

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ВСЕСОЮЗНОГО
ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Том 58

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
СИСТЕМАТИКИ
НАСЕКОМЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1977

А. Ф. Емельянов

ГОМОЛОГИЯ КРЫЛОВЫХ СТРУКТУР У ЦИКАДОВЫХ И ПРИМИТИВНЫХ POLYNEOPTERA

Номенклатура и гомология жилок у насекомых

Решающие успехи в области изучения гомологии жилок и стабилизации их номенклатуры несомненно принадлежат Комстоку и Нидхэму (Comstock a. Needham, 1898, 1899; Comstock, 1918). Они использовали номенклатуру жилок, предложенную Редтенбахером (Redtenbacher, 1886), которая благодаря их обоснованию и поддержке вскоре получила всеобщее признание и вытеснила другие. Позднейшие предложения более или менее радикальной перестройки номенклатуры жилкования (Lameer, 1923; Forbes, 1933, 1943; Залесский, 1943, 1944) успеха не имели, и хотя эти работы, как и ряд других (Tillyard, 1919; Мартынов, 1924, 1926, 1937; Snodgrass, 1935, 1952), внесли некоторые исправления и дополнения в систему Комстока и Нидхэма (рис. 1—5), она не претерпела принципиального изменения. Попытки ее усовершенствования или ревизии продолжаются и в последнее время (Шаров, 1966; Hamilton, 1971, 1972a, 1972b, 1972c). В только что упомянутой серии работ, опубликованной Гамильтоном, содержится большое число новых, но мало обоснованных или явно ошибочных выводов и предложений. Критика некоторых его новшеств, так же как и критика отдельных представлений других авторов, будет дана ниже при обсуждении конкретных вопросов.

Гомология крыловых структур традиционно рассматривается почти исключительно как гомология жилок, а последняя почти как гомология крыловых трахей, хотя в принципе должно быть ясно, что крыло следует рассматривать как нечто целое и по возможности равномерно распределять внимание на все свойственные ему особенности и структуры, также как должно быть ясно то, что нельзя считать гомологию жилок полностью отвечающей гомологии заключенных в них трахей. В конструкции крыла можно выделить три взаимосвязанные ключевые структуры, вокруг которых группируются остальные, — это жилки, аксиллярные склериты и крыловые трахеи.

Комсток и Нидхэм развивали гомологию жилок, почти что приравнивая ее к гомологии соответствующих трахей, хотя более ранние авторы не придавали гомологии трахей преимущественного значения, а многие позднейшие авторы понимали односторонность такого подхода и показали ряд ошибок, к которым он может привести и приводит (Мартынов, 1924; Smart, 1956; Whitten, 1962). Тем не менее связь трахей и жилок у более примитивных крылатых насекомых настолько тесная, однозначная и единообразная, а следовательно первичная, что выводы о гомологии жилок, даваемые трахеацией, одни из самых важных. Это обусловило позитивный вклад и успех работ Комстока и Нидхэма.

Значение аксиллярных склеритов для гомологии жилок было показано Снодграссом (Snodgrass, 1909, 1935), однако проблема связи аксиллярных склеритов с жилками до сих пор разработана слабо и в первую очередь потому, что недостаточно изучены и гомологизованы сами аксиллярные склериты. Снодграсс, по-видимому, ошибочно связал медиальную жилку с медиальной пластинкой.

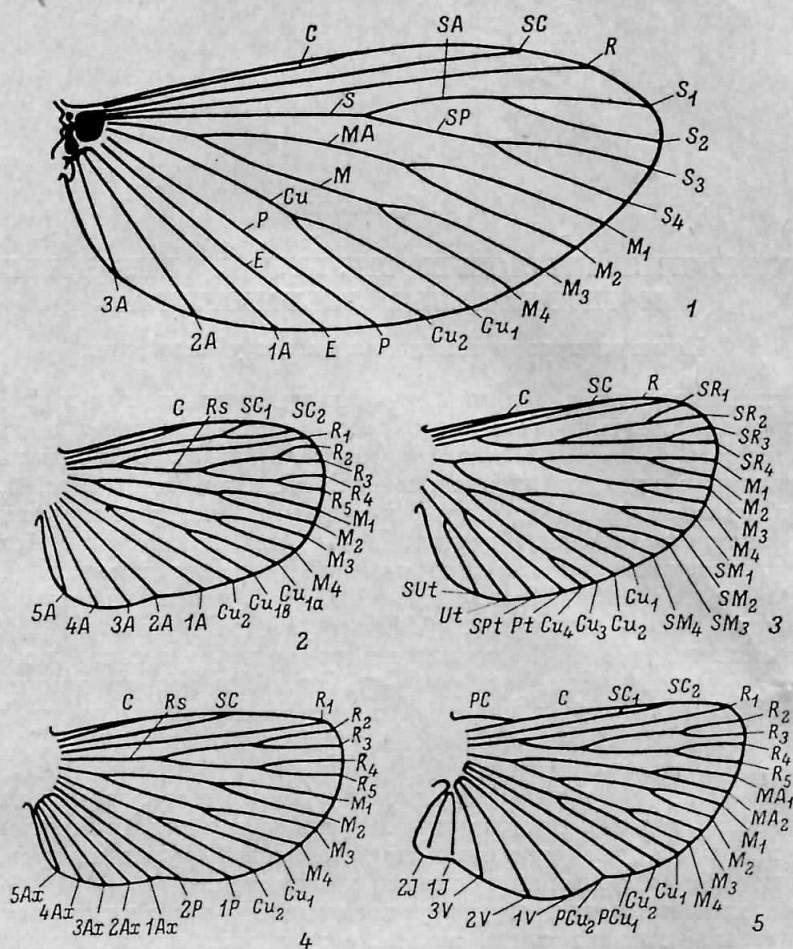


Рис. 1—5. Архетипы жилкования крыла насекомых по различным авторам и их терминологии. 1 — По Гамильтону, 2 — по Комстоку и Нидхэму, 3 — по Ламееру, 4 — по Форбсу, 5 — по Снодграссу (все из Гамильтона).

Обозначение жилок: *C* — коста, *Sc* — субкоста, *R* — радиус, *RS* или *Rs* — радиальный сектор, *S* — сектор, *SA* — передний сектор (Sector anterior), *SP* — задний сектор (Sector posterior); тот же смысл имеют буквы *A* и *P*, прибавленные к названию других жилок; *M* — медиана, *Cu* — кубитус, *P* — пликальная, *E* — эмпуза, *A* — анальная; *SR* — субрадиус, *SM* — субмедиана, *Pt* — пенультимата, *SPt* — субпенультимата, *Ut* — ультимата, *SUT* — субультимата; *Ax* — аксиллярная; *PC* — прекоста, *PCu* — посткубитус, *V* — ваннальная, *J* — югальная. Плюс (+) означает верхнюю жилку, минус (—) — нижнюю.

Предлагаемую в статье номенклатуру и гомологию жилок см. на рис. 30.

При этом важно отметить, что значение аксиллярных склеритов для гомологизации жилок сильно зависит от времени формирования этих склеритов. Наибольшее значение для гомологии жилок они могут иметь, если возникли вместе с формированием активно машущего крыла. Но если верна наиболее распространенная гипотеза, что первичные активно машущие насекомые не складывали крыльев, то значение аксиллярных склеритов для гомологии жилок становится более узким и частным, так как эти склериты в первую очередь подчинены функции складывания

крыльев и возможно развились для ее выполнения. Представления Гамильтона о большом количестве аксилляриев, расположенных в два ряда в основании нескладывающегося первичного крыла, не обоснованы функционально и плохо обоснованы сравнительно-морфологически. Крылья современных *Palaeoptera* лишены или почти лишены свободных аксиллярных склеритов. Впрочем, гипотеза первично нескладывающегося активно машущего крыла вряд ли верна. Гораздо легче себе представить, что складывание крыльев было основным обстоятельством, обусловившим дальнейшую интенсификацию функции планировательного крыла. Складывание открывало возможность дальнейшего увеличения длины крыла (планировать легче на длинных крыльях) без существенного ограничения подвижности насекомого на субстрате, но мышцы, складывающие и расправляющие крыло, уже почти готовы для выполнения (слабых) взмахов в полете. Очень трудно допустить скачок в совершенстве функции полета при нескладывающихся крыльях от начального состояния слабого пассивного планирования на неподвижных плоскостях к совершенному активному полету, когда насекомое осуществляет большую часть своей деятельности в воздухе и когда только и адаптивны нескладывающиеся крылья, минуя инадаптивную (при нескладывающихся крыльях) стадию несовершенного активного полета. Таким образом, более вероятно, что складывание крыльев и переход к активному полету — это две стороны и два тесно взаимосвязанных этапа единого процесса, приведшего к образованию настоящего крыла и выходу насекомых в воздух.

Кроме связи с трахеями и аксиллярными склеритами, гомологию жилок позволяют установить взаимное расположение жилок, а также характер их ветвления, их верхнее или нижнее положение, соотношение с устойчивыми (стабилизированными) поперечными жилками, соотношение с крыловыми складками, соотношение со щетинками, сопровождающими жилки и их следы.

За основную единицу жилкования — ствол — следует принимать первично самостоятельную от основания крыла жилку, самостоятельно сочленяющуюся с аксилляриями и имеющую достаточно специфическую функцию по сравнению со смежными аналогичными образованиями. Важность самостоятельного основания объясняется тем, что жилки как механическая и трахеальная структура исходно древовидны, они передают и распределяют усилие от основания крыла к его пластинке и периферии. Исходной точкой отсчета — исходным филогенетическим состоянием — целесообразно принять состояние, существовавшее в момент, когда впервые сформировались жилки и когда вскоре, по высказанной выше гипотезе, сформировались также аксиллярии. Гомологии отдельных составных частей, вошедших в жилки, но существовавших как нечто самостоятельное раньше (прежде всего это трахеи), не должны влиять на номенклатуру жилок, если мы хотим в названиях жилок отразить гомологию жилок, а не трахей. Момент формирования активно машущего и складывающегося крыла, очевидно, и был моментом, когда стабилизировалось число трахейных стволов, их связь с жилками и связь жилок с аксилляриями. Имеются гипотезы о том, что некоторые стволы, единые даже у наиболее примитивных из известных насекомых, имеют комплексное происхождение — радиус и радиальный сектор (иначе *RA* и *RP*), передний и задний кубитус, отдельные анальные жилки. Эти гипотезы слабо обоснованы и, кроме того, возможно, относятся только к трахеальным стволам, существовавшим до формирования жилок.

Конкретно на крыле могут быть выделены следующие основные стволы жилок: костальный, субкостальный, радиальный, медиальный, кубитальный, посткубитальный и анальный. Все стволы, кроме посткубитального, обоснованы еще Комстоком и Нидхэмом, посткубитальный выделен из анального ствола Комстока и Нидхэма (он соответствует их A_1). Снодграсом, но до сих пор не получил полного признания.

Здесь следует сказать, что как Комсток и Нидхэм, так и Снодграсс не избежали некоторых ошибок в приложении своих схем гомологии к некоторым конкретным примерам жилкования, однако большинство этих ошибок были исправлены последующими авторами или могут быть исправлены путем более строгого применения исходных авторских установок.

Ниже даются основные особенности и признаки гомологии конкретных жилок, используемые в данной статье.

1. Костальный ствол. Основная и первичная балка прочности переднего края крыла маргинальная или субмаргинальная. По-видимому, первично бестрахеинная, вторично трахеируется суббазальной ветвью субкостальной трахеи, образующейся конвергентно в разных группах насекомых; известны случаи третичной бестрахеинности кисты. Располагается непосредственно впереди субкостального ствола как отчетливо верхняя жилка. В случаях образования прекостального поля и прекостальных (вторичных) жилок утрачивает маргинальное положение. Базально граничит с гумеральной пластинкой.

У веснянок, по-видимому, первично нет костальной трахеи, у таракановых и прямокрылых она не выделяется среди второстепенных ветвей субкостальной трахеи, у вислокрылых весьма вероятно, что роль костальной трахеи в разных случаях играют вторичные трахейные ветви разного происхождения.

2. Субкостальный ствол. Соответствует субкостальной трахее — первому первичному трахейному стволу крыльев. Отчетливо нижняя жилка, ее основание на задних крыльях или обособленный участок — базисубкоста — на передних крыльях упирается в передний отросток первого аксиллярного склерита, а снизу на (вторую) базальную пластинку. Для субкостального ствола характерна неветвистость почти на всем протяжении, иногда кроме вершины. Суббазально между *C* и *Sc* расположена постоянная поперечная жилка — гамулус, случаи ее отсутствия, по-видимому, вторичны.

3. Радиальный ствол. Соответствует радиальной трахее — второму первичному трахейному стволу. Отчетливо верхняя жилка, в средней части разветвляется на радиус передний (*RA*) и радиус задний (*RP* или *RS*), которые в свою очередь больше или меньше ветвятся дальше. Обычно сильнее ветвится *RP*. Основание радиальной жилки упирается в передний конец второй аксиллярной пластинки.

Этот ствол часто рассматривают как рано слившиеся два самостоятельных ствола — собственно радиус, наш *RA* — и радиальный сектор — наш *RP* (Forbes, 1932; Hamilton, 1972a), однако эти две ветви нигде не выступают самостоятельно и их трахеи всегда имеют общее основание. Мнение о том, что *RS* у *Neoptera* присоединен к *R* собственно, а у *Palaeoptera* к *M* (Edmunds a. Traver, 1951), также не доказано, так как при отсутствии самостоятельной трахеи гипотетического *RS*, его вычленение основывается только на числе конечных разветвлений, а это весьма лабильный признак в макроэволюции крыла. Как говорилось, обычно передняя ветвь радиуса ветвится мало, а задняя ветвится очень сильно, но у многих тараканов одинаково ветвятся обе ветви или передняя ветвится сильнее. Скорее всего преимущественное ветвление задней ветви радиуса есть следствие аэродинамической специализации крыла — костализации и т. п., когда передняя часть крыла сужается, костальный край выпрямляется, а задняя часть крыла расширяется. Соответственно число ветвей больше там, где крыло расширено.

4. Медиальный ствол. Соответствует медиальной трахее — третьему первичному трахейному стволу, последнему стволу передней половины базальной трахеи, которая относится к дыхальцу своего сегмента. Отчетливо нижняя жилка лежит своим основанием ниже радиального основания, но не ниже последующего кубитального, так как последующие

жилки первично не дифференцированы на верхние и нижние. Основание медианы также упирается в передненаружный край второй аксиллярной пластинки позади радиального ствола. Медиана в средней части делится на переднюю и заднюю ветви (*МА* и *МР*) и дистально может более или менее обильно ветвиться дальше.

Коста, субкоста, радиус и медиана образуют переднюю группу стволов, которые при складывании крыла участвуют вместе как более или менее единое целое, они лежат впереди медиальной передней лопасти третьей аксиллярной пластинки и трахеируются от переднего дыхальца, то есть от дыхальца своего сегмента. Три внутренних передних ствола — *Sc*, *R* и *M* — сближены основаниями и расположены так, что образуют крышевидную структуру прочности — основную механическую продольную ось крыла, через которую передается на крыло усилие летательных мышц и посредством которой обеспечивается жесткость крыла при работе. Дистальнее упомянутые жилки более или менее расходятся и (первично) теряют выраженное верхнее и нижнее положение. Сплошная гофрировка крыла *Palaeoptera* — вторичное состояние, связанное с утратой складывания. Суббазально между медианой и кубитусом (его передней ветвью *CuA*) лежит постоянная поперечная жилка — дужка, бестрахеинная у большинства более примитивных отрядов, но у *Mecoptera*, согласно Тильярду (Tillyard, 1919), в дужку проходит ветвь медиальной трахеи. Этот факт позволил Шарову (1966) заключить, что дужка есть сохранившийся свободным участок задней ветви медианы, а то, что обычно принимают за передний кубитус, есть *МР*+*CuA*. Вряд ли эта точка зрения верна, скорее у *Mecoptera* в дужку проникла вторичная ветвь медиальной трахеи, так же как у певчих цикад в дужку проникает вторичная ветвь *Cu* (Comstock, 1918). Используя только палеонтологический материал, трудно отличить трахейную жилку от бестрахеинной. Дужка соединяет суббазально сравнительно широко расставленные стволы *M* и *Cu*.

Между *R* и *M* дистальнее дужки проходит первая генеральная складка крыльев, которая облегчает сближение этих смежных стволов при складывании крыльев. Все последующие главные стволы и обе главные ветви кубитального также могут быть (первично) разделены продольными генеральными складками, большая часть которых также облегчает сближение стволов при складывании крыльев. Основания задних стволов порознь сочленяются с аксилляриями и по этим сочленениям совершают при складывании сгибание значительной амплитуды как относительно аксилляриев, так и относительно друг друга в отличие от передних стволов. В этой связи задние стволы не обладают самостоятельной достаточной жесткостью для передачи движения от мышц на крыло при взмахх и поддерживаются в необходимой мере дополнительно через поля и поперечные жилки передними стволами. Особую роль здесь первично играет дужка, по которой прервана медиальная генеральная складка. При дальнейшей эволюции крыла складки часто редуцируются или меняют свою функцию. Важнейшее значение при этом имеют или приобретают генеральные складки, по которым происходит не сближение стволов, а перегибание крыла, — складки второго рода, разделяющие ремигум и ваннус. Эту роль в разных группах играют разные складки. Неясно, были ли все складки первично однородными.

5. Кубитальный ствол. Первое разветвление кубитального ствола лежит вблизи его основания, и составляющие его ветви *CuA* и *CuP* разделены генеральной складкой — переднекубитальной. Кубитальному стволу соответствует кубитальная трахея, аналогично жилке разветвляющаяся более или менее суббазально и являющаяся первым трахейным стволом, относящимся к системе заднего дыхальца, т. е. дыхальца последующего сегмента. Перемычка между двумя системами трахей разделена, когда имеется, так называемым узелком — местом разрывания трахеи при линьках. Эта перемычка носит вторичный характер и развита не у всех

отрядов. Задние стволы жилок первично нейтральные, т. е. не дифференцированы на верхние и нижние, однако ветви кубитуса часто вторично становятся — передняя — верхней, а задняя — нижней, или реже наоборот. Характерно, что позади медианы верхние и нижние жилки не совпадают также у разных *Palaeoptera* — стрекоз и поденок. Основание кубитального ствола причленяется к дистальному концу медиальной пластинки, а если она не отчленена, к антеродистальному углу передней лопасти третьей аксиллярной (у веснянок). Задняя ветвь кубитуса, по-видимому, первично была средней линией пологого перегиба первично сложенных крыльев, затем граница стала резче и переместилась на ту или иную из прилегающих к ней складок — у веснянок и *Oligoneoptera* на заднекубитальную, у *Polyneoptera* и *Paraneoptera* на переднекубитальную.

Гамильтон переднюю и заднюю ветви кубитуса считает за самостоятельные стволы — кубитальный (т. е. наш *CuA*) и пликальный (т. е. наш *CuP*). Однако эти ветви не подходят под критерии, приведенные выше для самостоятельных стволов, они отходят одним основанием, имеют одну общую трахею. Наиболее вероятно, что первое разветвление *Cu* вторично смещено к основанию.

6. Посткубитальный ствол. Соответствует посткубитальной трахее, которая отходит около основания кубитальной или от самого основания последней. Большей частью неразветвленная жилка или разветвленная только в дистальной части, ее первое ветвление по-видимому не носит первично стабилизированного характера. Основание посткубитуса упирается в переднюю часть дистальной лопасти третьей аксиллярной пластинки отдельно от смежных стволов *Cu* и *A*. Это обстоятельство никак не позволяет присоединиться к мнению Комстока и Нидхэма, которое из более новых авторов разделяют Рэгг, Шаров и др. (Ragge, 1955; Шаров, 1966), что обсуждаемая жилка есть только одна из ветвей анальной системы. Спереди посткубитус ограничен заднекубитальной складкой, сзади — посткубитальной. Посткубитус выделен Снодграссом (Snodgrass, 1935), затем поддержан Смартом (Smart, 1953), который исправил некоторые ошибки Снодграсса в его практической гомологии. Посткубитус скорее всего соответствует эмпузальной жилке Гамильтона, хотя Гамильтон такую гомологию не устанавливает. В практической гомологии посткубитуса Снодграсс допустил некоторые ошибки, исправленные позднее Смартом, но Гамильтон, по-видимому, не принял разъяснений Смarta и в ряде случаев неправильно сопоставил эмпузальную жилку с трахеей, которую он называет эмпузальной (см. ниже). Это и не позволяет безоговорочно отождествить *Pcu* и *E*.

7. Анальный ствол. Ему соответствует анальная трахея. Последний ствол крыла. Весьма варьирует в отношении ветвления, часто сильно разветвлен от самого основания, но в других случаях простой или разветвлен слабо. Единим основанием причленяется к задней части дистальной лопасти третьей аксиллярной пластинки. Позади своей передней ветви (хотя бы и единственной) несет переднеанальный шов, по которому подгибается аноюгальная лопасть задних крыльев *Hemimetabola* при складывании крыльев. Можно думать, что первично анальная жилка была неветвистая и первичная аноюгальная лопасть была без жилок, затем при увеличении лопасти ее заняла возникшая задняя суббазальная ветвь *A*, в ряде случаев она затем обильно разветвилась сначала дихотомически, а потом веерообразно.

Позади (точнее конутри) анального ствола базально и суббазально, также и позади третьей—четвертой аксиллярных пластинок находится нечеткая или четкая разнообразно вторично оформившаяся югальная склеротизация. Ее модификацией, очевидно, является и *vena cardinalis* *Plecoptera* и *Oligoneoptera*. Аноюгальная лопасть получила развитие только на задних крыльях, и при складывании на задней и передней парах

крыльев рано сложились две разные модификации системы складок. На передних крыльях нет развитой подгибающейся лопасти, а главную функцию приспособления сложенного крыла к форме тела несет шов (складка), лежащий с той или иной стороны посткубитуса.

Гомологизация жилок и других крыловых структур именно у таракановых и цикадовых преследовала цель увязать гомологию соответствующих структур цикадовых с общей схемой, а при этом также выяснить соотношение жилок с аксиллярными склеритами, терминология строения которых была разработана Снодграссом как раз на основе таракановых.

Строение крыльев таракановых

Крылья таракановых представлены двумя различающимися типами, которые характерны для двух подотрядов отряда. Для подотряда *Arhipidota* (рис. 6—7), в состав которого входит одно надсемейство *Polyphagoidea*, характерно простое складывание — подворачивание — небольшой аноягальной области задних крыльев, как это характерно для крылатых *Paraneoptera*. Для подотряда *Rhipidota* (рис. 8—9), в состав которого входят надсемейства *Blaberoidea*, *Blattoidea* и *Epilamproidea* (надсемейственные группировки даны по Принцису (Princis, 1960), однако он, придавая им окончания надсемейств, считает их подотрядами), характерно веерообразное складывание большой аноягальной области задних крыльев, так же как для большинства *Polyneoptera*.

Жилкование передних крыльев этих двух групп таракановых различается гораздо слабее.

Большое значение для гомологизации жилок имеет строение аксиллярных склеритов, которое у таракановых и цикадовых во многом сходно и поддается достоверной гомологизации. Строение аксиллярных склеритов у таракана *Periplaneta americana* было изучено Крэмптоном и Снодграссом (Crampton, 1927; Snodgrass, 1935, 1952); кроме того, Форбс, Онесто и Матсуда (Forbes, 1933; Onesto, 1959; Matsuda, 1970) рассмотрели аксиллярную область у таракана *Epilampra* sp., *Blatta orientalis* и *Blattella germanica*.

Приводимое ниже рассмотрение аксилляриев (рис. 10) основано на данных этих авторов и проведено на *Periplaneta americana* (*Blattoidea*), *Blattella germanica* (*Epilamproidea*) и *Polyphaga aegyptiaca* (*Polyphagoidea*). Основное описание составлено для прусака. Строение аксиллярной области у всех приведенных представителей отряда весьма сходно, включая и стойкие небольшие, но важные различия между аксилляриями передних и задних крыльев. Рассмотрение целесообразно начать с задних крыльев, где некоторые соотношения выявляются четче.

На переднем крае (заднего) крыла у самого основания почти над передним верхним углом базальной пластинки находится колпачковидный склерит тегулы; дистальнее, отделенный от него мембранозным пространством, располагается гумерале (*h*), дистально сочленяющийся с костальной жилкой и являющийся, очевидно, ее обособленным основанием. Гумерале склеротизован в основном по передней кромке крыла и по нижней поверхности перед субкостой, его базальный край снизу округло выступает, выступ приходится на выемку верхнего края базальной пластинки. Задний край гумерале дистально подходит к субкостальной жилке и соединяется с нею. Дистальный край снизу поворачивается продольно и непосредственно переходит в нижнюю стенку основания собственно кости. Таким образом, гумерале отделен мембраной от кости сверху, спереди и в передней части снизу. Позади гумерале и кости лежит субкоста, основание которой головкой сочленяется с передней апофизой первой аксиллярной пластинки. Первая аксиллярная пластинка лежит дугой вдоль заднебокового края передней крыловой лопасти тергита, выступающего вбок углом. Позади лопасти пластинка треугольно расширяется и обрывается. Ее дистальный край образует в целом плавную дугу от передней

апофизы до задней, расположенной на заднедистальном углу. Внутренний край пластинки сразу позади передней тергальной лопасти образует проксимально небольшой выступ. Субкостальная жилка сверху выглядит как желобок между костальной жилкой и толстым килем радиальной; проксимально субкостальный желобок ослабевает и исчезает, располагаясь вдоль заднего края базальной головки субкосты. Слабая выпуклость осно-

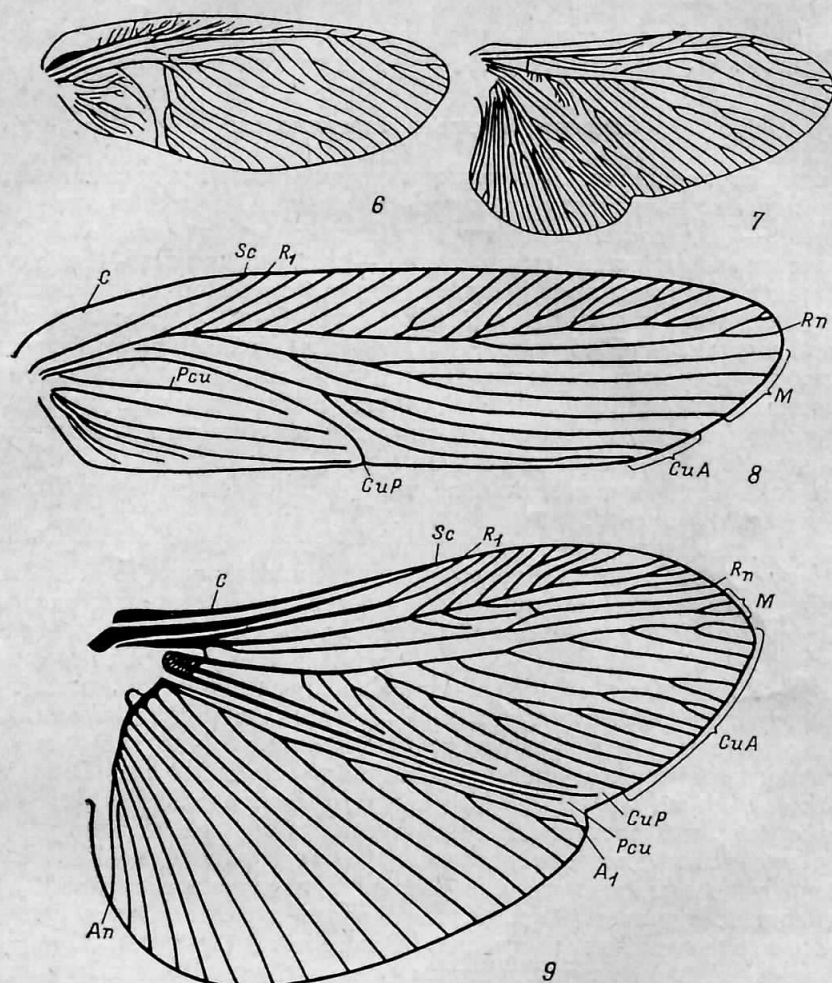


Рис. 6—9. Жилкование крыльев у таракановых.

6 — переднее крыло *Polyphaga* sp.; 7 — заднее крыло *Polyphaga* sp.; 8 — переднее крыло *Blattella germanica*; 9 — заднее крыло *Periplaneta americana*. Рис. 6—7. По Рэнгу, 8 — по Комстоку, 9 — по Снодграссу. Схематизировано с дополнениями и исправлениями.

вания субкосты дистальнее головки и спереди желобка присоединяется сзади к основанию кости. Снизу основание субкосты от базальной головки идет высоким склеротизованным гребнем, продолжающимся в нижнюю выпуклую поверхность среднего протяжения субкостальной жилки. Основание субкосты спереди отделено от гомерале и кости глубоким желобком, сзади также желобком, соответствующим радиусу — верхней жилке.

Дистальнее первой аксиллярной пластинки, более или менее вписываясь в дугу ее дистального края, лежит верхняя часть второй аксиллярной пластинки, выступающая на поверхность крыла, ее передний

верхний угол лежит позади и чуть дистальнее головки субкосты, тесно соединяясь с основанием радиуса, ее задний верхний угол сочленяется с заднедистальным углом первой аксиллярной и передним углом третьей

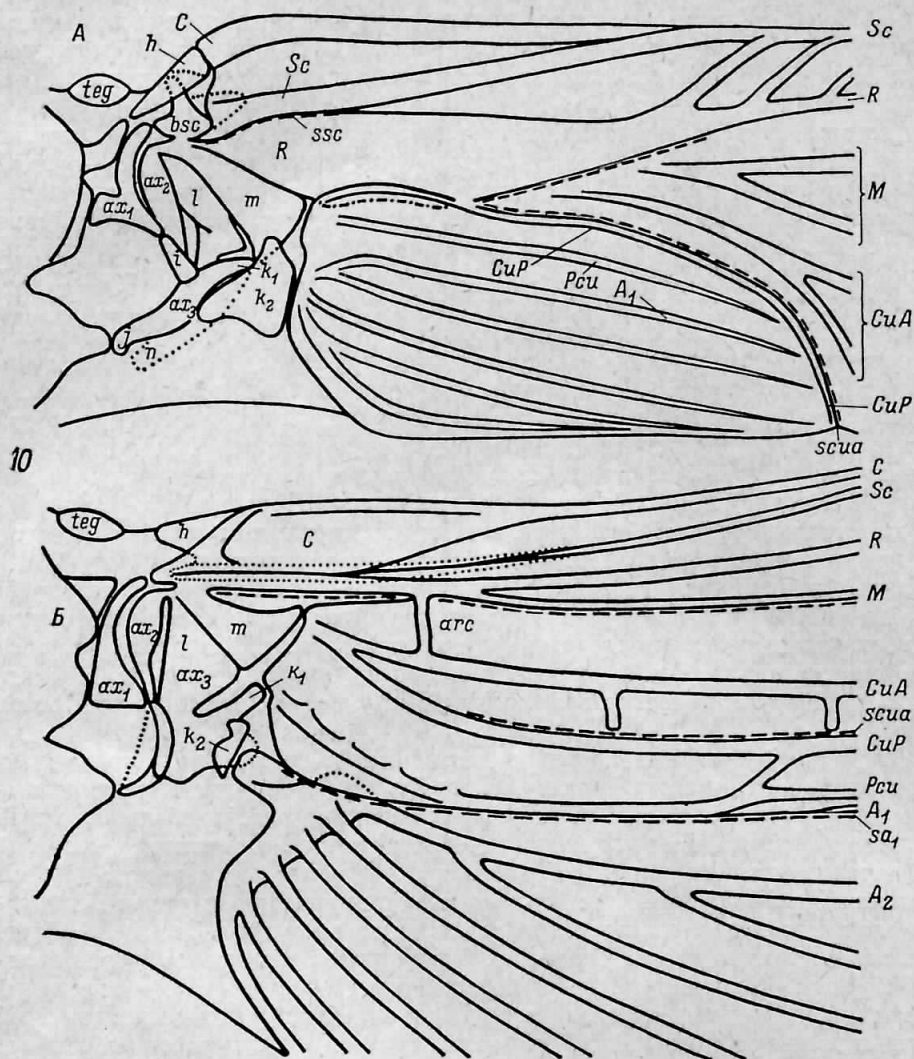


Рис. 10. Схема строения аксиллярных склеритов и базальной части крыла прусака (*Blattella germanica*).

А—переднее крыло, Б—заднее.

Условные обозначения к рис. 10, 13, 14, 30 и последующим: arc — дужка, ax — аксиллярные пластинки; bsc — субкостальная пластинка (basisubcostale); h — гумеральная пластинка; i — обособленный участок ax₃, сочленяющийся с ax₁; j — задний отросток ax₃, сочленяющийся с задним крыловым отростком нотума; ju — югальная склеротизация, пластинка; k — дистальная лопасть ax₃, подразделяющаяся на посткубитальную лопасть (k₁) и анальную лопасть (k₂); l — передняя лопасть ax₃; m — медиальная пластинка, подразделяющаяся в ряде случаев на проксимальную (mp) и дистальную (md) части; n — отросток ax₃, упирающийся в субалар; sa, scua, scup, sm, spcu, sr — швы, лежащие в соответствующих полях (анальном, переднекубитальном и т. д.); teg — тегула. Пунктир — скрытые границы, прерывистый штрих — швы, штрих-пунктир — скрытые швы. Обозначения жилок обычные.

аксиллярной пластинок. Снизу вторая аксиллярная пластинка образует — грубо схематически — продольный склеротизованный валик, слегка изогнутый вышуклостью вверх и в этой верхней части переходящий в верхний участок пластинки, концы валика выступают косо вниз и вперед и вниз и назад; передний (нижний) выступ упирается в базальную пла-

стинку, в выступ на ее внутренней стенке сзади; он короткий и не проходит вперед от верхнего переднего выступа. Задний нижний выступ длинный и выходит далеко назад за задний верхний выступ, своей вершиной он ложится (опирается) на субалярную пластинку (ее переднюю часть). Средняя часть нижнего валика второй аксиллярной пластинки опирается на плевральный столбик. Система опор второй базальной пластинки таракановых очень напоминает таковую у цикадовых (*Fulgoroidea*, передние крылья).

Дистальное и позади второй лежит сложно устроенная и обширная третья аксиллярная. Она может быть разделена на ряд частей — основную или мускульный диск, переднюю лопасть, двойную заднюю лопасть и субалярную апофизу. Основная часть дуговидно выступает на верхнюю поверхность основания крыла, спереди она сочленена с задним отростком второй аксиллярной и первой аксиллярной, сзади с задней тергальной лопастью. От дистального края тела пластинки вперед отходит клиновидная и плоская, лежащая на поверхности, передняя лопасть. Лопасть проксимально граничит со второй аксиллярной, а антеродистально с медиальной пластинкой. Медиальная пластинка лежит позади основания медианы (радиомедиального ствола), она треугольная и делит по косой линии, идущей от переднего конца второй аксиллярной пластинки назад дистально, треугольное пространство между второй аксиллярной и медианой с передней лопастью третьей аксиллярной. Передний край медиальной пластинки вогнутый, между ним и радиомедиальным стволом остается ланцетовидное мембранозное пространство. Заднедистальный край медиальной пластинки и передней лопасти третьей аксиллярной лежит на одной прямой. От средней части дистального края тела пластинки отходит двувершинная задняя лопасть. Передняя ветвь задней лопасти идет косо вперед и дистально позади передней лопасти, будучи отделенной от нее клиновидной мембранозностью. Задняя ветвь, более широкая, отгибается вверх.

Основание радиальной жилки сверху килевидное, упирается в вершину второй аксиллярной пластинки. Заднюю сторону гребня радиального ствола образует медиальный ствол, базально сходящий на нет перед вершиной радиуса впереди медиальной пластинки. Дистальное медиальное ствол укрепляется и обособляется. Позади медиального ствола расположена продольная мембранозность, начинающаяся перед медиальной пластинкой и, сужаясь, продолжающаяся до дужки. Эта щель облегчает складывание крыла. Очевидно, это первичное приспособление складывающихся крыльев, которое вызвало также раздвижение оснований медианы и кубитуса и образование суббазальной дужки, компенсирующей базальную непрочность в этой области. Дистальное дужки снова заметен шов-складка, идущий позади ствола $R+M$ и далее позади M . Дистальное медиальной пластинки и передней половины третьей аксиллярной у таракановых лежит нечетко ограниченная склеротизация, в которой пропадают основания Si и Psi ; эта склеротизация, однако, имеет два сочленения — одно с дистальной вершиной медиальной пластинки и второе с передней ветвью задней лопасти третьей аксиллярной. При этом достаточно отчетливо можно проследить по следам оснований жилок, что к первому сочленению подходит объединенное основание Si , а ко второму — Psi ; позади основания Psi лежит еще некоторая полоса склеротизации, сзади ограниченная складкой, по которой сгибается аноягальная область крыла. Задняя ветвь дистальной лопасти третьей аксиллярной сочленяется с общим основанием анальных жилок, которое оформлено в виде пластинки, дистально разветвляющейся гребневидно на жилки системы A_2 . Первую жилку гребня, лежащую непосредственно позади первого анального (a_1) шва крыла, образует A_2 , первую жилку, лежащую впереди этого шва в базальной части крыла, — Psi , но далее дистально появляется и A_1 , которая, как показывает трахеация, отходит в зачатке

крыла общим стволом с последующими жилками. Таким образом, шов a_1 пересекает жилку A_1 у ее основания. В дефинитивном крыле она в базальной части крыла, где ее должен пересекать шов a_1 , не развита. Дистальнее базальной склеротизации $Cu-Rcu$ между передним и задним кубитусом появляется передняя кубитальная складка, идущая вплотную к CuP . У прусака жилка Rcu в средней части крыла исчезает, у перипланеты сохраняется до края крыла.

На передних крыльях в отличие от задних развито широкое костальное поле; костальный край от основания идет почти вперед, вскоре он, резко выпукло изгибаясь, принимает обычное положение. Тегула сходно устроена — колпачковидная и так же расположена. Гумерале занимает косо расположенный участок края крыла. Сверху и снизу он треугольный, суженный базально и вытянутый вдоль края; дистально он прямо обрублен и сочленен с основанием собственно костальной жилки. От этого сочленения назад идет сверху до радиальной жилки проксимальный край склеротизации костального поля и субкосты, а снизу до субкосты край склеротизации костального поля. Треугольная склеротизация гумерале снизу — непосредственное продолжение его верхней склеротизации только в дистальной половине, проксимальная часть нижней стенки крыла под гумерале перепончатая. Позади гумерале лежит обособленный участок субкосты — субкостальная пластинка, не обособленная на задних крыльях. Позади тегулы находится передний крыловой отросток мезонотума, он узкий и отогнут вперед, но задний край его сохраняет такое же направление, как и у заднеспинки. Впечатление отогнутости происходит благодаря выемке переднего края. Позади переднего крылового отростка резкая узкая выемка. Первая аксиллярная пластинка сходной формы сочленена внутренней стенкой спереди с крыловым отростком, а сзади с краем тергума позади выемки. Внутренний край пластинки против выемки среднеспинки также с небольшой выемкой. Передний конец первой аксиллярной сочленяется с головкой субкостальной пластинки, которая представляет собой отчлененный участок основания субкосты. Сверху субкостальная пластинка выходит на поверхность крыла как продольный склерит с выпуклостью на внутреннем крае и отделенный перепончатым пространством дистально от собственно субкосты и костального поля. Сзади здесь субкостальная пластинка нечетко отделена от тонкого базального участка радиуса и через него от медиальной пластинки. Снизу субкостальная пластинка выглядит как крестообразное тело, являющееся основанием высоко килевидной субкостальной жилки и продолжающее этот киль базально. Головка субкостальной жилки уже ее тела, она опирается сверху на седловидный верхний край базаларе; позади, отступя дистально от головки, тело пластинки соединяется с основанием радиальной жилки. Впереди, также отступя, пластинка образует склеротизованный отросток, вершина которого находится впереди вентральной склеротизации гумерале под передней частью его дорсальной склеротизации близ костального края крыла. Дистальный конец креста, сохраняя форму субкостального кия, отделен от него мембранозным швом по косой линии, идущей от основания сзади к вершине вперед. Этот дистальный конец субкостальной пластинки расположен под склеротизацией субкосты на верхней стенке крыла. Вторая аксиллярная пластинка сходна с таковой передних крыльев. В дуге первой аксиллярной пластинки расположена часть второй аксиллярной, выходящая на верхнюю поверхность крыла. Ее передний конец соединен с узким основанием радиального ствола, зажатого между субкостальной и медиальной пластинками, с которыми этот ствол здесь более или менее сращен. Позади соединения с упомянутыми пластинками радиальный ствол клиновидно резко и сильно расширяется, здесь он желобовидный, сверху выпуклый, а снизу вогнутый; спереди он непосредственно контактирует со слегка желобовидной сверху и резко килевидной снизу субкостой, но отделен

от нее швом, дистально исчезающим после отдаления субкости. Медиальная пластинка имеет почти такую же форму, как на задних крыльях, дистальнее она спереди отделена от края расширяющейся радиальной жилки, дистально косо обрублена, сзади по вогнутому шву граничит с передней ветвью третьей аксиллярной. Задний край радиального ствола дистальнее медиальной пластинки, на некотором протяжении резко выступает вниз в виде гребня, к проксимальному концу которого причленен передне-дистальный угол медиальной пластинки. Этот гребень соответствует основанию общего ствола Cu и также, как на заднем крыле, сочленен с медиальной пластинкой. Сзади этот гребень швом отделен от переднебазального участка клавуса, который сверху козырьком надвинут на радиус именно в этом месте над гребнем. Вторая аксиллярная пластинка, также как и на задних крыльях, нижним валиком опирается на базальаре, средней частью на плевральный столбик, а задней на субальаре, но вытянута спереди назад слабее. Третья аксиллярная пластинка, имея сходную общую конфигурацию, расчленена на три взаимоподвижные части. Главная часть состоит из тела, передней лопасти и передней части дистальной лопасти. Отчленены две пластинки: i , сочленяющаяся со второй аксиллярной также около заднего сочленения первой и второй аксиллярных, и k_2 — задняя часть дистальной лопасти, сочленяющаяся с основанием клавуса. Основание клавуса спереди, как уже говорилось, козырьком налегает сверху на радиус на участке, где радиус несет снизу кубитальный гребень и отделен снизу швом от клавуса; базально основание клавуса прямо отрублено и в задней половине сочленено с обособленным участком дистальной лопасти третьей аксиллярной. Непосредственно около дистального конца нижнего гребня радиуса и верхнего козырька клавуса радиус и клавус соединены непрерывной узкой перемычкой. Позади этой перемычки сразу же начинаются два независимых, но сближенных основания шва — сзади клавальный, а спереди идущий по заднему краю радиального ствола. Радиальный шов исчезает в базальной четверти крыла, но дистальнее ответвления медианы, отрезая ее; клавальный идет до заднего края крыла. Основание медианы, таким образом, на переднем крыле отсечено от радиуса резким швом; вблизи шва, однако, основание медиального ствола теряется в общей склеротизации крыловой пластинки. Кубитальный гребень разделяется на передний кубитальный, идущий впереди клавального (переднего кубитального) шва, и задний кубитальный, идущий непосредственно вдоль шва позади. Прохождение заднего кубитуса позади клавального шва маркировано единичными щетинками, сопровождающими жилки. Очевидно, разделение общего ствола происходит по перемычке швов. Задний кубитус отчетливо угадывается на переднем крае клавуса, также как и последующие жилки. Посткубитальная жилка отходит самостоятельно от переднебазального угла клавуса.

Анальные ветви отходят общим стволом от заднего участка базального края клавуса, где клавус сочленен с третьей аксиллярной (ее заднедистальной ветвью). Анальных жилок, отходящих общим стволом, насчитывается три простых (A_1 — A_3) и одна вскоре разделяющаяся на две (A_4 и A_5). Посткубитальная жилка отходит, как и на задних крыльях, отдельно от базального края крыла позади кубитального шва (или кубитального ствола), т. е. от переднебазального угла клавуса, однако на передних крыльях она не сочленена с передней ветвью дистальной лопасти третьей аксиллярной, а отодвинута от этой лопасти вперед дистально. Лопасть же сохраняет положение у заднедистального угла медиальной пластинки, ни с чем не сочленяясь. Задний край основания крыла между тергутом и клавусом несет несколько нечетко оформленных кожистых уплотнений (югальная склеротизация).

Таким образом, главные отличия структур переднего крыла прусака от заднего заключаются в широком костальном поле, в обособленной

субкостальной пластинке, в расчленении третьей аксиллярной пластинки, в отсутствии сочленения между передней ветвью дистальной лопасти третьей аксиллярной и основанием посткубитальной и, наконец, в системе швов. На передних крыльях имеется шов по переднему краю радиального ствола вблизи основания (субкостальный), шов позади радиуса дистальнее дужки и передний кубитальный шов, разделенный около перемычки дужки. На задних крыльях нет субкостального шва, а постаркальный шов не пересекает медианы, зато есть отсутствующий на передних крыльях первый анальный. На передних крыльях не выражена ясная базальная ячейка, она вошла в состав кубитального гребня, так как к нему присоединена медиальная пластинка, сочленение которой находится позади базальной ячейки; таким образом, суженная базальная ячейка прикрыта козырьком клавуса. Место перерыва кубитального кия возможно соответствует не только месту обособления задней ветви кубитуса, но и сокращенной редуцированной дужке, лежащей морфологически впереди. Весьма интересно самостоятельное отхождение и прохождение по переднему крылу посткубитальной жилки. В переднем крыле цикадовых также посткубитальная жилка отходит самостоятельно, а анальные вместе.

У *Polyphaga aegyptiaca* основной план строения аксиллярной области и соотношений в ней такой же, как у прусака и американского таракана, лишь с небольшими отличиями. В задних крыльях также заметна складка швов дистальнее дужки позади $R+M$ и M ; этот шов до какой-то степени, очевидно, гомологичен шву, идущему по заднему краю у основания $R+M$ на передних крыльях, однако дистальный конец этого шва получает различное развитие на передних и задних крыльях. Дистальная лопасть третьей аксиллярной пластинки не расчленена на переднюю и заднюю ветви. Ее дистальный край сочленяется с основанием Pcu , а задний, отогнутый вверх, с основанием A . Первый анальный шов у основания лежит впереди жилки A_1 , затем он ее пересекает и лежит позади; на месте косоугольного пересечения жилки A_1 швом жилка редуцирована. Пластинка, служащая основанием анальных жилок (A_1-A_n), короткая у верных тараканов, у *Polyphaga* длинная.

Рассмотрев осевое жилкование тараканов, следует кратко описать также характер периферического ветвления и конфигурации жилок. Жилкованию тараканов посвящена обширная работа Рэна (Rehn, 1951), который в сравнительном аспекте рассмотрел и проиллюстрировал жилкование большого числа представителей из всех основных групп.

Костальная жилка передних крыльев идет по переднему краю не далее его базальной половины или даже трети, где упирается в вершину выходящей на передний край крыла субкосты. Субкоста более или менее прямая, срезает сегмент костального поля сзади. Часто отдает от основного ствола гребенку ветвей вперед в костальное поле, а реже также и дистально. Основной ствол субкосты отчетливо нижний. Далее следует резко верхний радиальный ствол, который дает гребенку ветвей вперед и назад; основной ствол радиуса, если он не теряется среди разветвлений, упирается в край крыла у его вершины. У отдельных представителей таракановых может вытесняться, редуцироваться передняя или задняя гребенка ветвей радиуса. Это зависит, в частности, от пропорций крыла (темины) — при широких коротких крыльях обычно хорошо развита передняя гребенка, при узких часто только задняя — радиальный сектор. На жилковании таракановых хорошо видно, как опасно основывать гомологию жилок на одном обилии их ветвления. У такой примитивной группы крылатых насекомых, как тараканы, характер ветвления радиуса темины и характер изгиба вторичных ветвей необычайно разнообразен. Медиана также сравнительно обильно и преимущественно последовательно дихотомически ветвится, ее ветви слегка отгибаются назад, упираясь в заднюю половину терминального края. За медиальной следует весьма

обильно ветвящийся передний кубитус, более сильно чем медиана отогнутый к заднему краю крыла в передней половине, но в задней, наоборот, отогнутый к вершине вдоль заднего края крыла. Ветви переднего кубитуса выходят на дистальную половину заднего края крыла, проксимальная половина занята клавусом. Передний край клавуса описывает простой дугообразный задний кубитус. Клавус занят посткубитальной и анальными жилками, образующими веретеновидную фигуру, — жилки сближены основаниями и концами и раздвинуты в средней части выпуклостью вперед у переднего края и назад у заднего. В ряде случаев, когда жилкование более четкое, как у прусака, удастся разглядеть обособленное отхождение посткубитальной жилки.

На задних крыльях коста отчетливо верхняя, также как и радиус. Субкоста — четко нижняя жилка, идущая в желобке между костью и радиусом, субкоста не ветвится и выходит на передний край крыла в 1—2 третях от основания. Радиус довольно рано ветвится, часто базальнее отхождения медианы, корень которой маркируется дужкой. Обе ветви радиуса часто дают гребенки ветвей к переднему краю крыла, вторая дистальнее первой, а у *Arhipidota* вторая в дистальной части иногда дает еще небольшую гребенку назад. Медиана ветвится слабо и только в дистальной части, обычно и совершенно не ветвистая медиана. Вслед за медианой идет обильно ветвящийся передний кубитус, все его ветви образуют гребенку, обращенную к заднему краю. У *Arhipidota* и у части *Rhipidota*, у которых слабее развит веер, передний кубитус со своими ветвями занимает обширный сектор крыла; у *Rhipidota*, у которых сильно развит веер, сектор передней кубитальной жилки и ее поле сильно сужаются, поле становится субпараллельным, как у прусака; при этом гребенка более или менее преобразуется в косые и прямые поперечные жилки, обрывающиеся перед передним кубитальным швом, который идет вплотную к заднему кубитусу. Характерной особенностью ветвей переднего кубитуса является то, что они не доходят большей частью до края крыла, заканчиваясь перед задним кубитусом. Задний кубитус развит как простая неветвящаяся жилка. За ним идет также простой неветвящийся *Pcu*, который часто не доходит до края крыла, как у прусака. Первая анальная жилка базально не выражена там, где ее пересекает первый анальный шов, отсекающий ее от аноягального веера. Переднюю часть аноягального веера образует ветвистая жилка A_2 ; последующие жилки, как правило, не ветвисты у *Rhipidota* и могут быть дихотомически разветвленными у *Arhipidota*. Как уже говорилось, основание ствола анальных жилок у *Arhipidota* оформлено как длинная склерозированная пластинка — основание жилки A_1 , — расположенная позади первого анального шва в базальной трети аноягальной лопасти крыла; при этом последующие анальные жилки отходят от основания этой пластинки.

К сожалению, трахеация зачатков крыльев у тараканов изучена слабо — только у прусака и американского таракана. Комсток (Comstock, 1918) приводит два рисунка трахеации крыловых зачатков безымянных тараканов. Один из этих рисунков, где приведена трахеация и передних, и задних крыльев (l. c., стр. 125, фиг. 117), без сомнения, относится к прусаку (рис. 10—12), так как она в деталях совпадает с его дефинитивным жилкованием. Трахеация крыльев американского таракана подробно изучена Смартом (Smart, 1951), а прусака Беком (Beck, 1920), эти данные затем использовал для гомологизации жилок Ragge (Ragge, 1955). В передних крыльях *C* и *Sc* отходят общим стволом, несущим спереди много вторичных ветвей, среди которых теряется собственно коста. Затем отходит радиус, точно повторяющий характер разветвления дефинитивной жилки, также и отходящая далее самостоятельно медиана. Следующий ствол за медиальным — общий для *Cu* и *Pcu*. Так же как на дефинитивном крыле, *Pcu* укорочена и упирается в *CuP*, которая обегает сзади

концы *Pcu* и всех анальных, а анальные отходят самостоятельным лучком, противопоставляясь посткубитусу.

В зачатках задних крыльев *C* и *Sc* также отходят общим стволом, затем следует *R*, повторяющий дефинитивное ветвление, и аналогично жилке неветвистая медиальная трахея. Трахеация кубитоанальной области достаточно точно повторяет жилкование. *CuA* и *CuP* отходят общим стволом, но вскоре расходятся, *Pcu* также отходит самостоятельно и у-

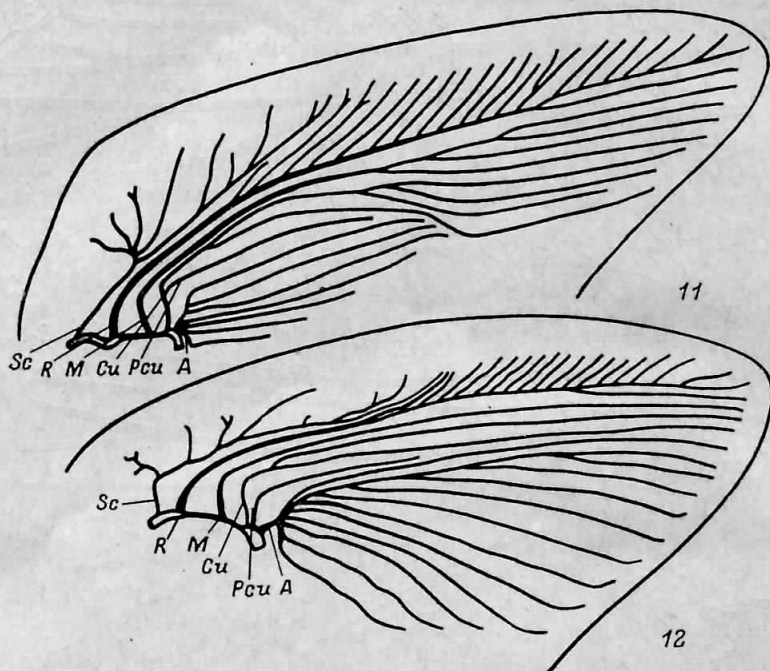


Рис. 11—12. Трахеация крыловых зачатков прусака (*Blattella germanica*).
11 — передний крыловой зачаток; 12 — задний. По Комстоку, схематизировано, обозначения жилок ориг.

рочена как на дефинитивном крыле прусака. Далее настоящие анальные жилки отходят общим стволом, при этом A_1 , ограниченная на крыльях сзади первым анальным швом, и A_2 , идущая позади этого шва и несущая сзади гребенку ветвей, и последующие простые анальные жилки несомненно идентифицируются.

Резюмируя анализ жилкования тараканов, можно сказать, что у них все жилки на обоих парах крыльев хорошо сопоставляются с трахеями и отчетливо дифференцируются и индивидуализируются по отношению к аксиллярным склеритам. Анализ жилкования у тараканов также показывает значительную обособленность посткубитальной жилки (эмпузальной) не только на задних, но и на передних крыльях, как в трахеации, так и по отношению к аксиллярным склеритам.

Жилкование у цикадовых надсемейства *Fulgoroidea*

Хотя общеморфологические данные говорят о том, что *Fulgoroidea* группа вторичная, ближе всего родственная *Cercopoidea*, жилкование их (рис. 13, 14) носит сравнительно архаический характер и из современных наиболее сходно с жилкованием палеозойских примитивных цикадовых — *Prosboloidea*. Такое положение отчасти объясняется совершенством прыжка в этой группе, которое отодвинуло эволюцию крыла на задний

Handwritten signature

план. Каковы бы ни были причины архаичного строения крыльев *Fulgoroidea*, именно их крылья позволяют легче всего проследить общие гомологии и объяснить строение крыльев в других надсемействах.

В передних крыльях *Fulgoroidea* (рис. 13) кость чаще всего имеет маргинальное (субмаргинальное) положение, она идет по переднему краю

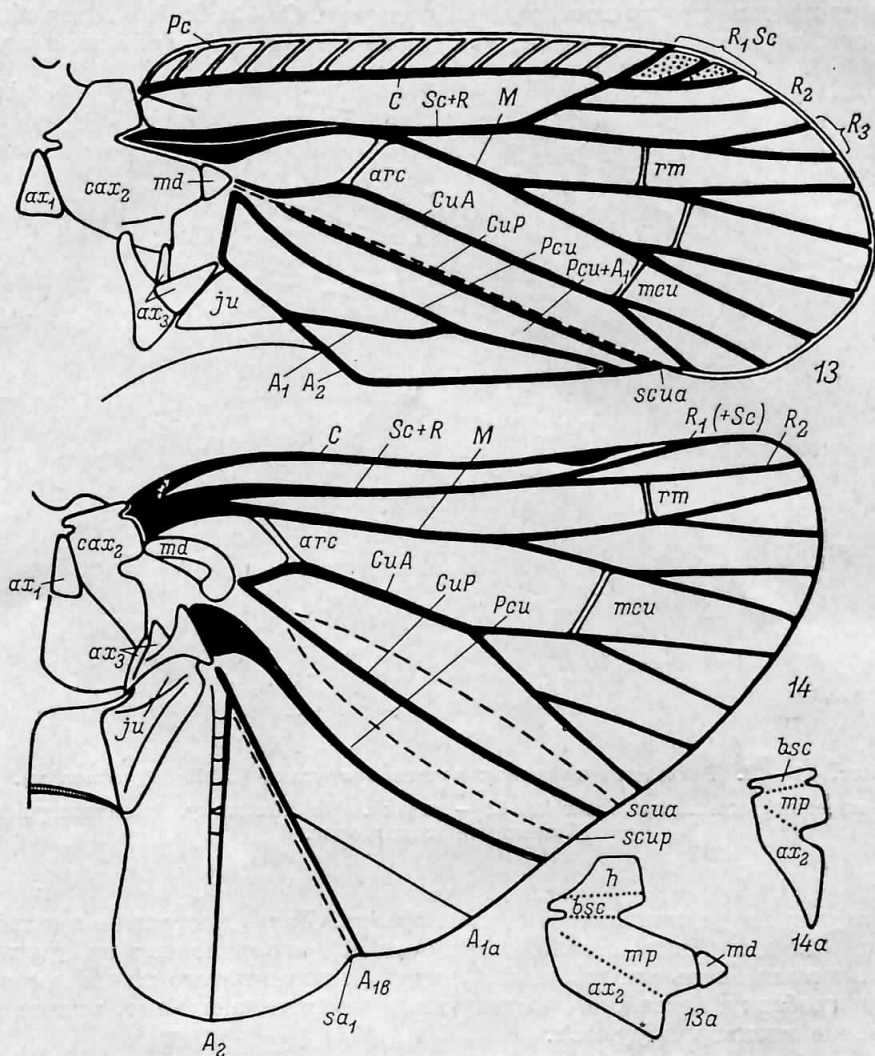


Рис. 13—14а. Схема жилкования и строения аксиллярных склеритов у *Homoptera Fulgoroidea*.

13 — переднее крыло; 13а — предполагаемый гомологический состав комплексной второй аксиллярной пластинки (ax_2) передних крыльев; 14 — заднее крыло; 14а — предполагаемый гомологический состав комплексной второй аксиллярной пластинки задних крыльев.

Условные обозначения, как на рис. 10.

крыла до встречи с первой ветвью субкосты. Иногда бывает развито прекостальное поле, соответствующее разрастанию собственно переднего гребня костальной жилки. У *Fulgoroidea* без прекостального поля, а также у *Cercoroidea* и *Cicadelloidea* этот передний гребень в базальной части переднего края крыла смещен на верхнюю сторону, а настоящим костальным краем кажется нижний гребень кость. При движении к терминальной части крыла передний гребень кость занимает свое исходное положение, так же как и нижний, кроме того, появляется верхний киль. Верх-

ний и нижний кили есть собственно выступающие на плоскости крыла стенки костальной жилки, а передний киль — периферическая мембрана, однако в базальной части крыла эти кили сильно видоизменены, имея характер гребней. При развитом прекостальном поле нижний киль оказывается далеко от края крыла, но не меняет своего положения относительно костальной жилки. У некоторых *Issidae* нижний киль образует ложное прекостальное поле. Как показал Фенна (Fennah, 1944), маргинальная жилка прекостального поля ложная (первично) бестрахейная.

Субкостальная жилка тесно придвинута к радиальной в базальной половине крыла и, как нижняя жилка, пододвинута под радиальную. Как показывает строение крыльев в палеозойских семействах *Archescytinidae* и *Prosbolidae*, у цикадовых *Sc* полностью слилась с радиусом и его передней конечной ветвью; трахеация $Sc+R$ в разных современных надсемействах показывает большой разноречивостью, очевидно, вторичного происхождения (см. последнюю главу). Достоверно гомологизуются передние жилки также по их отношению к аксиллярным структурам — коста упирается в гумеральную пластинку, субкоста — в субкостальную, которая снизу играет важную опорную роль при взмахам и подходит базально к переднему краю первой аксиллярной. Радиальная упирается в переднюю часть дистального края второй аксиллярной пластинки в характерную выемку. Вторичной особенностью цикадовых является слияние гумеральной и субкостальной пластинок со второй аксиллярной, но границы первоначальных структур отчетливо прослеживаются. Радиус, кроме того, отчетливо опознается по своему верхнему положению. Основание медианы сзади тесно связано снизу с радиусом, и сверху граница не прослеживается. Сразу за дужкой (*arculus* — ложная жилка), положение которой прослежено Фенна (Fennah, 1944), медиана отделяется и идет свободно. Основание медианы хорошо определяется положением относительно медиальной пластинки — спереди от нее, отношением к дужке, нижним положением.

Позади базальной ячейки от вершины медиальной пластинки отходит общее основание кубитуса, задний кубитус при этом сразу после отхождения пересекается клавальным (первым кубитальным) швом, идущим далее на всем протяжении вплотную впереди заднего кубитуса. Таким образом, задний кубитус является передней жилкой клавуса. Гамильтон находит вдоль шва клавуса две жилки — пликальную и эмпузальную, принимая основание *CuP* и далее идущий слабый бортик перед клавальным швом за свою *P*, а остальную часть *CuP* за свою *E*. Что истолкование Гамильтона ошибочно, показывает сопоставление жилкования с трахеацией крыловых зачатков. В частности, у *Scolops* (*Dictyopharidae*), *Thionia* (*Issidae*) наличие дефинитивного рисунка на зачатках крыльев позволяет несомненно сопоставить жилки и трахеи (Metcalf, 1913b). По клавусу проходят посткубитус и 2 анальные жилки, причем две передние жилки (*Pcu* и *A₁*) в средней части его объединяются в общий ствол, подходящий у вершины клавуса к третьей жилке, которая окаймляет клавус сзади. Положение анальных жилок и трахей также хорошо видно на вышеупомянутых зачатках. Представление Гамильтона об отсутствии трахей — жилки в заднем крае клавуса основаны на неправильном сопоставлении жилок и трахей. Гамильтон принял задний кубитус за посткубитальную жилку (*E*), а бестрахейный бортик перед задним кубитусом (перед швом клавуса) за пликальную жилку (*P*), и на третью анальную жилку у него не хватило трахей. Клавус посредством промежуточной пластинки соединяется с третьей аксиллярной.

Жилкование задних крыльев (рис. 14) очень сходно с таковым передних, но здесь никогда не бывает прекостального поля, и слияние *Sc* и *R* всегда сильно выражено. Костальная жилка проходит по переднему краю крыла, позади нее следует общий субкостально-радиальный ствол, разветвляющийся у середины крыла перед выходом $Sc+R_1$ на край, где

в нее упирается кость. Положение кости задних крыльев у всех цикадовых хорошо маркируется сцепным механизмом крыльев — заворотом костального края крыла у вершины кости. Снизу субкоста аналогично передним крыльям маркируется структурой субкостальной пластинки. Медиана в базальной части крыла отходит от ствола $Sc+R$ и затем за серединой ветвится минимум надвое. Положение медианы хорошо маркируется ложной жилкой — дужкой.

Консолидация основания Sc , R и M связана с укреплением оси крыла так же, как и на передних крыльях. В задних крыльях, играющих главную роль при полете у анцестральных цикадовых, это совмещение выражено наиболее полно. За дужкой следует общее основание Cu , Pcu и две анальные жилки, причем вторая анальная отходит от первой вблизи ее основания, а Pcu самостоятельно.

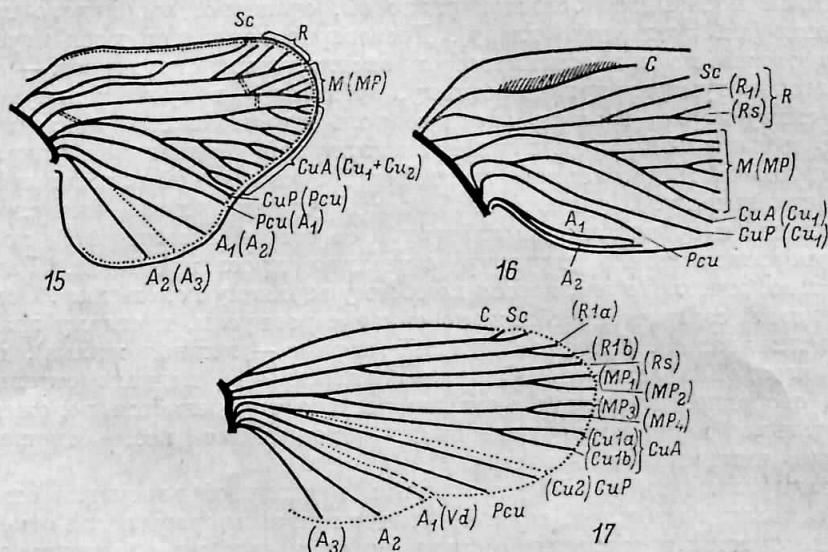


Рис. 15—17. Трахеация крыловых зачатков у *Homoptera Fulgoroidea*.

15 — задние крыловые зачатки; 16 — передние; 17 — основной план трахеации крылового зачатка *Fulgoroidea* (по Фенна).
По Фенна, схематизировано. Обозначения жилок оригинальные и по Фенна — последние приведены в скобках.

Кроме всего вышесказанного, гомология жилок как на передних, так и на задних крыльях надежно подтверждается трахеацией крыловых зачатков. Трахеация крыловых зачатков (рис. 15—17, 40—55) и ее связь с жилкованием была изучена у цикадовых Функхоузером и Меткафом (Funkhouser, 1913; Metcalf, 1913a, 1913b; Metcalf, 1917), некоторые исправления и дополнения для *Fulgoroidea* сделаны позднее Фенной (Fennah, 1914). По характеру ветвления отдельных ветвей и по их конфигурации трахеи и жилки надежно идентифицируются.

В переднем крыле (рис. 16, 41) от базального ствола общим основанием отходят C и Sc , причем кость подходит вершиной к $Sc+R_1$ там, где последняя выходит к переднему краю. Затем самостоятельно отходят радиальный и медиальный стволы, причем радиальный ствол на значительном участке суббазально сближен с субкостальным, медиальный ствол от основания также идет на сближение с радиальным на том же участке, где радиальный сближен с субкостальным; таким образом, отчетливо проявляется соотношение, свойственное дефинитивным жилкам. Далее, общим основанием отходят CuA и CuP . Здесь Фенна ошибочно принял посткубитальную жилку за CuP , эта ошибка произошла в связи с тем, что у *Poikilloptera*, которую он исследовал, передняя кубитальная трахея

в зачатке неветвиста. Однако на весьма сходных крыльях *Ogmenis* (оба рода из сем. *Flatidae*) передняя кубитальная трахея ветвится, облегчая сопоставление. Если начинать отсчет жилок от заднего края крыла (зачатка), то по конфигурации и количеству легко опознаются *Pcu* и 2 анальные жилки и ясно выявляется *CuP*. A_1 и A_2 отходят общим стволом, *Pcu* отходит самостоятельно. Основание *CuP* и *CuA* общее, довольно длинное, но все же базальное, ясно противопоставимое дистальным ветвлениям отдельных стволов.

В заднем крыле (рис. 15, 43) наблюдаются сходные соотношения, но передняя кубитальная жилка, так же как и трахея, сильно ветвиста (особенность жилкования в сем. *Flatidae*), задний кубитус простой, отходит от основания кубитального ствола. *Pcu* и анальные жилки отходят так же, как на передних крыльях.

На задних крыльях *Fulgoroidea* четко прослеживается ряд продольных складок, лежащих на перепонках между продольными стволами. По этим складкам в покое крыло сгибается, или желобовидно (крышевидно) складывается перепонка и сближаются соседние стволы. Складки имеются между *CuA* и *CuP*, между *CuP* и *Pcu*, между A_1 и A_2 , последняя складка служит для подгибания анокюгальной области крыла. У всех цикадовых, кроме *Fulgoroidea*, не имеющих ясно выраженной периферической мембраны, первая анальная складка отделяет переднюю часть крыла с периферической жилкой и мембраной от задней без таковых.

В строении крыльев цикадовых примечателен вполне аналогичный состав и ветвление посткубитальной и анальной жилок и их трахей на обоих парах крыльев — это очевидно анцестральный признак у всех *Paraneoptera*!

Строение аксиллярных склеритов у цикадовых и их сравнение с таковыми таракановых

Строение аксиллярных склеритов цикадовых описывается ниже по представителям близких семейств *Dictyopharidae* и *Fulgoridae* (рис. 13—14), у которых оно весьма сходно и представляет тип строения всего надсемейства *Fulgoroidea*.

Первая аксиллярная пластинка передних крыльев лежит целиком в дорсальной части базальной мембраны, она имеет приблизительно треугольную форму и шарнирно сочленена с пронотумом и со второй аксиллярной пластинкой; свободным остается ее задний край. Медиальный край первой аксиллярной пластинки спереди сверху сочленен с передней тергальной лопастью, а сзади и ниже с краем мезотергума, лежащим позади узкой и глубокой тергальной выемки. Передний конец первой аксиллярной пластинки редуцирован и не соединен с основанием субкостальной жилки, точнее субкостальной пластинки. Вторая и третья аксиллярные пластинки пронизывают всю толщу основания крыла и в виде склеритов часто сложной формы выходят на наружную поверхность как снизу, так и сверху.

К передненаружному краю первой аксиллярной пластинки посредством подвижного шва причленяется вторая аксиллярная, большая сложно устроенная и имеющая комплексный вторичный состав. В целом она дорсально выпуклая, а вентрально вогнутая. Медиальный край дорсальной стенки второй аксиллярной пластинки тупоугольно выступает. Тупая закругленная вершина — головка медиального края делит край приблизительно пополам, она сзади ограничена маленькой резкой выемкой, а спереди плавно переходит в вогнутую переднюю половину края, которая мембранозным пространством отделена от основания тегулы. Прямая задняя половина края позади вырезки сочленена с первой аксиллярной пластинкой. Напротив медиальной головки и ее задней вырезки дистальный край пластинки глубоко остроугольно вырезан — в вырез

входит основание радиальной жилки; образующийся перешеек между выемками делит пластинку на переднюю и заднюю части, по перешейку идет сглаженный киль. Передняя половина пластинки наклонена вперед, она более короткая и вытянута поперек крыла, т. е. продольно, до его костального края; задняя половина, горизонтальная и более длинная, вытянута вдоль крыла, т. е. поперечно. Поэтому передний край дистальной выемки гораздо короче заднего, его наружный конец приходится примерно на середину общей длины пластинки, т. е. длины ее задней половины. Дистальный край передней половины пластинки от наружного угла выемки до костального края идет примерно поперек крыла, несколько сближаясь с косым вогнутым медиальным краем, так что передний (костальный) край передней половины пластинки раза в два короче заднего, измеренного от медиальной головки до наружного переднего угла дистальной выемки. Костальный край пластинки несколько скошен так, что его дистальный угол сильнее выдается вперед. Склеротизованная поверхность пластинки спереди, перегибаясь через свой неширокий костальный край, переходит на вентральную сторону основания крыла.

Задняя половина второй аксиллярной пластинки разделяется на основную горизонтальную часть и две лопасти, опускающиеся от нее косо вниз, — дистальную и заднюю. Основная часть вместе с дистальной лопастью образует вытянутый неправильный треугольник, основанием которого служит медиальный край пластинки, сочленяющийся с первой аксиллярной. Треугольная дистальная лопасть отделена от основной части нерезким поперечным перегибом, по которому она способна немного складываться и распрямляться. Поверхность лопасти умеренно выпуклая, ее основание слегка шире прилежащей части пластинки. Дистальная лопасть своей передней стороной сочленяется по шву с задним краем радиомедиального ствола, а задней стороной с передней частью основания клавуса вблизи начала его шва. При расправленных крыльях лопасть, уплощаясь, вытягивается дистально, при сложенных — опускается и кровлеобразноконически изгибается, прижимаясь к основной части пластинки. Задняя лопасть тоже треугольная, но неподвижно сочлененная с основной частью пластинки, образует ее заднюю стенку, которая круто падает вниз свободной вершиной и служит для сочленения с третьей аксиллярной пластинкой. Основная часть задней половины второй аксиллярной пластинки имеет форму неправильного, немного вытянутого продольно крылу четырехугольника, близкого к трапеции. Передняя сторона четырехугольника — широкое основание трапеции — обращена вперед и расположена поперечно, т. е. вдоль оси крыла. Базальная часть передней стороны — перешеек — килем отделена от передней половины пластинки, дистальная часть — свободная — обращена к основанию расположенного здесь радиомедиального ствола и отогнута вниз в виде небольшой передней стенки. По поверхности основной части задней половины пластинки идет пологодугообразный киль, обращенный выпуклостью назад, начинающийся вблизи медиальной головки и заканчивающийся у заднего дистального угла между основаниями лопастей.

Край второй аксиллярной пластинки, сочленяющийся с первой, несет изнутри, т. е. снизу, резкий киль, спереди обрывающийся перед медиальной выемкой, а сзади, дуговидно изгибаясь, продолжающийся по границе между основной частью пластинки и ее лопастью и обрывающийся у дистального края ее основания, где он более круто изогнут и обращен концом уже косо вперед и наружу. Другой киль, также обращенный внутрь тела пластинки, но прямой, проходит, пересекая пластинку, от медиальной головки до заднего дистального угла ее передней половины. Этот прямой киль, отступая от медиальной головки, резко уступом повышается и выходит на нижнюю поверхность крыла как мощный гребень. Дистальный конец прямого кия косо срезан, в срез упирается вершина

нижнего гребня субкостальной жилки, и поэтому он может быть назван субкостальным. Приблизительно от середины переднего края наружного отрезка субкостального кия косо базально отходит, отгибаясь вперед, его небольшая более узкая и низкая ветвь, переходящая, распластавшись, в склеротизованную полосу, которая есть продолжение верхней поверхности пластинки, перегнувшейся вниз через костальный край.

Проксимальные концы переднего прямого и заднего дуговидного килей располагаются рядом под прямым углом друг к другу, разделенные базальной выемкой. Дуговидный киль, несколько отступя от проксимального конца, со своей дистальной стороны отдает вперед ветвь, плавно под острым углом отходящую от него и упирающуюся в погруженную часть прямого кия около уступа. В результате такого соединения килей дистальнее базальной вырезки образуется треугольная полузамкнутая ячейка, открытая под базальной вырезкой.

Нижняя поверхность второй аксиллярной пластинки склеротизована не на всем протяжении, а только в базальной части. Склеротизованная нижняя стенка пластинки соединяется с верхней только через субкостальный киль и его переднюю ветвь. Примерно на линии, соединяющей передний и задний концы базального края дорсальной пластинки, снизу позади субкостального кия, отступя от него примерно на его ширину, лежит склеротизованный валик. Передний конец валика округло вздут и резко отделен от субкостального кия глубокой выемкой. Тело валика слегка изогнуто выпуклостью вниз и сужается к тупому заднему концу. Снизу позади субкостального кия и дистальнее головки валика находится глубокая округлая выемка — свод со склеротизованными стенками. Выемка, разделяющая субкостальный киль и головку валика, переходит в проксимальную стенку свода, задний край свода располагается позади головки валика, далее назад переходя в склеротизованную, сужающуюся к притупленной вершине лопасть, идущую параллельно валику до его вершины, но отделенную от него мембранозной узкой полоской. Базальная граница склеротизованной нижней стенки позади субкостального кия идет от его уступа по переднему краю свода, окаймляющему выемку между субкостальным килем и вздутием валика, и далее по медиальному краю валика. Дистальная граница идет примерно от верхнего края дистального конца субкостального кия по заднему краю свода и задней склеротизованной лопасти приблизительно поперек крыла. Задние концы валика и рядом лежащей лопасти заметно выходят назад за задний край дорсальной поверхности пластинки. Склеротизованный свод (купол) нижней поверхности близко подходит к верхней поверхности пластинки и упирается в нее в базальной части сразу позади окаймляющих основание килей. Остальная поверхность крыла снизу под дорсальной стенкой второй пластинки мембранозная, дистально она тянется до основания базальной ячейки.

Задний конец склеротизованного валика находится над расширенной вершиной субаллярной пластинки и, очевидно, опирается на нее при полете — на субаллярной пластинке имеется специальный бугорок, облегчающий фиксацию вершины валика. Опора крыла при полете происходит на субкостальный киль и переднее вздутие валика, а также, как говорилось, и на его задний конец. Вершина плеврального столбика в опоре не участвует, субкостальный киль защелкивается между базальной пластинкой и передним краем плеврального столбика; верхний передний угол столбика как раз и замыкает киль, входя в выемку у его основания сзади; вздутие склеротизованного валика ложится на край эпимера сразу позади плеврального столбика; над вершиной столбика остается свободное пространство, так как здесь располагается склеротизованная выемка — свод.

Описанная вторая аксиллярная пластинка *Fulgoroidea* имеет явно комплексный вторичный состав, причем такой же, как у всех других

цикадовых. В этой связи следует упомянуть, что гомологизация состава аксиллярной области у *Cicadidae*, предложенная Гауптом (Haupt, 1929), совершенно неверна, в частности, упущена из виду истинная первая аксиллярная пластинка. У *Fulgoroidea* хорошо развиты тегулы, поэтому склерит, лежащий на костальном крае между тегулой и основанием костальной жилки, должен быть признан за гумеральную пластинку. Между гумеральной пластинкой и второй аксиллярной обычно лежит основание субкостальной жилки — субкостальная пластинка по Гамильтону (Hamilton, 1971), которое сочленяется с передним отростком первой аксиллярной пластинки, однако у цикадовых этот отросток укорочен и сочленения нет. По нижней поверхности комплексной пластинки большинства цикадовых проходит субкостальный киль, являющийся непосредственным продолжением субкостальной жилки (особенно это четко видно у *Cercopoidea*) и заканчивающийся у самой вершины первой аксиллярной пластинки, то есть как раз там, где исходно причленялась субкостальная жилка. Общие очертания основания второй аксиллярной пластинки и прилежащих структур у цикадовых сильно напоминают строение той же области у тараканов, у которых, однако, субкостальная пластинка и прочие имеют свободное положение, близкое к исходному плану. Надо сказать, что субкостальный киль к тому же единственная структура, соединяющая верхнюю и нижнюю стенки второй пластинки цикадовых через тело. Таким образом, наиболее вероятно, что основание субкосты (субкостальная пластинка) и гумеральная пластинкарослись воедино с первичной второй аксиллярной пластинкой через узкое основание радиомедиального ствола и основание медиальной пластинки, которая также, по-видимому, срослась с собственно второй аксиллярной пластинкой, вытеснив из отделяющего ее от второй аксиллярной синуса сильно сократившуюся переднюю лопасть третьей аксиллярной. Границу срастания возможно обозначает косой киль, идущий от медиальной выемки к углу дистальнее задней лопасти пластинки. Дистальный подгибающийся участок комплексной второй аксиллярной пластинки, к которому присоединяется кубитопосткубитальный ствол, очевидно, соответствует лишь дистальному участку исходной медиальной пластинки. Этот шов заметен у тараканов только на передней паре крыльев. В пользу этого говорит место присоединения к пластинке основания радиомедиального ствола, расположенное гораздо проксимальнее, ближе к тому месту, где близко сходились углы первичных первой и второй аксиллярных, медиальной и первичного основания радиомедиального ствола.

В результате всех вышеописанных преобразований жилки от костальной до посткубитальной упираются основаниями в различные части вторичной комплексной второй аксиллярной пластинки. У цикадовых в отличие от таракановых произошло частичное изменение опор крыла — нижний валик второй аксиллярной пластинки перестал опираться на плеуральный столбик и базальную пластинку.

Разбирая гомологию аксиллярной области у *Fulgoroidea*, и в частности у *Taosa herbida* Walk. из носаток (*Dictyopharidae*), Фенна (Fennah, 1944) допустил ряд неточностей. Он неправильно идентифицировал медиальные пластинки, взяв за основу раннюю схему Снодграсса (Snodgrass, 1935), где тот показывает две медиальные пластинки.¹ За первую медиальную пластинку Фенна принял задний край радиомедиального основания, а истинную (первую) медиальную пластинку посчитал за вторую; далее он не заметил истинного гомолога второй медиальной пластинки — небольшой передней лопасти третьей аксиллярной. Ошибка Фенны ясна из соотношения гомологируемых структур с более точно

¹ Из позднейшей работы Снодграсса (Snodgrass, 1952) можно понять, что вторую медиальную пластинку он впоследствии посчитал частью третьей аксиллярной — ее передней лопастью, — а единственной медиальной оставил первую; об этом говорит также Гамильтон (Hamilton, 1971).

гомологизованными прилежащими частями, трактовка которых у Фенны не отличается существенно от принятой здесь. В частности, по толкованию Фенны, вторая медиальная пластинка совершенно теряет контакт с третьей аксиллярной, а первая медиальная — ясный контакт с кубитальной областью крыла. Кроме того, на рисунках Фенны комплексная вторая аксиллярная пластинка изображена не как единое целое, а разделена на пластинку собственно, основание субкости и плечевую пластинку, хотя практически границы между этими частями даже заметить трудно, особенно между двумя первыми; напротив ясно виден шов, отделяющий пластинку от основания радиомедиального ствола, не показанный у Фенны. Третья аксиллярная пластинка передних крыльев разделена на ряд частей. Тело (основная часть) третьей аксиллярной пластинки имеет вид крючководно изогнутой склеротизованной балки. Ее более длинный прямой конец причленяется к субаллярной пластинке сверху позади расширенной вершины последней, а более короткий изогнутый — ко второй аксиллярной пластинке у проксимального края основания задней лопасти более или менее сверху. У *Fulgoroidea* в отличие от других цикадовых отсутствует задний крыловой отросток (или ax_4) среднеспинки и в связи с этим сочленение второй аксиллярной пластинки с тергумом на передних крыльях. Нижняя поверхность прямого конца пластинки, причленяющегося к субаллярной, выходит на нижнюю поверхность основания крыла, а верхняя дуговидная часть — мускульный диск — на верхнюю. Верхняя дуговидная часть сочленена с двумя дополнительными склеритами, гомологичными передней и дистальной лопастям третьей аксиллярной пластинки таракановых. Оба склерита отходят от тела аксиллярной пластинки дистально. Один склерит, соответствующий дистальной лопасти, треугольный и плоский, по вертикальному шву сочленен с телом аксиллярной пластинки, а другим краем причленяется к передней поверхности специальной сочленованной пластинки, по-видимому, вторичного происхождения. Вершина дистальной лопасти пластинки упирается в край клавуса у места прохождения общего ствола А. Дополнительная пластинка причленена к заднему краю дистальной лопасти и заднему краю клавуса, прилежащему к щитку, поэтому наиболее вероятно, что она представляет обособленный склеротизованный участок аксиллярной перепонки крыла. Другой обособленный участок третьей аксиллярной пластинки — гомолог ее передней лопасти — отходит от тела третьей аксиллярной пластинки вблизи нижнего угла треугольной дистальной пластинки, а другим концом подходит к задней лопасти второй аксиллярной пластинки.

Костальная жилка у носаток, так же как у фонариц и многих других *Fulgoroidea*, образует у основания крыла передний киль и, кроме того, верхний, который, постепенно смещаясь вперед, в средней части костального края и апикальное оказывается впереди базального переднего кия. Костальная трахея, как показал Фенна (Fennah, 1944), идет вдоль базального переднего кия, который он и признает за истинный костальный край. Такая точка зрения довольно схоластична и в данном случае скорее неверна, так как в ряде других семейств *Fulgoroidea*, у которых развито прекостальное поле, именно верхний киль становится передним на всем протяжении костального края крыла, а передний становится просто нижней стенкой собственно костальной жилки. У примитивных *Cixiidae* (*Fulgoroidea*) — *Andes* и др. — так называемый верхний киль на всем протяжении развит как передний. Более вероятно, что апикально передний киль у основания крыла сместился наверх.

Следующей жилкой, выраженной сверху в виде кия, является радиальная, отходящая от остроугольной дистальной выемки второй аксиллярной пластинки, которая находится на контакте сросшихся субкостальной и медиальной пластинок так же, как и у тараканов. Жилка эта имеет сверху резко выраженное крышевидное сечение. Спереди ее отделяет от

ячейки плавный четкий желобок, который является следом субкостальной жилки на верхней поверхности крыльев. Основание субкостальной жилки лежит почти под радиальной, выступая как резкий киль на нижней поверхности крыльев, где, напротив, плохо заметна радиальная жилка, выраженная только как бороздка сзади субкостальной жилки-гребня. Эта гомология хорошо подтверждается строением соответствующей области у *Cercopoidea*, у которых субкостальная и радиальная жилки заметно раздвинуты, по-видимому, вторично, и легко распознаются отдельно и сверху и снизу, сохраняя то же самое отношение ко второй аксиллярной пластинке и околокрыловым структурам груди. Далее эта гомология подтверждается также на жилковании у *Andes* (*Cixiidae*), где довольно ясно видно, как субкоста уходит базально под радиус около базальной ячейки, и у *Tylana* (*Issidae*), где вторично *Sc* и *R* выдвинуты рядом на верхнюю поверхность крыла. Верхний желобок, соответствующий снизу субкостальной жилке, начинается от заднего дистального угла передней части второй аксиллярной пластинки. Между верхним килем основания костальной жилки и субкостальным желобком поле ячейки проксимально слабо закругленно выступает, упираясь в дистальный край передней части второй аксиллярной пластинки. Позади основания кости дистально и слегка назад идет косой, постепенно сходящий на нет шов или мембранозная полоска, облегчающая смещение частей основания крыла при складывании. Этот шов исчезает вблизи переднего края радиальной жилки против середины базальной ячейки, он идет от основания приблизительно параллельно радиальной жилке, которая затем, изгибаясь к нему, несколько приближается. Этот шов часто принимают за редуцированную субкосту. Радиальная жилка сверху делает до вершины базальной ячейки волнистый изгиб с двумя пологими выпуклостями вперед и закругленно-тупоугольной выпуклостью назад между ними. Задняя стенка радиуса, здесь почти отвесная, расширяется от основания до вершины медиальной пластинки, то есть до основания базальной ячейки, образуя с передней стенкой медиальной пластинки (вошедшей в состав второй аксиллярной) глубокий желоб. Распирение идет за счет опускания нижнего края стенки при относительно ровном гребне, затем, также за счет нижнего края стенки, сужается до обычных размеров к вершине базальной ячейки. Позади радиальной жилки в основании пластинки крыла располагается приблизительно треугольная, ограниченная сзади кубитальной жилкой, дистально обрубленная поперечной бестрахеистой жилкой — дужкой, базальная ячейка. Обычно сразу за дужкой от радиального ствола отделяется медиальный, который базальнее морфологически не прослеживается, но, очевидно, входит в состав нижнего (заднего) края радиального гребня, как и в более примитивных отрядах. В базальной половине базальной ячейки общий кубитальный ствол идет впереди клавального шва вплотную к нему, затем передний кубитус косо отклоняется несколько вперед и затем, отступив, поворачивает параллельно ему. Задний кубитус, отделившись, пересекается швом клавуса и переходит на его передний край. Базальная ячейка снизу в дистальной части вблизи заднего края несет килевидный треугольный косопродольный зубец, не связанный строго с соседними жилками. Он, по-видимому, играет роль при складывании задних крыльев и фиксации их положения в покое, когда он находится над их основанием снаружи.

Основание клавуса обрублено симметрично к его переднему и заднему краям. Передний край клавуса к обрубленному основанию постепенно расширяется в переднюю стенку аналогично лежащему впереди заднему склону крышевидного радиуса, поэтому базальная ячейка от замыкающей ее дужки к медиальной пластинке уходит вниз, зажатая стенками спереди — радиуса, сзади — клавуса. Перепонка между второй и третьей аксиллярными пластинками и основанием клавуса образует впадину, над которой основание клавуса возвышается уступом. Снаружи от базальной

трети прищитковой части заднего края клавуса, сочленяясь с ним по шву, лежит в плоскости перепонки треугольная склеротизованная пластинка, передней стороной сочленяющаяся через треугольный дополнительный склерит с третьей аксиллярной пластинкой. Задний прищитковый край клавуса выступает вниз резким гребнем, который при сложенных крыльях входит в соответствующий паз позади уступа скутеллума.

В строении аксиллярных склеритов задних крыльев есть ряд существенных отличий от передних. Тегулы отсутствуют. Гумерале небольшой и не имеет непосредственной связи с основанием субкости (участком субкости, гомологичным субкостальной пластинке передних крыльев). Базальный участок субкости не обособлен в субкостальную пластинку, хотя его верхняя стенка и отделена от дистальной части швом. Шов, хотя и проходит очень сходно с границей субкостальной пластинки на передних крыльях, но, по-видимому, ему не гомологичен и вторичен. Снизу основная балка субкостальной жилки составляет со своим основанием единое целое, однако основание отогнуто под резким углом назад и изогнуто подковообразно так, что его проксимальный конец слегка повернут вперед. Верхний шов отделяет верхнюю стенку основания субкости, он проходит от основания гумерале поперек ствола субкости и основания радиуса, который упирается в заднюю половину той части подковы, которая идет вдоль оси тела; заднепроксимальный угол основания радиуса не пересечен швом, от этого угла подкова поворачивает проксимально так, что основание субкости как бы продолжает радиальный ствол к телу. Участок подковы (т. е. основания субкости), лежащий проксимальнее радиуса, сзади сращен без ясной границы с комплексной второй аксиллярной пластинкой. Задний конец субкостального шва лежит чуть впереди конца синуса, отделяющего основание $R+M$ от второй аксиллярной пластинки. Эти два шва разделены узкой перемычкой, по которой вершина радиомедиального ствола срастается со второй аксиллярной пластинкой. Субкостальная пластинка от основания $R+M$ по своей границе со второй аксиллярной отогнута вниз на переднюю (фронтальную) отвесную плоскость, как и основание $Sc+R (+M)$. По границе субкостальной части и основной части второй аксиллярной пластинки возможно ее перегибание при складывании и расправлении крыльев. Проксимально перегиб выходит на выемку склеротизации позади субкостальной головки, гомологичную такой же выемке на передних крыльях. Субкостальный киль, образующий подкову, суббазально имеет уступ, так же как на передних крыльях. Подкова как бы надета на выступающий задний верхний угол базальной пластинки, которая на заднегруди срослась с плевральным столбиком и образовала функционально его переднюю часть. Спереди от угловидного излома дугу подковы вперед и проксимально продолжает маленький гумерале, он замыкает подкову спереди. Состав и общий план строения комплексной второй аксиллярной пластинки за исключением ее передней части, находящейся позади субкостального основания, вполне аналогичен таковому передних крыльев, только пластинка сильнее вытянута по продольной оси, а дистомедиальная пластинка, более крупная и вытянутая, яснее от нее отчленена. Первая аксиллярная пластинка такая же простая, как на передних крыльях. У второй аксиллярной имеется нижняя балка, задний конец которой упирается на субаларе, а передний на базаларе, правда передний конец ослаблен. Дистальнее балки против ее передней части находится склеротизованный купол, от которого отходит тяж вдоль верхнего заднего отростка пластинки. По внутренней стенке проксимального края пластинки от постсубкостальной выемки также идет киль, поворачивающий дистально позади купола, и имеется боковой киль — ответвление впереди купола, который, однако, не упирается в субкостальный киль, а отогнут дистально и кончается слепо. Замечательно, что против той части комплексной второй аксиллярной пластинки, которая

соответствует медиальной, нет нижней стенки, так как медиальная пластинка чисто верхняя.

Строение третьей аксиллярной пластинки вполне аналогично таковой задних крыльев тараканов. Также развит мускульный диск, на заднем конце имеющий верхнее сочленение с задним тергалным отростком и нижнее с субаларе. Спереди расположена передняя лопасть, сочленяющаяся с наружным краем второй аксиллярной, и дистальная лопасть, сочленяющаяся с основаниями посткубитуса и анальных по отдельности. Передняя лопасть в отличие от таковой тараканов небольшая и не занимает всего пространства между ax_2 и медиальной пластинкой. В отличие от передних крыльев третья пластинка не расчленена и не потеряла сочленения с задним тергалным отростком, также как и с основанием первой анальной. Позади третьей аксиллярной пластинки лежит вторичная — нечеткая югальная склеротизация, регулирующая складывание заднего медиального края крыла (югального).

Верхнее и нижнее положение передних жилок прослеживается и на задних крыльях. Позади базального расширения костальная жилка отделена от радиальной желобком, по дну которого около радиальной жилки проходит верхний след субкосты, дистальнее исчезающий. Радиальная жилка отчетливо верхняя, медиана, заметная здесь до основания крыла, лежит значительно ниже радиуса, снизу соотношения обратные. Дужка задних крыльев расположена не так, как на передних, механически она служит основанием кубитальной жилки, которая механически превращена в заднюю базальную ветвь медианы. Таким образом, дужка уходит дистально своим задним, а не передним концом. Преддужковая свободная часть переднего кубитуса развита как более слабая жилка, и при поверхностном рассмотрении именно она может быть принята за бестрахеиную поперечную жилку, особенно у некоторых *Flatidae*, где этот участок почти совсем редуцирован. Однако Фенна на зачатках крыльев точно выяснил положение дужки. Кроме того, у представителей *Cercopidae* — *Ptyelus* и др. бывает возможно разглядеть блестящие сквозь жилки трахеи медианы, кубитуса и посткубитуса и по ним определить бестрахеиную дужку. Контролем при этом служат места присоединения жилок к аксилляриям. Позади медианы четкость верхнего и нижнего положения жилок исчезает. Передний кубитус выглядит как верхняя жилка, но его общее с *CuP* основание четко нижнее, как и задний кубитус. Далее посткубитус и первая анальная жилки выглядят верхними, сказать что-либо определенное о второй жилке трудно, скорее это нижняя жилка. Совершенно такие же соотношения в заднем крыле тараканов, особенно четкое у *Polyphagoidea*.

Обращает на себя внимание сходство структур и соотношений переднего крыла тараканов с передним цикадовых и заднего крыла тараканов с задним цикадовых при наличии аналогичных различий между передним и задним крылом у таракановых и у цикадовых: присутствие и отсутствие субкостальной пластинки, отсутствие и присутствие связи дистальной лопасти ax_3 с посткубитальной жилкой, расчлененность и нерасчлененность третьей аксиллярной пластинки.

Система складок на крыльях разных отрядов

Достаточно убедительная гомология жилок и трахей у таракановых и цикадовых позволяет провести сравнение также и основных складок на крыльях, которое в свою очередь может укрепить убедительность гомологии жилок. На передних крыльях складки сохранились слабо, а, возможно, и исходно были менее развиты; напротив, на задних крыльях они были развиты хорошо и в некоторых случаях сохранились в почти полном составе. Поэтому сначала рассмотрим заднее крыло, а потом на этой основе истолкуем складки на переднем.

Я здесь не рассматриваю складочки у периферии крыла между периферическими разветвлениями жилок, а только складки, доходящие до (или отходящие от) корня крыла, которые можно назвать главными, или генеральными.

Первая складка, выраженная и у цикадовых и у таракановых, проходит позади медиальной жилки, отделяя переднюю группу стволот от задней. Базально складка упирается в дужку, но не рассекает ее; базальное дужки у тараканов также развита складка или шов. Таким образом, плоскость крыла разделена на переднюю и заднюю части, способные качаться в своей плоскости вокруг упругой дужки. Это качание, возможно, помогает при складывании крыла, когда основания $R+M$ и Cu несколько расходятся, а соответствующие жилки сближаются.

По аналогии с полями складки следует называть по подлежащей жилке, т. е. по тому полю, которое они пересекают. Если складка дистальнее, пересекая жилку, переходит на другое поле, то первым в названии должно стоять базальное поле. Пересечение жилки у самого корня крыла (CuP , Pcu) в счет не идет.

Радиальная складка, по-видимому, одна из первых или самая первая первичная генеральная складка, она отделяет стволы, трахеи которых относятся к переднегрудному дыхальцу и проходят, по-видимому, впереди плеврального крылового столбика. Постоянство дужки и широкая раздвинутость базального участка радиального поля у более примитивных отрядов также говорят в пользу этого. Дужка устраняет излишнюю слабость крыла, возникающую при широком базальном поле и продольной складке, без сближения ограничивающих поле и складку стволот. Передние стволы проходят впереди переднего угла (передней лопасти) третьей аксиллярной пластинки и активно не участвуют в складывании, они как бы отнесены вперед третьей аксиллярной — главной пластинкой, складывающей крыло. Напротив, задние стволы связаны с пластинками (третьей и ее дериватом — медиальной), активно участвующими в складывании крыла. Задние жилки при складывании крыла сближаются, сужая крыло, это относится не только к ваннальным жилкам, но и к ремигальным — т. е. к кубитусу и эмпузе. Задние жилки, как известно (Comstock, 1918; Whitten, 1962), соответствуют трахеям, которые относятся к системе второго грудного дыхальца.

Последующие складки удобно рассматривать парами, так как у современных отрядов они большей частью взаимно исключаются и так как, по-видимому, как об этом будет сказано ниже, происходят от разделения единой первичной границы сгибания. Как можно видеть на современных представителях, некоторые базально строго межстволовые (полевые) складки дистально, где мембрана становится тоньше, переходят на жилку (например, у *Sialis*), т. е. превращаются фактически в две параллельные складки, идущие вплотную к одной продольной жилке. Такие складки можно наблюдать и у тараканов на заднем крыле. Представление о том, что первичное планировательное крыло должно быть толстым, массивным, малоубедительно хотя бы потому, что оно мало пригодно для своей функции, а также потому, что толстое крыло не нуждается в системе жилок. Толстые передние крылья тараканов никак не могут быть первичными — слишком явно они несут покровную функцию при тонких прикрытых задних крыльях.

Две следующие складки лежат по сторонам от заднего кубитального ствола и, как говорилось выше, обычно не бывают развиты вместе. У таракановых всегда хорошо развита передняя складка, однако у *Arhipidota* заметна и задняя. У цикадовых, напротив, хорошо развиты обе складки; здесь они идут по средним линиям полей, но базально подходят к заднему кубитусу.

Третья группа складок располагается по сторонам от первой анальной жилки. У цикадовых выражена только посткубитальная складка, у тара-

кановых также всегда выражена посткубитальная, но иногда также и первая анальная, как у американского таракана.

На переднем крыле тараканов хорошо выражена передняя кубитальная складка (шов) и несколько коротких базальных швов, возможно, вторичного происхождения — субкостальный, медиорадиальный. У цика-

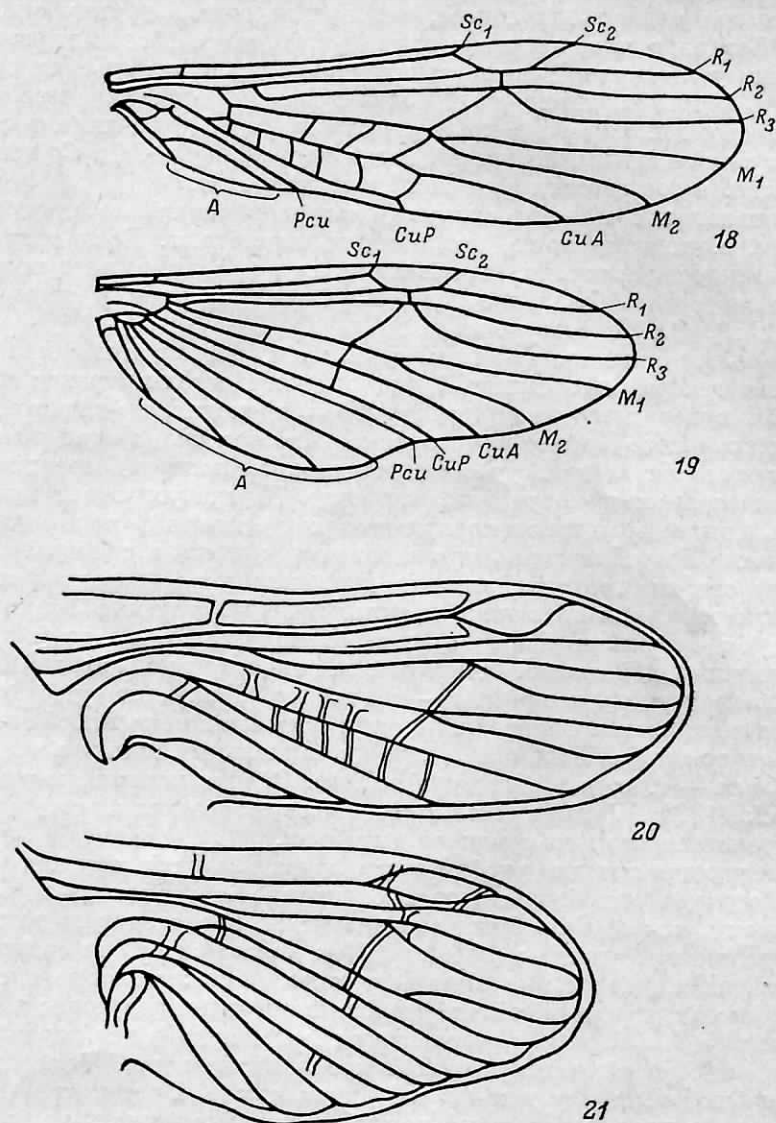


Рис. 18—21. Жилкование крыльев и трахеация крыловых зачатков у *Plecoptera* (*Ne-moura* sp.). Обозначения жилок orig.

18 — переднее крыло; 19 — заднее крыло; 20 — зачаток переднего крыла; 21 — зачаток заднего. По Комстоку, схематизировано.

довых хорошо развит единственный клавальный, то есть передний кубитальный шов.

Складки, идущие вдоль первой анальной жилки, служат для 'складывания' крыла вдвое, и тем они резко отличаются от складок сближения стволов, однако и складки около заднего кубитуса также могут приобретать функцию слабого (небольшого по амплитуде) подгибания — это особенно отчетливо видно на передних крыльях, где функция сближения утрачивается и сохраняется только функция слабого подгибания. Так

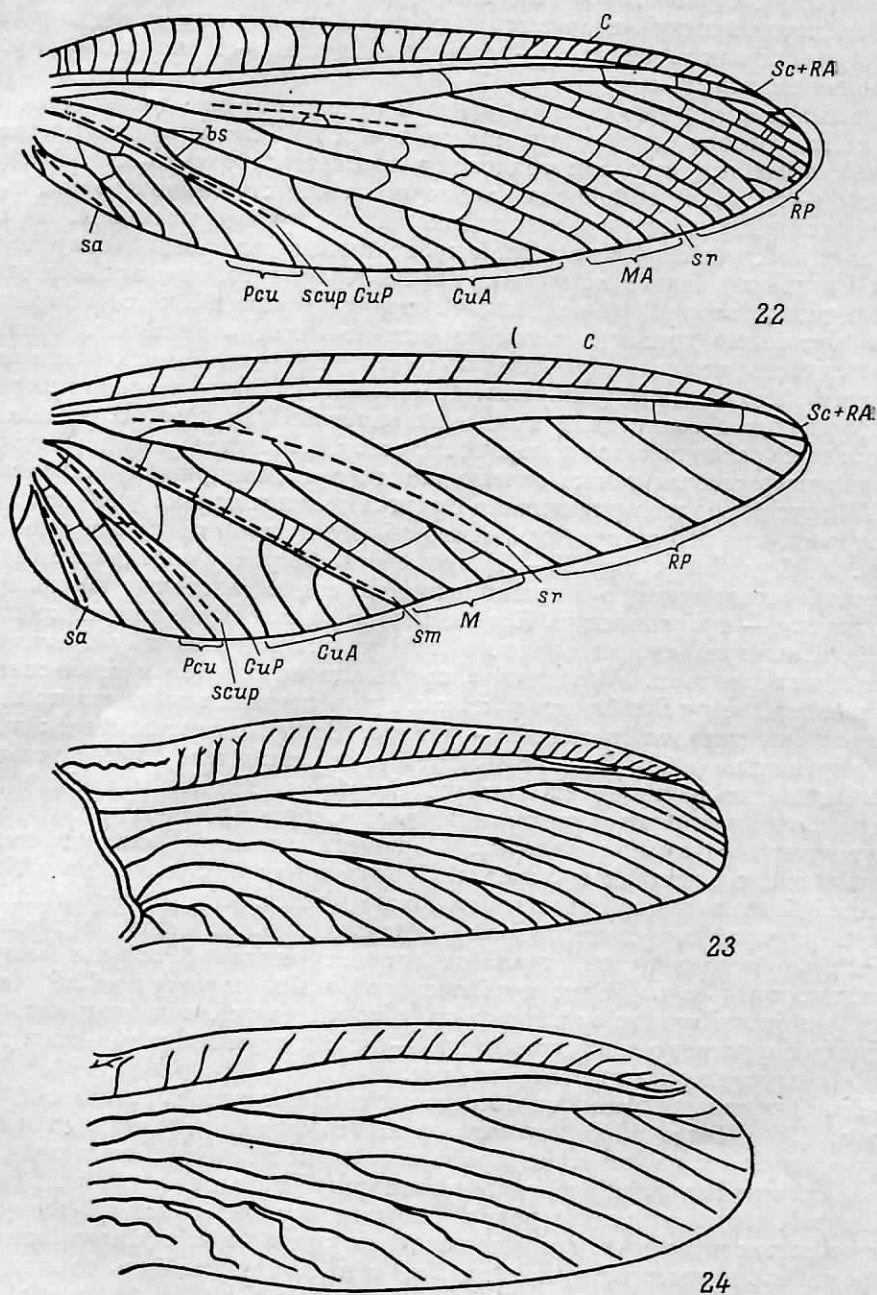


Рис. 22—24. Жилкование крыльев и трахеация крыловых зачатков куколки у *Megaloptera Corydalidae*. Обозначения жилок ориг.

22 — жилкование передних и задних крыльев *Corydalis cornutus*, bs — вторичное (ложное) основание CuP; 23 — трахеация переднего крылового зачатка *Corydalis cornutus*; 24 — трахеация переднего крылового зачатка *Chauliodes pectinicornis*. По Комстоку и ориг. Схематизировано с дополнениями.

вот, именно тогда, когда главную роль приобретает функция складывания, один из двух парных швов исчезает.

Рассмотрим теперь в сравнительном аспекте систему складок у ряда более примитивных отрядов — у отрядов с относительно слабее преобразованными крыльями.

Особенно интересно и своеобразно в отношении складок жилкование веснянок, которое рассмотрим, прежде всего, на *Pteronarcys*, но с привлечением *Nemoura*, так как трахеация прослежена только на последней (рис. 18—21). Если гомология жилок на крыльях веснянок верна, то на передних крыльях здесь развит только задний кубитальный шов. На задних крыльях также развит задний кубитальный шов и еще посткубитальный, другие первичные швы не выражены. Кроме того, у веснянок имеется, по-видимому, вторичный радиальный шов или складка, который начинается дистальнее дужки и затем пересекает ветви радиального сектора. Незрелость медиального шва при наличии радиального заставляет подумать, что и это парный шов. Гомология жилок у веснянок хорошо подтверждается трахеацией крыловых зачатков, на которых прослеживается даже расположение поперечных жилок, в том числе и важной дужки. Она подтверждается также связью жилок с аксиллярными склеритами.

Из других отрядов радиальная складка развита только у *Megaloptera*, у которых, как это ни странно, много общего в строении крыла с веснянками. У *Megaloptera* (рис. 22—27) в семействе *Corydalidae* радиальный шов пересекает характерную индивидуализированную (постоянную) поперечную жилку — трехконечную. Есть ее аналог (гомолог) и в задних крыльях *Sialis*. Намек на существование такой же жилки есть и у *Pteronarcys* в передних крыльях. У коридалов, крылья которых в целом менее специализированы, чем у *Sialidae*, так же, как и у последних, в передних крыльях имеется три складки, в задних — четыре. Если гомологии жилок выяснены правильно (в чем можно сомневаться, так как в литературе приведена трахеация только передних крыльев *Corydalus*, *Chauliodes* и *Sialis*), то в задних крыльях представлены складки *r*, *m*, *cup* и *a₂*, в передних крыльях отсутствует медиальная складка. Обращает внимание наличие вместе медиальной и радиальной складок. Гомология жилок и трахей у *Sialis* кажется более надежной, и поэтому можно думать, что гомология жилки, позади которой проходит второй (заднекубитальный) шов, как задней кубитальной правильнее, хотя следующая жилка (*Pcu* или эмпуза) передних крыльев по форме и положению больше похожа на *CuP* задних крыльев; отсчет жилок от заднего края крыла также, как будто бы, подтверждает принятую здесь гомологию — между двумя задними складками в обоих случаях оказывается 3 жилки.

Если правильны гомологии, предложенные согласно Смартom и Рэггом (Smart, 1953; Ragge, 1955), хотя и с разной терминологией, для *Orthoptera*, то у саранчовых на передних крыльях выражен заднекубитальный шов, на задних также задний кубитальный и посткубитальный и затем анальные веерные. Однако в связи с редукцией задней кубитальной трахеи у саранчовых как на задних, так и на передних крыльях валик, который идет впереди шва и кажется гомологом *CuP* в целом, может быть только разросшимся в длину коротким участком основания *CuP*, лежащим у самого корня впереди кубитального шва; знаменательно, что этот реликт *CuP* никогда не доходит до края крыла. Таким образом, передний шов на обоих крыльях *Orthoptera*, по-видимому, переднекубитальный, а не заднекубитальный и гомогичен таковому тараканов, *Paraneoptera* и др. Возможно, это яснее прослеживается на крыльях сверчковых и кузнечиковых, у которых задний кубитус не редуцирован. Аналогичную редукцию жилок около складки можно наблюдать у таракановых около посткубитуса и анальных жилок.

Из сказанного можно сделать некоторые выводы. 1. Генеральные складки возникают только между главными стволами за исключением передней

кубитальной, однако кубитальный ствол делится у самого своего основания. 2. Складки свойственны почти исключительно задней половине крыльев, где как раз нет дифференциации на верхние и нижние жилки. 3. Радиальная складка, не идя базальнее дужки и пересекая поперечные жилки, носит до известной степени вторичный характер и встречается только у *Plecoptera* и *Megaloptera*. 4. Для *Plecoptera* и *Megaloptera* характерно на-

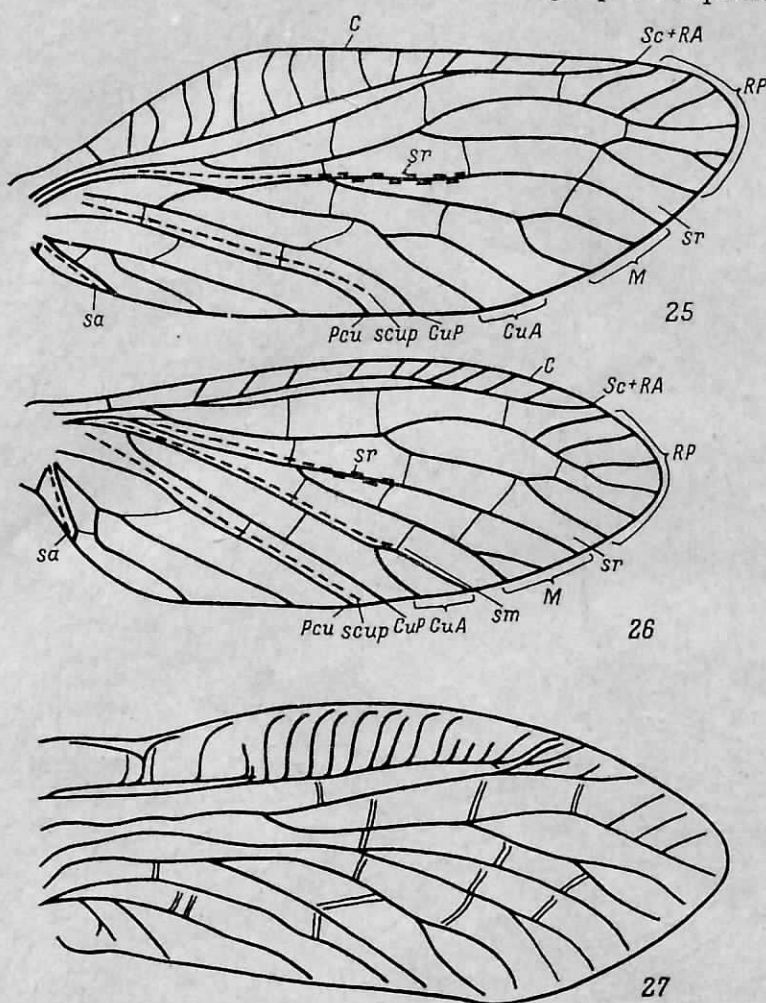


Рис. 25—27. Жилкование крыльев и трахеация крыловых зачатков куколки у *Megaloptera Sialidae*.

25 — переднее крыло *Sialis* sp.; 26 — заднее крыло *Sialis* sp.; 27 — передний крыловой зачаток *Sialis infumata*.

По Комстоку, схематизировано и с дополнениями. Обозначения жилок ориг.

личие задней кубитальной и посткубитальной складок, в то время как для остальных *Polyneoptera* и для *Paraneoptera* характерны передняя кубитальная и первая анальная складки.

Изложенное выше позволяет высказать еще совершенно предположительное мнение об обособленности отряда *Plecoptera* среди *Polyneoptera* и о его наибольшей среди них примитивности, далее о связи *Oligoneoptera* с *Plecoptera* в противовес связи *Paraneoptera* с настоящими (остальными) *Polyneoptera*, среди которых наиболее примитивны таракановые.

Можно предположить, что первичное складывающееся крыло имело складки между всеми стволами позади *R* или *M* и между ветвями *Cu*

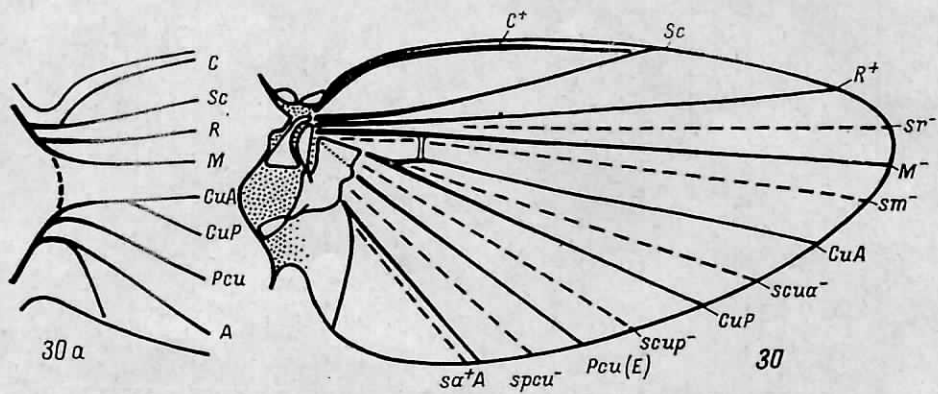
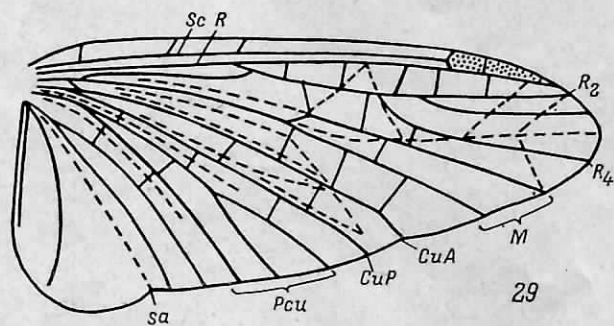
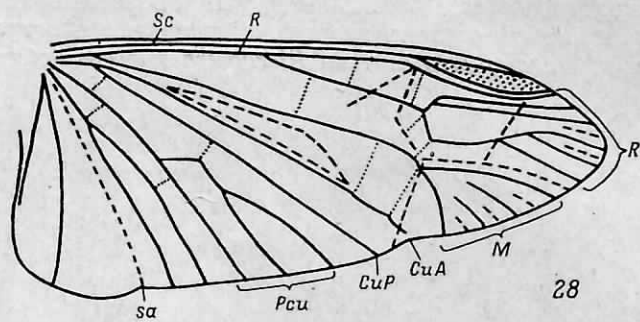


Рис. 28. Схема исходного жилкования задних крыльев у *Coleoptera*. По Форбсу (из Пономаренко).

Рис. 29. Схема исходного жилкования задних крыльев у *Coleoptera*. По Пономаренко.

Рис. 30. Схема гомологических соотношений основных структур крыла у насекомых.

Рис. 30а. Трахеация основания крылового зачатка. Ориг.

Условные обозначения как на рис. 1–5 и 10.

(рис. 30), что первичное складывание крыла происходило вдоль жилки $P(CuP)$ и A_1 посредством пары складок в каждом случае, затем с укреплением мембраны из каждой пары сохранился один шов — в одних случаях кубитальный и второй-анальный, в других — посткубитальный и первый анальный.

Здесь следует обратить внимание на стабильную неветвистость почти во всех случаях у жилок CuP , Pcu и A_1 , объясняемую идущими рядом швами. Из этого следует, что подворачивающаяся часть крыла не полностью гомологична в разных отрядах, так же как и ванальная складка. Посткубитальная жилка то оказывается последней на ремигиуме, то первой на ваннусе. Если предположение о гомологии складок у *Megaloptera* правильное, то и у остальных *Oligoneoptera* следует предположить заднекубитальный шов, когда он сохранился, например, у *Hymenoptera*.

У жуков, в связи со специализированным вторичным способом складывания крыльев, имеются все известные генеральные складки, но большей частью преобразованные и наверняка отчасти вторичные. Строение крыльев у жуков (рис. 28, 29) изучали Форбс и в последнее время Пономаренко (Forbes, 1922; Пономаренко, 1972). Пономаренко на основе палеонтологических находок, видоизменяя схему Форбса, восстанавливает прототип заднего крыла жуков, который весьма близок *Megaloptera*. Исходя из признаваемого родства жуков и вислкрылых (Hamilton, 1972c; Пономаренко, 1972), можно предположить, что переднекубитальная складка, так же как одна из медиальных (или даже обе), вторичная.

Верхние и нижние жилки, как уже говорилось, четко распознаются только в передней группе стелов; сложенные вместе Sc , R и M образуют основную ось и базальную опору крыла; задние жилки все лежали, по-видимому, в одной плоскости как верхние жилки, а роль нижних играли ребра складок. У отрядов *Palaeoptera*, которые не складывают крылья вдоль тела, складки не развиты (редуцировались), однако все жилки дифференцировались на верхние и нижние. По-видимому, это одновременно механическая и аэродинамическая адаптация. На вторичный характер расстановки задней группы жилок у поденок и стрекоз указывает их несоответствие в двух этих отрядах, начинающееся уже вскоре за медианой, как это видно из анализа, приведенного у Комстока (Comstock, 1918).

Гомология жилок в надсемействах цикадовых

Современные цикадовые совершенно естественно и четко распадаются на четыре надсемейства (или инфраотряда, если следовать системе рангов, принимаемых московскими палеоэнтомологами)² — *Cercopoidea*, *Cicadoidea*, *Cicadelloidea* и *Fulgoroidea*. Обычно *Cercopoidea* рассматривают в составе *Cicadelloidea*, противопоставляя друг другу только три самых крупных подразделения цикадовых, но это глубокое заблуждение. *Cercopoidea* резко отличаются от *Cicadelloidea* по прыгательному аппарату, сближаясь в этом отношении неожиданно с *Fulgoroidea*, однако здесь нет места вдаваться в подробный анализ.

Среди древних ископаемых равнокрылых выделяются две достаточно генерализованные группы — *Archescytinidae* и *Prosbolidae*, которые Беккер-Мигдисова (1962), по-видимому, справедливо относит — первую к *Sternorrhyncha*, вторую к *Auchenorrhyncha*. Среди других наиболее древних групп равнокрылых известны еще *Protoprosbolidae* и *Blattoprosbolidae*, но только по передним крыльям, чего совершенно недостаточно для обоснованных суждений, так как часто различия проявляются больше в задних крыльях. Другие древние группы — *Palaeontinidae* и *Mesogereonidae* — носят явно побочно-специализированный характер и, очевидно, никак

² Я здесь понимаю надсемейства в широком объеме, соответствующем представлению об инфраотряде, чтобы не вводить преждевременно новых названий ранга отряда.

не могут быть предками современных цикадовых и не могут быть сближенными с надсемейством (или инфраотрядом) *Cicadoidea*.

Соответственно с двумя центральными семействами — *Prosbolidae* и *Archescytinidae* — можно выделить и два типа строения крыльев — просболоидный и архесцитиноидный. Первый тип характеризуется большими различиями в строении передних и задних крыльев с обширной аноягальной областью на задних (рис. 34, 35). Эти крылья — модификация блаттоптеригии Родендорфа (1949). Второй тип — архесцитиноидный — характеризуется большим сходством передних и задних крыльев и слабым развитием аноягальной области задних крыльев, подобной таковой передних (рис. 31—33). Это модификация невроптеригии Родендорфа. Характер жилкования передних крыльев в обоих типах, можно сказать, одинаковый, существенное различие наблюдается именно в задних крыльях.

Архесцитиноидный тип представляется вторичным специализированным, при котором ведущее значение в полете приобретают более крупные передние крылья, а задние по жилкованию уподобляются передним. Этот тип в дальнейшем эволюционирует в сторону все более сильного преобладания передних крыльев — начальный этап, очевидно, отражен семейством *Pincombeidae*, более поздние современными *Psylloidea*, *Aphidoidea* и др. Габитус архесцитинид также напоминает невроптерно-мекоптерный; напротив, габитус *Prosbolidae* напоминает таковой современных *Cercopinae*, слегка уплощенных дорсовентрально, с небольшой головой и расправляющейся назад переднеспинкой.

Распределение примитивных ископаемых цикадовых по современным инфраотрядам, проведенное Беккер-Мигдисовой (1962), представляется совершенно неправильным и необоснованным.

Три из четырех современных надсемейств (инфраотрядов) цикадовых характеризуются периферической жилкой и окаймляющей ее снаружи периферической мембраной, всегда хорошо развитой на задних крыльях *Cicadoidea*, *Cercopoidea* и *Cicadelloidea*. Четвертое надсемейство — *Fulgoroidea* — не имеет периферической мембраны, однако это состояние, по-видимому, вторичное, так как по другим морфологическим признакам *Fulgoroidea* стоят ближе всего к *Cercopoidea*, отличаясь от них почти исключительно вторичными прогрессивными признаками.

Большинство древних цикадовых отличается от современных отсутствием периферической мембраны, но, по-видимому, при наличии периферической жилки. Исключение представляют некоторые *Palaeontinidae*, у которых периферическая мембрана имеется только на передних крыльях (*Palaeocossus*, *Palaeontinopsis*) и *Coleoscytidae*, у которых периферическая мембрана также имеется, только на передних крыльях. Эта мембрана в обоих случаях узкая и не приурочена к терминально-задней части крыла, она, очевидно, конвергентная и имеет другое функциональное значение. Третье семейство, имеющее периферическую мембрану, — *Mesogereonidae*. Это весьма специализированное семейство с одним родом имеет периферическую жилку также, по-видимому, и на задних крыльях. *Mesogereonidae* близки к *Palaeontinidae*, но задние крылья у них по жилкованию до некоторой степени сходны с *Cicadidae*, если указанные пунктиром детали (в том числе и периферическая мембрана) Тильярдом не домыслены. Сходство задних крыльев носит, по-видимому, остаточнопредковый (симплезиоморфный) характер. В целом это весьма несходные группы, их передние крылья совершенно разные. Диптеризация у *Mesogereonidae* зашла гораздо дальше, чем у *Cicadidae*.

Достоверные задние крылья с периферической мембраной известны из верхнего триаса Австралии — *Mesojassula marginata* — и из нижней юры Европы и Ср. Азии — представители семейства *Procercopidae* (рис. 36—38). Определение *Procercopidae* — *Stenoglyphis kimblensis* — только по переднему крылу из верхней перми Австралии нельзя признать достоверным.

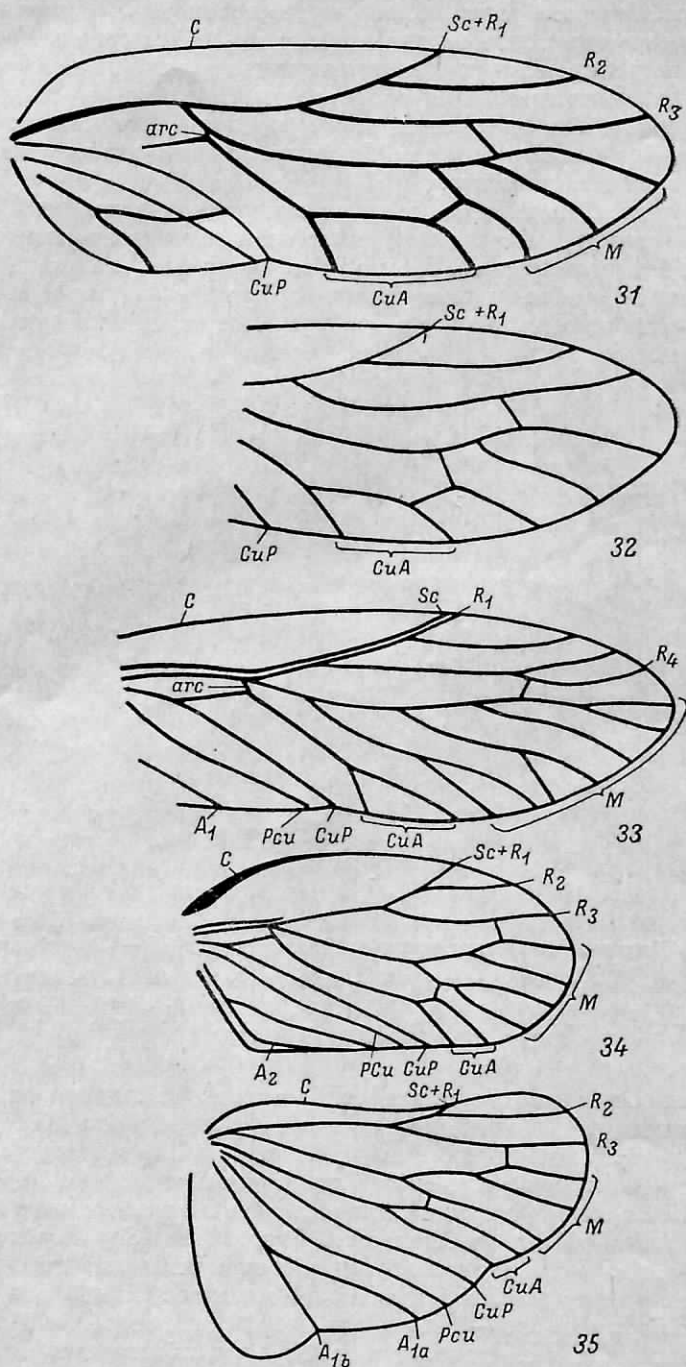


Рис. 31—35. Примеры жилкования ископаемых равнокрылых в надсемействах *Archescytionoidea* (31—33) и *Prosboloidea* (34, 35). Обозначение жилок ориг.

31 — переднее крыло *Archescytina gunderseni* (в. пермь); 32 — заднее крыло *A. gunderseni* (в. пермь); 33 — переднее крыло *Uraloscytina multinervosa* (н. пермь); 34 — переднее крыло *Sojanopenura bimaculata* (пермь); 35 — заднее крыло *S. bimaculata*. По Беккер-Мигдисовой, рис. 34—35 ориг. реконструкция на основе рисунков и фотографий Беккер-Мигдисовой.

Жилкование *Procercopidae* значительно отличается от *Cercopoidea* двуветвистым *M*; кроме того, анокюгальная часть крыла *Procercopidae* неизвестна, и поэтому вряд ли можно их относить к *Cercopoidea*. Периферическая мембрана у современных цикадовых анцестрално выражена на обеих парах крыльев, поэтому следует сопоставить передние крылья мезозойских *Cicadoprobsolidae*, известных только по переднему крылу, и *Procercopidae*. Обрывок заднего крыла *Mesojassula* также может быть реконструирован как *Procercopidae*.

Таким образом, появление крыльев с периферической мембраной относится к верхнему триасу и, возможно, произошло конвергентно в двух группах — *Mesogereonidae* и *Procercopidae*. Конвергентное возникновение периферической мембраны несомненно связано с ее аэродинамической функцией — она имеется на крыльях только там, где воздух срывается с края крыла.

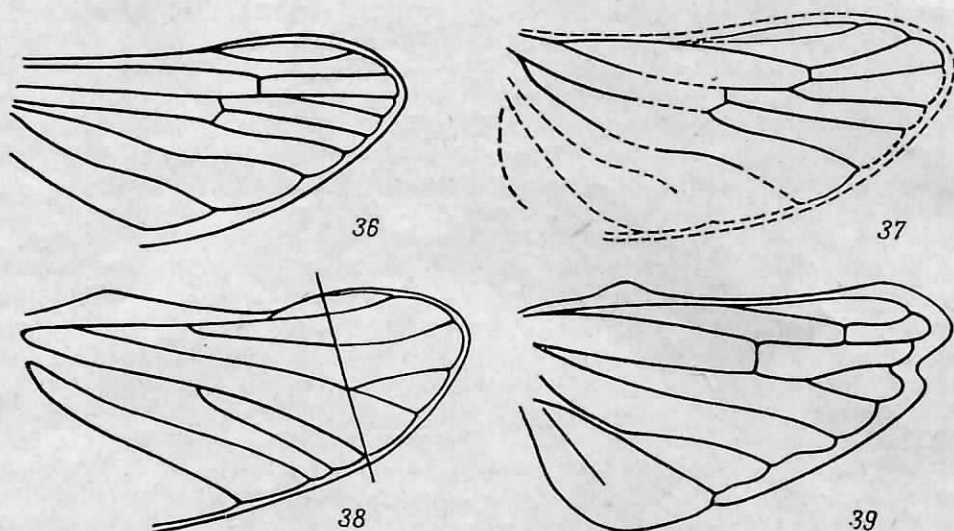


Рис. 36—39. Жилкование задних крыльев *Procercopoidea* (36—38) и *Cercopoidea* (39).

36 — *Procercopis jurassica* (н. юра); 37 — *Procercopina asiatica* (н. юра); 38 — *Mesojassula marginata* (в. триас); 39 — *Aphrophora* sp. (совр.). По Беккер-Мигдисовой, Эвансу и Меткафу; вершина крыла на рис. 38 — ориг. гипотетическая реконструкция.

Завершая обсуждение строения крыльев древних цикадовых, ни в коей мере не претендующее на полноту, можно сказать, что *Protoprosbolidae* и *Blattoprosbolidae*, очевидно, близки *Palaeontinidae* и могут быть сближены как предки или побочные близкие предкам группы с *Palaeontinidae* и *Mesogereonidae*, очевидно, в составе подсемейства *Palaeontinoidea*, не имеющем ничего общего с *Cicadoidea*. *Prosbolidae*, *Scytinopteridae*, *Coleoscytidae* и *Mundidae*, как имеющие просболоидный тип крыльев, могут быть объединены в надсемейство *Prosboloidea*; возможно сюда относятся также и *Cicadoprobsolidae* — без задних крыльев их родство с *Tettigarctidae* не может быть признано доказанным. *Scytinopteridae* очень близки *Prosbolidae* и не имеют ни периферической мембраны, ни X-образного слияния *Pcu* и *A₁*, свойственного *Cicadelloidea*, поэтому их отнесение к *Cicadelloidea* (*Cicadellomorpha*) неверно. У *Scytinopteridae*, как будто бы более примитивных, в отличие от *Prosbolidae* нет нодальной линии, т. е. ослабления жилок по линии стигма—вершина клавуса, и не волнист костальный край заднего крыла. Создается впечатление, что эти признаки искусственно делят комплекс *Prosbolidae*—*Scytinopteridae*.

Надсемейство *Prosboloidea*, или инфраотряд *Prosbolomorpha*, может рассматриваться как пятое крупное подразделение подотряда *Auche-*

norrhyncha, предковое по отношению ко всем современным, как будет ниже сделана попытка это показать. Основное отличие задних крыльев *Prosboloidea* от таковых современных цикадовых заключается в отсутствии периферической мембраны при наличии периферической жилки. На передних крыльях у *Prosboloidea*, как и у всех современных цикадовых, сближены и соединены основания субкостальной, радиальной и медиальной жилок. Соединение *R* и *M* не вызывает сомнений и происходит на сравнительно небольшом участке до дужки. Слияние *Sc* и *R* носит весьма полный характер и может быть доказано через аналогичное строение этой области у современных, подтвержденное выше и через сравнение с древними сеноедами и *Archescytinoidea* (рис. 33). У сеноедов, жилкование которых очень сходно с архесцитиноидным, *Sc* сближена с *R*; у многих, очевидно, более примитивных *Archescytinidae*, *Sc* и *R* придвинуты вплотную друг к другу и идут вместе до края крыла. Сближение *Sc* и *R* очевидно продолжает тенденцию сближения их оснований, характерную для всех крылатых насекомых. У *Archescytinidae* неветвистая субкоста и первая ветвь радиуса вместе упираются в край крыла. Так ли происходит у *Prosboloidea*, точно сказать нельзя, поэтому пока не будет точнее выяснена гомология этой жилки, ее нужно считать за *Sc+R₁*. Радиус имеет только две самостоятельные ветви. Свободная медиана в дистальной половине разделяется на 3—4 ветви. *M₁* соединена поперечной жилкой с *R₂*. Между *M₃₊₄* и *Cu₁* также имеется поперечная жилка. Кубитус изгибается к дужке и ветвится надвое у вершины, причем, как и у современных цикадовых, иногда появляется дополнительная ветвь. Затем идут неветвистые *CuP*, *Pcu* и *A₁₋₂*; *Pcu* и *A₁* часто сливаются дистально, как у современных певчих цикад и *Fulgoroidea*. У основания крыла позади костального края часто бывает заметна как бы коротенькая жилочка, обрывающаяся вскоре, — ее принимают за редуцированную субкосту, но это просто шов — уточнение, облегчающее складывание крыла, по аналогии с *Fulgoroidea*. У *Prosbolidae* отмечают перерывы или ослабления жилок по линии *Sc+R₁* у края крыла, *R₂* и *R₃* вскоре после разветвления, *M* в точке первого разветвления, также *CuA* и с выходом к вершине клавуса (*CuP*).

В задних крыльях *Prosboloidea*, очень похожих на крылья *Fulgoroidea*, до *Pcu* повторяется тот же план ветвления и соотношения жилок, как на передних. Костальный край задних крыльев *Scytinopteridae* имеет две довольно резкие выпуклости — базальную и дистальную, разделенные вогнутостью аналогично, очевидно, современным *Cercopoidea*. В базальном выступе обычно показывают две параллельные линии или жилки, принимая внутреннюю за остаток *Sc*. Это маловероятно и не имеет аналогии в современных крыльях; скорее это передний и задний края утолщения, которое, так же как и у *Cercopoidea*, играет роль при сцеплении крыльев. Характер ветвления второго объединенного ствола — такой же, как на передних крыльях, заставляет предполагать аналогичное строение. На задних крыльях *Cicadoidea* и *Fulgoroidea*, у которых сохраняются костальная и субкостальная трахеи, совершенно ясно сближение *Sc* и *R*; то же самое ясно наблюдается на дефинитивных крыльях *Cercopoidea*, у которых передние трахеи в зачатке крыльев не ясны. Первая анальная жилка на вершине ветвится, отдавая вперед одну ветвь; по *A₁* и ее задней ветви, лежащей с ней на одной прямой, позади жилки проходит аномогальный шов. На югальной лопасти *Permolanproptera grandis* (*Scytinopteridae*) заметна и *A₂*, занимающая такое же положение, как у современных. На многочисленных рисунках задних крыльев *Prosboloidea* *A₂* не изображена нигде в тех случаях, когда сохранилась аномогальная лопасть, в том числе и у *Permolanproptera*, однако эта жилка ясно видна на приведенном снимке (Беккер-Мигдисова, 1962).

Рассматривая *Prosboloidea* как предков всех современных цикадовых, через *Procercopidae* можно вывести все четыре современных надсемейства или инфраотряда цикадовых, построив, таким образом, предварительную

и вспомогательную филогению подотряда. Для того чтобы это сделать, необходимо провести гомологию жилок на крыльях всех современных надсемейств, опираясь на гомологию, проведенную у *Fulgoroidea*, и на общие признаки гомологии.

Трахеацию крыловых зачатков у цикадовых выясняли Функхоузер для *Membracidae* (Funkhouser, 1913) и Меткаф для *Cicadellidae*, *Fulgoroidea* и *Cercopoidea* (Metcalf, 1913a, 1913b, 1917). Их работы были проведены в отрыве от других признаков гомологии и поэтому во многом привели к ошибочным представлениям. Ошибки Функхоузера и Меткафа прежде всего происходили оттого, что трахеи кости, а в некоторых случаях и субкости у цикадовых ряда групп редуцированы, при этом отчасти происходила редукция и соответствующих жилок, а отчасти и не происходила.

В передних крыльях *Cercopoidea* (рис. 44—47) трахеи и жилки легко сопоставляются и все сохранились. У Меткафа (Metcalf, 1917) на дефинитивных передних крыльях везде показан общий ствол $M+Cu$; в действительности же внешняя картина варьирует даже у представителей одного вида: часто эти жилки идут отдельно и разделены дужкой, как у всех цикадовых, в других случаях имеют короткий общий участок в районе дужки и затем вновь расходятся, в третьих, основание медиального ствола снаружи не выражено и получается картина, как на рисунках Меткафа. Все три варианта можно наблюдать у *Lepyronia coleoptrata* и, по-видимому, у ряда других пенниц. Основной вариант также ясно прослеживается у разных представителей *Cercopinae* и *Aphrophorinae*.

Трахеация показывает, что присходит не слияние стволов, а факультативная редукция основания медианы. Трахеация крыловых зачатков *Cercopoidea* в ряде случаев (*Monecphora*, *Aphrophora*, *Clastoptera*) сопоставлена с дефинитивной системой жилок, которая заметна на зачатках, и поэтому сопоставление жилок и трахей совершенно строгое, из него можно видеть, в частности, что задний бортик клавуса, который Гамильтон считает бестрахейным, снабжен трахеей. Субкостальная трахея у *Cercopoidea* укорочена и не доходит до края крыла, субкостальная жилка, по-видимому, вторично отодвинута от радиальной в отличие от других цикадовых.

Жилки на задних крыльях хорошо гомологизуются по отношению к аксиллярным склеритам. Несомненно опознается основание субкостального ствола, радиальный и медиальный стволы, дужка, передний и задний кубитус и т. д. Костальная жилка сильно ослаблена, но отсутствующей полностью ее назвать нельзя, по крайней мере, до заворота сцепного механизма крыльев. В средней части коста дуговидно выступает и несет крючки, служащие дополнительным сцепным механизмом, специфическим для надсемейства. Субкоста и радиус как жилки слиты почти до сцепного заворота костального края, медиана отходит несколько дистальнее дужки. Посткубитус и первая анальная жилка сближены тесно средними частями, основание A_1 отсечено первой анальной складкой. На крыле выражены две складки — заднекубитальная и первая анальная; первая анальная служит задней границей периферической мембраны. Трахеация крыловых зачатков в ряде случаев (*Aphrophora*, *Lepyronia*, *Clastoptera*) сопоставлена с намечающейся сетью дефинитивных жилок. Ясно развиты трахейные стволы, начиная с радиального, костальная трахея полностью редуцирована, субкостальной трахей также нет.

Согласно представлениям Виттена (Whitten, 1962) и Смарта (Smart, 1956), если их принять и объединить, трахейные стволы не могут сливаться, а развитие трахей определяется полем, которое необходимо трахейровать; в таком случае редукция трахей субкости вызвана параллельным прохождением ветви трахей радиуса. Гомология жилок от этого не меняется, т. к. механически жилки преемственно сохраняли свою непрерывность и выполняли свою неизменную механическую функцию. Редукция ветви R_1+Sc , очевидно, произошла позже редукции субкостальной трахей как более поздний самостоятельный эволюционный акт.

Крылья певчих цикад (рис. 48—51) довольно значительно преобразованы в сторону диптеризации. Передние крылья гораздо крупнее и длиннее с вытянутой дистальной половиной — перепоночкой. Задние крылья, напротив, несколько укорочены и гомонимизованы.

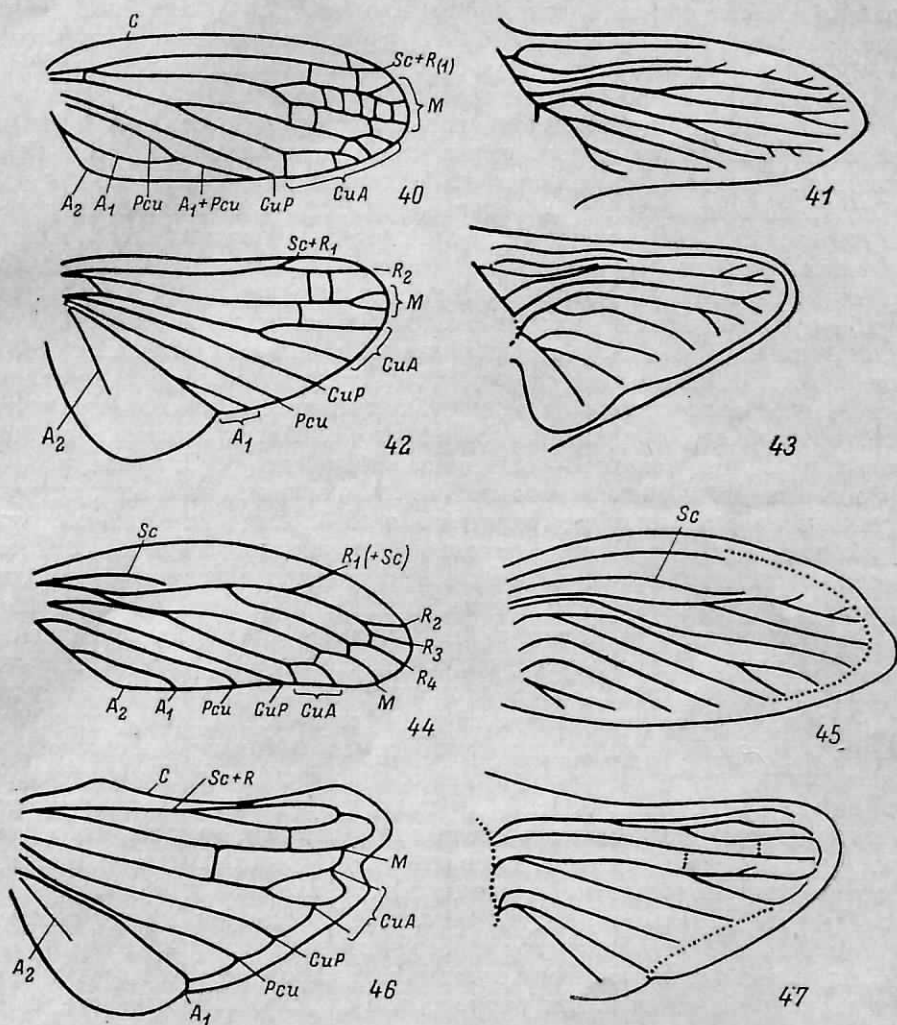


Рис. 40—47. Жилкование крыльев в сравнении с трахеацией крыловых зачатков у *Homoptera Auchenorrhyncha* в надсемействах *Fulgoroidea* (40—43) и *Cercopoidea* (44—47). Обозначение жилок ориг.

40 — жилкование переднего крыла *Scolops* sp.; 41 — трахеация переднего крылового зачатка *Scolops* sp.; 42 — жилкование заднего крыла *Scolops* sp.; 43 — трахеация заднего крылового зачатка *Scolops* sp.; 44 — жилкование переднего крыла *Aphrophora* sp.; 45 — трахеация переднего крылового зачатка *Aphrophora* sp.; 46 — жилкование заднего крыла *Aphrophora* sp.; 47 — трахеация заднего крылового зачатка *Aphrophora* sp. По Меткафу, с исправлениями и дополнениями.

На передних крыльях коста идет до нодальной линии, позади косты вплотную идет общий, сначала субкосторадиомедиальный ствол, затем, после ответвления медианы около дужки, субкосторадиальный ствол, который около нодальной линии разделяется на ряд ветвей. Здесь $Sc+R_1$ выходит на костальный край и идет до встречи со второй ветвью радиуса (R_{2a}) в вершинной части крыла. Отделение RP происходит перед нодальной линией, разделение $RA+Sc$ на R_1+Sc и R_2 на нодальной линии, а R_2 в средней части ветвится еще раз.

Медиана делится пополам, несколько отойдя от дужки, и ее ветви затем делятся еще раз. Затем следует передний кубитус, разветвляющийся у вершины. Жилкование ремигиума, как, впрочем, и всего крыла, у цикадид почти полностью стабилизировано как в отношении разветвлений основных жилок, так и в отношении поперечных. Поперечные жилки имеются между R_2 и R_3 , между R_3 и M_{1+2} по нодалной линии, между R_3 и M_1 между M_2 и M_3 , между M_4 и Cu_1 . Клавальное жилкование цикадид сильно модифицировано. Задний кубитус пересекает шов клавуса и позади шва сливается с посткубитальной жилкой, которая по слиянию идет непосредственно вдоль шва, только у самой вершины клавуса CuP и Pcu снова расходятся. Первая и вторая анальные жилки сильно сближены и идут приблизительно параллельно у заднего края клавуса; там, где щитковый край переходит в межкрыловой, вторая анальная жилка подворачивается на нижнюю сторону вместе с плоскостью крыла и оказывается впереди первой анальной, которая оказывается на шовном борту крыла. Подгиб служит сцепным механизмом. Особой специализацией субкосторадиомедиального ствола передних крыльев цикадид является косая борозда, которая пересекает сверху общий ствол от основания до отхождения медиального ствола от радиосубкостального. Это создает впечатление, что субкосто-радиальный ствол это только субкоста, а гребень корня радиального ствола — основание медиального. Эта складка, наряду с повышением радиального гребня к основанию, возникает для укрепления основания крыла с сохранением необходимой гибкости в связи с переходом на переднее крыло основной нагрузки при полете. Соотношение оснований жилок с аксиллярными пластинками вполне аналогично таковому *Fulgoroidea* и подтверждает приведенную гомологию. Трахеация крыльев, изученная Комстоком и Нидхэмом (Comstock, 1918), также в общем подтверждает ее; в частности, Комсток и Нидхэм проследили и взаимоотношение трахей C , Sc и R около нодалной линии, разное у личинок и имаго. В гомологии трахей у Комстока и Нидхэма допущено отклонение от предложенной ими же системы гомологизации трахей — заднюю ветвь кубитуса, которую они обычно называют Cu_2 (наш CuP), здесь они приняли за A_1 . Этот A_1 Комстока и Нидхэма, как и полагается заднему кубитусу цикадовых, пересекает шов клавуса. Трахеи на крыловом зачатке зрелой певчей цикады, приведенные у Комстока и Нидхэма, позволяют найти гомолога всем жилкам клавуса, включая и A_2 , которая заметна в виде небольшой задней веточки. Расстояния между ветвями CuP , Pcu , A_1 и A_2 соответствуют их соотношениям на клавусе.

Жилкование задних крыльев певчих цикад наиболее отклонилось от простого плана и поддается расшифровке только при сопоставлении с трахеями. Хотя картина, которую рисуют трахеи, кажется довольно странной, тем не менее она весьма просто объясняет происхождение современного состояния жилок. Сохранились трахеи всех жилок, однако первое разветвление радиальной трахеи сместилось до основания, так что вместе с субкостой идет не общий радиальный ствол, а только передняя ветвь; задняя ветвь радиуса от основания до половины длины объединилась с медиальным стволом. Благодаря такой перестройке радиальный ствол, не редуцировавшись, перестал существовать как таковой. Принимая такое объяснение, заключаем, что у цикад развиты все три ветви радиуса, как у *Prosboloidea*. Дальнейшие гомологии не вызывают затруднений. Медиана идет, как полагается, перед дужкой, вступает в контакт с RP и затем освобождается; у вершины образует три ветви (задняя гребенка). Передний кубитус ветвится у вершины надвое, последующие жилки — CuP , Pcu и A_1 простые и прямые, расставленные на примерно равных расстояниях, нет и следа сближения Pcu и A_1 . Поперечные жилки позади мест разветвления (ветвящихся) стволов в апикальной трети крыла — ir , rt , msu .

Гомология жилок у *Cicadelloidea* (рис. 52—55) встречает затруднения прежде всего в связи с интерпретацией данных и взглядов, предложенных

и выдвинутых Функхоузером и Меткафом (Funkhouser, 1913; Metcalf, 1913), которая вступает в противоречие с гомологией жилок по аксиллярным структурам. Поскольку ведущим в этой системе являются жилки и их механическая функция, то следует в первую очередь искать объяснение из-

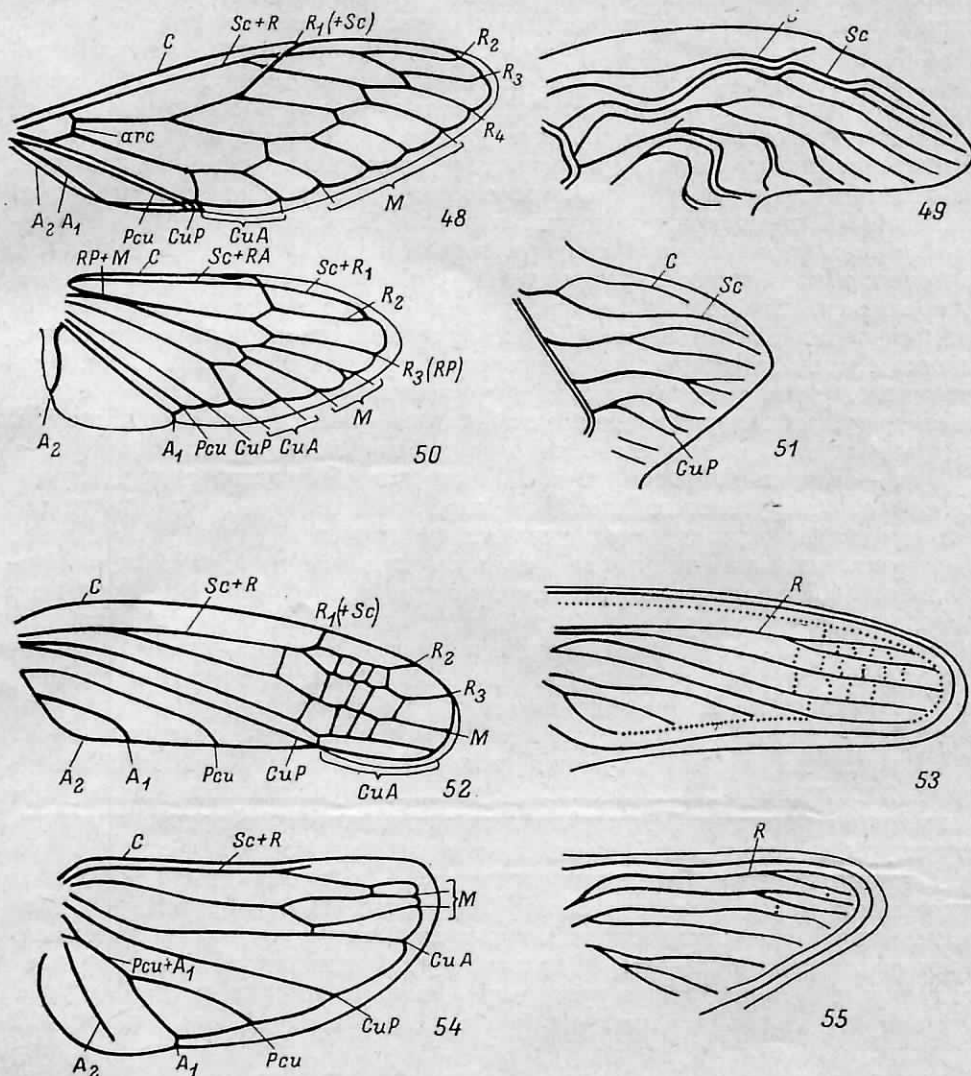


Рис. 48—55. Жилкование крыльев в сравнении с трахеацией крыловых зачатков у *Homoptera Auchenorrhyncha* в надсемействах *Cicadoidea* (48—51) и *Cicadelloidea* (52—55). Обозначение жилок орг.

48 — жилкование переднего крыла *Magiccada* sp.; 49 — трахеация переднего крылового зачатка взрослой нимфы *Magiccada* sp.; 50 — жилкование заднего крыла *Magiccada* sp.; 51 — трахеация заднего крылового зачатка молодой нимфы *Magiccada* sp.; 52 — жилкование переднего крыла *Draeculacephala* sp.; 53 — трахеация переднего крылового зачатка *Draeculacephala* sp.; 54 — жилкование заднего крыла *Draeculacephala* sp.; 55 — трахеация заднего крылового зачатка *Draeculacephala* sp. По Комстоку и Мяткафу, с дополнениями и незначительными исправлениями.

менениям в трахеации и ожидать в первую очередь их, а не перескока, скажем, основания субкосты от первой аксиллярной пластинки на гумерале. Аксиллярные структуры основания субкосты и радиуса безусловно говорят в пользу того, что у *Cicadelloidea* здесь ничего принципиально не изменилось по сравнению с другими надсемействами, и представляется

несомненным обычная гомология сближенных Sc и R и отодвинутой вперед C . Гомологии последующих жилок не встречают затруднений. Тесное сближение субкостальной и радиальной трахей доведено до состояния одной жилки, которое произошло еще у *Prosboloidea*, оно приводит практически к дублированию трахей Sc и RA и как следствие этого к выпадению одной из них; очевидно, один из вариантов такого выпадения произошел у цикаделлоидов (так же, как у церкопоидов). Поскольку костальная и субкостальная трахеи имеют общее основание и, более того, коста как трахея — подчиненная ветвь субкосты, то выпадение трахей субкосты подготавливает и облегчает выпадение также и трахей косты. Выпадение (или сокрытие) субкосты, а не радиуса в их паре, объясняется, по-видимому, тем, что субкоста полностью дублирует, сблизившись, переднюю ветвь R , нигде не выступая самостоятельно, а задние ветви R самостоятельно обслуживают большой сектор крыла. У цикаделлоидов (у *Membracidae*, в частности) часто имеется трахея вдоль костальной жилки, которую Функхouser считает субкостальной, так как у нее иногда обнаруживается слабая передняя параллельная ветвь. По аксиллярным структурам это костальная жилка, и, следовательно, наиболее вероятно, что и трахея костальная. Прослеживаемая же у нее иногда передняя ветвь, очевидно, отражает способ закладки имажинальной трахеи на личиночной трахее, когда конечная ветвь закладывается заново рядом, как это наблюдал на других объектах — жуках — Виттен (Whitten, 1962). Такое же объяснение и для случая с *Cyropa*, обнаруженного Меткафом; это, по-видимому, случай, когда новая трахея при линьке закладывается не снаружи, а рядом со старой. Негомологичность таких трахей, принимаемая Виттеном, несколько формальна, ибо параллельная закладка может быть случаем сдвинутого до основания варианта закладки новой вершины старой трахеи. Здесь мы получим случай, когда надо будет решить, что важнее — гомология вершины или гомология основания. Мне представляется, что важнее гомология основания, а, кроме того, новая трахея субституирует старую, поэтому такой случай надо считать гомологией, хотя и не ортодоксальной.

В приводимом ниже описании гомологии жилок *Cicadelloidea*, проводимом на примере *Cicadella viridis*, субкоста не упоминается, но подразумевается объединившейся с радиусом, так как затруднительно выделить структуры и ветви общей системы, относящиеся точно к Sc или точно к R , кроме, конечно, базальных структур. На переднем крыле коста идет по крайней мере до встречи с передней ветвью $R(R+Sc)$, радиус ($+Sc$) в апикальной трети делится пополам, а его передняя ветвь снова делится, получаются три ветви — R_1 упирается в костальный край крыла перпендикулярно, а R_2 и R_3 идут продольно параллельно друг другу. Медиана отходит от основания общим стволом с R , отделяясь в базальной трети, неветвиста. Передний кубитус ветвится у вершины клавуса надвое. На клавусе жилки CuP , Pcu и A_1 идут параллельно, а жилка A_2 обегает задний край клавуса и встречается вершиной с A_1 , которая здесь выходит на его край. Поперечные жилки варьируют в числе, удваиваясь или мультиплицируясь. Основные поперечные жилки на уровне вершины клавуса rm и msu_1 , далее у вершины ir , rm_2 , msu_2 .

На задних крыльях коста идет по переднему краю до сцепного заворота в вершинной четверти; здесь коста, отклоняясь от переднего края, сливается с радиусом ($R+Sc$). Костальная жилка у цикаделлоидов ослаблена, в базальной части она выступает слабой дугой и несет небольшие крючки дополнительного сцепления. Радиальная жилка ($R+Sc$) у вершины ветвится надвое. Медиальная жилка свободная почти до самого основания, за серединой ветвится надвое. Передний кубитус простой неветвистый. Ремигальная область заднего крыла обычно несет три поперечные жилки — ir , rm и msu , все в области дистального ветвления жилок.

Отдавая себе ясно отчет в том, что нельзя построить достаточно обоснованную филогению, используя только традиционные признаки крыльев,

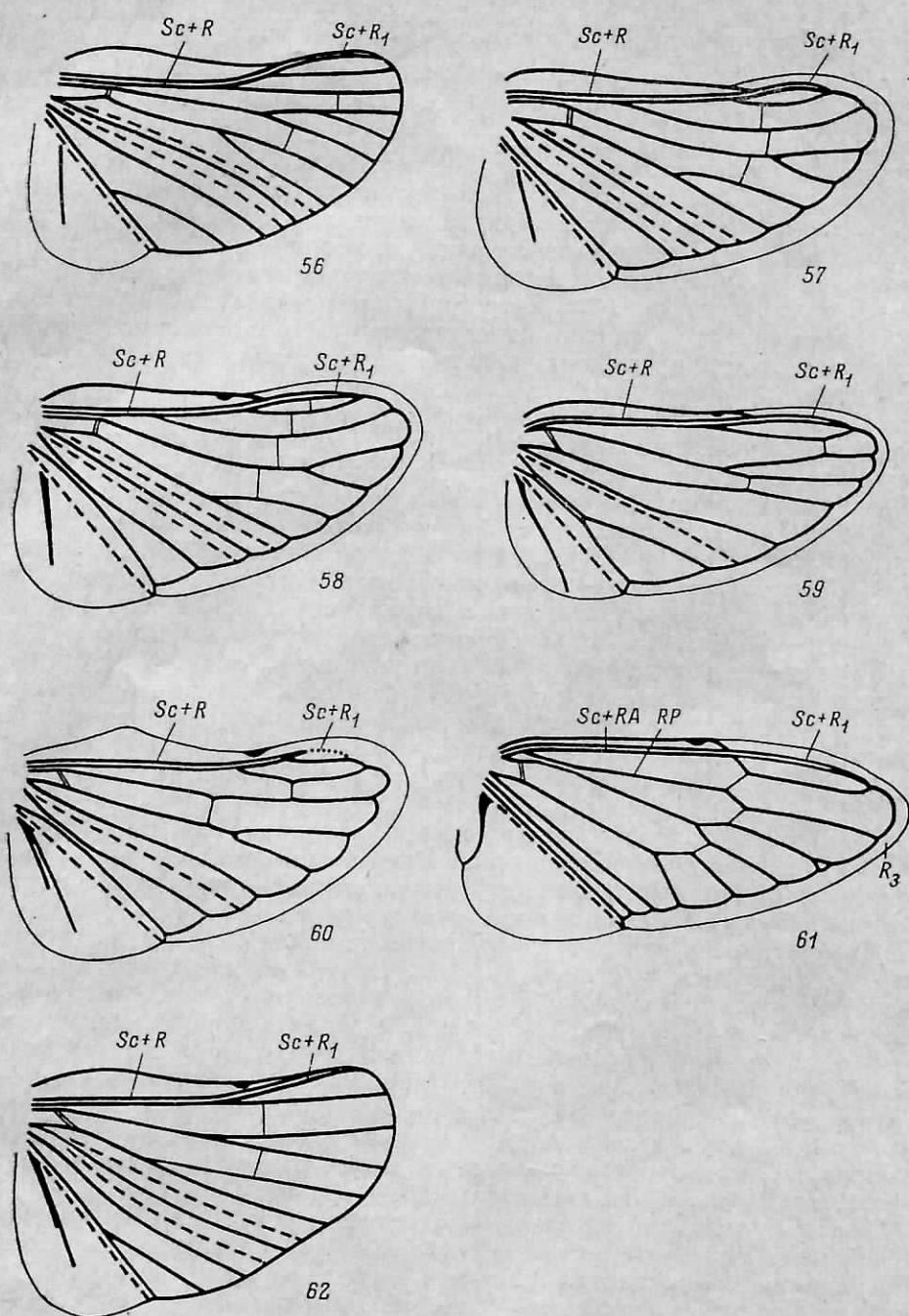


Рис. 56—62. Схема возможной эволюции жилкования *Homoptera Auchenorrhyncha* на уровне надсемейств. Обобщенные схематизированные рисунки.

56 — *Prosboloidea*; 57 — *Procercopoidea*; 58 — гипотетический переход между *Procercopoidea* и современными надсемействами; 59 — *Cicadelloidea*; 60 — *Cercopoidea*; 61 — *Cicadoidea*; 62 — *Fulgoroidea*, ориг.

можно все же попытаться представить пути преобразования и их порядок, приведшие к формированию особенностей крыльев современных надсемейств, стараясь не вступать в противоречие с данными по другим системам признаков (рис. 56—62).

Основной план жилкования и строения крыла, из которого выводятся все современные типы, был свойствен *Prosboloidea*, как об этом уже было сказано. Следующий этап эволюции, представленный семейством *Procercopidae*, ознаменовался образованием периферической мембраны крыла. В остальном *Procercopidae* сохранили почти все жилкование, как *Prosboloidea*, только число ветвей медианы уменьшилось до двух, а в дистальной части крыла появилась или закрепилась жилка *ir* да наметилось сближение *Pcu* и A_1 средними частями, подготавливающее ситуацию и церкопоидов, и пикаделлоидов. Фактически наблюдаемое наличие или отсутствие поперечных жилок у ископаемых представителей скорее всего неполно отражает их картину, так как часто поперечные жилки относительно неустойчивы и их отсутствие у тех или иных индивидов и видов еще не говорит об отсутствии задатка такой жилки (предрасположенности к ее образованию). Во всяком случае у *Procercopidae* имеется задний *r* и отсутствует передний. От *Procercopidae*, к сожалению, достоверно сохранились только задние крылья. *Procercopidae* нельзя преимущественно сблизить ни с одним из современных надсемейств, поэтому, по-видимому, *Procercopidae* надо считать отдельным надсемейством *Procercopoidea*. Из заднего крыла *Procercopidae* путем минимальных преобразований выводятся все современные типы (надсемейственные) жилкования.

В заднем крыле *Cicadellidae* выпала одна из ветвей радиуса ($R_2?$), одна из ветвей кубитуса, соединились сближенные *Pcu* и A_1 , пропал медиальный шов и поперечная жилка *ir*. У *Cicadidae* сохранились три ветви радиуса, вытянулась задняя радиальная ячейка и задняя ветвь радиуса суббазально соединилась с прилежащим участком медианы; пропали задний и передний кубитальные швы, произошло раздвижение и выпрямление *CuP*, *Pcu* и A_1 .

У *Fulgoroidea* жилкование менее постоянно, чем у предыдущих надсемейств, и, по-видимому, в основном вторично усилено ветвление жилок, однако общий план ветвлений и вторичных жилок очень сходен с церкопоидным. По сравнению с процеркопоидным исчезла одна ветвь радиуса ($?R_2$), дестабилизировались конечные ветвления *M* и *CuA*. Из поперечных жилок сохранились *rt* и *msc*, как у пенниц. Несколько изменилась конфигурация жилок *Pcu* и A_1 . Важным изменением *Fulgoroidea* является исчезновение периферической мембраны. У *Fulgoroidea* наблюдаются все три складки — обе кубитальные и посткубитальная. Хотя радиус ($Sc+R$) вторично дополнительно ветвится, характер этого ветвления негомологичен исходному просболоидно-процеркопоидному, так как у примитивных *Fulgoroidea* не ветвится, как правило, передняя первая ветвь, а R_2 просболоидов есть вторичная ветвь передней первичной ветви (*Tetrigometridae*, *Cixiidae*, *Dictyopharidae*).

Таким образом, процеркопоиды отличаются от просболоидов периферической мембраной и уменьшением (и возможно стабилизацией) ветвлений медианы, но сохраняют первичный трехветвистый радиус ($R+Sc$). Три современных надсемейства — *Cicadelloidea*, *Cercopoidea*, *Fulgoroidea* — имеют двуветвистый радиус, одни *Cicadelloidea* сохраняют трехветвистый, а у *Cercopoidea* (у некоторых представителей) иногда заметен рудимент $Sc+R$. Исчезновение периферической мембраны у *Fulgoroidea* вторичное. Судя по форме костального края, часть *Prosboloidea* (*Scytinopteridae?*) уже имели так называемый дополнительный сцепной механизм, который имеется у современных *Cicadelloidea*, *Cercopoidea* и *Fulgoroidea*.

В передних крыльях принципиальных изменений порядка ветвлений и плана вторичных жилок произошло мало, а жилкование сохранилось весьма изменчивым, поэтому на основании этих признаков передних

крыльев можно вынести мало определенных суждений об эволюции группы. Трехветвистость радиуса сохраняется везде, двуветвистость переднего кубитуса также; медиана бывает либо преимущественно неветвистой (*Cicadelloidea*, *Cercopoidea*), либо ветвистой (4 ветви — *Cicadoidea*, *Fulgoroidea*), причем у первых двух подсемейств *Pcu* и A_1 сливаются у середины, а у двух последних идут раздельно до края клавуса. Особенностью *Cercopoidea* является вторичное раздвигание *Sc* и *R*. Когда на передних крыльях бывает развита ясная периферическая мембрана, то у *Cercopoidea* и *Cicadoidea* она отходит от передней конечной веточки общей ветви R_2 , а у *Cicadelloidea* от вершины ветви R_1 .

Если принять, как это следует из морфологических данных помимо крыла, что наиболее обособлены *Cicadelloidea* и первыми отделились от общего церкопо-цикадо-фулгориоидного ствола, что затем фулгориоиды отделились от церкопо-цикадного ствола и только потом тот разделился на соответствующие части, то картина эволюции крыла предстанет в следующем виде.

Если ограничиться кругом обсуждаемых признаков, то особенности переднего крыла могли формироваться уже на последних этапах или в любом порядке. Особенности задних крыльев развивались, начиная с утраты средней ветви радиальной жилки, свойственной *Procercopoidea*, и с дифференциации сближенных серединами жилок *Pcu* и A_1 . У *Cicadelloidea* произошло срастание этих средних частей, у *Cercopoidea* и прочих только сближение, далее у *Cicadelloidea* исчезли R_2 , ветвистость *CuA* и передний кубитальный шов. У второго ствола после отделения *Cicadelloidea* сохранялись поперечные жилки *ir*, *rm* и *msc*, сохранялось сближение *Pcu* и A_1 , три поперечные жилки и все продольные складки. *Fulgoroidea*, выделившись, потеряли периферическую мембрану, одну ветвь *R* и дестабилизировали конечные ветвления жилок. У них изменилась конфигурация *Pcu*, она ослабила связь с A_1 . По-видимому, также исчезла поперечная жилка *ir*. Общий ствол церкопоцикадид сохранил жилку *ir*, ветвистость медианы, сближение *Pcu* и A_1 , все три поперечные жилки. При расхождении цикадиды утратили дополнительный сцепной аппарат, сближение жилок *Pcu* и A_1 , которые вторично разошлись и полностью выпрямились; приобрели дополнительную ветвь (третью) медианы, сдвинули базально первое разветвление радиуса и вошли в контакт с медианой основанием *RP*. Церкопиды утратили жилку *ir*, ветвление медианы, возможно усилили дополнительный сцепной механизм.

Здесь приведен набросок эволюции крыла цикадовых, не претендующий ни на полноту, ни на достаточную убедительность, а только рисующий возможный путь, который не противоречил бы данным по другим системам признаков, изученным у цикадовых.

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер-Мигдисова Е. Э. 1962. Отряд *Homoptera*. Равнокрылые. В кн.: Осн. палеонтол. Членистоногие, трахейные и хелицеровые: 162—208.
- Залесский Ю. М. 1943. Краткое изложение оснований к изменению терминологии жилкования крыльев насекомых. Зоол. журн., 22, 3: 154—168.
- (Залесский Ю. М.) Zalesky G. 1944. A brief statement of reasons for some changes in the terminology of insect wing-venation. Proc. R. Ent. Soc. Lond., A, 19: 37—47.
- Мартынов А. В. 1924. О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. Зоол. журн., 4, 1—2: 155—185.
- Мартынов А. В. 1926. О происхождении и эволюции двух главных типов крыльев насекомых. Ежег. Русск. палеонт. общ., 4: 137—143.
- Мартынов А. В. 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. В кн.: Сб. в честь Н. В. Насонова: 83—150.
- Пономаренко А. Г. 1972. О номенклатуре жилкования крыльев жуков. Энтом. обозр., 51, 4: 768—775.
- Родендорф Б. Б. 1949. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых. Тр. ПИН, 16: 1—76.
- (Шаров А. Г. 1966). Sharov A. G. Basic arthropodan stock. N. Y. 271 p.
- Беск Н. 1920. Die Entwicklung des Flügelgeäders bei *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. Zool. Jhb. Anat., 41: 377—410.

- Comstock J. H. 1918. The wings of insects. Ithaca, N. Y. 430 p.
- Comstock J. H., Needham J. G. 1898. The wings of insects. Amer. Nat., 32: 43—903.
- Comstock J. H., Needham J. G. 1899. The wings of insects. Amer. Nat., 33: 118—858.
- Crampton G. C. 1927. The thoracic sclerites and wing bases of the roach *Periplaneta americana* and the basal structures of the wing of insects. Psyche, 34, 2: 59—72.
- Edmunds G. F., Traver J. R. 1954. The flight mechanics and evolution of the wings of *Ephemeroptera*, with notes on the archetype insect wings. J. Wash. Ac. Sci., 44, 12: 185—199.
- Evans J. W. 1956. Palaeozoic and mesozoic *Hemiptera* (Insecta). Austral. J. Zool., 4, 2: 165—258.
- Fennah R. G. 1944. The morphology of the tegmina and wings in *Fulgoroidea* (Homoptera). Proc. Ent. Soc. Washington, 46, 7: 185—199.
- Forbes W. T. M. 1922. The wing venation of the *Coleoptera*. Ann. Ent. Soc. Amer., 15: 328—352.
- Forbes W. T. M. 1933. The axillary venation of the insects. Trav. V. Congr. Intern. Entom.: 277—284.
- Forbes W. T. M. 1943. The origin of wings and venational types in insects. Amer. Midl. Nat., 29: 381—405.
- Funkhouser W. D. 1913. Homologies of the wing veins of the *Membracidae*. Ann. Ent. Soc. Amer., 6: 74—102.
- Hamilton K. G. A. 1971. The insect wing, part I. Origin and development of wings from notal lobes. J. Kansas Ent. Soc., 44, 4: 421—433.
- Hamilton K. G. A. 1972a. The insect wing, part II. Vein homology and the archetypal insect wing. J. Kansas Ent. Soc., 45, 1: 54—58.
- Hamilton K. G. A. 1972b. The insect wing, part III. Venation of the orders. J. Kansas Ent. Soc., 45, 2: 145—162.
- Hamilton K. G. A. 1972c. The insect wing, part IV. Venational trends and the phylogeny of the winged orders. J. Kansas Ent. Soc., 45, 3: 295—308.
- Haupt H. 1929. Die Mechanik des Zikadenflügels und ihre Bedeutung für den Flug. Zts. Wiss. Ins. Biol., 24, 1—3: 73—78.
- Heslop-Harrison G. 1955a. The venation of the homopterous tegmen. Proc. Univ. Durham Philos. Soc., 12, 6: 42—62.
- Heslop-Harrison G. 1955b. The venation of the homopterous tegmen. Part II. Proc. Univ. Durham Philos. Soc., 12, 11: 102—127.
- Lameer A. 1923. On the wing-venation of insects. Psyche, 30, 4: 123—132.
- Matsuda R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. Mem. Ent. Soc. Canada, 76: 1—431.
- Metcalf Z. P. 1913a. The wing venation of the *Jassidae*. Ann. Ent. Soc. Amer., 6: 103—124.
- Metcalf Z. P. 1913b. The wing venation of the *Fulgoridae*. Ann. Ent. Soc. Amer., 6: 341—358.
- Metcalf Z. P. 1917. The wing venation of the *Cercopidae*. Ann. Ent. Soc. Amer., 10: 27—34.
- Onesto E. 1959. La regione articolare delle ali di *Blatta orientalis* L. Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli, 11, 6: 1—40.
- Princis K. 1960. Zur Systematik der Blattarien. Eos, 36, 4: 427—449.
- Ragge D. R. 1955. The wing-venation of the *Orthoptera Saltatoria* with notes on Dictyopteran wing-venation. London. 159 p.
- Redtenbacher J. 1886. Vergleichende Studien über das Flügelader der Insekten. Ann. k. k. nat. Hofmus., 1: 153—232.
- Rehn J. W. H. 1951. Classification of the *Blattaria* as indicated by their wings (*Orthoptera*). Mem. Amer. Ent. Soc., 14: 1—134.
- Smart J. The wing-venation of the American cockroach *Periplaneta americana* Linn. (Insecta: *Blattidae*). Proc. Zool. Soc. Lond., 121, 3: 501—509.
- Smart J. 1953. The wing-venation of the Migrator locust (*Locusta migratoria* (Linn.) (Insecta: *Acrididae*). Proc. Zool. Soc. Lond., 123, 1: 207—217.
- Smart J. 1956. A note on insect wing veins and their tracheae. Quart. J. Microsc. Soc., 97, 4: 535—539.
- Snodgrass R. E. 1909. The thorax of insects and the articulation of the wings. Proc. U. S. Nat. Mus., 36, 1687: 511—597.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of insect morphology. N. Y. — London. 667 p.
- Snodgrass R. E. 1952. A textbook of Arthropod anatomy. Ithaca, N. Y. 363 p.
- Tillyard R. J. 1919. The panorpoid complex. Part. III. The wing-venation. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 44, 3: 533—718.
- Wagner W. 1969. Über die Benennung der Vorderflügeladern der *Fulgoroidea*. Mem. Soc. Ent. Ital., 48: 440—446.
- Whitten J. M. 1962. Homology and development of insect wing tracheae. Ann. Ent. Soc. Amer., 55, 3: 288—295.