго членика задних лапок у личинок. В то же время у Kanissini есть плезиоморфные признаки сходства с Dicyorhathinae, которые у других, более продвинутых Orthopini утрачиваются, например пальцеобразный придаток нижних лапстей третьих створок ящечкада.

3. Примитивные представители подсемейства Orthopinae

Подсемейство Orthopinae (рис. 163) четко разделяется на 4 трибы: Kanissini, Colobocini, Almaniini и Orgelini, из которых наиболее примитивной является триба Kanissini, давшая через пеликтовую трибу Colobocini трибы Almaniini и Orgelini (Емельянов, 1969а, 1969б). Наиболее примитивных представителей Kanissini отделяет от нормальных крылатых предков сравнительно большой морфологический разрыв, связанный помимо укорочения эпитр с почти полной рудиментаризацией задних крыльев и с исчезновением геглы, которое у других аналогично короткокрылых группировок почти всегда сохраняется. Укорочение крыльев у Fulgoroidea идет обычно через крыловую димор-

физм, но никаких следов диморфизма Kanissini (и все Orthopinae)

не сохраняют. Отсутствие геглы скорее говорит в пользу мономорфического пути укорочения эпитр.

К числу новоприобретенных родоначальником трибы Kanissini признаков, отличающих ее не только от предков, но и от потомков — синанпоморфий,* относятся пятизубчатая внешняя группа на вершинах задних голеней, субапикальные шетинки на задних лапках у личинок, рекапитуляция положения сенсорных ямок около исчезнувших восковых желез на задних тергитах брюшка в младших личиночных возрастах.

В рамках Orthopinae самый обширный список плезиоморфий, присущих Kanissini или их наименее продвинутой части, или Kanissini и менее продвинутой части из других триб, твердо показывает место Kanissini у корня филогенетического древа подсемейства. К числу плезиоморфий, свойственных только более примитивной части Kanissini, относятся: простой пальцеобразный придаток нижних долей третьих створок ящечкада, несклеротизованные внешние доли первых створок ящечкада, 4 шетинки на коротких лапках. К числу плезиоморфий, свойственных всем Kanissini, относятся: рекапитуляция расположения сенсорных ямок около исчезнувших восковых желез (сохранение свободным места, где были восковые железки), простой средний киль брюшка, свободная фиксация эпитр в шитковом желобке, несогласованность края базальных пластинок первых створок ящечкада с соседним краем нижних долей третьих створок, отсутствие выраженных экстралатеральных полей на тергитах брюшка. Ряд плезиоморфий отличает две низшие трибы (Kanissini и Colobocini) от высших: тлюсский лоб и отсутствие сенсорных ямок у имаго. К числу признаков сходства Dicyorhathinae с Kanissini и частью менее продвинутых представителей других триб относятся: пятивозрастный личиночный этап онтогенеза, косопродольное расположение зубцов на вершинах внутренних долей первых створок ящечкада, более поперечные прямые чертаня тергитов брюшка, большой аролии и относительно короткие коточки, длинные и узкие пластинки на лапках ходильных ног, слабое развитие заглазничных

4. Филогения трибы Kanissini

Kanissini по строению внешних долей первых створок ящечкада могут быть разделены на три группы. В первой группе, куда относятся под Kanissus, эти доли мясистые с мясистыми киллями без склеротизаций. Это наиболее сходное с Dicyorhathinae

* Под синанпоморфией понимаются признаки, которые возникли у родоначальника данной ветви и вторично исчезли (перешли в другое состояние) у части потомков. Хенниг (Hennig, 1970) включает такие случаи в понятие синанпоморфии.

строение первых створок среди *Orgeriinae*. Во вторую и третью группы попадают роды, у которых межжилевые пространства долей склеротизованы в так называемые нервюры, а оставшиеся мясистыми кили сильно сглажены или практически исчезли. Вторую группу, куда относится род *Elysiaca*, характеризует дуговидное прохождение промежутка между второй и третьей нервюрами, унаследованное от изогнутого кия, проходившего в этом месте у представителей первой группы. Для третьей группы, объединяющей роды *Cnodalum*, *Phyllorgerius* и *Sphenocratus*, характерно выпрямление нервюр и промежутка между второй и третьей нервюрами, усиление склеротизации нервюр. В третьей, наиболее продвинутой группе род *Sphenocratus* выделяется преобразованным — расширенным и уплощенным, как у высших *Orgeriinae*, — придатком нижних долей третьих створок яйцекалада, что и позволяет считать его сестринской группой по отношению ко всем *Orgeriinae*, начиная с *Colobocini*.

Строение фаллотеки самцов и ряд других признаков позволяют выяснить взаимоотношения родов *Cnodalum* и *Phyllorgerius* друг с другом и со *Sphenocratus*. У *Cnodalum* верхние пузыри теки раздвоены до основания, как у *Elysiaca*; у *Phyllorgerius*, напротив, имеют длинное общее основание и относительно короткие отроги, как у *Sphenocratus*. *Cnodalum* и *Elysiaca* сближает утолщенный костальный край элитр, *Phyllorgerius* и *Sphenocratus* — утонченный; в то же время роды *Cnodalum* и *Phyllorgerius* сближаются по признаку наличия щетинок на висцеральных тергитах брюшка. Наиболее вероятно, что общий предок *Cnodalum*, *Phyllorgerius* и *Sphenocratus* сохранил от общего предка с *Elysiaca* толстый костальный край и полностью разделенные верхние пузыри теки и приобрел щетинки на висцеральных тергитах брюшка. Предок *Phyllorgerius* и *Sphenocratus* утратил утолщение костального края элитр и приобрел нераздельное основание верхнего пузыря теки; затем предок *Sphenocratus* утратил щетинки на висцеральных тергитах брюшка и приобрел широкий уплощенный придаток нижних долей третьих створок яйцекалада.

К сожалению, недостаток материала и отсутствие многих сведений о морфологии родов *Nasirana* и *Parorgerius* не позволяют определить их место на филогенетическом древе *Ranissini*.

Признаки, которые как-то противоречат принятию *Ranissini* за наиболее примитивных *Orgeriinae* и могут быть истолкованы как показатели побочности *Ranissini* (как ее абсолютная, ненарушенная синапоморфия) — пятизубчатая внешняя группа на вершинах задних голеней и субапикальные щетинки на лапках у личинок, являются автоморфиями, которые исчезают путем возврата к исходному состоянию, т. е. путем регрессии на разных этапах филогенеза. Существование рода *Sphenocratus*, у которого уже уплощен придаток нижних долей третьих створок, но еще не пропали субапикальные щетинки на лапках у личинок, и дает возможность показать магистральное (интеркалярное) положение

Ranissini на пути к высшим трибам и выявить сестринскую группу всех высших триб — род *Sphenocratus*.

Реверсию в числе зубцов на задних голенях легко допустить исходя из характера нарастания числа зубцов в личиночном онтогенезе у носаток и других *Fulgoroidea*. Она идет от возраста к возрасту по неограниченной схеме, когда ретардация имеет конечным итогом олигомеризацию, а акцелерация — полимеризацию. Потребовавшееся усиление опорной функции прыгательных ног при утрате полета было быстро и легко обеспечено ускорением развития зубцов и их умножением. По-видимому, далее общее совершенствование прыгательного аппарата сделало эту полимеризацию излишней, в связи с чем и восстановилось прежнее число зубцов. Известно, что у некоторых *Dictyophaginae* также имеется 5 зубцов во внешней группе на вершинах задних голеней — у *Phylloscelis*, *Saigona*, большинства *Nersiini* и *Cladodipterini*, иногда у *Nersiini* бывает даже 6 зубцов. Менее понятно появление и исчезновение в ходе эволюции *Ranissini* субапикальных щетинок у личинок; возможно, здесь имела место генерализованная реакция морфогенетического комплекса на необходимую имагинализацию личинок при переходе в более засушливые условия существования; в дальнейшем этот комплекс мог подвергнуться дифференциальной перестройке, при которой имагинализация перестала сказываться на субапикальных щетинках.

5. Положение трибы *Colobocini*

Монотипная реликтовая триба *Colobocini* характеризуется комбинацией признаков примитивных, свойственных *Ranissini*, и продвинутых, свойственных высшим трибам *Orgeriini* и *Almanini*. К числу примитивных относятся отсутствие сенсорных ямок у имаго, плоский лоб и строение яйцекалада, такое же как в роде *Sphenocratus*. Черт сходства *Colobocini* с высшими *Orgeriinae* значительно больше: число зубцов на вершинах задних голеней, конфигурация гарпагонов в сочетании с характером их смыкания с анальной трубкой, расчлененная на лопасти вершина нижней доли первых створок яйцекалада, угловидно гипертрофированный боковой киль передних тазиков и двойной средний киль брюшка. Имеются признаки, общие для *Sphenocratus*, *Colobocini* и высших *Orgeriinae* — плоский придаток нижних долей третьих створок яйцекалада, экстралатеральные поля тергитов. Таким образом, мы имеем доказательства близкого родства *Colobocini* как с высшими *Ranissini*, так и с *Almanini* и, кроме того, сквозные признаки от *Sphenocratus* до *Almanini*, несвойственные низшим *Ranissini*. Все это позволяет надежно помещать *Colobocini* между *Ranissini* и *Almanini*. К сожалению, остается неизвестным тип личиночного онтогенеза, свойственный *Colobocini*.

7. Филогения трибы *Almaniini*

Триба *Almaniini* подразделяется на ряд более или менее четких групп: *Almanae* (*Irhicara*, *Bursina*, *Almana*, *Nytrphorgerii*, *Parorgeloides*, *Tachorga*), *Nytrphorgerii* (*Coppa*, *Nytrphorgerius*, *Hauntauarga*), *Scirtorphacae* (*Scirtorphaca*, *Copridius*, *Stephanorgertus*, *Mesorgerius*), *Tigrahauda* (*Tigrahauda*), *Orgamarellae* (*Orgamarella*), *Ototelliges* (*Kuntika*, *Ototellix*, *Repetekia*).

Самой примитивной в трибе является группа *Almanae*, сохраняющая наибольшее число плезиоморфий и обладающая рядом автоморфий, которые являются плезиоморфиями по отношению к признакам более продвинутой представителю трибы. К числу плезиоморфий относятся: строение ящечка, слабое разделение на внутренние дольки первых створок ящечка, слабое разделение 3-й и 4-й нервюр на внешних дольях тех же створок, конфигурация переднеспинки, сходная с таковой у рода *Colobocis*. Ряд слабо продвинутых признаков связывает *Almanae* с предполагаемыми предшественниками и ближайшими продолжателями (от *Colobocis* до *Nytrphorgerii*): 3 шетинки на кототках, листовидно выступающий киль на передних тазиках, полные боковые кили диска переднеспинки. К числу своеобразных признаков *Almanae* относятся: склеротизованная превагинальная пластинка, массивный пальцеобразный отросток третьих створок ящечка, рядок сенсорных ямок на боковых дольях щитка, 3—5 ямок на диске переднеспинки, сосредоточенных у его боков.

К сожалению, недостаток материала не позволяет с желаемой обстоятельностью выяснить признаки, присущие отдельным родам этой группы, и установить их историю их расхождения. К тому же ряд признаков отдельных родов пока не удается однозначно описать. Для всей группы, кроме рода *Irhicara*, характерна редукция боковых килей гба около глаз, так что по этому признаку можно считать его самым примитивным родом группы. Другой признак — сенсорные ямки в латеральном поле тергитов брюшка — может быть расценен как синавтоморфия *Orgertini*, *Irhicara* и *Coppa*, подкрепляющая представление о наибольшей примитивности рода *Irhicara* среди *Almanae*. С другой стороны, *Irhicara* проявляет черты несомненной близости к *Bursina*: оба рода имеют очень сходную и явно вторичную форму головного отростка.

Другой несомненно близкородственной парой в группе *Almanae* являются роды *Parorgeloides* и *Tachorga*. В этом случае первичность рода *Parorgeloides* достаточно ясна, так как он обладает простой головой первичного генерализованного типа, а голова у *Tachorga* имеет излом темной поверхности, хотя в основном сходна. В роде *Parorgeloides* имеется один вид, у которого намечается изменение плоскости темени, подготавливающее излом, свойственный *Tachorga*.

Поскольку боковых килей гба против глаз и выше нет у *Parorgeloides* и *Tachorga*, так же как у *Bursina*, но не у *Irhicara*, то

Совокупность выявленных пока признаков недостаточна для того, чтобы полностью отбросить версию о вторичном исчезновении сенсорных ямок у имаро *Colobocini*.

6. Происхождение триб *Almaniini* и *Orgertini*

Высшие трибы *Almaniini* и *Orgertini* наряду с перечисленными признаками сходства с *Colobocini* имеют ряд вторичных специфических для каждой в отдельности. Общие признаки — это в первую очередь выпуклая в поперечном сечении форма гба и наличие сенсорных ямок на тергальных образований у имаро. Трибы *Orgertini* и *Almaniini* являются сестринскими группами, пошедшими по несколько разным морфологической специализации. *Orgertini* исходно сильнее отклонились от *Colobocini*, но претерпили в дальнейшем менее существенную эволюцию. *Almaniini* исходно были непосредственным продолжением *Colobocini*, но в дальнейшем прошли значительную многоступенчатую эволюцию.

Триба *Orgertini* приобрела ряд апоморфий в строении ящечка: он уменьшился, придаток нижних долей его третьих створок видоизменился и также уменьшился; кроме того, эта триба утратила саркохеты, заменившиеся простыми прищупленными шетинками.

Явные синапоморфии у всех представителю трибы *Almaniini* не обнаружено, однако имеются синавтоморфии, объединяющие низших представителей обеих триб или низших представителей одной трибы со всеми представителями другой: эти синавтоморфии при наличии автоморфий у примитивных группировок в обеих трибах позволяют сделать вывод о расхождении *Orgertini* и *Almaniini* как сестринских групп и отвергнуть гипотезу о дочернем характере какой-либо из них. К числу синавтоморфий относятся аналогичное расположение ямок на диске переднеспинки, множественность сенсорных ямок на боковых дольях щитка. В то же время от всех *Orgertini* наиболее примитивную группу *Almaniini* (*Almanae*) отличает автоморфный признак наличия превагинальной пластинки. Признаки расположения сенсорных ямок на переднеспинке и шитке у примитивных *Orgertini* и *Almaniini* повторяют расположение их у личинок *Rapissini*, в то время как у более продвинутых *Almaniini* расположение ямок уклоняется от схемы *Rapissini*. Это обстоятельство также говорит в пользу правильности определения низших *Almaniini* и *Orgertini*.

напрашивается вывод, что род *Parorgerioides* отошел от ветви *Iphicara—Bursinia* позже *Iphicara* и, следовательно, простая форма его головы вторична. Альтернативный вариант дает предположение о вторичном и конвергентном сходстве головы у *Iphicara* и *Bursinia*. Недостаток данных не позволяет сделать твердый выбор.

Все же наименее ясным в пределах группы *Almanaе* остается родство родов *Tilimontia* и *Almana*, у которых сходно и своеобразно усложнен головной отросток, однако сходство это не вполне гомологическое (см. с. 10), так что нельзя исключить конвергентный путь его возникновения.

По роду *Coppa*, открывающему группу *Nymphorgerii*, также нет достаточного материала, еще не изучены самки этого монотипного рода, известного пока всего по двум самцам. От предшественников род отличается редукция ряда ямок на щитке до одной ямки, как у всех высших *Almanini*, увеличение числа ямок на бочках переднеспинки до $3/1-2$ вместо $2/1$; однако последний признак неустойчив: увеличение числа ямок наблюдается также у *Tilimontia* из *Almanaе*. Наибольшая примитивность рода *Coppa* в пределах *Nymphorgerii* определяется сохранением у него такого же, как у *Almanaе*, количества и плана расположения ямок на диске переднеспинки.

Следующим на филогенетическом древе располагается обширный род *Nymphorgerius*. Не обнаружено ни одной надежной синапоморфии его с более продвинутыми представителями. В роде *Nymphorgerius* у его общего с вышестоящими родами предка исчез или дестабилизировался листовидный киль передних тази-ков, однако впоследствии он, по-видимому, восстановился у некоторых видов подрода *Anorgeriopus*. У всех последующих родов киль уже совершенно нет. Таким образом, признание синапоморфии отсутствия листовидного килья у родоначальника рода *Nymphorgerius* связано с надежностью доказательства того, что подрод *Anorgeriopus* происходит от какого-либо другого подрода в пределах рода. Однако желаемо надежных доказательств такой ситуации пока нет. Для рода *Nymphorgerius* характерно, как и для предшествующих ему родов, сохранение боковых килей диска переднеспинки и трех щетинок на коготках лапок; у всех последующих родов задняя половина дискальных килей переднеспинки исчезает (вторичное исключение — *Tigrahauda ototettigoides*) так же, как и третья щетинка. У рода *Nymphorgerius* произошло полное разделение третьей и четвертой нервюр на внешних долях первых створок яйцеклада, заполнение ямками всего диска переднеспинки. Эти признаки сформировались у предка рода *Nymphorgerius* уже после его отделения от общего ствола.

Вслед за родом *Nymphorgerius* располагается монотипный и крайне своеобразный род *Haumavarga*. Он имеет ряд синапоморфий и синапоморфий, отличающих его от других представителей группы *Nymphorgerii* и сближающих с более продвинутым *Almanini*:

отсутствие боковых килей диска переднеспинки, редукция третьей щетинки на коготках, округление и расширение латероventральных пластинок теки. К числу своеобразных признаков рода относятся вздутая голова, расширенные боковые доли лба, отсутствие средних килей на темени и переднеспинке.

Для групп *Almanaе* и *Nymphorgerii* как для примитивной части трибы *Almanini* характерен ряд общих с *Ranissini* признаков, которые у высших *Almanini* прогрессивно преобразуются. На пути к высшим *Almanini* от *Nymphorgerii* до *Scirtophacae* происходит сокращение числа личиночных возрастов с пяти до четырех (вторичное исключение *Repetekia*) и появление зубов на нижних пузырях теки. В то же время группа *Scirtophacae* в отличие от последующих сохраняет плезиоморфные пропорции коготков и аролия, перестраивающиеся далее на пути от *Scirtophacae* к *Tigrahaudaе*.

В группе *Scirtophacae* и в ближайших родах предшествующего и последующего этапов эволюции трибы весьма сильно выражены находят явление гетеробатмии, заключающееся в мозаичном распределении сходных примитивных и параллельно возникающих продвинутых признаков или признаков, носящих характер реверсии, т. е. признаков, которые были утрачены и затем восстановились вновь. Реальность гетеробатмии, основанной на параллелизмах или реверсиях, доказывается тем, что всякое древо, построенное исходя из представления об однократном возникновении и непрерывном существовании (персистенции) какого-либо признака, влечет неизбежное допущение реверсий ряда других признаков, причем эти реверсии, само собой разумеется, у различных категорий признаков не согласуются друг с другом.

При восстановлении филогении ветви, эволюция которой сопровождалась реверсиями, приходится выбирать варианты с меньшим числом легче допустимых реверсий. В описываемом случае наиболее вероятно, что исчезновение среднего килья темени является синапоморфией родов *Coppidius* и *Mesorgerius*, которая образовалась независимо от аналогичного признака у *Haumavarga*, т. е. отсутствие среднего килья темени не было свойственно общему предку *Haumavarga* и *Scirtophacae*. В противном случае пришлось бы признать возвращение *Scirtophaca* к облику предка *Haumavarga*. Положение *Coppidius* и *Mesorgerius* в отношении к *Scirtophaca* определяет условная синапоморфия *Scirtophaca* с высшими *Almanini* (*Tigrahaudaе*, *Orgamarellae*, *Ototettiges*), которая заключается в том, что диск переднеспинки полностью занят ямками.

Род *Mesorgerius* имеет два признака параллелизма, которые повторяются у высших *Almanini*: ямки на III тергите брюшка и круглые, целиком гладкие зубы пузырей теки. Последний признак характеризует только один подрод *Mesorgerius* s. str. По-видимому, гладкие зубы пузырей теки высших *Almanini* формировались в два этапа из маленьких покровных зубчиков, восходящих

к щетинкам. Такие маленькие зубчики встречаются на пузырях теки у различных представителей *Orgeriinae*. На первом этапе происходило оттягивание стенки пузыря вокруг зубчика в его вторичное слабо склеротизованное основание, укрепленное продольными складками-гребнями. На втором этапе вторичное основание полностью склеротизовалось, округлилось в сечении и полностью слилось с вершинным зубчиком в подобный ему, но крупный зубец, сидящий скошенным основанием прямо на поверхности пузыря. Прimitивный тип зубца с ребристым, слабо склеротизованным основанием сохраняется у *Coppidius* и *Stephanorgerius* и у подрода *Promesorgerius* рода *Mesorgerius*. Ямки на III тергите брюшка, кроме *Mesorgerius* и высших *Almanini*, имеются еще у *Iphicara*, у *Bursinia seminitens* и *Coppa huldaensis*. В связи с тем что все эти представители весьма далеки от *Mesorgerius* и большей частью далеки друг от друга, признание независимого возникновения обсуждаемых ямок не имеет реальной альтернативы. Менее ясен вопрос с эволюцией зубцов теки, но и он при иных вариантах решения требует более серьезных допущений реверсии других признаков, приходится признать двукратное возникновение полностью округлых зубцов в группе *Scirtophacae*: у *Mesorgerius* s. str. и у *Scirtophaca*.

У четырехвозрастных *Almanini* имеется еще ряд новообразовавшихся признаков, которые не могут быть расценены как надежные симплезиоморфии ввиду их недостаточной эволюционной устойчивости, проявляющейся в неоднократных реверсиях. Когда речь идет об эволюции неустойчивых признаков, приходится говорить о так называемых эволюционных тенденциях. Конкретно в группе *Scirtophacae* проявляются такие тенденции к укорочению крючков пениса, к увеличению числа ямок на бочках переднеспинки, к появлению уже упоминавшихся ямок на III тергите брюшка. Крючки пениса укорочены у *Mesorgerius*, у большинства видов рода *Scirtophaca* и у всех более продвинутых *Almanini*, в то же время у *Coppidius* и у *Scirtophaca uralensis* крючки удлинены, по-видимому, вторично.

Общий предок высших *Almanini*, отделившийся от рода *Scirtophaca*, приобрел удлиненные коготки и суженные укороченный аролий, а также овальные латероventральные пластинки теки, начавшие формироваться еще у *Scirtophaca*. Эти пластинки в группах *Tigrahauda* и *Orgamarella* несут небольшие зубчики, исчезающие у *Ototettiges*: Род *Tigrahauda* (т. е. группа *Tigrahauda*), первым отделившийся от ствола длинноноготковых *Almanini*, на пути самостоятельной эволюции приобрел своеобразную аутопоморфию, выражающуюся в утрате саркохет и замене их на простые, притупленные щетинки на двух передних парах лапок.

Сестринская ветвь группы *Tigrahauda* через группу *Orgamarella* идет к наиболее совершенным представителям *Almanini* и *Orgeriinae* — в целом — к группе *Ototettiges*.

Род *Orgamarella* связывают с более примитивными *Almanini*

ряд признаков, которые утрачиваются в производной от нее группе *Ototettiges*. Сюда относятся: округлая апикальная мозоль, форма и ориентация зубцов на внутренней доле первых створок яйцеклада (серповидные зубцы расположены в горизонтальной плоскости), сравнительная длина долей тех же створок (внешняя доля короче внутренней), сохранение перетяжки на нижнем пузыре теки, сохранение разницы в длине зубцов внешней и внутренней групп на вершинах задних голеней. В то же время род *Orgamarella* имеет ряд синапоморфий с группой *Ototettiges*: выравнивание зубцов на вершинах задних голеней по плавной единой дуге, если смотреть вдоль оси голени, исчезновение сенсиллы на придатке нижних долей третьих створок. Яйцеклад *Orgamarella* несет аутопоморфные черты некоторой редукции, которая, возможно, связана с ослаблением или выпадением функции заграбления почвы.

Последняя группировка — *Ototettiges* — наиболее резко отделяется от других *Almanini* и поэтому, возможно, заслуживает обособления в отдельную подтрибу (Емельянов, 1969а). Группа характеризуется следующими аутопоморфиями: гипертрофия апикальной мозоли у личинок I возраста с последующим ее преобразованием в протяженный киль, перестройка первых створок яйцеклада (вытягивание внешних долей, переворот зубцов внутренних долей в вертикальную продольную плоскость), увеличение и упрощение нижнего пузыря теки, замена зубцов на латероventральных пластинках продольной бороздчатостью. В группу входят 3 рода, из которых *Ototettix* и *Repetekia* ближе друг к другу, они разделились позднее отщепления рода *Kumlika*. Род *Kumlika* выделяется более длинной головой, поперечной складкой на темени, пересекающей средний киль, нормальным развитием боковых килей темени. Роды *Ototettix* и *Repetekia*, напротив, имеют короткую голову, сплошной средний киль темени и часто листовидно приподнятые боковые кили темени. Монотипный род *Repetekia* наиболее продвинутый в трибе, он отличается вторичным пятивозрастным личиночным онтогенезом, исключительно компактным габитусом, слабо расширенными передними и средними ногами, уменьшенным апикальным зубцом внутренних долей первых створок яйцеклада.

8. Филогения трибы *Orgeriini*

Филогения трибы *Orgeriini*, которая, как было показано, произошла от общего предка с *Almanini*, ввиду недостатка материала будет рассмотрена в основном только по признакам внешней морфологии без привлечения данных о строении яйцеклада самок и копулятивных органов самцов. Даже и при таком ограничении филогения трибы рисуется довольно ясно. Триба разделяется на две подтрибы — *Orgeriina* и *Ticidina*; в первую входят роды

темсни, заострением (реверсионным) килей передних тазиков, сглаживанием килей щитка и переднеспинки. Род *Actina* наиболее специализированный и продвинутый в трибе *Orgertini*.

В целом в эволюции трибы *Orgertini* наблюдается прогрессивное накопление и усиление оригинальных признаков, не повторяющихся или слабо проявляющихся в других трибах, в том числе и в близкой трибе *Almani*. Эти дифференциальные признаки: поперечные кили перед ямками на тергитальных частях груди и на тергитах брюшка, увеличение апикальной мозоли до окаймленного килемия плешатки, дополнительное укорочение элитр и их расхождение по шву сади, уменьшение общих размеров, исчезновение загланичных вдутий и другие.

Помимо конкретных доказательств филогенетического развития, приведенных выше, общее направление эволюции подсемейства подтверждается также рядом постепенных прогрессивных изменений особенностей строения, которые с трудом поддаются распределению на классы, так как не испытывали скачкообразных преобразований на каких-либо этапах эволюции. К числу таких особенностей может быть отнесена, например, общая перестройка габитуса группы: прогрессивное укорочение брюшка, продвижение средних частей его тергитов угом вперед, отодвигание назад основания задних ног, т. е. сдвигание назад места приложения к корпусу прыжковых усилей, увеличение прыжковой мускулатуры с продвижением вперед лопасти метастеральной аподемы.

IV. ЭКОЛОГО-ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ЭВОЛЮЦИИ ПОДСЕМЕЙСТВА ОРГЕРТИНАЕ

Анализ сведений о распространении, условиях обитания и образе жизни современных представителей подсемейства, сопоставленный с морфологически обоснованной филогенией и данными палеогеографии, позволяет с известной надежностью реконструировать основные этапы общей эволюции группы (рис. 164—172).

Приводимые ниже построения опираются на палеогеографические, и в частности палеоклиматические, реконструкции и данные, почерпнутые у Страхова, Термье, Шварцбаха, Шухерта, Синицына (Страхов, 1948, 1960, 1963; Термье, 1952; Шварцбах, 1955; Шухерт, 1957; Синицын, 1965, 1967) с учетом современных взглядов о движении материков (Smith et al., 1973; Литц, Холден, 1974; Зоненшайн, Гордонский, 1976).

Изучение особенностей распространения и стабильной прирожденности примитивных *Orgertini* приводит к выводу о том, что они возникли в конце мела—начале палеогена в пределах охота наибольшей аридазации того времени, расположенного в Центральной Азии (рис. 164).

Orgertius, *Deserta*, *Orgamara* и *Yucanda*, во вторую — *Ticida*, *Timodema*, *Timonidia*, *Aridia* и *Actinasa*, сближающиеся парно в группы, кроме завершающего наиболее продвинутого и несколько обособленного рода *Actinasa*.

Примитивная группа трибы *Orgertini* (группа *Orgertii*) представлена родами *Orgertius* и *Deserta*. При этом наиболее близким к прототипу родом выступает *Orgertius*, несущий минимальное число морфологических специализаций. Эта примитивная группа трибы *Orgertini* наиболее сходна с примитивными представителями сестринской группы *Almani* — *Parorgertoides*, *Iphicara* и другой. Группа *Orgertii* обладает маленкой округлой апикальной мозолью, листоватым килем передних тазиков, наличием всего двух ямок над килем на бочках переднеспинки. Эти признаки, видоизмененные у всех других *Orgertini*, свойственные также примитивной группе *Almani*. Род *Deserta* отличается от *Orgertius* более вытянутой и изогнутой, как у *Iphicara* и *Bursinia*, головой.

Следующую группу образуют роды *Orgamara* и *Yucanda*. Для них характерно увеличение и удлинение апикальной мозоли, уменьшение и приплюснение киля передних тазиков, появление третьей ямки над килем на бочках переднеспинки, дальнейшее усиление поперечных килей на тергитах брюшка, лежащих вперед сенсорных ямок, — внешние концы этих килей пересекают сублатеральную киль и заходят на латеральное поле. В этой паре более примитивным представляется род *Orgamara* с простой вытянутой-пиримидальной головой. Более продвинутой род *Yucanda* выделяется расширением апикальной мозоли в обширную пятиугольную плешатку на вершине призматического головного отростка, исчезновением боковых килей диска переднеспинки, редукцией сублатеральных килей брюшка.

Переход к подтрибе *Ticidina* связан с сужением и поперечением средней доли тела, исчезновением загланичных вдутий, укорочением головы с периферией части тела на темную поверхность. Для двух наиболее примитивных родов подтрибы *Ticidina* (группа *Ticidae*) типичны линейная в виде продолговатого киля апикальная мозоль, наличие мамонидов, исчезновение передних-ковок килей. В эту группу входят очень близкие роды *Ticida* и *Timodema*, различающиеся только по ширине передних и средних ног: у *Timodema* они сильно расширенные, а у *Ticida* — простые тонкие. У оставшихся 3 более прогрессивных родов *Ticidina* — *Timonidia*, *Aridia* и *Actinasa* — исчезают сублатеральные кили брюшка и апикальная мозоль превращается в ячейку в связи с вдавлением средней части мозоли при общем увеличении ее размеров.

Близкие роды *Aridia* и *Timonidia* (группа *Arididae*) характерны изютом нечетким вдавлением апикальной ячейки в отгине от рода *Actinasa*, который, сверх того, обладает рядом других морфологических специализаций, а именно резко обозначенным перифером

Ограничение распространения подсемейства предлами Голарктики, почти полное отсутствие его представителей в южных субтропиках указывает на его ветропичное происхождение. Сосредоточение всех наиболее примитивных представителей подсемейства во внутренних частях Палаарктики делает наиболее вероятным его автохтонное палаарктическое происхождение. Последовательная ксерофитизация подсемейства в ходе его исторического развития от гемиксерофитов, сохранившихся доньше на сухих горах, до пустынных гиперксерофитов демонстрирует явную параллель с аридизацией древнего Средиземноморья в течение мела и кайнозоя. Связь Оргеринае только с ветропичскими климатами, дифференцированными на термические сезоны, делает наиболее вероятным предположение об их возникновении не ранее палеогенового времени, когда, согласно Синицыну, впервые намечалось чередование теплого и холодного сезонов, характерное для кайнозойских ветропичских климатов; в мелу более прохладные климаты сохранили сходство с тропическим бралагаря отсутствию сезонных колебаний температур.

Центральноеазиатское происхождение Оргеринае предполагается исходя из того, что именно там находился первичный центр аридизации и, следовательно, формирования аридных биот, составляющих основу современной биоты древнего Средиземноморья. А также и потому, что предполагаемая ритмика увлажнения в центральноеазиатском очаге имеет черты сходства с ритмикой, предположительно ныне наиболее примитивными Оргеринае в местах их переживания.

В течение позднего мела центральноеазиатский очаг наибольшей аридизации, по представлению Синицына, отличался развитием тропических саванн и редколесий при увлажнении порядка 500—800 мм осадков в год и при равномерном по термике в разливной мере ослабленном тропическом климате со среднегодовой температурой, меняющейся от 18—21° до 22—24° в разных частях очага. С палеоцена аридный климат приобретает особенности субтропического со смешной холодного и теплого сезонов (температура января 5—10°, июль — 25—30°), иссушение усиливается, приближаясь к показателям полупустынь (200—300 мм осадков в год). В это время, по Синицыну, в очаге наибольшей аридизации преобладают осадки в теплую половину года, как в субтропических саваннах, а на северной и северо-западной — менее засушливых территориях — в холодную, как это характерно для современного Средиземноморья. В дальнейшем пустыни и полупустыни, сформировавшиеся в Центральной Азии и распространившиеся позже на Запад в Среднюю Азию, по-видимому, долгое время сохраняли летний максимум осадков в различных вариантах (Емельянов, 1972).

Современное распространение *Ranissini* (рис. 156, 157, 172) указывает на их реликтовый характер с органической вторичной палицей, которая исходит от Байканского и Тянь-Шаньского

горных центров переживания, расположенных на стыке территорий с различными климатами континентального и субконтинентального типа. Оба далеко разобщенных участка ареала трибы *Ranissini* лежат на стыках различных природных зон и районов, плохо вписываясь в целом в современные природные рамки. На соседние с горами равнины входят только более продвинутые вторичные представители трибы, причём во всех более крупных родах — *Ranissus*, *Elysiaca*, *Sphenocratus* — эти выходы носят пестрый характер в отношении ритмики увлажнения осваиваемых территорий. В роде *Ranissus* есть виды, проникающие в степи с летним максимумом осадков и в Восточное Средиземноморье с зимним максимумом осадков; в роде *Elysiaca* кроме видов, заселяющих территории с осенне-зимне-весенним увлажнением, есть виды, проникающие в Восточный Туран с равномерным увлажнением по сезонам; в роде *Sphenocratus* разнообразие ещё больше. При этом, несомненно, на протяжении видов *Ranissini* в Средиземноморье и другие области с летним минимумом осадков, такие территории ими в основном не освоены и не характерны для основной массы представителей. Древность трибы и её отчужденность от средиземноморской ритмики увлажнения, скорее предпосылает равномерного или преимущественно летнего увлажнения в сочетании с её сохранением в более континентальном климате делают предположение о центральноеазиатском центре ее возникновения наиболее вероятным.

Саванны как зональный тип растительности в Палаарктике не сохранились, на севере они трансформировались в степи, на юге и востоке были вытеснены горными странами Тибета и Гималаев. Причины отсутствия *Ranissini* на восточной, более мягкой окраине Тетии — в Наньшане, Сычуани — можно видеть в том, что позднелетний (муссонный) тип увлажнения не был типичен для этой зоны Оргеринае; фауна указанных территорий ещё очень плохо известна. Сохранение *Ranissini* в горах, расположенных на стыке различных климатов, показывает, что в последние геологические эпохи только такие горные массивы с повышенным разнообразием природных условий перманентно сохраняли обстановку для выживания такой реликтовой группы, как *Ranissini*. Состав и особенность фауны *Ranissini* обих рефугиумов говорят в пользу относительно большой, может быть, консмеримой с возрастом самих гор древности рефугиумов, т. е. неогеновой и не менее чем плиоценовой.

Первичное ядро трибы *Ranissini* составляют виды сухих лугов, отдельные выходы представителей трибы в более засушливые степи вплоть до северо-уральских пустынь носят вторичный, таксономически и эволюционно ограниченный характер. В Тянь-Шаньском очаге, который лучше изучен, многие представители *Ranissini* связаны с лугами в убежищах реликтовых орехово-плодовых и плодовых лесов (*Elysiaca*, s. str., *Phyllorgerius*). Это обстоятель-

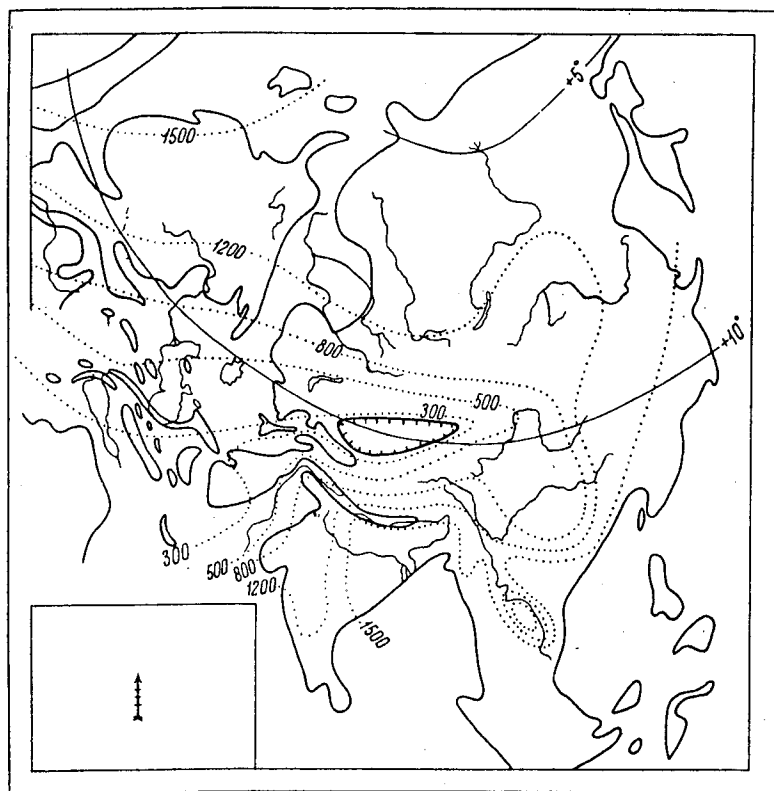


Рис. 164. Ареал Orgeriinae в палеоцене.

Объяснения и условные обозначения к рис. 164—171. Гипотетическая история ареала подсемейства Orgeriinae по трибам и группам родов. Палеогеография по: Синицын, 1965, 1967, с дополнениями по: Термье, Термье (Termier, Termier, 1952). 1 — границы древней суши, 2 — изотермы января соответствующего периода, 3 — изогеты соответствующего периода, 4 — горы выше 1500 м соответствующего периода, 5—14 — границы ареалов и стрелки, показывающие направления миграций (5 — Ranissini, 6 — Colobocini, 7 — общий предок Orgeriini и Almanini, 8 — Orgeriini, 9 — Almanae, 10 — Nymphorgerii, 11 — Scitophacae, 12 — Tigrahaudae, 13 — Orgamarellae, 14 — Ototettiges). На врезках показаны итоги филогенетического развития на соответствующий период, обозначения филогенетических ветвей такие же, как для стрелок миграций на картах.

ство также подчеркивает древний и реликтовый характер ядра Ranissini. Большинство Ranissini сосредоточено в суббореальном поясе, а не в субтропическом, как можно было бы ожидать. По-видимому, это обстоятельство отражает известную отчужденность Ranissini от средиземноморской климатической ритмики, ныне повсеместно господствующей в сухих субтропиках Пале-

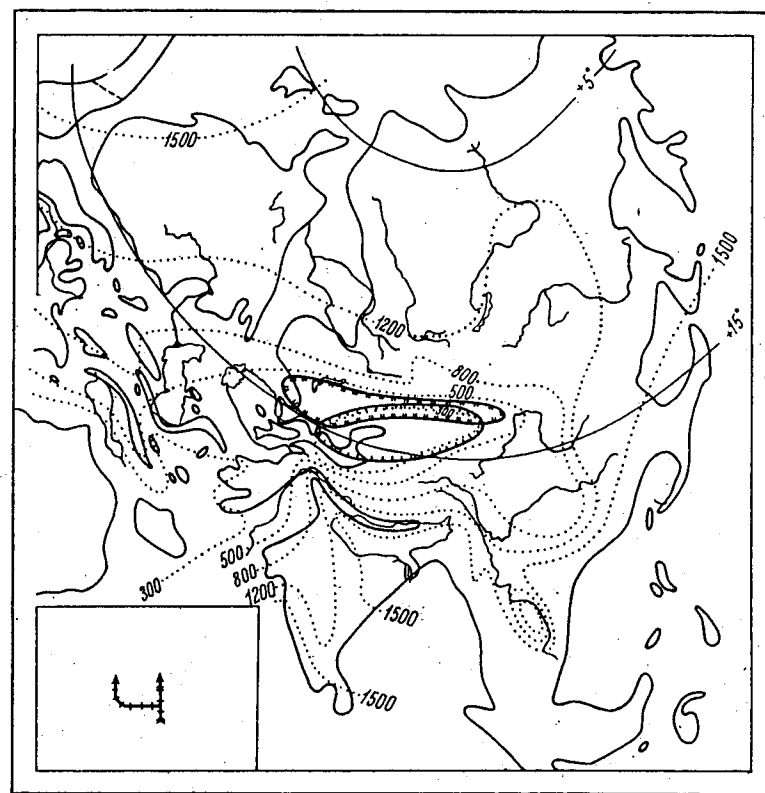


Рис. 165. Ареал Orgeriinae в раннем эоцене.

Условные обозначения см. на рис. 164.

арктики. Растянутый весенне-летний максимум выпадения осадков, как в центральноазиатских палеогеновых саваннах, очевидно является основой требования Ranissini к режиму увлажнения, и в этом случае понятно их сосредоточение в горах Средней Азии и Балкан.

Второй важный этап эволюции подсемейства связан с его проникновением в зарождавшиеся средиземноморские условия, т. е. в условия субаридного климата с летней засухой, для которого характерна растительность типа редколесий и зарослей жестколистных вечнозеленых кустарников. Этот переход осуществила какая-то ветвь Ranissini, близкая роду *Sphenocratus*, преобразовавшаяся в первых Colobocini, дальнейшая эволюция которых привела к формированию триб Almanini и Orgeriini (рис. 165). Единственный современный представитель реликтовой трибы Colobocini и наиболее примитивные представители триб Almanini и Orgeriini

связаны со средиземноморскими условиями и их каллифорнийскими аналогами.

Формирование субаридных протосредиземноморских условий и соответствующей им биоты происходило в течение палеоцена и эоцена в связи с общим усилением аризации и ее распространением от центральноазиатского оюата на север и запад в пределах климата с летним минимумом осадков. Поскольку луговые местообитания свойственны как более примитивным представителям рода *Sphenocratus*, так и примитивным представителям рода *Orgetus*, а возможно, и *Colobocis conspersus* (см. с. 37), то наиболее вероятно, что *Colobocis* формировался в результате перелоха с саванновых лугов на луга протосредиземноморских редколесий. Этот переход мог быть связан с некоторой ксерофитизацией прека *Colobocis*.

На этапе *Colobocis*—*Orgetus* произошло разделение прека *Almani* и *Orgetus*. Поскольку наиболее примитивные *Almani*, сохранившиеся до наших дней, — *Almana* — залегают сухие средиземноморские полукустарниковые и кустарниковые степи (гариги, томилары), а ветвь *Sphenocratus*—*Orgetus*, от которой отделились *Almani*, характерна для сухих равнинно-злаковых и разнотравных лугов средиземноморского типа, то естественно предположить, что формирование трибы *Almani* было обусловлено переходом с трав на полукустарники и кустарники в рамках средиземноморских условий. Этот переход отражает новый этап ксерофитизации групп. Начавшие формироваться в палеоцене на территории Казахстана, юга Руссоказии и юга Сибири протосредиземноморские условия преемственно привели к пионированию до более контрастных современных средиземноморских, постепенно смешаясь на запад и юг вместе с отступающим Тетисом. Более мягкий средиземноморский климат, сохранившийся до сих пор, сходилства с палеооеновым, ныне сдвинул далеко к Атлан-

тике, и именно там концентрируются все примитивные *Almani*. Если формирование трибы *Almani* было связано с прорессивным освоением новых условий на месте, т. е. в древнем Средиземноморье (рис. 166—167), то формирование трибы *Orgetus*, отделившейся от ствола *Colobocis*—*Almani* еще на стадии, близкой первым, было связано с проникновением в Северную Америку без существенного изменения предпочтательных местообитаний. Монотипичность трибы *Orgetus* показывает, что в Северную Америку попал скорее всего единственный вид, давший позднее всю ирридацию трибы.

Составление данных по кайнозойской палеогеографии с предполагаемой экологией мирпривавшего прека *Orgetus*, приводимое ниже, показывает, что эта трансконтинентальная миграция могла произойти только через Атлантику и только в эоцене, вернее всего среднем. Заключение о времени появления *Orgetus* дает существенную опору для суждения об общем возрасте подсемейства и темпах его эволюции.

Разрывы в ареалах у типично аридных групп между Тетией и Сонорой, достигающие более или менее значительного таксономического ранга, а значит, не слишком молодые, кроме *Orgetus*, известны у ряда других групп насекомых (таракан семейства *Polyrhagidae*, долгоносики трибы *Orthylastus*, осы семейства *Fedtschenkiidae*, слепни *Nanorhynchus* и др.) и у растений (*Eurotia*, *Fegatum*, *Ephedra*). Такие общие группы в ныне непреодолимо разведенных оюах Тетии и Соноры, подавляющая часть фаунистического и флористического состава которых говорит об независимом формировании и развитии, свидетельствуют о каких-то обменах, осуществлявшихся позже формирования ядра биот этих аридных оюах, но в достаточно древнее время, так как рант разрывов достаточно высок.

В меловую эпоху первичного расселения цветковых растений, когда еще узкий Атлантический океан, возможно, не препятствовала непосредственной миграции через него из Старого Света в Новый по островам или перешейкам, единый аридный пояс, пересекающий древнюю Атлантику, носил еще саванново-тропический характер и не мог поэтому обещать миграцию *Orgetus* и других трибокочных аридных групп, упомянутых выше. Кроме того, такие группы в этот момент, возможно, еще не существовали. Во всяком случае к концу мела Атлантика была уже полностью непреодолима для сухопутных биот, за исключением Североатлантического моста, лежавшего на протяжении почти всей своей истории за пределами пояса аризации.

Другой сухой сухопутный контакт континентов в пределах Северного полушария — берингийский мост — в еще меньшей мере позволяет объяснить обжидаемый обмен аридного элемента, так как он влгает до предельных областей находився в пределах суцубо гунданого климата. Более поздние сроки берингийской миграции (палеооеновые) не могут быть согласованы с масштабами дивергентной эволюции, успешней произошли в разобденных оюах у *Orgetus* и у большинства других групп, приведенных в берингийский аридный обмен к тому же носил холодный степной характер, не подходящий для средиземноморских биот или менее теплолюбивых форм, какими были прека *Orgetus*.

Существование Североатлантического моста приблизительно до середины или конца эоцена сейчас довольно убедительно доказано палеогеографами и геологами (Флеров и др., 1974; Улишев, 1975). Однако для миграций аридного элемента он мог послужить только в крайние климатические фазы эоцена. Данные палеоклиматологии и литологии (Шварцбах, 1955; Страхов, 1960) показывают, что шедшая с мела аризация внутренних частей континентов северного полушария достигла в течение эоцена определенных максимумов. В эту эпоху пассатный пояс (пояс аризации) в области Западной Европы смешался иногда на север на целых 20° против его современного положения; литогене-

Грицкие показатели аридности отмечаются вплоть до севера Франции. Именно в этот период на Севератлантическом мосте могли на краткое время формироваться условия, более или менее благоприятные для ретиико-сонорского обмена аридных элементов. В этот период терпитория моста могла приобрести в какой-то мере субаридный климат приблизительно средиземноморского типа. При наличии континентов на западе и востоке и перешейка на севере вокруг Атлантики в это время, возможно, осуществлялась климатическая ситуация, аналогичная ситуации побережий Аравийского моря которые целиком аридизированы от Гуджарата в Индии до Сомали в Африке. Притом далее на запад путины идут через Сахару до самого океана, сохраняя более или менее однотипный климат. Оттакаяваясь от реконструкции Синицына, можно предполагать, что в термическом отношении климат Североатлантического моста в момент прохореза Оргеритинае и аналогичных дильюнктивных групп приближался к теплоумеренному или севернотропическому.

В достаточном равномерном климате эоцена, судя по данным палеоботаники, существовали природные условия, в которых умеренно аридные и гумидные элементы, взаимопроникая, сосуществовали на обширных терпиториях в виде так называемых жестколистных разреженных лесов — предшественников растительности современного Средиземноморья. Очевидно, в этих лесах экстразонально находили себе место и древние Оргеритинае из *Solo-bosini*, *Almaiae* и Оргерити. Центральная и южная Европа в палеогене представляла собой архипелаг Тетиса, с севера ограниченный материком Руссокскадия. Наиболее вероятен путь продвижения Оргеритинае по югу Руссокскадия, с которой палеогеновая Азия время от времени соединялась перешейком в области Тургайского пролива. Такой перешеек возник в палеоэоцене и несколько раз на короткое время в эоцене (Флеров и др., 1974), он и мог послужить мостом для проникновения аридного элемента из первичного азиатского очара в Европу и далее на Севератлантический мост (рис. 166). Могла осуществляться дополнительная и менее достоязональная связь по среднеевропейским островам. Экстра-аридные стациями, по которым шла миграция, могли быть Оргеритини, унаследованная, очевидно, от родоначальника трибы, — отсутствие саркохет на хвойных лапках — говорит в пользу колоняков, так как подобное же исчезновение саркохет характерно для группы *Tigrahauda* из *Almani*, которая наиболее приспособлена к жизни на солончаках.

Дальнейшая эволюция климата, связанная с начавшимся похолоданием, привела в итоге к усилению зональных контрастов, сужению и отодвиганию на юг переходной субаридной зоны, несмотря на продолжающуюся аридизацию центра континента. К итоговому окончательному разрушению Севератлантического моста, а похолодание и увлажнение в Европе продвигается

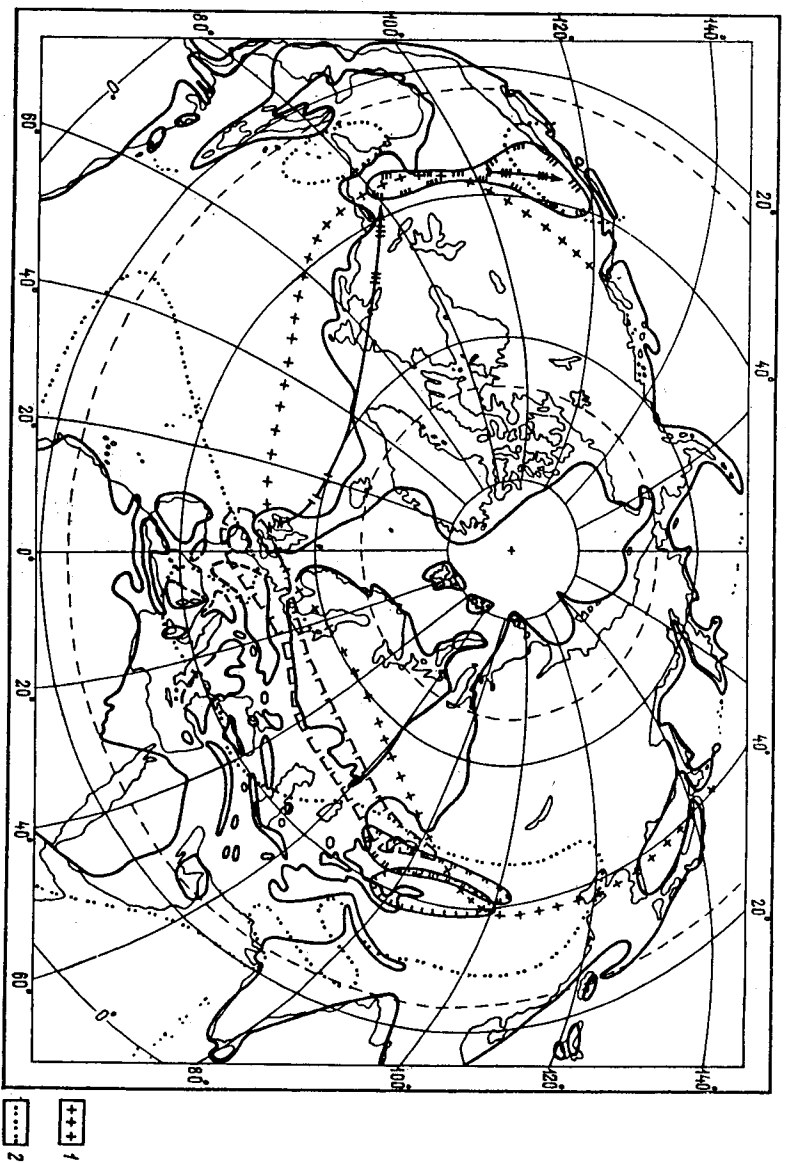


Рис. 166. Ареал Оргеритинае в среднем эоцене.

1 — граница вечнозеленых и дислопанных флор по Криштофону (из: Страхов, 1960), 2 — границы аридных областей по: Страхов, 1960; остальные условные обозначения см. на рис. 164.

далико на юг. Таким образом, в свете имеющихся палеогеографических данных эпохи (средний) мор быть единственным временем, когда можно допустить осуществление древнего обмена вентрических архидных биот Евразии и Северной Америки.

Как будет видно из дальнейшего, условия обитания некоторых представителей наименее продвинутого неарктического рода *Orgilus* и его общий ареал не противоречат гипотезе об эоценовом евроазиатском походе группы.

Эволюция трибы *Almani*, начавшаяся в эпохе с освоения полукустарниковых стадий тимьянников протосредиземноморского типа, проходила дальше в течение неогена под знаком проресивной ксерофитизации с освоением все более засушливых полупустынных и пустынных условий по мере их формирования в Средней и Центральной Азии. Поскольку средиземноморские условия в неогене постепенно отеснялись на запад древнего Средиземноморья, а более засушливые, а затем и более холодные формировались на востоке и севере, то и наблюдается смешение на запад, сохранение на крайнем западе мало продвинутых представителей трибы, сосредоточение более продвинутых на востоке и на севере в условиях, сформировавшихся позже. Бедность современной фауны Центральной Азии имеет, по-видимому, вторичное позднее происхождение и вызвана значительным ухудшением местных условий в конце плицена и плейстоцене, когда иссушение и похолодание достигли там своего наивысшего выражения, а климатическая ритмика от расянутого весенне-летнего максимума прорезывающегося до летнего или позднелетнего при сухой и холодной весне (Емельянов, 1972).

Этап *Nymphorgerii* характеризуется освоением кустарниковых и полукустарниковых, в частности полевых, полупустынь. В отличие от западносредиземноморских *Almani* группы *Nymphorgerii* сконцентрирована в Ирано-Туране, хотя представляется и в Восточном Средиземноморье. Самый примитивный род группы — *Coppa* — локальный восточносредиземноморский (левантинский) эндемик. *Nymphorgerii* могли формироваться в восточной, более аридной части ареала северных *Almani*, близких к *Almani*, в качестве ответа на появление квазисредиземноморских полупустынь (рис. 167—168). Ареал рода *Nymphorgerius* охватывает территорию не только со средиземноморской ритмикой увлажнения, но и с более равномерной, вплоть до северо-туранской. То же свойственно и роду *Hammavarga*. Это может говорить о том, что в период формирования этих родов пустыни и полупустыни еще не имели типичной средиземноморской ритмики увлажнения. Сосредоточение таксономического разнообразия рода *Nymphorgerius* в южной части суббореального пояса в предгорьях (на равнину выходит только один продвинутый вид *N. iuanovi* в Северном Туране) показывает известную производность современных представителей рода. На равнину представляли группы, выходящие только в Северном Туране, но выход этот носит вторичный (*N. iua-*

нов) или факкультативный (*Hammavarga fedtschenkoi*) характер. Он не противоречит предположению, что группа формировалась на равнинах в полупустынях с более равномерным увлажнением по сезонам, а затем была вытеснена в предгорья, когда на равнинах возобладала пустыни с типично средиземноморской ритмикой. Род *Nymphorgerius* первый среди *Almani* выходит за пределы субтропиков, он в трибе первое звено в направлении микротермизации. Вся последующая магистральная эволюция трибы уже протекала вне субтропиков или на их северной окраине. Это обстоятельство позволяет ориентировочно определить время происхождения этапа *Nymphorgerii*—*Scitophacae* как грань миоцена и плицена (рис. 169).

Возникновение группы *Scitophacae* связано с сокращением личиночного онтогенеза до четырех возрастов. Это сокращение могло быть ответом на возрастающую аридизацию и укорочение сезона, благоприятного для развития личинок. При четырехвозрастной личиночной стадии личинки II возраста приобретают уже черты личинок III при пятивозрастной. В пределах группы произошел переход в типично пустынные мелкосольняквые стадии (*Scitophaca*) и выход в степи и полупустыни с холодной зимой (*Mesorgerius*). Группа *Scitophacae* отражает очевидно последний этап продвижения трибы в восточную часть аридного очага, совпавший с широким развитием пустынь на территориях Центральной и Средней Азии (рис. 170). Примечательно, что в северную Центральную Азию из *Almani* (и только из *Almani*) заходят лишь представители группы *Scitophacae* — *Scitophaca* и *Mesorgerius*, а самый примитивный представитель группы — род *Coppidius* — локальный эндемик полупустынь Зайсана сохранился именно на границе Турана и Гоби.

Линия рода *Mesorgerius*, проникшего в степи, дальнейшее развитие не получила, линия же *Scitophaca* послужила основой для дальнейшей эволюции группы, происходившей уже целиком в рамках экстрааридных пустынных условий (рис. 170—172).

Группа *Tigrahauda* характерна своей преимущественно связью с солонцово-солончачковыми стадиями, хотя и сохраняет широкий диапазон охвата различных пустынных стадий с плотными почвами. Преимущественная связь с солончачками и солонцами развивается у *Tigrahauda* уже после их отделения от общего шее у общего предка *Tigrahauda* и высших *Almani*, связанное с дальнейшим приспособлением к пустынным условиям, когда большое значение приобретает передвижение по голому грунту. Утрата саркохет на передних и средних лапках у единственного рода группы (*Tigrahauda*) отражает его приспособление к солонцово-солончачковым условиям. Подобное же явление наблюдается у солонцово-солончачковых представителей семейства Cixiidae.

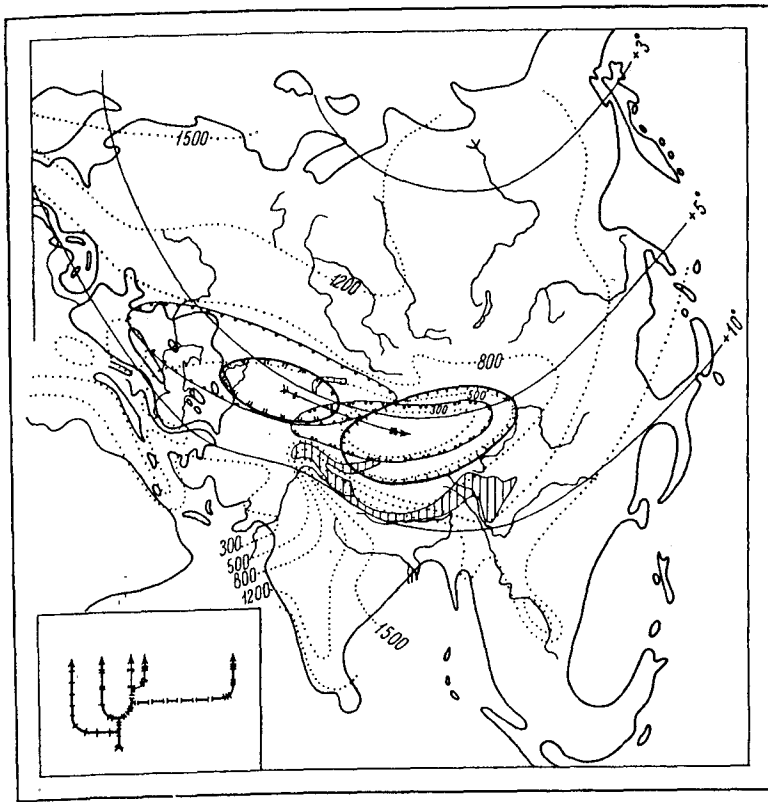


Рис. 167. Ареал *Organiinae* во второй половине олигоцена.
Условные обозначения см. на рис. 164.

Позднейшая эволюция трибы *Almani* связана с переходом ее прогрессивной линии на песчаный субстрат. Первый шаг в этом направлении отражает группа *Orgamarellae* с единственным родом *Orgamarella*: этот род заселяет песчаные пустыни, где развивается и держится на травах и низких полукустарниках. В результате приспособления к сыпучему песчаному субстрату зубцы на вершинах задних голеней у *Orgamarella* растопыриваются и выстраиваются в более плавный ряд. Эта адаптация еще более усиливается у вершинной группы *Ototettiges*.

Роды *Tigrahauda* и *Orgamarella*, по-видимому, последние из тех, которые сформировались в пустынях с растянутым весенне-летним максимумом осадков. Об этом говорят ареалы обоих родов, с той или иной полнотой охватывающие как Северный, так и Южный Туран.

Современные большие различия в климатической ритмике пустынь Гоби, Северного и Южного Турана, как следует из анализа

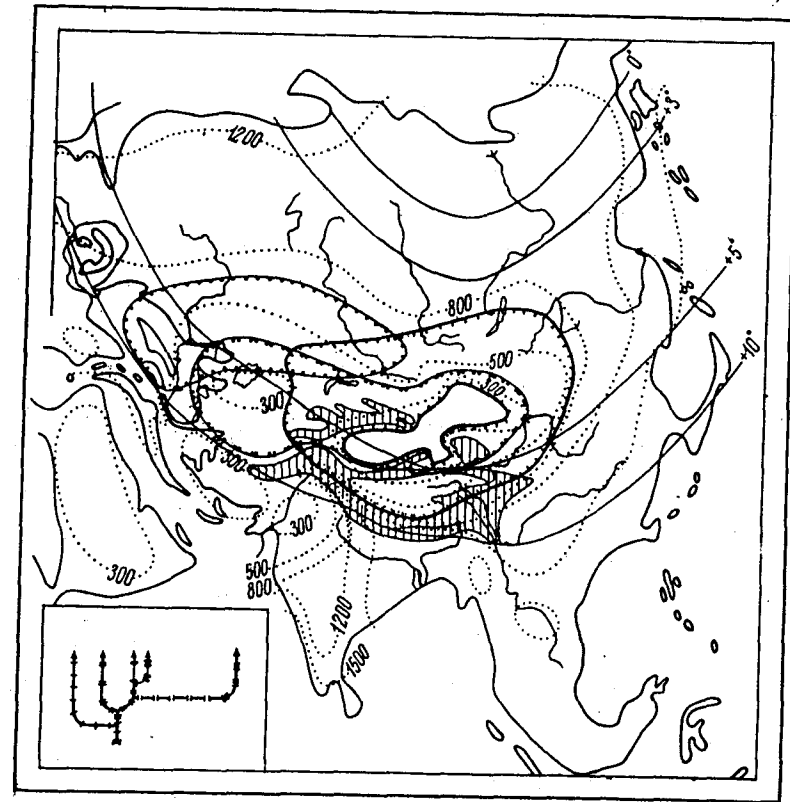


Рис. 168. Ареал *Organiinae* в раннем и среднем миоцене.
Условные обозначения см. на рис. 164.

распространения различных пустынных представителей (Емельянов, 1972), обозначились достаточно поздно, скорее всего в течение плиоцена; очевидно, с этим временем связано и формирование самых продвинутых *Almani*, ограниченных одним Южным Тураном, — группы *Ototettiges* (рис. 171).

Группа *Ototettiges* выделяется переходом на высокие кустарники и полукустарники в южнотуранских песчаных пустынях. Предполагаемый переход *Orgamarellae* и *Ototettiges* к приклеиванию яиц на растения без предварительной инкрустации грунтом может быть связан с переходом их на пески, где свободно брошенные яйца могут быть глубоко засыпаны. Приспособление *Orgamarellae* и *Ototettiges* к жизни в песчаных пустынях выражается еще в том, что они в I личиночном возрасте полностью проходят развитие на песчаной осочке, переходя позже на другие растения только по мере ее высыхания.

Менее продвинутые роды *Ototettiges* — *Kumlika*, *Ototettix* еще

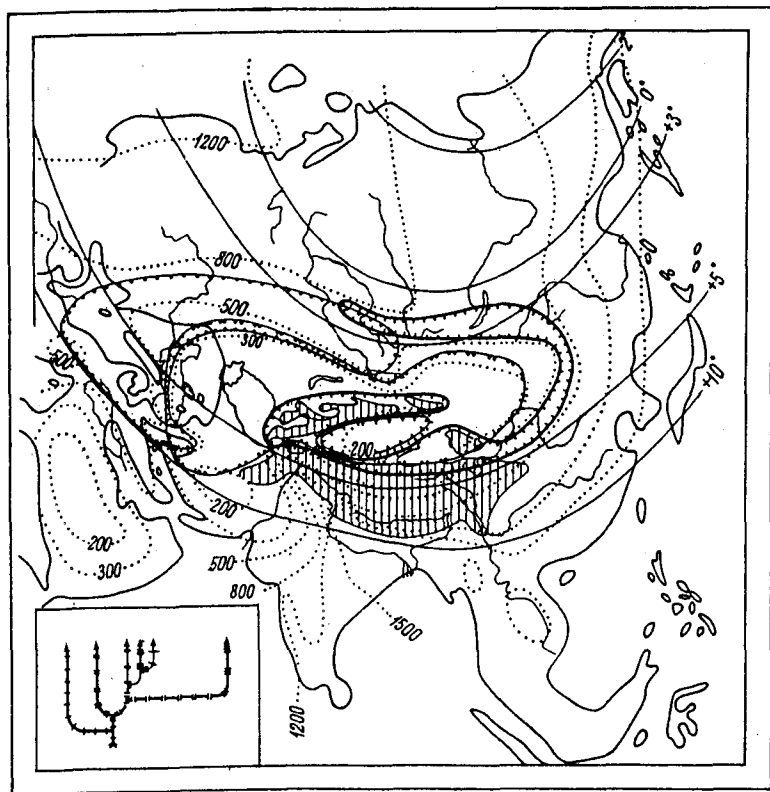


Рис. 169. Ареал Orgeriinae в позднем миоцене.
Условные обозначения см. на рис. 164.

перманентны, как и все другие Orgeriinae, но наиболее продвинутый род *Repetekia* в отличие от них — эфемер. Приспособленность жизненного цикла *Repetekia* к специфическим условиям южнотуранских песков указывает на его молодость и сугубо автохтонное происхождение. Личинки *Repetekia* проходят развитие за апрель—май, имаго вымирают к середине июня, тогда как у других Orgeriinae, включая и *Ototettiges* из песчаных пустынь, имаго живут активно все лето до осени. Своеобразной, не вполне понятной как адаптация особенностью рода *Repetekia* является его вторично пятивозрастная личиночная стадия. I и II личиночные возраста у *Repetekia* являются эквивалентом I возраста других Orgeriinae и *Fulgoroidea* вообще. Такое удвоение может быть объяснено, если допустить специфическую приспособленность I возраста к питанию на осочке и приобретенную возможность значительного роста на этом благоприятном корме.

Крайних степеней ксерофилии достигает среди Orgeriinae

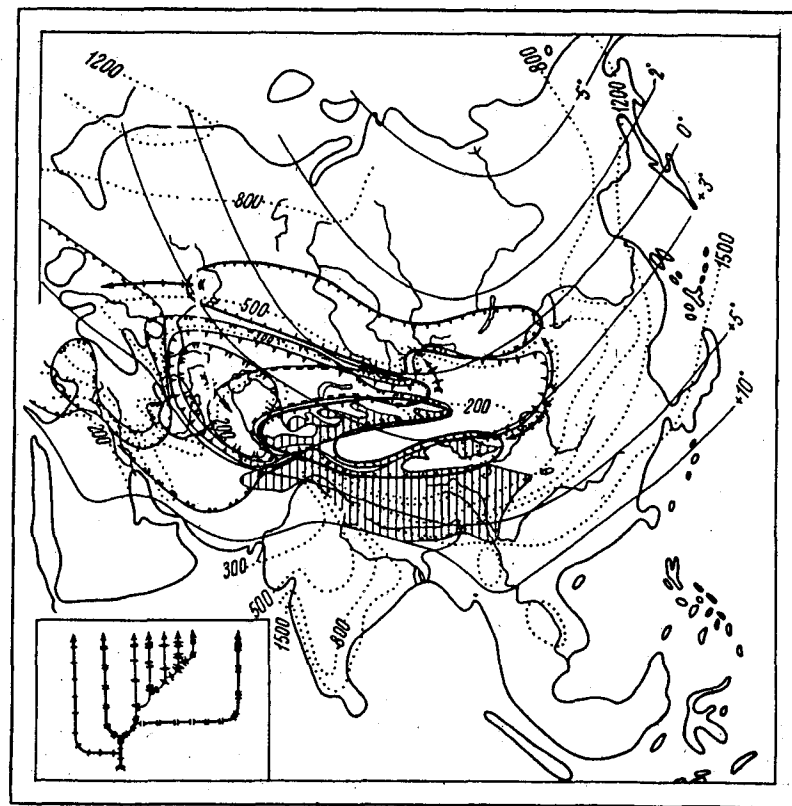


Рис. 170. Ареал Orgeriinae в раннем плиоцене.
Условные обозначения см. на рис. 164.

другой представитель *Ototettiges* — *Ototettix jaxartensis* — единственный представитель этой группы, перешедший в основном в гипсовые и каменистые пустыни, где живет преимущественно на полукустарниковых солянках, проводя на них весь жизненный цикл. *O. jaxartensis* иногда встречается также на плотных закрепленных песках и на солонцах.

По-видимому, поздненеогеновое похолодание, приведшее, в частности, к оформлению северной подзоны пустынь (северотурано-гобийской), застало все современные роды Orgeriinae; включая и *Almanini*, уже сформировавшимися. Об этом говорит заход преимущественно северотуранских родов (*Scirtophaca*, *Tigrahauda* s. str., *Orgamarella*) далеко в южноумеренную полосу пустынь, природные условия которой (в том числе термические) установились задолго до ледникового периода.

Если в Палеарктике самые примитивные Orgeriinae самые мезофильные, а самые продвинутые самые ксерофильные,

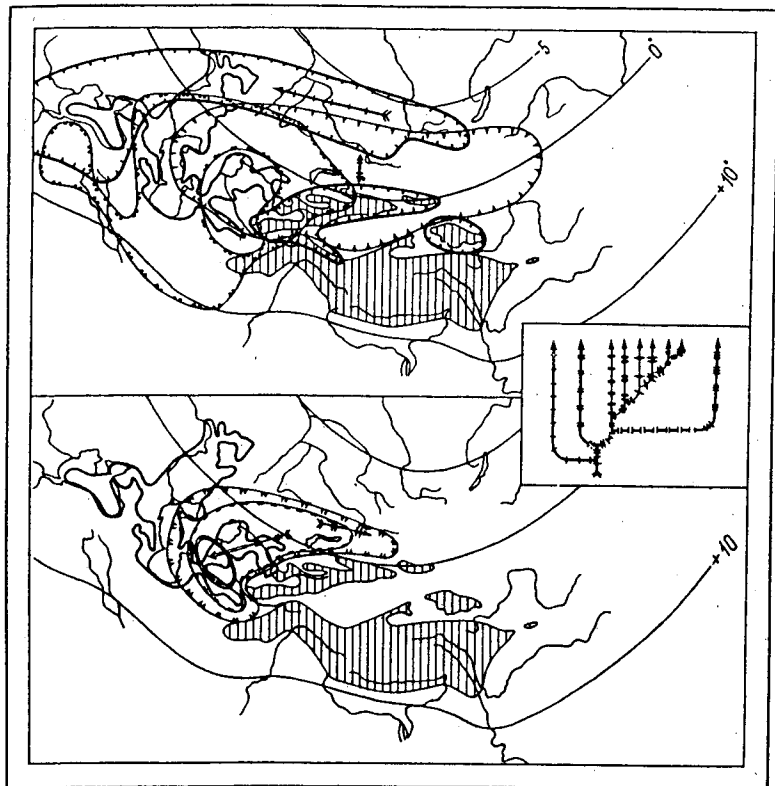


Рис. 171. Ареал Orgeriinae в позднем плиocene.

Условные обозначения см. на рис. 164. Океанические берега древней суши не показаны.

то в Неарктике наблюдается несколько иная картина. Четкой тенденции к последовательной ксерофилизации неарктических Orgeriinae не прослеживается; здесь среди наиболее продвинутых, как и среди малопродвинутых, имеются роды, приуроченные как к пустынным условиям, так и к условиям калифорнийского чаппарала, являющегося аналогом средиземноморских кустарниковых стадий. Выходы отдельных родов Orgeriini в пустыню, происшедшие независимо, связаны с освоением различных типов пустынных стадий, мало схожих между собой: полынных (*Deserta*, *Aridia*, *Nanorgerius*), лебедовников (*Ticida*), зарослей юкк и агав (*Yucanda*). Большинство других представителей трибы связано с различными вариантами чаппарала (*Orgamara*, *Timodema*, *Acinaca*). Только наиболее примитивный род *Orgerius* (его примитивный подрод *Orgerius* s. str.) связан с сухими субтропическими лугами, называемыми притихоокеанской субтропической степью. В неарктическом очаге Orgeriinae ясно проявляется

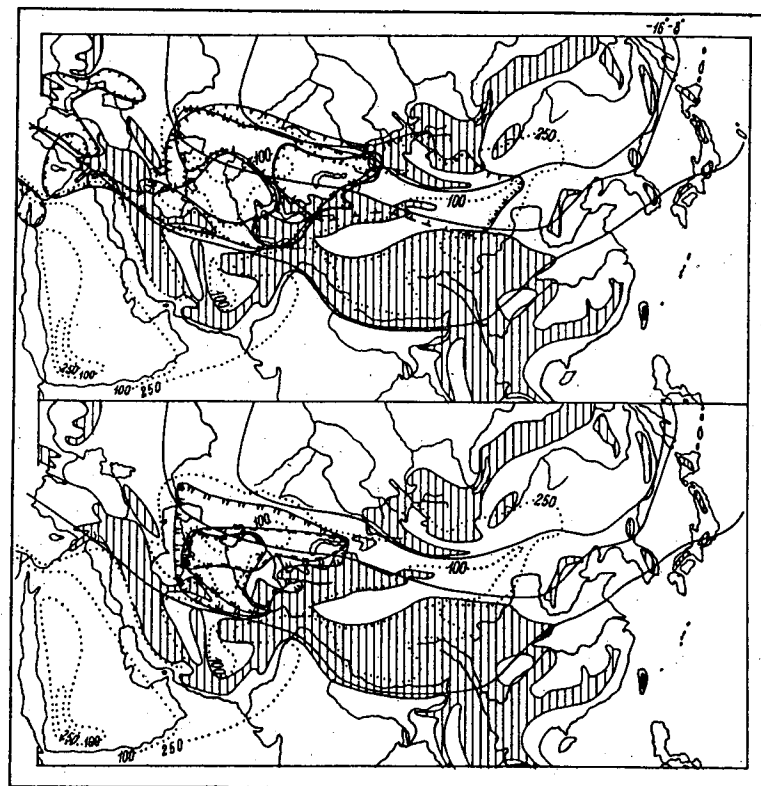


Рис. 172. Ареал Orgeriinae современный.

Условные обозначения см. на рис. 164. Степень генерализации данных приближена к таковой на палеогеографических картах (рис. 164—171).

сосредоточение более продвинутых групп на юге и наименее продвинутых на севере. В частности, северная граница общего ареала трибы образована границами ареалов представителей подрода *Orgerius* s. str.

Описанная картина распространения и стациальных связей Orgeriini гармонирует с предположением о проникновении родоначальника трибы в Неарктику с севера через Североатлантический мост. Именно в таком случае естественна концентрация самых примитивных представителей трибы на севере ее общего ареала и связь их с луговой растительностью и климатической ритмикой средиземноморского типа. После проникновения подсемейства в Неарктику его дальнейшая эволюция здесь шла по пути освоения более южных и более теплых условий с параллельными неоднократными независимыми выходами отдельных ветвей в пустыни.

Рассмотренная выше эколого-палеогеографическая сторона эволюции подсемейства *Orgelinae* подкрепляет правильность морфологически обоснованной общей схемы филогенеза, хотя и не может сама по себе служить надежной основой для решения отдельных более частных вопросов о порядке расхождения ветвей, так как эколого-палеогеографические и зоогеографические признаки не могут по четкости ставиться наравне с морфологическими и так как за молчусть обратимости и параллелизма в этой сфере может быть принят более широкий круг явлений, связанных с приспособлением к холодным условиям.

IV. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ЭВОЛЮЦИИ ОРГЕЛИНАЕ

Выявленная и обоснованная разнообразными данными филогенеза подсемейства позволяет сделать некоторые выводы об ее особенностях, имеющихся в той или иной степени более общий характер.

1. В эволюции группы резко преобладало одно магистральное направление, которое шло неуклонно в сторону ксерофитизации и микротермизации. Любые отклонения большей частью не получали большого развития. Это, видимо, можно истолковывать как изначально высокую специализированность жизненной формы *Orgelinae*, которая открывает значительные возможности для эволюции только в строго определенных рамках. Параллельное заполнение аналогичных экологических ниш тридами *Almaniini* и *Orgelini*, которые оказались разобщенными в двух разных аридных очагах, прекрасно это иллюстрирует.

2. Практически всякая ветвь *Orgelinae*, начиная с самых ранних, имеет потенциальную возможность быстро проэволюционировать даже в узких морфологических рамках серии близких видов от луговых мезоксерофитов до пустынных ксерофитов, т. е. пройти в сущности весь возможный для группы экологический диапазон ксерофитизации. Подобные ряды можно найти в родах из разных триб (*Sphenocratus*, *Parorgelina*, *Orgelina*). Однако эволюционно перспективным способом освоения новых условий было продвижение по тому же пути ксерофитизации, но медленными, постепенными шагами общего совершенствования жизненной формы. По мере магистральной ксерофитизации возможности возвратной мезофитизации, по-видимому, утрачиваются.

3. Ведущей причиной эволюции группы была эволюция внешней по отношению к ней природных условий. Очевидно, такой узко специализированной группе, как *Orgelinae*, новые возможности эволюции открывались только в связи с появлением новых ландшафтно-климатических условий от палеогеновых саванн до современных пустынь умеренного климата.

4. Запечатленная на карте петля в последовательном расположении группировок *Orgelinae* от примитивных до наивысших похолодания в Палеарктике в их ландшафтно-географической преемственности. Первичный очаг аридизации расширялся в сторону от Центральной Азии и так же двигались первичноаридные группы, оставшиеся в своем развитии на данной ранней стадии. Усиление аридизации в центре очага вело к образованию там очага в распространении таких первичных сабараидных групп. Однако эти более аридные терпитории заполнялись с периферии дериватами первичноаридных групп, которые оказались способными на дальнейшую эволюцию. Подобный процесс за время кайнозоя проходил многоэтапно. Важные ограничения на далекие миграции более примитивного древнего аридного элемента накладывала разнотипность самого аридного климата в различных частях общего очага. Поэтому, например, примитивно-древние аридные группы не могли уйти из Центральной Азии до Атлантики вместе с субаридным поясом. Поскольку климат самого центра аридизации существенно менялся не только в отношении засушливости, но и в отношении термичности, ритмики увлажнения и пр., древние группы либо вымирали, либо переходили в реликтовое состояние, сохраняясь в разбросанных рефугиумах. Такова предпологаемая судьба *Kanissini* и *Solobosini*. Дополнительные ограничения накладывало похолодание. Комбинация термичности и ритмики сыграла для реликтов вроде *Kanissini* роль ножниц: там, где сохранялась приемлемая термичность (субтропическая), нет приемлемой ритмики увлажнения, и наоборот. Распространение *Kanissini* говорит, по-видимому, о том, что ритмика для них оказалась в определенных пределах более важным обстоятельством, чем термичность. При расширении очага аридизации географический вектор эволюции направлялся наружу, при усилении аридизации в центре — внутрь. У *Orgelinae* первое направление отражает этап от *Kanissini* к *Almaniini*, второе — эволюцию в пределах *Almaniini*.

5. *Orgelinae* — редкий пример группы, которая эволюционировала в сторону активного освоения экстремальной обстановки и достигла такой крайности, как летнее дневное открытое существование в пустынях. Активная форма образа жизни в прогрессивной эволюции *Orgelinae* нашла в онтогенезе отражение в том, что личинка стала подвижнее и вообще имитализировалась, сперва как личиночные адаптации. Произойти сокращение и упрощение личиночного развития.

6. На фоне общего морфофункционального совершенствования группы надблюдается явление обратной и коллатеральной эволюции отдельных частей организма и второстепенных приращиваний (число и расположение сенсориальных ямок, щетинок, зубцов, килей и т. п.).

7. Различие видового богатства в родах различного эволюционного возраста показывает, что если монотипные роды более характерны для самых древних и самых молодых филогенетических ветвей, то политипность более свойственна родам среднего эволюционного звена, уже достаточно древним, но развивающимся в прогрессирующих ландшафтах. Выявленная картина демонстрирует относительно низкие темпы видообразования при достаточно быстрой филетической эволюции, т. е. определенную независимость этих двух сторон общего эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Вильбасте Ю. К фауне цикадовых Алтая. Тарту, 1965. 144 с.
(Вильбасте Ю.) Vilbaste J. Preliminary key for the identification of the nymphs of North European Homoptera Cicadina. I. *Delphacidae*. — *Ann. ent. fenn.*, 1968, vuos. 34, N 2, p. 65—74.
- Дитц Р., Холден Дж. Распад Пангеи. — В кн.: Новая глобальная тектоника (тектоника плит). М., 1974, с. 315—329.
- Дубовский Г. К. Дополнение к работе В. Н. Кузнецова «Заметка о цикадах (*Homoptera*), собранных проф. Д. Н. Кашкаровым в районе Арслан-Боба». — *Узбек. биол. журн.*, 1964, в. 4, с. 67—70.
- Дубовский Г. К. Цикадовые (*Auchenorrhyncha*) Ферганской долины. Ташкент, 1966. 256 с.
- Емельянов А. Ф. Систематика и филогения цикадовых подсемейства *Orgeriinae* (*Homoptera, Dictyopharidae*). — ЗИН АН СССР. Отчет. науч. сессия по итогам работ 1968 г. Тез. докл. Л., 1969, с. 21—22.
- Емельянов А. Ф. Реклассификация носаток подсемейства *Orgeriinae* палеарктической фауны (*Homoptera, Dictyopharidae*). — *Энтомологический обзор*, 1969, т. 48, в. 2, с. 324—339.
- Емельянов А. Ф. Цикадовые (*Homoptera, Auchenorrhyncha*). — В кн.: Биоконплексные исследования в Казахстане. Т. I. Л., 1969, с. 358—381.
- Емельянов А. Ф. Обзор взглядов на историю формирования биоты Центральной Азии. — В кн.: Насекомые Монголии. В. I. Л., 1972, с. 11—49.
- Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов. — *Энтомологический обзор*, 1974, т. 53, в. 3, с. 497—522.
- Емельянов А. Ф. Цикадовые (*Homoptera, Auchenorrhyncha*) Монгольской Народной Республики преимущественно по материалам советско-монгольских зоологических экспедиций 1967—1969 годов. — В кн.: Насекомые Монголии. В. 5. Л., 1977, с. 96—195.
- Емельянов А. Ф. Проблема разграничения семейств *Fulgoroidea* и *Dictyopharidae* (*Homoptera, Auchenorrhyncha*). — *Тр. ЗИН АН СССР*, 1979, т. 82, с. 3—22.
- Зоненшайн Л. П., Городницкий А. И. Палеоокеаны и движение континентов. — *Природа*, 1976, N 11, с. 74—83.
- Королевская Л. Л. Цикадовые семейства *Dictyopharidae* из Таджикистана. — *Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук*, 1974, т. 55, в. 2, с. 51—56.
- Кузнецов В. Новые данные к географическому распространению и систематике видов трибы *Orgeriaria* (*Homoptera, Cixiidae*). — *Энтомологический обзор*, 1930, т. 24, в. 1—2, с. 41—45.
- Кузнецов В. Материалы к познанию азиатских видов трибы *Orgeriaria* (*Homoptera*). — *Энтомологический обзор*, 1933, т. 25, в. 1—2, с. 145—152.
- (Кузнецов В. Н.) Kusnezov V. Übersicht der asiatischen Orgeriidae (*Homoptera, Fulgoroidea, — Orgeriidae*). — *Konowia*, 1936, Bd 15, N. 1—2, S. 65—84.
- Логвиненко В. Н. Фулгориодні цикадові *Fulgoroidea*. — Фауна України, 1975, т. 20, в. 2, с. 287.
- Митяев И. Д. Новые и малоизвестные виды цикадовых (*Homoptera, Auchenorrhyncha*) из Восточного Казахстана. — *Энтомологический обзор*, 1967, т. 46, в. 3, с. 712—723.
- Митяев И. Д. Цикады Восточного Казахстана. — *Тр. Ин-та зоол. АН КазССР*, 1968, т. 30, с. 5—57.
- Митяев И. Д. Цикадовые Казахстана (*Homoptera — Cicadinea*). Определитель. Алма-Ата, 1971. 211 с.

- Ошанин В. Ф. *Cixidae: Orgeriaria*. — Фауна России и сопредельных стран, 1913, т. 3, в. 1, с. 1—115.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Ч. I. Палеоген и неоген. Л., 1965. 167 с.
- Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию. Л., 1967. 232 с.
- Страхов Н. М. Основы исторической геологии. Ч. I—II. М., 1948. 255 с., 396 с.
- Страхов Н. М. Основы теории литогенеза. Т. I—III. М., 1960. 212 с., 574 с., 550 с.
- Страхов Н. М. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли. М., 1963. 535 с.
- Талицкий В. И., Логвиненко В. Н. Обзор фауны цикадовых (*Homoptera, Auchenorrhyncha*) Молдавской ССР. — Тр. Молдав. НИИ садовод., винод., винод., 1966, т. 13, с. 231—269.
- Удинцев Г. Б. 38-й рейс «Гломара Челленджера». — Природа, 1975, № 6, с. 100—101.
- Флеров К. К., Беляева Е. И., Яновская М. М. и др. Зоогеография палеогена Азии. — Тр. Палеонтол. и-та, 1974, т. 146, с. 3—302.
- Шварцбах М. Климаты прошлого. М., 1955. 283 с.
- Шухерт Ч. Палеогеографический атлас Северной Америки. М., 1957. 22 с., 84 карты.
- Ball E. D. Some remarkable new leaf-hoppers of the family *Fulgoridae*. — Proc. Biol. Soc. Wash., 1909, v. 22, p. 197—204.
- Ball E. D. Some new *Fulgoridae* from the western United States. — Bull. Brooklyn Ent. Soc., 1937, v. 32, p. 171—183.
- Ball E. D., Hartzell A. A review of the desert leafhoppers of the *Orgerini (Rhynchota Fulgoridae)*. — Ann. Ent. Soc. Amer. 1922, v. 15, p. 137—153.
- Bergevin E. A propos du genre *Bursinia* (Hémiptère, Homoptère, *Fulgoridae*). — Bull. Hist. Nat. Afr. Nord., 1912, t. 4, N 1, p. 10—13.
- Bergevin E. Description d'une nouvelle espèce d'*Orgerius (Hemipt. Cixiidae)* du Maroc Oriental. — Bull. Hist. Nat. Afr. Nord, 1915, t. 7, N 4, p. 63—65.
- Bergevin E. Description d'une nouvelle espèce d'*Orgerius (Hémiptère, Cixiidae)* du Sud-Constantinois. — Bull. Hist. Nat. Afr. Nord, 1919, t. 10, N 2, p. 51—54.
- Bergevin E. Description d'une nouvelle espèce de *Sphenocraterus (Hémiptère, Homoptère, Dictyopharinae)* des Hauts-Plateaux algériens. — Bull. Hist. Nat. Afr. Nord, 1922a, t. 13, N 8, p. 274—276.
- Bergevin E. Description d'une nouvelle espèce d'*Orgerius (Hémiptère, Homoptère, Cixiidae)* du Maroc Occidental. — Bull. Hist. Nat. Afr. Nord, 1922b, t. 13, N 9, p. 288—291.
- Bergevin E. Description d'une nouvelle espèce de *Parorgerius (Hémiptère, Dictyopharinae)* du Grand Atlas marocain. — Bull. Hist. Nat. Afr. Nord, 1924, t. 15, N 6, p. 255—258.
- Diabola J. Results of the zoological expedition of the National museum in Prague to Turkey. 20. *Homoptera Auchenorrhyncha*. — Acta Ent. Mus. Nat. Pragae, 1957, v. 31, p. 19—68.
- Diabola J. Die Zikaden von Zentralasien, Dagestan und Transkaukasien (*Homopt. Auchenorrhyncha*). — Acta Ent. Mus. Nat. Pragae, 1961, v. 34, p. 241—358.
- Diabola J. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 54. *Homoptera—Auchenorrhyncha*. — Acta Faun. Ent. Mus. Nat. Pragae, 1965, v. 11, N 100, p. 79—136.
- Diabola J. Ergebnisse der I. mongolisch-tschechoslovakischen entomologisch-botanischen Expedition in der Mongolei. Nr. 3: *Homoptera Auchenorrhyncha* (Ergänzung). Acta Faun. Ent. Mus. Nat. Pragae, 1967, v. 12, N 118, p. 51—102.
- Doering K. C. Some taxonomic and morphological studies of two genera of North American Dictyopharidae (*Fulgoroidea, Homoptera*). — Univ. Kansas Sci. Bull., 1955, v. 37, pt. 1, N 7, p. 195—221.
- Doering K. C. The taxonomic value of the pretarsal structures in the classification of certain *Fulgoroidea*. — Univ. Kansas Sci. Bull., 1956, v. 37, pt. 2, N 15, p. 627—643.

- Fulton B. B., Serrine F. A. The cranberry toad-bug. — Bull. N. Y. Agr. Exp. Sta., 1914, N 377, p. 91—112.
- Hennig W. Phylogenetic Systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, Chicago, London, 1966. 263 p.
- Horváth G. Ad cognitionem *Dictyopharinarum* regionis palaearticae. — Ann. Mus. Nat. Hungarici, 1910, v. 8, pars 1, p. 175—184.
- Kershaw J. C. W., Kirkaldy G. W. A memoir on the anatomy and life-history of the homopterous insect *Pyrops candalaria* (or «Candlefly»). — Zool. Jahrb., Abt. Syst., 1910, Bd 29, H. 2, S. 105—124.
- Kramer S. The morphology and phylogeny of auchenorrhynchous *Homoptera (Insecta)*. — Illinois Biol. Monogr., 1950, v. 20, N 4, p. 1—111.
- Lindberg H. Der Parasitismus der auf Chloriona-Arten (*Homoptera-Cicadina*) lebenden Strepsiptere *Elenchius chlorionae* n. sp., sowie die Einwirkung derselben auf ihren Wirt. — Acta Zool. Fenn., 1939, v. 22, S. 5—179.
- Lindberg H. On the insect fauna of Cyprus. Results of the expedition of 1939 by Harald, Håkan and P. N. Lindberg. I—II. — Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn., 1948, t. 1, N 7, p. 1—175.
- Linnavuori R. *Hemiptera* of Israel. III. — Ann. Zool. Soc. «Vanamo», 1962, t. 24, N 3, p. 1—108.
- Linnavuori R. *Hemiptera* of Egypt, with remarks on some species of the adjacent Eremian region. — Ann. Zool. Fenn., 1964, v. 1, p. 306—357.
- Linnavuori R. Studies on the South- and Eastmediterranean Hemipterous Fauna. — Acta Ent. Fenn., 1965, v. 21, p. 3—70.
- Melichar L. Monographie der Dictyophorinen (*Homoptera*). — Abh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien, 1912, Bd 7, H. 1, S. 1—221.
- Metcalf Z. P. Phylogeny of the *Homoptera Auchenorrhyncha*. — Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn., 1951, t. 12, n. 1, p. 1—14.
- Muir F. On the classification of the *Fulgoroidea (Homoptera)*. — Proc. Hawaiian Ent. Soc., 1923, v. 5, p. 205—247.
- Muir F. On the classification of the *Fulgoroidea*. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1930, ser. 10, v. 6, p. 461—478.
- Müller H. J. Die Symbiose der Fulgoroiden. — Zoologica, 1940, Bd 36, H. 98, S. 1—220.
- Müller H. J. Über Bau und Funktion des Legeapparates der Zikaden (*Homoptera. Cicadina*). — Zeits. Morph. Okol. Tiere, 1942, Bd 38, H. 3, S. 534—629.
- Sander K. Bau und Funktion des Sprungapparates von *Pyrilla perpusilla* Walker (*Homoptera—Fulgoridae*). — Zool. Jahrb., Abt. Anat., 1956, Bd 75, H. 3, S. 383—388.
- Silvestri F. Compendio di Entomologia applicata. V. 1. Parte spec. Portici, 1934. 448 p.
- Smith A. C., Briden J. C., Drewry G. E. Phanerozoic world maps. — Paleont. Assoc. Spec. Paper, 1973, N 12, p. 1—42.
- Sulc K. Die Wachsdrüsen und ihre Produkte bei den Larven der Cixiinen (*Homoptera*). — Biol. Spisy Brno, 1928, t. 7, fasc. 13, p. 1—32.
- Sulc K. Die Wachsdrüsen und ihre Produkte bei den Larven von *Flata (Phromnia) marginella* d'Olivier. — Biol. Spisy Brno, 1929, t. 8, fasc. 2, p. 1—23.
- Termier H., Termier G. Histoire géologique de la biosphère. Paris, 1952. 721 p.
- Uhler Ph. R. Remarkable new *Homoptera*. — Trans. Maryland Acad. Sci., 1891, v. 1, p. 143—147.
- Van Duzee E. P. Studies in North American *Fulgoridae*. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1907, p. 467—498.
- Van Duzee E. P. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The *Hemiptera*. — Proc. California Acad. Sci., 1923, v. 12, p. 123—200.
- Van Duzee E. P. Notes on a few *Hemiptera* from the San Bernardino Mountains, California. — Bull. Brooklyn Ent. Soc., 1925, v. 20, p. 89—90.
- Van Duzee E. P. An interesting new Fulgorid (*Hemiptera*). — Pan-Pacific Ent., 1934, v. 10, p. 191—192.

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. Введение	3
II. Обзор эволюционирующих признаков и структур	4
1. Имагинальные морфологические признаки	5
2. Личиночные морфологические признаки и их развитие по возрастам	31
3. Ландшафтно-стабиальное распределение и образ жизни	36
4. Географическое распространение	45
III. Морфологическое обоснование филогении	58
1. Положение носаток в системе надсемейства Fulgoroidea	59
2. Расхождение подсемейств Dictyopharinae и Orgeriinae	61
3. Примитивные представители подсемейства Orgeriinae	62
4. Филогения трибы Ranissini	63
5. Положение трибы Colobocini	65
6. Происхождение триб Almanini и Orgeriini	66
7. Филогения трибы Almanini	67
8. Филогения трибы Orgeriini	71
IV. Эколого-палеогеографический аспект эволюции подсемейства Orgeriinae	73
V. Общие закономерности в эволюции Orgeriinae	90
Литература	93

Александр Федорович Емельянов

ФИЛОГЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ НОСАТОК ПОДСЕМЕЙСТВА ORGERIINAE

В серии: Чтения памяти Н. А. Холодковского

Доклад на тридцать втором ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского
10 апреля 1979 г.

Утверждено к печати Всесоюзным энтомологическим обществом

Редактор издательства В. Б. Зинчук. Художник Д. С. Данилов
Технический редактор И. М. Кашеварова

Корректор О. И. Буркова

ИБ № 9169

Сдано в набор 26.03.80. Подписано к печати 18.08.80. М-10982. Формат 60×90^{1/16}.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Печ. л. 6 = 6 усл.
печ. л. Уч.-изд. л. 6.5. Тираж 850. Изд. № 7528. Тип. зак. 1295. Цена 1 р.

Ленинградское отделение издательства «Наука» 199164, Ленинград, В-164,
Менделеевская линия, 1

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12