

А. Ф. Емельянов

СТРОЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЭНДОПЛЕВРАЛЬНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ЗАДНЕГРУДИ У ЦИКАДОВЫХ (НОМОПТЕРА, AUCHENORRHYNCHA)

[A. F. EME LJANOV. MORPHOLOGY AND ORIGIN OF ENDOPLEURAL STRUCTURES OF THE METATHORAX IN AUCHENORRHYNCHA (HOMOPTERA)]

Внутренние плевральные структуры заднегруди у цикадовых имеют ряд существенных особенностей, которые в той или иной форме находят свое выражение во всех современных надсемействах (*Cicadelloidea*, *Cercopoidea*, *Cicadoidea*, *Fulgoroidea*) или в большинстве из них. При этом в каждом отдельном надсемействе строение метаплевральной области отличается не только своеобразием, но и большим постоянством, не вполне строгим лишь среди *Cicadelloidea*.

К числу своеобразных эндоплевральных образований заднегруди относятся эпистернальная аподема, комплексная, вторично надстроенная плевральная аподема и стернэпимеральный киль, переходящий с плеврита на посткоккальный мост. Внутреннее устройство заднебочков у *Cercopoidea* и *Fulgoroidea* весьма сложное, особенно у последних: у *Cicadelloidea* и *Cicadoidea* — более простое, являющееся скорее всего результатом вторичного упрощения.

Особенности метаплевральных структур цикадовых не выяснены и в литературе не описаны. Автор наиболее последовательного анализа морфологии всех цикадовых Крамер (Kramer, 1950) лишь в общих выражениях говорит о сложности метаплевральной аподемы у *Fulgoroidea*, но ничего не говорит о соответствующих структурах у *Cercopoidea* и остальных цикадовых. Авторы более ранних морфологических обзоров и работ по отдельным семействам (Hansen, 1890; Taylor, 1919; Doering, 1922; Myers, 1928) вообще ничего не говорят о метаплевральной аподеме. Только в более поздней работе Зандера (Sander, 1956) приведены некоторые сведения о развитии метаплевральной аподемы у *Fulgoroidea* на эмбриональной и личиночной стадиях, эти данные однако не раскрывают состав и гомологию частей аподемы.

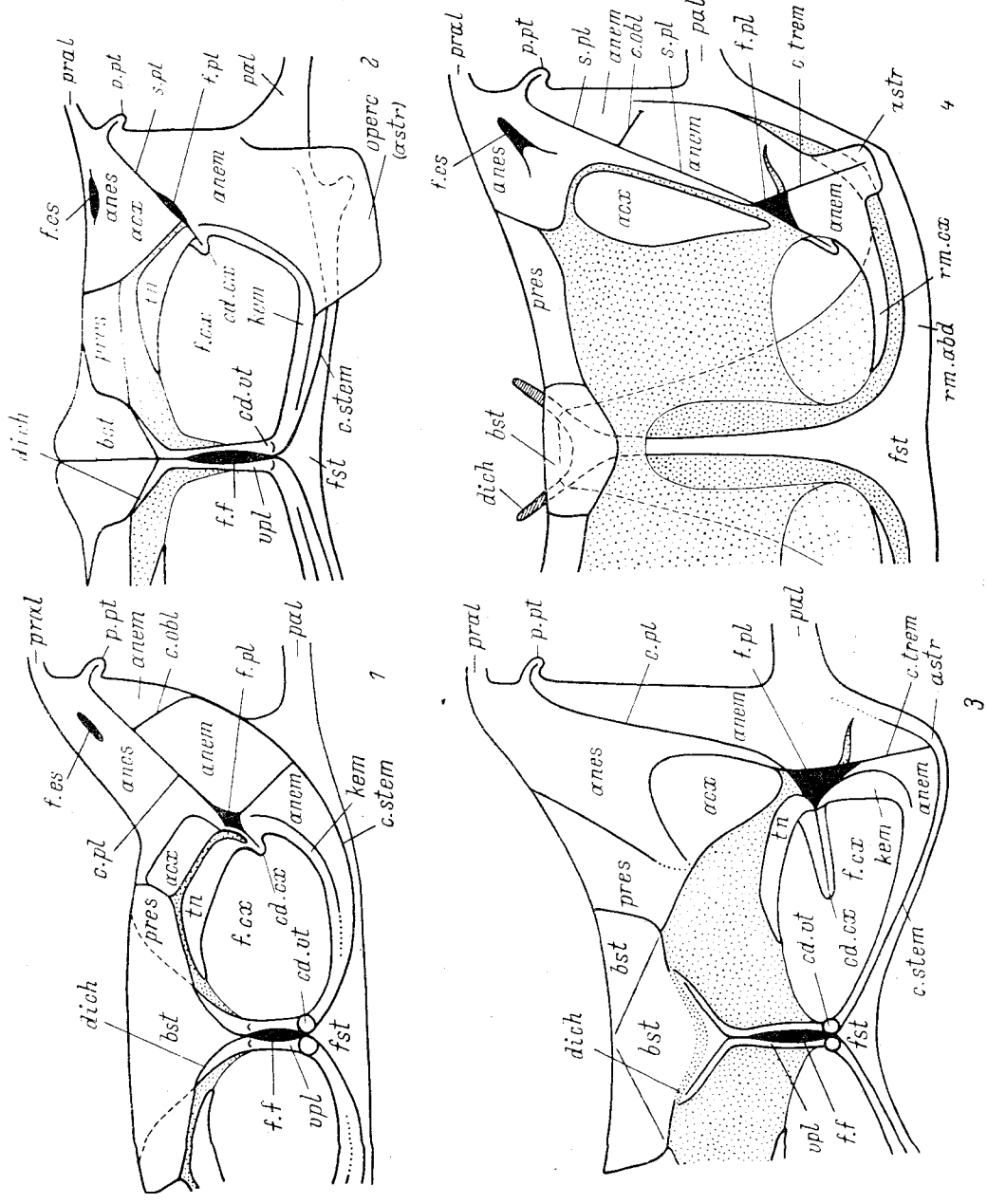
Метаплевры у всех цикадовых, кроме *Cercopoidea* и некоторых *Cicadelloidea*, несут особую эпистернальную аподему, расположенную в передне-верхней части эпистерна (рис. 1—4, 5—31). У *Cicadelloidea* и *Cicadoidea* она имеет вид плоского кармановидного впячивания, открывающегося наружу сомкнутой щелью. У *Fulgoroidea* аподема развита более сильно и укреплена киями. У *Cicadoidea* она служит для прикрепления мышц, идущих к трохантину и тазу, у *Fulgoroidea* — для прикрепления прыгательной мышцы, идущей к вертлугу. Какие мышцы поддерживает эпистернальная аподема у *Cicadelloidea*, неизвестно. По положению и форме эпистернальная аподема может быть сопоставлена с такой же аподемой у *Psocoptera* и с впячиванием пахучих желез у *Heteroptera*.

Стернэпимеральный киль хорошо развит у *Cicadelloidea* и *Cercopoidea* (рис. 1, 3, 5, 31). На стернуме киль у средней линии заканчивается мышечком вторичного стернококкального сустава, упирающимся в медиальный край основания тазика. Кили и мышечки передают с тазиков на корпус прыжковое усилие. У *Cicadelloidea* плевральный участок стернэпи-

Рис. 1—4. План строения (схема-развертка) вентроплевральной области заднегруди в надсемействах Цикадовых.

1 — *Cicadelloidea*, 2 — *Cicadoidea*, 3 — *Cercopoidea*, 4 — *Fulgoroidea*.

acc — антекоксале; anem — анаэмер; anes — анаэстер; astr — пятка эпимера (астралат) — особый выступ для сцепки груди с брюшком; bst — баэстер; cd. cx — коксальный мышечок заднегруди; cd. vt — вторичный вентральный мышечок заднегруди; c. obl — косой киль; c. stem — стериомеральный киль; dich — вильчатый шов, отходящий основанием от фуракальной ямки и своими ветвями ограничивающий базис стериомера; f. cx — ланковое отверстие; f. es — отверстие эпистеральной аорды; f. f. — фуракальная ямка (щель); f. pl — ямка плевральной аорды; fst — фуракальная мембрана — десктерированная часть стеральной поверхности; operc — крышка звукового аппарата у *Cicadoidea*, Гомолог пятки эпимера у *Fulgoroidea*; pal — постальярный мост; p. pl — плевральный крылово-столбик; pral — преальярный мост; pres — презэстерн; tm. cx — коксальная ветвь посткоксального моста у *Fulgoroidea*; tm. abd — абдоминальная ветвь посткоксального моста у *Fulgoroidea*; v. pl — плевральный шов; tn — трохантин; vpl — вентро-



мерального кия спереди от абдоминального края эпимера поворачивает поперек эпимера и упирается в плевральный киль. У *Cercopoidea* поперечный участок стернэпимерального кия (косой киль) не выражен, киль по заднему краю эпимера переходит в постфрагму заднегруди.

У *Fulgoroidea* в связи с прирастанием задних тазиков к груди от стернэпимерального кия остается лишь передний, поперечный участок, укрепляющий метаплевральную аподему — косой киль (рис. 4, 20—23, 27). У *Cicadoidea* стернэпимеральный киль не развит, но имеются его следы и хорошо развитые вторичные коксальные мышелки, по-видимому, свидетельствующие в пользу того, что предки певчих цикады прыгали.

Структуры комплексной плевральной аподемы наиболее полно выражены у *Cercopoidea* (рис. 6—11). Строение метаплевральной аподемы в дру-

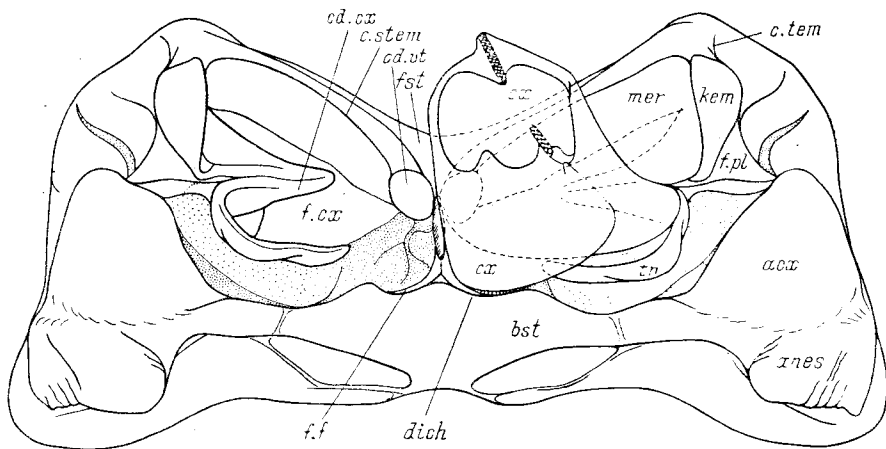


Рис. 5. Заднегрудь и правый тазик *Cercopoidea* (*Aphrophora* sp.). вид сзади и немного снизу.

Условные обозначения, как на рис. 1—4.

гих надсемействах цикадовых в значительной степени поддается истолкованию как результат дальнейшей эволюции структур, развитых у *Cercopoidea*. К тому же преобразование метаплевральной аподемы в онтогенезе *Cercopoidea* помогает понять историю формирования и строение этой аподемы у всех цикадовых.

У *Cercopoidea* мощный и высокий киль плевральной аподемы идет почти горизонтально вперед от коксального сочленения к крыловому столбику. Перед крыловым столбиком киль понижается за счет изгиба своего основания и, следовательно, внешней стенки. Самый передний — низкий — участок кия в области крылового столбика изогнут крутой дугой вверх и назад, столбик сильно отклонен назад. Эпистерн лежит ниже плеврального кия, эпимер — выше. Задний край аподемы по всей ширине обрывается линейным мышелком плеврококсального сочленения. Тело аподемы косо рассечено на катаплевральную и анаплевральную части полостью апофизы, вершина которой отклонена вперед, а широкое устье приближено к коксальному мышелку. Собственно тело апофизы не выражено, вершина ее полости находится под ровным гребнем плевральной аподемы. Стенки аподемы по бокам от полости апофизы не склеротизованы, анаплевральная и катаплевральная части аподемы жестко соединены друг с другом, помимо внешней стенки плеврита, только склеротизованным мостиком (*umb*), через вершину полости апофизы по эпимеральной стенке кия аподемы, вдоль его гребня.

Гребень плевральной аподемы проходит по эпистернальному краю апофизарного мостика. Гребень трансэпимерального кия вдоль полости апофизы позади нее переходит в эпимеральный край апофизарного мостика.

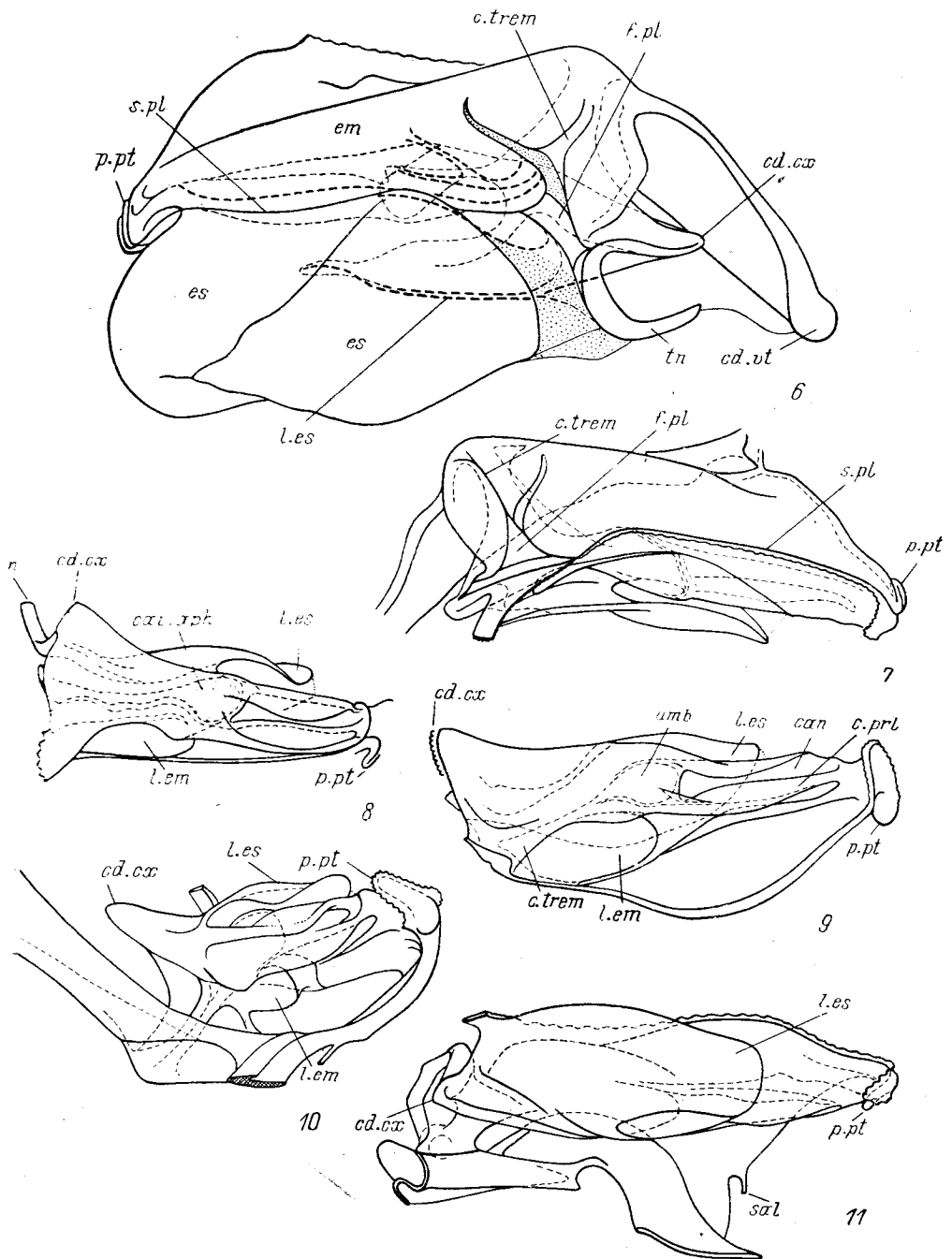


Рис. 6—11. Плевральная аподема заднегруди имаго *Cercopoidea* (*Aphrophora* sp.). 6 — заднегрудь сзади сбоку, прилегающие к стенке тела части аподемы (левой) показаны более жирной прерывистой линией; 7 — фрагмент плеврита и аподемы (правой), вид сзади сбоку, эпистерия удален; 8 — то же, вид медиально и сзади; 9 — то же, вид сверху; 10 — то же, вид сверху-сверху-изнутри (медиально); 11 — то же, вид снизу.

aph. pl — плевральная апофиза; *can* — желобок плевральной апофизы; *can. aph* — полость плевральной апофизы; *cd. cx* — коксальный мышцелок заднегруди; *cnv* — линия смыкания мешков плевральной аподемы; *c. prl* — параллельный киль; *cr. pl* — плевральный гребень; *c. trem* — транс-эпимеральный киль; *cx* — тазик; *em* — эпимер; *es* — эпистерия; *f. pl* — ямка плевральной апофизы; *lb. i* — внутренние лопасти мешков; *l. em* — эпимеральная лопасть; *l. es* — эпистеральная лопасть; *p. pt* — плевральный крыловой столбик; *sac. em* — эпимеральный мешок; *sac. es* — эпистеральный мешок; *s. pl* — плевральный шов; *tn* — трохантин; *umb* — выпячивание плевральной апофизы у вершины ее полости.

Впереди вершины полости апофизы, т. е. впереди апофизарного мостика, эпимеральный край мостика переходит в резкий киль, идущий параллельно гребню аподемы до основания крылового столбика; здесь гребень аподемы и описываемый параллельный киль нечетко сливаются друг с другом. Между гребнем аподемы и параллельным килем впереди вершины полости апофизы образуется отчетливый маргинальный желобок (*can.*). Вершина (передний край) апофизарного мостика, следуя изгибу вершины полости апофизы, подгибается вниз и образует заднюю торцевую стенку маргинального желобка.

Катаплевральная часть аподемы, подходя к полости апофизы, отдает вперед по бокам от киля аподемы по всей ширине своих стенок две лопасти — эпистернальную и эпимеральную. Эпимеральная лопасть короче и меньше, так как отодвинута от гребня аподемы апофизарным мостиком. Лопастидут параллельно анаплевральной части киля аподемы, их внешние края, обращенные к стенке тела и основанию плевральной аподемы, со стенкой и аподемой не соприкасаются. Все свободные края лопастей, т. е. внешние передние и внутренние, соединены непрерывной перепонкой с прилегающей стенкой самой аподемы, так что по бокам от киля аподемы впереди полости апофизы образуются два замкнутых пространства — эпистернальный и эпимеральный мешки.

Перепонка, соединяющая лопасти с телом аподемы, нигде не касается внутренней стенки самого плеврита, кроме небольших участков, прилегающих к основанию апофизы. Снаружи эти участки, лежащие по бокам от устья апофизы, заметны благодаря особой шагренированной фактуре своей поверхности. Линия присоединения перепончатых стенок мешков к телу аподемы идет от основания апофизы к основанию крылового столбика приблизительно параллельно стенке плеврита, отступая от него. Под крыловым столбиком перепончатая стенка эпистернального мешка подходит к гребню аподемы и вдоль него идет до соединения лопасти с задним концом апофизарного мостика. Перепончатая стенка эпимерального мешка под плевральным столбиком переходит на параллельный гребню киль и аналогично идет до соединения лопасти с задним краем апофизарного мостика со своей стороны.

Таким образом, для плевральной аподемы *Cercopoidea* характерны отсутствие плевральной апофизы при наличии ее полости в теле аподемы, наличие особых боковых лопастей, прикрывающих замкнутые полости — мешки, заключенные между лопастями и телом аподемы, десклеротизация боковых стенок аподемы, прилегающих к полости апофизы в области контакта с задними внутренними участками мешков.

Боковые мешки и лопасти плевральной аподемы не имеют никакой ясной механической функции. К лопастям не прикреплены никакие мышцы. Мешки контактируют с полостью апофизы через десклеротизованные стенки, ослабляющие аподему как ребро жесткости, важное при работе прыгательных плевро-трохантеральных мышц. Все это заставляет искать для своеобразных структур метаплевральной аподемы другие функции. Наиболее вероятно, что мешки вместе с расширенной полостью апофизы служат резонаторами, либо слуховыми, либо звукоусилительными.

Формирование метаплевральной аподемы у личинок *Cercopoidea* передчинькой на имаго показывает, что структуры первичной аподемы в значительной мере скрыты вторичными образованиями, присоединенными к ней.

Плевральная аподема у незрелых личинок последнего — пятого — возраста *Cercopoidea* (*Aphrophora*, *Lepyronia*) имеет исходное для всех насекомых строение (рис. 12, 13). Невысокий плевральный киль ближе к коксальному концу несет вытянутую апофизу, дуговидно изогнутую вершиной вперед. Плевральная апофиза у личинок не имеет открытой полости, снаружи место ее отхождения отмечено только углублением плевральной бороздки и отхождением бороздки трансэпимерального киля. Апофиза состоит из более склеротизованной базальной части и несклеротизо-

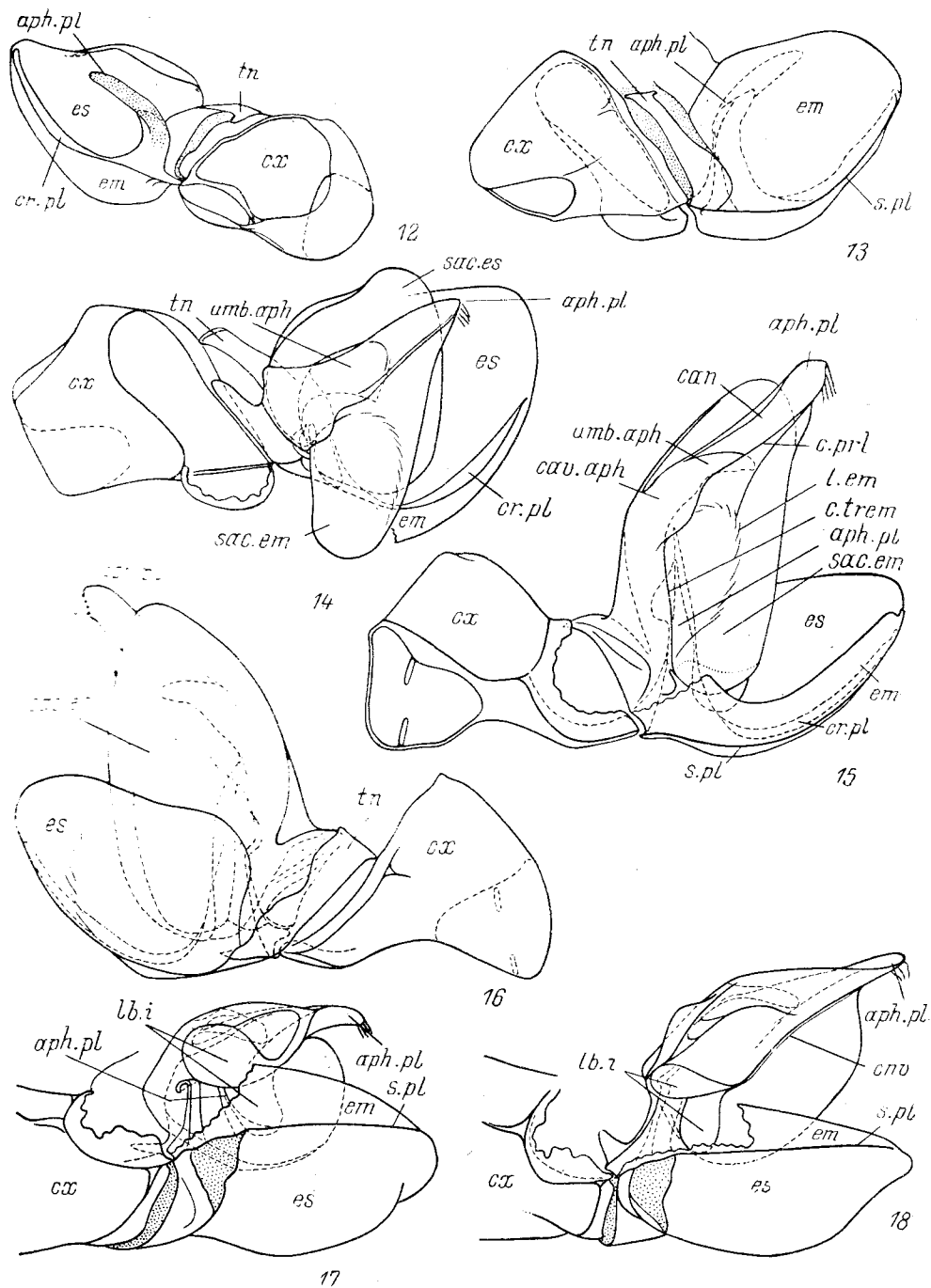


Рис. 12—18. Плевральная область заднегруди у личинок *Cercopoidea* V возраста. 12—13 — нормально развитая личинка *Larvonia coleoprata*: 12 — вид косо медиально, 13 — вид косо латерально; 14—18 — предлиничная личинка *Aphrophora* sp.: 14 — вид медиально и сверху, 15 — вид сверху, 16 — вид снизу, 17 — вид косо сбоку, 18 — вид сбоку-сверху (часть эпимера условно удалена).

Условные обозначения, как на рис. 6—11.

ванной терминальной. Базальная часть несет замкнутый зачаток апофизарной полости, раскрывающейся наружу у имаго, терминальная часть сплошная и у личинок, и у имаго.

У личинок V возраста, готовых к линьке на имаго, вокруг плевральной апофизы и катаплевральной части плеврального кия формируется мешковидное образование, сложенное вдвое (рис. 14—18). Это образование сзади и с боков обнимает апофизу и смыкается своими стенками впереди и латеральнее ее, скрывая целиком апофизу в своей щели. Задний участок образования позади основания апофизы сплюснут до смыкания стенок и облегает катаплевральный участок плеврального кия и трансэпимеральный киль, повторяя их очертания. Край мешковидного образования над первичным плевральным гребнем сложен в гораздо более высокий киль, задний обрубленный край которого над личиночным коксальным мышцелком формирует зачаток линейного имагинального коксального мышцелка. Первичный плевральный киль и его коксальный мышцелок, функционирующий у личинок, заметны, благодаря сильной склеротизации, контрастирующей с прозрачными, мясистыми вторичными образованиями. Тазиковый киль, образующий вторую часть имагинального плеврококсального сочленения, у личинок не развит вовсе.

Мешковидное образование облегает апофизу до ее вершины. Парные мешки — вздутые участки мешковидного образования (эпистернальный и эпимеральный мешки, описанные выше у имаго) — обнаруживают в зачатке дифференциацию в склеротизации своих стенок, которая резко выражена у имаго. Окруженная мешковидным образованием вершинная часть полости апофизы вздувается, базальная часть по-прежнему сомкнута.

Соприкасающиеся внутренние стенки мешков склеротизованы, начиная от передней половины тела апофизы, к которой они прижаты. В нижней части мешков склеротизация их соприкасающихся стенок выходит в виде небольших лопастей (*lb. i*) на свободные поверхности по бокам от основания апофизы — на те участки, которые у имаго войдут в соприкосновение со стенкой плеврита. Гребни вторичных стенок заднего участка плеврального кия и трансэпимерального кия, сформированные мешковидным образованием, как у имаго, переходят через выпуклую вершину полости апофизы в края маргинального желобка. Но в отличие от имаго у личинок желобок и кили выражены слабее, а вершина апофизы и края мешков, обращенные к первичному плевральному гребню, отделены от него непрерывным просветом.

У имаго вершина плевральной апофизы вместе с прилегающим участком мешковидного образования прирастает к первичному плевральному гребню под самым плевральным крыловым отростком, а сомкнутые стенки мешка опускаются до соединения с гребнем первичного плеврального кия впереди основания апофизы. Так окончательно формируется вторичная плевральная аподема у *Cercopioidea*.

Описанная выше картина развития структур плевральной области в онтогенезе *Cercopioidea* позволяет предположить, что в филогенезе цикадовых мешковидное образование возникло около апофизы как резонатор параллельно с расширением полости апофизы. Вытягивание и отклонение вершины апофизы вперед могло быть связано с увеличением мешков-резонаторов, медиальное продвижение которых ограничивалось различными грудными мышцами. Прирастание вершины апофизы к плевральному килю увеличило жесткость структур, воспринимающих прыжковое усилие от тазиков. Цели усиления резонаторной функции могла служить склеротизация боковых стенок мешков в виде лопастей, приросших к аподеме благодаря уплощению заднего участка мешковидного образования. Приблизительно одновременно с фиксацией лопастей и складыванием задней части мешковидного образования образование вступило в контакт с тазиком, в результате чего сформировалось длинное линейное имагинальное плеврококсальное сочленение, эффективно работающее при больших прыжковых нагрузках.

Комплексная метаплевральная аподема *Fulgoroidea* такого же гомологического состава, как у *Cercopoidea*, но несколько видоизмененная, сращена спереди с эпистернальной аподемой, сзади с тазиком и посткоксальным мостом в единую мощную синаподему (рис. 19—23).

Высота вторичного плеврального кия у *Fulgoroidea* меньше, чем у *Cercopoidea*. Маргинальный желобок увеличен и своим латеральным

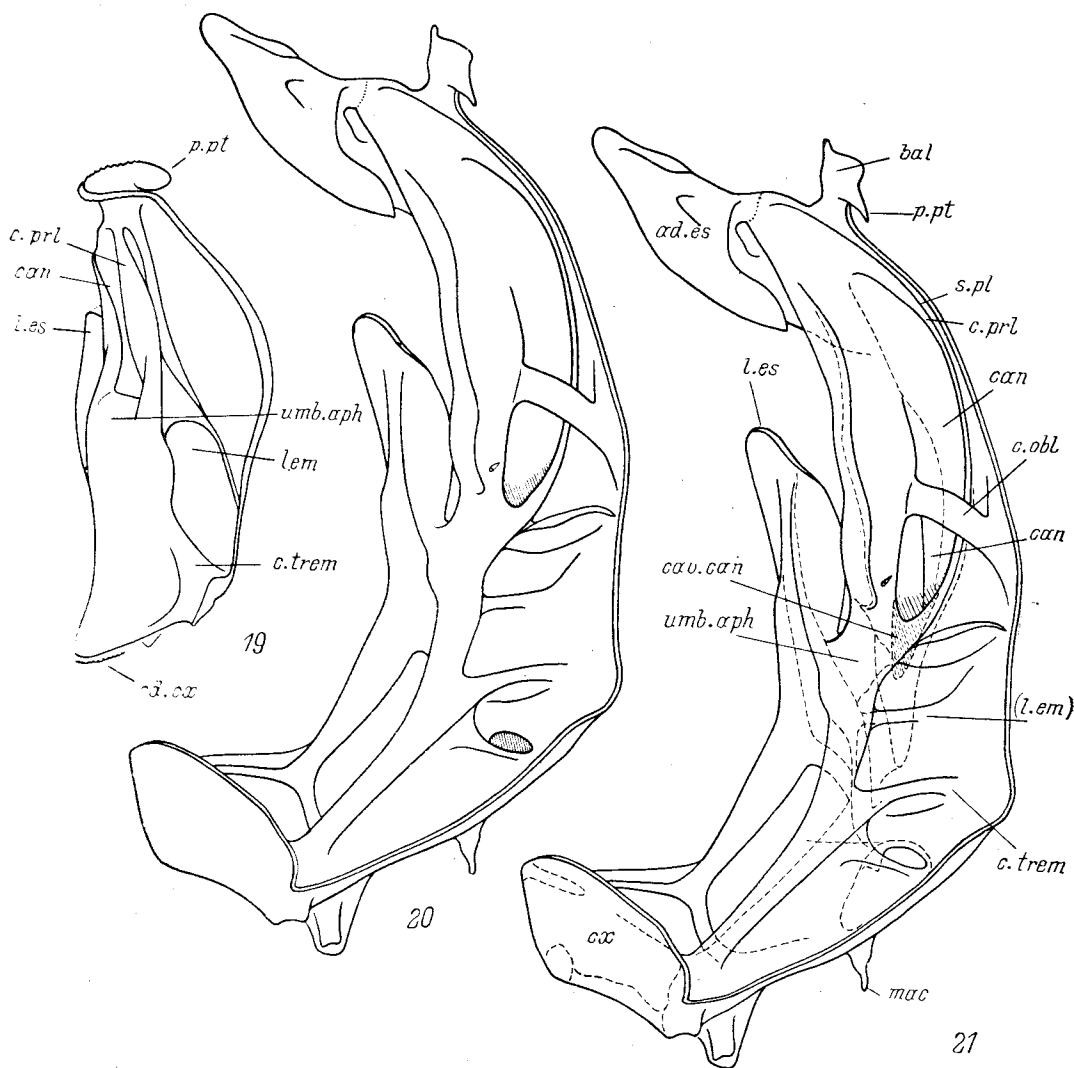


Рис. 19—21. Плевральная синаподема, вид сверху.
19 — *Cercopoidea* (*Aphrophora* sp.); 20—21 — *Fulgoroidea* (*Dictyophara europaee*), на рис. 21 показаны внутренние структуры.

ad. es — эпистернальная аподема; *bal* — базаларе; *can* — желобок синаподемы; *cav. aph* — полость апофизы; *cav. can* — ниша желобка синаподемы; *c. obl* — косой киль; *c. trem* — трансэпимеральный киль; *cx* — тазик; (*l. em*) — область эпимеральной лопасти, приросшей к стенке тела; *l. es* — эпистернальная лопасть; *mac* — мераканта; *p. pt* — плевральный крыловой столбик; *s. pl* — плевральный шов; *umb* — выпячивание плевральной апофизы у вершины ее полости.

краем вплотную придвинут к стенке эпимера вдоль основания плеврального края. Ямка, ограничивающая желобок сзади у вершины вздутия апофизы, свойственная *Cercopoidea*, у *Fulgoroidea* углублена в вытянутую нишу (*cav. can*), которая протиснута назад между апофизой и внутренней стенкой эпистернального мешка до того участка этой стенки, который, как и у *Cercopoidea*, прирос к внешней стенке эпистерна около основания апо-

физы. Эпистернальная лопасть развита хорошо, а эпимеральная вошла в состав стенки эпимера, распластавшись вдоль нее; при этом полностью исчез эпимеральный мешок. Структуры в основании эпимеральной лопасти сохраняются примерно в таком же виде, как у *Cercopoidea*.

Срастанию тазика с плевритом предшествовало усиление и удлинение плеврококсового сустава, коксальный мышелок которого, вытянувшись, соединился с противоположным краем базикоксового киля (рис. 24 —

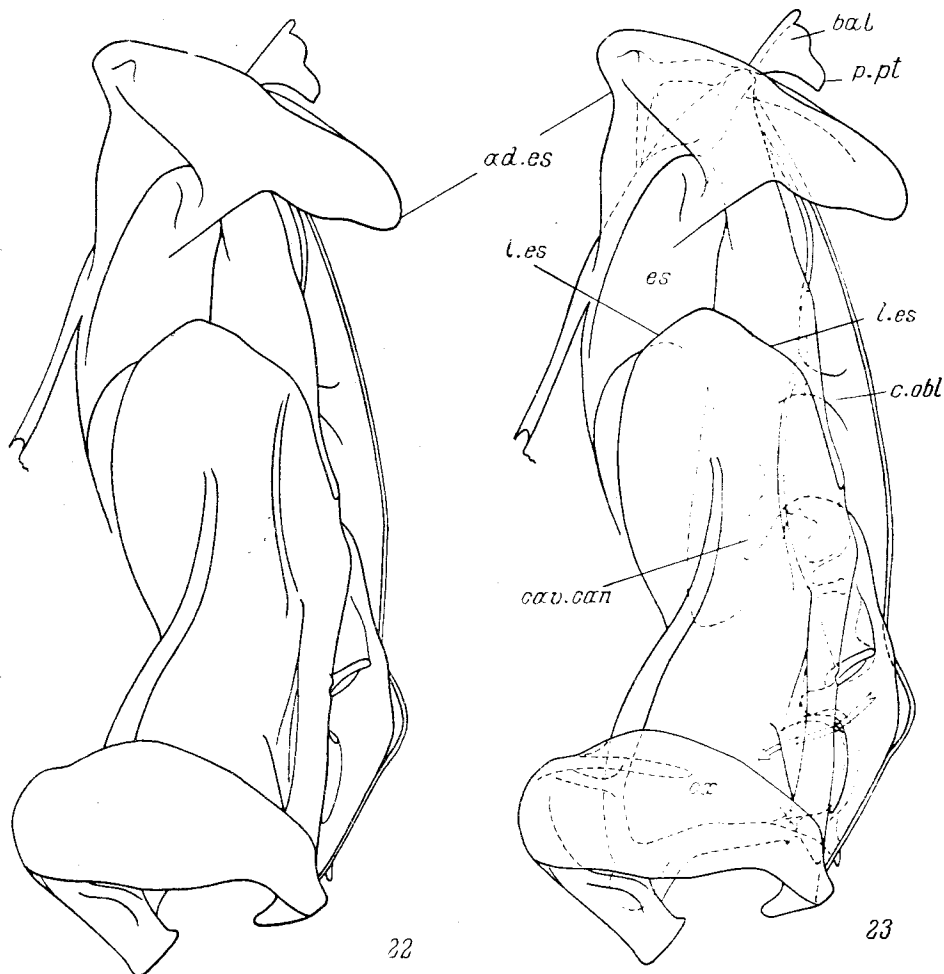


Рис. 22—23. Плевральная синапода у *Fulgoroidea* (*Dictyophara europaee*), медиальный вид, на рис. 23 показаны внутренние и застенные структуры.

Условные обозначения, как на рис. 19—21.

28).¹ Этим объясняется наличие отверстия в синаподеме *Fulgoroidea* (рис. 25, 27, 28). Далеко зашедшее сближение плеврального мышелка с противоположным участком базикоксового шва выражено уже у *Cercopoidea*.

Плевральная аподема *Cicadelloidea* внешне выглядит просто и развита умеренно, однако она так же, как у *Cercopoidea* и *Fulgoroidea*, лишена

¹ Базикоксальный шов не только на передних, но и на средних и задних тазиках по всему кругу субпараллелен базальному краю коксы и отделяет мерон от базикоксы в тех случаях, когда последний развит. Мерон же бывает на средних и задних тазиках, точно так же, как грифелек у *Machilidae*, и гомологичная ему мерананта — у цикадовых. Вопреки общепринятому мнению, мерон не относится к базикоксе и дистально окаймлен самостоятельным (меральным) килем.

свободной апофизы и несет у многих представителей небольшую, но четкую эпистернальную лопасть (рис. 31). Приведенные особенности говорят в пользу гомологии метаплевральной аподемы у *Cicadelloidea* со вторичной аподемой *Cercoroidea* и, по-видимому, в пользу вторичного отсутствия эпимеральной лопасти. Плевральная область заднегруди у *Cicadelloidea*

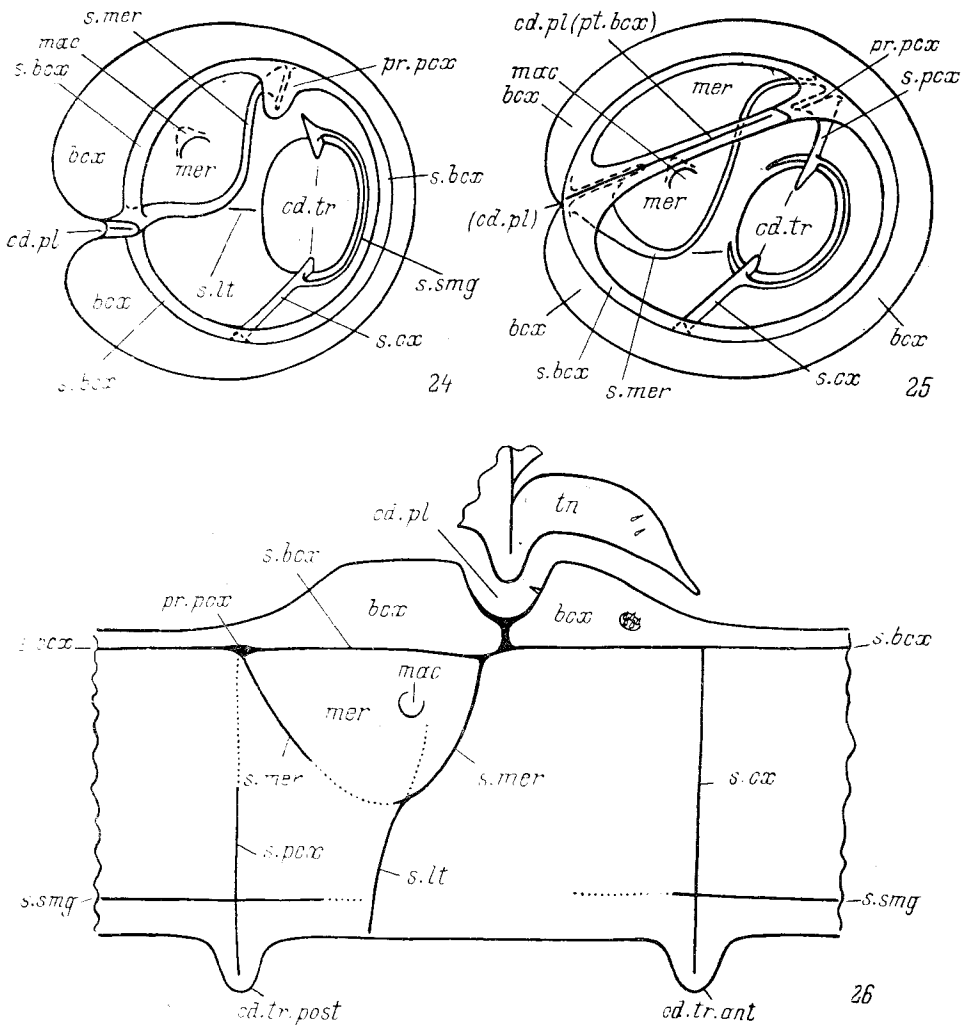


Рис. 24—26. Схемы строения птероторакального тазика у *Fulgoroidea*. 24—25 — схематический вид тазика с проксимального полюса в утрированной перспективе: 24 — исходный план строения (как на рис. 26), лучше всего выявляющийся на средних ногах; 25 — план строения задних тазиков, показывающий гипертрофию плеврального мышцелка и его срастание в базикокальный мост с противолежащим выступом коксального гребня; в связи с этим в плеврококсальном блоке появляется отверстие (показано стрелкой). 26 — схематическая развертка типично развитого тазика (как на рис. 24).

Условные обозначения, как на рис. 27, 28.

относительно невелика, так как основная прыгательная мускулатура у них помещается в тазиках.

У певчих цикад (*Cicadidae*, *Cicadoidea*) имеется плевральный киль простой формы, нет боковых лопасти, развита свободная плевральная апофиза (рис. 29, 30). Все эти признаки на первый взгляд характеризуют метаплевральную аподему *Cicadoidea* как первичную. Однако плевральная апофиза отходит не от самого гребня плеврального киля, а от его боковой стенки со стороны эпимера. Апофиза короткая, с толстой, округло притуп-

ленной вершиной, являющейся простой стенкой апофизарной полости. Такое место отхождения и у *Cicadoidea* напоминает положение выпученной стенки над вершиной полости апофизы — апофизарного мостика — во вторичной аподеме у *Cercoroidea* и *Fulgoroidea*. Можно думать, что аподема *Cicadoidea* — продукт упрощения и преобразования комплексной вторичной аподемы, свойственной другим цикадовым. Свободная плевральная апофиза *Cicadoidea* может быть результатом вторичного выпучивания и выпячивания выпуклого участка боковой стенки апофизы около вершины ее полости, т. е. апофизарного мостика.

Несмотря на большое количество неясностей, резонаторная звуковоспринимающая или звукоусилительная функция различных дополнительных

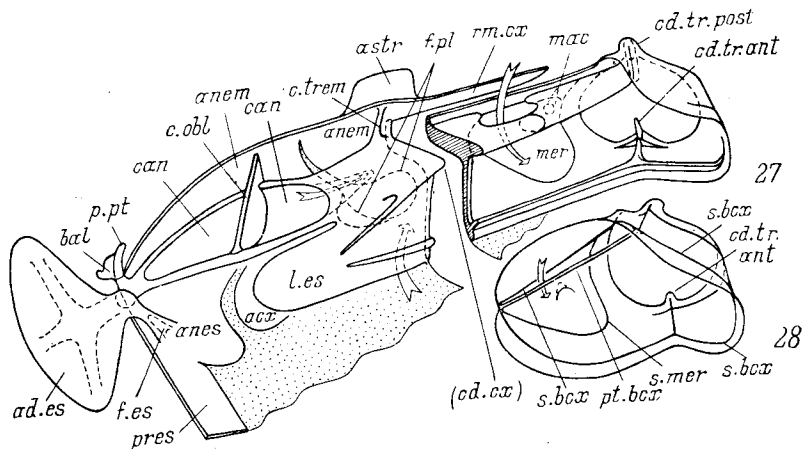


Рис. 27—28. Схема строения комплексной метаплевральной аподемы *Fulgoroidea*. 27 — общий вид изнутри, тазик условно отъединен от груди; 28 — схема строения заднего тазика (как на рис. 25), приближенная по конфигурации и ракурсу к положению, изображенному на рис. 27.

acx — антекоксале; *ad. es* — эпистеральная аподема; *anem* — анэмер; *anes* — анэпистерн; *astr* — пятка эмера; *bal* — базаларе; *bcx* — базикокса; *can* — желобок плевральной аподемы; *can* — ниша желобка плевральной аподемы; (*cd. cx*) — место коксального мышелка; *cd. pl* — плевральный мышелок тазика; *cd. tr* — вертикальные мышелки тазика, передний (*ant*) и задний (*post*); *c. obl* — косоый киль; *c. trem* — трансэпимеральный киль; *f. es* — отверстие эпистеральной лопасти плевральной аподемы; *f. pl* — отверстие плевральной аподемы; *l. es* — эпистеральная лопасть плевральной аподемы; *mac* — мераканта; *mb. st* — стеральная мембрана, десклеротизованная часть стеральной поверхности; *mer* — мерон; *p. pt* — плевральный крыловой столбик; *pr. pex* — посткоксальный выступ базикоксального гребня; *pt. bcx* — базикоксальный мост; *s. bcx* — базикоксальный шов и киль; *s. cx* — коксальный шов и киль; *s. tl* — боковой шов и киль; *s. pex* — посткоксальный шов и киль; *s. mer* — меральный шов и киль; *s. smg* — субмаргинальный шов и киль; *tn* — трохантин. Стрелками показаны сквозные отверстия и паузы.

образований около кия метаплевральной аподемы представляется пока единственно правдоподобной.

У *Cercoroidea* и *Fulgoroidea* наряду с замкнутыми и незамкнутыми полостями метаплевральной аподемы развиты особые приспособления для тесного внешнего контакта брюшка с заднегрудью.

На боковых частях второго брюшного сегмента имеются склеротизованные губовидные отгибы, опускающиеся вниз, которые захватывают сходные, но направленные вверх губовидные отгибы на задней части метаплевры у дистального конца трансэпимерального кия (рис. 4, *astr*). При опущенном брюшке губы сцеплены и прижаты друг к другу. У певчих цикад имеются образования, гомологичные губам, но для сцепки не служащие. У них боковые вздутые участки второго сегмента брюшка вмещают слуховые капсулы, а гомологи грудных отгибов превращены в тимпанальные крышки (рис. 2, *operc*).

У *Cicadelloidea* губовидные образования не развиты, но на участках второго сегмента, гомологичных губам, у них, как и у *Cicadoidea*, обнаружены слуховые органы (Vondráček, 1949). Эти данные позволяют с большой степенью правдоподобия предположить, что гомологичные слуховые органы имеются у всех цикадовых, включая *Cercoroidea* и *Fulgoroidea*,

так же как и звукопроизводящий аппарат I—II сегментов брюшка, выявленный у всех цикадовых (Myers, 1928; Ossiannilsson, 1949; Vondráček, 1949; Evans, 1957).

Одновременное развитие грудно-брюшной сцепки и мешков метаплевральной аподемы у *Cercoroidea* и *Fulgoroidea* при отсутствии того и другого у *Cicadelloidea* и *Cicadoidea* наводит на мысль о морфофункциональной связи сцепки и мешков со звукопроизводящими и слуховыми органами

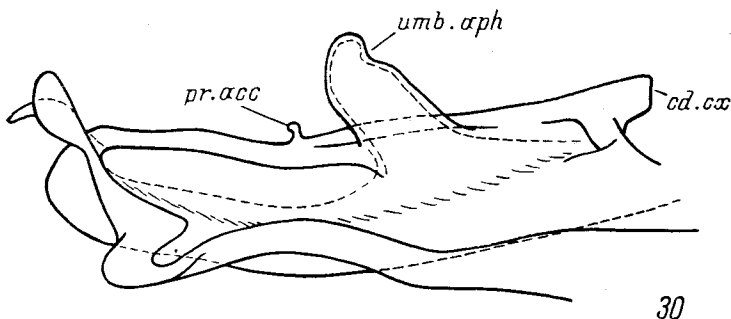
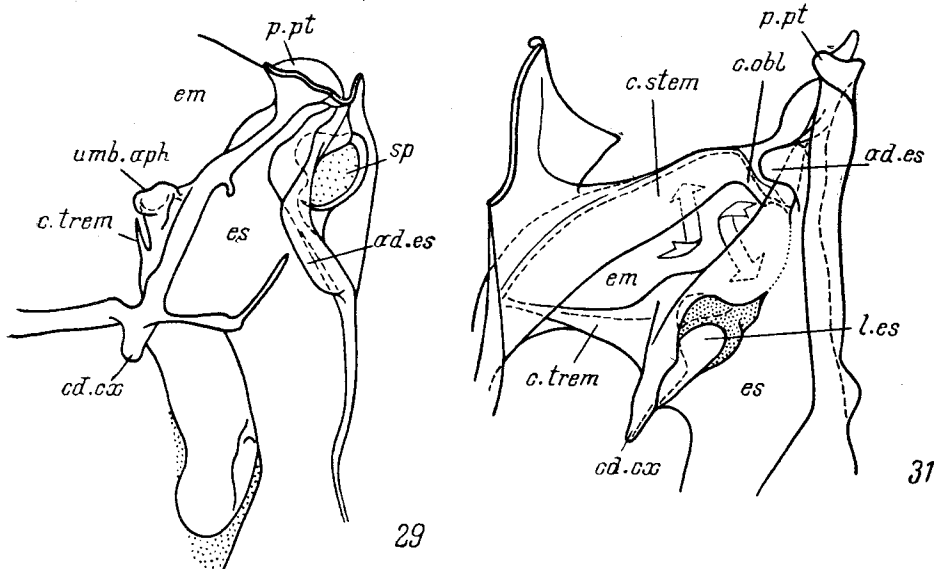


Рис. 29—31. Бочки заднегруди, вид изнутри (фрагментарно) у *Cicadoidea* и *Cicadelloidea*.

29—30 — *Melampsalta caspia*, *Cicadoidea* (30 — вид сзади-сверху); 31 — *Cicadella viridis*, *Cicadelloidea*.

ad. es — эпистеральная аподема; *c. stem* — стернопимеральный киль; *pr. acc* — добавочный отросток. Стрелками показаны пазухи. Остальные обозначения, как на рис. 6—11.

брюшка. Если у предков *Cicadelloidea* мешки, весьма вероятно, были развиты, а настоящей грудно-брюшной сцепки, возможно, никогда не было, то у *Cicadoidea* и сцепка, и мешки, очевидно, исчезли в связи с гипертрофией звукопроизводящего аппарата в основании брюшка.

Слуховая или звукоусилительная природа добавочных образований метаплевральной аподемы тем более вероятно, что эти образования также, как и способность к пеню, свойственны только имаго цикадовых. У личинок *Fulgoroidea*, которые хорошо прыгают и обладают мощной синаподемой, состоящей из сросшихся, как у имаго, плевральной и эпистеральной аподем, отличие от имаго заключается в том, что у них плевральная аподема лишена даже следов лопастей, мешков, апофизарной полости и ниши маргинального желобка. У личинок *Cercoroidea*, как было уже показано, также нет вторичных плевральных образований и полости плевральной апофизы.

Проведенный анализ метаплевральных структур не дает достаточных оснований для твердых выводов о филогенетических отношениях четырех современных надсемейств цикадовых (*Cicadelloidea*, *Cercopoidea*, *Cicadoidea* и *Fulgoroidea*), однако он ясно показывает несостоятельность точки зрения на независимое от других цикадовых (полифилетическое) происхождение *Fulgoroidea* и необоснованность точки зрения на наиболее раннее отделение *Fulgoroidea* от общего ствола цикадовых. Большое сходство плевральных структур у *Cercopoidea* и *Fulgoroidea* наводит на мысль о близком родстве этих групп.

ВЫВОДЫ

Для цикадовых характерна вторичная плевральная аподема заднегруди сложного состава, типично развитая у *Cercopoidea*, прогрессивно модифицированная у *Fulgoroidea* и, как можно предположить, упрощенная у *Cicadelloidea* и *Cicadoidea*. Первичная плевральная аподема заднегруди с развитой апофизой прикрыта сонутри и сзади новообразованием в форме мешка, сложенного вдвое. Этот мешок сзади сплюснен и своим краем сливается с плеврококкальным суставом. С боков склеротизованные в виде лопастей стенки мешка ограничивают две его обособленные полости, которые вместе с расширенной полостью апофизы предположительно выполняют функцию резонаторов. Скрытая мешком вершина апофизы отогнута вперед и сращена с первичным плевральным килем под крыловым столбиком. Все описанные структуры развиты у *Cercopoidea*, у *Fulgoroidea* полость, лежащая со стороны эпимера, редуцирована, и соответствующая лопасть срослась с его стенкой.

У всех цикадовых, кроме *Cercopoidea* и некоторых *Cicadelloidea*, развита особая метэпистернальная аподема, возможно, гомологичная вдавлению пахучей железы у имаго клопов. Эпистернальная аподема у *Fulgoroidea* срастается с передним концом плевральной под крыловым столбиком и служит для прикрепления плевро-трохантеральных прыгательных мышц.

ЛИТЕРАТУРА

- Doering K. Biology and morphology of *Lepyronia quadrangularis* (Say) — Homoptera, Cercopidae. — Kansas Univ. Sci. Bull., 1922, 14, 21, p. 515—587.
- Evans J. W. Some aspects of the morphology and inter-relationships of extinct and recent Homoptera. — Trans. R. Ent. Soc. London, 1957, 109, 9, p. 275—294.
- Hansen H. J. Gamle og nye Hovedmomenter til Cicadariernes Morphologi og Systematik. — Ent. Tidskr., 1890, t. 11, p. 19—76. [Цит. по переводу на английский: Hansen H. J. 1900—1903. On the morphology and classification of the auchenorrhynchous Homoptera. Entomologist, 1900, vol. 33, № 443, p. 116—120; № 445, p. 169—172, № 451, p. 334—337; 1901, vol. 34, № 456, p. 149—154; 1902, vol. 35, № 471, p. 214—217, № 472, p. 234—236, № 473, p. 260—263; 1903, vol. 36, № 477, p. 42—44, № 478, p. 64—67, № 479, p. 93—94].
- Kramer S. The morphology and phylogeny of auchenorrhynchous Homoptera (Insecta). — Illinois Biol. Monogr., 1950, 20, 4, p. 1—111.
- Matsuda R. Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. Ent. Soc. Canada, 1970, 76, p. 1—431.
- Myers J. G. The morphology of the Cicadidae. — Proc. Zool. Soc. London, 1928, 25, p. 365—472.
- Ossiannilsson F. Insect drummers. — Opusc. Ent., 1949, 10, p. 1—146.
- Sander K. Bau und Funktion des Springapparates von *Pyrilla perpusilla* Walker (Homoptera: Fulgoridae). — Zool. Jahrb. Anat., 1956, Bd. 75, Heft 3, S. 383—388.
- Vogel R. Über ein tympanales Sinnesorgan das mutmaßliche Hörorgan der Singzikaden. — Ztschr. Anat. Entwicklungsgesch., 1923, 1, 67, S. 190—231.
- Vondráček K. Contribution to the knowledge of the sound-producing apparatus in the males of the leafhoppers (Homoptera—Auchenorrhyncha). — Acta Acad. Sci. Nat. Moravo-Silesiaca, 1949, 21, 8, p. 1—36.
- Taylor L. H. The thoracic sclerites of Hemiptera and Heteroptera. — Ann. Ent. Soc. Amer., 1918, 9, 3, p. 225—254.

Зоологический институт
АН СССР,
Ленинград.