

На правах рукописи

ГНЕЗДИЛОВ
Владимир Михайлович

ЦИКАДОВЫЕ СЕМЕЙСТВА ISSIDAE (HEMIPTERA, FULGOROIDEA)
ЗАПАДНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2016

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. Иссиды (Issidae) – всеветно распространенное семейство, одно из самых богатых видами среди фулгороидных цикадовых (Fulgoroidea). К настоящему времени в мировой фауне описано более 1000 видов в 173 родах (Гнездилов, 2013; Bourgoïn, 2016), в том числе из Западной Палеарктики указано 57 родов с более чем 400 видами (Gnezdilov et al., 2014; Гнездилов, 2016).

Необходимость изучения этой группы насекомых продиктована ее таксономическим разнообразием и тем, что иссиды, будучи эпифитобионтами и в большинстве своем полифагами, выступают в роли обычных обитателей древесно-кустарниковых ассоциаций на пространствах от северного до южного суббореальных поясов. В частности, иссиды широко представлены на территории южной России и сопредельных регионов. Есть среди иссид и хозяйственно значимые виды – представители рода *Agalmatium*, отмеченные в качестве вредителей виноградной лозы, плодовых и эфирномасличных культур (Doering, 1958; Батиашвили, Деканоидзе, 1973; Чумак, 2005).

Анализ фауны иссид Западной Палеарктики служит решению важной задачи структурирования биологического разнообразия на Земле с целью более рационального его использования и представляет собой надежную модель для разработки теоретических вопросов биогеографии и фауногенеза насекомых.

Большое значение для разработки системы фулгороидных цикадовых имеет решение проблемы разграничения семейств Issidae, Caliscelidae, Acanaloniidae, Tropiduchidae и Nogodinidae, представители которых традиционно объединялись в составе семейства Issidae *sensu lato* в силу так называемого «иссидообразного» внешнего облика. Уточнение классификации и состава этих групп приводит к пересмотру концепций их глобального распространения и истории расселения, а также дает необходимое основание для дальнейших филогенетических исследований Fulgoroidea и цикадовых в целом.

Степень разработанности темы исследования. Выбор фауны семейства Issidae Западной Палеарктики в качестве предмета изучения определяется, во-первых, цельностью этой фауны, которая, по-видимому, имеет монофилетическое происхождение, что подкрепляется полученными морфологическими данными, во-вторых, высокой степенью изученности – большая часть таксонов выявлена (Gnezdilov et al., 2014) и, в-третьих, физико-географической обособленностью региона (Емельянов, 1974). Несмотря на то, что фауна семейства Issidae Западной Палеарктики является одной из богатейших региональных фаун мира, она никогда до сих пор не была предметом комплексного исследования, родовая система и классификация не были полностью разработаны, хорологического и филогенетического анализов не проводилось.

Цель и задачи работы. Комплексное изучение фауны цикадовых семейства Issidae Западной Палеарктики, с уточнением классификации, особенностей морфологии, биологии, распространения и эволюции. В ходе работы решались следующие задачи.

1. Установление объема и состава семейства Issidae *sensu stricto* с уточнением и упорядочением родовой системы западнопалеарктической подтрибы Issina.

2. Создание подробной морфологической характеристики семейства.

3. Обобщение сведений по биологическим особенностям представителей семейства.

4. Описание распространения семейства Issidae в целом и хорологический анализ фауны Западной Палеарктики.

5. Выяснение филогенетических отношений западнопалеарктических родов Issidae на основе анализа морфологических данных.

6. Выдвижение гипотезы о возникновении семейства Issidae и путях формирования мировой фауны.

7. Разработка фауногенетического сценария для Issidae Западной Палеарктики.

Научная новизна. Впервые выявлен объем семейства Issidae *sensu stricto* в составе номинативного подсемейства с 3 трибами – Issini, Hemisphaeriini, Parahiraciini и уточнен их родовой состав. Трибу Issini предложено рассматривать в составе двух подтриб – Issina и Thioniina. Ревизованы классификации и состав близких к Issidae семейств Caliscelidae, Tropiduchidae, Nogodinidae, Acanaloniidae и Ricaniidae. Предложены новые системы на уровне подсемейств и триб для семейств Caliscelidae с установлением двух новых подтриб (Coinquendina и Pteriliina) и Tropiduchidae с установлением двух новых триб (Chrysopuchini и Parathisciini). Семейство Ricaniidae предложено рассматривать в составе двух подсемейств, одно из которых – Pharsalinae установлено как новое.

В общей сложности описаны как новые: 2 подсемейства, 3 трибы, 2 подтрибы, 73 рода и подрода и 111 видов, в том числе в семействах Issidae (1 подтриба, 42 рода и подрода, 64 вида), Caliscelidae (2 подтрибы, 17 родов, 22 вида), Ricaniidae (1 подсемейство, 4 рода, 11 видов), Tropiduchidae (2 трибы, 4 рода, 9 видов), Nogodinidae (1 подсемейство, 1 триба, 4 рода, 4 вида), Flatidae (1 род, 1 вид) и Acanaloniidae (1 род). Установлено 80 синонимов, в том числе 3 – на уровне трибы, 35 – на уровне рода и 42 – на уровне вида. Предложено 167 новых комбинаций. На материале Западной Палеарктики установлено 16 новых родов и подродов и описано 32 новых вида из семейства Issidae.

Обосновано морфологическими признаками копулятивного аппарата включение триб Trienorini и Elicini в состав семейства Tropiduchidae, трибы Tongini – в состав семейства Nogodinidae, а трибы Adenissini – в состав семейства Caliscelidae. Установлена синонимия Elicini и Gaetuliina. Ревизован состав трибы

Colpopterini и обоснован ее перенос из семейства Issidae в состав семейства Nogodinidae в ранге подсемейства. Ревизована триба Adenissini Dlabola с подразделением ее на четыре подтрибы.

Впервые обобщены и проанализированы морфологические и анатомические особенности семейства Issidae с анализом строения и жилкования передних и задних крыльев, строения гениталий самцов и самок. На основе выявленных паттернов жилкования передних и задних крыльев обосновано представление о примитивном и продвинутом состояниях в семействе; рассмотрены этапы редукции заднего крыла.

Впервые обобщены сведения по биологии представителей семейства Issidae.

Впервые предложена гипотеза о возникновении и расселении семейства Issidae.

Впервые проанализировано распространение семейства Issidae *sensu stricto* в объеме мировой фауны, выявлены характер распространения триб и уровень эндемизма отдельных хорионов. Показана бедность афротропической, австралийской и океанической фаун семейства. Установлено отсутствие представителей семейства в Южной Африке, на Мадагаскаре, Коморских и Сейшельских островах, показан адвентивный характер фауны Маскаренских островов.

Впервые целиком выявлена фауна иссид Западной Палеарктики в трактовке А.Ф. Емельянова (1974), с детальным хронологическим анализом (до вида) и выявлением центров диверсификации родов и подродов.

Впервые проведен филогенетический анализ подтрибы Issina на уровне родов и подродов.

Теоретическое значение и практическая ценность работы.

Постулировано возникновение семейства Issidae в эоцене в Юго-Восточной Азии с последующим распространением в Палеарктику и Америку (через Берингийский перешеек) и его сравнительно недавнее проникновение в Австралию и тропическую Африку.

Предложен фауногенетический сценарий для Issidae Западной Палеарктики.

Описан феномен «иссидизации», проявляющийся в возникновении сходных биоморф – иссидного внешнего облика, что отражено в коробчатой форме тела, облакаемого колеоптероидными передними крыльями, у представителей разных семейств высших фулгороидных цикадовых (Issidae, Caliscelidae, Tropiduchidae, Nogodinidae, Acanaloniidae, Ricaniidae, Flatidae). Рассмотрен феномен параллельно-конвергентного возникновения вентрально изогнутого яйцеклада у представителей семейств Issidae и Nogodinidae.

Обоснована важность использования признаков строения гениталий самцов и самок при диагностике родов в семействе Issidae и для доказательства самостоятельности семейств Caliscelidae, Tropiduchidae, Ricaniidae, Nogodinidae и

Acanaloniidae. Дополнена номенклатурная часть морфологии гениталий самцов и самок на основе работ Т. Бургуэна (Bourgoin, 1993) и Яна и Чана (Yang, Chang, 2000) применительно к иссидоидной группе семейств высших Fulgoroidea.

Составлены и опубликованы иллюстрированные определительные таблицы родов и подродов Issidae Западной Палеарктики с фотографиями 95 видов (от одного до пяти представителей для каждого рода и подрода), что впервые в мировой практике позволяет даже непрофессионалам идентифицировать представителей семейства. В ходе работы по ревизии состава семейства Issidae *sensu lato* выполнены обзоры родов в фаунах Северной и Южной Америки и Австралии (с публикацией определительной таблицы в Интернете). Завершены ревизии родов *Issus sensu lato*, *Hysteropterum sensu lato*, *Bardunia*, *Falcidius*, *Mycterodus* (подрод *Semirodus*), *Latilica* (группа видов *maculipes*), *Oronoqua* и *Semissus*.

Установлен завоз средиземноморского вида *Agalmatium bilobum* в Калифорнию (США) и зафиксирован первый случай завоза неарктического вида *Thionia simplex* в Европу.

Подготовлены три видовых очерка для Красной книги Краснодарского края и один очерк для списка особо охраняемых видов Кавказского заповедника.

Материалы диссертации использованы в учебном практикуме со студентами Аграрного университета Афин (Греция).

Положения, выносимые на защиту.

1. Семейство Issidae *sensu stricto* представлено номинативным подсемейством с 3 трибами: Issini Spinola, Hemisphaeriini Melichar и Parahiraciini Cheng et Yang. Трибу Issini следует рассматривать в составе двух подтриб – Issina Spinola и Thioniina Melichar.

2. Возникновение семейства Issidae может быть датировано эоценом и связано с Юго-Восточной Азией, что подтверждается присутствием в этом регионе всех триб семейства, наибольшим таксономическим разнообразием и сравнительной бедностью афротропической, австралийской и океанической фаун.

3. Основные этапы эволюции и диверсификации подтрибы Issina связаны с Западной Палеарктикой, где наибольшего разнообразия эта группа достигает в Средиземноморье.

4. В составе подтрибы Issina на основе филогенетического анализа выявляются 7 групп родов, последовательная дивергенция которых отражает основные этапы эволюции группы, обусловленные продвижением сообществ средиземноморского типа с востока на запад в течение кайнозоя и освоением типичных средиземноморских, степных, полупустынных и мезофитных стаций представителями Issina с переходом от обитания преимущественно на древесно-кустарниковой растительности к обитанию на травянистых растениях.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты исследований, ставших основой настоящей работы, докладывались на отчетной научной сессии ЗИН РАН (2015), на научных семинарах Национального музея Уэльса (National Museum Wales, Cardiff, United Kingdom) (2003) и Энтомологического музея Северо-Западного университета Китая (Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi, China) (2014), на российских и международных конгрессах: 11th International Auchenorrhyncha Congress, Potsdam/Berlin, Germany, 2002; 3rd European Hemiptera Congress, Saint Petersburg, Russia, 2004; 12th International Auchenorrhyncha Congress, Berkeley, USA, 2005; 14. Tagung der mitteleuropäischen Zikaden, Ivrea, Italy, 2007; 4th European Hemiptera Congress, Ivrea, Italy, 2007; 13-й съезд Русского энтомологического общества, Краснодар, Россия, 2007; 5th European Hemiptera Congress, Velence, Hungary, 2009; 13th International Auchenorrhyncha Congress, Vaison-la-Romaine, France, 2010; 1st Iranian International Congress of Entomology, Tehran, Iran, 2015.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 2 монографии и 89 журнальных статей общим объемом 67 печатных листов, из которых 66 работ опубликованы в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК РФ.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав с результатами собственных исследований, заключения, выводов, списка литературы, насчитывающего 689 наименований, в том числе 492 на иностранных языках, и приложения (130 страниц) с тремя списками, 5 текстовыми таблицами и 66 таблицами рисунков. Основной текст работы изложен на 314 страницах, включая 45 рисунков.

Благодарности. Успех моей работы во многом был обеспечен участием и добрым отношением ко мне моих коллег и друзей. Я искренне признателен проф. А.Ф. Емельянову, проф. В.Г. Кузнецовой, проф. И.М. Кержнеру, д.б.н. Б.А. Коротяеву, д.б.н. А.В. Бочкову, к.б.н. Л.Н. Анисюткину, к.б.н. Ф.В. Константинову, д.б.н. В.А. Кривохатскому, д.б.н. М.Г. Волковичу, М.Ю. Долговской и д.б.н. С.Ю. Синёву (Санкт-Петербург, Россия), к.б.н. И.В. Землянкой и А.А. Попову (Волгоград, Россия), к.б.н. А.Е. Аничкину (Москва, Россия), проф. А. Дрозопулосу и д-ру А. Тсагкарakis (Афины, Греция), проф. Т. Бургуэну, д-ру А. Сулье, д-ру Д. Уврару и г-ну Л. Февру (Париж, Франция), д-ру Х. Дуффелсу (Амстердам, Нидерланды) и д-ру К. ден Биману (Улвенхут, Нидерланды), д-ру В. Маццони и д-ру А. Лукки (Пиза, Италия), д-ру П. Кменту (Прага, Чехия), д-ру П. Лаутереру и д-ру И. Маленовскому (Брно, Чехия), г-ну М. Уэббу (Лондон, Великобритания), д-ру М. Уилсону (Кардифф, Великобритания), г-ну Ж. Констану (Брюссель, Бельгия), проф. Г. Гох, д-ру М. Аше, д-ру Р. Мюлеталеру и д-ру Ю. Деккерт (Берлин, Германия), проф. К. Шеницеру (Мюнхен, Германия), г-ну А. Оросу (Будапешт, Венгрия), д-ру А. Марьянской-Надаховской (Краков, Польша), д-ру А. Строинскому (Варшава, Польша), проф. И.Д. Митяеву (Алма-Ата, Казахстан), д-ру Г. Линдбергу (Стокгольм, Швеция), д-

ру Х. Абдул-Нуру (Ливан), д-ру Г. Селяку (Словения), д-ру А. Гъоновой и г-ну И. Гъонову (София, Болгария), д-ру А. ван Хартену (Португалия), д-ру Э. Венденбауму (Гренобль, Франция) и многим другим. Я также глубоко признателен Лондонскому Королевскому Обществу (the Royal Society' London), Российскому фонду фундаментальных исследований (проекты 06-04-48427а, 08-04-00134а и 16-04-01143), фонду Александра Гумбольдта (Alexander von Humboldt Stiftung), Национальному музею естественной истории в Париже (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) и Российско-Вьетнамскому научно-технологическому центру (Хошимин, Вьетнам).

Содержание работы

Глава 1 Материал и методы исследования

Работа основана на материалах из коллекции Зоологического института РАН, а также из других российских и зарубежных музеев и частных собраний. Собственные сборы проводились в период с 2001 по 2015 гг. в различных регионах Старого Света (Россия (Краснодарский край), Болгария, Словения, Греция, Италия, Франция, Казахстан, Объединенные Арабские Эмираты, Мадагаскар, Вьетнам).

Сбор и обработка материала проводились стандартными энтомологическими методами. Насекомые для цитогенетических исследований фиксировались живыми в раствор этанола с ледяной уксусной кислотой (в соотношении 3 : 1), а для молекулярных исследований – в 96 %-ном этаноле.

При изучении и описании генитальных структур концевые сегменты брюшка подвергались мацерированию в кипящем 10%-ном растворе КОН в течение 1-2 минут с последующей промывкой в дистиллированной воде и помещением их в глицерин для изучения под световым микроскопом. В ходе изучения и описания материала были использованы стереомикроскопы Leica MZ95 и Микмед-1. Рисунки изготовлялись с применением камеры-обскуры.

Экстрагирование ДНК и последующее секвенирование с набором использованных праймеров осуществлялись по стандартной методике (Ceotto et al., 2008; Gnezdilov et al., 2015) на базе Музея естественной истории в Париже (Франция) и Национального института агрономических исследований в Монпелье (Франция). Полученные хроматограммы были просмотрены и переведены в нуклеотидные последовательности с помощью программы SEQUENCER, версия 4.10.1 для WINDOWS. Секвенсы выравнивались с использованием программы BioEdit, версия 7.2.5.

Реконструкция филогении проведена методом максимальной парсимонии с использованием программы PAUP, версия 4, и Байесова анализа с использованием программы MrBayes, версия 3.2. Подготовка матрицы признаков для филогении по морфологическим данным осуществлялась в программе

NEXUS Date Editor 0.5.0, а редактирование финальной кладограммы проведено в программе WINCLADA.

Для реконструкции филогении *Issina* по морфологическим данным в качестве внешней группы взят примитивный неотропический представитель подтрибы *Thioniina* (*Issidae*) – *Oronoqua deina*. Кроме того, в анализ включены еще два представителя *Thioniina* из родов *Eusarima* и *Chimetopon*. Всего задействовано 64 таксона – для анализа были взяты конкретные виды (по 1-2 вида от каждого рода и подрода). В анализ включены только качественные морфологические признаки (всего 78 признаков, в том числе: 20 – внешнее строение, 1 – окраска, 57 – гениталии самцов и самок), которым априорно придан равный вес.

Глава 2 Краткая физико-географическая характеристика региона Западной Палеарктики

Западная Палеарктика географически определяется как регион, ограниченный с запада Атлантическим океаном, с востока реками Инд и Енисей, а также горными системами Алтай, Тарбагатай, Центральный Тянь-Шань и Западный Памир, а с юга – тропическим геопоясом (Емельянов, 1974) (Рисунок 1). Приведена характеристика климата, типов ландшафтов и растительности данного региона.

Глава 3 Таксономический состав семейства *Issidae* и история изучения группы

3.1 Состав семейства *Issidae sensu stricto* с уточнением объема и классификации семейств иссидоидной группы *Fulgoroidea*

На основе анализа признаков копулятивного аппарата самцов (степень развитости фаллобазы и эдеагуса, наличие или отсутствие латерального зубца стилуса и характер его строения) и самок (характер строения гонапофизов VIII и IX) уточнены система и состав семейства *Issidae sensu stricto*, а также семейств *Caliscelidae*, *Tropiduchidae*, *Nogodinidae*, *Acanaloniidae* и *Ricaniidae*, представители которых в разное время включались в состав *Issidae sensu lato* (Melichar, 1906; Fennah, 1954; Metcalf, 1958). Разработаны современные классификации семейств *Issidae*, *Caliscelidae* и *Tropiduchidae* и уточнен состав семейств *Nogodinidae*, *Acanaloniidae* и *Ricaniidae* на уровне надродовых таксонов.

Семейство *Issidae Spinola sensu stricto* рассматривается в составе номинативного подсемейства с тремя трибами – *Issini Spinola, 1839*, *Hemisphaeriini Melichar, 1906* и *Parahiraciini Cheng et Yang, 1991*. Триба *Issini* рассматривается в составе двух подтриб *Issina Spinola, 1839* (= *Hysteropterinae Melichar, 1906*, = *Agalmatiina Gnezdilov, 2002*) и *Thioniina Melichar, 1906*.

Kirkaldy, 1907, Mithymnini Fennah, 1967, Pisachini Fennah, 1978, Varciiini Fennah, 1978, Epacriiini Fennah, 1978 и Lipocalliini Fennah, 1984), Gastriniinae Fennah, 1987 и Colpopterinae Gnezdilov, 2003.

Семейство Ricaniidae Amyot et Serville, 1843 рассматривается в составе двух подсемейств – Ricaniinae Amyot et Serville, 1843 и Pharsalinae Gnezdilov, 2009.

Семейство Acanaloniidae Amyot et Serville, 1843 рассматривается в составе только номинативного подсемейства с 6 родами – эндемика Нового Света.

3.2 История изучения фауны семейства Issidae Западной Палеарктики

Более 50 авторов приложили усилия к описанию многообразной фауны Issidae Западной Палеарктики, при этом более 70% описанных видов приходится на долю 11 авторов, среди которых И. Длабола, Р. Линнавуори, А.Ф. Емельянов, В.Н. Логвиненко, Э. де Бержевин, Л. Мелихар и Х. Линдберг. Начальный период изучения европейской и соответственно западнопалеарктической фауны приходится на конец XVIII – начало XIX века. Первая работа принадлежит Ж.-К. Фабрициусу, описавшему *Cicada coleoprata* из Германии (Fabricius, 1781) – типовой вид установленного им же рода *Issus* (Fabricius, 1803).

Дальнейшая история, охватывающая 200-летний период изучения Issidae Западной Палеарктики, может быть условно разделена на 4 временных отрезка в соответствии с вкладом тех или иных энтомологов в ее описание или с разработкой новых подходов к трактовке таксонов и использованием новых методов изучения группы: (1) 1821–1860 – предложен таксон ранга семейства – Issoides, который определил трактовку Issidae в его современном понимании, установлены роды *Mycterodus*, *Hysteropterum* и *Conosimus* (Spinola, 1839; Amyot, Serville, 1843; Mulsant, Rey, 1855); (2) 1861–1900 – впервые признаки строения гениталий самцов и самок использованы для идентификации видов и проиллюстрированы, установлен род *Falcidius* (Stål, 1866; Fieber, 1876, 1877; Gnezdilov et al., 2011); (3) 1901–1947 – публикация первого руководства по мировой фауне, планомерное описание фауны иссид стран Магриба, первые работы по биологии и анатомии отдельных видов (Melichar, 1906; Bergevin, 1915–1925; Sacchi, 1930); (4) 1948–2015 – ревизия семейства Issidae с пересмотром его объема и классификации, описание фаун Средней Азии, Передней Азии и Ирана, публикация определителей по региональным фаунам, первые данные по биоакустике, биомеханике и структуре сенсорных органов (Fennah, 1954; Metcalf, 1958; Емельянов, 1964, 1971; Emeljanov, 1999; Dlabola, 1971–1997; Митяев, 1971; Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2006; Holzinger et al., 2003; Гнездилов, 2003; Gnezdilov et al., 2014).

Глава 4 Морфологические и анатомические особенности представителей семейства Issidae

Дана подробная морфологическая характеристика семейства на основе анализа литературных и собственных данных. Рассмотрены строение и жилкование передних и задних крыльев, строение половой системы самцов и самок, яйца и личинки, особенности кариотипа.

Общий план строения. Представители семейства Issidae – это цикадовые небольших размеров, с длиной тела от 1.9 до 12.5 мм. Вторичный половой диморфизм выражается в больших размерах самок по сравнению с самцами. Тело (голова с передними крыльями) коробчатое, слегка сдавленное с боков (Issini), умеренно дорсовентрально уплощенное (Parahiraciini) или полусферическое (Hemisphaeriini). Метопы (лицо), как правило, широкая, или удлиненная, расширена над клипеусом, часто с медиальным и сублатеральными килями. Корифы (темя) часто короткая и широкая (поперечная) или продолговатая. Педицелл усика несет хорошо заметные сенсорные органы (плаки). Хоботок состоит из трех члеников, первый членик в 1.5 раза короче второго и третьего, примерно одинаковых по длине. Переднеспинка с широкой срединной частью и узкими (за глазами) латеральными полями. Среднеспинка длиннее переднеспинки, с обособленной вершиной – щитком. Есть полнокрылые и субмакроптерные-суббрахиоптерные виды. Задние крылья от хорошо развитых – трехлопастных – до рудиментарных. Передние ноги такой же длины, как средние, или несколько длиннее, задние ноги прыгательные – все иссиды обладают способностью к прыжку. Задние голени, как правило, с латеральными зубцами. Первый членик задних лапок с рядом апикальных зубцов на вентральной поверхности. Второй членик задних лапок несет только пару латероапикальных зубцов.

Переднее крыло. Форма и длина передних крыльев изменчива – от удлиненно-овальных до заметно расширяющихся к вершинному краю или приблизительно круглых. Многие виды обладают развитой в той или иной мере гипокостальной лопастью – пластинчатым расширением костального края крыла, лежащим перпендикулярно к крыловой пластинке. Радиус от многоветвистого до двуветвистого (большинство видов). Медиана у подавляющего большинства видов дву- или трехветвистая, за исключением *Caepovultus* (Issini) и *Flavina* (Parahiraciini) с одноветвистой медианой, а также *Darwallia* и *Tetrica* (Issini), у которых число жилок возрастает до 5–8. Подавляющее большинство ориентальных родов характеризуется ветвящимся (раздвоенным) передним кубитусом (CuA 2); западнопалеарктические роды, наоборот, отличаются преобладанием родов с не ветвящимся передним кубитусом (CuA 1).

Заднее крыло. У большинства видов, обитающих в тропических лесах, задние крылья развиты хорошо и имеют характерное трехлопастное строение, где боковой край крыла имеет две выемки – кубитальную на ремигиуме (примерно между CuA и CuP) и ваннальную на ваннусе (сразу за A₁), причем кубитальная выемка всегда более глубокая. В покое задние крылья сложены под передними благодаря двум или трем линиям перегиба (складкам) вдоль CuP, A₁ и

A_2 . Редукция затрагивает в первую очередь ваннус и постепенно захватывает ремигиум. Для трибы Parahiraciini характерно двулопастное крыло – в этом случае анальная лопасть ваннуса почти целиком исчезает. Радиус (R) разветвляется, как правило, за сцепочной лопастью. CuA и CuP у всех иссид стремятся к слиянию апикально. Часто CuA и CuP, сливаясь вершинами, уплощаются или утолщаются в месте слияния, перед впадением жилок в кубитальную выемку крыла (Thioniina). Типично дистальное раздвоение CuA. Частичное слияние Pcu и $A_{1.1}$, как правило, в средней части является распространенным состоянием, однако, у афротропических видов *Chimetopon camerunensis* и *Ikonza angolensis* A_1 ветвится, но не сливается с Pcu. Неслившиеся Pcu и A_1 имеются у миоценового представителя трибы Issini (Grimaldi, Engel, 2005). Для американских родов Issini характерна ветвящаяся вторая анальная жилка (A_2 2–4); для ориентальных, австралийского (*Orinda*) и афротропических (*Chimetopon*, *Ikonza*) родов Issini и Parahiraciini характерна простая вторая анальная жилка (A_2 1).

По-видимому постепенное укорочение и редукция заднего крыла в процессе эволюции связаны у иссид в первую очередь с колеоптеризацией (укорочением и уплотнением) передних крыльев, отказом от полета в пользу прыжка и, наконец, с переходом к обитанию в более ксерофитных условиях с низкорослой растительностью редколесного и полупустынного типов, либо, наоборот, в условиях сомкнутой густой растительности средиземноморского маквиса.

Гениталии самцов. Симметричные, за исключением некоторых Nemisphaerini. Пенис состоит из фаллобазы (его проксимальной части), которая получает название фаллотеки, или теки, и эдегуса (его дистальной части). Стилусы прикрывают пенис сзади и с боков в отсутствие генитальной вальвы. Фаллобаза в виде замкнутой трубки или цилиндра, окружающего эдегус, в общем плане расчленена на вентральную и две дорсолатеральные лопасти. Фаллобаза не срастается с эдегусом (они сочленены подвижно), отделена от анальной трубки мембраной и причленяется к верхним углам пигофора (изнутри) посредством парных выростов (рук) своего основания. Эдегус соединен со стилусами посредством базальной аподемы или эндоконнектива, который принимает форму ковша в проксимальной части. Эдегус представляет собой основание, соединенное с коннективом, по бокам основания имеются лопасти, от которых отходят (если развиты) вентральные крючки эдегуса; апикальные отростки эдегуса, как правило, слабо ветвятся субапикально.

Гениталии самок. Гоноплаки выпуклые, как правило, широкие, за исключением случаев формирования специализированного клювовидного яйцеклада (*Eupilis*, *Tempsa*), когда они приобретают функцию чехла (или ножен) для вторично удлинённых и суженных (стилетообразных) гонапофизов VIII и IX. Аналогичная модификация яйцеклада обнаружена также в семействе Nogodinidae (Colpopterinae) и, вероятно, обусловлена сходным способом

откладки яиц – в пазухи листьев, цветки, трещины коры и т. п. Гонапофизы IX сросшиеся в проксимальной части, подвижно сочленены с ковшеобразным мостом гоноспикулума. Между дистальными частями задних соединительных пластинок гонапофизов IX находится слабо пигментированная область – медиальное поле, которое может быть слабо выпуклым или преобразовано в длинный отросток (*Agalmatium*, *Iberanum*, *Tingissus* и др.). Между ползками и проксимальными частями задних соединительных пластинок гонапофизов IX располагаются слабо пигментированные области – латеральные поля, которые могут быть плоскими или выпячиваться в виде отростков. Гонапофизы VIII в виде зубчатых лопастей с апикальной и латеральной группами зубцов. Гонококса VIII представляет собой поперечную пластинку.

Яйцо и личинка. Яйца крупные, овальные, выпуклые с вентральной и вогнутые с дорсальной стороны, с одним микропиле на анимальном конце, хорион прозрачный, с полигональной скульптурой (Cobben, 1965). Личинки имеют 5 возрастов. У большинства Issini присутствуют поля восковых желез на VII и VIII тергитах (наиболее выражены на VIII), а *Hemisphaeriini* и *Parahiraciini* лишены этих полей (Cheng, Yang, 1991). Возрастные особенности личинок выражаются в строении и длине крыловых зачатков, числе сенсорных ямок на теле, вооружении голеней и строении и вооружении лапок задних ног.

Кариотип, число семенных фолликулов и овариол. Имеющиеся данные показывают, что кариотип самцов (диплоидный хромосомный набор) у большинства видов трибы Issini – $2n = 26 + X$, за исключением *Latilica maculipes* и *Brahmaloka* sp., у которых кариотип – $2n = 24 + X$, а также *Falciidius limbatus* с кариотипом $2n = 24 + \text{нео-XY}$ (Kuznetsova et al., 2010). Хромосомы голокинетического типа. Число семенных фолликулов варьирует от 4 до 30, однако модальным числом можно считать 10, поскольку у большинства видов это число колеблется в пределах 9–12, с наиболее частым показателем – 10 (Maryńska-Nadachowska et al., 2006). Число фолликулов варьирует как у разных видов одного рода, так и у разных индивидуумов одного вида и даже в двух семенниках одного индивидуума. Число овариол в одном яичнике колеблется от 6 до 13, при этом возможна разница в их числе в левом и правом яичниках одного индивидуума.

Глава 5 Биологические особенности семейства Issidae

Все иссиды относятся к эпифитобионтам и облигатным фитофагам. Личинки и имаго сосут на центральной жилке листа, на стеблях и побегах, а также высасывают клетки паренхимы. Для многих Fulgoroidea, к которым принадлежат иссиды, характерна флэмбибия, которая доказана, в частности, для *Issus coleoptratus* (F.) (Himmelsbach et al., 2016). Судя по имеющимся данным, большинство видов не проявляет узкой пищевой специализации, а предпочтение насекомыми тех или иных растений определяется скорее их биоморфой, нежели систематической принадлежностью. Многие виды связаны с

древесно-кустарниковой растительностью. Одной из особенностей группы является тяготение к аридным и семиаридным ландшафтам и к ксерофитным растительным сообществам (средиземноморского типа или опустыненным).

Яйца откладываются открыто на почву или на поверхность растений. Хорошо изученные в этом отношении виды рода *Agalmatium* откладывают яйца, покрытые кашицей из частиц грунта, сохраняющегося в геотеке, и затвердевающего на воздухе (Silvestri, 1934; Schlinger, 1958). Анализ литературных данных показывает, что иссиды являются унивольтинными видами. Зимуют яйца или личинки 1–3-го возрастов в прикорневой части растений, в верхних слоях почвы или на растениях.

Среди паразитов иссид указаны перепончатокрылые из семейств Aphelinidae и Mymaridae (Chalcidoidea) и Scelionidae (Platygastroidea), паразитирующие на яйцах *Agalmatium* spp., а также чешуекрылые из семейства Epiruopidae, паразитирующие на личинках *Thionia elliptica* вNearктике. Многие западнопалеарктические виды иссид также подвергаются заражению представителями Dryinidae (Aprocrita).

Рассмотрены случаи мимикрии у тропических представителей всех трех триб семейства Issidae. Обзор акустического поведения Issidae выполнен по работам Д.Ю. Тишечкина (Тишечкин, 1998; Tishechkin, 2003, 2006, 2008).

Глава 6 Хронологический анализ фауны семейства Issidae

Семейство Issidae в мировой фауне представлено 1037 видами и подвидами в 173 родах (Гнездилов, 2013; Bourgoïn, 2016). Триба Issini наиболее богата, она объединяет 138 родов с 767 видами и подвидами, и всеветно распространена. Трибы Hemisphaeriini и Parahiraciini значительно уступают Issini по видовому богатству и, по большей части, тяготеют в своем распространении к Ориентальному царству и только краями ареала заходят в Восточную Палеарктику и в Океанию. Триба Hemisphaeriini объединяет 18 родов с 201 видом и подвидом. Триба Parahiraciini объединяет 17 родов с 69 видами.

6.1 Особенности распространения мировой фауны

Представители семейства отсутствуют в Южной Африке (крайние находки двух видов рода *Ikonza* известны из Южной Анголы и Северной Намибии), на Мадагаскаре, Коморских и Сейшельских островах, в Новой Зеландии и на Тасмании. На Маскаренских островах представлены два адвентивных вида ориентального происхождения. В Океании иссиды известны только с Соломоновых островов и Фиджи.

Первой по количеству описанных видов является палеарктическая фауна, насчитывающая 70 родов с 450 видами и подвидами. Западнопалеарктическая фауна иссид включает 57 родов с 407 видами и подвидами, являясь богатейшей в отношении числа таксонов трибы Issini – 53 эндемичных рода подтрибы Issina. Фауна Восточной Палеарктики несравненно

беднее – 16 родов с 43 видами и подвидами, однако помимо Issini (5 родов, 14 видов) здесь также представлены Parahiraciini (8 родов, 14 видов) и Hemisphaeriini (3 рода, 15 видов и подвидов), причем 5 монотипических родов Parahiraciini – эндемики этого региона. Среди Hemisphaeriini нет ни одного эндемичного рода, а среди Issini – это лишь монгольский подрод *Stygiata* рода *Celyphoma*. Ориентальная фауна включает 71 род и 388 видов и подвидов, а именно, трибы Issini – 42 рода, 150 видов (36 родов – эндемики), Parahiraciini – 11 родов, 48 видов (9 родов – эндемики), Hemisphaeriini – 18 родов, 190 видов и подвидов (14 родов – эндемики). Фауна Неотропического царства насчитывает 24 рода с 137 видами и подвидами трибы Issini, при этом 22 рода – эндемики. В Неарктическом царстве иссиды распространены только на юге США и представлены 9 родами с 23 видами трибы Issini, при этом 5 родов являются эндемиками. Фауна Афротропического царства представлена лишь 6 родами с 20 видами, при этом 5 родов из 6 – эндемики. Фауна Океании крайне бедна – всего 2 вида из 2 родов триб Issini и Hemisphaeriini. Фауна Австралийского царства – 5 родов с 12 видами трибы Issini (3 рода – эндемики), которые известны лишь с территории Квинсленда и Нового Южного Уэльса.

6.2 Ареалогический анализ фауны Западной Палеарктики

При описании и типификации ареалов были использованы работы А.Ф. Емельянова (1974) и В.А. Кривохатского и А.Ф. Емельянова (2000). Все роды разделены на 10 групп в соответствии с локализацией центров их диверсификации – районов, в которых фауна имеет высокое таксономическое, морфологическое и генетическое разнообразие и большое число эндемиков (Наймарк, 2001): (1) общесредиземноморские (*Issus*, *Latissus*); (2) западнотропическое – с центрами диверсификации на Иберийском полуострове и в Северо-Западной средиземноморской Африке (18 родов, в том числе *Hysteropterum*, *Iberanum*, *Bergevinium* и др.); (3) латинские – с центром диверсификации на Апеннинских–Балканских горах (*Apedalmus*); (4) восточнотропическое – с центрами диверсификации на Балканах, Кавказе и в Передней Азии (19 родов, в том числе *Bubastia*, *Mycterodus*, *Tshurtshurnella* и др.); (5) с центром диверсификации в Причерноморье (*Alloscelis*, *Bootheca*); (6) с центром диверсификации на Аравийском полуострове (*Caepovultus*); (7) с центрами диверсификации в Иране (5 родов, в том числе *Cavatorium*, *Iranodus* и др.); (8) с центрами диверсификации в Гималаях и на Тайване (*Eusarima*); (9) с центром диверсификации в Тропической Африке (*Kovacsiana*); (10) с центрами диверсификации в Средней Азии и Монголии (6 родов, в том числе *Celyphoma*, *Scorlupaster* и др.). В числе инвазивных видов – *Thionia simplex* из Неарктики.

6.3 Оценка фаунистического богатства отдельных хорионов

Сравнительный анализ родового и видового разнообразия отдельных хорионов показал, что фауна Гесперийской (Средиземноморско-

Макаронезийской) вечнозеленолесной субтропической области наиболее богата и представлена 220 видами из 38 родов, среди которых 27 родов – эндемики. Подавляющее большинство таксонов представлено в Средиземноморской подобласти; Макаронезийская подобласть обладает скромной, но эндемичной фауной лишь одного рода *Issus*. Преобладают эгейские, левантйские и атласско-бетийские ареалы.

Фауна Европейской неморальной области представлена 24 видами из 6 родов с двумя типами ареалов – евксинским и среднеевропейским. По числу видов доминирует род *Mycterodus*. Эндемичных родов нет.

Фауна Скифской степной области представлена 11 видами из 6 родов. Здесь представлены три типа ареалов – доминирующий западнопричерноморский, а также широкопричерноморский и казахстанский. По числу видов доминирует род *Mycterodus*. Эндемичных родов нет.

Фауна Сетийской (Сахаро-Гобийской) пустынной области представлена 122 видами из 22 родов, из которых 6 родов – эндемики. Наиболее богатой является фауна Ирано-Туранской подобласти. Преобладают центральнотяньшанские, ангорские и загросские ареалы.

Фауна Ортрыйской области представлена лишь 2 видами из 2 родов, имеющими западногималайский ареал.

Глава 7 Филогения Issidae

Древеса, полученные на основе анализа генных нуклеотидных секвенсов, в первую очередь нацелены на выяснение родственных отношений таксонов ранга семейства в иссидоидной группе Fulgoroidea, давая, таким образом, отправную точку для трактовки семейства Issidae, а предпринятая в рамках данной работы попытка построения филогенетического древа по морфологическим данным направлена специально на выяснение родственных отношений родов подтрибы Issina.

7.1 Анализ молекулярно-генетических данных

К важным результатам анализа молекулярно-генетических данных следует отнести: (1) подтверждение самостоятельности (обособленности) Caliscelidae по отношению к Issidae; (2) факт объединения Elicini (= Gaetuliina) в одном кластере с «типичными» Tropiduchidae; (3) выявление поддержки положения Trienopini в составе Tropiduchidae в качестве сестринской группы к Tryptemorphini; (4) выявление трибальной системы Issidae в составе Issini, Parahiraciini и Hemisphaeriini; (5) указание на возможную монофилию западнопалеарктической фауны Issidae и на необходимость пересмотра подтрибальной системы Issini.

Масштабное по числу таксонов и охвату семейств Fulgoroidea исследование было выполнено Д. Крайан и Д. Урбан (Cryan, Urban, 2007) – в результате анализа 4 генных участков (18S и 28S рибосомальной ДНК, гистон

НЗ, ген бескрылости) была выявлена полифилия *Nogodinidae*, с одной стороны, и показано объединение *Gaetuliina* в одном кластере с «типичными» *Tropiduchidae* (*Cyphoceratopini*, *Tangiini*), с другой стороны, совпадающее с морфологическими данными (Gnezdilov, 2007). Первое филогенетическое древо собственно семейства *Issidae*, построенное Я. Сунем с соавторами (Sun et al., 2015) на основе анализа участков гена 18S рибосомальной ДНК и гена бескрылости у представителей 34 видов из 20 родов, впервые достоверно показывает самостоятельность триб *Issini*, *Parahiraciini* и *Hemisphaeriini*. Важным следствием этой кладограммы являются факт базальной дивергенции *Issini*, сестринские отношения *Parahiraciini* и *Hemisphaeriini*, а также поздняя дивергенция *Hemisphaeriini* в пределах семейства *Issidae*. В том же 2015 г. для изучения филогенетических отношений между семействами иссидоидной группы и для выяснения филогенетических отношений триб, подтриб и родов в пределах собственно *Issidae* были взяты представители 36 видов из 29 родов семейств *Issidae*, *Caliscelidae*, *Tropiduchidae*, *Nogodinidae*, *Ricaniidae*, *Dictyopharidae*, *Flatidae* и *Aphrophoridae* (Gnezdilov et al., 2015) – для анализа были использованы генные участки COI, 28S и 18S. На древе, полученном в результате парсимониального анализа, налицо монофилия калисцелид с поддержкой 98; получает подтверждение и подразделение подсемейства *Caliscelinae* на две трибы *Caliscelini* и *Peltonotellini* (поддержки 91 и 99 соответственно). Заслуживает внимания и поддержка (79) положения трибы *Trieporini* в качестве сестринской группы к трибе *Tryptemorphini* в составе семейства *Tropiduchidae*, предложенного ранее на основе строения гениталий самцов (Gnezdilov, 2007). Однако положение и взаимоотношения родов *Colpoptera*, *Bladina* и *Lollius* (*Nogodinidae*) и *Acanalonia* (*Acanaloniidae*) остаются на уровне неразрешенной политомии. Кластер собственно *Issidae* не получает заметной поддержки (ниже 50) на древе, однако расхождение *Bubastia taurica* и *B. ephialtes* по разным кластерам обосновано и морфологически – по строению гениталий самцов *B. ephialtes* выделен в отдельный род *Thalassana* (Гнездилов, 2016). Байесов анализ, выполненный с тем же набором данных, позволил предположить монофилетическое происхождение западнопалеарктической фауны иссид – *Issina* (поддержка 61) и показал сестринские отношения родов *Agalmatium* и *Hysteropterum* (с поддержкой 90), тем самым поставив вопрос о синонимии *Hysteropterina* и *Agalmatiina* (Гнездилов, 2016).

7.2 Анализ морфологических данных

Филогения, построенная на морфологических признаках, охватывает все роды подтрибы *Issina*, эволюция которой целиком прошла в древнесредиземной Палеарктике. Несмотря на слабость филогенетического сигнала, обусловленную обилием гомоплазий при малом числе уникальных синапоморфий, важным результатом полученной филогении стало выявление 7 группировок родов (Гнездилов, 2016), что вполне позволяет говорить о характере родственных

отношений таксонов в пределах подтрибы *Issina* и использовать эту схему для фауногенетических построений. К подтрибе *Issina* относятся все роды с редуцированными в той или иной степени задними крыльями. Подтриба *Thioniina* – почти целиком тропическая, к ней относятся таксоны с трехлопастными задними крыльями, в Западную Палеарктику заходит только род *Eusarima*.

Гипотетически предок западнопалеарктических *Issina* может быть охарактеризован следующим образом: обитатель деревьев и кустарников, откладывающий яйца на стебли растений или на поверхность грунта; метопа сравнительно широкая; передние крылья выдаются за вершину брюшка, без гипокостальной лопасти; задние клылья трехлопастные, CuA и CuP не слиты апикально, Pcu и A₁ свободные, без анастомоза; задние голени с 2 или 3 боковыми шипами; гоноплаки округлые; гонапофизы VIII с широким гребнем, имеющим полный набор зубцов в апикальной (3 зубца) и латеральной (4–5 зубцов) группах, медиальное поле гонапофизов IX с парой простых лопастей; фаллобаза скрывает эдеагус, который несет свободные апикальные отростки.

Среди современных таксонов, вероятно, в качестве наиболее близких к предковой форме западнопалеарктических иссид можно рассматривать афротропические виды *Chimetopon camerunensis* и *Ikonza angolensis* (Гнездилов, 2015, 2016). Эти виды обладают развитыми трехлопастными задними крыльями, что характерно для многих тропических лесных иссид, в частности, ориентальных и неотропических. Кроме этого, представители родов *Chimetopon* и *Ikonza* характеризуются свободной, не слившейся хотя бы частично с посткубитусом, дву- или трехветвистой первой анальной жилкой задних крыльев. Последний признак – свободные Pcu и A₁ – может считаться плезиоморфным, поскольку такое состояние жилок характерно для миоценового представителя иссид из мексиканского янтаря и представителей семейств *Tropiduchidae* и *Nogodinidae* (Grimaldi, Engel, 2005; Гнездилов, 2012).

В проведенном парсимониальном анализе в качестве внешней группы использован неотропический представитель подтрибы *Thioniina* – *Oronoqua deina* – обитатель древесных крон, претендующий на роль одного из самых примитивных таксонов в современной фауне семейства благодаря хорошо развитым передним крыльям, заметно заходящим за вершину брюшка и в покое накладывающимся вершинами, а также развитым трехлопастным задним крыльям без анастомозов между CuA и CuP и Pcu и A₁. В анализ также включены *Chimetopon camerunensis* и *Eusarima iranica* из *Thioniina*.

На кладограмме, представляющей собой строгий консенсус двух деревьев, полученных в результате апостериорного взвешивания 3960 уникальных равноэкономных деревьев (Рисунок 2 – на древе приведены начальные буквы родовых (подродовых) названий и полные видовые названия), таксоны с развитыми (трехлопастными) задними крыльями дивергируют базально – *Eusarima* и *Chimetopon* последовательно ответвляются в самом основании древа.

Далее дивергирует субмакроптерная группа в составе сестринских таксонов *Issus* и *Latissus*, где сохраняется умеренно развитая аноюгальная область, и уже за ней дивергирует крупный кластер, объединяющий таксоны с практически исчезнувшей анальной лопастью и таксоны с полностью редуцированным задним крылом. В общем плане, древо распадается на пара- и голофилетические кластеры, которые выстраиваются в ритме западных и восточных хронологических групп.

Группа родов *Issus* (*Issus*, *Latissus*) характеризуется уникальной синапоморфией – наличием парных пальцевидных выростов на внутренней стороне дорсолатеральных лопастей фаллобазы.

Группа родов *Conosimus* (монотипическая). *Conosimus* занимает обособленное положение в ряду западнопалеарктических родов в силу отсутствия субапикальных отростков дорсолатеральных лопастей фаллобазы и наличия резко выпуклого в средней части заднего края пигофора. На кладограмме (Рисунок 2) роды *Conosimus* и *Granum* сведены в один кластер по признаку ветвления радиуса и медианы передних крыльев на одном уровне, однако этот признак не является уникальной синапоморфией этой группы таксонов. По общему строению пениса (круто изогнутая фаллобаза, вздутая в нижней части; круто загнутые вентральные крючки эдеагуса) *Granum* близок к роду *Falcidius* и, таким образом, может быть ассоциирован с группой родов *Bubastia*.

Обособленное базальное положение рода *Scorlupaster* на древе также кажется ошибочным. За счет выпуклой базальной половины фаллобазы (что отмечено также в роде *Inflatodus*) и наличия пары удлиненных боковых выростов в ее основании (как и в роде *Lethierium*) *Scorlupaster* может быть ассоциирован с группой родов *Phasmena*.

Группа родов *Mycterodus* (*Mycterodus*, *Acrestia*, *Thalassana*, *Alloscelis*, *Tshurtshurnella*, *Montissus*, *Zopherisca*). Этот крупный кластер обоснован синапоморфией – фаллобаза не покрывает верхнюю часть эдеагуса, которая хорошо заметна снаружи. Здесь выделяются два подкластера, один из которых соответствует группе *Acrestia–Thalassana*, а другой группе *Alloscelis–Tshurtshurnella–Montissus–Zopherisca–Mycterodus*. Роды *Acrestia* и *Thalassana* четко отличается от родов другого подкластера тесно сближенными, но не сросшимися лопастями медиального поля гонапофизов IX. Подкластер *Alloscelis–Tshurtshurnella–Montissus–Zopherisca–Mycterodus* поддержан уникальной синапоморфией – апикальные отростки эдеагуса срастаются в виде цилиндра.

Группа родов *Bubastia* (*Bubastia*, *Palmallorcus*, *Webbisanus*, *Apedalmus*, *Falcidius*, *Numidius*, *Semissus*, *Latilica*, *Kovacsiana*). Роды объединены в одном кластере по признакам строения фаллобазы и анальной трубки самок. Здесь базально дивергирует *Bubastia*, далее дивергирует группа сестринских таксонов *Palmallorcus* и *Webbisanus*, поддержанная признаками соединения корифы и метопы под острым углом и слабо дуговидными или почти прямыми

дистальными частями задних соединительных пластинок гонапофизов IX. Следующая сестринская группа образована двумя видами рода *Apedalmus*. Подкластер, объединяющий роды *Numidius*, *Falcidius*, *Semissus*, *Latilica* и *Kovacsiana*, сформирован благодаря признаку раздвоенных апикальных отростков эдеагуса. Все эти роды, за исключением *Falcidius*, также характеризуются многоветвистым радиусом (три и более ветвей) переднего крыла. С этой группой родов может быть ассоциирован и кластер *Libanissum–Anatolodus*, дивергирующий на древе отдельно – эти роды сходны по строению дорсолатеральных лопастей фаллобазы, имеющих вид вертикально удлиненного воротника, и по вогнутой фаллобазе ниже ее вентральной лопасти, однако эти признаки не являются уникальными синапоморфиями этой группы родов, а характерны также для *Palmallorcus* и *Numidius* – членов группы родов *Bubastia*. Кроме указанных признаков, еще и медиальное поле гонапофизов IX с одной лопастью сближают *Anatolodus* и *Libanissum* с родами группы *Bubastia*.

Группа родов *Phasmena* – крупнейший кластер (*Mulsantereum*, *Inflatodus*, *Bergevinium*, *Quadriva*, *Iranodus*, *Lethierium*, *Sfaxia*, *Caepovultus*, *Pentissus*, *Cavatorium*, *Brachyprosopa*, *Celyphoma*, *Tautoprosopa*, *Anatonga*, *Phasmena*), формально поддержанный наличием длинной шейки стилуса, что, однако, не является уникальной синапоморфией. В этом кластере базально дивергируют роды *Mulsantereum* и *Inflatodus*. Далее последовательно дивергируют подкластеры, сформированные тандемами родов *Lethierium–Bergevinium* и *Quadriva–Iranodus*. Апикальный подкластер объединяет роды (с преобладанием ирано-туранских) с одним боковым шипом на задних голених (*Anatonga*, *Brachyprosopa*, *Caepovultus*, *Cavatorium*, *Celyphoma*, *Pentissus*, *Phasmena*, *Tautoprosopa*) и *Sfaxia*, представители которого вовсе лишены боковых шипов. Внутри этого подкластера *Sfaxia* группируется с родами *Pentissus* и *Caepovultus* по наличию простых поперечных килей гоноплак и слабо дуговидно изогнутым или почти прямым дистальным частям гонапофизов IX. Сестринская группа *Pentissus–Caepovultus* обоснована наличием двуветвистого переднего кубитуса (CuA 2) передних крыльев. Естественно выглядит апикальная группа, объединяющая роды *Tautoprosopa*, *Anatonga* и *Phasmena*, – эти таксоны группируются по субапикально отходящим от эдеагуса вентральным крючкам и по наличию боковых килей фаллобазы ниже вентральной лопасти.

Род *Pamphylium*, дивергирующий в основании кластера, объединяющего группы родов *Hysteropterum* и *Kervillea*, по отчетливо расширенным к вершинному терминальному краю передним крыльям сближается с родом *Latematium*, а по наличию пары вертикальных лопастей на вентральной лопасти фаллобазы – с родом *Corymbius*. Таким образом, этот таксон может быть ассоциирован с группой родов *Kervillea*.

Группа родов *Kervillea* (*Kervillea*, *Scorlupella*, *Rhissolepus*, *Corymbius*, *Bootheca*, *Pseudohemisphaerius*, *Atticus*, *Latematium*) обоснована признаками строения фаллобазы и рассеченными гоноплаками (не слившиеся лопасти Gr 1 и

Oronoqua deina

группа Issus

группа Conosimus

группа Mycterodus

группа Bubastia

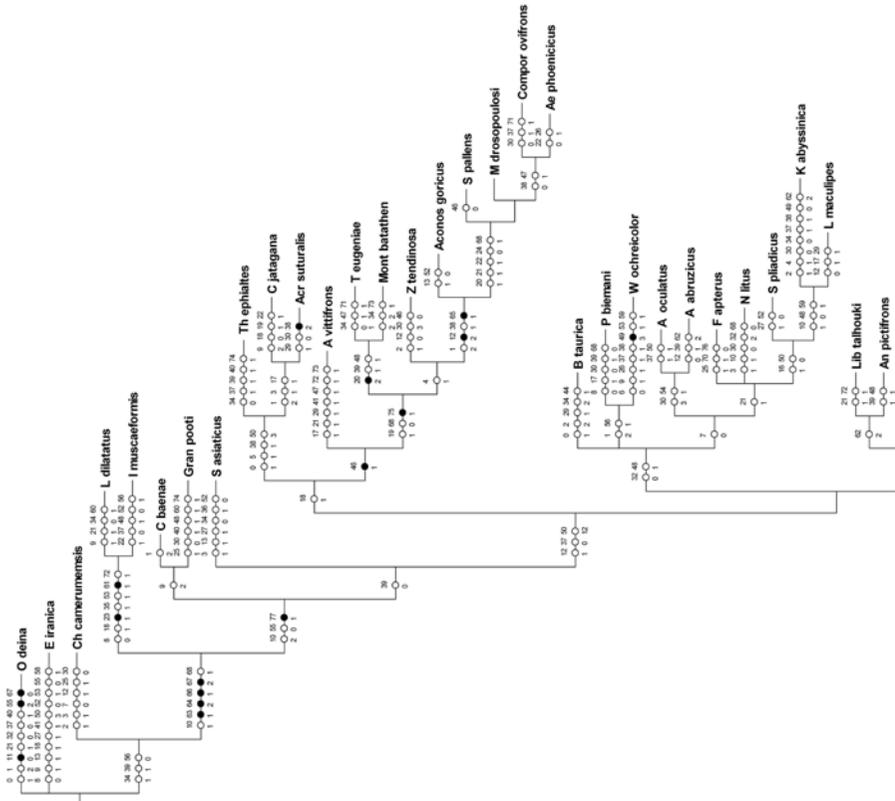
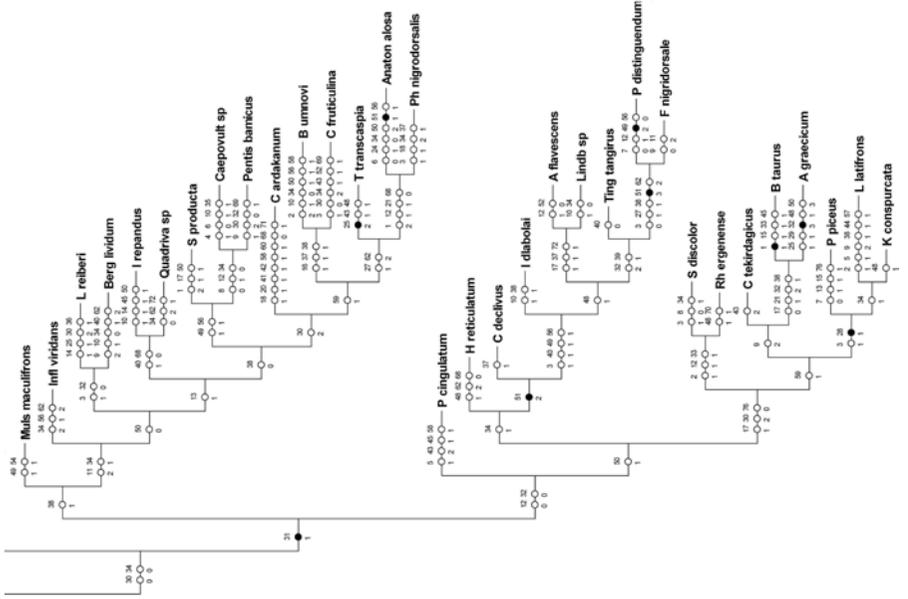


Рисунок 2 – Филогенетические связи родов подтрибы Issina.



група Phasmata

група Hysteroptera

група Kervillea

Гр 2). Сестринская группа *Scorlupella–Rhissolepus* обоснована наличием у представителей этих родов поперечной субапикальной полосы слабой склеротизации дорсолатеральных лопастей фаллобазы. Субкластер родов *Pseudohemisphaerius–Latematium–Kervillea* подкреплен уникальной синапоморфией – дорсолатеральные лопасти фаллобазы с парой длинных складок, острых на вершинах и прикрывающих вентральную лопасть фаллобазы.

Группа родов *Hysteropterum* (*Agalmatium*, *Clybeccus*, *Iberanum*, *Lindbergatium*, *Tingissus*, *Hysteropterum*, *Palaeolithium*, *Fieberium*). Здесь базально дивергирует *Hysteropterum*, а подкластер, объединяющий все остальные роды этой группы, обоснован признаками строения яйцевода, где медиальное поле гонапофизов IX выпуклое и имеет отчетливый вырост, часто направленный к их основанию. Сестринское положение родов *Agalmatium* и *Lindbergatium* обосновано, в частности, наличием полукруглых субапикальных выростов дорсолатеральных лопастей фаллобазы, близким к прямому верхним углом пифофора и наличием треугольных выростов вершинных углов анальной трубки самцов. Клада сестринских таксонов *Palaeolithium* и *Fieberium* обоснована уникальным строением медиального поля гонапофизов IX, несущего пару характерных выростов-лопастей, наличием длинных и узких субапикальных выростов дорсолатеральных лопастей фаллобазы и угловато выступающим задним краем гоноксы VIII.

Глава 8 История формирования фауны семейства Issidae

8.1 О возникновении семейства Issidae и путях формирования мировой фауны

Ископаемые остатки высших фулгориоидов весьма немногочисленны, что затрудняет поиск предковых форм. По данным Я. Шведа (Szwedo, 2002), семейства иссидоидной группы, вероятно, возникли на рубеже мела и палеогена и претерпели бурную диверсификацию в эоцене–миоцене. Достоверно Issidae *sensu stricto*, а именно триба Issini, известны с раннего/среднего миоцена из мексиканского и доминиканского янтарей (Wu, 1997; Poinar, Poinar, 1999; Grimaldi, Engel, 2005), где представлены современные роды неотропической фауны, в частности род *Thionia* (Stroiński, Szwedo, 2008). Таким образом, возраст Issidae на данном этапе можно определить как эоценовый. Согласно существующим представлениям, территория возникновения группы определяется, во-первых, по обитанию в этом районе двух и более сестринских таксонов – эндемиков этого района (Cracraft, 2001) и, во-вторых, по родовому разнообразию (Briggs, 2003). Исходя из этого центр возникновения семейства Issidae можно определить как территорию современного Ориентального царства или региона Юго-Восточной Азии, поскольку именно здесь представлены все трибы этой группы и, в частности, две трибы *Hemisphaeriini* и *Parahiraciini* – практически эндемики этого царства (Гнездилов, 2013), которые являются

сестринскими группами согласно недавнему молекулярно-филогенетическому исследованию (Sun et al., 2015). На позднее (эоценовое) возникновение семейства Issidae указывает его неполное расселение по пригодной суше, оно же дает основание предположить, что очаг возникновения группы находился в Юго-Восточной Азии. Доказательствами сравнительно недавнего происхождения Issidae являются, в частности, факты отсутствия иссид на юге и юго-востоке Африки, на Мадагаскаре и прилежащих островах, за исключением адвентивных видов ориентального происхождения (Gnezdilov, 2009; Гнездилов, 2013), в Новой Зеландии и на Тасмании, и бедность фаун Австралии, где иссиды обнаружены только в восточной части континента (Квинсленд, Новый Южный Уэльс), и тропической Африки в целом. Практически нет иссид и на тихоокеанских островах – они известны только с ряда мелких островов Индонезии, Соломоновых островов и Фиджи.

Отсутствие иссид на Мадагаскаре и прилежащих островах могло бы быть объяснено трудностью преодоления водных пространств субмакроптерами, если бы не присутствие иссид на удаленных островах, таких как Мадейра и Канарские острова, обладающих собственной эндемичной фауной (Remane, 1985). С этой позиции более вероятным представляется сценарий, при котором Issidae еще отсутствовали на юге и юго-востоке Африки в период колонизации Мадагаскара, Коморских, Сейшельских и Маскаренских островов представителями других семейств, таких как Tropicoduchidae, Ricaniidae и Caliscelidae. Это, в свою очередь, дает основание предположить сравнительно позднюю колонизацию иссидами Афротропического региона в целом. Обзор австралийской фауны иссид (Gnezdilov, Fletcher, 2010) позволяет говорить о том, что описанная на сегодняшний день фауна Австралии является дериватом ориентальной фауны. Отсутствие иссид в Новой Зеландии можно объяснить давней изоляцией архипелага, который уже в палеоцене представлял собой массив суши, отделенный от Австралии и Антарктики (Ахметьев, 2004), или изменениями в составе фауны, связанными с плейстоценовыми оледенениями (Еськов, 1984), но Тасмания до недавнего времени была тесно связана с Южной Австралией и если бы иссиды были в Австралии в плиоцене они наверняка были бы и на Тасмании, поскольку в настоящее время там имеются субтропические гумидные (вечнозеленолесные) сообщества, представленные также на юго-восточном побережье Нового Южного Уэльса (Исаченко, Шляпников, 1989). Напрашивается вывод о том, что иссиды проникли в Австралию лишь при возникновении сухопутной связи с Новой Гвинеей в плиоцене–плейстоцене и соответственно «добрались» до Южной Австралии уже к моменту образования Бассова пролива, отделившего Тасманию от Австралии. Реальная возможность фаунистических обменов между Юго-Восточной Азией (Индокитай плюс Зондский архипелаг) с одной стороны и Австралией, включая большую часть Новой Гвинеи, с другой стороны, могла установиться не раньше олигоцена–миоцена (Hall, 1996).

В Америку иссиды, вероятно, проникли через Берингию из Юго-Восточной Азии (в широком смысле). В частности, по характеру жилкования заднего крыла (свободные, без анастомозов жилки CuA и CuP и Pcu и A_1) примитивные роды семейства присутствуют в современных фаунах тропической Америки и Африки. В Америке же обнаружен ископаемый миоценовый представитель трибы Issini (мексиканский янтарь) с этим примитивным типом жилкования (Grimaldi, Engel, 2005; Гнездилов, 2012). Для части американских родов с развитыми задними крыльями, включая ископаемого представителя, характерно ветвление второй анальной жилки (A_2 2–4), не обнаруженное у старосветских родов (Гнездилов, 2012). Это значит, что экспансия иссид из Азии в Америку имела место уже на ранних этапах эволюции семейства, возможно, уже в эоцене. Так, современные крылатые иссиды (подтриба Thioniina) проникают во влажные субтропики, а по данным В.М. Сеницына (1965) в эоцене и в олигоцене Берингийский мост находился в пределах субтропиков. Таким образом, климат Берингии в эоцене позволял осуществлять обмен тропическими и субтропическими растениями и животными (Сеницын, 1965; Matthews, 1980). Issidae, возникнув в эоцене в тропиках Юго-Восточной Азии, продвигались во влажные субтропики по пацифическому побережью Восточной Азии вплоть до Берингийского моста, сыгравшего роль трамплина при расселении группы в Новом Свете. В это время существовал также трансатлантический контакт между Европой и Северной Америкой, прекратившийся 50–55 млн. лет назад, но в то же время Европа от Азии была отделена Тургайским проливом, который просуществовал до раннего олигоцена (Сеницын, 1965; Флеров и др., 1974; Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995; Попов и др., 2009).

Параллелизмы в эволюции высших Fulgoroidea. Среди фулгороидов имеется целый ряд групп, обладающих сходным коробчатым габитусом, который проявляется в том, что передние крылья едва покрывают брюшко, компактно облегая тело, метопа широкая, а корифа поперечная, что создает впечатление жукообразного насекомого. Здесь можно выделить два типа. Во-первых, когда передние коробчатые крылья достигают вершины брюшка. Этот тип резко преобладает у иссид, части триподухид (Trienopini, Cixiopsini, Chrysopuchini) и ногодинид (Tongini, Mithymnini), а также отмечен в семействах Achilidae (*Taractellus chilensis*), Fulgoridae (*Lyncides coquerellii*) и Flatidae (роды *Cyphopterum* и *Cyclopterum*). Во-вторых, когда передние крылья резко укорочены и почти все брюшко остается открытым (Orgertiinae из Dictyopharidae, Delphacidae, Caliscelidae).

Судя по всему, такой жукообразный или «иссидный» тип внешнего строения является одним из наиболее выгодных в засушливых местообитаниях. Вероятно, мы имеем дело с почти одновременной в геологическом времени «попыткой» нескольких семейств фулгороидов «сконструировать» формы для обитания в засушливых условиях в периоды аридизации климата на Земле, то есть одной из причин (возможно основной) возникновения иссидизации –

приобретения представителями разных семейств фулгориоидных цикадовых черт внешнего строения, характерных для семейства *Issidae s. str.*, являются аридные условия местообитаний, за исключением случаев мимикрии среди тропических видов (Гнездилов, 2013).

8.2 Фауногенез *Issidae* Западной Палеарктики

8.2.1 Палеогеография и биогеография региона

Дан развернутый палеогеографический и биогеографический обзор Западной Палеарктики на основе анализа литературы по палеоклиматологии, палеоботанике, палеогеографии и геологии, позволивший создать представление об эволюции климата, ландшафтов и наземной биоты этой территории.

8.2.2 Филогенетико-географо-экологический сценарий

Средиземноморский тип климата с сухим летом и зимним максимумом осадков характерен для западных секторов континентов, в то время как в восточных секторах доминирует климат муссонного типа. По В.М. Синецину (1965), границы атлантического и пацифического влияния на климат Евразии сохраняли свое положение (близкое к современному) в течение мела и позже.

Ядро трибы *Issini* – подтриба *Issina* – связано со средиземноморскими территориями и средиземноморским типом климата и лишь в отдельных случаях (вторично) выходит за эти пределы. Представители этой фауны тяготеют к субаридным и аридным условиям и, в частности, к кустарниковой растительности, хорошо представленной в аридных поясах гор. Вероятно первый контакт крылатых *Issini* (подтриба *Thioniina*) со средиземноморскими (протосредиземноморскими) условиями мог произойти на территории современного Казахстана – в позднем эоцене – это Казахстанская провинция со средиземноморской ритмикой осадков и с дубово-лавровыми жестколистными лесами, где представлены и кустарники, сформированные анакардиевыми, вересковыми, бобовыми и восковниковыми (Ахметьев, 2004; Попов и др., 2009).

Проход примитивных иссид (на Рисунке 2 – это базально дивергирующий *Chimetopon camerunensis*) в тропическую Африку из Ориентального региона является важным моментом в истории распространения группы (Гнездилов, 2015, 2016). Условно возможность фаунистических обменов между Азией и Африкой для иссид можно отнести к позднему эоцену–миоцену.

Исходя из предположения, что семейство *Issidae* возникло на территории современного Ориентального царства, можно сказать с достаточной долей уверенности, что первоначально иссиды были обитателями лесных сообществ. В частности, современные ориентальные представители трибы *Issini* (подтриба *Thioniina*) связаны с кронами деревьев и подлеском. Целый ряд западнопалеарктических видов из родов *Issus*, *Latissus*, *Mycterodus* и других также связан с древесными и кустарниковыми растениями, при этом часто

встречаясь и на опушках. Вероятно, именно с переходом иссид от обитания в сомкнутых лесных сообществах к обитанию в сообществах разреженного типа (редколесья, полупустыни) связана постепенная утрата заднего крыла. Подавляющее большинство тропических лесных видов обладает развитыми трехлопастными задними крыльями (подтриба *Thionina*), то же характерно и для ископаемых миоценовых видов. В рамках западнопалеарктической и афротропической фаун развитое заднее крыло (трех- или двухлопастное) характерно в первую очередь для видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью. Схема перехода с древесных растений на травянистые хорошо иллюстрируется современными родами *Latilica* и *Mycerodus*, представители которых обитают как на деревьях, так и на травах. Собственно же переход к обитанию на другой жизненной форме растений (травы) мог совершиться только со времени широкого распространения лугово-лесных сообществ. То есть аридизация климата послужила причиной распространения открытых сообществ разреженных лесов и соответственно предоставила возможность иссидам перейти к обитанию на травянистых растениях.

Группа родов *Issus* – самая базальная группа в монофилетическом кластере *Issina* Западной Палеарктики с общесредиземноморским ареалом (Рисунок 3), вероятно, возникла еще в середине эоцена в Казахстанской провинции с сухим более теплым летом и влажной более холодной зимой, где сформировались сообщества дубово-лавровых жестколистных лесов. Эта первоначально субтропическая группа в дальнейшем расселилась до Атлантического побережья, колонизировав Канарские острова и Мадейру (род *Issus*), а в послеледниковое время ее отдельные виды освоили и лесные сообщества умеренных широт Северной Европы.

Группа *Conosimus*, представленная олиготипическим родом *Conosimus* с преобладанием видов с иберийскими и атласско-бетийскими ареалами, дивергировав в основании *Issina*, распространялась с олигоцена по средиземноморским сообществам вплоть до побережья Атлантического океана. Спектр экологических предпочтений этого рода весьма широк – от ассоциаций прибрежных галофитов и гарриги до горных сообществ с *Echinopartum boissieri* (Fabaceae). Три вида *Conosimus* представлены на островах Средиземного моря, однако отсутствие эндемиков на Корсике, Сардинии и Балеарских островах говорит о недавнем проникновении рода на эти территории, вероятно, в следствие понижения уровня Средиземного моря во время мессинского кризиса (поздний миоцен) или оледенений четвертичного периода и соответственно с появлением сухопутных мостов, таких как Сардо-Корсо-Тосканский.

Группа родов *Mycerodus* наряду с группой *Issus* одной из первых освоила средиземноморские гемиксерофитные ландшафты, выйдя из опушек мезофитных субтропических лесов Восточной Палеарктики на границе эоцена и олигоцена в Казахстанской провинции как продукт дальнейшей эволюции группы *Issus*. Ныне ареал этой группы охватывает Восточное и Центральное

Средиземноморье, Среднюю Европу, Причерноморье и Закавказье. Представители этой группы не идут на запад дальше Апеннин, то есть ядро группы находится в Восточном Средиземноморье (Рисунок 4). Вероятно, эта группа родов сформировалась в олигоцене при заселении восточной части Южно-Европейской провинции, а ее диверсификация связана с последующим продвижением на запад по цепи островов Южно-Европейского архипелага с освоением субсредиземноморских и степных сообществ Причерноморья и Предкавказья и нарождавшихся горных стадий Большого Кавказа (средний миоцен) с переходом в мезофитные лесные сообщества и выходом ряда видов на севере за пределы субтропиков. В пределах этой группы в роде *Tshurtshurnella* наблюдается переход от обитания на древесно-кустарниковых растениях к обитанию на травянистых растениях, что было сопряжено с распространением в миоцене лесостепных и степных сообществ и соответственно с освоением представителями этого рода бореальных лесостепных и горностепных ассоциаций.

Группа родов *Bubastia* обладает общесредиземноморским ареалом, а один из членов этой группы (*Kovacsiana*) выходит и за пределы Палеарктики – представлен на юге Аравийского полуострова и в Восточной и Западной Африке (Рисунок 5). Эта группа родов, вероятно, сформировалась к моменту образования сухопутной связи Азии с Африкой в олигоцене–миоцене, поскольку род *Kovacsiana*, проникающий в тропическую Африку, находится на вершине этого кластера. Род *Bubastia*, среди представителей которого преобладают виды с эгейскими ареалами, вероятно, сформировался на Балканах и вслед за *Tshurtshurnella* демонстрирует переход на травянистые растения – этот эволюционный этап может быть связан с поздним миоценом, когда в Причерноморье (Украина, Болгария) и в Анатолии получили широкое распространение сообщества лесостепного типа с участием акаций, фисташек, эфедры, кустарниковых бобовых и различных травянистых растений (Strömberg et al., 2007; Ivanov et al., 2011). Четыре рода этой группы (*Falcidius*, *Numidius*, *Semissus*, *Kovacsiana*) проходят в средиземноморскую Африку – они формируют на кладограмме подгруппу «африканских родов», в составе которой находится также *Latilica* в качестве сестринского таксона к *Kovacsiana*.

Группа родов *Phasmena* сформировалась в ландшафтах Ирано-Турана в олигоцене–миоцене и демонстрирует выход иссид в полупустынные сообщества Ирана, Средней и Центральной Азии вплоть до Монголии и Центрального Китая на востоке (род *Celyphoma*) (Рисунок 6). По В.М. Синицину (1965), горы выше 1500 м, то есть обладающие горным поясом над подножием в пределах аридного очага Палеарктики, существовали в верхнем олигоцене в Гиндукуше, а в миоцене также в Тянь-Шане и в Гиссаро-Дарвазе. Возможно, именно здесь на границе средиземноморского и муссонного климатов представители *Issina* могли обосноваться в аридном горном поясе и сформировать группу *Phasmena*. Именно эта группа дала специфическую (на уровне родов) иранскую фауну. *Caepovultus*

прошел из Ирана на Аравийский полуостров, а *Sfaxia*, *Bergevinium* и *Lethierium* продвигались на африканский северо-запад по южному берегу Средиземного моря.

Группа родов *Hysteropterum* – одна из продвинутых групп, в целом, обладает общесредиземноморским ареалом (за исключением пустынного африканского северо-востока) с выходом в Среднюю Европу, Причерноморье и на Кавказ, но ее ядро, включая и род *Hysteropterum*, очевидно, сформировалось в Западном Средиземноморье, и только вторичные проходы отдельных ее представителей заполнили все Средиземноморье (Рисунок 7). Таким образом, это блок таксонов с иберийско-атласско-бетийским генезисом, сформировавшийся, вероятно, в миоцене. Широкие средиземноморские ареалы *Agalmatum bilobum*, *A. flavescens* и *Clybeccus declivus*, по-видимому, сформировались начиная с позднего миоцена (мессин) и вплоть до плейстоцена, то есть была возможна вторичная (возвратная) колонизация Восточного Средиземноморья.

Группа родов *Kervillea* показывает паттерн восточносредиземноморского распространения с выходом в Причерноморье, на Кавказ и в Туран (за счет двух широко распространенных видов *Scorlupella montana* и *Rhissolepus ergenense*) (Рисунок 8). Эта сестринская к группе *Hysteropterum* группа, по-видимому, сформировалась в Передней Азии в миоцене-плиоцене, а ее специфика определяется переходом к обитанию на травянистых растениях сухолуговых разнотравно-злаковостепных стадий.

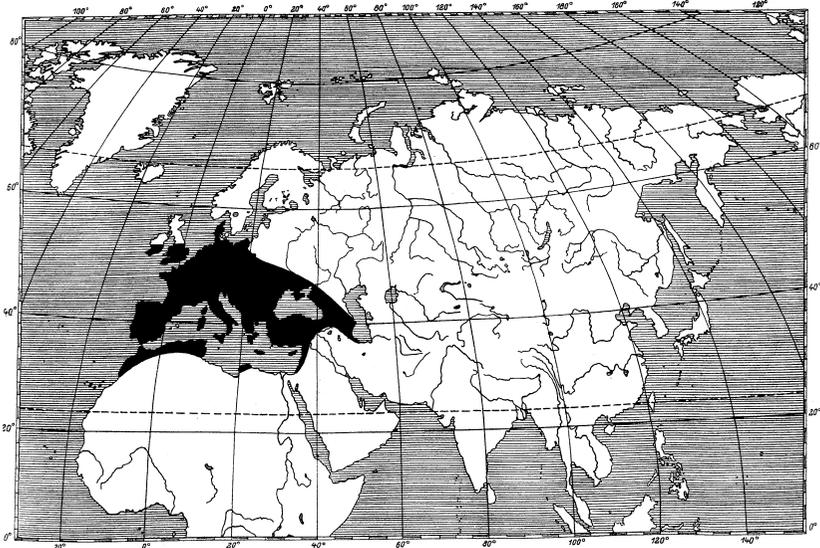


Рисунок 3 – Ареал группы родов *Issus*.

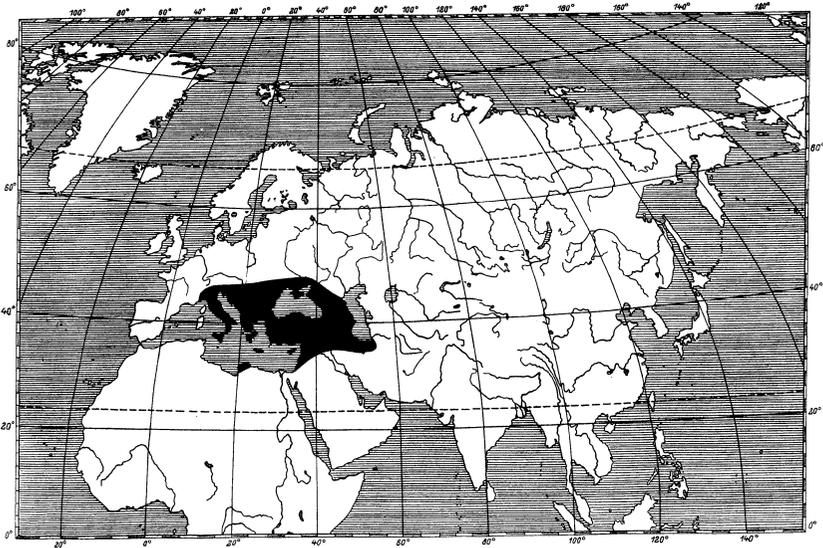


Рисунок 4 – Ареал группы родов *Mycterodus*.

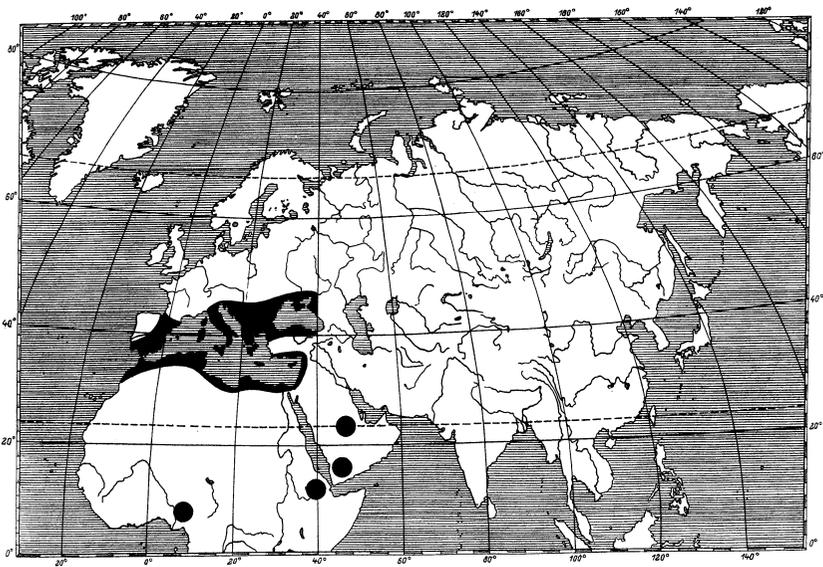


Рисунок 5 – Ареал группы родов *Vubastia*.

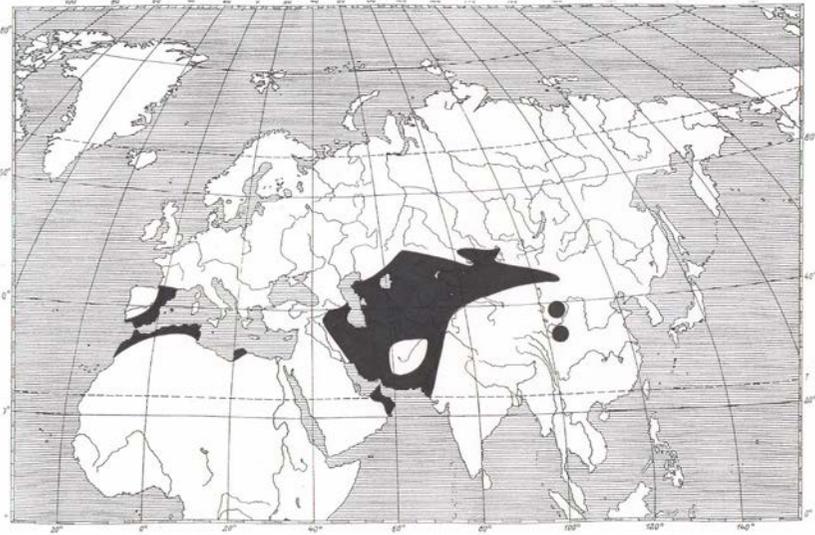


Рисунок 6 – Ареал группы родов *Phasmana*.

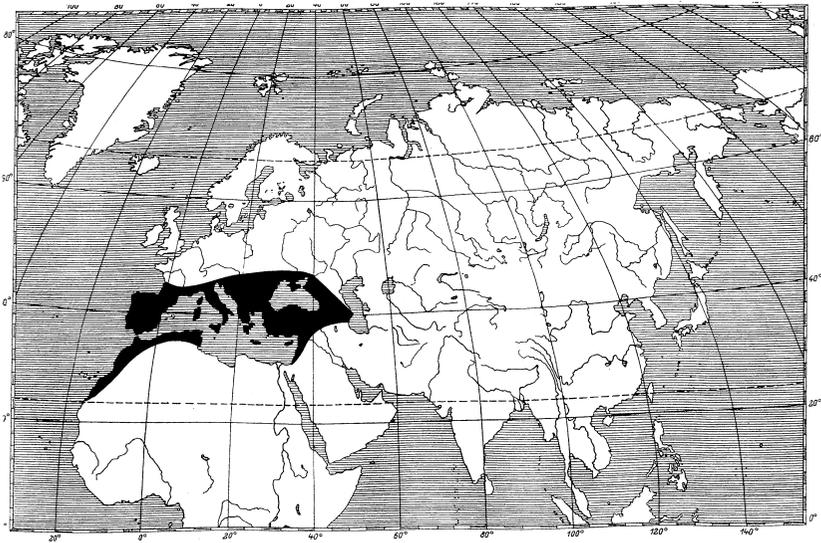


Рисунок 7 – Ареал группы родов *Hysteroterm*.

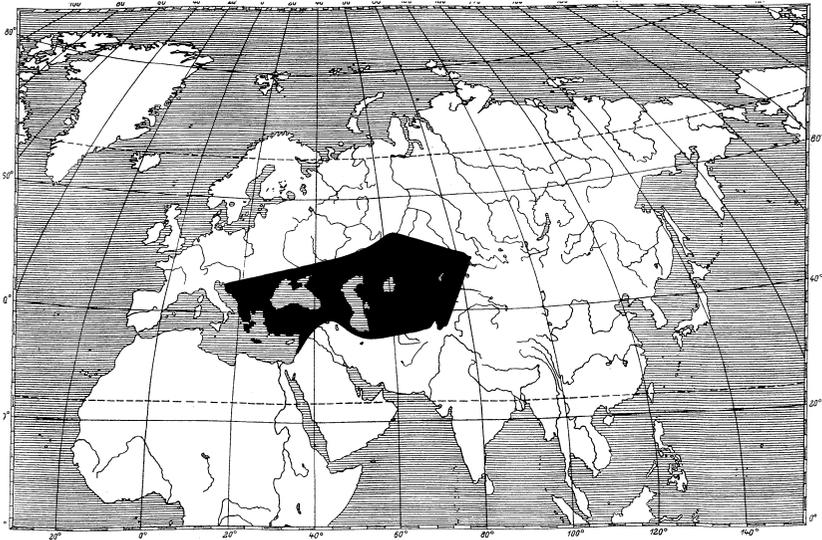


Рисунок 8 – Ареал группы родов *Kervillea*.

Заключение

Картина современного распространения мировой фауны семейства *Issidae sensu stricto* и особенно его неполное расселение по пригодной суше Старого Света позволяют предположить не ранее чем эоценовое возникновение этой группы с очагом в Юго-Восточной Азии.

Экобиоморфа первичных *Issini* (подтриба *Thioniina*), сформировавшаяся в условиях тропического леса, по таким признакам, как субмакроптерия с усилением защитной функции передних крыльев и прыжка, была преадаптирована к переходу в открытые сухие (аридизированные) ландшафты. Дальнейшее общее уплотнение покровов (надкрылий) и связь с грунтом для откладки яиц создали основу экобиоморфы подтрибы *Issina*, господствующей ныне на пространствах Западной Палеарктики.

Постепенная аридизация юга Западной Палеарктики в течение кайнозоя создала условия для расширения адаптивной зоны (Симпсон, 1948; Северцов, 2012) и соответственно дальнейшей прогрессивной эволюции предка *Issina*. Виды, проникшие в новую адаптивную зону, начинают в ней иррадиировать, и чем сложнее эта зона, тем шире и адаптивная радиация, которая приводит к быстрому увеличению числа дочерних таксонов (Северцов, 1984). Таким образом, можно сказать, что выход какого-либо представителя подтрибы *Thioniina* из мезофитных лесных и опушечных экотонных сообществ в условия разреженных лесов и кустарников зарождавшейся протосредиземноморской зоны привел к формированию нового экоморфотипа предка подтрибы *Issina*.

Этот прорыв в новую адаптивную зону открыл новые возможности для эволюции и адаптивной радиации в разнообразные полусухие и засушливые местообитания, включая полукустарниковые, степные и сухолуговые. В результате сформировалось большое родовое и видовое разнообразие современной фауны иссид Древнего Средиземья (Западной Палеарктики) – второго региона по числу родов и видов после Ориентального царства. Судя по имеющимся данным, Issidae не пошли по пути узкой трофической специализации, многие виды – полифаги и, скорее, отдают предпочтение биоморфе растения, нежели его таксономической принадлежности.

Доказательством того, что современная фауна Средиземноморья сформировалась по большей части в районе Восточного Средиземноморья является тот факт, что практически все группы родов (за исключением группы *Hysteropterum*, которая сформировалась именно в Западном Средиземноморье) имеют восточносредиземноморские очаги видообразования, а фауна Западной Европы сравнительно бедна. В Западном Средиземноморье 90 видов из 27 родов, при этом 14 родов – эндемики. В Восточном Средиземноморье 105 видов из 20 родов, при этом 10 эндемичных и 6 субэндемичных родов. Однако именно в Восточном Средиземноморье представлены 4 из 6 политипических родов, включая и крупнейший западнопалеарктический род *Mycterodus* с двумя под родами (*Aegaeum* и *Semirodus*) – эндемиками этого региона. Сама форма кладограммы (морфологической) (Рисунок 2) и характер ее ветвлений дают основание предполагать, что все основные группы западнопалеарктической фауны так или иначе связаны с Восточным Средиземноморьем, откуда шло на запад распространение таксономических групп – с одной стороны, в эоцен–олигоцене и миоцене в Центральное и Западное европейское Средиземноморье через Балканы, а также на север в Причерноморье через Кавказ и Балканы в миоцене и в плиоцен–плейстоцене, а с другой стороны, с олигоцена–миоцена в средиземноморскую Африку через Ближний Восток и Аравию и далее на Иберийский полуостров. Таким образом, освоение Средиземноморья иссидами шло с продвижением с востока на запад сообществ средиземноморского типа.

Выводы

1. Семейство Issidae представлено номинативным подсемейством, с тремя трибами: Issini, Hemisphaeriini, Parahiracini. Acanalonidae и Caliscelidae – самостоятельные семейства, четко отличающиеся от Issidae по структуре гениталий самцов и самок. Elicini (= Gaetuliina) и Trienopini принадлежат к семейству Tropiduchidae. Adenissini принадлежат к семейству Caliscelidae, а Tongini – к семейству Nogodinidae.

2. Признаки строения гениталий самцов и самок следует использовать как при определении систематического положения таксонов надвидового уровня

в пределах семейства Issidae, так и при разграничении семейств Issidae, Caliscalidae, Acanaloniidae, Tropiduchidae и Nogodinidae.

3. В пределах семейства Issidae триба Issini является всеветно распространенной и наиболее богатой по числу таксонов. Трибы Hemisphaeriini и Parahiraciini значительно уступают Issini по таксономическому богатству и тяготеют в распространении к Ориентальному царству. Представители семейства Issidae *sensu stricto* отсутствуют в Южной Африке (за исключением рода *Ikonza*), на Мадагаскаре, Коморских и Сейшельских островах, в Новой Зеландии и на Тасмании.

4. Ископаемые Issidae, а именно род *Thionia*, достоверно известны из мексиканского и доминиканского янтарей раннего/среднего миоцена. Примитивные таксоны семейства отмечены в современных ориентальной, неотропической и афротропической фаунах. Центр возникновения семейства, по-видимому, находился на территории современного Ориентального царства (Юго-Восточной Азии), поскольку именно здесь представлены все его трибы, а Hemisphaeriini и Parahiraciini – практически эндемики этого царства. Последующее распространение представителей семейства шло на север и далее на запад и юго-запад в Палеарктику и тропическую Африку, на северо-восток в Америку через Берингийский перешеек и на юго-восток в Австралию по островам Зондского архипелага.

5. Фауны всех крупных биогеографических доминионов высокоспецифичны, случаев дизъюнктивных естественных ареалов на уровне родов или видов не отмечено. Доказано, что роды *Issus* и *Hysteropterum*, ранее считавшиеся всеветно распространенными, являются западнопалеарктическими таксонами, за исключением случаев завозов.

6. Фауна Issidae Западной Палеарктики представлена лишь трибой Issini с 57 родами и 407 видами и подвидами и является второй по численности и родовому разнообразию после ориентальной фауны. Все западнопалеарктические таксоны принадлежат к подтрибе Issina, за исключением двух видов рода *Eusarima* и завозного вида *Thionia simplex* из подтрибы Thioniina.

7. Богатейшей фауной Issidae в Западной Палеарктике обладает Гесперийская (Средиземноморско-Макаронезийская) вечнозеленолесная субтропическая область, где выявлено 220 видов из 38 родов; при этом фауны Западного и Восточного Средиземноморья высокоспецифичны по набору эндемичных родов и видов. Среди эндемиков и субэндемиков Восточного Средиземноморья отмечены четыре политипических рода (*Tshurtshurnella*, *Kervillea*, *Mycerodus*, *Bubastia*), объединяющих 38 % всех видов фауны Западной Палеарктики, что придает особую важность этому фауногенетическому центру.

8. Большинство видов Issidae не обладает узкой пищевой специализацией. Представители подтрибы Issina связаны со средиземноморскими территориями и средиземноморским типом климата и

лишь в отдельных случаях (вторично) выходят за эти пределы. Многие виды связаны с древесно-кустарниковой растительностью в субаридных и аридных условиях, и лишь некоторые группы переходят на травянистые растения. Таким образом, прослеживается тенденция к переходу с деревьев и высоких кустарников на низкие кустарники и далее на травянистые растения.

9. Филогенетический анализ представителей западнопалеарктической фауны иссид выявил 7 кластеров – групп родов в пределах подтрибы *Issina* с центрами диверсификации в Восточном и Западном Средиземноморье, Иране и Средней Азии. Наиболее примитивной, базально дивергирующей, является группа *Issus*, а к наиболее продвинутым таксонам относятся роды из групп *Hysteropterus* и *Kervillea*.

10. Основные этапы эволюции *Issina* в Западной Палеарктике можно представить следующим образом. Группа родов *Issus*, вероятно, сформировалась еще в середине эоцена в протосредиземноморских дубово-лавровых жестколистных лесах Казахстанской провинции. Эта исходно субтропическая группа в дальнейшем расселилась до Атлантического океана и ныне имеет общесредиземноморский ареал. Группа *Conosimus*, дивергировав вслед за группой *Issus*, распространялась с олигоцена по средиземноморским сообществам вплоть до Атлантического побережья. Группа родов *Musterodus*, как продукт дальнейшей эволюции группы *Issus*, на границе эоцена и олигоцена одной из первых освоила средиземноморские гемиксерофитные ландшафты – ядро этой группы находится в Восточном Средиземноморье. Группа родов *Bubastia* сформировалась к моменту образования связи Азии с Африкой, возможно, в позднем олигоцене–миоцене. Группа родов *Phasmena* сформировалась в ландшафтах Ирано-Турана в олигоцене–миоцене и демонстрирует выход иссид в полупустынные сообщества Ирана, Средней и Центральной Азии вплоть до восточных границ (Монголии и Центрального Китая). Группа родов *Hysteropterus* с общесредиземноморским ареалом, вероятно, сформировалась в позднем миоцене в Западном Средиземноморье. Группа родов *Kervillea* показывает паттерн восточносредиземноморского распространения и, по-видимому, сформировалась в Передней Азии в миоцене–плиоцене, знаменуя переход к обитанию на травянистых растениях.

Список публикаций по теме диссертации

Работы, опубликованные в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК:

1. Гнездилов, В.М. Морфология яйцеклада представителей подсем. *Issinae* (Homoptera, Cicadina, Issidae) / В.М.Гнездилов // Энтомологическое обозрение. – 2002. – Т. 81, вып. 3. – С. 605-626.

2. **Gnezdilov, V.M.** A new tribe of the family Issidae (Homoptera, Cicadina) with comments on the family as a whole / **V.M.Gnezdilov** // *Zoosystematica Rossica*. – 2003. – V. 11, N. 2. – P. 305-309.
3. **Gnezdilov, V.M.** On the identity and systematic position of *Hysteropterum pictifrons* Melichar, 1906 (Homoptera, Cicadina, Issidae) / **V.M.Gnezdilov** // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2003. – V. 48, N. 3. – P. 213-217.
4. **Gnezdilov, V.M.** New data on taxonomy and distribution of some Fulgoroidea (Homoptera, Cicadina) / **V.M.Gnezdilov**, S.Drosopoulos, M.R.Wilson // *Zoosystematica Rossica*. – 2004. – V. 12, N. 2. – P. 217-223.
5. **Гнездилов, В.М.** Новые виды рода *Latilica* (Cicadina, Issidae) из Ливана / **В.М.Гнездилов** // *Зоологический журнал*. – 2004. – Т. 83, N. 5. – С. 621-625.
6. **Gnezdilov, V.M.** New combinations and data on distribution for some Mediterranean Issidae (Homoptera, Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov** // *Zoosystematica Rossica*. – 2004. – V. 13, N 1. – P. 80.
7. **Gnezdilov, V.M.** Notes on the *Latilica maculipes* (Melichar, 1906) species group (Homoptera, Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, V.Mazzoni // *Redia*. – 2004. – V. 86. – P. 147-151.
8. **Gnezdilov, V.M.** Review of the subgenus *Semirodus* Dlabola of the genus *Mycterodus* Spinola (Homoptera, Fulgoroidea, Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, S.Drosopoulos // *Annales de la Société Entomologique de France*. – 2005. – V. 40, N. 3-4. – P. 235-241.
9. **Gnezdilov, V.M.** Revision of the genus *Semissus* Melichar (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Annales Zoologici (Warszawa)*. – 2005. – V. 55, N. 3. – P. 421-428.
10. **Gnezdilov, V.M.** Review of the genus *Palmallorcus* Gnezdilov (Homoptera, Fulgoroidea, Issidae) with description of a new species from Spain / **V.M.Gnezdilov** // *Zoosystematica Rossica*. – 2005. – V. 14, N. 1. – P. 41-43.
11. **Gnezdilov, V.M.** Systematic notes on tribes in the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) with the description of new taxa from Palaearctic and Oriental Regions / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Zootaxa*. – 2006. – V. 1359. – P. 1-30.
12. **Гнездилов, В.М.** Новый вид и новый подвид семейства Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) из Греции / **В.М.Гнездилов**, С.Дрозопулос // *Энтомологическое обозрение*. – 2006. – Т. 85, вып. 4. – С. 774-780.
13. **Gnezdilov, V.M.** *Hysteropterum severini* Caldwell & DeLong, 1948, a synonym of *Agalmatium bilobum* (Fieber, 1877) (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, L.B.O'Brien // *The Pan-Pacific Entomologist*. – 2006. – V. 82, N. 1. – P. 50-53.
14. Maryńska-Nadachowska, A. Variability in the karyotypes, testes and ovaries of planthoppers of the families Issidae, Caliscelidae, and Acanaloniidae

(Hemiptera: Fulgoroidea) / A.Maryańska–Nadachowska, V.G.Kuznetsova, **V.M.Gnezdilov**, S.Drosopoulos // *European Journal of Entomology*. – 2006. – V. 103. – P. 505-513.

15. **Gnezdilov, V.M.** On the systematic positions of the Bladinini Kirkaldy, Tonginae Kirkaldy, and Trienopinae Fennah (Homoptera, Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov** // *Zoosystematica Rossica*. – 2007. – V. 15, N. 2. – P. 293-297.

16. **Gnezdilov, V.M.** A new genus and new combinations in the family Issidae (Homoptera, Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Zoosystematica Rossica*. – 2007. – V. 15, N. 2. – P. 301-303.

17. **Gnezdilov, V.M.** A new genus and new species of the family Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from Oman / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2007. – V. 47. – P. 109-113.

18. **Gnezdilov, V.M.** A new genus and a new species of the tribe Mithymnini (Hemiptera: Fulgoromorpha: Nogodinidae) from Namibia, with sternal sensory pits in the adult / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Zootaxa*. – 2007. – V. 1453. – P. 55-62.

19. **Gnezdilov, V.M.** Review of the genus *Scantinius* Stål with notes on the tribe Parahiraciini Cheng & Yang (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea: Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Arthropod Systematics & Phylogeny*. – 2007. – V. 65, N. 1. – P. 101-108.

20. **Гнездилов, В.М.** Новые и малоизвестные виды рода *Myceterodus* Spinola (Homoptera, Issidae) из Восточного Средиземноморья / **В.М.Гнездилов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2008. – Т. 87, вып. 3. – С. 575-580.

21. **Gnezdilov, V.M.** Revision of the genus *Falcidius* Stål (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // *Journal of Natural History*. – 2008. – V. 42, N. 21-22. – P. 1447-1475.

22. **Gnezdilov, V.M.** New synonymy and homonymy replacement for *Conosimus caucasicus* Melichar, 1914 (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, I.Malenovský // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2008. – V. 48, N. 1. – P. 23-26.

23. **Gnezdilov, V.M.** To the taxonomy of higher Fulgoroidea / **V.M.Gnezdilov** // *Bulletin of Insectology*. – 2008. – V. 61, N. 1. – P. 119-120.

24. **Gnezdilov, V.M.** Revisionary notes on some tropical Issidae and Nogodinidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov** // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2009. – V. 49, N. 1. – P. 75-92.

25. **Гнездилов, В.М.** Новое подсемейство цикадовых сем. Ricaniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) / **В.М.Гнездилов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2009. – Т. 88, вып. 4. – С. 807-812.

26. **Gnezdilov, V.M.** First record of the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from Madagascar, with description of new taxa from the Afrotropical Region and biogeographical notes / **V.M.Gnezdilov**, T.Bourgoin // *Zootaxa*. – 2009. – V. 2020. – P. 1-36.

27. **Gnezdilov, V.M.** A review of the Australian genera of the planthopper family Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) with description of an unusual new species of *Chlamydopteryx* Kirkaldy / **V.M.Gnezdilov**, M.J.Fletcher // *Zootaxa*. – 2010. – V. 2366. – P. 35-45.

28. **Гнездилов, В.М.** Новые синонимы, комбинации и фаунистические находки западнопалеарктических цикадовых сем. Issidae (Homoptera, Fulgoroidea) / **В.М.Гнездилов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2010. – Т. 89, вып. 2. – С. 413-422.

29. Kuznetsova, V.G. Meiotic karyotypes and testis structure of 14 species of the planthopper tribe Issini (Hemiptera: Fulgoroidea, Issidae) / V.G.Kuznetsova, A.Maryańska-Nadachowska, **V.M.Gnezdilov** // *European Journal of Entomology*. – 2010. – V. 107. – P. 465-480.

30. Emeljanov, A.F. On the taxonomic position of the genus *Siebererella* (Homoptera, Fulgoroidea, Achilidae) / A.F.Emeljanov, **V.M.Gnezdilov** // *Zoosystematica Rossica*. – 2009. – V. 18, N. 2. – P. 262-263.

31. **Gnezdilov, V.M.** Review of the Neotropical genus *Oronoqua* Fennah, 1947 (Insecta, Hemiptera, Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, J.Bonfils, H.-P.Aberlenc, Y.Basset // *Zoosystema*. – 2010. – V. 32, N. 2. – P. 247-257.

32. **Gnezdilov, V.M.** Revision of the genus *Bardunia* Stål (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / **V.M.Gnezdilov** // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 2011. – V. 58, N. 2. – P. 221-234.

33. Stroński, A. Sub-brachypterous Ricaniidae (Hemiptera: Fulgoroidea) of Madagascar with morphological notes for these taxa / A.Stroński, **V.M.Gnezdilov**, T.Bourgoin // *Zootaxa*. – 2011. – V. 3145. – P. 1-70.

34. **Gnezdilov, V.M.** Fieber's original drawings and their corresponding types for the family Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) in the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris, France / **V.M.Gnezdilov**, A.Soulier-Perkins, T.Bourgoin // *Zootaxa*. – 2011. – V. 2806. – P. 24-34.

35. **Gnezdilov, V.M.** A new species of the genus *Eusarima* Yang (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from Iran / **V.M.Gnezdilov**, F.Mozaffarian // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2011. – V. 51, N. 2. – P. 457-462.

36. **Гнездилов, В.М.** Новые и малоизвестные цикадовые подсем. Ommatidiotinae (Homoptera, Fulgoroidea, Caliscelidae) с Мадагаскара и из Южной Азии / **В.М.Гнездилов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2011. – Т. 90, вып. 2. – С. 329-334.

37. **Гнездилов, В.М.** Замечания о составе и распространении сем. Acanaloniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) / **В.М.Гнездилов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2012. – Т. 91, вып. 3. – С. 643-647.

38. **Gnezdilov, V.M.** On the taxonomy of some Fulgoroidea (Hemiptera) / **V.M.Gnezdilov** // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. – 2012. – V. 316, N. 3. – P. 239-247.

39. **Гнездилов, В.М.** Ревизия трибы Colpopterini Gnezdilov, 2003 (Homoptera, Fulgoroidea, Nogodinidae) / **В.М.Гнездилов** // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91, вып. 4. – С. 757-774.
40. **Gnezdilov, V.M.** Review of the family Issidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) in Vietnam with description of a new species / **V.M.Gnezdilov, J.Constant** // Annales Zoologici (Warszawa). – 2012. – V. 62, N. 4. – P. 571-576.
41. **Gnezdilov, V.M.** A new stenopterous genus of the tribe Gaetuliini Fennah (Hemiptera, Fulgoroidea, Tropiciduchidae) from southern Africa – particular intercontinental convergence / **V.M.Gnezdilov** // African Invertebrates. – 2012. – V. 53, N. 2. – P. 637-644.
42. **Гнездилов, В.М.** Иссидизация фулгоровидных цикадовых (Homoptera, Fulgoroidea), как проявление параллельной адаптивной радиации / **В.М.Гнездилов** // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. 92, вып. 1. – С. 62-69.
43. **Гнездилов, В.М.** Современная система семейства Caliscelidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea) / **В.М.Гнездилов** // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, N. 11. – С. 1309-1311.
44. **Gnezdilov, V.M.** Contribution to the taxonomy of the family Tropiciduchidae Stål (Hemiptera, Fulgoroidea) with description of two new tribes from Afrotropical Region / **V.M.Gnezdilov** // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2013. – V. 60, N. 2. – P. 179-191.
45. **Гнездилов, В.М.** Современная классификация и особенности распространения семейства Issidae Spinola (Homoptera, Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) / **В.М.Гнездилов** // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. 92, вып. 4. – С. 724-738.
46. **Gnezdilov, V.M.** New synonyms and combinations for the planthopper genus *Eusarima* Yang (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / **V.M.Gnezdilov** // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2013. – V. 53, N. 2. – P. 485-492.
47. **Gnezdilov, V.M.** On the genera *Sivaloka* Distant, 1906 and *Kodaianella* Fennah, 1956 (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) / **V.M.Gnezdilov** // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2013. – V. 60, N. 1. – P. 41-44.
48. **Гнездилов, В.М.** Замечания о вьетнамских цикадовых трибы Hemisphaeriini (Homoptera, Fulgoroidea, Issidae) с описанием нового рода и нового вида / **В.М.Гнездилов** // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, N. 6. – С. 659-663.
49. **Gnezdilov, V.M.** A new species of the planthopper genus *Conosimus* associated with an endemic shrub in southern Spain / **V.M.Gnezdilov, D.Aguin-Pombo** // Journal of Insect Science. – 2014. – V. 14, Art. 92. – P. 1-12. DOI: 10.1093/jis/14.1.92.
50. **Gnezdilov, V.M.** First record of Nearctic issid planthopper *Thionia simplex* (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) from Europe / **V.M.Gnezdilov, F.Poggi** // Zoosystematica Rossica. – 2014. – V. 23, N. 2. – P. 238-241.

51. **Gnezdilov, V.M.** Notes on the tribe Tongini Kirkaldy, with description of a new species of the genus *Orthophana* from northern Vietnam (Hemiptera, Fulgoroidea: Nogodinidae) / **V.M.Gnezdilov**, J.Constant // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2014. – V. 54, N. 1. – P. 47-55.

52. **Гнездилов, В.М.** Новый суббрахиптерный род сем. Flatidae (Homoptera, Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) из Доминиканской Республики / **В.М.Гнездилов**, Л.Б.О’Брайен // Энтомологическое обозрение. – 2014. – Т. 93, вып. 1. – С. 145-150.

53. **Gnezdilov, V.M.** Vietnamese Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea): new taxa, new records and new distribution data / **V.M.Gnezdilov**, T.Bourgoin, A.Soulier-Perkins // Zootaxa. – 2014. – V. 3847. – P. 80-96.

54. **Gnezdilov, V.M.** Review of Indochinese Issini Spinola, 1839 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae), with description of a new genus from Laos / **V.M.Gnezdilov** // Zoosystema. – 2014. – V. 36, N. 4. – P. 761-770.

55. **Gnezdilov, V.M.** New Guinean Issidae: description of new taxa in a poorly known island fauna (Hemiptera, Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov**, M.Le Cesne, A.Soulier-Perkins, T.Bourgoin // Zootaxa. – 2015. – V. 3904. – P. 82-94.

56. **Gnezdilov, V.M.** A new species of the genus *Tshurtshurnella* Kusnezov (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) from Bulgaria / **V.M.Gnezdilov**, I.V.Gjonov // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2015. – V. 55, N. 2. – P. 559-567.

57. **Гнездилов, В.М.** Затерянный Мадагаскар / **В.М.Гнездилов** // Природа. – 2015. – N. 10. – С. 46-53.

58. **Gnezdilov, V.M.** Notes on *Mycterodus drosopoulozi* Dlabola, 1982 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / **V.M.Gnezdilov** // Eurasian Entomological Journal. – 2015. – V. 14, N. 3. – P. 293-295.

59. **Гнездилов, В.М.** О таксономическом положении рода *Alloscelis* Kusnezov, 1930 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / **В.М.Гнездилов** // Евразийский энтомологический журнал. – 2015. – Т. 14, N. 5. – С. 440-443.

60. **Gnezdilov, V.M.** A new genus and new species of the family Caliscelidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) from Thailand with notes on evolution of the family / **V.M.Gnezdilov** // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2015. – V. 319, N. 1. – P. 120-125.

61. Bourgoin, T. First fossil record of the family Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) – a new early Miocene Dominican amber genus extends the distribution of Augilini to the Neotropics / T.Bourgoin, R.-R.Wang, **V.M.Gnezdilov** // Journal of Systematic Palaeontology. – 2015. – P. 1-8 (online). DOI: 10.1080/14772019.2015.1032376 [2].

62. **Gnezdilov, V.M.** Book review: Chen X.-S., Zhang Z.-G. & Chang Z.-M. Issidae and Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from China. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang, 2014. 242 p. ISBN 978-7-80662-979-6 / **V.M.Gnezdilov** // Zoosystematica Rossica. – 2015. – V. 24, N. 1. – P. 138-139.

63. **Gnezdilov, V.M.** First coloured species of the genus *Thabena* Stål (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from Vietnam with general notes on the genus / **V.M.Gnezdilov** // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2015. – V. 61, N. 4. – P. 329-339.

64. **Гнездилов, В.М.** Новый вид рода *Eusarima* Yang (Hemiptera, Fulgoroidea: Issidae) из Пакистана / **В.М.Гнездилов** // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, вып. 1. – С. 176-184.

65. **Гнездилов, В.М.** Обзор рода *Ikonza* Hesse с замечаниями по эволюции сем. Issidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) / **В.М.Гнездилов** // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, вып. 1. – С. 185-195.

66. **Гнездилов, В.М.** Замечания о филогенетических отношениях цикадовых сем. Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) фауны Западной Палеарктики с описанием двух новых родов / **В.М.Гнездилов** // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, вып. 2. – С. 362-382.

Монографии:

67. **Гнездилов, В.М.** Обзор семейства Issidae (Homoptera, Cicadina) европейской фауны, с замечаниями о строении яйцеклада фулгориодных цикадовых / **В.М.Гнездилов** // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – 2003. – Т. 56, вып. 1. – С. 1-145.

68. **Gnezdilov, V.M.** The Western Palaearctic Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea): an illustrated checklist and key to genera and subgenera / **V.M.Gnezdilov**, W.E.Holzinger, M.R.Wilson // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2014. – V. 318, Suppl. 1. – P. 1-124.

Статьи в прочих научных журналах и сборниках:

69. **Gnezdilov, V.M.** Notes on the genus *Kervillea* Bergevin, 1918 (Hemiptera, Fulgoromorpha, Issidae) / **V.M.Gnezdilov** // Denisia 04, zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums, N.F. – 2002. – V. 176. – P. 147-154.

70. **Gnezdilov, V.M.** New species of the genus *Tshurtshurnella* Kusnezov, 1927 (Homoptera, Cicadina, Issidae) from Turkey and Lebanon / **V.M.Gnezdilov** // Russian Entomological Journal. – 2002. – V. 11, N. 3. P. 233–240.

71. **Gnezdilov, V.M.** A new genus and new species of the family Issidae (Homoptera, Cicadina) from the West Mediterranean Region / **V.M.Gnezdilov**, A.Guglielmino, V.D'Urso // Russian Entomological Journal. – 2003. – V. 12, N. 2. – P. 183-185.

72. **Gnezdilov, V.M.** Two new genera of the family Issidae (Homoptera: Cicadina: Fulgoroidea) from North America / **V.M.Gnezdilov** // Russian Entomological Journal. – 2004. – V. 13, N. 1-2. – P. 1-2.

73. **Gnezdilov, V.M.** A new species of the genus *Iberanum* Gnezdilov, 2003 (Homoptera, Cicadina, Issidae) from Sardinia / **V.M.Gnezdilov**, V.Mazzoni // Russian Entomological Journal. – 2004. – V. 12, N. 4. – P. 355-356.

74. **Gnezdilov, V.M.** A new species of the genus *Hysteropterum* Amyot & Serville, 1843 (Homoptera, Issidae) from Italy / **V.M.Gnezdilov**, V.Mazzoni // Annali del Museo Civico di Storia Naturale “G. Doria” Genova. Doriana. Suppl. – 2004. – V. 7, N. 341. – P. 1-4.

75. **Gnezdilov, V.M.** A new species of the genus *Mycterodus* Spinola (Hemiptera: Fulgoromorpha: Issidae) from Croatia / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // Acta Entomologica Slovenica. – 2005. – V. 13, N. 2. – P. 77-80.

76. **Гнездилов, В.М.** Отряд Равнокрылые – Homoptera / **В.М.Гнездилов** // Красная книга Краснодарского края (животные) / Ред. А.С. Замотайлов. – Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, 2007. Изд. 2-е. – С. 105-109.

77. **Gnezdilov, V.M.** Generic changes in United States Issini (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, L.B.O'Brien // Insecta Mundi. – 2006. – V. 20, N. 3-4. – P. 217-225.

78. **Gnezdilov, V.M.** On the taxonomy of the tribe Adenissini Dlabola (Hemiptera: Fulgoromorpha: Caliscelidae: Ommatidiotinae), with the description of a new genus and a new species from Vietnam / **V.M.Gnezdilov** // Acta Entomologica Slovenica. – 2008. – V. 16, N. 1. – P. 11-18.

79. **Gnezdilov, V.M.** New taxa and new combinations in Neotropical Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov**, L.B.O'Brien // Insecta Mundi. – 2008. – V. 31. – P. 1-26.

80. Mühlethaler, R. Neue und bislang selten gesammelte Zikaden aus der Schweiz (Hemiptera, Auchenorrhyncha) / R.Mühlethaler, J.Hollier, H.Nickel, **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson, G.Kunz, H.Günthart // Entomo Helvetica. – 2009. – V. 2. – P. 39-48.

81. **Гнездилов, В.М.** Отряд Homoptera – Равнокрылые. Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике / **В.М.Гнездилов** // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – 2009. – Т. 19. – С. 44.

82. **Gnezdilov, V.M.** Three new genera and three new species of the family Issidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) from Borneo and Sumatra / **V.M.Gnezdilov** // Tijdschrift voor Entomologie. – 2010. – V. 153. – P. 41-52.

83. **Gnezdilov, V.M.** Order Hemiptera, family Issidae / **V.M.Gnezdilov**, M.R.Wilson // Arthropod fauna of the UAE. – 2011. – V. 4. – P. 108-113.

84. **Gnezdilov, V.M.** New records for some Western Palaearctic Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov** // Acta Entomologica Slovenica. – 2011. – V. 19, N. 2. – P. 187-192.

85. Mozaffarian, F. First record of *Scorlupella montana* (Hem.: Fulgoroidea: Issidae) from Iran / F.Mozaffarian, **V.M.Gnezdilov** // Journal of Entomological Society of Iran. – 2012. – V. 30, N. 2. – P. 93-95.

86. Chan, Mei-Ling. *Thabena brunnifrons* (Hemiptera: Issidae), new alien species in Taiwan, with notes on its biology and nymphal morphology / Mei-LingChan, Hsin-TingYeh, **V.M.Gnezdilov** // Formosan Entomologist. – 2013. – V. 33. – P. 149-159.

87. **Gnezdilov, V.M.** New synonyms of *Sarimodes taimokko* Matsumura, 1916 (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) / **V.M.Gnezdilov**, M.Hayashi // Formosan Entomologist. – 2013. – V. 33. – P. 161-165.

88. **Gnezdilov, V.M.** Notes on the genus *Sarima* Melichar (Hemiptera: Fulgoroidea: Issidae) with description of a new genus from Sri Lanka / **V.M.Gnezdilov** // Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae (Brno). – 2013. – V. 98, N. 2. – P. 175-182.

89. **Gnezdilov, V.M.** First records of the genera *Neokodaiana* and *Sinesarima* (Hemiptera, Fulgoroidea, Issidae) from Japan with description of a new species from the Ryukyus / **V.M.Gnezdilov**, M.Hayashi // Japanese Journal of Systematic Entomology. – 2015. – V. 21, N. 2. – P. 331-335.

90. **Gnezdilov, V.M.** Difficulties in building a molecular phylogeny of the issidoid planthopper lineages (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea) / **V.M.Gnezdilov**, T.Bourgoin, F.Mozaffarian, S.Manzari // Proceedings of the 1st Iranian International Congress of Entomology. Part II. – Teheran, 2015. – P. 218-227.

91. Puissant, S. *Hysteropterum reticulatum* (Herrich-Schaeffer, 1835), espèce nouvelle pour la France découverte en Bourgogne (Hemiptera, Issidae) / S.Puissant, **V.M.Gnezdilov** // Bulletin de la Société entomologique de France. – 2015. – V. 120, N. 3. – P. 373-378.