

1 p.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



ЧТЕНИЯ
ПАМЯТИ

НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА
ХОЛОДКОВСКОГО



1979 г.

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

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
(НОМОРТЕРА, DICTYOPHARIDAE)



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

I. ВВЕДЕНИЕ

Филогенетические исследования являются венцом работы систематика, 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-

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

Избранная для филогенетических изысканий группа *Orgeriinae* оказалась удобной в том отношении, что почти целиком ограничена пределами аридной части Палеарктики, будучи широко и разнообразно представлена в фауне СССР. Благодаря этому легко удалось познакомиться с группой непосредственно в природе. Что касается коллекционного материала, то практически все роды *Orgeriinae* 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 (Лоуренс), д-ра В. Вагнера и д-ра Г. Вайднера (Гамбург), д-ра Г. Галлина (Стокгольм), д-ра Н. Далболы (Прага), д-ра А. Н. Дьяконова (Лейден), д-ра Р. Линнелуори (Сомерсея), В. Н. Логвиненко (Киев), д-ра М. Майнландера (Хельсинки), И. Д. Митяева (Алма Ата), д-ра Н. Стехлика (Брно), д-ра А. Шоша (Будапешт). Я выражаю также сердечную благодарность Л. П. Данилович, Т. Г. Кокоревой и С. С. Кожевникову, оказавшим мне большую техническую помощь, а также И. М. Кержнеру, М. М. Логиновой, М. П. 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-стациональной приуроченности как признаки контрольные, дополнительные, позволяющие подкрепить и с большей полнотой нарисовать общую картину эволюции группы.

1. Имагинальные морфологические признаки

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

Общий план строения носаток типичен для *Fulgoroidea*. Тело носаток 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,

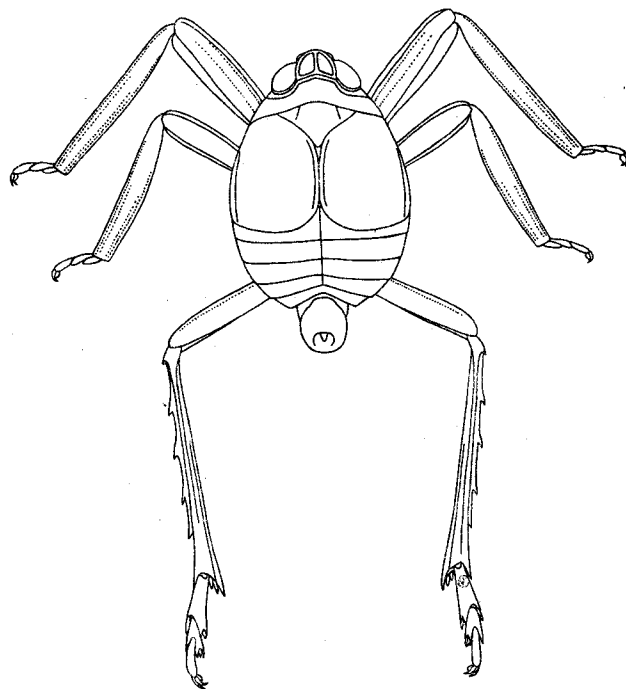


Рис. 1. *Phyllorgerius jacobsoni*, самец, общий вид сверху.

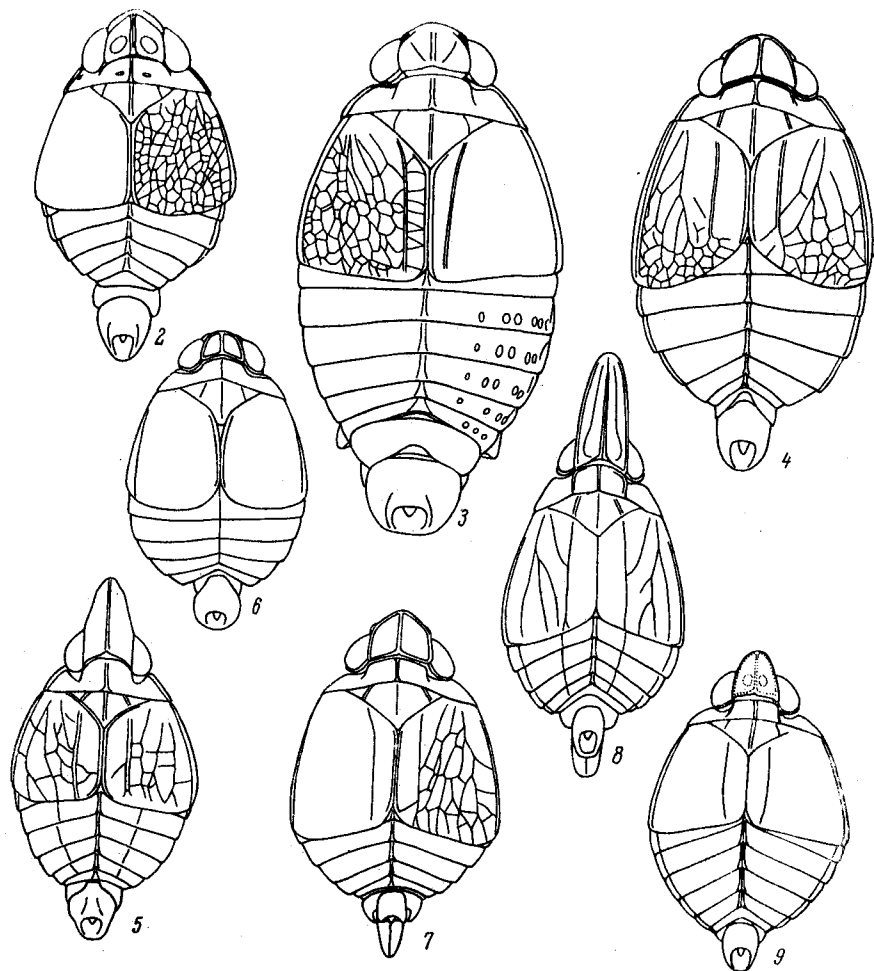


Рис. 2—9. Общий вид сверху, ноги не изображены. Представители триб Ranissini (рис. 2—8) и Colobocini (рис. 9).

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

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

Разнообразие модификаций строения головы в подсемействе Orgeriinae несколько выше, чем у Dictyophaginae, 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 *Licida* 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*).

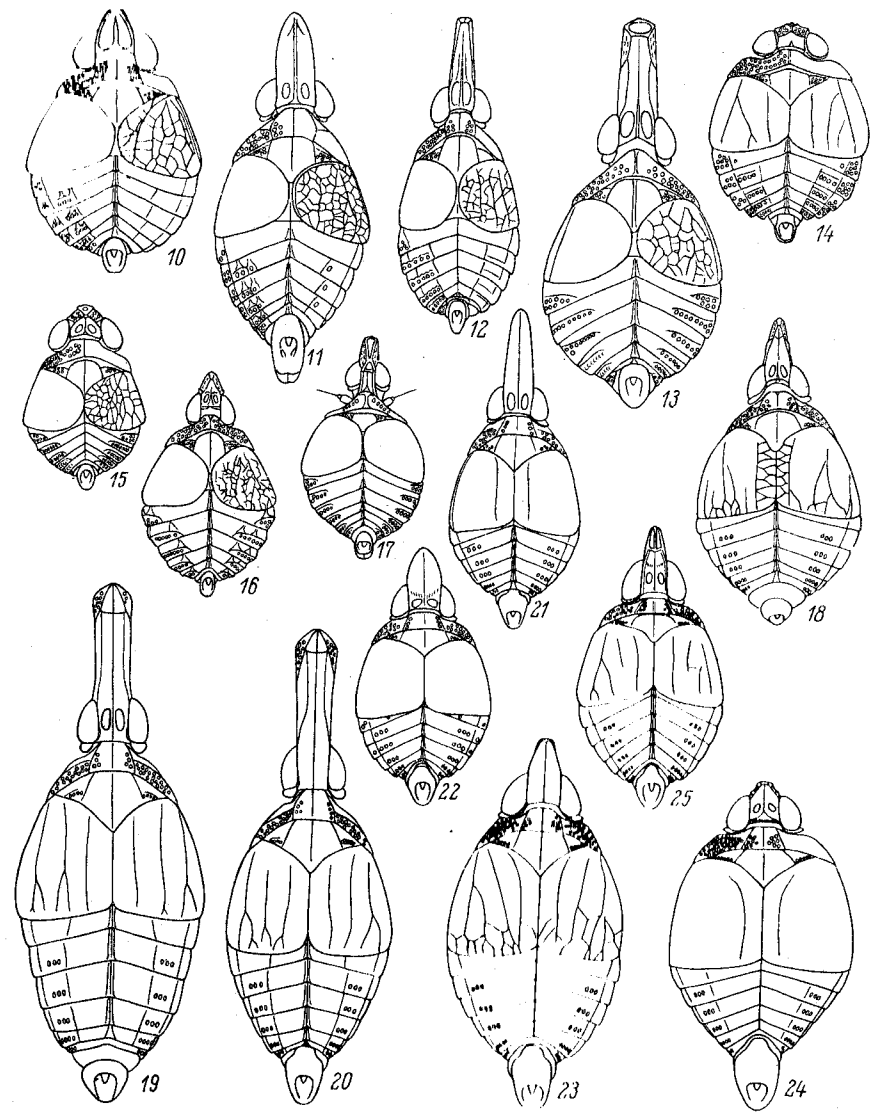


Рис. 10—25. Общий вид сверху, ноги не изображены. Представители триб Orgeriini (рис. 10—17) и Almanini (рис. 18—25).

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

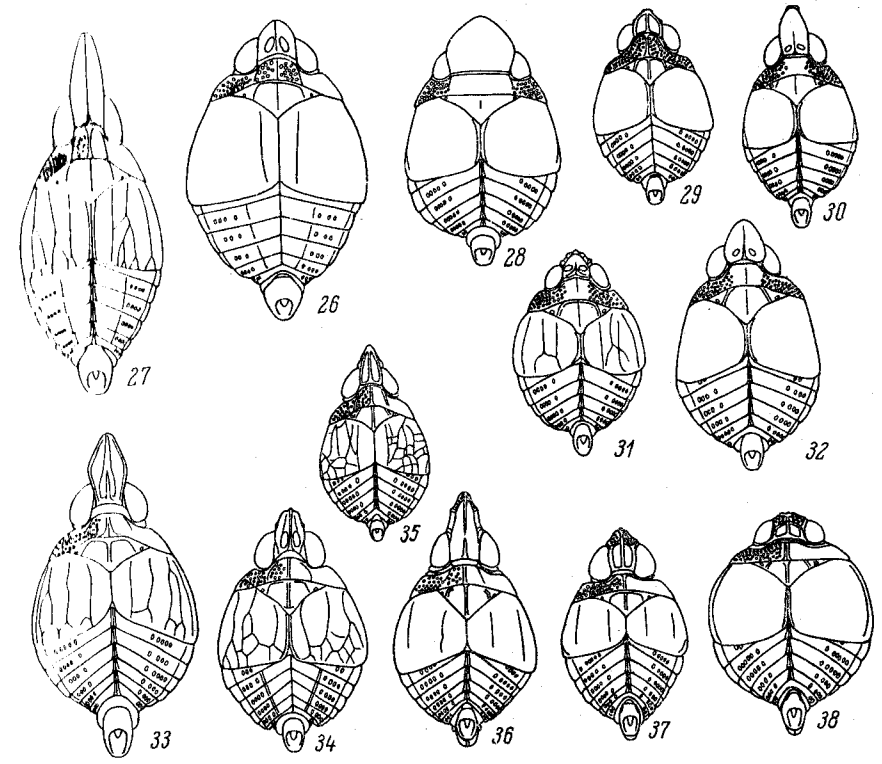


Рис. 26—38. Общий вид сверху, ноги не изображены. Представители трибы Almanini.

- 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. otolettigoides*; 35 —
Orgamarella lata; 36 — *Kumlika recurviceps*; 37 — *Ototettix 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 pardoii*, причем 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 кия при его частичной редукции, этот перегиб отмечен лишь поперечной складкой. Второго перегиба 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 лобно-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 кия.

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*,

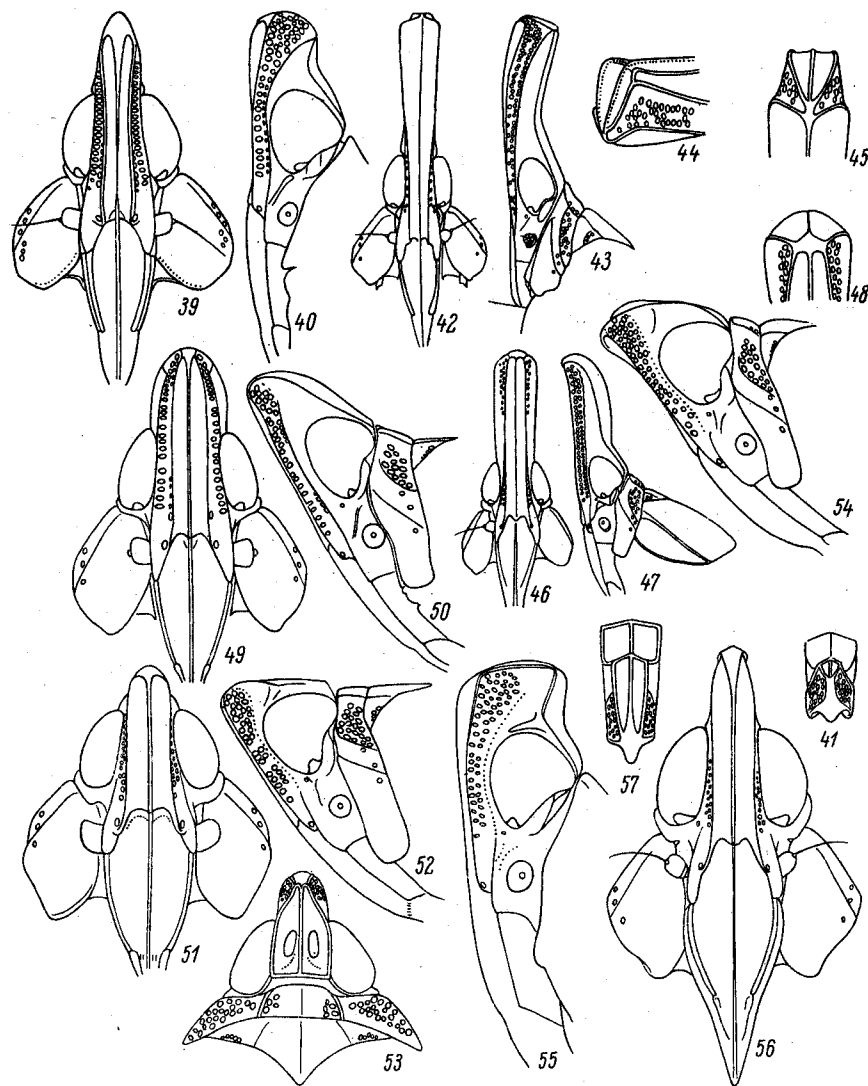


Рис. 39—57. Передняя часть тела, вид спереди снизу и сбоку. Представители трибы *Almanini*.

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).

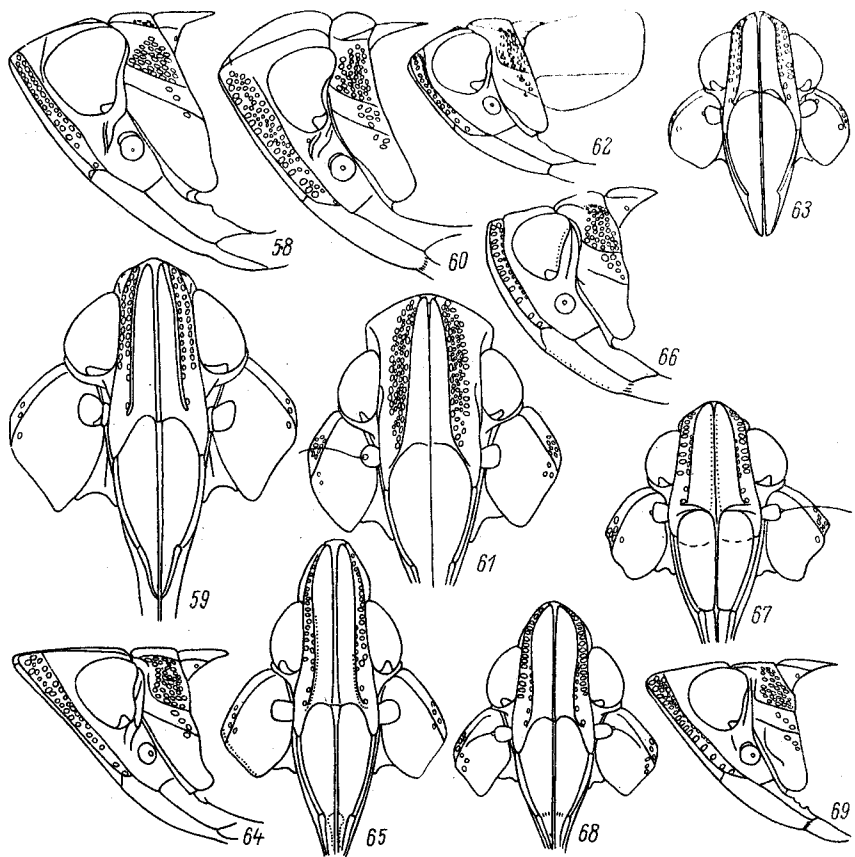


Рис. 58—69. Передняя часть тела, вид спереди снизу и сбоку. Представители трибы Altanini.

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 *Acinasa* с расширенной в ячейку апикальной мозолью.

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

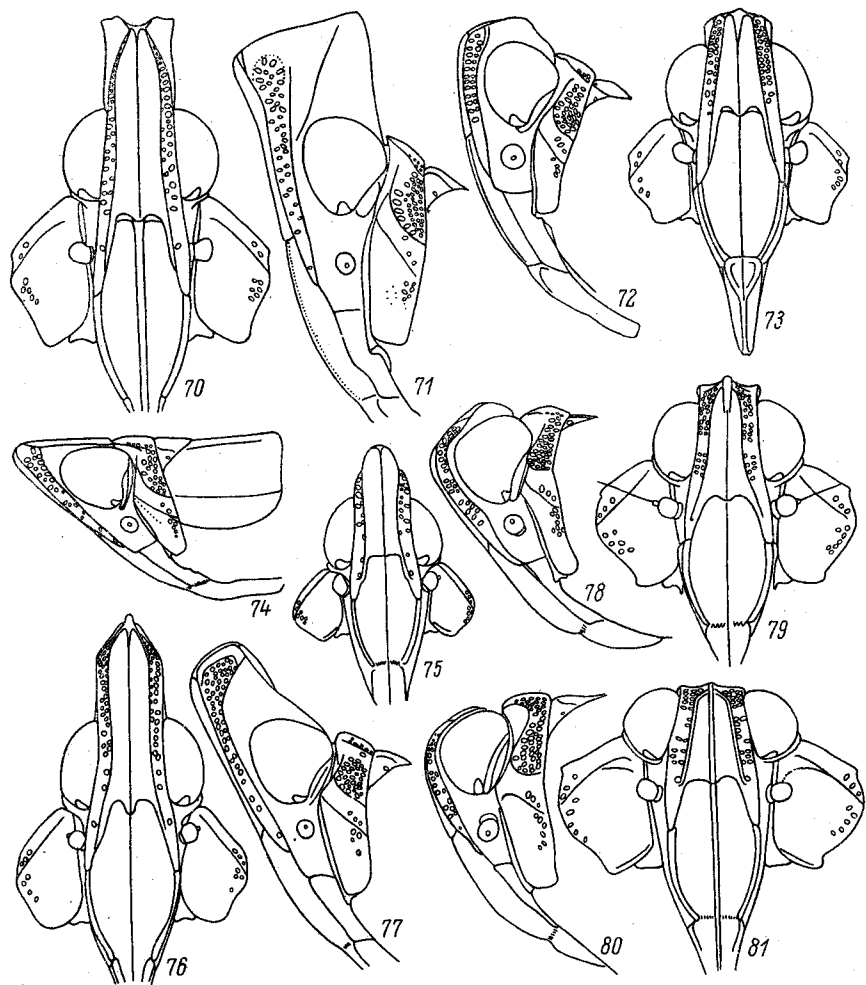


Рис. 70—81. Передняя часть тела, вид спереди снизу и сбоку. Представители трибы Altanini.

70, 71 — *Tigrahauda tiarata*; 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 трапещиевидно только до уровня усиков или еще слабее. Вдающаяся в лоб часть постклипеуса составляет $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ его общей длины, ее ширина

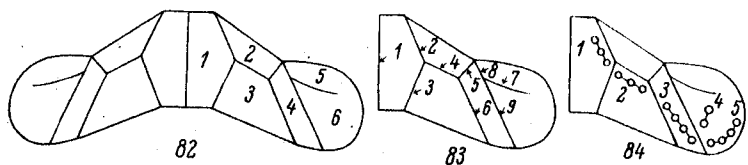


Рис. 82—84. План строения переднеспинки и номенклатура ее частей. Схематическая развертка.

План и номенклатура: 82 — полей (1 — дискальное поле, 2 — постокулярное, 3 — боковое, 1—3 — верх переднеспинки, или эвнотум; 4 — надкилевое, 5 — переднее подкилевое, или предкилевое, 6 — заднее подкилевое, или закилевое, 4—6 — бочки переднеспинки, или паранотум; 5—6 — подкилевое поле); 83 — килей (1 — средний киль диска переднеспинки, 2 — переднедискальный киль, 3 — заднедискальный, 2—3 — боковой киль диска; 4 — постокулярный киль, 5 — субокулярный, 6 — боковой киль верха переднеспинки, 7 — вертикальный киль бочков переднеспинки, 8 — горизонтальный киль бочков переднеспинки); 84 — сенсорных ямок (группы: 1 — дискальная, 2 — латеральная, 1—2 — эвнотальная; 3 — верхняя паранотальная, 4 — передне-нижняя паранотальная, 5 — задне-нижняя паранотальная, 4—5 — нижняя паранотальная).

обычно превосходит длину. В трибах *Almanini* и *Orgeriini*, особенно в первой, постклипеус бывает значительно расширен (заметно шире лба), вздут и часто сильно вдается в лоб — почти до половины своей длины, при этом его верхний край проникает выше уровня усиков или даже до уровня нижних краев глаз (*Otorgerius*). В ряде случаев бывает вздута только внедрившаяся в лоб часть постклипеуса, отделенная по концы эпиклипеальных долей плавной нерезкой перетяжкой; такая вздутая часть, как правило, черная и очень блестящая.

Задняя закраина глазной выпуклости, граничащая с ее плоско срезанной задней стенкой и также лишенная омматидиев, в боковой и нижней части отделена от омматидиальной части желобком и приподнята в виде валика. Этот валик, узкий и слабо приподнятый в примитивных трибах *Ranissini* и *Colobocini*, у многих *Almanini* и *Orgeriini* вздувается и расширяется, образуя так называемое заглазничное вздутие. У *Orgeriini* это вздутие выглядит как небольшое, более или менее почковидное, у *Almanini* оно несет киль, отходящий от фасетированного края косо назад вниз и идущий дугой по заднему краю вздутия вниз, где он более или менее четко переходит в подглазничный киль, если последний развит. Часто на заглазничном вздутии сверху, где киль выходит на его заднюю поверхность, и внизу, перед переходом в подглазничный киль, образуются угловидные тупые выступы. В ряде случаев заглазничная поверхность вторично уплощается (*Ticida*, *Aridia*) или видоизменяется в связи с расширением затылочной части головы (*Acinaca*).

У *Orgeriinae* на щеках вблизи лба на уровне нижних краев глаз выше подглазничного киля, если он развит, иногда заметны рудименты глазков, наиболее постоянны они у родов *Almana*, *Bursinia* и близких им, однако бывают заметны также у *Ranissini*

и *Orgeriini*. Под глазами на щеках бывает развит подглазничный киль, более обычный в трибе *Almanini*. Других килей на щеках обычно нет, только в подтрибе *Orgeriina* выражен в виде бугорка нижний конец постгенального киля.

Строение усиков у всех носаток весьма единообразное, некоторые различия наблюдаются только в количестве ринариев (рис. 138—146).

Переднеспинка несет у носаток богатую скульптуру в виде килей. Эти кили у всех *Fulgoroidea* имеют общую природу, и их гомология довольно легко прослеживается. В различных семействах и у разных представителей одного семейства часть килей подвергается редукции, но при этом обычно легко установить, какие кили сохранились, сравнивая с общей схемой (рис. 82—84). Наиболее полно такая схема сохранилась у личинок *Achilidae*, в частности у видов рода *Cixidia*, но также в достаточной мере выражена и у *Dictyopharidae*. Выяснению гомологии килей помогает расположение сенсорных ямок (см. с. 34). Кили появились, очевидно, прежде всего у личинок со слабо склеротизованными покровами как ребра прочности, большей частью вдоль групп сенсорных ямок, которые также изначально свойственны только личинкам. Ямки и у имаго часто вызывают возникновение около них килей — у *Almana* на щитке, у подвинутых *Orgeriini* на брюшке и т. п.

На переднеспинке личинок ясно различаются четыре группы сенсорных ямок, которые развиты также и на двух других сегментах груди, причем три внешние группы приходятся 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 переднеспинки, на которых расположены гомологичные птероторакальным внешние группы сенсорных ямок, с известной степенью вероятности могут быть приравнены к паранотуму. Необычное положение боковых частей переднеспинки на месте плейритов птероторакса также подкрепляет выдвигаемую гомологию. В дальнейшем к предполагаемым пропаранотам применяется название «бочки переднеспинки».

Границу собственно переднеспинки обозначает боковой киль переднеспинки, лежащий между обычно раздвоенной эвнотальной группой и тремя паранотальными. Верх переднеспинки разделяется на диск и боковые доли.

У носаток обычно хорошо выражены средний киль, боковые кили диска, заглазничный киль, боковой киль верха переднеспинки и параллельный ему верхний, или горизонтальный, киль бочков переднеспинки. Вертикальный киль бочков переднеспинки бывает развит только у некоторых представителей подсемейства *Dictyopharinae*. Чаше редуцируются заглазничные, реже заднебоковые кили диска. Редукция заднебоковых килей на диске начинается с задних концов. Во многих случаях переднебоковые кили диска

плавно переходят в заглазничные, а те в свою очередь в боковые кили, образуя непрерывный изогнутый киль. В роде *Haumavarga* редуцирован средний киль переднеспинки.

Общая конфигурация переднеспинки (рис. 1—81) сохраняется достаточно строго. Боковые края верха переднеспинки варьируются по степени расхождения назад, однако никогда не приближаются к параллельным, диск переднеспинки сильнее или слабее выдается вперед по отношению к заглазничным киям, а задний край верха переднеспинки изменяется у разных представителей от умеренно тупоугольного, округло или трапецевидно вогнутого до прямого (*Colobocus*, *Repetekia*). У крылатых Dictyopharinae выемка глубже. Глубина выемки заднего края скоррелирована, кроме того, с длиной головы и стройностью тела: у более вытянутых форм выемка глубже.

На бочках переднеспинки в трибах *Almanini* и *Orgeriini* бывают развиты округлые вздутия — маммоиды, обычно сильно блестящие, гладкие и черные; они или лежат целиком под горизонтальным килем бочков или верхним краем слегка переходят через него, сглаживая киль в этом месте (некоторые представители родов *Nymphorgerius*, *Parorgerioides*, *Ticida* и др.). Маммоиды обычно развиты у видов с аналогично вздутым и обособленным верхним участком постклипеуса.

Для триб *Ranissini* и *Colobocini* характерен широкий короткий диск переднеспинки, несущий посредине каждого своего поля два сближенных вдавления.

В трибах *Orgeriini* и *Almanini* у более примитивных представителей боковые кили диска развиты полностью (группа *Almanae*, *Nymphorgerius*, *Orgerius*, *Deserta*, *Orgamara*), при этом бывают полностью хорошо развиты и заглазничные кили (*Almana*, *Deserta*, *Orgamara*), хотя в большинстве случаев их внутренние, прилегающие к диску части сглажены. В роде *Tigrahauda* заднебоковые кили в задней части иногда нечеткие, у родов *Haumavarga*, *Mesorgerius*, *Orgamarella* и *Ototettix* их нет, так же как у *Yucanda* и подтрибы *Ticidina*. У *Almanini* отсутствие заднебоковых килей диска скоррелировано с редукцией внутренних частей заглазничного кия, 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.

Дискальная 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, параллельных основным, и содержат не более 2—3 ямок в ряду; лишь в роде *Nymphorgerius* число ямок возрастает, дополнительные ямки спускаются 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 (*Scirtophaca*, *Tigrahauda*, гр. *Ototettiges*), либо полностью или почти полностью оставляют диск свободным вследствие исчезновения или отступления на бока всех ямок, включая основные (*Mesorgerius*, *Haumavarga*).

Бочки 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 надкилевая группа представлена двумя ямками, а подкилевая одной (гр. *Almanae* за исключением *Tilimontia*, иногда виды рода *Nymphorgerius* и некоторые другие), однако в ряде случаев надкилевая группа увеличивается до 3—5 ямок, а подкилевая до 5—7, причем в группе *Scirtophacae* характерно численное преобладание ямок над килем, а в группе *Ototettiges* — под килем.

Среднегрудь. Большинство отличий в строении среднегруды у Dictyopharinae и Orgeriinae связано с утратой полета последними. У Orgeriinae среднегрудь заметно короче, ее передний край слабо выдается вперед, спинка становится более плоской, редуцируются передние фрагмы и вместе с ними весь претергит, включая его боковые апофизы. Большие редукционные изменения претерпевают основание крыла и прилегающие структуры груди. Длина среднегруды здесь сильно сокращается, редуцируются аксиллярные склериты, их рудименты отчасти сохраняются в виде неопределенных склеротизованных участков. Преалярный мост сильно утончается и ослабевает, на нем исчезает нижний бугорок и клиновидная лопасть. Тегулы также исчезают. Передний и средний крыловые отростки спинки почти неразличимы, задний отсутствует так же, как у остальных носаток. Субалярная пластинка редуцируется, но сохраняется, как бы занимая 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 скутеллума сильно сокращаются — уступ низкий, складка тонкая, паз между ними глубокий и резкий; в этот паз входит киль, идущий по соответствующей части края клавуса. Постнотум также сильно сокращен: в средней части под скутеллярной складкой уверенно не распознается, его боковые части, лежащие свободно, ослаблены и не соединены четко с эпимером, заканчиваясь более или менее свободно у его края. Полностью редуцирована постфрагма. Заднеспинка плотно срастается со среднеспинкой в единое механическое целое. Бочки среднегруды становятся более плоскими и менее вытянутыми. Верхний край эпистерны сужается, здесь исчезает губовидный киль, фиксирующий костальный край крыла, на внутренней стенке редуцируется 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 относительному 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 *Fulgoroidea* 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 *Dictyopharinae* лежит позади и снизу от заднего угла мезэпимеров, у *Ranissini* приблизительно подходит к этому углу, а у *Almanini* лежит гораздо выше его, подходит 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) щетиночки 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 *Dictyopharinae* 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 щетиночки. 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 *Almaniini* (*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 голенях, к степени выраженности килей на бедрах и голенях, но прежде всего к перестройкам в дистальном гребне зубцов на голенях и к изменению числа зубцов в дистальных гребнях лапок.

Число боковых зубцов на голенях колеблется от 3—5 до 7—9, при этом можно подметить прямую связь числа зубцов с размерами особи и обратную — со степенью продвинутости, 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-

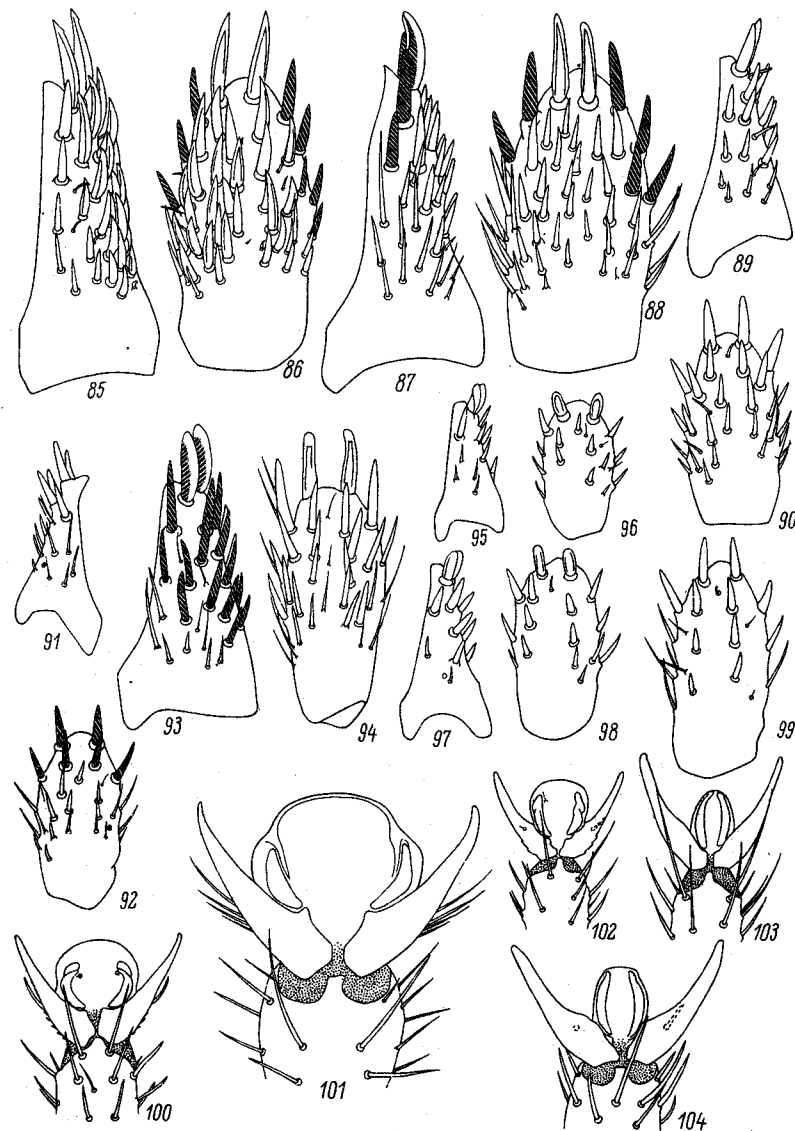


Рис. 85—104. Детали строения ног у *Dictyopharidae*: первый членок передних лапок снизу и сбоку (84—99) и претарсус передних лапок сверху (100—104).

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 расставленными, растопыренными в один вогнутый дуговидный ряд.

Число зубцов на вершинах двух первых члеников задних лапок варьирует от 6 до 20—22 у разных представителей. Индивидуальная вариация при этом ограничивается 2—3 зубцами. Чаще всего число зубчиков на обоих члениках одинаково, такое бывает у всех Dictyopharinae и у большинства Orgeriinae, однако у некоторых представителей Ranissini имеется тенденция к превышению числа зубчиков на базальном членике на 2—4 (например, у *Sphenocratus lukjanovitshi*, *Elysiaca ferganensis*), а у некоторых Almanini — на среднем членике на 4—6 зубчиков (у *Nymphorgerius gussakovskii*, *N. medius*), в менее сильной степени у некоторых *Bursinia* и *Parorgerioides*. В самых общих чертах удастся 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.

Элитры Orgeriinae (рис. 1—38). В отличие от подавляющего большинства нормально летающих Dictyopharinae передние крылья у Orgeriinae превращены в плотные укороченные элитры, которые неподвижно укреплены на теле в положении, отвечающем положению покоя у летающих форм. Тегулы и все аксиллярные образования совершенно редуцированы. Элитры прикрывают задний край среднеспинки позади скутеллярного уступа, заднеспинку и 2—3 первых тергита брюшка. Задний край элитр почти прямо или слегка косо обрублен, так что задние края обеих элитр вместе образуют более или менее ясный вогнутый тупой угол. Задний край элитр проецируется обычно на III тергит брюшка. У представителей Ranissini с тупоугольно скошенными задними краями элитр они по бокам немного заходят даже на IV тергит, обрываясь посередине у переднего края III. У других Ranissini, а также у многих низших Almanini с более прямым задним краем элитр этот край идет вдоль задней половины III тергита. У высших Almanini средние части тергитов брюшка тупоугольно продвинуты углом вперед сильнее, чем вогнут задний край элитр, и поэтому элитры посередине кончаются у заднего края III тергита, тогда как по бокам — у его переднего края. У Orgeriini довольно сильно тупоугольно скошенные задние края элитр проходят приблизительно параллельно краям подстилающих тергитов, так как у них тергиты примерно настолько же тупоугольно продвинуты углом вперед. Для Orgeriini вообще характерно укорочение шва элитр и сильное закругление их задних внутренних углов. На элитрах Orgeriinae расширяется костальная область крыла, костальные края элитр смещаются несколько вниз по плевральным частям груди.

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

сменяющие друг друга в основной линии эволюции Orgeriinae. Прimitивный тип, характерный для Ranissini, мало чем отличается от механизма фиксации крыльев в покое у летающих Dictyopharinae. Клавалый бортик (нижний киль заднего края клавуса), узкий и крепкий, входит в паз, образованный скутеллярным уступом и скутеллярной складкой. Основную функциональную нагрузку несет основание крыла, а паз лишь вспомогательную, так как бортик легко выходит из паза. Крыло у основания крышевидно сложено по субкостальному килю без каких-либо дополнительных усовершенствований. Основание крыла слегка прикрыто задним краем переднеспинки, что также помогает лучшей его фиксации. Второй тип свойствен низшим Almanini вплоть до рода *Nymphorgerius* и, по-видимому, всем Orgeriini. В этом типе основание крыла становится вогнутым в форме трехскатной крыши или колпачка за счет внедрения разросшегося переднего края основания крыла вниз. Клавалый бортик у самого основания крыла чуть расширен и отогнут назад, огибая небольшую губу, образованную здесь задней стенкой паза; на остальном протяжении он мало чем отличается от бортика у первого типа, но плотнее подогнан к пазу. В третьем типе, свойственном высшим Almanini, к вышеописанным структурам прибавляется замок в виде двойного паза, которым соединены элитры по своему контакту (шву элитр) позади щитка.

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 — Orgeriinae — тергиты кроме среднего киля несут еще некоторые дополнительные, которые, впрочем, у личинок Dictyopharinae также бывают намечены.

В подсемействе Orgeriinae наблюдаются некоторые модификации в строении латеральных частей тергитов. Исходное состояние, выраженное в подтрибе Ranissina, заключается в отгибании боков до отвесного положения; при этом отогнутые части (латеральное поле) совнутри отграничены килем (сублатеральным). Латеральный киль на III тергите спереди выходит на латеральный край тергита у границы II и III стернитов. В подтрибе Sphenostina к наружному краю латерального поля как продолжение присоединен смежный склеротизованный участок стигмальной борозды, и при этом перегиб оформлен более или менее четким килем (латеральным). Экстралатеральное поле и латеральный киль примерно в том же виде представлены и в прочих трибах. С образованием экстралатерального поля латеральное поле снова возвращается в исходное положение.

Наиболее постоянен и всегда резко выражен у носаток средний дорсальный киль, который присущ также всем другим Fulgoroidea и всегда развит у их личинок. Средний дорсальный киль у представителей триб Colobocini, Orgeriini и Almanini имеет двойной гребень. Вторым по степени выраженности и постоянства является

сублатеральный киль, имеющийся у всех *Orgeriinae*, но отсутствующий у *Dictyopharinae*. Кроме перечисленных уже килей у некоторых *Orgeriinae* бывают еще промежуточные кили между средним и сублатеральными. Промежуточные кили никогда не выражены так резко, как средний и сублатеральные; гребни промежуточных килей всегда более тупые и часто сглажены у передних и задних краев тергитов. Промежуточные кили брюшка не выражены вовсе у личинок *Orgeriinae* и отсутствуют также у представителей многих групп у имаго.

У высших представителей трибы *Orgeriini* происходит редукция сублатеральных килей с одновременным возникновением поперечных килей, идущих на каждом тергите впереди сенсорных ямок (см. с. 71). Сублатеральный киль брюшка выражен также на VIII тергите, у которого нет обособленных латеротергитов и стигма которого расположена прямо на склерите под латеральным килем. У высших представителей *Orgeriinae*, особенно у *Orgeriini* и высших *Almanini*, наблюдается изгибание тергитов углом вперед, особенно сильно выраженное на задних тергитах (VII и VIII), где угол между половинками тергита может быть прямым или даже острым.

Сенсорные ямки на брюшке. В трибах *Orgeriini* и *Almanini* у имаго на тергитах брюшка развиты сенсорные ямки так же, как на голове и переднеспинке (рис. 10—38). Ямки всегда имеются на IV—VIII тергитах, а в некоторых случаях и на III тергите.

В трибе *Almanini* наиболее редко встречаются случаи наличия сенсорных ямок в латеральном поле III—VII тергитов; эти ямки характерны для представителей родов *Iphicara*, *Coppa* и для *Mesorgerius altaicola*. Так же редки ямки на III тергите вообще, представленные у тех же *Iphicara*, *Coppa*, *Mesorgerius*, а кроме того, у *Bursinia seminitens* и групп от *Tigrahauda* до *Ototettiges*.

Всегда имеются сенсорные ямки конутри от сублатерального киля, причем здесь они или составляют единообразную группу из 3—5, редко из 6 ямок, или внутренняя ямка несколько отодвинута, но в обоих случаях общее число ямок то же. Для каждого вида или группы свойственно постоянное число ямок и их расположение, но иногда некоторые ямки единично выпадают в порядке индивидуальной изменчивости.

По наличию или отсутствию сенсорных ямок, по их расположению и соотношению на соседних участках выделяются: III тергит, IV—VI тергиты, имеющие одинаковый план ямок у данного вида или группы, VII тергит и VIII тергит. На III тергите, как говорилось, ямки бывают редко, причем часто внутренняя группа представлена только одной ямкой. Ямка в латеральном поле бывает только в том случае, если есть ямки в этом поле и на IV—VI тергитах. На IV—VI тергитах выражен наибольший набор ямок, присущий тому или иному виду или группе. На VII тергите, как правило, есть ямка в латеральном поле даже при отсутствии

ее на предыдущих тергитах; кроме того, на этом тергите во внутренней группе часто на одну ямку больше, чем на предыдущих. На VIII тергите характерно большое число расположенных беспорядочно ямок в латеральном поле и, как правило, на одну ямку меньше, чем на предыдущих тергитах во внутреннем поле, — нет обособленной внутренней ямки.

В группе *Tigrahauda*—*Ototettix* на III тергите такое же число ямок, как и на последующих — 4 + 1 или 5 + 1, но вся эта внутренняя группа сдвинута медиально, причем иногда довольно сильно.

В трибе *Orgeriini* расположение сенсорных ямок более однообразное. Особенностью группы является увеличенное число ямок в латеральном поле, которые расположены беспорядочно в два ряда или в косом ряду (если число ямок минимальное — 2), а также постоянное присутствие не менее трех сенсорных ямок на латеральном поле III тергита. У низших *Orgeriini* сохраняется сублатеральный киль, но появляются предъямковые кили, пересекающие его, в родах *Orgerius*, *Deserta*, *Orgamara*. В этих случаях на III тергите нет ямок конутри от сублатерального киля, а число ямок здесь на IV—VI тергитах — 3—4, причем внутренняя ямка, как и у *Almanini*, часто отодвинута. На VII тергите одна ямка обычно перебивает нерезкий сублатеральный киль, прибавляясь к числу ямок, свойственному предыдущим тергитам. На VIII тергите в латеральном поле много беспорядочных ямок, а во внутреннем только 2, причем сублатеральный киль иногда неясный и группы сливаются. У рода *Yucanda* еще нечетко сохраняется сублатеральный киль, у высших *Orgeriini* — в подтрибе *Ticidina* — он уже незаметен, общий же план расположения ямок весьма сходен. Наружная и внутренняя группы ямок утрачивают четкую границу, но часть, принадлежащая внешней группе, распознается по удвоенному или спутанному расположению ямок. Внутренняя однорядная часть группы состоит на IV—VII тергитах из 4—6 ямок, на VIII тергите сохраняется положение, как у низших *Orgeriini*, когда неясен латеральный киль, — 2 нечетко обособленные ямки. На III тергите 1—3 внутренние ямки явно выходят за пределы латерального поля, о чем можно судить по их далекому продвижению к средней линии брюшка и иногда по небольшому разрыву между основной частью и крайними внутренними ямками, однако внутренняя граница латерального поля — киль — ясно не прослеживается.

Модификации строения яйцеклада носаток. Основной план строения загребающе-месящего яйцеклада (Müller, 1942; Doering, 1955) сохраняется у носаток весьма устойчиво, подвергаясь в различных родах и их группах лишь второстепенным изменениям, касающимся деталей конфигурации отдельных частей. Преобразования яйцеклада в той или иной мере захватывают все его части, однако наиболее сильно они выражены в первых створках (рис. 105—120), осуществляющих наиболее

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 *Almanae* 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

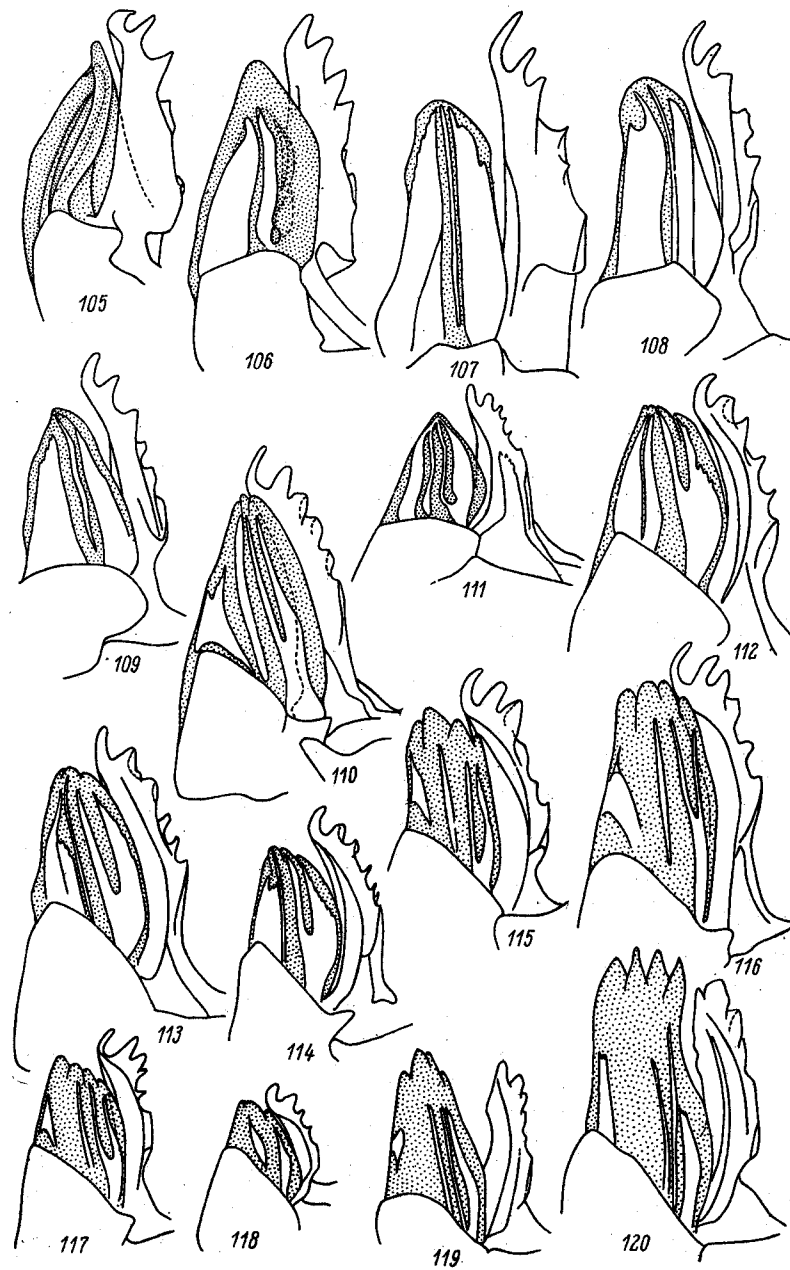


Рис. 105—120. Первые створки яйцеклада *Orgeriinae*, вид снизу.

105 — *Ranissus scythia*; 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 — *Parorgertoides immundus*; 115 — *Nymphorgerius alboniger*; 116 — *Mesorgerius rysakovi*; 117 — *Tigrahauda ototettigoides*; 118 — *Orgamarella lata*; 119 — *Ototettix jaxartensis*; 120 — *Repektia 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 пальцевидного у большинства Dictyopharinae и у низших Ranissini превращается у остальных Orgeriinae в широкую лопасть, являющуюся продолжением края доли. Превращение пальцевидного 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 Almanaе) 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

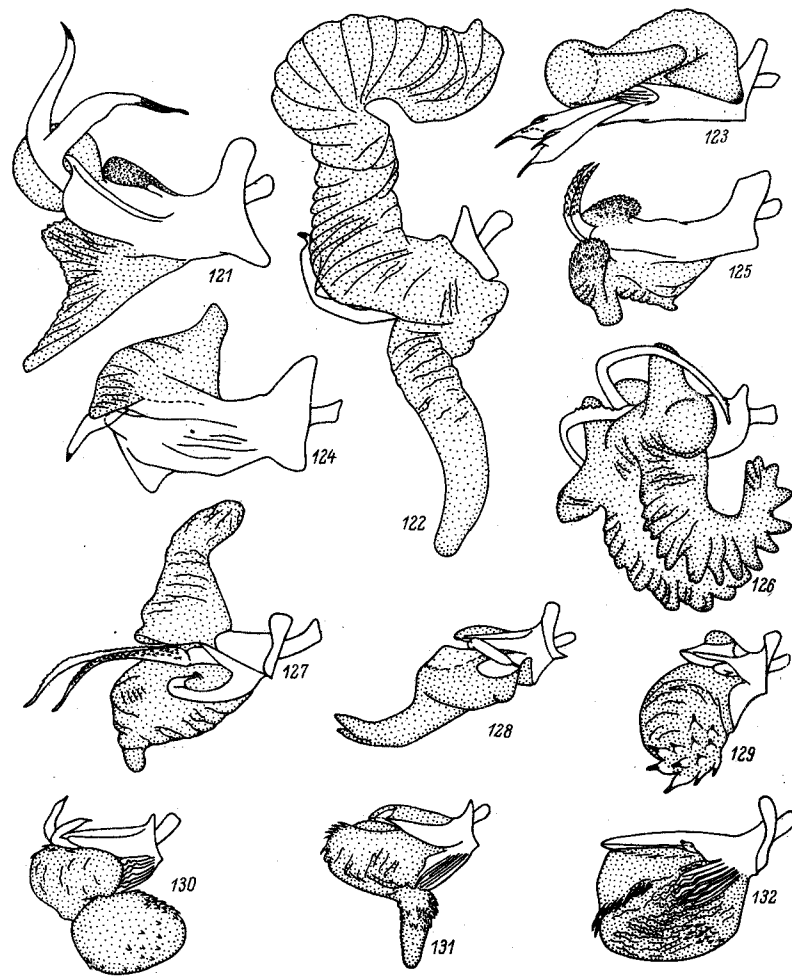


Рис. 121—132. Пенис Orgeriinae, вид сбоку.

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

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

купол — основание в средней части теки и пару отрогов дистально. Отроги могут сильно вытягиваться, давать дополнительные вторичные отрोगи и выпуклости. В ряде случаев отрोगи несут на своей поверхности мелкие шипики или склеротизованные зубцы, в других случаях верхние или нижние пузыри могут быть редуцированы и участки на их месте тогда неспособны раздуться.

Крючки пениса высовываются из теки по бокам от верхних парных дистальных отрогов и загибаются обычно вверх и возвратно, однако они высовываются не в самой глубине дистальных вырезов латеральных пластинок, а гораздо дистальнее.

В положении покоя пузыри компактно сжаты и выдаются назад округлыми дорсовентрально уплощенными губами с раздвоенной вершиной, где они прижаты друг к другу. Участки теки, где расположены пузыри, в покое образуют общую цилиндрическую вальковатую поверхность не шире базальных сплошь склеротизованных частей. Крючки пениса прижаты сверху к верхним пузырям.

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 латероventральных пластинок. Они могут быть гладкими, зубчатыми или продольно бороздчатыми.

Крючки пениса всегда более или менее мембранозные, цилиндрические и конические с заостренной и склеротизованной вершиной. Только у *Nymphorgerius skobelevi* вершина притупленная, мембранозная. В большинстве случаев крючки пениса торчат из теки и могут быть очень длинными, иногда (*Raivuna*, *Mesorgerius submontanus*) они укорочены и из теки не высовываются. Крючки обычно гладкие или поперечно морщинистые, изредка бывают равномерно покрыты зубчиками-сосочками (*Nymphorgerius plotnikovi*, *Coppa huldaensis*, *Bursinia* spp.), в других случаях могут дорсально иметь ряд мелких отростков 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 пениса кроме ответвления несут еще округлое вздутие сразу после выхода крючков из теки. Менее выраженные вздутия крючков сразу после выхода из теки есть также у *Nymphorgerius skobelevi* и нечто подобное у *Haumavarga fedtschenkoi*. У некоторых представителей с короткими крючками их изгиб жестко фиксирован, иногда это выглядит как смещение апикального зубчика на дорсальную сторону крючка.

Гарпагоны, называемые у цикадовых 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 гарпагонов

у носаток остается неизменным, однако пропорции отдельных частей весьма варьируют у разных видов.

Постгенитальный отдел брюшка (анальная трубка). Как уже говорилось, в строении анальной трубки у носаток обычно наблюдается нерезкий половой диморфизм — у самцов анальная трубка обычно уже и часто меньше. Кроме того, у самцов иногда анальная трубка (X сегмент) сзади или с боков имеет выросты. У большинства видов рода *Sphenocratus* анальная трубка несет по бокам выросты, соединенные снизу поперечным гребнем. У некоторых *Orgeriini* (*Deserta obscura* и др.) наблюдается расширение и отворачивание вниз боковых краев анальной трубки; они при этом охватывают гарпагоны с боков, а боковые доли пигофора слегка налегают на базальную часть краев трубки снаружи, как это характерно для всех *Orgeriini*.

В случаях уменьшения относительных размеров анальной трубки она может приобретать форму, сходную с таковой у фонарниц. Подобная уменьшенная анальная трубка имеется у самцов *Sphenocratus akakii* (см. рис. 7), а в более слабой степени у *Callodictya krueperi* и др. Трубка становится маленькой, короткой, полуцилиндрической, отверстие возвращается на задний край, а выемка вокруг него становится воронковидной; участки, где боковые кили выемки выходили на задний край, вытягиваются назад в виде выступов или зубцов, задний край между ними (теперь нижний) становится вогнутым. Здесь мы имеем случай возврата к исходной форме анальной трубки, характерной для примитивных семейств Fulgoroidea.

2. Личиночные морфологические признаки и их развитие по возрастам

Личинки носаток изучены очень слабо (Fulton, Serrine, 1914; Müller, 1940), а личинки *Orgeriinae* не изучены вовсе. Данные по личинкам других семейств Fulgoroidea также весьма скудны (Kershaw, Kirkaldy, 1910; Sulc, 1928, 1929; Silvestri, 1934; Lindberg, 1939; Sander, 1956; Вильбасте, 1968).

Среди Fulgoroidea личинки носаток наряду только с личинками свинушек (*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, плеврококсового сустава в заднегруди, зубчатого сцепления задних вертлугов. 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, прогрессивно

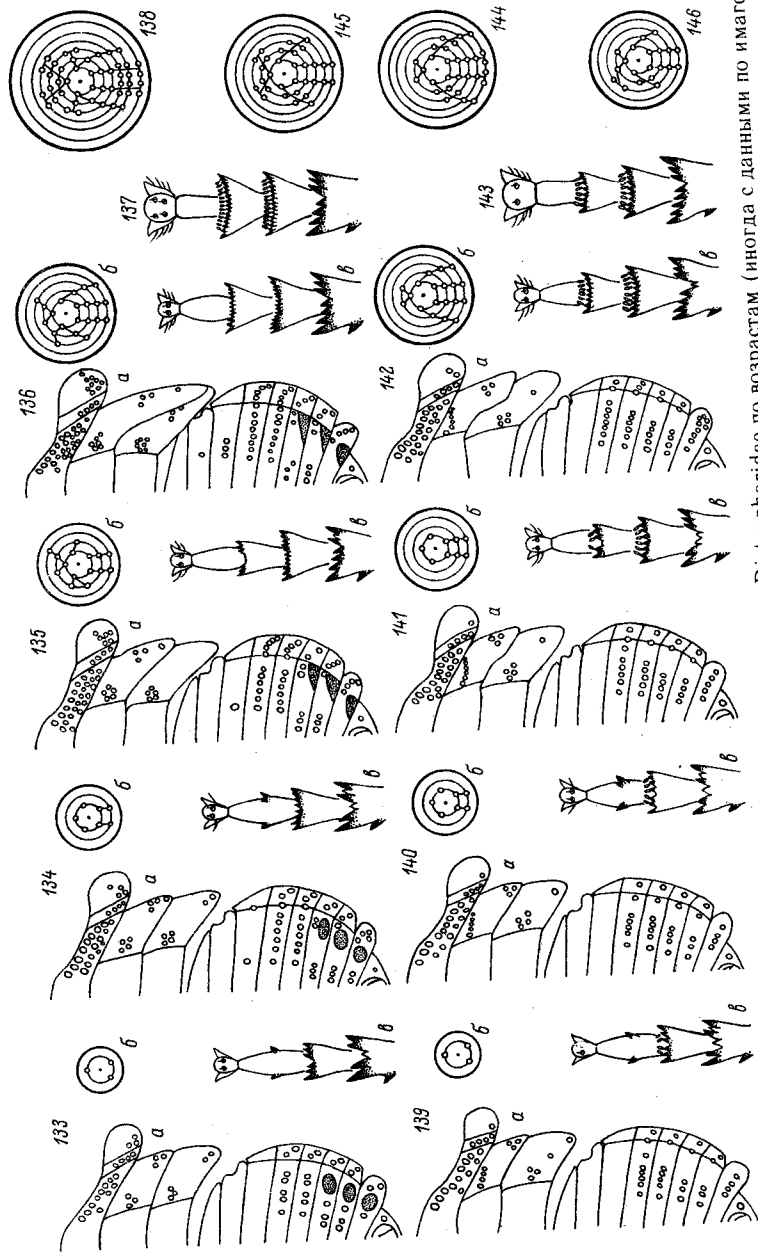


Рис. 133—146. Схема строения различных частей тела личинок Dictyopharidae по возрастам (иногда с данными по имаго).

а — схематическая развертка тергалных 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 rallopica* (133 — II возраст, или В₁, 134 — III возраст, или В₂, 135 — IV возраст, или С₁, 136 — пятый возраст, или С₂, 137 и 138 — задняя нога и усик имаго); 139—144 — *Elysiaca ferganensis* (та же последовательность, как на рис. 133—138); 145 — усик имаго *Nymphorghetus isanovi*; 146 — усик имаго *Ololettix jakartensis*.

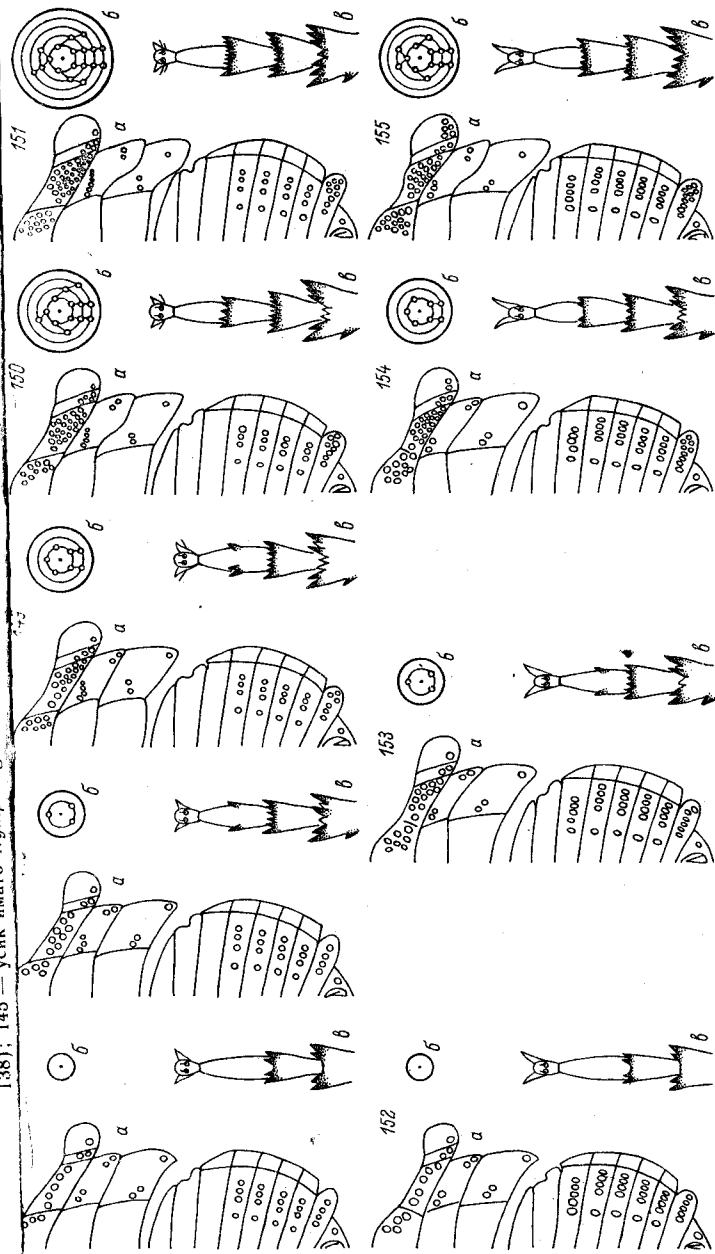


Рис. 147—155. Схема строения различных частей тела личинок Dictyopharidae по возрастам (а—в — то же, что на рис. 133—146).

147—151 — *Nymphorghetus isanovi* (147 — I возраст, или А, 148 — II возраст, или В₁, 149 — III возраст, или В₂, 150 — IV возраст, или С₁, 151 — V возраст, или С₂; усик имаго см. на рис. 145); рис. 152—155 — *Ololettix jakartensis* (152 — I возраст, или А, 153 — II возраст, или В, 154 — III возраст, или С₁, 155 — IV возраст, или С₂; 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 гениталий оформляются на средних возрастах, у крылатых носаток на старших возрастах, кроме того, появляются зачатки простых глазков.

Сенсорные ямки. 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 стернальных склеритах брюшка обнаружен у *Alleloplasis* 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 *Almanini* и *Orgeriini*, 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, причем 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 косога ряда (*Orgeriinae*); 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 — из 1—2, расположенных, если их 2, по косой линии совнутри—спереди наружу—назад от внутренней группы.

Возрастные изменения личинок *Fulgoroidea*, как это было уже отчасти показано Кершоу и Линдбергом (Kershaw, Kirkaldy, 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 омматидиев 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 имагинальный 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 отно-

сится I возраст, ко второму — II и III, к третьему — IV и V. У высших *Almanini*, начиная с группы *Scirtophaseae*, число возрастов сокращается до четырех за счет прохождения 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 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 строгой закономерности не наблюдается, очевидно, потому, что кроме роста происходят и качественные изменения формы.

На усиках довольно равномерно идет нарастание числа ринариев и усложнение их расположения (рис. 133—155). Например, у *Dictyophara pannonica* 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 голени и на первых двух члениках лапок (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 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 претарсуса возрастные изменения более сильно выражены у *Dictyopharinae* и *Ranissini*: здесь увеличивается по возрастам число коготковых щетинок: (I — 0), II — 0, III — 1, IV — 2, V — 3, имаго — 4. У *Almanini* на III возрасте появляется 1 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 постепенное развитие, т. е. возрастают в числе от возраста к возрасту. Идет нарастание числа ямок эвнотальной группы, ямок задней группы бочков переднеспинки, числа брюшных ямок и в ряде случаев ямок птероторакса. В других случаях некоторые другие группы ямок остаются неизменными в течение всего личи-

очного этапа онтогенеза. Таковы ямки верхней паранотальной группы у Dictyopharinae и Ranissini (их всегда 4), ямки задней паранотальной группы у Orgeriinae, ямки брюшка у Almanini. Кроме того, ряд ямок и их групп испытывает регрессивное развитие. Исчезают ямки среднего ряда кобнутри от восковых желез Dictyopharinae между II и III возрастом, сливаются у них же с II до IV возраста в I—3 группы кобнутри от латерального кия а IV—V тергитах, по-видимому исчезают ямки передней группы а бочках переднепинки у *Dictyophara pannonica*, исчезает редняя ямка на заднегруди у Ranissini.

Процесс перемещений и нарастания числа сенсорных ямок Ranissini на V—VII тергитах производит впечатление частичной декапитуляции древнего состояния на младших возрастах с девиацией на средних (рис. 139—142).

Во II возрасте у Ranissini на VI—VIII тергитах ямки располагаются почти так же, как у Dictyopharinae, оставляя свободными внешние четверти тергитов кобнутри от сублатерального кия. У Dictyopharinae здесь расположены восковые железы, а у Ranissini этот участок остается свободным. На предыдущих тергитах такой картины нет, и на них ни в одной группе носаток не бывает полей восковых желез. В последующих возрастах у Dictyopharinae несходство в расположении ямок на IV—V и VI—VII тергитах нарастает, а у Ranissini нивелируется. Наличие восковых желез на VI—VIII тергитах является анцестральным признаком всех Fulgoroidea, включая и Dictyopharidae, однако у всех Orgeriinae железы отсутствуют несомненно вторично. К IV возрасту, очевидно путем девиации, у Ranissini ямки на IV—VII тергитах выстраиваются одинаково, восстанавливая или имитируя примитивную гомономную картину. В более продвинутой трибе Almanini расположение ямок на тергитах брюшка однообразное и неизменное во всех возрастах. Здесь девиация, продвигаясь к началу личиночного онтогенеза, перешла в архаллоксис и полностью снивелировала прежнюю гетерономность.

3. Ландшафтно-стациональное распределение и образ жизни

Условия существования и образ жизни носаток в литературе освещены недостаточно. Особенно мало литературных сведений об Orgeriinae. Лучше изучены среднеазиатские представители семейства, значительно хуже средиземноморские и европейские, о представителях других территорий Палеарктики неизвестно практически почти ничего. Дополнить литературную картину позволяют собственные, большей частью не публиковавшиеся данные по среднеазиатской и монгольской фауне.

Семейство в целом — группа термофильная и солнцелюбивая, связанная с низкорослой и поэтому преимущественно травянистой

растительностью, это группа, связанная преимущественно с открытыми пространствами и поэтому в значительной мере ксерофильная. Для семейства характерна полифагия и откладка яиц на поверхность почвы; последнее также гармонирует с условиями основных местообитаний носаток.

Подсемейство Dictyopharinae составляют виды крылатые, мезофильные и гемиксерофильные, настоящих резко выраженных ксерофилов в нем нет; напротив, большинство представителей подсемейства Orgeriinae — резко выраженные ксерофилы, хотя среди них имеются и гемиксерофилы.

Ландшафтно-стациональное распределение. Носатки Orgeriinae, как показывают литературные данные и наши наблюдения, населяют аридные территории и аридные станции (Uhler, 1891; Van Duzee, 1908, 1923, 1925, 1934; Ball, 1909, 1937; Horváth, 1910; Bergevin, 1912, 1915, 1919, 1922a, 1922b, 1924; Ошанин, 1913; Ball, Hertzell, 1922; Кузнецов, 1930, 1933; Lindberg, 1948; Doering, 1955; Dlabola, 1957, 1961, 1965, 1967; Linnavurogi, 1962, 1964, 1965; Дубовский, 1964, 1966; Вильбасте, 1965; Талицкий, Логвиненко, 1966; Митяев, 1967, 1968, 1971; Емельянов, 1969в, 1977; Королевская, 1974; Логвиненко, 1975). Наиболее мезофильные представители живут на сухих степных или полусаванновых лугах и среди гемиксерофильных зарослей кустарников в семиаридных областях, настоящие мезофильные станции не заселяют. Самыми обычными местообитаниями для них являются пустыни, полупустыни, маквис, гариги, чаппараль, степи и т. п. Ориентируясь на те особенности местообитаний, которые имеют более важное значение для Orgeriinae, эти заселенные местообитания можно сгруппировать в ряд типов, которым соответствует ряд стациональных 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 станций, в которых они встречаются.

1. Луга степного пояса гор — *Sphenocratus septentrionalis*, *S. floridus*, *S. griseus*, *Elysiaca fusca*, *Phyllorgerius jacobsoni* (9a).

2. Высокотравные полусаванны и луга в пределах пояса полусаванн — *Elysiaca ferganensis*, *E. chomutovi*, *E. sclerosa*, *E. oshanini*, *E. elliptica*.

3. Степи и степеподобные присредиземноморские и аналогичные калифорнийские злаково-разнотравные заросли. Эти станции составляют переход от средиземноморских аридных 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. Эти станции имеют также сходство со среднеазиатскими полусаваннами. За — присредиземноморская ложностепь — *Ra-*

nissus punctiger, *R. edirneus*, ?*R. leptopus*; 3б — присредиземноморская разнотравно-злаковая степь — *Ranissus scytha*, ?*R. montandoni*; 3в — калифорнийская (притихоокеанская) субтропическая ложностепь — *Orgerius rhyparus*, *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 томилляры, 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, *Orgeriinae* избегают высоких кустарников, которые характерны для маквиса. 5а — средиземноморские гариги и томилляры — *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 *Orgeriinae* 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 степные полупустынь: равнинных — *Sphenocratus palaeomastodon*, *S. reticulatus*, *Nymphorgerius ivanovi*, *Coppidius semidesertus*; предгорных — *Sphenocratus hastatus*, *S. megacephalus*, *Phyllorgerius jacobsoni*; равнинных и предгорных — *Tigrahauda tiarata* (10б), *Haumavarga fedtschenkoi* (9б);

9б — полынные полусаванновых предгорных полупустынь — *Nymphorgerius falkovitshi*, *N. grigorievi*, *N. plotnikovi*, *N. eburneolus*, *N. horvathi*, ?*N. stali*, ?*N. bucharicus*, *Haumavarga fedtschenkoi* (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 emmamosus*, *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. vcntosus*, *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 *Orgeriinae*, как будто бы тяготеющих к злаковым ассоциациям, — некоторые *Elysiaca*, *Cnodalum*, возможно *Colobocus*. Связь с однодольными — с песчаной осочкой *Carex physodes* — характерна для младших личиночных возрастов ряда представителей высших *Almaniini* (*Orgamarella*, *Kumlika*, *Repetekia*), живущих в песчаных пустынях. В Неарктике, по-видимому, со злаками связаны некоторые виды рода *Orgerius* из калифорнийских ложностепей.

Большинство *Orgeriinae* 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 *Orgeriinae*, 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 обычны 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 стациях, уклоняющихся в сторону преобладания разнотравья, либо повышенной ксерофитности, либо, наоборот, пониженной — первое в казахстанских степях, второе в западнопричерноморских. В восточнопричерноморских степях оргериины вообще нет.

Средиземноморские зональные условия также не отвечают основным требованиям оргериины; как можно пока судить, здесь они занимают прежде всего интразональные станции — гариги и томилляры (тимьянники), избегая маквиса, не говоря уже о настоящих лесах. Для Средиземноморья, как и для степей, характерна гетерогенность фауны в сходных условиях разных районов.

Напротив, полупустыни и пустыни довольно равномерно заселены оргериинами, которые представлены здесь в разнообразных зональных условиях и интразонально на солонцах-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 низкогорных разнотравно-злаковых лугах, встречаются и в предгорных полупустынных полыньниках — *Phyllorgerius jacobsoni*, *Sphenocratus heptapotamicus*; некоторые в основном пустынные виды встречаются на солонцах и солончаках — *Tigrahauda ototettigoides*, *Ototettix jaxartensis*; последний, будучи типичен для пустынь с плотными почвами, встречается также и в некоторых более засоленных вариантах песчаных пустынь. Солонцы и солончаки пустынной зоны не имеют специфической фауны Orgeriinae, но на них встречаются обычно *Tigrahauda ototettigoides*, *T. tiarata*, *Ototettix jaxartensis*, *Nymphorgerius horvathi*.

Значение отдельных экологических факторов в жизни носаток не изучено. Общая термофильность группы проявляется в ограничении пределов ее распространения на север суббореальным поясом. Особенно ярко это проявляется на подсемействе Dictyopharinae, которое представлено как в аридных, так и в гумидных областях. В зоне пустынь Dictyopharinae встречаются только в интразональных стациях — на равнине, преимущественно в тугаях.

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

летней активностью, которые населяют гипсовые и каменные пустыни. Группа в целом достаточно холодоустойчива, и некоторые виды переносят климат с резко морозной малоснежной зимой, как например *Mesorgerius 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 среднеянварскими температурами $8-12^{\circ}$ и абсолютными минимумами около -5° . В пустынных территориях, заселенных группой, летом температура может приближаться к 50° , а среднеиюльские к 32° . Низкая влажность воздуха также, очевидно, не накладывает заметных ограничений на жизнедеятельность Orgeriinae, так как отдельные виды (*Scirtophaca junatovi* и др.) известны с гобийских 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 однотипным климатом по ритмике, по принадлежности 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 либо за пределы одного пояса, либо за пределы одного сектора. Здесь могут быть упомянуты виды *Scirtophaca junatovi*, *Tigrahauda tiarata* и *T. ototettigoides*. 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., *Ototettix auritus*, *Repetekia orbicularis*; *Ototettix auritus*, возможно, обитатель только незакрепленных песков. Менее четко выделяются виды, ограниченные только пустынями с плотными почвами, такие как виды родов *Scirtophaca*, *Tigrahauda*. Однако есть виды (например, *Ototettix jaxartensis*), хотя и более обычные в гипсовых пустынях, но встречающиеся и в песчаных на закрепленных песках. Существует, что большинство обитателей пустынь с плотными почвами (*Tigrahauda tiarata*, *T. ototettigoides*, *Ototettix jaxartensis*) заходят и на солонцы-солончаки, не имеющие своей специфической фауны.

Во влиянии растительности на *Orgeriinae* может быть выделен аспект трансформации климата, создания определенных микроклиматических условий приземного слоя, занимаемого *Orgeriinae*, и аспект пространственной структуры этого слоя, определяемой габитусом, характером роста растений, их долговечностью и т. п. Этот второй аспект находит свое отражение в приуроченности *Orgeriinae* к тем или иным типам зарослей — злаковым или разнотравно-злаковым лугам, зарослям типа полынных, мелко- и крупносолянковым зарослям и т. п. Приуроченность различных *Orgeriinae* к тем или иным типам зарослей отражена в классификации стационального распределения. *Orgeriinae* преимущественно связаны с зарослями низкорослых, многолетних и большей частью одревесневающих растений; на однолетних растениях факультативно встречаются немногие виды — на солонцах-солончаках *Tigrahauda ototettigoides*, на песках *Repetekia*, *Orgamarella*, *Kumlika*.

Наиболее важное значение для носаток растительность имеет как источник пищи. Для *Dictyopharidae*, как и вообще для большинства *Fulgoroidea*, типична полифагия. Подсемейство *Orgeriinae* в этом отношении не представляет исключения.

Как показывают многочисленные наблюдения, пищевыми растениями *Orgeriinae* являются большей частью преобладающие растения заселяемых местообитаний, хотя и замечаются часто предпочитаемые растения в полидоминантных зарослях. Ряд представителей *Ranissini*, по-видимому, предпочитает злаки; эти виды перечислены в стациональных группах, заселяющих станции с преобладанием злаков; другой распространенный тип пищевой специализации выражается в предпочтении сложноцветных, особенно полыней; третий выражается в предпочтении солянок и, наконец, четвертый тип, свойственный обитателям песчаных пустынь, выражается в отсутствии четкой систематической предпочтительности.

Питание *Orgeriinae* установлено на растениях семейств *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Tamaricaceae* (*Reaumuria*), *Ephedraceae*, *Zygophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Convolvulaceae*, *Liliaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae* и, очевидно, многих других.

Жизненный цикл. Все имеющиеся косвенные данные указывают на то, что *Orgeriinae*, так же как и *Dictyopharinae*, имеют одно поколение в год с зимовкой на стадии яйца. Личинки встречаются весной и в первой половине лета. Взрослые в большинстве случаев встречаются все лето, к осени постепенно убывая в числе. Так, например, *Scirtophaca junatovi* в Северном Туране, становясь взрослой в середине июня, затем встречается до середины сентября. Сходную долговечность в северных и южных пустынях имеют виды родов *Tigrahauda*, *Orgamarella*, *Kumlika*, *Ototettix*, в степях — *Mesorgerius*, в горах — многие виды рода *Nymphorgerius* и т. д. Судя по отрывочным данным, в Средиземноморье также преобладают летние и долгоживущие виды.

Очень небольшое число видов может быть отнесено к настоящим весенним эфемерам — в высокотравных полусаваннах среднегорьях и низкогорьях Средней Азии это виды рода *Elysiaca*, близкие 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 *Orgeriinae* приходится на более благоприятное в большинстве регионов время (кроме пустынь Центральной Азии, где *Orgeriinae* малочисленны), а существование взрослых приходится на самую жаркую и сухую часть года. *Orgeriinae* одна из самых ксерофильных и выносливых групп, не избегающая самых суровых условий в пустынях и активно проводящая все лето и весь световой день открыто на растениях.

Жизненная форма и образ жизни. Основная и исходная жизненная форма носаток резко преобладает в подсемействе *Dictyopharinae*. Для этой исходной формы характерны средние размеры, вытянутое, слабодорсовентрально уплощенное тело, нормально развитые, используемые для полета крылья, прыгательные задние ноги и сильный прыжок, вегетативная фитополифагия, откладывание яиц на землю, активный, сходный с имаго образ жизни личинок, моновольтинность при зимовке на стадии яйца. Это малоспециализированная жизненная форма, приспособленная к существованию преимущественно на низкой растительности открытых пространств, ей присуща термофильность и светолюбивость и поэтому тенденция к умеренной ксерофильности.

Все представители весьма цельного подсемейства *Orgeriinae* 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 имаго, отличаясь несколько меньшей подвижностью и более укрытым приземным образом жизни, особенно на ранних стадиях. Очень компактные, с плотными покровами, длинным хоботком и ногами, очень подвижные, с хорошо развитым зрением, они представляют собой весьма специализированную и развитую жизненную форму, приспособленную к условиям низкой и разреженной ксерофильной растительности. Практически в Палеарктике они встречаются в пустынях, средиземноморских и степных равнинных и горных ксерофильных станциях. От близких по жизненной форме облигатно нелетающих прыгунов из цикадовых *Orgeriinae* отличаются универсальностью своего прыжка и общей более высокой подвижностью, более короткой формой тела при задранном переднем конце.

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

что длинные ноги и поза *Orgeriinae* служат им для приподнимания тела над поверхностью раскаленного песка. Ошанин, возражая Боллу, совершенно справедливо указывает, что не все *Orgeriinae* живут в песках и что никогда не задерживаются на голом раскаленном субстрате, проводя большую часть времени на растениях. В свою очередь Ошанин высказывается в пользу криптического значения позы в сочетании с окраской. Он считает, что *Orgeriinae* напоминают семянки сложноцветных, снабженные на одном конце пучком волосков, которые легко прицепляются к разным предметам, причем ножки *Orgeriinae* 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 криптического сходства. Мне *Orgeriinae* не кажутся похожими на семянки сложноцветных. Наиболее правдоподобное объяснение адаптивного смысла обычной позы оргериин заключается в том, что эта поза является приспособлением как для сосания с помощью длинного хоботка, так и для совершения прицельных прыжков без предварительной подготовки в любой момент, включая и момент сосания. Длинный хоботок открывает возможность проникновения в глубокие, более сочные и защищенные корой части растений, что особенно важно в аридном климате. Приподнятая передняя часть тела расширяет сектор, в который может быть совершен прыжок.

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

Покровительственная окраска большей частью сочетается у *Orgeriinae* с разделяющей. Наиболее часто через нижнюю часть лба, щеки и бочки переднеспинки под глазами проходит светлая или белая полоса, оттененная сверху и снизу затемнением. У некоторых *Ranissini* маскировка глаз и головы осуществляется вертикальными полосами.

Весьма возможно, что особой адаптацией некоторых *Orgeriinae*, которая дополняет их покровительственную окраску, является миметическое сходство с пауками-скакунами, многочисленными в местах обитания оргериин. В аналогичной форме такое сходство свойственно и некоторым *Issidae* — *Caliscelis* 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 блестящие выпуклости, имитирующие глаза пауков. Эти выпуклости образуются на бочках переднеспинки (маммоиды), а также реже на верхней части

постклипеуса, которая нерезко отшнуровывается снизу, вздувается и становится очень черной и блестящей, так же как и выпуклости на переднебочках. Эти приспособления, по-видимому, ориентированы на самих пауков, которые принимают оргериин за таких же, как они, защищенных хищников. Возможно, ложным предостерегающим сходством с глазами пауков обладают и выпуклые блестящие края тергитов у *Ranissus scytha*.

Морфологически выраженных адаптаций к аридному климату у *Orgeriinae* мало. К их числу могут быть отнесены уплотнение покровов, увеличение компактности тела, развитие у некоторых оргериин имагинальных сенсорных ямок (*Almanini* и *Orgeriini*). Если справедливо мнение, что сенсорные ямки выполняют роль органа чувства влажности, то последние трибы надо признать и по этому признаку более совершенно приспособленными к аридному климату.

У *Dictyopharinae* половой диморфизм выражен очень слабо, главным образом в небольших различиях размеров самцов и самок. У многих *Orgeriinae* 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 резких случаях, как у отдельных видов *Elysiaca* s. str., *Nymphorgerius* s. str., *Parorgerioides*, *Phyllorgerius* и некоторых других, самки бурые однотонные, а самцы контрастно окрашены сверху в черные и белесые тона или в черные и оранжево-желтые. У *Phyllorgerius jacobsoni* самец сплошь черный с белой перевязью через лицо и грудь, у *Elysiaca oshanini* 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 элитр — оранжево-желтый, сзади (брюшко) — черный с продольным оранжевым пятном.

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

4. Географическое распространение

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

Распределение *Orgelii* 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>edirneus</i> Dlab.	●	—	—	—
<i>montandoni</i> Horv.	—	●	—	—
<i>scytha</i> Osh.	●	—	●	—
<i>Parorgertius</i> Mel.				
<i>platypus</i> Fieb.	●	—	—	—
<i>Nasirana</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>alakuilis</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>consersus</i> Put.	—	—	—	—	●	—
<i>Iphicara</i> Em.						
<i>risleri</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>alboinictus</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>bergevini</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>genei</i> Duf.	—	—	●	●	—	—
<i>rugosa</i> Em.	—	—	●	—	●	—
<i>parvula</i> Horv.	—	—	●	—	—	—
<i>adelpha</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>fuliginisus</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>alboniger</i> Em.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>gemmatas</i> Horv.	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haumavarga</i> Osh. <i>fedtschenkoi</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>tshujensis</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>Kumluka</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-Бетийская, 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 — Убинская, VII/5f — Харауская, VII/6c — Прихентейская, VII/6d — Халхасская, VII/6e — Баргинская, VII/6f — Северногобийская, VIII/4 — Сумерийская, VIII/7a — Ангорская, VIII/10 — Хорасанская, VIII/11 — Афганская, VIII/12a — Севернотуркестанская, VIII/12b — Южнотуркестанская, VIII/13 — Куроараксинская, VIII/14a — Ку-мистанская, VIII/14b — Ферганская, VIII/14c — Таджикская, VIII/15a — При-каспийская, VIII/15b — Приаральская, VIII/15c — Прибалхашская, VIII/15d — Зайсанская, VIII/16a — Предильская, VIII/16b — Запильская, VIII/17a — Джунгарская, VIII/17b — Центральногобийская, VIII/17c — Алашаньская, VIII/18a — Центральнотяньшаньская. Индексы без римских цифр относятся к Неврктике и соответствуют обозначениям на рис. 162.

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

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

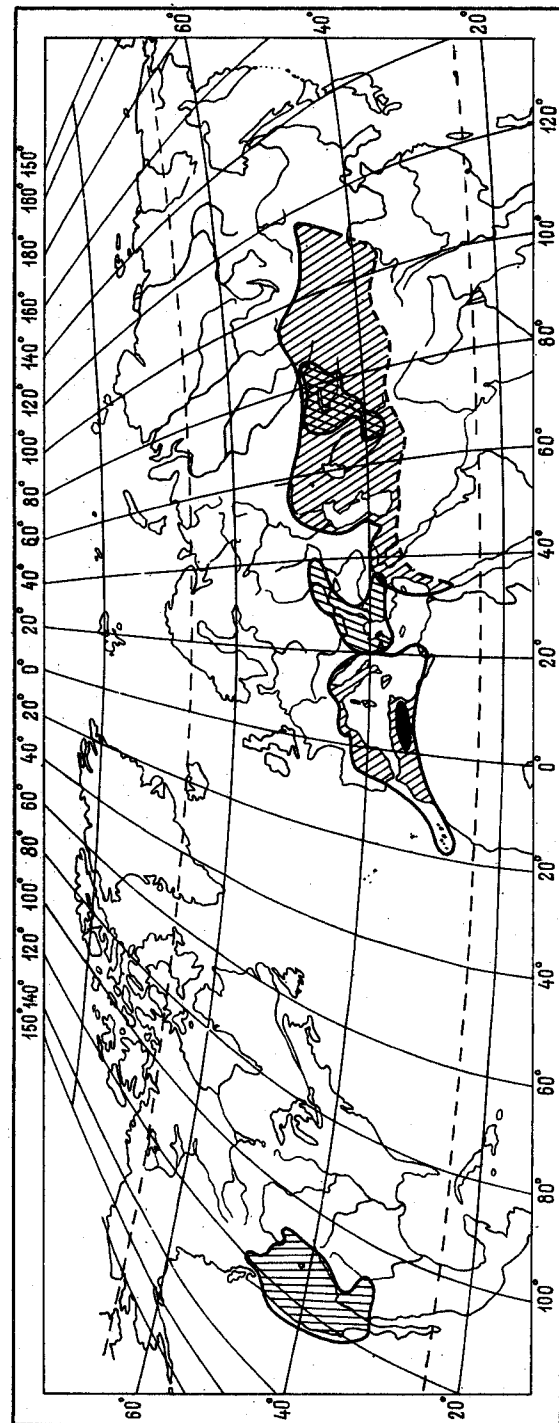


Рис. 156. Ареал подсемейства *Orgertiinae* по трибам (1 — *Ranissini*,

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

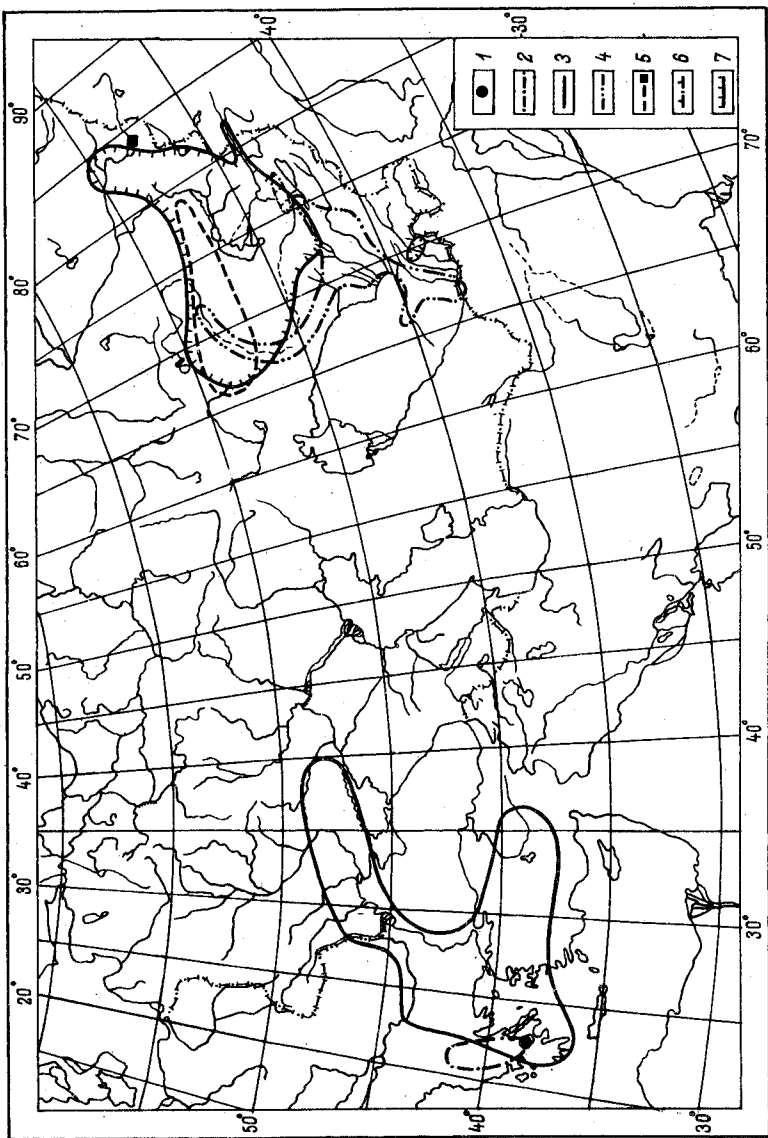


Рис. 157. Ареалы родов трибы Ranissini (1 — *Nasirana*, 2 — *Parorgeriatus*, 3 — *Ranissus*, 4 — *Elysiaca*, 5 — *Snodolum*, 6 — *Phylitergius*, 7 — *Sphenocratus*).

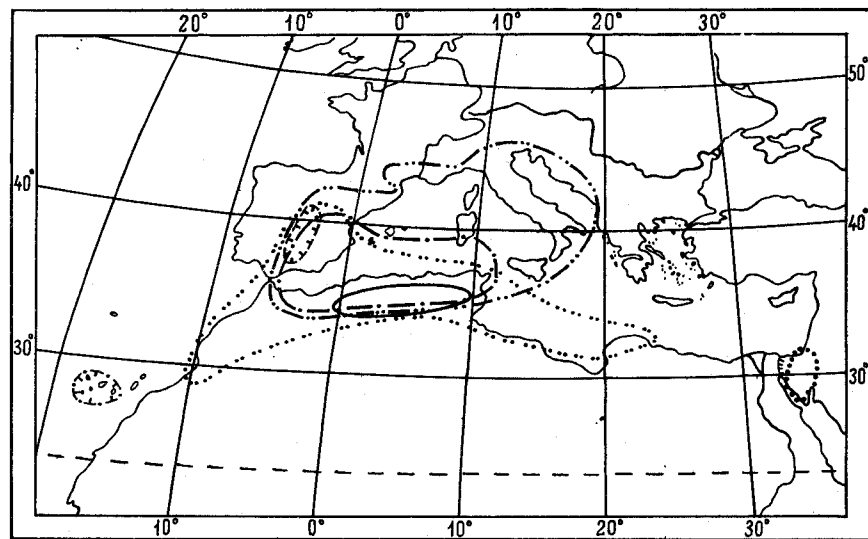


Рис. 158. Ареалы родов триб Colobocini (1 — *Colobocus*) и Almanini из группы Almanae (2 — *Tilimontia*, 3 — *Almana*, 4 — *Bursinia*, 5 — *Iphicara*, 6 — *Parorgerioides*, 7 — *Tachorga*).

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

У Dictyophaginae 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 fedtschenkoii* или у *Scirtophaca junatovi*, все же зонально и провин-

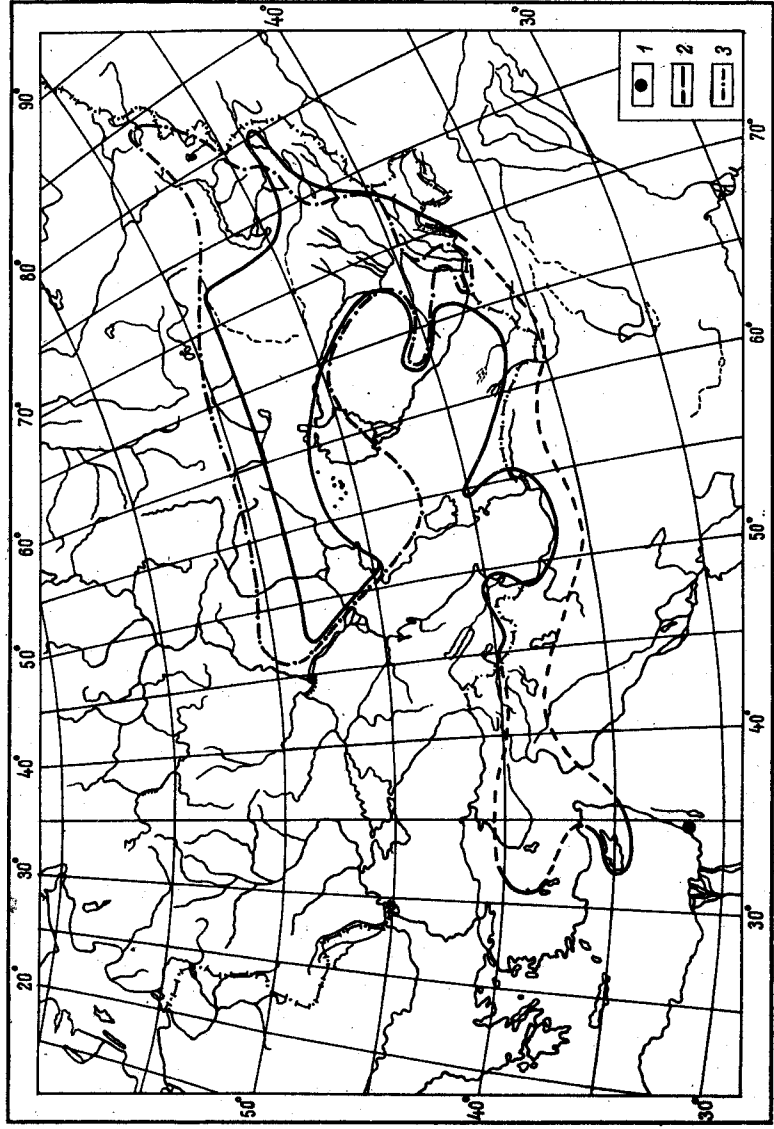


Рис. 159. Ареалы родов грибов *Almanini* из группы *Nymphergerii* (1 — *Corra*, 2 — *Nymphergerius*, 3 — *Haumacarga*).

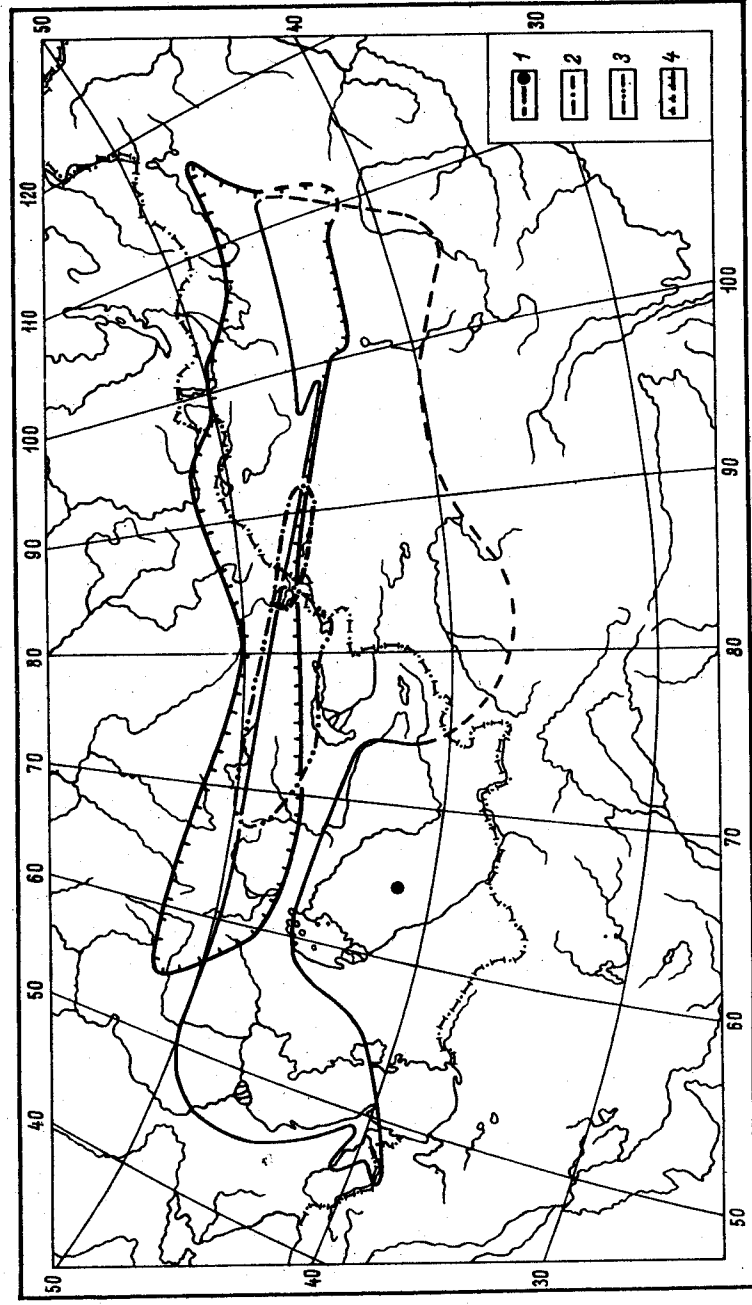


Рис. 160. Ареалы родов грибов *Almanini* из группы *Scirtophacae* (1 — *Scirtophaca*, 2 — *Corpidius*, 3 — *Stephanorgerius*, 4 — *Mesorgerius*).

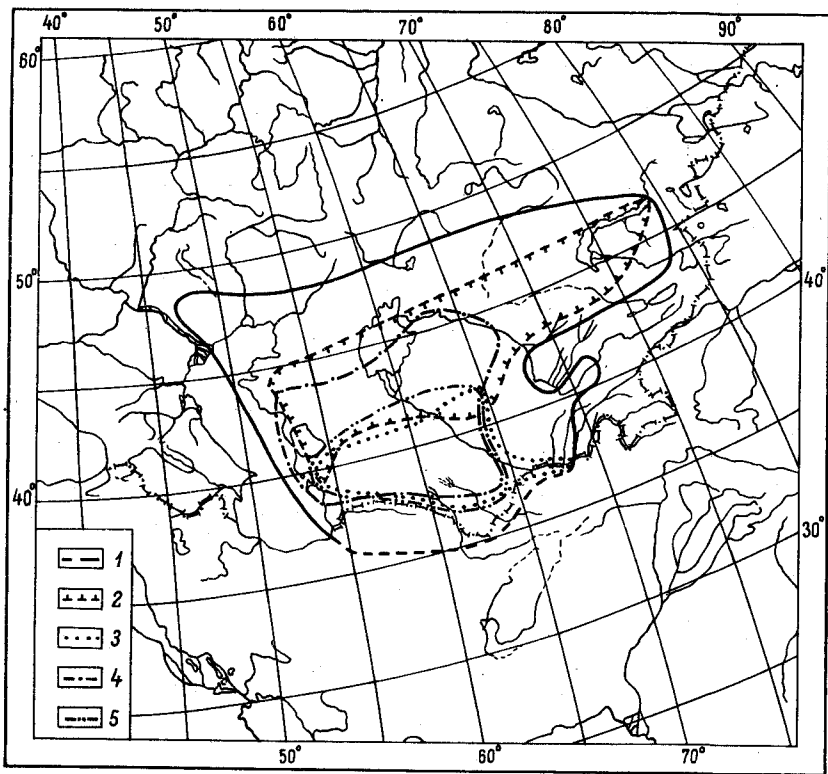


Рис. 161. Ареалы родов трибы Almanini из групп Tigrahaudae (1), Orgamarellae (2), Ototettiges (3—5) (1 — Tigrahauda, 2 — Orgamarella, 3 — Kumlika, 4 — Ototettix, 5 — Repetektia).

циально весьма ограничены, хотя и растянуты на значительные территории.

Описанная картина объясняется весьма тесной и узкой связью всех Orgeriinae 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 Orgeriinae 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 Orgeriini. 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 эндемичный 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 Orgeriini. 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 Orgeriinae 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

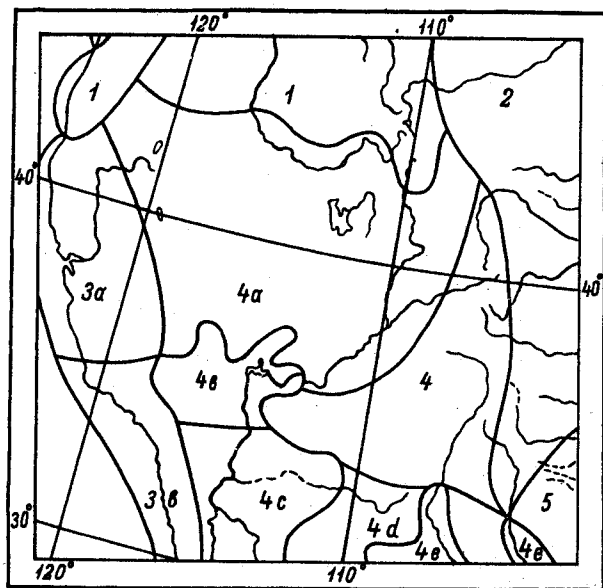


Рис. 162. Рабочая схема районирования юго-западной части Неарктики в пределах ареала *Orgeriinae*.

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 провинции), 5 — Техасская саванновая.

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, не 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-

ный при сравнении с морфологией ближайших семейств (Емельянов, 1979), позволяет подкрепить выводы Майра и Меткафа новыми данными.

Если накопленный и суммированный Майром и Меткафом материал достаточен для обоснования вполне удовлетворительной системы Fulgoroidea, то этого материала совершенно недостаточно для построения филогении, как это следует уже из спорности некоторых частных сближений Меткафа. Меткаф считал, что создает филогению, хотя в действительности дал только многоступенчатую классификацию, которая, как вообще любая таксономическая система, не дает всех показателей и доказательств родства, необходимых для выявления подлинной филогении.

В системе надсемейства Fulgoroidea носатки ближе всего стоят к фонарицам (Fulgoridae). Рассмотрение признаков, позволяющих более или менее надежно отделять Fulgoridae от Dictyopharidae и показать их общее происхождение как сестринских групп, дано в другой работе автора (Емельянов, 1979).

Фонарицы по преобладающей жизненной форме безусловно древесная группа; напротив, носатки — группа травяная или, точнее, кустарниково-травяная, т. е. приспособленная к существованию среди низкой растительности.

Древесных фонариц характеризуют крупные размеры и обитание во влажных лесах. С их размерами и активным дневным образом жизни связана и их окраска, представляющая комбинацию покровительственной и предупреждающей. С размерами же связано обильное жилкование. Наконец, древесный образ жизни определяет способ яйцекладки и соответствующую ему морфологию яйцеклада — наиболее надежный признак отличия этого семейства от носаток. Способ яйцекладки, очевидно, и был ключевой адаптацией, приведшей к формированию семейства с его местообитаниями и жизненной формой. Фонарицы откладывают яйца на кору деревьев, приклеивая их рядами и покрывая воском. Благодаря этому личинки сразу оказываются на месте питания высоко на дереве. При этом загребающе-месящий яйцеклад приобретает некоторые новые функции или преобразует старые, утрачивая одну из важнейших его первичных функций — загребание.

У носаток яйца просто роняются на землю, сама яйцекладка происходит на земле, так как яйца предварительно инкрустируются тут же нагретой землей. Яйцеклад носаток несет все типичные и исходные функции загребающе-месящего яйцеклада, которые показывают связь с напочвенной средой и соответственно с низкой и травянистой растительностью. С условиями жизни в густой растительности у земли связаны и более мелкие размеры носаток и их преимущественно криптическая окраска. Носатки по основной жизненной форме характерны как раз для открытых ландшафтов, а в лесных ландшафтах связаны в первую очередь с травянистой и кустарниковой растительностью пойм, опушек

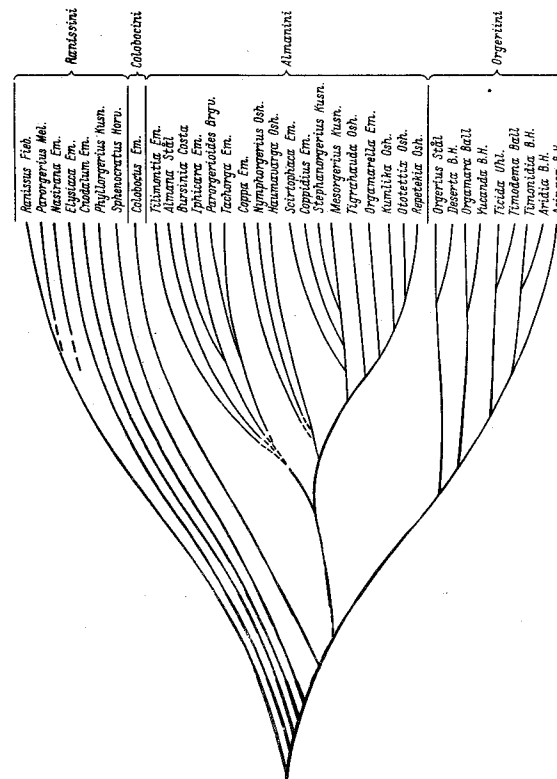


Рис. 163. Филогенетическое дерево подсемейства Orgeriinae.

и т. п. Связь с открытыми пространствами у носаток гармонически сочетается с некоторой ксерофильностью. Отличный от других носаток тип яйцекладения вторично развит у неотропической трибы Cladodipterini, которая обладает третичным колюще-пилящим яйцекладом, сформировавшимся на основе загребающе-месящего яйцеклада.

2. Расхождение подсемейств Dictyopharinae и Orgeriinae

Начальное разделение носаток на Orgeriinae и Dictyopharinae было связано главным образом с ксерофилизацией и брахиптеризацией ветви Orgeriinae, однако ветвь Dictyopharinae также имеет ряд вторичных продвинутых черт, отличающих ее от Orgeriinae. Вопрос о том, возникли ли Orgeriinae из недр Dictyopharinae, т. е. после начала дивергенции подсемейства, или только от общего предка, пока остается открытым. Некоторые черты сходства Orge-

giinae с Orthopagini делают все же первое предположение более вероятным.

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

Подсемейство Orgeriinae от Dictyopharinae отличают признаки, связанные с утратой полета, — короткокрылость, отсутствие тегул, а также признаки отсутствия восковых желез у личинок и второй пары сенсилл на аролии. Таким образом, синапоморфии Orgeriinae носят негативный характер, а положительные признаки отличия от Dictyopharinae (сенсиллы аролия) плезиоморфны. Однако естественность, монофилетичность подсемейства Orgeriinae кроме вышеприведенных простых и недостаточно надежных признаков аргументируется еще стройной и доказательной филогенией (рис. 163), обоснование которой будет дано несколько ниже.

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

3. Примитивные представители подсемейства Orgeriinae

Подсемейство Orgeriinae (рис. 163) четко разделяется на 4 трибы: Ranissini, Colobocini, Almanini и Orgeriini, из которых наиболее примитивной является триба Ranissini, давшая через реликтовую трибу Colobocini трибы Almanini и Orgeriini (Емельянов, 1969а, 1969б). Наиболее примитивных представителей Ranissini отделяет от нормальных крылатых предков сравнительно большой морфологический разрыв, связанный помимо укорочения элитр с почти полной рудиментаризацией задних крыльев и с исчезновением тегул, которые у других аналогично короткокрылых группировок почти всегда сохраняются. Укорочение крыльев у Fulgoidae идет обычно через крыловой димор-

физм, но никаких следов диморфизма Ranissini (и все Orgeriinae) не сохраняют. Отсутствие тегул скорее говорит в пользу мономорфического пути укорочения элитр.

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

В рамках Orgeriinae самый обширный список плезиоморфий, присущих Ranissini или их наименее продвинутой части, или Ranissini и менее продвинутой части из других триб, твердо показывает место Ranissini у корня филогенетического древа подсемейства. К числу плезиоморфий, свойственных только более примитивной части Ranissini, относятся: простой пальцеобразный придаток нижних долей третьих створок яйцеклада, несклеротизованные внешние доли первых створок яйцеклада, 4 щетинки на коготках лапок. К числу плезиоморфий, свойственных всем Ranissini, относятся: рекапитуляция расположения сенсорных ямок около исчезнувших восковых желез (сохранение свободным места, где были восковые железы), простой средний киль брюшка, свободная фиксация элитр в щитковом желобке, несогласованность края базальных пластинок первых створок яйцеклада с соседним краем нижних долей третьих створок, отсутствие выраженных экстралатеральных полей на тергитах брюшка. Ряд плезиоморфий отличает две низшие трибы (Ranissini и Colobocini) от высших: плоский лоб и отсутствие сенсорных ямок у имаго. К числу признаков сходства Dictyopharinae с Ranissini и частью менее продвинутых представителей других триб относятся: пятивозрастный личиночный этап онтогенеза, косопродольное расположение зубцов на вершинах внутренних долей первых створок яйцеклада, более поперечные прямые очертания тергитов брюшка, большой аролий и относительно короткие коготки, длинные и узкие плателлы на лапках ходильных ног, слабое развитие заглазничных вздутий, гладкие пузыри теки и другие.

4. Филогения трибы Ranissini

Ranissini по строению внешних долей первых створок яйцеклада могут быть разделены на три группы. В первой группе, куда относится род *Ranissus*, эти доли мясистые с мясистыми киями без склеротизаций. Это наиболее сходное с Dictyopharinae

* Под синавтоморфией 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 синапоморфии.

строение первых створок среди Orgeriinae. Во вторую и третью группы попадают роды, у которых межкилевые 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 киля, 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 уплощился 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 голених 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*.

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

6. Происхождение триб *Almanini* и *Orgeriini*

Высшие трибы *Almanini* и *Orgeriini* наряду с перечисленными выше признаками сходства с *Colobocini* имеют ряд вторичных признаков, отчасти общих для обеих, т. е. синапоморфий, отчасти специфических для каждой в отдельности. Общие признаки — это в первую очередь выпуклая в поперечном сечении форма лба и наличие сенсорных ямок на тергальных образованиях у имаго. Трибы *Orgeriini* и *Almanini* являются сестринскими группами, пошедшими по несколько разным путям морфологической специализации. *Orgeriini* исходно сильнее отклонились от *Colobocini*, но претерпели в дальнейшем менее существенную эволюцию. *Almanini* исходно были непосредственным продолжением *Colobocini*, но в дальнейшем прошли значительную многоэтапную эволюцию.

Триба *Orgeriini* приобрела ряд апоморфий в строении яйцекалада: он уменьшился, придаток нижних долей его третьих створок видоизменился и также уменьшился; кроме того, эта триба утратила саркохеты, заменившиеся простыми притупленными щетинками.

Явных синапоморфий у всех представителей трибы *Almanini* 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 *Orgeriini* и *Almanini* 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 долях щитка. В то же время от всех *Orgeriini* наиболее примитивную группу *Almanini* (*Almanae*) отличает автоморфный признак наличия превагинальной пластинки. Признаки расположения сенсорных ямок на переднеспинке и щитке у примитивных *Orgeriini* и *Almanini* повторяют расположение их у личинок *Ranissini*, в то время как у более продвинутых *Almanini* расположение ямок уклоняется от схемы *Ranissini*. Это обстоятельство также говорит в пользу правильности определения низших *Almanini* и *Orgeriini*.

7. Филогения трибы *Almanini*

Триба *Almanini* подразделяется на ряд более или менее четких групп: *Almanae* (*Iphicara*, *Bursinia*, *Almana*, *Tilimontia*, *Parorgerioides*, *Tachorga*), *Nymphorgerii* (*Coppa*, *Nymphorgerius*, *Haumaburga*), *Scirtophacae* (*Scirtophaca*, *Coppidius*, *Stephanorgerius*, *Mesorgerius*), *Tigrahaudae* (*Tigrahauda*), *Orgamarellae* (*Orgamarella*), *Ototettigae* (*Kumlaka*, *Ototettix*, *Repetektia*).

Самой примитивной в трибе является группа *Almanae*, сохраняющая наибольшее число плезиоморфий и обладающая рядом автоморфий, которые являются плезиоморфиями по отношению к признакам более продвинутых представителей трибы. К числу плезиоморфий относятся: косопродольное расположение зубцов на внутренних долях первых створок яйцекалада, слабое разделение 3-й и 4-й нервюры на внешних долях тех же створок, конфигурация переднеспинки, сходная с таковой у рода *Colobocus*. Ряд слабо продвинутых признаков связывает *Almanae* с предполагаемыми предшественниками и ближайшими продолжателями (от *Colobocus* до *Nymphorgerii*): 3 щетинки на коготках, листовидно выступающий киль на передних тазиках, полные боковые кили диска переднеспинки. К числу своеобразных признаков *Almanae* относятся: склеротизованная превагинальная пластинка, мясистый пальцеобразный отросток третьих створок яйцекалада, рядок сенсорных ямок на боковых долях 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 восстановить историю их расхождения. К тому же ряд признаков отдельных родов пока не удается однозначно оценить. Для всей группы, кроме рода *Iphicara*, характерна редукция боковых килей лба 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 *Orgeriini*, *Iphicara* и *Coppa*, подкрепляющая представление о наибольшей примитивности рода *Iphicara* среди *Almanae*. С другой стороны, *Iphicara* проявляет черты несомненной близости к *Bursinia*: оба рода имеют очень сходную и явно вторичную форму головного отростка.

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

Поскольку боковых килей лба против глаз и выше нет у *Parorgerioides* и *Tachorga*, так же как у *Bursinia*, но не у *Iphicara*, то

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 *Almanae* 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 отличает 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 *Almanae*. Наибольшая примитивность рода *Coppa* в пределах *Nymphorgerii* определяется сохранением у него такого же, как у *Almanae*, 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 тазиков, 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 киля у родоначальника рода *Nymphorgerius* связано с надежностью доказательств 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 нервюры на внешних долях первых створок яйцевода, 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 синавтоморфий, 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 *Almanae* 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 зубцов на нижних пузырьках теки. В то же время группа *Scirtophacae* в отличие от последующих сохраняет плезиоморфные пропорции коготков и аролия, перестраивающиеся далее на пути от *Scirtophacae* к *Tigrahaudaae*.

В группе *Scirtophacae* и в ближайших родах предшествующего и последующего этапов эволюции трибы весьма сильное выражение находит 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 киля темени является синапоморфией родов *Coppidius* и *Mesorgerius*, которая образовалась независимо от аналогичного признака у *Haumavarga*, т. е. отсутствие среднего киля 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* (*Tigrahaudaae*, *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 зубцы пузырей теки. Последний признак характеризует только один подрод *Mesorgerius* s. str. По-видимому, гладкие зубцы пузырей теки высших *Almanini* формировались в два этапа из маленьких покровных зубчиков, восходящих

к щетинкам. Такие маленькие зубчики встречаются на пузырьках теки у различных представителей *Orgeriinae*. На первом этапе происходило оттягивание стенки пузыря вокруг зубчика в его вторичное слабо склеротизованное основание, укрепленное продольными складками-ребрами. 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. Примитивный 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 *Coppahuldaensis*. 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 суженный 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 аутапоморфию, 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 яйцекалада (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 пластинке нижних долей третьих створок. Яйцекалад *Orgamarella* несет аутапоморфные черты некоторой редукции, которая, возможно, связана с ослаблением или выпадением функции загребания почвы.

Последняя группировка — *Ototettiges* — наиболее резко отделяется от других *Almanini* и поэтому, возможно, заслуживает обозначения в отдельную подтрибу (Емельянов, 1969а). Группа характеризуется следующими аутапоморфиями: гипертрофия апикальной мозоли у личинок I возраста с последующим ее преобразованием в вытяженный киль, перестройка первых створок яйцекалада (вытягивание внешних долей, перевертывание 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 *Kumluka*. Род *Kumluka* 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 яйцекалада.

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 привнесения данных о строении яйцекалада 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

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

Примитивная группа трибы *Orgeriini* (группа *Orgerii*) представлена родами *Orgerius* и *Deserta*. При этом наиболее близким к прототипу родом выступает *Orgerius*, несущий минимальное число морфологических специализаций. Эта примитивная группа трибы *Orgeriini* наиболее сходна с примитивными представителями сестринской группы *Almanini* — *Parorgerioides*, *Iphicara* и другими. Группа *Orgerii* обладает маленькой округлой апикальной мозолью, листоватым килем передних тазиков, наличием всего двух ямок над килем на бочках переднеспинки. Эти признаки, видоизмененные у всех других *Orgeriini*, свойственны также примитивной группе *Almanini*. Род *Deserta* отличается от *Orgerius* 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 притупление кия передних тазиков, появление третьей ямки над килем на бочках переднеспинки, дальнейшее усиление поперечных килей на тергитах брюшка, лежащих впереди сенсорных ямок, — внешние концы этих килей пересекают сублатеральный киль и заходят на латеральное поле. В этой паре более примитивным представляется род *Orgamara* с простой вытянуто-пирамидальной головой. Более продвинутый род *Yucanda* выделяется расширением апикальной мозоли в обширную пятиугольную площадку на вершине призматического головного отростка, исчезновением боковых килей диска переднеспинки, редукцией сублатеральных килей брюшка.

Переход к подтрибе *Ticidina* связан с сужением и почернением средних долей лба, исчезновением боковых килей диска переднеспинки, исчезновением заглазничных вздутий, укорочением головы с перегибом верхней части лба на теменную поверхность.

Для двух наиболее примитивных родов подтрибы *Ticidina* (группа *Ticidae*) типичны линейная в виде продольного кия апикальная мозоль, наличие маммоидов, исчезновение предъямковых 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 *Acinaca* — 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 *Aridiae*) характеризуются нечетким вдавлением апикальной ячейки в отличие от рода *Acinaca*, который, сверх того, обладает рядом других морфологических специализаций, а именно резко обозначенным перегибом

темени, заострением (реверсионным) килей передних тазиков, сглаживанием килей щитка и переднеспинки. Род *Acinaca* наиболее специализированный и продвинутый в трибе *Orgeriini*.

В целом в эволюции трибы *Orgeriini* наблюдается прогрессивное накопление и усиление оригинальных признаков, не повторяющихся или слабо проявляющихся в других трибах, в том числе и в близкой трибе *Almanini*. Эти дифференциальные признаки: поперечные кили перед ямками на тергальных частях груди и на тергитах брюшка, увеличение апикальной мозоли до окаймленной киями площадки, дополнительное укорочение элитр и их расхождение по шву сзади, уменьшение общих размеров, исчезновение заглазничных вздутий и другие.

Помимо конкретных доказательств филогенетического развития, приведенных выше, общее направление эволюции подсемейства подтверждается также рядом постепенно прогрессивных изменявшихся 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 табитуса группы: прогрессивное укорочение брюшка, продвижение средних частей его тергитов углом вперед, отодвигание назад основания задних ног, т. е. сдвигание назад места приложения к корпусу прыжковых усилий, увеличение прыжковой мускулатуры с продвижением вперед лопасти метэпистернальной аподемы.

IV. ЭКОЛОГО-ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ЭВОЛЮЦИИ ПОДСЕМЕЙСТВА ORGERIINAE

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, Сеницына (Страхов, 1948, 1960, 1963; Termier, Termier, 1952; Шварцбах, 1955; Шухерт, 1957; Сеницын, 1965, 1967) с учетом современных взглядов о движении материков (Smith et al., 1973; Дитц, Холден, 1974; Зоненшайн, Городницкий, 1976)

Изучение особенностей распространения и стациальной приуроченности примитивных *Orgeriinae* приводит к выводу о том, что они возникли в конце мела — начале палеогена в пределах очага наибольшей аридизации того времени, расположенного в Центральной Азии (рис. 164).

Ограничение распространения подсемейства пределами Голарктики, почти полное отсутствие его представителей в южных субтропиках указывает на его внетропическое происхождение. Сосредоточение всех наиболее примитивных представителей подсемейства во внутренних частях Палеарктики делает наиболее вероятным его автохтонное палеарктическое происхождение. Последовательная ксерофилизация подсемейства в ходе его исторического развития от гемиксерофилов, сохранившихся доньше на сухих лугах, до пустынных гиперксерофилов демонстрирует явную параллель с аридизацией древнего Средиземноморья в течение мела и кайнозоя. Связь *Orgelinae* только с внетропическими климатами, дифференцированными на термические сезоны, делает наиболее вероятным предположение об их возникновении не ранее палеогенового времени, когда, согласно Сеницыну, впервые намечилось чередование теплого и холодного сезонов, характерное для кайнозойских внетропических климатов; в мелу более прохладные климаты сохраняли сходство с тропическим благодаря отсутствию сезонных колебаний температур.

Центральноазиатское происхождение *Orgelinae* 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 центральноазиатском очаге имеет черты сходства с ритмикой, предпочитаемой ныне наиболее примитивными *Orgelinae* в местах их переживания.

В течение позднего мела центральноазиатский очаг наибольшей аридизации, по представлениям Сеницына, отличался развитием тропических саванн и редколесий при увлажнении порядка 500—800 мм осадков в год и при равномерном по термике в различной 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 сменной холодной и теплой сезонов (температура января 5—10°, июля — 25—30°), иссушение усиливается, приближаясь к показателям полупустынь (200—300 мм осадков в год). В это время, по Сеницыну, 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) показывает их реликтовый характер с ограниченной вторичной радиацией, которая исходит от Балканского 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, причем 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 еще больше. При этом, несмотря на проникновение отдельных 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 ее отчужденность от средиземноморской ритмики увлажнения, скорее предпочтительность равномерного или преимущественно летнего увлажнения в сочетании с ее сохранением в более континентальном климате делают предположение о центральноазиатском центре ее возникновения наиболее вероятным.

Саванны как зональный тип растительности в Палеарктике 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 первичного очага аридизации и не входит в экологический диапазон *Ranissini*; впрочем, фауна указанных территорий еще 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 лавирования и выживания такой реликтовой группы, как *Ranissini*. Состав и особенности фаун *Ranissini* обоих рефугиумов говорят в пользу относительно большой, может быть, соизмеримой с возрастом самих гор древностью рефугиумов, т. е. неогеновой и не менее чем плиоценовой.

Первичное ядро трибы *Ranissini* составляют виды сухих лугов, отдельные выходы представителей трибы в более засушливые станции вплоть до северотуранских пустынь носят вторичный, таксономический 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-

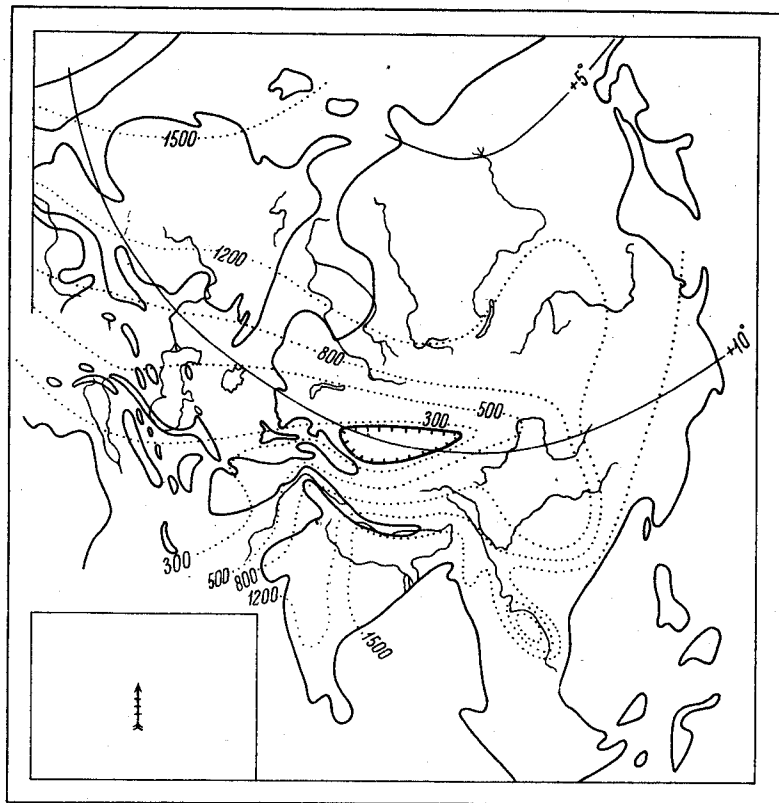


Рис. 164. Ареал Orgeriinae в палеоцене.

Объяснения и условные обозначения к рис. 164—171. Гипотетическая история ареала подсемейства Orgeriinae по трибам и группам родов. Палеогеография по: Сяницын, 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 — Scirtophacae, 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-

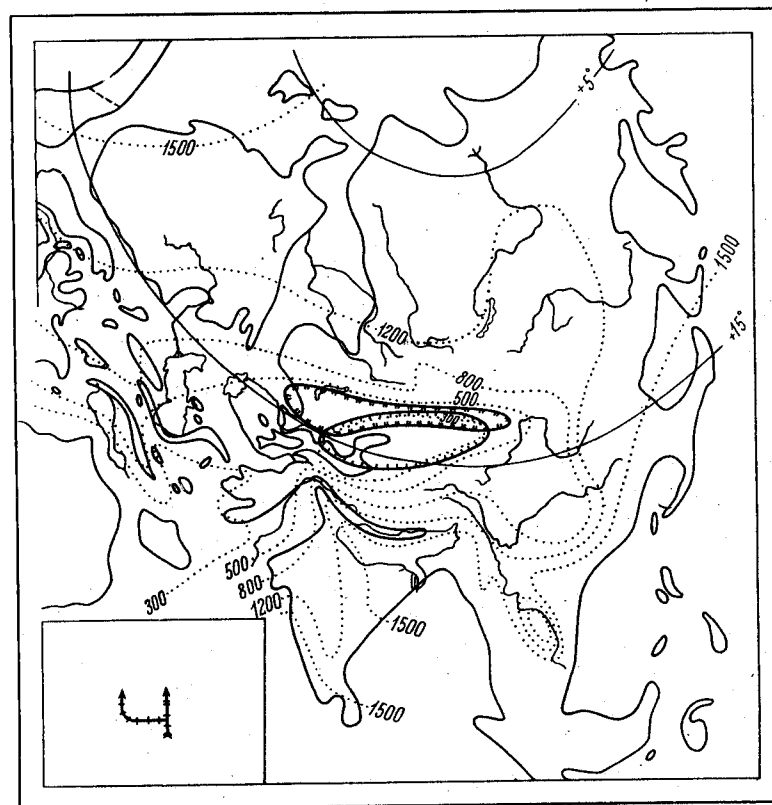


Рис. 165. Ареал Orgeriinae в раннем эоцене.
Условные обозначения см. на рис. 164.

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 калифорнийскими аналогами.

Формирование субаридных протосредиземноморских условий и соответствующей им биоты происходило в течение палеоцена и эоцена в связи с общим усилением аридизации и ее распространением от центральноазиатского очага на север и запад в пределы климата с летним минимумом осадков. Поскольку луговые местообитания свойственны как более примитивным представителям рода *Sphenocratus*, так и примитивным представителям рода *Orgerius*, а возможно, и *Colobocus conspersus* (см. с. 37), то наиболее вероятно, что *Colobocini* сформировались в результате перехода с саванновых лугов на луга протосредиземноморских редколесий. Этот переход мог быть связан с некоторой ксерофилизацией предка *Colobocini*.

На этапе *Colobocini*—*Orgeriini* произошло разделение предков *Almanini* и *Orgeriini*. Поскольку наиболее примитивные *Almanini*, сохранившиеся до наших дней, — *Almanae* — залегают сухие средиземноморские полукустарниковые и кустарниковые станции (гариги, томилляры), а ветвь *Sphenocratus*—*Orgerius*, от которой отделились *Almanini*, характерна для сухих разнотравно-злаковых и разнотравных лугов средиземноморского типа, то естественно предположить, что формирование трибы *Almanini* было обусловлено переходом с трав на полукустарники и кустарники в рамках средиземноморских условий. Этот переход отражает новый этап ксерофилизации группы. Начавшие формироваться в палеогене на территории Казахстана, юга Руссоскандии и юга Сибири протосредиземноморские условия преемственно проэволюционировали до более контрастных современных средиземноморских, постепенно смещаясь на запад и юг вместе с отступающим Тетисом. Более мягкий средиземноморский климат, сохранивший больше сходства с палеогеновым, ныне сдвинут далеко к Атлантике, и именно там концентрируются все примитивные *Almanini*.

Если формирование трибы *Almanini* было связано с прогрессивным освоением новых условий на месте, т. е. в древнем Средиземноморье (рис. 166—167), то формирование трибы *Orgeriini*, отделившейся от ствола *Colobocini*—*Almanini* еще на стадии, близкой первым, было связано с проникновением в Северную Америку без существенного изменения предпочитаемых местообитаний. Монофилетичность трибы *Orgeriini* показывает, что в Северную Америку попал скорее всего единственный вид, давший позднее всю иррадиацию трибы.

Сопоставление данных по кайнозойской палеогеографии с предполагаемой экологией мигрировавшего предка *Orgeriini*, приводимое ниже, показывает, что эта трансконтинентальная миграция могла произойти только через Атлантику и только в эоцене, вероятнее всего среднем. Заключение о времени появления *Orgeriini* 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 *Orgeriinae*, известны у ряда других групп насекомых (тараканы семейства *Polyphagidae*, долгоносики трибы *Ophryastini*, осы семейства *Bedtschenkiidae*, слепни *Nanorhynchus* и др.) и у растений (*Eugotia*, *Peganum*, *Ephedra*). Такие общие группы в ныне непреодолимо разбеденных очагах Тетии и Соноры, подавляющая часть фаунистического и флористического состава которых говорит об их независимом формировании и развитии, свидетельствуют о каких-то обменах, осуществлявшихся позже формирования ядра биот этих аридных очагов, но в достаточно древнее время, так как ранг разрывов достаточно высок.

В меловую эпоху первичного расселения цветковых растений, когда еще узкий Атлантический океан, возможно, не препятствовал 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 обеспечить миграцию *Orgeriinae* и других тропикофобных аридных групп, упомянутых выше. Кроме того, такие группы в этот момент, возможно, еще и 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 аридизации.

Другой сухопутный контакт континентов в пределах Северного полушария — Берингийский мост — в еще меньшей мере позволяет объяснить обсуждаемый обмен аридного элемента, так как он вплоть до предледниковья находился в пределах сугубо гумидного климата. Более поздние сроки берингийской миграции (плейстоценовые) не могут быть согласованы с масштабами дивергентной эволюции, успевшей произойти в разобщенных очагах у *Orgeriinae* и у большинства других групп, приведенных в качестве аналогов. Плейстоценовый и предплейстоценовый берингийский аридный обмен к тому же носил холодный степной характер, не подходящий для средиземноморских более или менее теплолюбивых форм, какими были предки *Orgeriini*.

Существование Североатлантического моста приблизительно до середины или конца эоцена сейчас довольно убедительно доказано палеозоогеографами и геологами (Флеров и др., 1974; Удинцев, 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 аридизация внутренних частей континентов северного полушария достигла в течение эоцена определенного максимума. В эту эпоху пассатный пояс (пояс аридизации) в области Западной Европы смещался иногда на север на целых 20° против его современного положения; литогене-

тические показатели аридизации отмечаются вплоть до севера Франции. Именно в этот период на Североатлантическом мосте могли на краткое время формироваться условия, более или менее благоприятные для тетийско-сонорского обмена аридных элементов. В этот период территория моста могла приобретать 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 Гуджерата в Индии до Сомали в Африке. Притом далее на запад пустыни идут через Сахару до самого океана, сохраняя более или менее однотипный климат. Отгалкиваясь от реконструкции Синецина, можно предполагать, что в термическом отношении климат Североатлантического моста в момент прохореза *Orgeriinae* и аналогичных дизъюнктивных групп приближался к теплоумеренному или севернотропическому.

В достаточно равномерном климате эоцена, судя по данным палеоботаники, существовали природные условия, в которых умеренно аридные и гумидные элементы, взаимопроникая, сосуществовали на обширных территориях в виде так называемых жестколистных разреженных лесов — предшественников растительности современного Средиземноморья. Очевидно, в этих лесах экстразонально находили себе место и древние *Orgeriinae* из *Colobocini*, *Almanae* и *Orgerii*. Центральная и южная Европа в палеогене представляла собой архипелаг Тетиса, с севера ограниченный материком Руссоскандии. Наиболее вероятен путь продвижения *Orgeriinae* по югу Руссоскандии, с которой палеогеновая Азия время от времени соединялась перешейком в области Тургайского пролива. Такой перешеек возникал в палеоцене и несколько раз на короткое время в эоцене (Флеров и др., 1974), он и мог послужить мостом для проникновения аридного элемента из первичного азиатского очага в Европу и далее на Североатлантический мост (рис. 166). Могла осуществляться дополнительно и менее достоверная и надежная связь по среднеевропейским островам. Экстразональными станциями, по которым шла миграция, могли быть прибрежные солонцы-солончаки и пески. Одна особенность *Orgeriini*, унаследованная, очевидно, от родоначальника трибы, — отсутствие саркохет на ходильных лапках — говорит в пользу солончаков, так как подобное же исчезновение саркохет характерно для группы *Tigrahauda* из *Almanini*, которая наиболее приспособлена к жизни на солончаках.

Дальнейшая эволюция климата, связанная с начавшимся похолоданием, привела в олигоцене к усилению зональных контрастов, сужению и отодвиганию на юг переходной субаридной зоны, несмотря на продолжающуюся аридизацию центра континента. К олигоцену окончательно разрушился Североатлантический мост, а похолодание и увлажнение в Европе продвигается

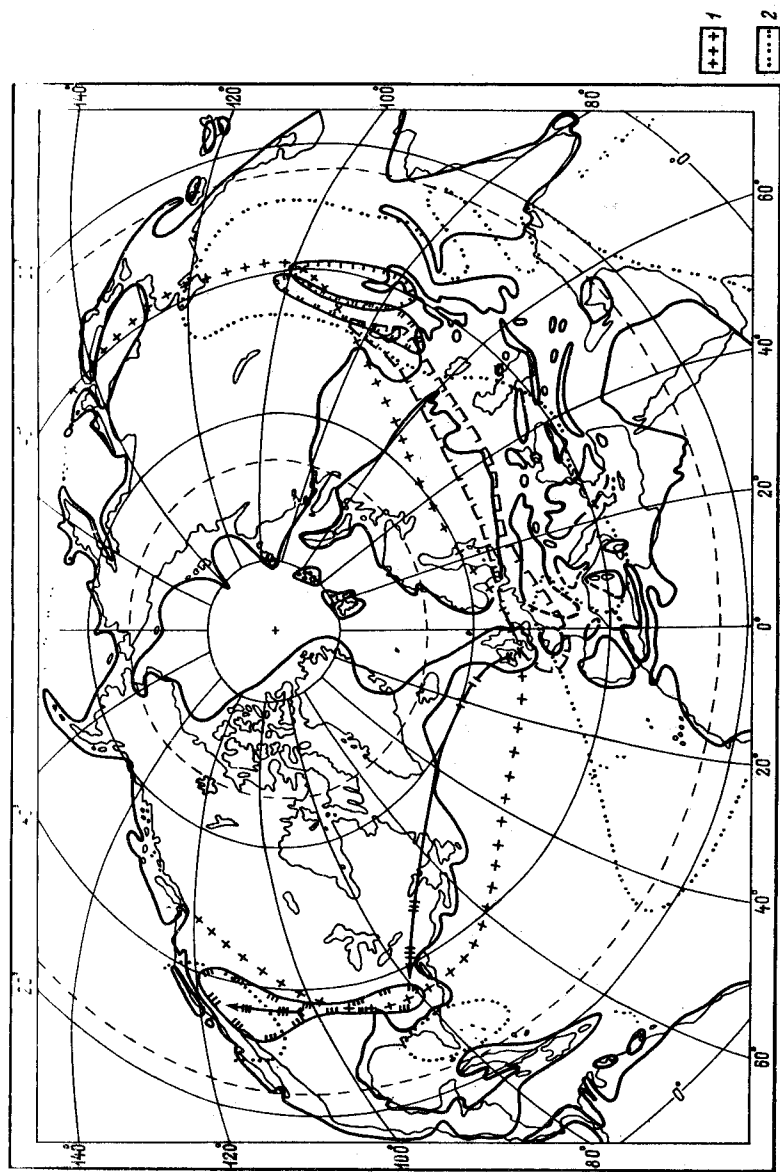


Рис. 166. Ареал *Orgeriinae* в среднем эоцене.

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

далеко на юг. Таким образом, в свете имеющихся палеогеографических данных эоцен (средний) мог быть единственным временем, когда можно допустить осуществление древнего обмена внетропических аридных биот Евразии и Северной Америки.

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

Эволюция трибы *Almanini*, начавшаяся в эоцене с освоения полукустарниковых стадий тимьянников протосредиземноморского типа, проходила дальше в течение неогена под знаком прогрессивной ксерофилизации с освоением все более засушливых полупустынных и пустынных условий по мере их формирования в Средней и Центральной Азии. Поскольку средиземноморские условия в неогене постепенно оттеснялись на запад древнего Средиземноморья, а более засушливые, а затем и более холодные формировались на востоке и севере, то и наблюдается смещение 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 плиоцена и плейстоцене, когда иссушение и похолодание достигли там своего наивысшего выражения, а климатическая ритмика от растянутого весенне-летнего максимума проэволюционировала до летнего или позднелетнего при сухой и холодной весне (Емельянов, 1972).

Этап *Nymphorgerii* характеризуется освоением кустарниковых и полукустарниковых, в частности полынных, полупустынь. В отличие от западносредиземноморских *Almaeae* группа *Nymphorgerii* сконцентрирована в Иранотуране, хотя представлена и в Восточном Средиземноморье. Самый примитивный род группы — *Coppa* — локальный восточносредиземноморский (левантинский) эндемик. *Nymphorgerii* могли сформироваться в восточной, более аридной части ареала первичных *Almanini*, близких к *Almaeae*, в качестве ответа на появление квазисредиземноморских полупустынь (рис. 167—168). Ареал рода *Nymphorgerius* охватывает территории не только со средиземноморской ритмикой увлажнения, но и с более равномерной, вплоть до северотуранской. То же свойственно и роду *Haumavarga*. 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. ivanovi* в Северном Туране) показывает известную производность современных представителей рода. На равнину представители группы выходят только в Северном Туране, но выход этот носит вторичный (*N. iva-*

novi) или факультативный (*Haumavarga fedtschenkoi*) характер. Он не противоречит предположению, что группа сформировалась на равнинах в полупустынях с более равномерным увлажнением по сезонам, а затем была вытеснена в предгорья, когда на равнинах возобладала пустыня с типично средиземноморской ритмикой. Род *Nymphorgerius* первый среди *Almanini* 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 прохождения этапа *Nymphorgerii*—*Scirtophacae* как грань миоцена и плиоцена (рис. 169).

Возникновение группы *Scirtophacae* 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 мелкосольяночные станции (*Scirtophaca*) и выход в степи и полупустыни с холодной зимой (*Mesorgerius*). Группа *Scirtophacae* 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 современную Центральную Азию из *Almanini* (и только из *Almanini*) заходят лишь представители группы *Scirtophacae* — *Scirtophaca* 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, дальнейшего развития не получила, линия же *Scirtophaca* послужила основой для дальнейшей эволюции группы, происходившей уже целиком в рамках экстрааридных пустынных условий (рис. 170—172).

Группа *Tigrahauda* характерна своей преимущественной связью с солонцово-солончаковыми станциями, хотя и сохраняет широкий диапазон охвата различных пустынных стадий с плотными почвами. Преимущественная связь с солончаками и солонцами развилась у *Tigrahauda* уже после их отделения от общего ствола. Удлинение коготков при сокращении аролия, произошедшее у общего предка *Tigrahauda* и высших *Almanini*, связано 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-солончаковым условиям. Подобное же явление наблюдается у солонцово-солончаковых представителей семейства *Cixiidae*.

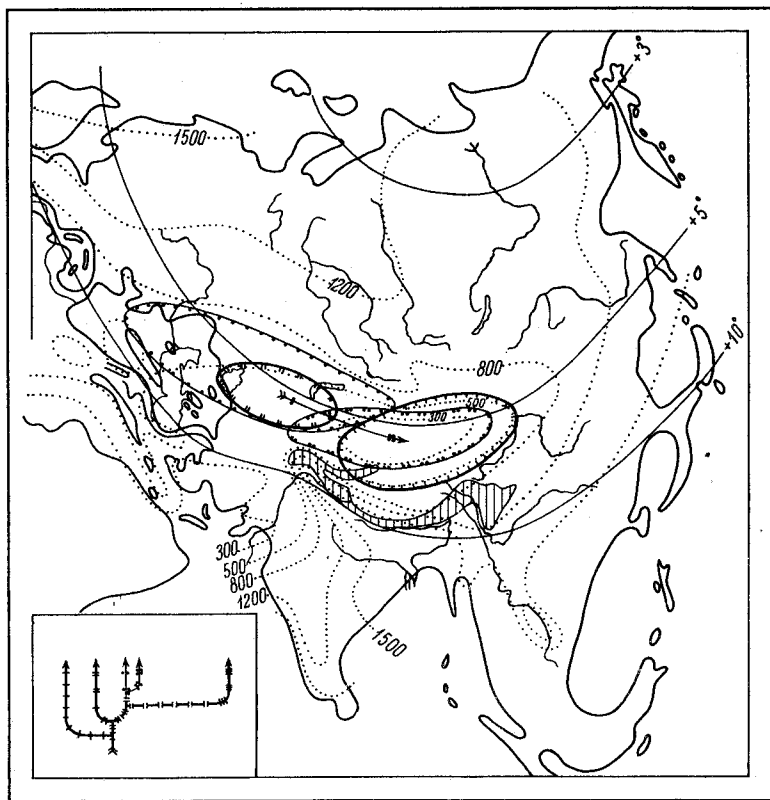


Рис. 167. Ареал *Orgeriinae* во второй половине олигоцена.
Условные обозначения см. на рис. 164.

Позднейшая эволюция трибы *Almanini* 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

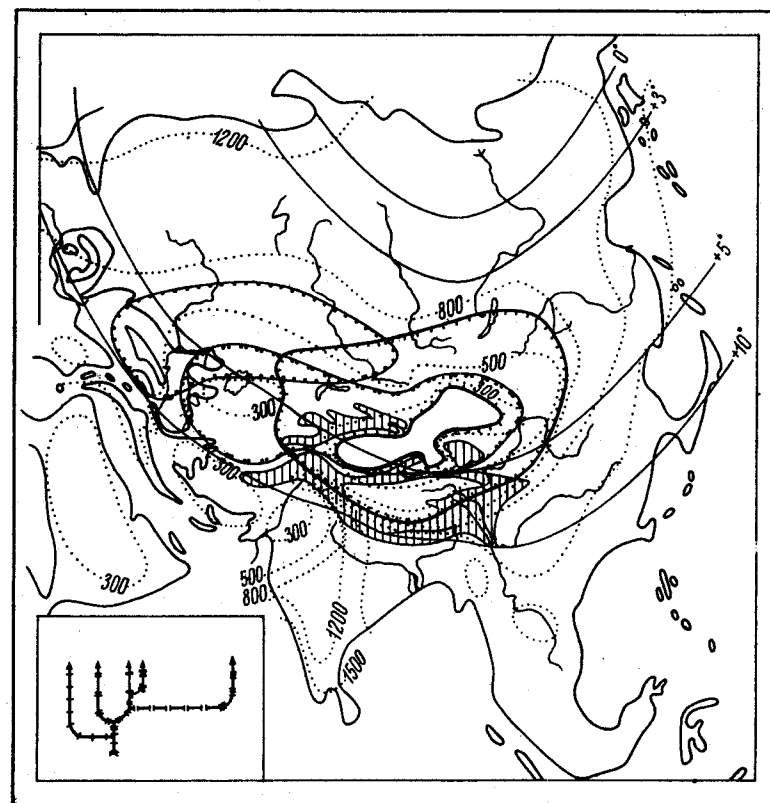


Рис. 168. Ареал *Orgeriinae* в раннем и среднем миоцене.
Условные обозначения см. на рис. 164.

распространения различных пустынных представителей (Емельянов, 1972), обозначились достаточно поздно, скорее всего в течение плиоцена; очевидно, с этим временем связано и формирование самых продвинутых *Almanini*, 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

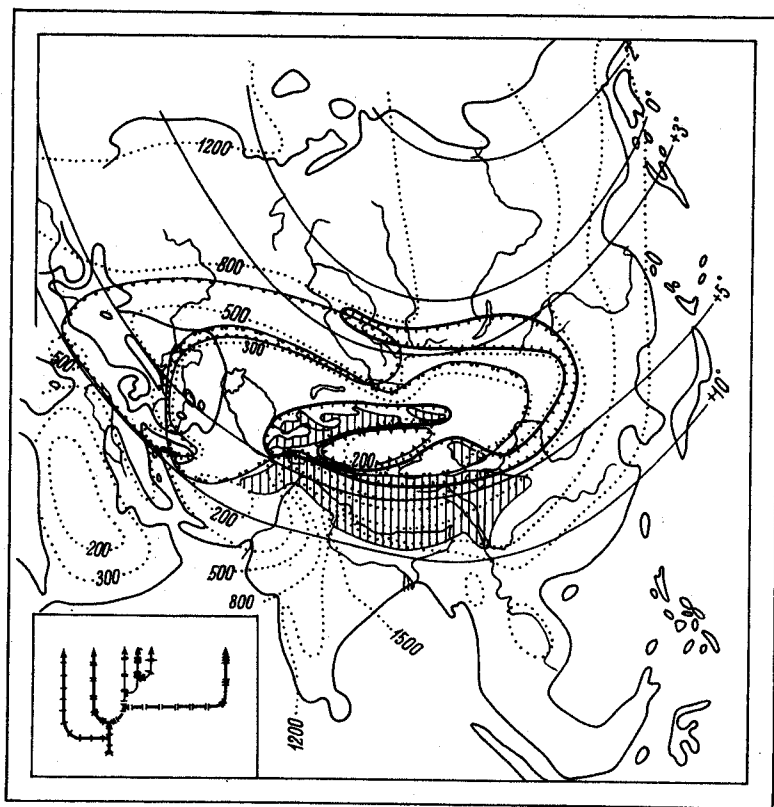


Рис. 169. Ареал Orgeriinae в позднем миоцене.

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

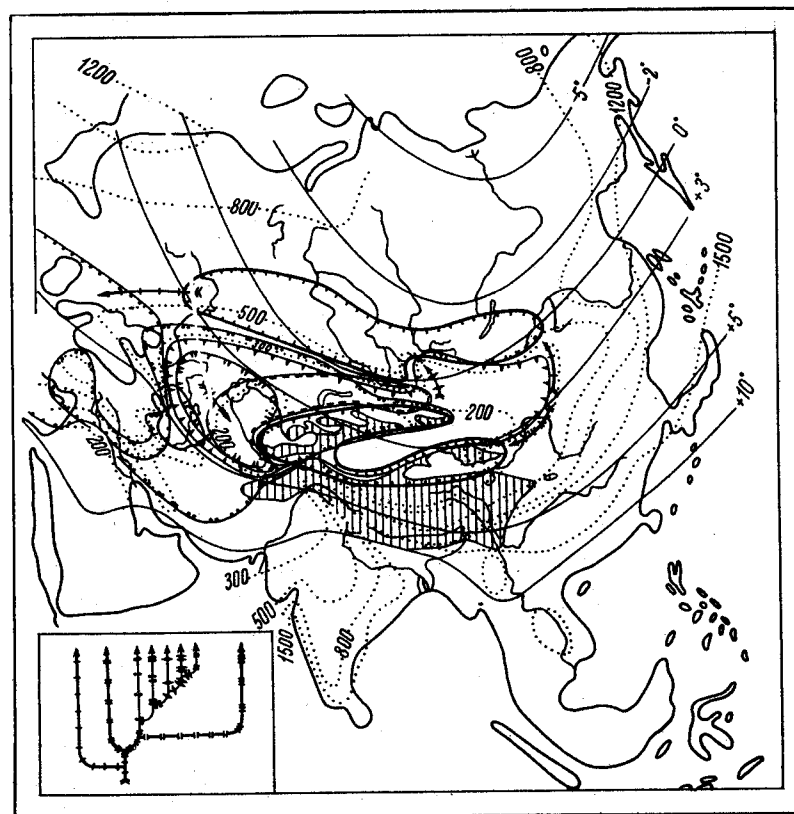


Рис. 170. Ареал Orgeriinae в раннем плиоцене.

Условные обозначения см. на рис. 164.

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

По-видимому, позднеогеновое 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,

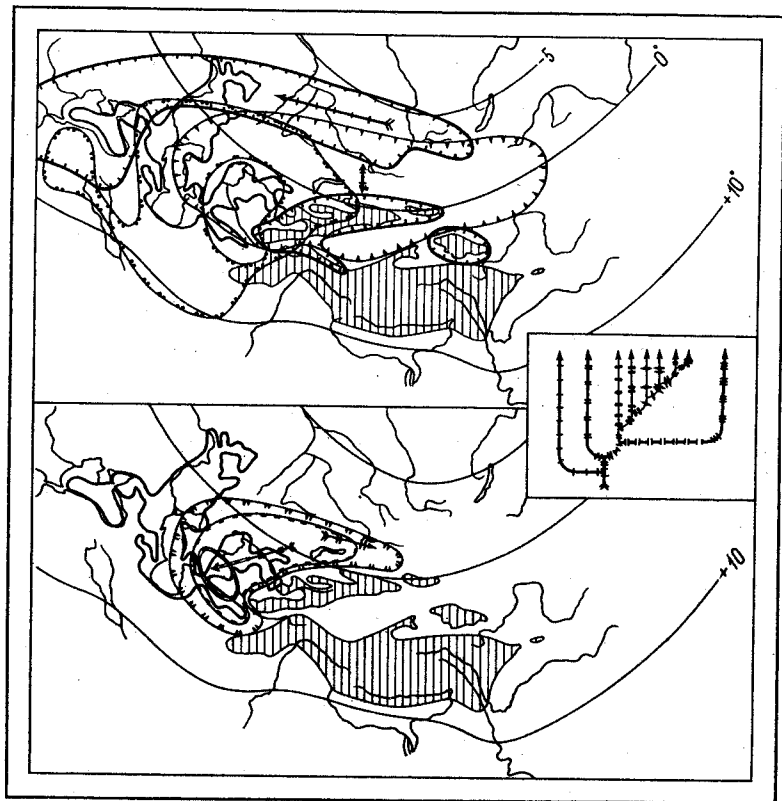


Рис. 171. Ареал Orgeriinae в позднем плиоцене.

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

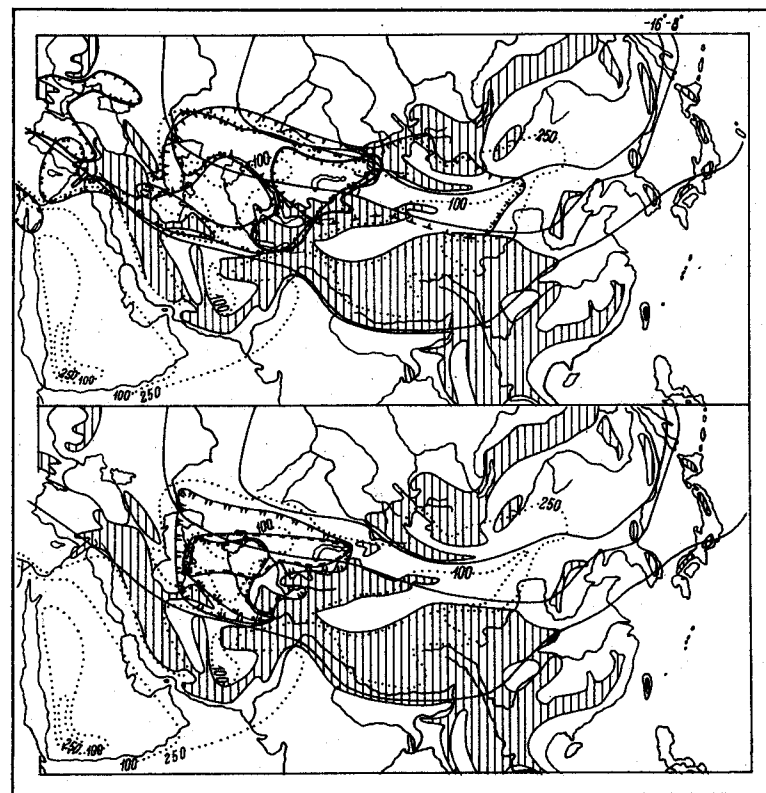


Рис. 172. Ареал Orgeriinae современный.

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

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 чаппараля, 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 чаппараля (*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

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 *Orggeriinae* подкрепляет правильность морфологически обоснованной общей схемы филогении, 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 модусы обратимости и параллелизма в этой сфере может быть принят более широкий круг явлений, связанных с приспособлением к сходным условиям.

V. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ЭВОЛЮЦИИ ORGGERIINAE

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

1. В эволюции группы резко преобладало одно магистральное направление, которое шло неуклонно в сторону ксерофилизации и микротермизации. Побочные направления большей частью не получали большого развития. Это, видимо, можно истолковать как изначально высокую специализированность жизненной формы *Orggeriinae*, которая открывает значительные возможности для эволюции только в строго определенных рамках. Параллельное заполнение аналогичных экологических ниш трибами *Almanini* и *Orggeriini*, которые оказались разобщенными в двух разных аридных очагах, прекрасно это иллюстрирует.

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

3. Ведущей причиной эволюции группы была эволюция внешних по отношению к ней природных условий. Очевидно, такой узко специализированной группе, как *Orggeriinae*, 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 *Orggeriinae* от примитивных до наивысших есть своеобразное отражение хода кайнозойской аридизации и похолодания в Палеарктике в их ландшафтно-географической преемственности. Первичный очаг аридизации расширялся в стороны от Центральной Азии и так же двигались первичноаридные группы, остановившиеся в своем развитии на данной ранней стадии. Усиление аридизации в центре очага вело к образованию там окна в распространении таких первичных слабоаридных групп. Однако эти более аридные территории 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 термики, ритмики увлажнения и пр., древние группы либо вымирали, либо переходили в реликтовое состояние, сохраняясь в разбросанных рефугиумах. Такова предполагаемая судьба *Ranissini* и *Colobocini*. Дополнительные ограничения накладывало похолодание. Комбинация термики и ритмики сыграла для реликтов вроде *Ranissini* роль ножниц: там, где сохранилась приемлемая термика (субтропическая), нет приемлемой ритмики увлажнения, и наоборот. Распространение *Ranissini* говорит, по-видимому, о том, что ритмика для них оказалась в определенных пределах более важным обстоятельством, чем термика. При расширении очага аридизации географический вектор эволюции направлен наружу, при усилении аридизации в центре — внутрь. У *Orggeriinae* первое направление отражает этап от *Ranissini* к *Almanini*, второе — эволюцию в пределах *Almanini*.

5. *Orggeriinae* — редкий пример группы, которая эволюционировала в сторону активного освоения экстрааридной обстановки и достигла такой крайности, как летнее дневное открытое существование в пустынях. Активизация образа жизни в прогрессивной эволюции *Orggeriinae* нашла в онтогенезе отражение в том, что личинка стала подвижнее и вообще имагинализировалась, в то же время имаго приобрело ряд прогрессивных черт, возникших сперва как личиночные адаптации. Произошло сокращение и упрощение личиночного развития.

6. На фоне общего морфофункционального совершенствования группы наблюдаются явления обратной и колебательной эволюции отдельных, большей частью полимерных и второстепенных признаков (число и расположение сенсорных 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*). — Энт. обзор., 1969, т. 48, в. 2, с. 324—339.
- Емельянов А. Ф. Цикадовые (*Homoptera, Auchenorrhyncha*). — В кн.: Биокомплексные 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. 1. Л., 1972, с. 11—49.
- Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов. — Энт. 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*). — Энт. обзор., 1930, т. 24, в. 1—2, с. 41—45.
- Кузнецов В. Материалы к познанию азиатских видов трибы *Orgeriaria* (*Homoptera*). — Энт. 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. Фулгориідні цикадові *Fulgoroidea*. — Фауна України, 1975, т. 20, в. 2, с. 287.
- Митяев И. Д. Новые и малоизвестные виды цикадовых (*Homoptera, Auchenorrhyncha*) из Восточного Казахстана. — Энт. 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., виногр., 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 (Rhynchotha 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 (Hemiptère, 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 *Sphenocratus (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.
- Dlabola 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.
- Dlabola J. Die Zikaden von Zentralasien, Dagestan und Transkaukasien (*Homopt. Auchenorrhyncha*). — Acta Ent. Mus. Nat. Pragae, 1961, v. 34, p. 241—358.
- Dlabola 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.
- Dlabola J. Ergebnisse der 1. 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 candelaria* (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. Ökol. 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 Cixinen (*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, 1962. 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 Gull 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. 80—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-стаиальное 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 Almaniini и Orgeriini	66
7. Филогения трибы Almaniini	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