

УДК 595.753

© В. М. Гнездилов

**ИССИДИЗАЦИЯ ФУЛГОРОИДНЫХ ЦИКАДОВЫХ (НОМОПТЕРА,
FULGOROIDEA) КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ПАРАЛЛЕЛЬНОЙ
АДАПТИВНОЙ РАДИАЦИИ**

[V. M. GNEZDILOV. ISSIDISATION OF FULGOROID PLANTHOPPERS (HOMOPTERA,
FULGOROIDEA) AS AN EVIDENCE OF PARALLEL ADAPTIVE RADIATION]

Параллелизм наряду с конвергенцией и реверсией является формой го-моплазии. В случае параллельной эволюции неблизкородственные группы, разделенные географически, независимо адаптируются к сходным экологическим условиям и образуют формы со сходными особенностями строения и поведения (Fain, Houde, 2004). В последние десятилетия накоплен значительный объем данных по разным группам организмов, позволяющих считать, что «параллельное возникновение признаков разного уровня — более чем обычное явление в эволюции» (Зеленков, 2011). Так, описаны «маммализация териодонтов» (Татаринов, 1976), «артроподизация» (Пономаренко, 2005), «орнитизация тероподных динозавров» (Курочкин, 2006), выявлена параллельная радиация в различных группах плацентарных млекопитающих (Madsen et al., 2001) и неогнатных птиц (Fain, Houde, 2004).

Одним из жупелов современной систематики фулгоровидных цикадовых является группа «иссидоидных», или «тропидухоидных» семейств, в которую могут быть включены Issidae Spinola, Caliscelidae Amyot et Serville, Acanaloniidae Amyot et Serville, Tropiduchidae Stål и Nogodinidae Melichar. Мы предлагаем оставить название «семейства иссидоидной группы», так как Issidae — старшее название в группе (Spinola, 1839). Проблеме разграничения этих семейств и выяснению их родственных связей посвящен целый ряд исследований (Yeh et al., 1998, 2005; Emeljanov, 1999; Гнездилов, 2003, 2009, 2012a, 2012b; Gnezdilov, Wilson, 2006; Shcherbakov, 2006, 2007; Gnezdilov, 2007; Urban, Cryan, 2007; Емельянов, 2009; Szwedo, Stroinski, 2010; Hamilton, 2012).

Ранее Issidae, Caliscelidae, Acanaloniidae и некоторые роды из семейств Tropiduchidae, Nogodinidae и Ricaniidae традиционно объединялись в составе сем. Issidae *sensu lato* из-за так называемого «иссидообразного» внешнего строения, что выражается в коробчатой форме тела, суббрахиптерности (передние крылья едва покрывают брюшко) или брахиптерности, наличии широкой метопы и поперечной корифы [Melichar, 1906; Fennah, 1954; O'Brien, Wilson, 1985; номенклатура частей головы принята по Емельянову (1995)].

Изучение строения гениталий самцов и самок повлекло за собой пересмотр воззрений на систему сем. Issidae в широком смысле (Gnezdilov, 2008). Полифилетичность Issidae *sensu lato* была доказана и на основе молекулярных данных (Yeh et al., 2005; Urban, Cryan, 2007). Начало было положено Фенной, осуществившим ревизию сем. Nogodinidae (Fennah, 1978,

1984). Недавно я предложил ограничить сем. Issidae номинативным подсемейством с 3 трибами: Issini Spinola, 1839, Hemisphaeriini Melichar, 1906 и Parahiraciini Cheng et Yang, 1991 (Gnezdilov, 2003, 2009; Гнездилов, 2012b). Другие таксоны надродового уровня, включавшиеся ранее в состав Issidae, были обособлены в отдельные семейства на основании признаков строения гениталий самцов и самок [Caliscelidae и Acanaloniidae: Emeljanov, 1999; Гнездилов, 2012a — в данном случае был восстановлен статус семейства, предложенный ранее Мелихаром (Melichar, 1906) и поддержанный Муиром (Muir, 1930)] или перенесены в другие семейства. А именно Trienopinae Fennah и Gaetuliini Fennah были помещены в сем. Tropiduchidae, Tonginae Kirkaldy и Colpopterini Gnezdilov — в сем. Nogodinidae, а Adenissini Dlabola — в сем. Caliscelidae (Гнездилов, 2003, 2012b; Gnezdilov, Wilson, 2006; Gnezdilov, 2007). Для рода *Pharsalus* Melichar, 1906, описанного в сем. Issidae (Melichar, 1906), было установлено подсем. Pharsalinae Gnezdilov (Гнездилов, 2009) в сем. Ricaniidae. Несмотря на ревизии и предпринятые попытки построения кладограмм, все еще нет общепринятого представления о родственных отношениях семейств иссидоидной группы. Обзор взглядов на филогению этих семейств дан в работе Урбан и Крайана (Urban, Cryan, 2007). Решение вопроса требует выявления надежных апоморфий перечисленных семейств.

Фенна (Fennah, 1967) одним из первых предложил объяснение причин формирования коренастого и почти яйцевидного тела в сочетании с брахиптерностью на примере фулгуроидных цикадовых — обитателей южноафриканского финбоша (своеобразный ксерофильный тип кустарниковой растительности, эндемичный для Капской области). По мнению Фенны, такое сложение насекомых позволяет экономить влагу за счет уменьшения поверхности тела, способствует большей холодоустойчивости, возможности откладывать больше яиц и усилению способности к прыжку, а короткокрылость облегчает передвижение в условиях финбоша, где полет затруднен из-за жесткой и сомкнутой растительности. Однако Кержнер (1981), описывая короткокрылость у клопов сем. Nabidae, напротив, отметил, что укорочение крыльев характерно для видов, обитающих в сообществах с низкой и разреженной растительностью. По мнению Емельянова (1980), у представителей подсем. Orgeriinae Fieber сем. Dictyopharidae Spinola к числу морфологически выраженных адаптаций к ариднему климату могут быть отнесены уплотнение покровов и увеличение компактности тела.

Судя по всему, суббрахиптерный («иссидный») тип внешнего строения является одним из наиболее выгодных в засушливых местообитаниях. Так, в Южной Африке и на Мадагаскаре, где отсутствуют настоящие иссиды, за исключением одного вида из северной Намибии (*Ikonza lawrencei* Hesse, 1925), аридные станции заселены иссидообразными ногодинидами (Nogodinidae, Mithymnini Fennah), тропидухидами (Tropiduchidae, Gaetuliini) и риканидами (Ricaniidae, Ricaniinae).

Сходная форма тела у видов, обитающих в других типах сообществ, например во влажных тропических лесах, возникла по иным причинам, вероятно, в связи с мимикрией, как у ориентальных триб Hemisphaeriini и Parahiraciini (Issidae) и, возможно, у суббрахиптерных риканиид с Мадагаскара (Stroiński et al., 2011), по-видимому, имитирующих жуков. В частности, представители родов *Gergithus* Stål (Hemisphaeriini) и *Globularica* Stroiński, Gnezdilov et Bourgoin (Ricaniidae, Ricaniinae) напоминают божьих коровок, а представители трибы Parahiraciini, по крайней мере, те виды, у которых нижняя часть метопы и верхняя часть постклипеуса модифицированы в виде хоботка (роды *Bardunia* Stål, *Fortunia* Distant, *Scantinius* Stål и др.), вероятно, имитируют долгоносиков (Shelford, 1902; Gnezdilov, Wilson, 2007).

Ископаемые остатки высших фулгориодов весьма немногочисленны (Shcherbakov, 2006), что затрудняет поиск предковых форм. По данным молекулярного анализа (Urban, Cryan, 2007) семейства иссидоидной группы оказываются молодыми (продвинутыми) таксонами. И действительно, в ископаемом состоянии *Nogodinidae* известны только с позднего палеоцена (Shcherbakov, 2006), *Tropiduchidae* — с эоцена (Szwedo et al., 2004; Shcherbakov, 2006), *Issidae* — с миоцена (Stroiński, Szwedo, 2008), а об ископаемых *Caliscelidae* и *Acanaloniidae* и вовсе нет сведений (Szwedo, 2002; Shcherbakov, 2006). При этом нужно помнить, что отсутствие ископаемых находок той или иной группы однозначно не свидетельствует об ее отсутствии в данный промежуток геологического времени. Кроме того, насекомые — обитатели горных и пустынных районов имеют минимальные шансы на захоронение (Жерихин, 1980). Исходя из данных Шведа (Szwedo, 2002), семейства иссидоидной группы, вероятно, возникли на рубеже мела и неогена и претерпели бурную диверсификацию в эоцене—миоцене. По мнению Щербакова (Shcherbakov, 2006), последняя радиация семейств высших фулгориодов, к которым относятся обсуждаемые группы, приходится на время после мелового/палеогенового кризиса; Д. Е. Щербаков при этом не исключает, что первые высшие фулгориоды могли быть иссидообразными и суббрахицерными. Последнее предположение представляется мне маловероятным, поскольку суббрахицерные формы — специализированные (продвинутые) и не могут рассматриваться в качестве предков современных высших фулгориодов. В действительности коробчатые суббрахицерные формы известны уже с эоцена — представители 2 тропидухидных триб *Austrini* Szwedo et Stroiński, 2010 (известна только в ископаемом состоянии) и *Gaetuliini* Fenah (широко представлена также в современной фауне) были описаны из балтийского янтаря (Szwedo, Stroiński, 1999, 2010).

По-видимому, мы имеем дело с почти одновременным в геологическом масштабе образованием в нескольких семействах фулгориодов сходных форм для обитания в засушливых условиях в периоды аридизации климата на Земле, подобно тому как, по мнению Щербакова (Shcherbakov, 2007), произошло меловое сем. *Perforissidae* Shcherbakov, которое рассматривается им как «неотеническое производное мезозойских *Fulgoridiidae* и как ранняя попытка сконструировать „дикаделлид” на основе носаток в связи с колонизацией первых покрытосеменных в прибрежных местообитаниях». Палеонтологические данные по разным группам организмов показывают, что гомопластические формы (в нашем случае — иссидные) «нередко возникают в разных группах более или менее одновременно и из сходных предшественников» (Rasnitsyn, 1996, цит. по: Расницын, 2005).

Считается, что «возникновение основных отрядов птиц сопровождалось быстро протекавшим кладогенезом, в связи с чем установить филогенетические отношения между отрядами оказывается очень трудной задачей даже для современной молекулярной филогенетики» (Зеленков, 2011). Паттерн молекулярных кладограмм для полужесткокрылых насекомых также может быть интерпретирован как показатель быстрой диверсификации основных групп в пределах отряда (Cryan, Urban, 2012). Истил (Easteal, 1999, цит. по: Madsen et al., 2001) выдвинул поразительную гипотезу, в соответствии с которой примитивные меловые плацентарные млекопитающие разошлись филогенетически прежде, чем приобрели морфологические различия уровня отрядов. Она согласуется с представлением, что «перестройка гено-типа может происходить и происходит при неизменном фенотипе», т. е. изменяется генетическая полимерия признака (Гродницкий, 2001). По аналогии можно предположить, что и трудность в определении границ семейств *Issidae*, *Caliscelidae*, *Acanaloniidae*, *Tropiduchidae* и *Nogodinidae* объясняется быстрой эволюцией этих групп. Как известно, «неравномерность в ско-

рости и устойчивости направлений эволюции — ее коренное свойство», а «крупные морфофункциональные сдвиги носят скачкообразный характер» (Емельянов, Расницын, 1991).

Так, у западнопалеарктических представителей трибы Issini наблюдается неустойчивое, варьирующее у разных видов одного рода и у разных родов трибы число семенных фолликулов (Maryańska-Nadachowska et al., 2006; Kuznetsova et al., 2010), в то время как, например, в более примитивных семействах фулгориидных цикадовых, Dictyopharidae Spinola и Delphacidae Leach, число семенных фолликулов в пределах триб и подсемейств постоянно (Емельянов, Кузнецова, 1983). Вопреки мнению Емельянова и Кузнецовой (1983) о том, что склонность к полимеризации семенных фолликулов выражена у более примитивных групп, эту тенденцию проявляет целый ряд семейств высших фулгориидов (помимо уже упомянутых иссид, это Nogodinidae, Ricaniidae и Flatidae: Kuznetsova et al., 1998). Таким образом, полимеризация, напротив, может свидетельствовать о сравнительной молодости (продвинутой) этих семейств, в которых еще не завершился процесс стабилизации числа фолликулов на уровне надвидовых таксонов. Данный пример является еще одной иллюстрацией закона архаического многообразия (Мамкаев, 1968), который отмечает «повышенную изменчивость организации на ранних этапах эволюции таксона» (Расницын, 2002), и может рассматриваться в качестве аргумента в пользу того, что Issidae, Nogodinidae, Ricaniidae и Flatidae находятся на ранних этапах своей эволюции.

Так, диверсификацию сем. Issidae в Западной Палеарктике вполне можно связать с аридизацией средиземноморских ландшафтов. Свидетельства существования типичных сообществ средиземноморского типа в Северном полушарии появляются не ранее миоцена—плиоцена (Жерихин, 1995), а современный средиземноморский климат сформировался только в последние 5—10 млн лет благодаря начавшимся с палеоцен-эоценового термального максимума глобальным изменениям в направлении понижения температур, уменьшения количества осадков и изменения атмосферной циркуляции в связи с формированием антарктических и гренландских ледников в плиоцене (Axelrod, 1973; Suc, 1984, цит. по: Ackerly, 2009).

Линдер (Linder, 2008), анализируя характер диверсификации у растений, обнаружил, что более молодые таксоны демонстрируют большую скорость диверсификации по сравнению со «старыми» таксонами. Предполагается, что эта скорость у всех таксонов со временем убывает. Вероятно, эта закономерность может быть перенесена и на животных.

Западнопалеарктические иссиды характеризуются большим количеством узкоареальных эндемиков. В частности, в области Древнего Средиземья распространены 5 крупнейших родов с числом видов от 20 до 79 (*Kervillea* Bergevin — 20, *Bubastia* Emeljanov — 22, *Issus* Spinola — 32, *Tshurtshurnella* Kusnezov — 40, *Mycterodus* Spinola — 79). Среди иссид пока не обнаружены виды с узкой пищевой специализацией, которая могла бы объяснить симпатрическое видообразование в этой группе. На наш взгляд, одной из причин симпатрического видообразования может быть пирогенный характер возобновления сообществ средиземноморского типа, когда в результате пожаров происходит дробление исходной популяции вида с последующей изоляцией образовавшихся микропопуляций. Такой механизм симпатрического видообразования у растений был рассмотрен Каулингом с соавт. (Cowling et al., 1996) и, вероятно, может реализоваться у растительноядных насекомых с поправкой на их вагильность. При частых пожарах наименее уязвимыми оказываются виды с широкой пищевой специализацией, обычной у иссид.

Поскольку большинство иссидообразных видов (родов) фулгориидных цикадовых связано с субаридными и аридными ландшафтами, в частности,

высоким разнообразием отличаются фауны Средиземноморья, юга США и Южной Африки, одной из причин (возможно, основной) иссидизации — приобретения представителями разных семейств фулгориодных цикадовых черт внешнего строения, характерных для сем. Issidae в узком смысле, а точнее для рода *Hysteropterum* Amyot et Serville, — мы полагаем аридные условия местообитаний (за исключением упомянутых ранее случаев мимикрии). Иными словами, иссидизация — это проявление параллельной адаптивной радиации в перечисленных семействах фулгориодных цикадовых, а не свидетельство их близкого родства. Не исключено, что радиация высших фулгориодных цикадовых, и в частности сем. Issidae, могла происходить сравнительно быстро.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен проф. А. Ф. Емельянову (Зоологический институт РАН) за обсуждение рукописи.

Работа проводилась при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (контракт № 16.518.11.7070).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гнездилов В. М. Обзор семейства Issidae (Homoptera, Cicadina) европейской фауны, с замечаниями о строении яйцеклада фулгориодных цикадовых // Чт. памяти Н. А. Холодковского. СПб., 2003. Т. 56, № 1. С. 1—145.
- Гнездилов В. М. Новое подсемейство цикадовых сем. Ricaniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) // Энтомол. обозр. 2009. Т. 88, вып. 4. С. 807—812.
- Гнездилов В. М. Замечания о составе и распространении сем. Acanaloniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) // Энтомол. обозр. 2012а. Т. 91, вып. 3. С. 643—647.
- Гнездилов В. М. Ревизия трибы Colpopterini Gnezdilov, 2003 (Homoptera, Fulgoroidea, Nogodinidae) // Энтомол. обозр. 2012б. Т. 91, вып. 4. С. 757—774.
- Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 2. С. 99—109.
- Емельянов А. Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae) // Чт. памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1980. Т. 32. С. 1—95.
- Емельянов А. Ф. К вопросу о системе и филогении сем. Delphacidae (Homoptera, Cicadina) с учетом личиночных признаков // Энтомол. обозр. 1995. Т. 74, вып. 4. С. 780—794.
- Емельянов А. Ф. Эволюционные преобразования полей восковых желез на брюшке у личинок цикадовых надсем. Fulgoroidea (Homoptera, Cicadina) // Энтомол. обозр. 2009. Т. 88, вып. 4. С. 745—768.
- Емельянов А. Ф., Кузнецова В. Г. Число семенных фолликулов как филогенетический и таксономический признак у носаток (Homoptera, Dictyopharidae) и других цикадовых // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 10. С. 1583—1586.
- Емельянов А. Ф., Расницын А. П. Систематика, филогения, кладистика // Природа. 1991. № 7. С. 26—37.
- Жерихин В. В. Особенности захоронения насекомых / Родендорф Б. Б., Расницын А. П. (ред.) // Историческое развитие класса насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1980. Т. 175. С. 7—18.
- Жерихин В. В. Природа и история биома средиземноморского типа / Розанов А. Ю., Семихатов М. А. (ред.) // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 1995. Вып. 2. С. 95—100.
- Зеленков Н. В. Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере тид) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, вып. 7. С. 883—890.

- Кержнер И. М. Полужесткокрылые семейства Nabidae // Фауна СССР. Насекомые хоботные. 1981. Т. 13, вып. 2. С. 1—326.
- Курочкин Е. Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85, вып. 3. С. 283—297.
- Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, вып. 1. С. 48—56.
- Пономаренко А. Г. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2005. С. 146—155.
- Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. РЭО. 2002. Т. 73. С. 1—108.
- Расницын А. П. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2005. 347 с.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Ackerly D. D. Evolution, origin and age of lineages in the Californian and Mediterranean floras // J. Biogeogr. 2009. Vol. 36. P. 1221—1233.
- Axelrod D. I. History of the mediterranean ecosystem in California // Di Castri F., Mooney H. A. (eds). Mediterranean Type Ecosystems. Berlin: Springer-Verlag, 1973. P. 225—305.
- Cowling R. M., Rundel Ph. W., Lamont B. B., Arroyo M. K., Arianoutsou M. Plant diversity in Mediterranean-climate regions // Trends Ecol. Evol. 1996. Vol. 11, N 9. P. 362—372.
- Cryan J. R., Urban J. M. Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic? // Syst. Ent. 2012. Vol. 37, N 1. P. 7—21.
- Eastal S. Molecular evidence for the early divergence of placental mammals // BioEssays. 1999. Vol. 21. P. 1052—1058.
- Emeljanov A. F. Notes on delimitation of families of the Issidae group with description of a new species of Caliscelidae belonging to a new genus and tribe (Homoptera, Fulgoroidea) // Zoosyst. Ross. 1999. Vol. 8, N 1. P. 61—72.
- Fain M. G., Houde P. Parallel radiations in the primary clades of birds // Evolution. 2004. Vol. 58, N 11. P. 2558—2573.
- Fennah R. G. The higher classification of the family Issidae (Homoptera: Fulgoroidea) with descriptions of new species // Trans. Roy. entomol. Soc. Lond. 1954. Vol. 105, N 19. P. 455—474.
- Fennah R. G. New and little known Fulgoroidea from South Africa (Homoptera) // Ann. Natal Mus. 1967. Vol. 18, N 3. P. 655—714.
- Fennah R. G. The higher classification of the Nogodinidae (Homoptera, Fulgoroidea) with the description of a new genus and species // Entomologist's Month. Mag. 1978. Vol. 113. P. 113—119.
- Fennah R. G. Revisionary notes on the classification of the Nogodinidae (Homoptera, Fulgoroidea), with description of a new genus and a new species // Entomologist's Month. Mag. 1984. Vol. 120. P. 81—86.
- Gnezdilov V. M. A new tribe of the family Issidae (Homoptera, Cicadina) with comments on the family as a whole // Zoosyst. Ross. 2003. Vol. 11, N 2. P. 305—309.
- Gnezdilov V. M. On the systematic positions of the Bladinini Kirkaldy, Tonginae Kirkaldy, and Trienopinae Fennah (Homoptera, Fulgoroidea) // Zoosyst. Ross. 2007. Vol. 15, N 2. P. 293—297.
- Gnezdilov V. M. To the taxonomy of higher Fulgoroidea // Bull. Insectol. 2008. Vol. 61, N 1. P. 119—120.
- Gnezdilov V. M. Revisionary notes on some tropical Issidae and Nogodinidae (Hemiptera: Fulgoroidea) // Acta Entomol. Mus. Natn. Pragae. 2009. Vol. 49, N 1. P. 75—92.
- Gnezdilov V. M., Wilson M. R. Systematic notes on tribes in the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) with the description of new taxa from Palaearctic and Oriental Regions // Zootaxa. 2006. N 1359. P. 1—30.
- Gnezdilov V. M., Wilson M. R. Review of the genus Scantinius Stål with notes on the tribe Parahiraciini Cheng & Yang (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea: Issidae) // Arthropod Systematics & Phylogeny. 2007. Vol. 65, N 1. P. 101—108.

- Hamilton K. G. A. Making sense of Fulgoroidea (Hemiptera): new phylogenetic evidence // *Cicadina*. 2012. Bd 12. S. 57–79.
- Kuznetsova V. G., Maryańska-Nadachowska A., Gnezdilov V. M. Meiotic karyotypes and testis structure of 14 species of the planthopper tribe Issini (Hemiptera: Fulgoroidea, Issidae) // *Eur. J. Entomol.* 2010. Vol. 107. P. 465–480.
- Kuznetsova V. G., Maryańska-Nadachowska A., Yang C. T., O'Brien L. B. Karyotypes, sex-chromosome system, and testis structure in Fulgoroidea (Auchenorrhyncha, Hemiptera, Insecta) // *Folia Biol. (Krakow)*. 1998. Vol. 46. P. 33–40.
- Linder H. P. Plant species radiations: where, when, why? // *Philos. Trans. Roy. Soc. Ser. B*. 2008. Vol. 363. P. 3097–3105.
- Madsen O., Scally M., Douady C. J., Kao D. J., DeBry R. W., Adkins R., Amrine H. M., Stanhope M. J., de Jong W. W., Springer M. S. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals // *Nature*. 2001. Vol. 409. P. 610–614.
- Maryańska-Nadachowska A., Kuznetsova V. G., Gnezdilov V. M., Drosopoulos S. Variability in the karyotypes, testes and ovaries of planthoppers of the families Issidae, Caliscelidae, and Acanaloniidae (Hemiptera: Fulgoroidea) // *Eur. J. Entomol.* 2006. Vol. 103. P. 505–513.
- Melichar L. Monographie der Issiden (Homoptera) // *Abhandl. K. K. Zool.-bot. Ges. Wien*. 1906. Bd 3, H. 4. S. 1–327.
- Muir F. On the classification of the Fulgoroidea // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1930. Ser. 10. Vol. 6. P. 461–478.
- O'Brien L. B., Wilson S. W. Planthopper systematics and external morphology // Nault L. R., Rodriguez J. G. (eds). *The Leafhoppers and Planthoppers*. New York: J. Wiley & Sons, 1985. P. 61–102.
- Rasnitsyn A. P. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // *Contributions to Zoology*. 1996. Vol. 66, N 1. P. 3–41.
- Shcherbakov D. E. The earliest find of Tropicuchidae (Homoptera: Auchenorrhyncha), representing a new tribe, from the Eocene of Green River, USA, with notes on the fossil record of higher Fulgoroidea // *Russ. Entomol. J.* 2006. Vol. 15, N 3. P. 315–322.
- Shcherbakov D. E. An extraordinary new family of Cretaceous planthoppers (Homoptera: Fulgoroidea) // *Russ. Entomol. J.* 2007. Vol. 16, N 2. P. 139–154.
- Shelford R. Observations on some mimetic insects and spiders from Borneo and Singapore. With appendices containing descriptions of new species by R. Shelford, Dr. Karl Jordan, C. J. Gahan, the Rev. H. S. Gorham, and A. Senna // *Proc. Zool. Soc. London*. 1902. Vol. 2. P. 230–284.
- Spinola M. Sur les Fulgorelles, sous-tribu de la tribu des Cicadaires, ordre des Rhynogotes. Suite // *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 1839. Vol. 8. P. 339–454.
- Stroiński A., Gnezdilov V. M., Bourgoïn T. Sub-brachypterous Ricaniidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) of Madagascar with morphological notes for these taxa // *Zootaxa*. 2011. N 3145. P. 1–70.
- Stroiński A., Szwedo J. *Thionia douglundbergi* sp. n. from the Miocene Dominican amber (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) with notes on extinct higher planthoppers // *Ann. Zool. (Warszawa)*. 2008. Vol. 58, N 3. P. 529–536.
- Suc J.-P. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe // *Nature*. 1984. Vol. 307. P. 429–432.
- Szwedo J. Amber and amber inclusions of planthoppers, leafhoppers and their relatives (Hemiptera, Archaeorrhyncha et Clypaeorrhyncha) // *Denisia 04, zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums, N. F.* 2002. Vol. 176. P. 37–56.
- Szwedo J., Bourgoïn T., Lefebvre F. Fossil planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) of the World. An annotated catalogue with notes on Hemiptera classification. Warszawa: Studio 1, 2004. 199 p. + 8 pls.
- Szwedo J., Stroiński A. Redescription of *Tritophania patruelis* Jacobi, 1938 from Eocene Baltic amber (Hemiptera: Nogodinidae) // *Ann. Zool. (Warszawa)*. 1999. Vol. 49, N 3. P. 203–207.
- Szwedo J., Stroiński A. Austrini — a new tribe of Tropicuchidae planthoppers from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Fulgoromorpha) // *Ann. Soc. entomol. Fr. (n. s.)*. 2010. Vol. 46, N 1–2. P. 132–137.

- Urban J. M., Cryan J. R. Evolution of the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea) // *Molec. Phylogen. Evol.* 2007. Vol. 42. P. 556—572.
- Yeh Wen-Bin, Yang Chung-Tu, Hui Cho-Fat. Phylogenetic relationships of the Tropiduchidae-group (Homoptera: Fulgoroidea) of planthoppers inferred through nucleotide sequences // *Zool. Stud.* 1998. Vol. 37, N 1. P. 45—55.
- Yeh Wen-Bin, Yang Chung-Tu, Hui Cho-Fat. A molecular phylogeny of planthoppers (Hemiptera: Fulgoroidea) inferred from mitochondrial 16S rDNA sequences // *Zool. Stud.* 2005. Vol. 44, N 4. P. 519—535.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
E-mail: vmgnezdilov@mail.ru

Поступила 19 IX 2012.

SUMMARY

The term «issidisation» is proposed to describe the formation of the specific box-like body shape (including forewings) in several planthopper families (Acanaloniidae, Caliscelidae, Issidae, Nogodinidae, Tropiduchidae). The parallel radiation resulting from adaptation to semi-arid and arid conditions is suggested as the cause of issidisation. The possibly rapid rate of evolution of higher Fulgoroidea and especially Issidae is discussed. The pyrogenic renewal in Mediterranean-type communities is conjectured to be the cause of sympatric speciation of the Mediterranean insects.