

УДК 595.754

© 1995 г.

А. Ф. Емельянов

К ВОПРОСУ О СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ СЕМ. DELPHACIDAE (НОМОПТЕРА, СИСАДИНА) С УЧЕТОМ ЛИЧИНОЧНЫХ ПРИЗНАКОВ

[A. F. EMELJANOV, ON THE PROBLEM OF CLASSIFICATION AND PHYLOGENY OF THE FAMILY DELPHACIDAE (HOMOPTERA, CICADINA) TAKING INTO CONSIDERATION LARVAL CHARACTERS]

За последние десять-пятнадцать лет систематика *Delphacidae* претерпела значительный прогресс. Наибольшее значение имели разносторонние работы Аше (Asche, 1985, 1990 и др.), а затем богатые новыми фактами публикации по личинкам Чун-Ту Яна и других тайваньских цикадистов (Wu, Yang, 1985; Yang, Yang, 1986; Yang, Yang, 1989; Yang, Yeh, 1994), а также Вильсона с сотрудниками (Wilson, McPherson, 1981; Wilson, 1985; Calvert, Wilson, 1986; Wilson, Wheeler, 1986; Tsai, Wilson, 1986; Calvert, Tsai, Wilson, 1987; Calvert, Wilson, Tsai, 1987). Накопленные данные позволяют продвинуться в усовершенствовании системы и выяснении филогении *Delphacidae*.

СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Здесь я предлагаю видоизмененную систему семейства, отталкиваясь от системы Аше (Asche, 1985), но по-иному распределяя ранги и описывая несколько новых триб. Подсем. *Asiracinae* я разделяю на два: *Ugyopinae*, соответствующее трибе *Ugyopini* у Аше, и *Asiracinae*. Подсемейства, входящие в объединение *Eudelphacida* у Аше, я предлагаю рассматривать в качестве триб одного подсем. *Delphacidae*, сохраняя ранг триб также за *Tropidocephalini* и *Saccharosydmini*. Подсемейства *Ugyopinae* и *Asiracinae* вместе я предлагаю называть объединением *Protodelphacida*.

В подсем. *Ugyopinae* Fennah, 1979, stat. n. обособляются три трибы: *Neopunanini* trib. n. (*Neopunana* Asche, 1983), *Eodelphacini* trib. n. (*Eodelphax* Kirkaldy, 1901; *Ostama* Walker, 1857; *Paranda* Melichar, 1903; *Melanesia* Kirkaldy, 1907; *Punana* Muir, 1913; *Livatiella* Fennah, 1956; *Prolivatis* gen. n.), *Ugyopini* Fennah, 1979 (*Ugyops* Guerin-Meneville, 1834; *Canyra* Stål, 1862; *Ugyopana* Fennah, 1950; *Melanugyops* Fennah, 1956; *Notuchus* Fennah, 1969).

В подсем. *Asiracinae* Motschulsky, 1863 — четыре трибы: *Tetrasteirini* trib. n. (*Tetrasteira* Muir, 1926), *Platysystatini* trib. n. (*Platysystatus* Muir, 1930; *Equisystatus* Asche, 1985), *Asiracini* Motschulsky, 1863 (*Asiraca* Latreille, 1796; *Copicerus* Schwartz, 1802; *Elaphodelphax* Fennah, 1949; *Fennasiraca* Asche, 1985), *Idiosystatini* Asche, 1985, stat. n. (*Idiosystatus* Berg, 1883; *Idiosemus* Berg, 1883; *Pentagramma* Van Duzee, 1897).

Триба характеризуется широкой короткой головой, отсутствием ясного среднего кия эвметопы, S-образным изгибом дистального членика пениса, когда его базальная часть отогнута вправо, ровным рядом из 4 зубцов на втором членике лапки задних ног, наличием синуса на крае задних крыльев против вершины жилки *CuP* и сближением вершин жилок *CuP* и *Pcu*; а также развитыми на всю длину и волнисто изогнутыми промежуточными киями среднеспинки.

Триба характеризуется простым строением головы с одним простым средним килем эвметопы, дугообразным изгибом дистального членика пениса по часовой стрелке (от основания отогнут влево), рядом зубцов на втором членике задних лапок, в котором краевые зубцы гораздо длиннее всех остальных, наличием синуса на задних крыльях против вершины жилки *CuAP*, отсутствием постнодальных поперечных жилок на передних крыльях, хорошо выраженным подгибанием перепоночки при сложенных крыльях, а также прямыми промежуточными киями среднеспинки.

Типовой вид *Prolivatis gorochovi* sp. n.

По внешности и большинству признаков близок роду *Punana* Muir. Макрокорифа немного длиннее своей ширины, корифа с арсолетом в форме равнобедренного треугольника, средний киль невыражен. Эвметопа с выпуклыми боковыми краями, наибольшая ширина смещена в нижнюю треть. Усики простые, средней длины, второй членик в 3 раза длиннее первого, первый — примерно в 1.5 раза длиннее своей ширины. Переднедискальные кили переднеспинки плавно переходят в заглазничные и затем в латеральный, боковые доли верха переднеспинки короткие, так как заглазничный киль проходит вблизи заднего края. Среднеспинка с 5 резкими киями, парные слегка дуговидные. Передние крылья плотные, кожистые, довольно густо покрыты щетинконосными бугорками, которые с обеих сторон сопровождают продольные жилки. Имеется нодальный надлом, который дугой идет от узелка до передней кубитальной жилки на уровне вершины клавуса, где дуга идет почти параллельно жилке и примерно под прямым углом соединяется с задней поперечной частью надлома, заканчивающегося сразу позади вершины клавуса. Жилка *ScRA* раздваивается перед самым нодальным надломом. На перепоночке *RA2* простой, *RP* двухвершинный, медиана трехвершинная в задней гребенке, передняя ветвь *CuA* трехвершинная в передней гребенке. Ноги обычного строения, задние голени с тремя боковыми зубцами, второй членик задних лапок с тремя зубцами.

Пигофор самца снизу со средним выступом, по бокам от которого располагается пара широких ланцетовидных лопастей с заостренными оттянутыми вершинами, стилусы довольно тонкие, оба вместе лировидной формы, слабо выдаются назад за вершины лопастей пигофора. Анальная трубка с завернутыми вперед и внутрь короткими лопастями, примерно как у *Livatiella* Fenn.

Prolivatis gorochovi Emeljanov, sp. n. (рис. 1, 1—3).

Бурые, с более светлыми киями. На лице светлая поперечная полоса вдоль клипеального края метопы и светлые крапинки на месте личиночных сенсорных ямок. Передние крылья с более темными продольными жилками и светлыми щетинконосными бугорками. Низ тела более светлый, у швов часто пигментация усилена, на ногах темно-бурые поперечные перевязи, на передних и средних голенях перевязей две, на задних — три.

Длина σ 5.0, φ — 4.9 мм.

Материал. Вьетнам, пров. Зялай-Контум, 20 км С Буонля, 21—30 XI 1988, 1 σ — голотип, 1 φ (Горохов).

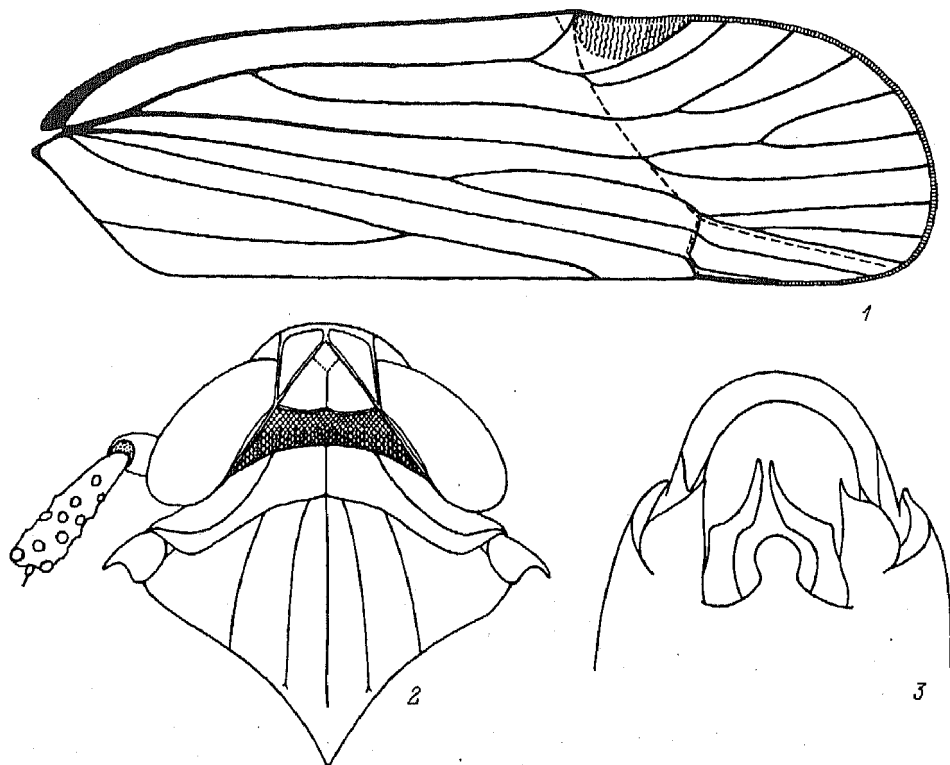


Рис. 1. *Prolivatis gorochovi* gen. et sp. n.
1 — переднее крыло, 2 — передняя часть тела сверху, 3 — генитальный блок ♂ снизу.

Триба UGYOPINI Fennah, 1979.

Триба характеризуется узкой головой с вытянутой эвметопой, средний киль которой частично или полностью раздвоен, пенисом того же типа, как у *Eodelphacini*, скошенным рядом из 3—4 зубцов на втором членике задних лапок, иногда с отодвинутым базально зубцом, как на первом членике, отсутствием синуса на заднем крае задних крыльев в области ваннуса, утратой подгиба перепоночки с сохранением нодальной цепочки жилок.

Подсем. ASIRACINAE Motschulsky, 1863

Триба PLATYSYSTATINI Emeljanov, trib. n.

Триба характеризуется короткой и широкой головой с простым средним килем или без него, отсутствием морфологически выраженного ареолета, наличием пяти килей на среднеспинке при волнисто изогнутых промежуточных, прямым рядом зубцов на вершине второго членика задних лапок, выемкой заднего края задних крыльев против вершины жилки *CuP*, как у *Neoripana* Ashe.

Триба TETRASTEIRINI Emeljanov, trib. n.

Триба характеризуется короткой неширокой корифой, вытянутой довольно узкой метопой с простым средним килем, отсутствием ареолета, маленькими

неуплощенными усиками, наличием четырех ровно изогнутых килей средне-спинки, косым рядом зубцов на вершине второго членика задних лапок, выемкой заднего края задних крыльев против вершины жилки *CuP*.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОЧНОЙ СТАДИИ КАК МАТЕРИАЛ ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ФИЛОГЕНИИ

Морфологические особенности личиночной стадии дают благодатный и еще далеко не полностью использованный материал для филогенетических реконструкций. Выстраивая морфологические ряды преобразований отдельных признаков, важно понять, на какой основе они происходят и какие состояния являются отправной, опорной, точкой этих преобразований.

Семейство в целом характеризуется яркой синапоморфией в виде прыгательной шпоры на вершине задней голени. Эта шпора обособливается на I, II или III возрасте и формируется из одного из вершинных зубцов, свойственных всем *Fulgoroidea* (Lindberg, 1939; Wilson, McPherson, 1981; Asche, 1985, и др.). Развитие шпоры компенсаторно замедляет дифференциацию лапки, которая у высших *Delphacidae* становится 3-члениковой не на IV, а на V возрасте. Особняком стоит род *Ugyops* G.-M., у которого задняя лапка становится 3-члениковой уже со II возраста (Yang, Yang, 1986).

Другой, сугубо личиночной синапоморфией семейства является группа сенсорных ямок в преокулярном поле.

Личинки *Delphacidae* в целом слабо дорсовентрально уплощенные, активные, ведут открытый образ жизни, хорошо прыгают, характеризуются первичным отсутствием полей восковых желез на брюшке (вторичное исключение составляет продвинутая триба *Saccharosydini*).

Описаны личинки довольно большого числа представителей, однако полный личиночный онтогенез во многих трибах неизвестен и, в частности, практически у всех *Ugyopinae*, кроме *Ugyops* (Yang, Yang, 1986), и *Asiracinae*, кроме *Pentagramma* V. D. (Wilson, Wheeler, 1986). У *Asiraca clavicornis* Аше описал на всех возрастах только усики и ноги (Asche, 1985).

Свинушки — первое семейство в филогенетическом ряду *Fulgoroidea*, у представителей которого имеются так называемые сенсорные ямки — комбинация лунки и лежащей в ней параллельно поверхности тела щетинки (Емельянов, 1980). Это образование впервые подробно описал Шульц (Šulc, 1928, 1929) у *Cixiidae* и *Flatidae*.

Большое значение для выяснения филогении *Delphacidae* имеет изменение в расположении личиночных сенсорных ямок, которые, к счастью, в ряде случаев распознаются и у имаго по особенностям окраски — место ямок часто занимают светлые пятнышки.

Голова. На голове *Delphacidae* (рис. 2, 1—4), как и у *Cixiidae*, имеются два варианта границы, по которой проходит разделение на теменную и лицевую стороны, если отвлечься от положения ареолета и гомологичной ему апикальной мозоли. Первая, сохраняющаяся у более продвинутых семейств, проходит между корифой и метопой, вторая делит метопу на акрометопу и эвметопу. Акрометопу, объединяясь с корифой, образует макрокорифу, которая бывает только у *Delphacidae* и *Cixiidae* (Ануфриев, Емельянов, 1988). На корифе никогда не бывает сенсорных ямок, и это наводит на мысль, что она по происхождению может быть затылком, а не теменем.

На метопе с каждой стороны имеются два ряда сенсорных ямок вдоль килей — внешние располагаются около боковых килей, внутренние около промежуточных (рис. 3), которые у дельфаид часто соприкасаются или сливаются в один медиальный киль, по составу не вполне соответствующий медиальному килю высших *Fulgoroidea*. Если промежуточные кили разъединены, то среднего киля у личинок дельфаид нет, так же как в большинстве случаев и у имаго.

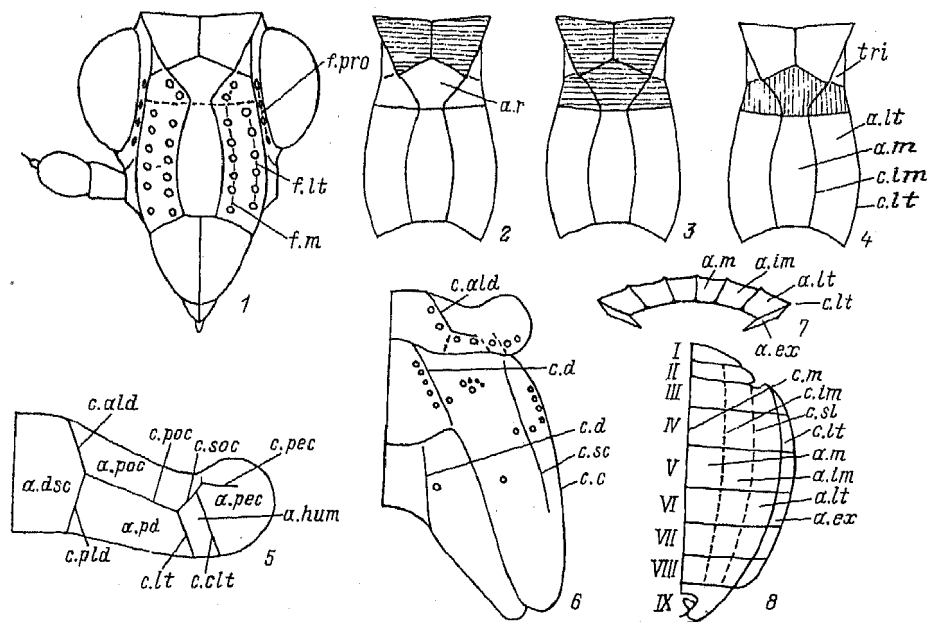


Рис. 2. Терминология личиночных структур.

1 — схема-развертка головы, вид спереди и сверху; 2—4 — развертка лобнотеменной части головы (как на рис. 1); 2 — заштрихована корифа, оставлена светлой метопа, 3 — заштрихована макрокорифа, оставлена светлой эметопа, 4 — заштрихована акрометопа; 5 — схема-развертка переднеспинки, правая половина; 6 — схема-развертка тергалных частей груди нимфы (V возраст), правая половина; 7 — схема тергита брюшка, вид сверху; 8 — схема-развертка тергалной части брюшка, правая половина.

a — агеа (поле), *a dsc* — дискальное поле, *a ex* — экстралатеральное поле, *a hum* — гумеральное поле, *a im* — промежуточное поле, *a lt* — латеральное поле, *a m* — медиальное поле, *a pd* — парадискальное поле, *a pec* — пекторальное поле, *a poc* — постокулярное поле, *ar* — ареолет, увеличенная апикальная мозоль, *c ald* — антеролатеродискальный киль, *c c* — костальный киль, *c clt* — коллатеральный киль, *c d* — дискальный киль, *c im* — промежуточный киль, *c lt* — латеральный киль, *c pec* — пекторальный киль, *c pld* — постеролатеродискальный киль, *c poc* — постокулярный киль, *c sc* — субкостальный киль, *c soc* — субокулярный киль, *f lt* — латеральный ряд ямок метопы, *f m* — медиальный ряд ямок метопы, *f pro* — преокулярный ряд ямок, *tri* — тригон. Римскими цифрами даны номера тергитов брюшка.

В подсем. *Ugyopinae* наблюдается межвидовая вариация числа ямок на метопе от 6—8 до 12 и более в каждом ряду, однако имеется опорное число, из которого можно просто вывести систему расположения ямок у всех более продвинутых триб всех подсемейств, а случаи превышения среди *Ugyopini* толковать как полимеризацию. Опорное число — это 8 ямок в медиальном ряду и 6 в латеральном. В норме на акрометопе приходится только 2 ямки медиального ряда,¹ иногда появляется третья ямка (*Ugyops*, ?*Vizcaya*). На эметопе в обоих рядах по 6 ямок, причем, судя по всему, исходно латеральный ряд на полшага сдвинут вверх по отношению к медиальному. Каждая ямка в своем ряду может независимо смещаться вверх и вниз вплоть до одного шага, но если смещение большое, то в том же направлении смещаются и соседние ямки, как бы уступая место. Часто бывает заметно, что в средней части эметопы расстояния между ямками в рядах больше, чем по концам. Непосредственно ямки на метопе описаны у *Protodelphacida* — у полимеризованных представителей рода *Ugyops* (Asche, 1985; Yang, Yang, 1986), у рода *Asiraca* и у рода *Pentagramma* (Wilson, Wheeler, 1986) из продвинутой трибы *Idiosystatini*. Ценную информацию о ямках дают пятнышки у имаго на их месте, изображенные у Аше (Asche, 1985) или выясненные по коллекционному материалу: *Punara*, *Prolivatis* (*Ugyopinae*, *Eodelphacini*), *Eucanyra* (*Ugyopini*), *Equasystatus* (*Asiracinae*, *Platysystatini*),

¹Везде характеризуется только одна сторона головы и далее также груди и брюшка.

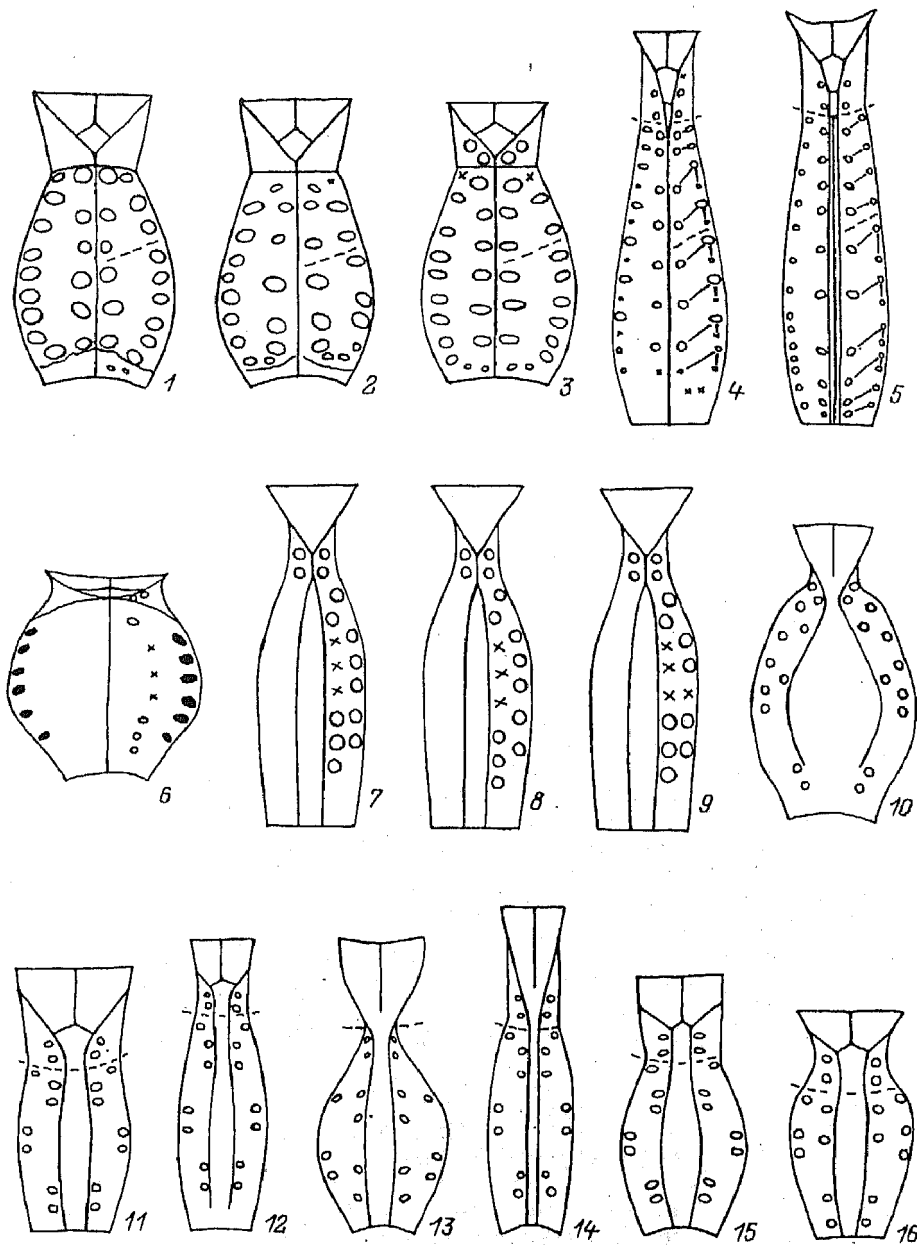


Рис. 3. Расположение сенсорных ямок на голове у личинок (нимф) V возраста. Схематическая развертка — метопоа и корифа развернуты в единой плоскости. Прерывистой линией показана граница макрорифы и эвметопы, на рис. 1—5 только справа также граница верхней и нижней частей метопоа.

1 — *Punana annulata* Dist., по следам у имаго; 2 — *P. brunnea* Muir, по следам у имаго; 3 — *Prolivatis gorochovi* gen. et sp. n., по следам у имаго; 4 — *Euscaryra* sp., по следам у имаго; 5 — *Ugyops* sp., личинка IV возраста; 6 — *Equasystatus breviceps* Muir, слева — по следам у имаго (сохранились только следы латеральных ямок), справа — гипотетическое восстановление всего комплекса ямок; 7 — *Elapchodelphax* sp., по следам у имаго; 8 — *Copicerus irroratus* Schwartz, личинка V возраста; 9 — *Asiraca clavicornis* F., личинка V возраста; 10 — *Pentagramma longistylata* Penner, личинка V возраста; 11 — *Kelsia brucki* Fieb., личинка V возраста; 12 — *Stenocranus major* Kbt., личинка V возраста; 13 — *Tropidocephala brunnipennis* Sign., личинка V возраста; 14 — *Saccharosydne* sp., личинка V возраста; 15 — *Chloriona* sp., личинка V возраста; 16 — *Stobaera concinna* Stål, личинка V возраста. 1, 2, 6 — по: Asche, 1983; 5, 11, 12, 14, 15 — по: Asche, 1985; 13 — по: Yang, 1989; 16 — по: Calvert et. al., 1987.

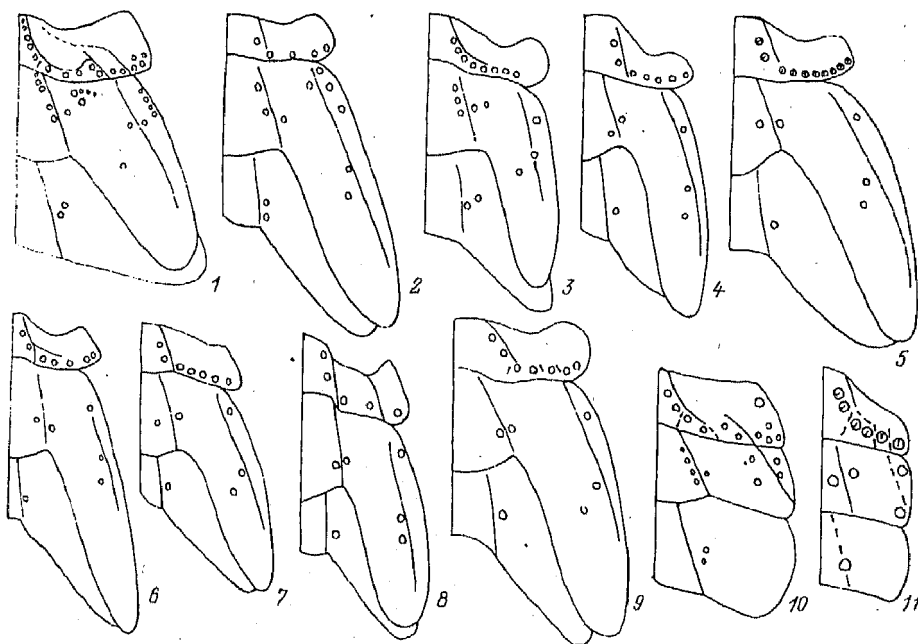


Рис. 4. Расположение сенсорных ямок на груди у личинок (схема, вид сверху; параноты передне-спинки отогнуты вбок).

1—9 — личинки (нимфы) V возраста; 10, 11 — личинки I возраста. 1 — *Ugyops tripunctatus* Kato, 2 — *Astraca clavicornis* F., 3 — *Pentagramma longistylata* Penner, 4 — *Kelsia brucki* Fieb., 5 — *Stenocranus major* Kbm., 6 — *Saccharosydne* sp., 7 — *Purohita taiwanensis* Muir, 8 — *Tropidocephala brunipennis* Sln., 9 — *Delphax crassicornis* Panz., 10 — *Ugyops tripunctatus* Kato, 11 — обобщенная схема для трибы *Delphacini* (ориг.). 1, 7, 8, 10 — по: Yang, Yang, 1986; 3 — по: Wilson, Wheeler, 1987; 4—6 — по: Asche, 1985.

Elaphodelphax (*Asiracini*). У *Equasystatus* пятнышки показывают полный набор из 6 ямок в латеральном ряду, медиальный ряд не обозначен. У *Punana* проявлены все ямки на эвметопе, медиальный ряд выражен полностью, а в латеральном ямки, корреспондирующие трем нижним медиального ряда, удвоены. У *Prolivatis*, наоборот, удвоены медиальные ямки в верхней половине эвметопы. В пределах подсем. *Asiracinae* у *Equasystatus* латеральный ряд выражен полностью. У *Asiracini* (*Asiraca*, *Copicerus*) обнаруживаются первые выпадения — в медиальном ряду исчезают 4-я и 5-я ямки, считая снизу, в латеральном — 3-я. У *Pentagramma* выпадения несколько иные — нет 3, 4 и 6-й медиальных ямок и 1-й и 2-й латеральных. У всех высших *Delphacidae*, т. е. у *Eudelphacida*, кроме *Vizcaya*, имеется только одно отличие от плана расположения ямок у *Pentagramma* — 6-я медиальная ямка выражена, а 5-я латеральная исчезла, как бы одна ямка перескочила в противоположный ряд. Случай *Vizcaya* описан (Asche, 1990), к сожалению, недостаточно четко, карту расположения ямок мне составить не удалось. Учет исчезнувших ямок сделан по расстояниям между ямками.

В подсем. *Delphacinae* план расположения и число ямок очень стабильны, значительные отклонения присущи большинству представителей трибы *Tropidocephalini*, где только роды *Malaxa* и *Bambusiphaga* сохраняют типичный план, среди *Delphacini* также иногда встречаются примечательные отклонения, как, например, у *Stobaera* или *Eoeurysa*, но они достаточно редки.

Названия групп ямок, предложенные в свое время Вильбасте (Vilbaste, 1968), неудачны и неудобны, так как приложимы только к представителям подсем. *Delphacinae* и не приложимы ко всем ямкам метопы («лба») — выше ямок, называемых, по Вильбасте, верхними, имеются еще 3 безымянные ямки.

У двух близкородственных родов трибы *Delphacini* — *Achorotile* Fieb. и *Laccocera* V. D. — сенсорные ямки сохраняются у имаго, у *Achorotile* сохраняются также и медиальное поле метопы, а у *Laccocera* нет, и промежуточные кили сливаются в единый медиальный. О близком родстве этих родов говорит, в частности, их сходство по строению гениталий (cf. Scudder, 1963; Ануфриев, Емельянов, 1980), с мнением Аше (Asche, 1985: 77) об их неродственности согласиться трудно.

Во всех случаях, кроме *Ugyops*, когда выяснен весь онтогенез, число ямок на голове от возраста к возрасту не меняется. Случай *Ugyops* описан, к сожалению, недостаточно.

Окулярная группа ямок наиболее многочисленна у *Ugyops*: здесь, кроме ямок основного ряда, появляются (имеются) ямки во втором ряду и даже единичные ямки третьего, число ямок в основном ряду достигает 14. В других группах число ямок обычно 4—5, реже достигает 8, ряд цельный или разделен на две части (*Stenocranus*, *Saccharosydne*).

Грудь (рис. 4). Наиболее многочисленны и дифференцированы на группы сенсорные ямки у *Ugyops*. На переднеспинке в этом роде развиты латеральный и коллатеральный кили, последний разделяет две группы паранотальных ямок. Верх переднеспинки несет ряд из 7—8 (до 10) ямок вдоль всего переднедискального-постокулярного кия. Гумеральных ямок две, пекторальных четыре. На I возрасте дискально-парадискальный ряд состоит из 4 ямок, гумеральный — из 2, пекторальный — из 5: кроме задней группы, имеется крупная обособленная переднепекторальная ямка, которая уже во II возрасте отсутствует. Гумеральные и заднепекторальные ямки стабильны на всех возрастах, дискально-парадискальная группа при линьке на II возраст удваивается и затем почти не нарастает. У прочих дельфаид, включая и *Ugyopinae* (*Punana*, *Equasystatus*, *Neopunana*), ямки переднеспинки от дискальных до пекторальных образуют единый ряд, не расчлененный киями, иногда только бывает выражен заднедискальный киль, отделяющий дискальные ямки. Дискально-парадискальная группа без труда вычленивается по ориентации щетинок в ямках — они направлены назад, тогда как у гумерально-пекторальных — вперед. У *Protodelphacida* из-за малого числа примеров картина эволюции числа и расположения ямок вырисовывается неясно, у *Eudelphacida*, напротив, основной план достаточно ясен: дискально-парадискальная группа состоит из 4 ямок (по две на каждую), гумеральная — из одной и пекторальная — из двух, в редких случаях гумерально-пекторальная группа увеличивается до 4 или 5—6 ямок (*Kakuna*, *Stenocranus*). На I возрасте дискально-парадискальная группа состоит из 4 ямок, а гумерально-пекторальная представлена всего двумя.

Среднеспинка у большинства *Ugyopinae* и у *Platysystatini* несет продольный ряд ямок конутри от дискального кия и одну ямку снаружи против задней ямки внутреннего ряда, имеется также скапулярная группа из 4—5 ямок (только у *Ugyops*); кроме того, имеется ямка конутри от субкостального кия и группа ямок в костальном поле (4 ямки: 3 + 1). Заднеспинка *Ugyops* только с двумя ямками в косом ряду конутри от дискального кия.

Эволюция ямкования груди сводится преимущественно к олигомеризации и упрощению, исчезают латеральные и коллатеральные кили переднеспинки, число ямок в среднем сокращается, но часто бывает развит заднедискальный киль, разделяющий единый ряд ямок на две части, нередко 3-я ямка этого ряда перебивает заднедискальный киль. На среднеспинке дискальный ряд сокращается до 2—3 ямок у *Asiracinae* (*Equasystatus* — 4, *Asiraca* — 2, *Pentagramma* — 3) и до 1 у *Eudelphacida*. В костальном поле сохраняется одна ямка спереди и 2 ямки в косопродольном ряду в средней части крылового зачатка. На заднегруди у всех описанных *Protodelphacida* (*Ugyops*, *Asiraca*, *Pentagramma*) — 2 ямки и 1 ямка — у *Eudelphacida*.

Брюшко (рис. 5). Кроме *Ugyops*, экстралатеральное поле склеротизовано и

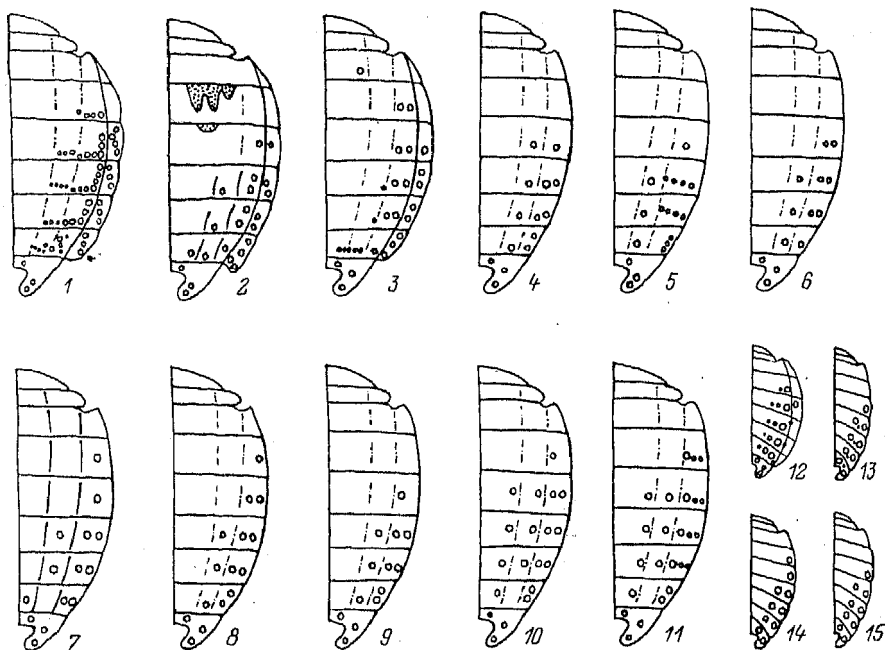


Рис. 5. Расположение сенсорных ямок на брюшке у личинок (схема, вид сверху, экстралатеральные поля на рис. 1—3 отогнуты вбок).

1—10 — личинки (нимфы) V возраста, 12—15 — личинки I возраста. 1 — *Ugyops tripunctatus* Kato, 2 — *Asiraca clavicornis* F., 3 — *Pentagramma longistylata* Penner, 4 — *Kelisia brucki* Fleb., 5 — *Stenocranus major* Kbm., 6 — *Saccharosydne* sp., 7 — *Tropidocephala brunnipennis* Sign., 8 — *Chloriona vasconica* Rib., 9 — *Delphax crassicornis* Panz., 10 — *Achorotile albosignata* Dahlb., 11 — то же (имаро), 12 — *Ugyops tripunctatus*, 13 — *Stenocranus lautus* V. D., 14 — *Chloriona unicolor* H. S., 15 — *Delphacodes bellicosa* Muir et Giff. (1, 7, 12 — по: Yang, Yang, 1986; 3 — по: Wilson, Wheeler, 1987; 4—6, 8 — по: Asche, 1985; 13 — по: Calvert, Wilson, 1986; 14 — по: Lindberg, 1939; 15 — по: Wilson, 1985).

снабжено сенсорными ямками на V—VIII сегментах также у *Asiraca* и *Pentagramma*, т. е. у *Protodelphacida*. У *Eudelphacida* оно мембранозное и соответственно без ямок. У *Ugyops* сенсорные ямки медиальнее латерального кия располагаются углом вдоль заднего и бокового краев, как у *Cixiidae*, в продольной части — до 4 ямок, в поперечной — до 5 (всего 8); по-видимому, эти ряды соответствуют двум исходным ямкам продольной медиальной и поперечной латеральной серий. У *Ugyops* и *Pentagramma* в отличие от всех других дельфацид есть поперечный ряд ямок и на IV сегменте. Уже у *Asiraca* число ямок приближается к минимуму, характерному для *Eudelphacida*, но латеральные ямки по-прежнему образуют продольный ряд. У высших *Delphacidae* обычно тоже 3 ямки, но в поперечном ряду. Исключение составляет *Stenocranini*, где латеральная группа часто полимеризована до 3—4 и слегка скошена, а на VIII сегменте лежит продольно; продольное расположение ямок на VIII сегменте встречается и среди *Delphacini* (*Chloriona* и др.). У *Kelisiini* ямки неполимеризованы, но на VIII сегменте 2 латеральные лежат в продольном ряду. На V сегменте всего одна ямка латеральной группы. У *Tropidocephala* все поля тергита разделены киями, и при этом есть латеральные ямки на IV сегменте, а медиальная ямка VIII сегмента смещена с промежуточного поля в медиальное (у *Asiraca* здесь тоже есть ямка, но есть и в промежуточном поле).

У личинок I возраста обычно на задних сегментах (VI—IX) развиты 2 ямки, на передних — одна (V или IV—V), у *Stenocranus* между хорошо развитыми двумя ямками появляется маленькая третья. У *Ugyops* картина во многом сходная, здесь на V—VIII тергитах по 3 ямки; кроме того, имеется еще ямка около

Нарастание по возрастам числа коронок-ринариев у свинушек

| Вид | Возраст | | | | | Автор |
|---------------------------------|---------|----|-----|-----|-------|-----------------------------|
| | I | II | III | IV | V | |
| <i>Asiraca clavicornis</i> | 0 | 1 | 3 | 10 | 15 | Asche, 1985 |
| <i>Pentagramma longistylata</i> | ? | ? | 5 | 13 | 25 | Wilson, Wheeler, 1986 |
| <i>Stenocranus lautus</i> | 0 | 0 | 4 | 9 | 14—15 | Calvert, Wilson, 1986 |
| <i>Megamelus davisi</i> | 0 | 2 | 4 | 8 | 14 | Wilson, McPherson, 1988 |
| <i>Peregrinus maidis</i> | 0 | 2 | 4 | 6 | 9 | Tsai, Wilson, 1986 |
| <i>Delphacodes bellicosus</i> | 0 | 2 | 4 | 6 | 9 | Wilson, 1985 |
| <i>Chloriona unicolor</i> | 0 | 2 | 4 | 6 | 9 | Lindberg, 1939 |
| <i>Chloriona vasconica</i> | 0 | 2 | 4 | 7 | 11 | Asche, 1985 |
| <i>Delphacodes nigrifacies</i> | 0 | 2 | 3—5 | 6—8 | 10—12 | Calvert, Tsai, Wilson, 1987 |
| <i>Stobaera concinna</i> | 0 | 2 | 4—6 | 6—8 | 12—14 | Calvert, Wilson, Tsai, 1987 |

латерального кия, положение которой варьирует — она помещается либо в латеральном, либо в экстралатеральном поле; на последующих возрастах ей соответствуют ямки экстралатерального поля.

У с и к и. Появление и нарастание по возрастам коронок-ринариев на втором членике усиков происходит в разных группах свинушек неодинаково (см. таблицу).

План расположения ринариев рассмотрен пока только у *Delphacidae* (Asche, 1985) и *Dictyopharidae* (Емельянов, 1980), в первом кольце у свинушек насчитывается 7 ринариев, а у носаток — 5. Скудное число примеров дает все же основание предполагать, что низшие и высшие *Delphacidae* различаются по особенностям нарастания числа ринариев на младших возрастах.

Ноги. В связи с превращением бокового вершинного зубца задней голени в шпору у свинушек наблюдается большой разницей в наращивании от возраста к возрасту имагинальных черт в опорной области задних ног. У высших *Delphacidae* зубец превращается в шпору с I или II возраста, а лапка становится 3-члениковой только на последнем, V, возрасте, в то время как у всех других фулгориоидов, включая теттигометрид, лапка превращается в 3-члениковую с предпоследнего, IV, возраста. У высших дельфацид, следовательно, происходит компенсаторное замедление дифференциации лапки в связи с усилением роли шпоры. Среди низших дельфацид у *Asiraca* сохраняется стандартная ситуация, когда лапка 3-члениковая на двух последних возрастах и, по-видимому, первичный момент превращения зубца в шпору — при линьке на III возраст. Иначе у *Ugyops*, у которого шпора обособлена с I возраста, а лапка становится 3-члениковой уже со II возраста и при дальнейших линьках только увеличивается в размерах, не меняясь в отношении числа и формы зубцов (рис. 6). Такая повышенная имагинализация в развитии задних ног, несомненно, вторична и, скорее всего, является апоморфией рода *Ugyops* или трибы *Ugyopini*, но онтогенез других представителей подсемейства *Ugyopinae* пока не известен.

Расположение зубцов на вершине базального членика задней лапки у *Delphacidae* бывает трех основных типов: ровный пологодуговидный ряд, угловидно вогнутый ряд, состоящий из двух скошенных частей, и ровный ряд с одним зубцом посередине, который значительно сдвинут базально. Аше (Asche, 1985) считает плезиоморфным единый ровный ряд зубцов, от которого выводит две независимые апоморфии (диапоморфию): угловидный тип — *Delphax*, *Idiosystatus* и тип со сдвинутым базально зубцом — *Ugyops*. На мой взгляд, эти три типа являются тремя состояниями, которые макроэволюционно взаимопереходящи как части одного гомологического ряда или рефрена, и поэтому не могут безусловно трактоваться как апоморфии или плезиоморфии. Дуговидный и угловидный ряды переходят друг в друга даже в онтогенезе дельфацид, и этот

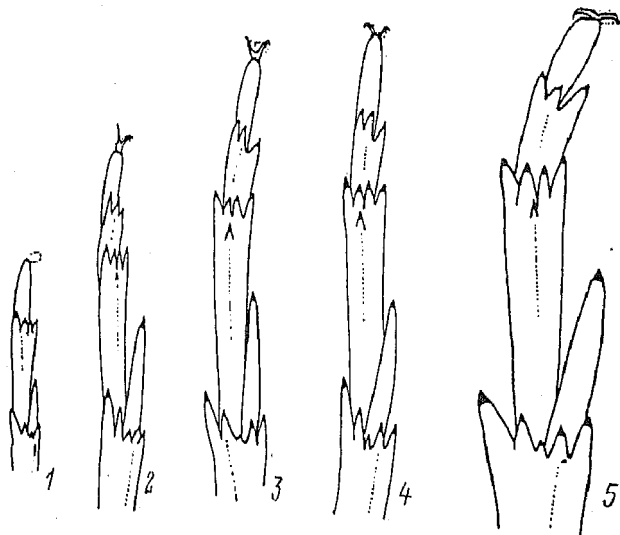


Рис. 6. *Ugyops tripunctatus* Кюло. Задние лапки и вершина голени на I—V возрастах (по: Yang, Yang, 1986).

переход позволяет понять также и формирование типа с отодвинутым базально зубцом. Сплошной ряд в онтогенезе формируется из двух частей, начинающихся каждая 1 зубцом, к которым медиально добавляются новые зубцы, когда зубцов становится 6, ряд смыкается воедино. Если одна половина ряда развивается с перекосом (латеральные растут быстрее, а медиальные замедленно), то получается вариант *Delphax*, если же очередной (5-й) зубец сдвигается во второй ряд, получается вариант *Ugyops*. У *Asiraca* (Asche, 1985) ряд зубцов метабазитарсуса на IV возрасте отчетливо воплощает тип *Delphax*, а на V приобретает тот вид, который и обозначается как тип *Asiraca* (рис. 7).

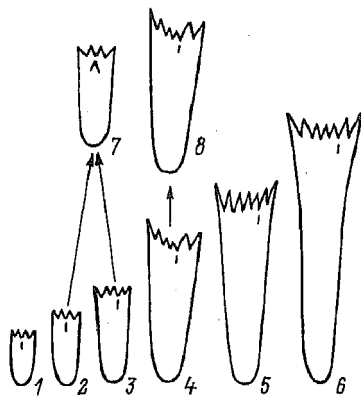
Скорее всего, морфогенетическая система последовательного формирования зубцов еще сложнее, так как ряд зубцов по происхождению двойной или может превращаться в двойной путем закладки новых зубцов в промежутках между уже существующими, но немного базальнее. Этот механизм можно видеть на закладке зубцов вершины голени у *Tettigimetridae*, он также проявляется при формировании третьего зубца на вершине задних голени во внутренней группе у носаток и фонариц.

Проще всего предположить, как это и делает Аше, что при формировании зубцов на базальном членике задней лапки сначала возник ровный ряд, затем — две группы с перекосом внешней и, наконец, — ряд с отодвинутым зубцом. Затем, вопреки представлениям Аше, по мере адаптивной надобности и по другим причинам стало возможным реализовать любой из трех пройденных (приобретенных) вариантов расположения зубцов путем инстарации. Таким образом, в эволюции *Delphacidae* исходным можно представить любой из трех типов, в том числе и тип *Ugyops*, который снова появляется у высших *Delphacidae* (*Plesiodelphacini*) явно после типа *Delphax*. В тех случаях (как в обсуждаемом морфотипе угипоидного метабазитарсуса), когда признак устойчив и ограничивает достаточно разьединенные группы, его можно считать для каждой группы отдельно независимой синапоморфией, возникшей в результате инстарации.

Весьма непрост вопрос о первичном состоянии хетотаксии метатибиальной прыгательной шпоры — распределены ли щетинки беспорядочно, равномерно или они выстроены в ряды (в 4 ряда). Аше считает плезиоморфным беспорядочный вариант. Мне, однако, представляется, что беспорядочный и выстроенный в продольные ряды щетинковый покров составляет два конечных состояния

Рис. 7. Преобразования первого членика задних лапок (вид снизу, схематизировано).

1—6 — *Asiraca clavicornis* F. от личинки I возраста (1) до имаго (6), 7 — тип *Ugyops*, 8 — тип *Delphax*, от 3 к 7 переход среднего (пятого) зубца во второй ряд с последующей остановкой развития, от 4 к 8 — остановка развития (1—6 — по: Asche, 1985).



единого морфогенетического механизма. Рассмотрим расположение щетинок на ногах (особенно на голених и лапках). В онтогенезе на первых возрастах щетинок меньше, и здесь они чаще располагаются рядами. Беспорядочный покров при полимеризации щетинок возникает благодаря латеральному приращению щетинок в рядах с нарушением единообразных дистанций, включая перекося и шахматное, но не строгое расположение. Решать вопрос о первичной густоте щетинкового покрова (в частности, на ногах) следует не для *Fulgoroidea* и не для насекомых, а минимум для первичных *Tracheata*, тогда же, очевидно, и сформировался морфогенетический механизм упорядочения и разупорядочивания расположения щетинок, многократно и легко переключаемый на то или другое направление.

Применительно к *Fulgoroidea* можно видеть, что у *Tettigometridae* преобладает беспорядочный вариант с множеством более мелких щетинок, а у *Cixiidae* — более упорядоченный с меньшим количеством более крупных щетинок.

Обратимся теперь к вершинным зубцам задних голених и производной от такого зубца дельфацидной шпоре. Зубцы несут щетинки только с нижней поверхности, верхняя поверхность — голая. На шпоре же щетинки располагаются со всех сторон. Произошло ли постепенное наползание щетинок с боков с последующей встречей сверху по беспорядочному варианту, или нижний ряд индуцировал (рядная метатопия) 3 других ряда — боковые и верхний? 4 ряда щетинок (ребер) также входят в основной план строения голени. Эти 4 ряда могли быть перенесены и в план хетотаксии зубцов, т. е. повторены на каждом зубце путем метатопии, когда зубцы достигают значительного размера.

Вопрос о первичной хетотаксии шпоры тесно связан с вопросом о характере хетотаксии задних ног непосредственного предка первых дельфацид. Пока не будет доказано обратное, я принимаю, что первичная шпора обрела спутанными нечеткими рядами, из которых как диапоморфия сформировались состояния с четкими рядами (апоморфия *Ugyopinae*) и с полностью дезорганизованной хетотаксией (апоморфия *Asiracinae* — то, что Аше считает плезиоморфией).

ОБОСНОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СХЕМЫ

Ниже приводится обоснование филогенетической схемы *Protodelphacida* на уровне триб. В перечне апоморфий и на кладограмме (рис. 8) пронумерованы все узлы, и счет апоморфий идет по узлам. Апоморфии, указанные в работе Аше (Asche, 1985), в перечне дополнительно обозначены буквой А и теми номерами, под которыми они числятся у Аше. Кладограмма *Eudelphacida*, предложенная и обоснованная Аше, приведена лишь для полноты картины без изменений и без перечисления апоморфий, которые можно найти в цитированной работе Аше.

1.1. (А.5). Четырехгранная посттибиальная шпора с 4 рядами щетинок по ребрам.

1.2. (А.6). Угипоидный метабазитарсус: 4 зубца в ряд и пятый, средний, сдвинут проксимально вон из ряда.

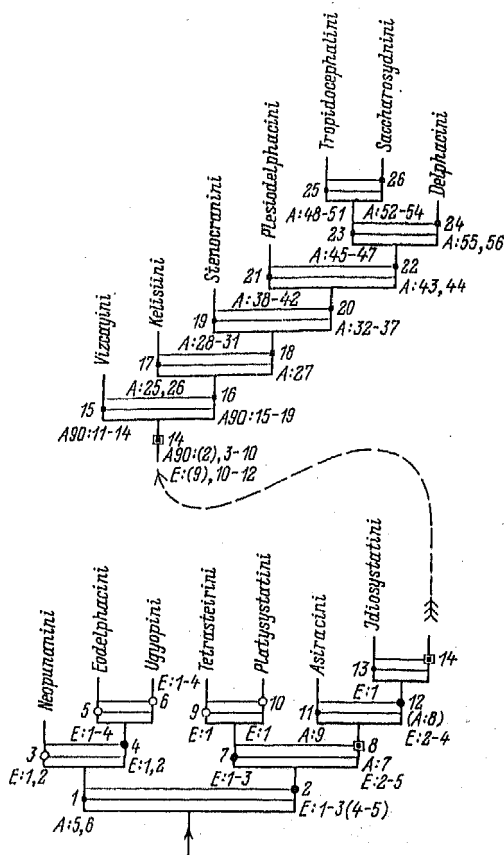


Рис. 8. Кладограмма сем. *Delphacidae* до уровня триб.

Узлы пронумерованы, рядом с номером узла приведены его апоморфии; после буквы *A* даны апоморфии, указанные Аше (Asche, 1985) с его номерами, после индекса *A90* приведены апоморфии из статьи Аше (Asche, 1990); после буквы *E* приведены новые апоморфии, выдвинутые в данной статье, с соответствующими номерами. Условные обозначения узлов: *маленький квадрат* — узел обоснован только по апоморфиям Аше; *большой квадрат* — узел по Аше, но приведены дополнительные новые апоморфии; *маленький кружок* — узел, по Аше, но апоморфии, приведенные Аше, не приняты, даны другие (новые) апоморфии; *большой кружок* — узел, которого нет у Аше.

- 2.1. Беспорядочные щетинки на шпоре (у Аше это плезиоморфия *A.5*).
- 2.2. Полное слияние *MP* и *CuA* на задних крыльях.
- 2.3. Выравнивание в сплошной ряд зубцов на вершине метабазитарсуса (у Аше это плезиоморфия *A.6*).
- (2.4.) Нарушение равномерности распределения ямок на метопе — тип *Asiraca* (см. 8.2).
- (2.5.) 3-члениковой хоботок у имаго (см. 8.3).
- 3.1. На задних крыльях вершины *CuA* и *Pcu* сближены.
- 3.2. Нет средних килей метопы.
- 4.1. Дугообразный изгиб дистального членика пениса по часовой стрелке: от основания он отогнут влево (наоборот — у *Neopunana*, *Equasystatus* и *Asiraca*).
- 4.2. На задних крыльях исчез синус против вершины жилки *CuP* (есть у *Neopunana* и *Platysystatus*).
- 5.1. Задние крылья с синусом против вершины *CuAp*.
- 5.2. Второй членик задней лапки с дифференциацией на длинные краевые зубцы и короткие промежуточные.
- 5.3. Прямые промежуточные кили среднеспинки.
- 5.4. Нет постнодальных поперечных жилок на передних крыльях.
- 6.1. Пропала нодальная складка, перепоночка перестала подгибаться.
- 6.2. Раздвоение среднего килей метопы (сохранение у имаго медиального поля личинки, частичное или полное).
- 6.3. Исчезновение синуса на крае крыла в области *M—CuP*.
- 6.4. Скошенный ряд зубцов на вершине второго членика задней лапки.

7.1. За
7.2. Во
7.3. С
8.1. С
8.2. Н
8.3. Х
8.4. Н
8.5. Н
9.1. Т
10.1.
11.1. (

11.2.
12.1.
12.2.

12.3.
12.4.

13.1.
14.1-
14.6.
14.7.
14.9.
14.10
14.11
14.12
14.13

ПЛО
веп
их
ни
я с
три

А н
А н
Е м
Е м
А с
А с
А с

- 7.1. Задние крылья с синусом против вершины жилки *CuP*.
 7.2. Вогнутость переднего края крыла в области птеростигмы.
 7.3. Средний киль корифы продолжен через область ареолета до эметопы.
 8.1. (A.7). Появление щечного кия.
 8.2. На метопе у личинок 5 латеральных и 6 медиальных ямок (см. также 2.4.). Тип *Asiraca*.
 8.3. Хоботок имаго трехчлениковый (см. также 2.5).
 8.4. Не более 3 ямок на диске среднеспинки у личинки.
 8.5. На зачатке передних крыльев личинки 3 ямки.
 9.1. Тупая вершина клавуса. *Tetrasteirini*.
 10.1. Укорочение и расширение головы. *Platysystatini*.
 11.1. (A.9) Первый членик усиков сильно удлиннен, более или менее уплощен и с ясными киями на дорсальной, вентральной и фронтальной сторонах.
 11.2. Железы на третьем и четвертом тергитах брюшка у личинки.
 12.1. (A.8). Дистальные зубы метабазитарсуса разделены на внешнюю и внутреннюю группы, внешняя группа скошена.
 12.2. Ямки на метопе у личинок: 4 латеральных и 5 медиальных (см. 8.2 и 2.4) — тип *Pentagramma*. Снизу пропадает одна медиальная ямка (верхняя?) нижней группы и 2 латеральных, верхняя ямка средней медиальной группы отсутствует, будучи замещена оппозиционной ямкой в латеральном ряду.
 12.3. На заднеспинке личинок около бокового кия диска — 2 ямки в поперечном ряду (плезиоморфия — в продольном).
 12.4. В латеральном поле II—VII? тергитов брюшка личинок сохраняются только ямки поперечного ряда, ямка спереди от ряда у латерального кия исчезает.
 13.1. Широко расставленные и более или менее параллельные промежуточные кили метопы.
 14.1—14.5; A.16, 18, 19, 20, 21.
 14.6. (A.22). На метопе — 18 ямок в характерном порядке.
 14.7. (A.23). 14.8 (A. 24).
 14.9. Ранняя дифференциация постстибиальной шпору — с I—II личиночного возраста.
 14.10. Задняя лапка на IV возрасте личинок 2-члениковая.
 14.11. На заднеспинке у личинок около бокового края диска — 1 ямка.
 14.12. Исчезновение экстралатерального поля на тергитах брюшка у личинок.
 14.13. Исчезновение среднего кия на тергитах брюшка. У личинок?

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Современные знания о *Protodelphacida* весьма далеки от полноты, очень плохо известны (почти не известны) их образ жизни и местообитания, явно неполно известен и их родовой и видовой состав, поэтому дать общую картину их эволюции (эволюционный сценарий) затруднительно. Конечно, и обоснование кладограммы, данное здесь, оставляет порядочную долю сомнений, однако я счел полезным дать схему, включающую все (хотя бы и плохо известные) трибы этого прикорневого раздела семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев Г. А., Емельянов А. Ф. К систематике и фаунистике цикадовых рода *Achorotite* Fieb. (Homoptera, Delphacidae) Палеарктики // Энтомолог. обозр. 1980. Т. 59, вып. 1. С. 118—127.
 Ануфриев Г. А., Емельянов А. Ф. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyncha) — цикадовые // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 12—495.
 Емельянов А. Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae) // Чтения памяти Н. А. Холодковского. 1980. С. 1—96.
 Емельянов А. Ф. Опыт построения филогенетического древа фулгориоидных цикадовых (Homoptera, Cicadina) // Энтомолог. обозр. 1990. Т. 69, вып. 2. С. 353—356.
 Asche M. Zur Kenntnis der Gattung *Platysystatus* Muir, 1930 (Homoptera, Auchenorrhyncha - Fulgoromorpha, Delphacidae) // Marburger Ent. Publ. 1983a. Bd 1, H. 8. S. 107—126.
 Asche M. Aufgliederung der Asiracinen-Gattung *Punana* Muir, 1913; *Equasystatus* gen. nov. aus Equador und Neopunana gen. nov. von den Karibischen Inseln (Homoptera, Auchenorrhyncha - Fulgoromorpha, Delphacidae) // Marburger Ent. Publ. 1983b. Bd 1, H. 8. S. 127—166.
 Asche M. Zur Phylogenie der Delphacidae Leach, 1815 (Homoptera Cicadina Fulgoromorpha) // Marburger Ent. Publ. 1985. Bd 2, H. 1—2. S. 1—910.