

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Чтения
памяти
Николая Александровича
Холодковского

Вып. 66

В.Б. Голуб и Ю.А. Попов

Историческое развитие и вопросы
классификации полужесткокрылых
насекомых надсемейства *Tingoidea*
(Hemiptera: Heteroptera, Cimicomorpha)

Санкт-Петербург
2016

Голуб В.Б. и Попов Ю.А. Историческое развитие и вопросы классификации полужесткокрылых насекомых надсемейства Tingioidea (Hemiptera: Heteroptera, Cimico-morpha). **Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 66.** СПб., 2016. 93 с.

Golub V.B. and Popov Yu.A. Historical development and problems of classification of the heteropteran insects of the superfamily Tingioidea (Hemiptera: Heteroptera, Cimicomorpha). **Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 66.** St.Petersburg, 2016. 93 p.

Адреса авторов:

¹ Воронежский государственный университет; Университетская пл. 1, Воронеж 394006 Россия. E-mail: v.golub@inbox.ru; strekoza_vrn@bk.ru

¹ Voronezh State University, Universitetskaya pl. 1, Voronezh 394006 Russia.

² Палеонтологический институт РАН, ул. Профсоюзная 123, Москва 117997 Россия. e-mail: popovpin@gmail.com²

² Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya str. 123, Moscow 117997 Russia.

Редактор *С.Ю. Синёв*

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в марте-апреле проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (1858-1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада В.Б. Голуба и Ю.А. Попова, выступивших на проводившихся 6 апреля 2013 г. 66-х Чтениях с сообщением об историческом развитии и классификации надродовых таксонов полужесткокрылых насекомых надсемейства Tingioidea (Hemiptera: Heteroptera, Cimicomorpha).

ISSN 1606-8858

© В.Б. Голуб и Ю.А. Попов, 2016

© Русское энтомологическое общество, 2016

© Зоологический институт РАН, 2016

© Санкт-Петербургская лесотехническая академия
им. С.М. Кирова, 2016

В.Б. Голуб и Ю.А. Попов

**Историческое развитие и вопросы классификации
полужесткокрылых насекомых надсемейства *Tingoidea*
(Hemiptera: Heteroptera, Cimicomorpha)**

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	05
1. Положение надсемейства <i>Tingoidea</i> в системе Heteroptera.....	07
2. Объем надсемейства <i>Tingoidea</i> и состав входящих в него таксонов надродового ранга.....	09
3. Диагноз надсемейства <i>Tingoidea</i>	14
4. История надсемейства <i>Tingoidea</i> в мезозое с диагнозами включаемых в него высших таксонов.....	16
4.1. Ранний мел.....	17
4.2. Поздний мел.....	33
5. История надсемейства <i>Tingoidea</i> в кайнозое Палеарктики.....	40
6. Аннотированный список ископаемых <i>Tingoidea</i>	59
Summary.....	73
Литература.....	85

V.B. Golub and Yu.A. Popov

**Historical development and problems of classification
of the heteropteran insects of the superfamily Tingoidea
(Hemiptera: Heteroptera, Cimicomorpha)**

CONTENTS

Introduction.....	05
1. Systematic position of the Tingoidea within the Heteroptera.....	07
2. Composition of the superfamily Tingoidea and its main suprageneric taxa.....	09
3. Diagnosis of the superfamily Tingoidea.....	14
4. Historical development of the Tingoidea in the Mesozoic with diagnoses of its higher taxa.....	16
4.1. Early Cretaceous.....	17
4.2. Late Cretaceous.....	33
5. Historical development of Tingoidea in the Coenozoic of Palaearctics.....	40
6. Checklist of the fossil Tingoidea.....	59
Summary.....	73
References.....	85

Введение

Тингоидные клопы (*Tingoidea* Laporte, 1832) – довольно большая и всесветно распространенная группа растительноядных клопов, среди которых семейство кружевниц, или тингид (*Tingidae* s.l.) является самым крупным. В настоящее время в мировой фауне описано более 270 родов и около 2600 рецентных видов кружевниц (Drake, Ruhoff, 1965; Schuh, Slater, 1995; Zhang et al., 2005).

Представители этой группы внешне весьма своеобразны, обладают ячеистой структурой покровов (рис. 1, 2), чрезвычайно разнообразными и красивыми образованиями, часто напоминающими кружева, шипами и выростами. Семейство *Tingidae* относится к инфраотряду *Cimicomorpha* (Štys, Kerzhner, 1975; Schuh, Slater, 1995), внутри которого, однако, его отношения с другими семействами пока остаются не вполне очевидными. Систематика *Tingidae* очень сложна и разработана еще довольно слабо, как на видовом уровне, так и на уровне таксонов более высокого ранга (подсемейств и триб). Число родов и видов кружевниц, известных в настоящее время в мировой фауне, по-видимому, далеко от окончательного, особенно в тропических и субтропических регионах. Выяснения филогенетических связей *Tingidae* с другими семействами *Cimicomorpha* и родственных отношений внутри семейства требует глубокого сравнительно-морфологического и анатомического анализа различных систем органов.

Для обоснования схемы филогении и эволюции семейств и реконструкции истории фауны крайне желательно иметь достоверные сведения о вымерших представителях группы, способствующие выявлению истинной картины их исторического развития. Предпринятые в последние десятилетия авторами настоящей работы исследования (Golub, Popov, 1998, 1999, 2000a, 2000b, 2000c, 2002, 2008; Golub, 2001, 2004; Zhang et al., 2005; Golub et al., 2012; Heiss, Golub, 2013 и др.) позволили в определенной мере восполнить некоторые пробелы в знаниях об ископаемых *Tingoidea*. Однако при этом появились дополнительные проблемы, связанные с новыми палеонтологическими находками и открытием новых ископаемых таксонов разного уровня (видов, родов и семейств), что потребовало дополнительных детальных исследований.

В целом, вопросы выявления состава надсемейства *Tingoidea* Laporte, 1832 и классификации на уровне его семейств, а также высших

таксонов в пределах основного семейства Tingidae в полной мере еще не решены (Schuh, Stys, 1991; Lis, 1999; Golub, Popov, 2000c, 2008; Golub, 2001; Guilbert, 2001, 2004, 2012; Schuh et al., 2006, Guilbert et al., 2014 и др.). Среди разных авторов пока не существует единства взглядов в отношении его состава и статуса входящих в него надродовых таксонов. Усовершенствованию классификации Tingoidea должно в значительной степени способствовать использование признаков не только рецентных, но также и ископаемых форм, особенно мезозойских представителей юрско-мелового периода, когда происходило становление основных групп (семейств и подсемейств) тингоидных полужесткокрылых. Особую и до сих пор нерешенную проблему представляет выделение отдельных триб в подсемействе Tinginae, что связано с мозаичностью и вариабельностью используемых таксономических признаков.

В настоящей работе предпринята попытка проследить историю семейства с начала раннего мела и на основе анализа морфологических особенностей современных и ископаемых форм (в отношении рецентных – еще и анатомических) уточнить статус высших таксонов надсемейства Tingoidea и, отчасти, их филогенетические взаимоотношения. В ее основу положены результаты обработки авторами коллекционных материалов по рецентным таксонам Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (Москва), Воронежского государственного университета и Smithsonian Institution, Washington (USA), по ископаемым таксонам – Палеонтологического института РАН (Москва), Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Humburg (Germany), Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde (Germany), Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München (Germany), Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Germany), Museum Ziemi PAN, Warszawa (Poland), Department of Invertebrate Zoology, University of Gdańsk (Poland), The Natural History Museum, London (England), Tyrolen Museum, Innsbruck (Austria), American Museum of Natural History, New York (USA), Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad Complutense, Madrid (Spain), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France), а также частных коллекций В.Г. Хоффайнс и Х. Хоффайнс (W.H. Hoffeins et Ch. Hoffeins, Hamburg, Germany), К. Грона (C. Gröhn, Glinde, Germany), Г. Грабенхорста (H. Grabenhorst, Berlin, Germany) и Е. Хойса (E. Heiss, Innsbruck, Austria).

Многие коллеги оказали нам неоценимую помощь при проведении исследований предоставлением коллекционных ископаемых

материалов и, частично, консультациями: E. Heiss (Innsbruck, Austria), H. Mayr (München, Germany), W. Weitschat (Hamburg, Germany), C. Gröhn (Glinde, Germany), W.H. Hoffeins и Ch. Hoffeins (Hamburg, Germany), H. Grabenhorst (Wienhausen, Germany), J. Velten (Idstein, Germany), G. Bechly (Stuttgart, Germany), A. Herrling (Bramsche, Germany), B. Kosmowska-Ceranowicz и R. Kulicka (Warszawa, Poland), R. Szadziewski и E. Sontag (Gdańsk, Poland), D. Grimaldi (New York, USA), T. Henry (Washington, USA), Y. Goldman (Collinsville, USA), J. Damzen (Vilnius, Lithuania), S. Urbonas (Klaipeda, Lithuania), Е.Е. Перковский (Институт Зоологии им. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина), М. Коташевич (Калининград, Россия), В.А. Гусаковский (Москва, Россия), И.М. Кержнер, Д.А. Гапон (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), В.А. Соболева (Воронежский университет, Воронеж). Авторы выражают им глубокую благодарность.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 12-04-01016-а и 15-04-02326-а).

1. Положение надсемейства *Tingoidea* в системе *Heteroptera*

Среди современных высших таксонов полужесткокрылых (*Hemiptera*: *Heteroptera*) общепринятым считается положение *Tingoidea* в составе инфраотряда *Cimicomorpha*. Первоначально они рассматривались как близкая группа к *Reduviidae* (Leston et al., Pendergrast, Southwood, 1954). Позже одни авторы трактовали *Tingoidea* как самостоятельное надсемейство (в составе одного, двух или трех рецентных семейств или еще одного или двух вымерших семейств, известных только из раннего мела), близкое к надсемейству *Miroidea* (Scudder, 1959; Štys, Kerzhner, 1975; Froescner, 1996; Lis, 1999, 2003; Golub, 2001; Zhang et al., 2005; Heiss, Guilbert, 2013 и др.). Другие помещали *Tingidae* вместе с наиболее близким рецентным семейством *Vianaididae* (или только *Tingidae* с *Vianaidinae* в ранге подсемейства) и *Miridae* в надсемейство *Miroidea* (Drake, Davis, 1960; Miyamoto, 1961; Schuh, Štys, 1991; Schuh et al., 2006, 2009). Третьи включали *Tingidae* в надсемейство *Cimicoidea* вместе почти со всеми другими семействами *Cimicomorpha*, кроме *Reduvidae* (Carayon, 1977a, 1977b). Различные варианты систематического положения семейств *Tingoidea* отчетливо отражают отсутствие единого мнения о таксономической структуре инфраотряда *Cimicomorpha* и систематическом положении в нем

Tingidae и близких семейств. Результаты исследований филогенетических взаимоотношений семейств в этом инфраотряде с использованием морфологических и молекулярно-генетических признаков (Schuh et al., 2009) вполне определенно указывают на близость комплекса тингоидных семейств к Miridae.

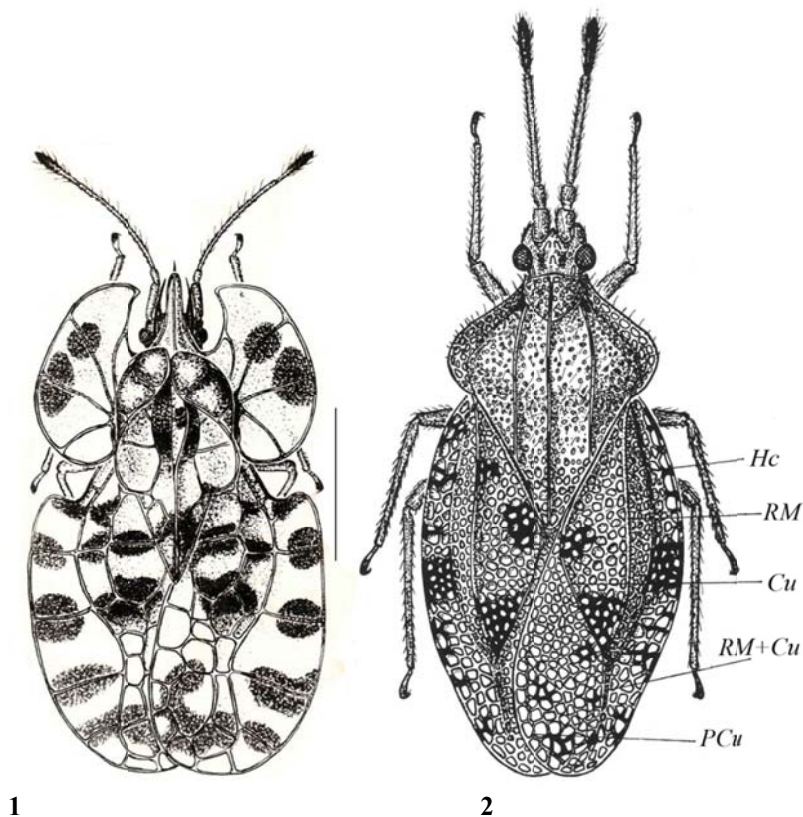


Рис. 1-2. Современные представители семейства Tingidae.

1 – *Galeatus pardus* Golub; 2 – *Tingis (Tropidocheila) triseriata* Golub (по: Голуб, 1974, 1982).

Обозначения жилок: *Hc* – гипокостальная, *R+M* – радиомедиальная, *Cu* – кубитальная, *R+M+Cu* – слившиеся радиомедиальная и кубитальная, *PCu* – посткубитальная. Масштабная линейка здесь и далее равна 1 мм.

2. Объем надсемейства Tingioidea и состав входящих в него таксонов надродового ранга

Объем надсемейства Tingioidea, если его принимать как самостоятельное, в составе его высших современных таксонов определяется разными авторами, в основном, в зависимости от признания двух из них (Vianaididae, Cantacaderidae) в качестве самостоятельных семейств или же таксонов надродового ранга в составе единственного семейства Tingidae.

Неотропические Vianaididae Kormilev, 1955 обычно рассматриваются в ранге самостоятельного семейства, близкого к Tingidae, реже в качестве подсемейства последнего. В настоящей работе, вслед за большинством авторов (Kormilev, 1955; Scudder, 1959; Carayon, 1962, 1977a, 1977b; Štys, Kerzhner, 1975; Кержнер, 1981; Péricart, 1983; Froeschner, 1996; Péricart, Golub, 1996; Lis, 1999; Golub, Popov, 2000c; Golub, 2001), для них принят ранг семейства.

В современной неотропической фауне известно 8 видов Vianaididae, относящихся к трем родам: *Anommatocoris* China, 1945 (4 вида с о-ва Тринидад, из Панамы, Боливии и Аргентины), *Thaumamannia* Drake et Davis, 1960 (2 вида из Боливии и 1 вид из Суринама) и *Pterovianaida* Montemayor et Carpinter, 2007 (1 вид из Перу). Шесть из этих видов короткокрылые и имеют морфологические черты высокой специализации и редукции отдельных органов в связи со скрытым образом жизни в гнездах муравьев. Наиболее выраженными из этих черт являются колеоптероидная форма тела (подобно некоторым цимикоморфным Microphysidae) и элитральное строение надкрылий, не подразделенных на характерные для Heteroptera отделы (кориум, клавус, перепоночку), а также свойственные всем Tingidae ячеистые поля, большая или меньшая редукция глаз и слияние брюшных тергитов со II по V (рис. 3). Лишь два вида из этого семейства известны только по полнокрылой форме: *Anommatocoris bolivianus* Schuh, Cassis et Guilbert, 2006 (рис. 4) и *Pterovianaida melchiori* Montemayor et Carpinter, 2007. Оба они существенно отличаются от короткокрылых и не имеют связанных с мирмекофилией черт адаптивного характера.

Vianaididae обладают рядом общих морфологических и анатомических черт с Tingidae (см. ниже характеристику надсемейства Tingioidea). Дрэйк и Дэвис (Drake, Davis, 1960), понижая ранг Vianaididae до подсемейства, отмечали, что большинство морфологических особенностей короткокрылых мирмекофильных особей носит

адаптивный характер и не может рассматриваться как основание для выделения семейства. Однако важнейшее отличие всех современных и ископаемых (меловых) *Vianaididae* от *Tingidae* – особая Y-образная форма бороздок отверстий пахучих желез – уникальна среди всех полужесткокрылых (рис. 19, В). Кроме того, соотношение длин 2-4-го члеников усиков как у короткокрылых видов *Vianaididae*, так и у полнокрылого *A. bolivianus* не вполне соответствует таковому не только современных, но и ископаемых *Tingidae*, а также вымерших *Ignotingis mirifica* Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005 (*Ignotingidae*) и *Hispanocader lisae* Golub, Popov et Arillo, 2012 (*Hispanocaderidae*). Эти существенные отличия *Vianaididae* от других семейств по признакам современных и ископаемых форм, по нашему мнению, свидетельствуют о целесообразности рассмотрения их в ранге самостоятельного семейства. Ключ для различения *Vianaididae* и *Tingidae* приведен ниже.

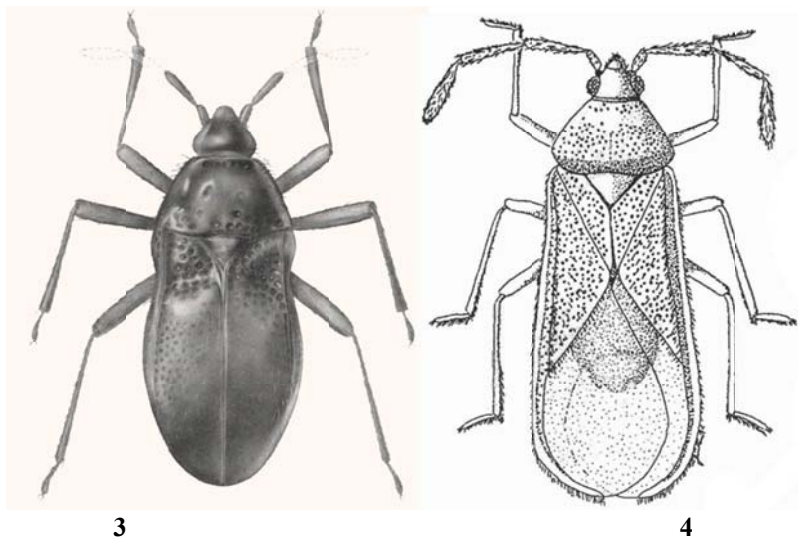


Рис. 3–4. Современные представители семейства *Vianaididae*.
 3 – *Anommatocoris coleopratus* (Kormilev) (по: Drake, Ruhoff, 1965);
 4 – *A. bolivianus* Schuh, Cassis et Guilbert (по: Schuh et al., 2006).

Большинством авторов в семействе Tingidae традиционно принимаются только два или три подсемейства – Tinginae Laporte, 1832 и Cantacaderinae Stål, 1873 (рис. 1, 2, 5, 6), а также Vianauidinae Kormilev, 1955, в случае признания последних в этом ранге (рис. 3, 4). При этом Cantacaderinae обычно подразделяются на две трибы – Cantacaderini Stål, 1873 и Phatnomini Drake et Davis, 1960 (Drake, Ruhoff, 1965; Froeschner, 1996; Péricart, Golub, 1996; Schuh et al., 2006 и др.).

Однако Б. Лис (Lis, 1999) на основе проведенного ею кладистического анализа возвела трибу Cantacaderini, с нашей точки зрения недостаточно обоснованно, в ранг самостоятельного семейства Cantacaderidae, рассматривая Tingoidea в объеме трех семейств (Tingidae, Cantacaderidae и Vianauididae). При этом новое семейство было разделено на два подсемейства – Cantacaderinae и Carldrakeaninae Lis, 1999, из которых первое включало две трибы – Cantacaderini sensu Lis и Ceratocaderini Lis, 1999. В то же время трибу Phatnomini, прежде всеми другими авторами включавшуюся в состав Cantacaderinae, Лис поместила в семейство Tingidae в качестве отдельного подсемейства Phatnominae (Lis, 1999).

На основе морфологических особенностей надродовых таксонов нами был приведен целый ряд доводов в пользу сохранения Cantacaderinae (Cantacaderini+Phatnomini) в составе семейства Tingidae (Golub, 2001), которые были приняты последующими авторами. Широкая концепция семейства Tingidae использовалась в работах, касающихся как современных (Guilbert, 2001, 2004; Schuh et al., 2006), так и ископаемых таксонов (Perrichot et al., 2006; Heiss et al., 2015). Тем не менее, в части публикаций Cantacaderini все же стали рассматривать в ранге самостоятельного семейства, а Phatnomini – в ранге подсемейства в составе Tingidae (Guilbert, 2012; Heiss, Guilbert, 2013).

В самое последнее время результаты проведенного комплексного морфологического и молекулярно-генетического анализа привели группу авторов (Guilbert et al., 2014) к заключению о единстве семейства Tingidae, включающего подсемейства Tinginae и Cantacaderinae (без оценки статуса Vianauididae), причем по молекулярным данным Phatnomini оказались ближе к родам, традиционно включаемым в состав Tinginae, чем к Cantacaderinae. На этом основании подсемейство Tinginae ими было предложено рассматривать в составе двух триб – Tingini и Phatnomini.

По нашему мнению, особенности современных форм указывают на то, что Phatnomini морфологически, а следовательно и таксономически, сильнее отличаются от всех Tinginae, например, прямым

задним краем переднеспинки и полностью открытым щитком, чем от *Cantacaderini*, также сохранивших открытый щиток.

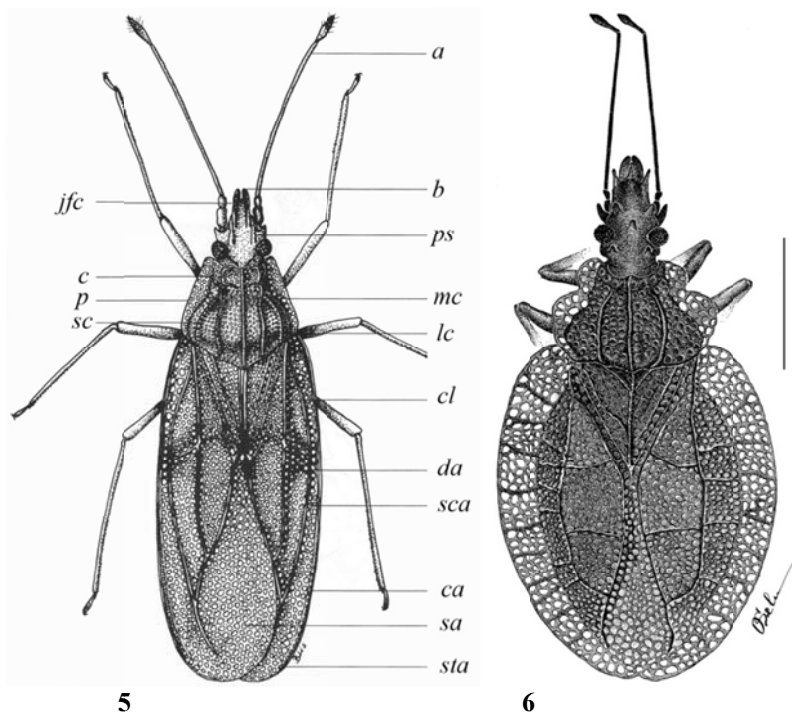


Рис. 5-6. Представители подсемейства *Cantacaderinae* (Tingidae).
 5 – *Cantacader* sp., рецентный вид (по: Lis, 1999); 6 – *Parasinalda baltica* (Drake), поздний эоцен, балтийский янтарь (по: Golub, Popov, 1998).
 Обозначения: *a* – усик (antenna), *b* – хоботковая пластинка (buccula), *c* – везикула (collar), *ca* – костальное поле (costal area), *cl* – клавус (clavus), *da* – дискоидальное поле (discooidal area), *ifs* – югально-лобный шип (jugo-frontal spine), *lc* – внутренний боковой киль переднеспинки (lateral carina), *mc* – медиальный киль (medial carina), *ps* – предглазничный шип (preocular spine), *p* – паранотум (paranotum), *sa* – шовное поле (sutural area), *sc* – наружный боковой киль переднеспинки (suprahumeral carina) *sca* – субкостальное поле надкрылий (subcostal area), *sta* – стенокостальное поле надкрылий (stenocostal area).

Следует отметить, что большинство современных представителей трибы *Santacaderini* отличаются не только от *Tinginae*, но и от *Phatnomini* хорошим аутапоморфным признаком – наличием развитого стенокостального поля надкрылий и всей остиолярно-стенкостальной системы как комплекса взаимосвязанных структур стенокостального поля и отверстий пахучих желез. Но при этом в составе как современных (*Carldrakeana* Froeschner, 1968; *Cyperobia* Bergroth, 1927), так и вымерших эоценовых (*Paleocader strictus* Golub et Popov, 1998) *Santacaderinae* представлены таксоны с различной степенью развития остиолярно-стенкостальной системы, в том числе с недоразвитым стенокостальным полем у некоторых видов указанных выше современных родов. Некоторые эоценовые формы (например, виды рода *Intercader* Golub et Popov, 1998) сочетают и некоторые другие особенности морфологии *Santacaderini* и *Phatnomini*. Таким образом, мы наблюдаем промежуточные состояния ряда важных морфологических признаков *Santacaderini* и *Phatnomini* у отдельных относящихся к ним таксонов, при сохранении таких общих черт, как открытый щиток, отсутствие или слабое развитие заднего треугольного ячеистого отростка переднеспинки и иное, по сравнению с *Tinginae*, расположение и число головных шипов. В связи со всем сказанным, на наш взгляд, пока не существует надежных морфологических оснований для переноса трибы *Phatnomini* в подсемейство *Tinginae*.

Проведенный нами предварительный анализ особенностей строения вымершего семейства *Hispanocaderidae* из раннего мела (Golub et al., 2012), хотя и показал его сходство с *Santacaderinae*, тем не менее, позволил констатировать более высокий уровень морфологических отличий от *Tingidae* в широком понимании (включая *Tinginae* и *Santacaderinae*).

Как видно из приведенного выше краткого обзора литературных данных (без специального детального исследования признаков), представления разных авторов о статусе и объеме *Santacaderinae* и *Tinginae* и их таксономических и филогенетических взаимоотношениях крайне противоречивы. Они требуют дальнейшего обоснования с учетом признаков вымерших представителей надсемейства. В настоящей работе использованы только морфологические признаки рецентных и ископаемых форм, поскольку молекулярно-генетические данные для последних отсутствуют. Результаты анализа комплекса этих признаков, в сочетании с реконструкцией хода исторического развития группы и последовательности появления в процессе эволюции таксонов высокого ранга вполне определенно указывают на целесо-

образность признания подсемейства *Cantacaderinae* в составе триб *Cantacaderini* и *Phatnomini*, наряду с *Tinginae*. При этом *Phatnomini* существовали уже в нижнем мелу, тогда как *Cantacaderini* и *Tinginae* появились только в эоцене (см. ниже).

В подсемействе *Tinginae* разными авторами выделялось различное число триб, достигающее десяти (Péricart, Golub, 1996). Однако анализ особенностей морфологии, на основе которых характеризовались трибы и группы родов (*divisions*), показывает недостаточную обоснованность выделения большинства из них, за исключением, возможно, *Tingini* Laporte, 1832, *Agrammatini* Douglas et Scott, 1865, *Litadeini* Drake et Ruhoff, 1965 и *Ypsotingini* Drake et Ruhoff, 1965. Последние две трибы признавались, в частности, известным американским специалистом-гемиптерологом Р. Фрешнером (Froeschner, 2001). Однако Э. Жильбер (Guilbert, 2004) на основе анализа признаков личинок показал нецелесообразность выделения и этих двух триб, позже предлагая признавать в составе *Tinginae* только *Tingini* и *Phatnomini*.

По представлениям авторов настоящей работы, надсемейство *Tingoidea* включает четыре семейства: *Tingidae* Laporte, 1832, *Vianaaididae* Kormilev, 1955, *Ignotingidae* Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005 и *Hispanocaderidae* Golub, Popov et Arillo, 2012. Два первых семейства известны в ископаемом состоянии (*Tingidae* с раннего мела, *Vianaaididae* с позднего мела) и в современной фауне, а два последних вымерли еще в мезозое. На основе морфологических признаков современных и ископаемых форм в составе *Tingidae* признаются два подсемейства – *Cantacaderinae* (известные в ископаемом состоянии и современной фауне *Cantacaderini* и *Phatnomini* и полностью вымершие в мелу *Golmoniini* Popov, 1989) и *Tinginae* (известные в ископаемом состоянии и современной фауне), которые в настоящей работе рассматриваются без подразделения на трибы.

3. Диагноз надсемейства *Tingoidea*

Общая характеристика надсемейства *Tingoidea* дана на основе комплекса морфологических и анатомических признаков современных и ископаемых представителей двух наиболее близких и наиболее изученных семейств, *Tingidae* и *Vianaaididae*, которые взяты из работ указанных выше авторов или получены в результате собственных исследований. При этом учтены также особенности строения развивающихся яиц (Cobben, 1968) и кариологические показатели (Ueshima, 1979; Péricart, 1983; Grozeva, Nokkala, 2001).

У современных Tingidae и Vianaididae макрохеты на голове отсутствуют (у позднемеловых Vianaididae имеются). Усики 4-члениковые; 1-й и 2-й членики короткие (или, по крайней мере, 1-й членик не сильно удлинённый), более или менее утолщенные и почти всегда толще 3-го членика. Хоботок растительноядного типа, прямой, в покое прилегающий к вентральной поверхности тела, 4-члениковый; его 1-й членик хорошо развитый. Хоботковые пластинки ячеистые или в крупной пунктировке, без заднего моста (перемычки позади основания хоботка). Тазики задних ног вращательного типа. Вершина голени у современных представителей без губчатой подошвы (*fossa spongiosa*), у раннемелового *Ignotingis mirifica* (Ignotingidae) предположительно с губчатой подошвой. Лапки 2-члениковые, у современных Vianaididae без парэмподий и настоящих пульвилл, у Cantacaderini с щетинковидными парэмподиями, у Tinginae с крючковидными выростами в основании коготков (очевидно, видоизменёнными пульвиллами), у ископаемого *Vianaramma goldmani* Golub et Popov, 2000 (Vianaididae) – с настоящими пульвиллами. Переднеспинка в крупной пунктировке у Tingidae и Hispanocaderidae, у Tinginae еще с задним треугольным отростком, прикрывающим щиток (*scutellum*). Надкрылья без дифференцированного кунеуса и эмболиума и соответствующих надломов, ячеистые или в крупной пунктировке, почти всегда (кроме короткокрылых и колеоптероидных особей Vianaididae) разделены более или менее выступающими жилками *Hc*, *R+M*, *Cu* и *R+M+Cu* на костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное (у полнокрылых – перепоночку) поля, хотя костальное поле может быть редуцировано. У Cantacaderini кнаружи от костального поля располагается стенокостальное поле (рис. 5). Перепоночка без "живых" жилок. Гипокостальная пластинка хорошо развитая, ячеистая, ее удаленность от переднего края надкрылий находится в прямой зависимости от ширины костального поля. Задние крылья без возвратной жилки (*hamus*). Аппарат метаторакальных пахучих желез парный, состоит из 2 желез и 2 резервуаров. Брюшной сегмент I редуцирован, без дыхалец; стерниты по крайней мере сегментов II-III слившиеся. Сегмент VIII у самцов развит хорошо. Стернит VII у самок с отделившимся медиальным участком – субгенитальной пластинкой (овивальвулой). Парамеры симметричные, своими вершинами направлены назад; яйцеклад лаццинатного типа. Гонококситы I слиты с паратергитом VIII и утратили связь со своими гонапофизами. Медиальная сперматека отсутствует. Овариол в яичнике от 5 у Cantacaderinae, до 7 у Tinginae. Трофобласты созревают в вершинной части гермария.

Хромосомные числа изучены только у немногих видов Tingidae и составляют $2n = 12+XX/X0$ у *Acalypta carinata* (Panzer, 1806), *A. nigri-na* (Fallén, 1807), *A. parvula* (Fallén, 1807), *Kalama tricornis* (Schrank, 1801) и $2n = 12+XX/XY$ у *Stephanitis oberti* (Kolenati, 1857), *Corythucha ciliata* (Schrank, 1832), *Elasmotropis testacea* (Herrich-Schäffer, 1830), *Lasiacantha capucina capucina* (Germar, 1837), *Tingis sideritis* Štusák, 1973, *Tingis caucasica* (Jakovlev, 1880), *Copium clavicorne* (Linnaeus, 1758), *Physatocheila smreczynskii* China, 1952, *Dictyla echii* (Schrank, 1782). Мейотическая последовательность расхождения половых хромосом у Tingidae без инверсии.

Яйца с двумя микропиле. Зародышевая полоска у Tingidae эндо-бластическая, на ранних стадиях эмбриогенеза располагается боком к саггитальной плоскости яйца, а на более поздних стадиях развития переворачивается; перед бластокинезом она совершает поворот на 180° вокруг продольной оси. Личинки у большинства Tingidae с отростками или шипиками различной длины на голове, грудных и брюшных сегментах или только на одном-двух отделах тела, а у Vianaididae – без шипов.

Можно назвать и другие особенности надсемейства Tingoidea (по крайней мере, семейств Tingidae и Vianaididae), такие как растительноядный тип хоботка и почти гладкая поверхность максилл, развитие хоботковых пластинок, редукция глазков и жилок на перепоночке надкрылий, наличие парного резервуара пахучих желез, слияние части брюшных сегментов, развитие у самок субгенитальной пластинки, направленные назад парамеры и др. Однако все эти признаки имеют отчетливо выраженное адаптивное значение и в процессе эволюции нередко возникали в разных семействах инфраотряда Cimicomorpha независимо, поэтому в качестве синапоморфий ненадежны.

4. История надсемейства Tingoidea в мезозое с диагнозами включаемых в него высших таксонов

Предварительные результаты изучения вопросов исторического развития надсемейства Tingoidea и отдельных его семейств содержатся в немногих работах, посвященных, в основном, описанию новых таксонов и анализу общих направлений эволюции надсемейства. Они довольно фрагментарны и относятся к отдельным историческим периодам (Drake, Davis, 1960; Golub, 2001, 2002; Golub, Popov, 1998, 1999, 2008, 2012; Голуб, Попов, 2005, 2007, 2011; Zhang et al., 2005).

В соответствии с кратким аннотированным списком Т. Вапплера (Wappler, 2003) и с учетом более поздних описаний таксонов, в том числе двух монотипных семейств *Ignotingidae* и *Hispanocaderidae* (Nel et al., 2004; Wappler, 2006; Голуб, Попов, 2005, 2007; Golub, Popov, 2005, 2008, 2012; Голуб и др., 2012; Szwedo et al., in press), всего в мировой фауне к настоящему времени известно 63 ископаемых вида из 35 родов или таксонов надродового ранга (если в описании указана только принадлежность к семейству или подсемейству) надсемейства *Tingoidea*, включая 3 вида и 1 род, описания которых находятся в печати. Такое количество ископаемых таксонов хорошо демонстрирует довольно широкое распространение в прошлом и относительно большое таксономическое разнообразие группы (Golub, Popov, 1999).

Ниже намечены основные этапы исторического развития *Tingoidea* в позднем мезозое (мел) и кайнозое на основе исследованных нами материалов. Их изложение сопровождается пересмотренными и уточненными диагнозами высших таксонов надсемейства, которые позволяют корректировать их систематическое положение и обсуждать филогенетические взаимоотношения.

4.1. Ранний мел

Историю *Tingoidea* следует вести с поздней юры. Наиболее древнее, вымершее монотипное семейство ***Ignotingidae*** (рис. 7) описано из Северо-Восточного Китая (Лайян, провинция Шаньдун; верхняя юра – нижний мел; возраст – 140-150 млн лет) по материалам Института геологии и палеонтологии в Нанкине Китайской Академии наук (Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences). Следует особо отметить, что юго-восток Азии в настоящее время представляет собой один из наиболее мощных центров разнообразия и, очевидно, видообразования современных *Tingidae*. Так, один из наиболее крупных родов семейства, *Stephanitis* Stål, 1873, включающий около 50 видов в мировой фауне, в Юго-Восточной Азии представлен 43 видами и подвидами. При этом ареалы подавляющего большинства видов этого рода ограничены югом Палеарктики и Ориентальным зоогеографическим царством (Péricart, Golub, 1996). Важнейшие морфологические особенности семейства (типовой род *Ignotingis* Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005) следующие.

Тело выпуклое, не сжато в дорсо-вентральном направлении; голова и грудь сверху в крупной пунктировке. Голова широкая, короче своей ширины, вертикальная, гипогнатная, без вытянутых мандибу-

лярных или выступающих хоботковых пластинок. Фасеточные глаза довольно маленькие, простые глазки на отпечатке не прослеживаются, усиковые бугорки отсутствуют. Усики очень длинные, 4-члениковые; 1-й членик намного короче 2-го, 3-й членик самый длинный. Хоботок толстый и умеренно длинный, направлен своей вершиной назад, но не прижат к вентральной поверхности тела, подвижный в основании.

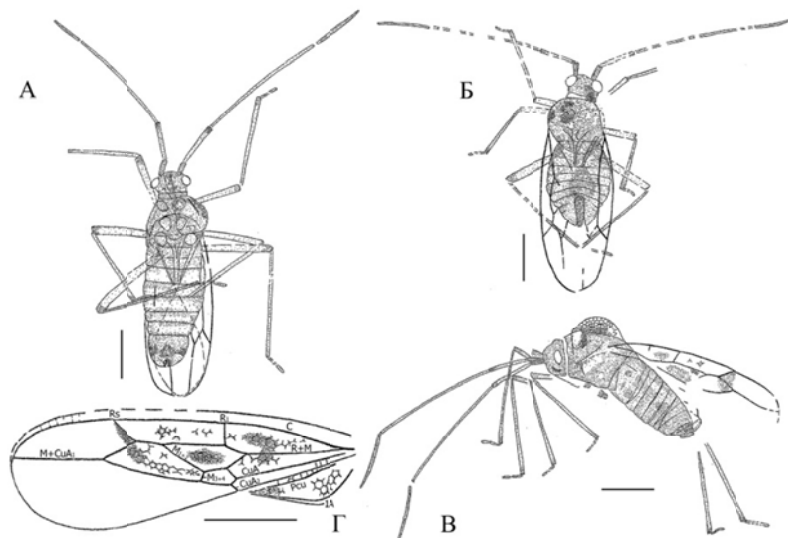


Рис. 7. *Ignotingis mirifica* (Ignotingidae), верхняя юра-нижний мел (по: Zhang et al., 2005).

А – общий вид, сверху; Б – то же, снизу; В – то же, сбоку; Г – левое надкрылье.

Переднеспинка с ячеистыми паранотумами (уплощенными боковыми пластинками) и ячеистым пузыревидным образованием на дорсальной поверхности (везикулой), сзади оставляет щиток открытым; задний край переднеспинки почти прямой. Грудные стернальные пластинки отсутствуют. Надкрылья длинные, далеко заходят за вершину брюшка. Кориум и клавус надкрылий между выступающими жилками ячеистые; кориум тянется назад до вершины надкрылий, без костального надлома. Надкрылья разделены выступающими жилками на

костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное поля. Стенокостальное поле отсутствует. Костальное поле узкое; субкостальное поле разделено выступающими поперечными жилками на 3 крупные ячейки; дискоидальное поле включает четыре крупные ячейки, шовное поле – две узкие ячейки. Все крупные ячейки на полях кориума содержат мелкие ячейки, что является одной из основных особенностей *Tingoidea*; мелкая ячеистость неупорядоченная. Жилка *RM*, разделяющая дискоидальное и шовное поля, наиболее толстая. Клавус большой, треугольный; комиссура клавуса (*commissura clavale*), отделяющая его от кориума, длинная; задняя жилка клавуса субмаргинальная. Перепоночка надкрылий без ячеек, длинная и узкая.

Ноги очень длинные; тазики задних ног вращательного типа и расставлены шире, чем на передних и средних ногах. Голени всех ног, очевидно, с маленькой губчатой подошвой (*fossa spongiosa*). Лапки короткие, 3-члениковые. 2-й и 3-й Брюшные сегменты II и III слиты между собой. Генитальный сегмент (пигофор) симметричный, параметры направлены дорсокаудально. Яйцеклад пластинчатый (лациниатный), не скрыт паратергитами.

Сравнительный анализ морфологии *Ignotingidae* позволяет выделить следующие особенности, указывающие на принадлежность к надсемейству *Tingoidea* и филогенетическую близость к *Tingidae*: кориум надкрылий ячеистый, длинный, тянущийся назад до вершины надкрылий и не имеющий костального надлома, разделен продольными выступающими жилками на поля, которые, в основном, соответствуют полям надкрылий *Tingidae*; пунктировка головы и передне-спинки крупная, сходная по размерам с мелкой ячеистостью надкрылий; очень длинный 3-й членик усиков; хоботок не хищного типа, с удлинённым 1-м члеником; пронотум простирается над мезонотумом, имеет ячеистые паранотумы и дорсальную везикулу; лапки короткие; 2-й и 3-й брюшные стерниты слившиеся; пигофор симметричный, яйцеклад лациниатный (пластинчатый).

В то же время, *Ignotingidae* хорошо отличаются от *Tingidae* и *Vianaaididae*, а отчасти и другого нижнемелового вымершего семейства *Hispanocaderidae* (рис. 14) следующими особенностями: не уплощенным телом в дорсовентральном направлении (если только мы не имеем дело с артефактом); толстым хоботком, который не прижат к вентральной поверхности тела; вертикальная голова; намного более длинным 2-м члеником усиков, по сравнению с 1-м; не выступающими вперед хоботковыми пластинками; отсутствием грудных стернальных пластинок; трехчлениковыми лапками; не скрытым под пара-

тергитами яйцекладом; особенностями жилкования надкрылий; наличием (очевидно) губчатой подошвы голеней. Кроме того, *Ignotingidae* отличаются от *Tingidae* отсутствием ячеистости на перепоночке надкрылий и отсутствием шипов на голове (общие черты *Ignotingidae* и *Vianauididae*), а от *Vianauididae* – наличием ячеистой везикулы на переднеспинке.

В целом, общий план строения *Ignotingidae* сочетает особенности надсемейства *Tingoidea* и ближайшего к нему надсемейства *Mirioidea* (*Miridae*). По признакам вентрального отхождения, каудальной направленности и удлинённой формы 1-го членика хоботка *Ignotingidae* также сходны как с *Miridae*, так и с *Tingoidea*. Сближают с *Miridae* их выпуклое в дорсо-вентральном направлении брюшко, очень длинные усики и ноги, вертикальная голова, а отличия проявляются в присутствии ячеистых паранотумов и везикулы, ячеистой структуре надкрылий, задних тазиках вращательного типа, симметричном пигофоре и вероятном наличии губчатой подошвы голеней.

Некоторые черты сходства *Ignotingidae* обнаруживают также с *Thaumastocoridae* (рис. 12, 13), которые, очевидно, достаточно близки к *Tingoidea* (Кержнер, 1981), но не отнесены пока ни к одному из надсемейств *Cimicomorpha*. Хоботок у *Thaumastocoridae* (в частности, у *Discocoris* Schuh et Slater, 1995) толстый, а соотношение длины члеников усиков сходно с таковым у *Ignotingidae* (2-й членик длиннее, чем 3-й и 4-й вместе взятые). Однако *Ignotingidae* отличаются от *Thaumastocoridae* не расширенными мандибулярными пластинками, удлинённым 1-м члеником хоботка, 3-сегментными лапками, симметричным пигофором, направленными каудально параметрами и лациниатным яйцекладом.

В целом, *Ignotingidae* демонстрируют уникальное сочетание основных синапоморфных черт с *Tingidae*, которое заключается в ячеистости надкрылий, наличии ячеистых паранотумов и везикулы на переднеспинке, сходстве основного плана жилкования надкрылий, укороченных лапках и вращательных задних тазиках. К числу плезиоморфных черт *Ignotingidae*, не обнаруженных у рецентных *Tingidae* и *Vianauididae*, относятся вертикальная голова без выступающих хоботковых пластинок и без шипов на дорсальной поверхности, толстый и не прижатый к вентральной поверхности хоботок, отсутствие стернальных пластинок, 3-члениковые лапки, открытый яйцеклад. Кроме того, у *Ignotingidae* выражены плезиоморфные черты, которые отсутствуют не только у *Tingidae*, но и у *Miridae*, а именно, губчатая подошва голеней и довольно богатое жилкование надкрылий.

Таким образом, Ignotingidae, по-видимому, представляют собой одну из анцестральных групп линии Tingoidea. Особенности их морфологии свидетельствуют о происхождении Tingoidea от примитивных предков, имеющих черты сходства с Miroidea и Thaumastocoridae. Эти предки имели еще симметричные гениталии, богатое жилкование надкрылий и губчатую подошву голеней или какую-то модификацию этой структуры.

Обнаружение у Ignotingidae неожиданного для данной группы образования – губчатой подошвы голеней (*fossa spongiosa*) заслуживает особого упоминания. И.М. Кержнер (1981) интерпретировал эту структуру как синапоморфию группы семейств, объединяемых в Cimicoidea s.l. (исключая Velocipedidae, но включая других Naboidea) наряду с Reduvioidea. Другие авторы полагали, что Reduvioidea представляют собой наиболее базальную линию в пределах Cimicomorpha, и что губчатая подошва голеней эволюционировала независимо у них и у Cimicoidea s.str. (Schuh, Štys, 1991)

При описании семейства Ignotingidae был сделан вывод о том, что если губчатая подошва голеней у наиболее древних Tingoidea, сходных по общему плану строения с Miridae, уже была развита в самом начале мела, то ее можно отнести к черте базового плана строения всех Cimicomorpha. При этом отросток на голенях у представителей Thaumastocoridae, возможно, представляет собой модификацию этой структуры (Zhang et al., 2005).

В целом, на основе результатов анализа морфологических признаков Ignotingidae и времени их появления в исторической летописи, мы можем сделать предварительный вывод о том, что начало формирования надсемейства Tingoidea следует относить к границе юры и мела (вероятнее всего, к концу юры), когда появились основные его признаки, а именно, ячеистая структура надкрылий и образований переднеспинки – везикулы и паранотумов. Другие морфологические особенности Tingoidea сформировались позднее. Это общая уплощенность тела, укорочение конечностей, слияние стернитов II и III сегментов брюшка, изменение соотношения длины члеников усиков, разрастание заднего края переднеспинки с частичным или полным закрытием сверху щитка (*scutellum*), развитие стенокостального поля надкрылий, а также остиолярно-стенкостальной системы у представителей Cantacaderini (Cantacaderinae), появление которой впервые отмечено у мелового рода *Hispanocader* Golub, Popov et Arillo, 2012 и было обнаружено у современного австралийского рода *Carldrakeana* Froeschner, 1968.

Семейство **Tingidae** рассматривается в настоящей работе в составе двух подсемейств, Tinginae Laporte, 1832 и Cantacaderinae Stål, 1873. В первом подсемействе мы признаем трибы Tingini Laporte, 1832, Ypsotingini Drake et Ruhoff, 1965, Litadeini Drake et Ruhoff, 1965 и Agrammatini Douglass et Scott, 1865, во втором – Cantacaderini Stål, 1873 и Phatnomini Drake et Davis, 1960. В связи с тем, что таксономический статус недавно описанного нами из бирманского янтаря монотипного ископаемого подсемейства Tingiometrinae Heiss, Golub et Popov, 2015 не вполне ясен, мы не использовали пока его признаки при анализе филогенетических отношений внутри семейства.

Наиболее древние представители Tingidae известны из раннего мела. По материалам Палеонтологического института РАН из меловых отложений Монголии, Забайкалья и Казахстана описаны 4 вида из родов *Sinaldocader* Popov, 1989 и *Golmonia* Popov, 1989, которых мы относим к подсемейству Cantacaderinae: *Sinaldocader drakei* Popov, 1989 (рис. 8), *S. ponomarenkoi* Golub et Popov, 2008 (рис. 11), *S. rasnitsyni* Golub et Popov, 2012 (рис. 18) и *Golmonia pater* Popov, 1989 (рис. 9, 10). Исторический возраст видов *Sinaldocader drakei* и *Golmonia pater* (нижний мел, апт; 125-130 млн лет) близок к таковому Ignotingidae и превосходит возраст Hispanocaderidae (верхний альб; более 100 млн лет). *Sinaldocader ponomarenkoi*, достаточно близкий к *S. drakei*, описан из Бурятии (зазинская свита; берриас–готтерив; 131-144 млн лет). Еще один вид, *S. rasnitsyni*, описан из отложений, относящихся уже к началу верхнего мела (турон; 90 млн лет) и, очевидно, заслуживает выделения в самостоятельный род.

Рассматривать род *Sinaldocader* в составе семейства Tingidae позволяют следующие морфологические признаки: надкрылья ячеистые; кориум разделен выступающими продольными жилками на поля, соответствующие по расположению и, очевидно, гомологичные полям современных представителей семейства (костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное, переходящее на вершине в перепоночку); пунктированная переднеспинка (пунктировка сходна с мелкой ячеистостью надкрылий); генитальный сегмент симметричный.

Оба близких между собой нижнемеловых вида рода *Sinaldocader* (*S. drakei* и *S. ponomarenkoi*) вполне уверенно можно отнести к подсемейству Cantacaderinae и, скорее всего, к трибе Phatnomini. На это указывают следующие особенности их морфологии: голова удлиненная; хоботок длинный, достигает основания 3-го брюшного стернита; задний край переднеспинки без треугольного отростка, прямой или незначительно вогнутый; кориум надкрылий мелкоячеистый,

ячейки округлые; перепоночка с более крупными ячейками, чем на кориуме, угловатой формы; стенокостальное поле отсутствует; субкостальное поле с 2-3 дополнительными поперечными выступающими жилками; клавус отделен от кориума.

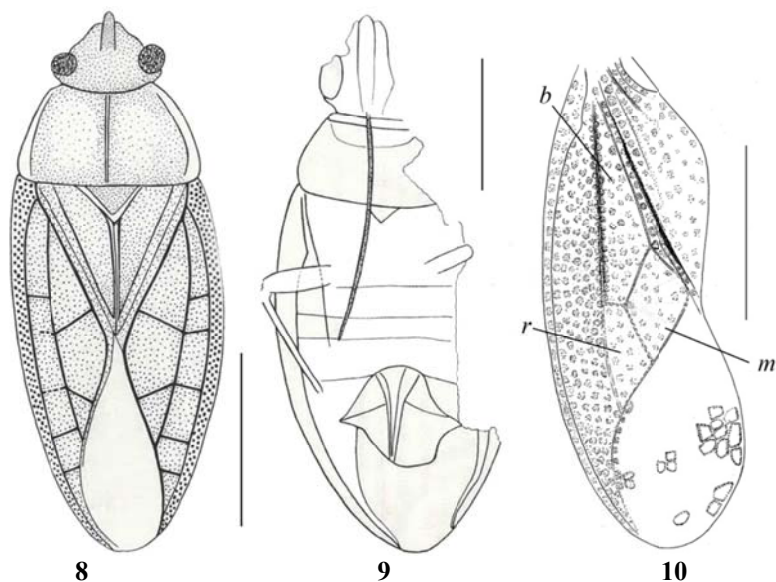


Рис. 8-10. Представители нижнемеловых Tingidae.

8 – *Sinaldocader drakei* Popov, общий вид; 9 – *Golmonia pater* Popov, вид снизу; 10 – *G. pater*, левое надкрылье (*b*, *r*, *m* – базальная, радиальная и медиальная крупные ячейки дискоидального поля, соответственно) (по: Popov, 1989 и Golub, Popov, 2008).

Однако оба раннемеловых вида *Sinaldocader* имеют и существенные отличия от всех представителей современных триб подсемейства. Для них характерно наличие трех крупных замкнутых ячеек, расположенных последовательно вдоль дискоидального поля и отделенных друг от друга поперечными выступающими жилками (базальной, радиальной и медиальной, по: Popov, 1989), а также разделение жилки *RM* на вершине на расположенные под углом друг к другу *R* и *M* и отсутствие уплощенных боковых участков передне-спинки – паранотумов (см. рис. 8, 11).

Указанный комплекс отличий *Sinaldocader* от других родов обеих триб *Santacaderinae* указывает, скорее всего, на необходимость повышения его таксономического ранга.

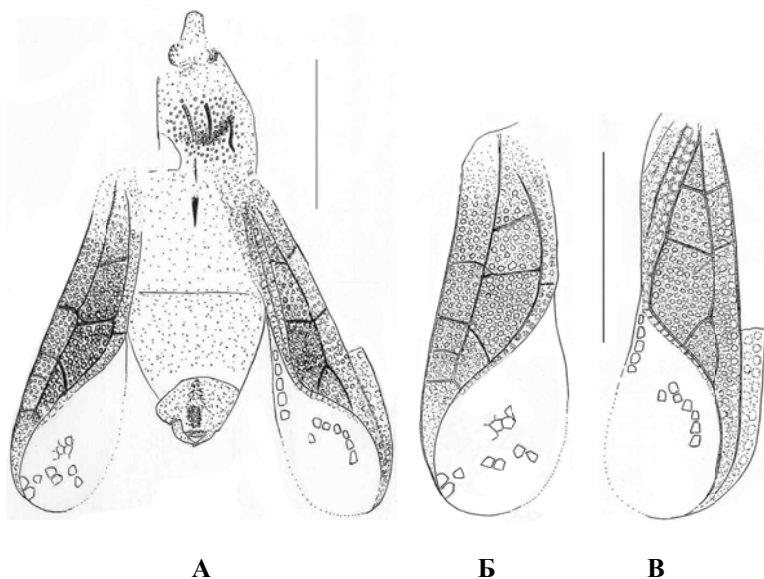


Рис. 11. *Sinaldocader ponomarenkoi* Golub et Popov, нижний мел (по: Golub, Popov, 2008).
А – общий вид; Б – левое надкрылье; В – правое надкрылье.

Второй раннемеловой род *Tingidae*, *Golmonia* Popov, 1989 (*Santacaderinae*, *Golmoniini*), описан из Монголии (Бон-Цаган) и пока остается монотипным. Типовой вид рода, *G. pater* Popov, 1989, обладает уникальным набором признаков, как общих с *Tingidae* и другими близкими современными и ископаемыми семействами, так и отличающих его от каждого из них. Переисследование типового материала этого вида позволило уточнить диагностические признаки этого таксона: голова удлинённая, очевидно без шипов; хоботок очень длинный, достигающий переднего края стернита VI сегмента брюшка; переднеспинка короткая, шире своей длины, с 1 продольным медиальным килем и практически прямым, лишь незначительно округленным задним краем; щиток маленький, не прикрыт сверху задним краем

переднеспинки; кориум надкрылий мелкоячеистый, разделен выступающими жилками на крупные участки, соответствующие костальному, субкостальному, дискоидальному и шовному полям; дискоидальное поле включает 3 крупные ячейки, расположенные в два ряда (базальная и радиальная впереди, медиальная сзади); перепоночка, судя по сохранившимся на отпечатке ее краю и средней части, вся ячеистая; клавиус отделен от кориума хорошо выраженной жилкой; генитальный сегмент симметричный.

Как и *Sinaldocader*, *Golmonia* имеет основные признаки Tingidae – характерное разделение ячеистого кориума на поля выступающими жилками. С представителями подсемейства Cantacaderinae его сближают отчетливо удлиненная голова, очень длинный хоботок, практически прямой задний край переднеспинки без выступающего кзади треугольного отростка и мелкая ячеистость кориума надкрылий. Морфологическое сходство *Sinaldocader* и *Golmonia* связано еще с двумя важными общими особенностями: наличием замкнутых крупных ячеек внутри дискоидального поля надкрылий и отсутствием стенокостального поля надкрылий (последнее характерно также для всех родов трибы Phatnomini).

Однако между двумя нижнемеловыми родами Tingidae существуют и существенные различия. Так, у *Golmonia*, в отличие от *Sinaldocader*, жилка $R+M$ на вершине не раздваивается, а крупные замкнутые ячейки в пределах дискоидального поля надкрылий располагаются в два ряда: базальная и радиальная ячейки располагаются друг за другом вдоль надкрылья от его основания по направлению к вершине, а медиальная – ближе к средней линии тела (рис. 10). У *Sinaldocader* все три ячейки дискоидального поля располагаются последовательно от основания к вершине надкрылья (рис. 8, 11), причем базальная и радиальная ячейки, в свою очередь, могут разделяться неполной поперечной жилкой. Заметные различия имеются и в форме свободного участка жилки M дистальнее ответвления ее от общего ствола $R+M$. Если у *G. pater* этот участок, разделяющий радиальную и медиальную ячейки, имеет угловатую форму (см. рис. 10), то у *S. ponomarenkoi* он слабо дугообразно изогнут, как и свободный участок жилки R (см. рис. 11). Кроме того, у *Sinaldocader* отчетливо выражены дополнительные поперечные выступающие жилки в субкостальном поле и ячейках дискоидального поля, которые у *G. pater* не обнаружены.

Таким образом, *G. pater*, обладая существенными чертами строения Tingidae, в то же время отличается от представителей обоих его подсемейств (за исключением раннемелового рода *Sinaldocader*), раз-

делением дискоидального поля на 3 крупные ячейки. От *Tinginae* *G. pater* отличается еще отсутствием заднего отростка переднеспинки и, следовательно, открытым сверху щитком. Кроме того, у *Tinginae* хоботок, как правило, значительно короче; исключения составляют немногие своеобразные виды, как например *Kalama coriacea* (Asanova, 1970), у которого, помимо очень длинного хоботка, задний треугольный отросток переднеспинки развит довольно слабо и оставляет открытыми сверху клавусы надкрылий. По удлинённой форме головы *G. pater* отличается от большинства *Tinginae* и может быть сближен только с такими родами, как *Dictyonota* Curtis, 1827 или *Dictyotingis* Drake, 1942, а также с частью видов рода *Kalama*.

От *Vianaididae* (*Vianaidinae* sensu Drake et Davis, 1960), с которыми *Golmonia* сближает отсутствие шипов на голове и сходство в разделении надкрылий на поля, его отличают удлинённая голова и, как и от *Tingidae* (кроме *Sinaldocader*), разделение дискоидального поля на 3 крупных ячейки. Отсутствие на отпечатке *G. pater* отверстий пахучих желез не позволяет провести сравнительный анализ этой структуры. Отсутствие головных шипов сближает *Golmonia* и с двумя другими меловыми таксонами в ранге семейства – *Ignotingidae* и *Hispanocaderidae*. Кроме того, у *Ignotingis mirifica* (*Ignotingidae*), как и у *G. pater*, дискоидальное поле подразделено на несколько крупных ячеек, расположенных в 2 ряда. Однако *G. pater*, судя только по видимым на отпечатках признакам, отличается от *I. mirifica* удлинённой головой и значительно более длинным и тонким хоботком (вершина толстого хоботка последнего достигает только основания брюшка) и отсутствием ячеистых паранотумов и дорсальных ячеистых структур.

Мелкая ячеистость, сходная с пунктировкой, и разделение кориума на поля и крупные ячейки внутри них указывают на сходство *G. pater* с *Thaumastocoridae*, и особенно с *Thaicoris seldaceki* Kormilev, 1969, – единственным известным представителем подсемейства *Thaicorinae* (рис. 12). Подробное переописание и обсуждение систематического положения последнего выполнены Э. Хайсом и Ю.А. Поповым (Heiss, Попов, 2002). Кроме того, по характеру разделения кориума выступающими жилками на крупные ячейки *G. pater* может быть сближен с эоценовым *Proxylastodoris gerdae* Bechly et Wittmann, 2000 (рис. 13). Таким образом, прослеживается определенная филогенетическая связь *Golmonia* (а отчасти и *Sinaldocader*) с *Thaumastocoridae*. Основные отличия *Golmonia* и *Sinaldocader* (как и всех *Tingoidea*) от *Thaumastocoridae* заключаются в симметричном генитальном сегменте и отсутствии расширенных мандибулярных пластинок.

В связи с сочетанием у *Golmonia* некоторых особенностей всех семейств Tingioidea и Thaumastocoridae, требуется пересмотр систематического положения и таксономического ранга этого рода, который, по-видимому, является филогенетически связующим звеном между Tingidae sensu lato и Thaumastocoridae.

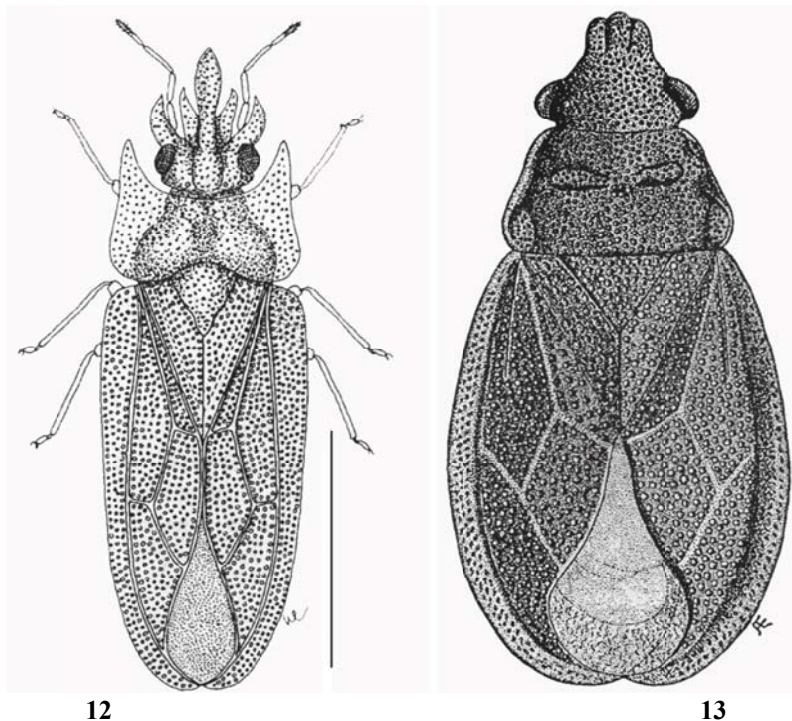


Рис. 12-13. Представители семейства Thaumastocoridae.
12 – *Thaicoris seldaceki* Kormilev, рецентный представитель (Таиланд); 13 – *Proxylastodoris gerdae* Bechly et Wittmann, поздний эоцен, балтийский янтарь (по: Heiss, Popov, 2002).

Из бирманского янтаря, датируемого границей нижнего и верхнего мела (альб-сеноман; 94-113 млн. лет), описаны два монотипных рода – *Spinitingis* Heiss et Guilbert, 2013 и *Burmacader* Heiss et Guilbert, 2013. Первый род его авторы (Heiss, Guilbert, 2013) отнесли к трибе

Phatnomini, рассматриваемой в составе подсемейства Tinginae. Судя по первоописанию и фотографии голотипа *S. ellenbergeri* Heiss et Guilbert, 2013 (в неудачном для графического изображения и фотосъемки расположении в образце янтаря), он имеет шипы на голове и передне-спинке, сильно удлинённую голову и другие морфологические особенности, в целом действительно соответствующие признакам Phatnomini (Tingidae, Cantacaderinae).

Для рода *Burmacader* его авторы определили промежуточное положение между Vianaidinae sensu Drake et Davis, 1960 и Tinginae+ Cantacaderinae. Однако первоописание, качественные фотографии и рисунок типового вида рода, *B. multivenosus* Heiss et Guilbert, 2013, свидетельствуют в пользу того, что он, вероятнее всего, относится к Vianaididae. На это указывают Y-образная форма перитремы отверстий пахучих желез, очень узкое шовное поле надкрылий, переходящее в один ряд мельчайших ячеек по краю перепоночки, а также отсутствие ячеек на остальной части ее поверхности. Возможность включения рода в состав Vianaidinae допускали и сами авторы таксона, однако, придерживаясь гипотезы о происхождении Vianaidinae в Северной Америке (Guilbert, 2012), предпочли отнести его к семейству Tingidae без уточнения систематического положения. Надо сказать, что *B. multivenosus* проявляет значительные черты сходства по указанным выше особенностям и по признакам жилкования надкрылий к верхнемеловому *Vianagramma goldmani* Golub et Popov, 2000 (Vianaididae), описанному из янтаря Нью-Джерси (Северная Америка).

Монотипное семейство **Hispanocaderidae** описано по материалам коллекции янтаря Музея естественных наук Алава (Витория, Испания) из раннего мела (верхний альб; янтарь Алава; возраст более 100 млн лет) (рис. 14, 16). Уточненный диагноз семейства и его типового рода выглядит следующим образом.

Тело уплощенное; голова сильно удлинённая, голая, без макрочет, с одной парой коротких лобных шипиков; усики 4-члениковые, причем 1-й членик очень короткий, а 2-й – наиболее длинный (соотношение длины члеников усиков: I<II>III>IV); глаза крупные, особенно их часть, расположенная на вентральной стороне головы, где они занимают значительную часть ее поверхности (рис. 16, А); простые глазки имеются; хоботок длинный, 4-члениковый; хоботковые пластинки короткие и низкие, расположены только в передней четверти нижней поверхности головы, широко расходятся и открыты спереди; клипеус хорошо виден как спереди, так и сверху; про-, мезо- и метастернальные пластинки по бокам хоботка отсутствуют.

Переднеспинка не прикрывает щиток, оставляя его сверху полностью открытым; надкрылья и боковые края переднеспинки (пара-

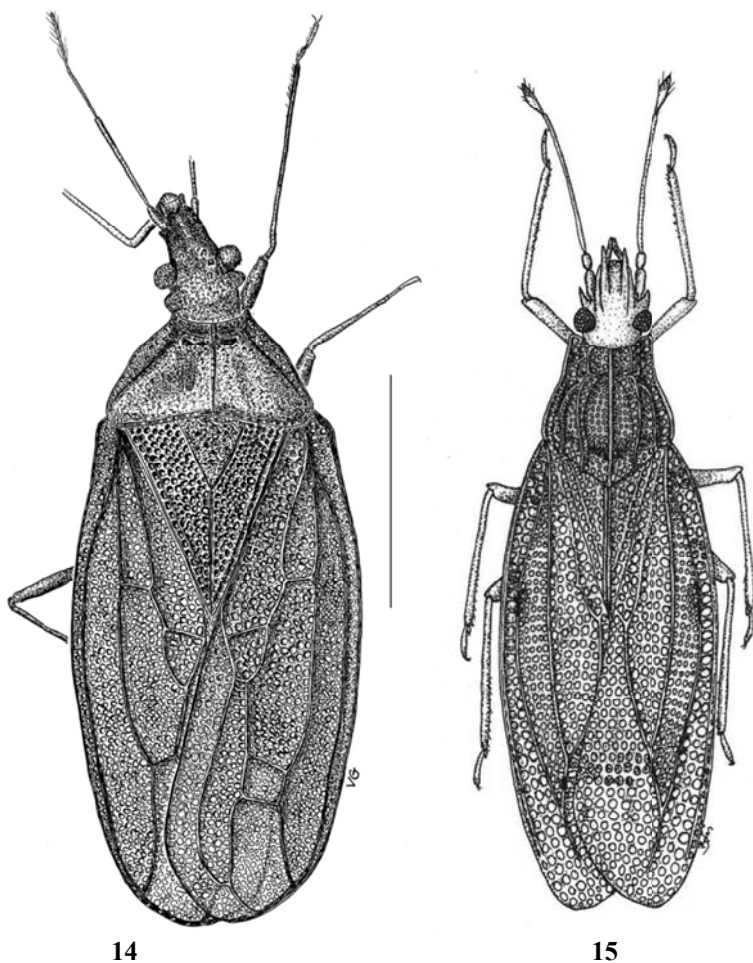


Рис. 14-15. Общий вид Hispanocaderidae и Tingidae Cantacaderinae. 14 – *Hispanocader lisae* Golub, Popov et Arillo (Hispanocaderidae), нижний мел (по: Golub, Popov, 2012); 15 – *Cantacader attenuatus* Distant (Tingidae, Cantacaderinae), рецентный (по: Lis, 2003).

нотумы) мелкочаеистые; надкрылья поделены продольными жилками на костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное поля; стенокостальное поле отсутствует; дискоидальное и шовное поля разделены поперечными жилками на крупные ячейки; клавус отделен от кориума швом; вентральная поверхность основания надкрылий с короткой поперечной бороздкой, ведущей от перитремы отверстия пахучей железы к костальному полю (рис. 16, Б); жилкование надкрылий сравнительно богатое; жилки $R+M$ и CuA в апикальной части надкрылий не сливающиеся; латеротергиты брюшных сегментов широкие и отделены от медиотергитов швом дорсально и вентрально; лапки 2-члениковые.

О принадлежности *Hispanocader* к надсемейству Tingoidea свидетельствует следующий комплекс морфологических признаков: усики 4-члениковые; лапки 2-члениковые; задние тазики вращательного типа; переднеспинка с ячеистыми паранотумами и слегка приподнятой передней частью (везикулой); надкрылья целиком ячеистые, включая перепоночку; кориум поделен выступающими жилками на костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное поля; лоб с парой конических бугорков.

Род *Hispanocader* обнаруживает сходство с представителями подсемейства Cantacaderinae (рис. 15) по сильно удлинённой голове, открытым спереди хоботковым пластинкам, отсутствию заднего отростка переднеспинки и открытому сверху щитку. Кроме того, у них имеется короткая поперечная бороздка, соединяющая перитрему отверстия пахучей железы с костальным полем надкрылья (рис. 16, Б). Этот комплекс взаимосвязанных структур соответствует примитивному (либо вторично упрощенному, что менее вероятно) состоянию остиолярно-стенкостальной системы Cantacaderinae, описанному у современного австралийского рода *Carldrakeana* Froeschner, 1968 (Froeschner, 1996), однако, стенокостальное поле у *Hispanocader*, как таковое, отсутствует. В дискоидальном поле надкрылий у *Hispanocader* имеются поперечные жилки, как и у представителей некоторых современных родов Cantacaderinae, таких как *Carldrakeana*, *Cyperobia* Bergroth, 1927 (Новая Зеландия) и др.

В то же время, *Hispanocader* обладает рядом особенностей, отличающих их от всех Tingidae, как Tinginae, так и Cantacaderinae. К их числу относятся: 2-й членик усиков длиннее остальных члеников; глаза крупные, прикрывающие значительную часть вентральной (гулярной) поверхности головы; наличие простых глазков; большие латеральные выросты за глазами; «зондирующий» тип хоботка с утолщен-

ным в основании и наиболее длинным 3-м члеником; отсутствие про-, мезо- и метастеральных пластинок, ограничивающих по бокам хоботок; свободные жилки надкрылий $R+M$ и CuA , самостоятельно достигающие вершины надкрылья.

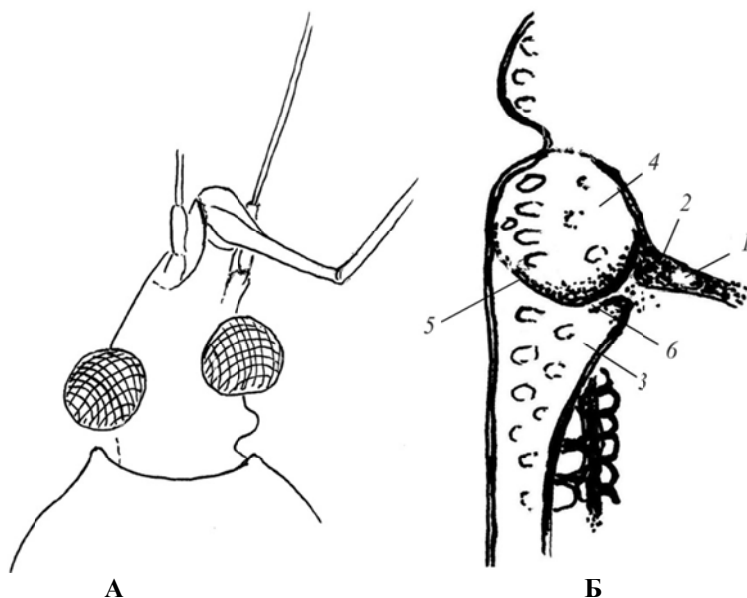


Рис. 16. *Hispanocader lisaе* Golub, Popov et Arillo (Hispanocaderidae).

А – голова, вид снизу; Б – отверстие пахучей железы с основанием надкрылья.

Обозначения: 1 – отверстие пахучей железы, 2 – перитрема, 3 – костальное поле надкрылья, 4 – загнутая вниз пластинка в основании костального поля, 5 – полукольцевое ребро пластинки, 6 – поперечная бороздка, пересекающая основание костального поля (по: Golub et al., 2012).

Жилкование надкрылий *Hispanocader* имеет некоторые черты сходства с *Ignotingidae*. В частности, обширное дискоидальное поле *Ignotingis mirifica*, включающее нескольких крупных ячеек, можно представить состоящим из двух параллельно расположенных полей – собственно дискоидального и шовного; при этом шовное поле граничит с перепоночкой. Кроме того, у *I. mirifica*, как и у *Hispanocader lisaе*, 2-й членик усиков довольно длинный, хотя и короче 3-го членика.

Однако Ignotingidae имеют целый ряд существенных отличий от Hispanocaderidae: голова у них короткая, 3-й членик усиков длиннее 2-го, перепоночка надкрылий хорошо выражена и не ячеистая и др.

Hispanocader может быть сближен с Vianaididae лишь по характерному для Tingioidea разделению надкрылий отчетливо гомологичными продольными жилками на поля – костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное. Основное его отличие заключается в иной форме перитремы пахучих желез, которая у Vianaididae Y-образная.

В целом, *Hispanocader* обладает комплексом черт плезиоморфного характера, а уровень отличий их от трех других семейств Tingioidea достаточно высок. По всей вероятности, *Hispanocader*, наряду с Ignotingidae, следует рассматривать как предковую группу для архаичных современных Cantacaderinae и, в частности, Cantacaderini, о чем свидетельствует примитивное состояние остиолярно-стеночастальной системы у *H. lisaе*, в которой стеночастальное поле еще не обособлено. Промежуточное положение между *Hispanocader* и Cantacaderinae занимает по этому признаку рецентный род *Carldrakeana* Froeschner, 1968.

В связи с очевидной близостью *Hispanocader* к Cantacaderinae (Tingidae) существуют 3 возможных варианта его расположения в системе Tingioidea.

(1) Рассматривать Hispanocaderinae, наряду с Tinginae и Cantacaderinae, как подсемейство в составе семейства Tingidae, причем анцестральное по отношению ко второму подсемейству, выделяющемуся по наличию отчетливо апоморфной черты – стеночастального поля надкрылий.

(2) В случае придания Cantacaderidae ранга самостоятельного семейства, рассматривать Hispanocaderinae в качестве его подсемейства, характеризующегося плезиоморфным состоянием остиолярно-стеночастальной системы. При этом для Phatnominae также следует принять ранг подсемейства, как это сделала Б. Лис (Lis, 1999) в составе семейства Tingidae.

(3) Придать Hispanocaderidae статус особого семейства, учитывая наличие у *Hispanocader* простых глазков, богатое жилкование надкрылий со свободными жилками $R+M$ и CuA в их апикальной части и короткий только первый членик антенн. Последняя особенность присуща также раннемеловым Ignotingidae.

На основании всех перечисленных морфологических особенностей *Hispanocader*, отличающих его от представителей как Tingidae, так и Vianaididae, был сделан вывод, что именно последний вариант

является предпочтительным. Мы считаем, что Hispanocaderidae следует рассматривать как самостоятельное, обладающее комплексом плезиоморфных черт семейство в составе надсемейства Tingoidea (Golub, Popov et Arillo, 2012).

Таким образом, как видно из приведенного выше сравнительно-морфологического анализа раннемеловых представителей Tingoidea, становление и начальные этапы эволюции всего надсемейства можно отнести именно к самому раннему мелу, а скорее даже и к поздней юре.

4.2. Поздний мел

В позднем мелу продолжалось формирование надсемейства Tingoidea и увеличение его разнообразия на уровне родов и семейств. Так, из французского мелового янтаря (верхний мел; сеноман; 93.9-100.5 млн лет) описан *Ambarcader eugenii* Perrichot, Nel, Guilbert et Néraudeau, 2006 (рис. 17), который может быть с уверенностью сближен с рецентным родом *Phatnoma* Fieber, 1844, типовым для трибы Phatnomini (Tingidae, Cantacaderinae).

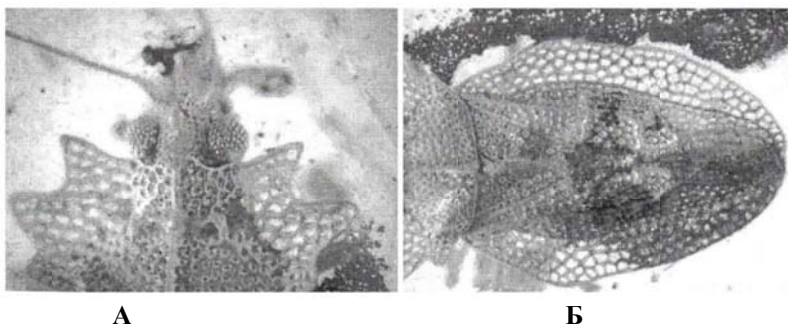


Рис. 17. *Ambarcader eugenii* Perrichot, Nel, Guilbert et Néraudeau, верхний мел (по: Perrichot et al., 2006; копии снимков инклюза).

А – голова и переднеспинка; Б – задняя часть переднеспинки и надкрылья.

Кроме того, из этого же местонахождения было описано новое ископаемое семейство Ebboidae (Perrichot et al., 2006), которое авторы включили в состав Tingoidea наряду с Tingidae, Vianaididae и Ignotingi-

dae. Позднее было показано (Golub, Popov, 2008), что признаки этого семейства, скорее всего, больше соответствуют особенностям строения Plokiophylidae (не исключено также и Microphysidae), но не таксономически далеких от них Tingidae. Поэтому при анализе исторического развития Tingoidea семейство Ebboidae в дальнейшем нами не рассматривается.

Из верхнемеловых местонахождений полужесткокрылых значительный интерес представляет туронское (89.8-93.9 млн лет) местонахождение Кзыл-Джар в северной части хребта Кара-Тау (юго-западный Казахстан), в котором найдено небольшое количество видов клопов из разных семейств, в том числе Tingidae. Ранее отмечался довольно необычный фаунистический состав полужесткокрылых этого мелового местонахождения, образовавшегося после смены фаун насекомых в середине мела (альб-сеноман), когда произошла последняя из крупнейших флористических смен – мезофита на кайнофит (Родендорф, Жерихин, 1974).

Отсюда пока описан только один вид рассматриваемой нами группы – *Sinaldocader rasnitsyni* Golub et Popov, 2012 (рис. 18), который имеет все характерные особенности Cantacaderinae (Tingidae): мелкоячеистую структуру надкрылий; разделение кориума выступающими продольными жилками на костальное, субкостальное, дискоидальное и шовное поля; прямой задний край переднеспинки, не прикрывающий сверху щиток; наличие нескольких поперечных выступающих жилок, пересекающих субкостальное поле. По этим признакам, а также по дроблению дискоидального поля косыми жилками на три крупные ячейки (базальную, медиальную и радиальную) и разделению жилки $R+M$ в своей апикальной части на R и M , вид и был предварительно отнесен к роду *Sinaldocader* (Tingidae, Cantacaderinae, Phatnomini).

Однако, как показало более тщательное исследование голотипа, *S. rasnitsyni* отличается от двух раннемеловых видов *Sinaldocader* значительно большей шириной тела и полей надкрылий, соотношением площадей медиальной и радиальной крупных ячеек дискоидального поля и некоторыми другими особенностями. По-видимому, этот вид заслуживают выделения в самостоятельный верхнемеловой род, близкий к *Sinaldocader*, но существовавший на 50 млн. лет позже.

Дальнейшее изучение материалов из верхнемелового местонахождения Кзыл-Джар, несомненно, позволит обнаружить и описать ряд других таксонов Tingidae, что должно обеспечить более глубокое понимание хода эволюционных процессов в меловом периоде.

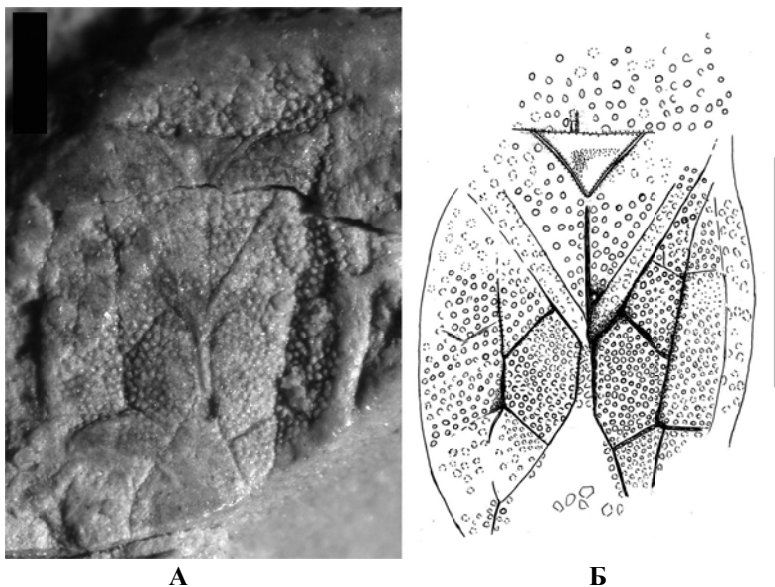


Рис. 18. *Sinaldocader rasnitsyni* Golub et Popov, 2012, верхний мел (турон).
 А – отпечаток; Б – реконструкция (по: Golub, Popov, 2012 и ориг.).

Наиболее древний и к настоящему времени единственный достоверно известный североамериканский представитель ближайшего к Tingidae семейства **Vianaididae**, *Vianagramma goldmani* Golub et Popov, 2000, известен из янтаря Нью-Джерси (верхний мел; турон, примерно 92 млн лет). Он сочетает характерные для Tingoidea черты, специфические особенности Vianaididae, а также черты субмакроптерной формы, не подвергнувшейся еще специализации в связи с переходом короткокрылых видов к обитанию в гнездах муравьев (рис. 19). Уточненный диагноз этого вида, описанного по самке, включает следующие основные особенности.

Голова довольно широкая и короткая, без шипов, с немногочисленными макрохетами; глаза большие, сильно выступающие по бокам головы; простые глазки отсутствуют; относительная длина члеников усиков I<II<III>IV, причем 2-й членик заметно удлинённый, а 1-2-й членики толще 3-го (как это наблюдается у современных видов, приспособленных к скрытому образу жизни в гнездах муравьев); хоботко-

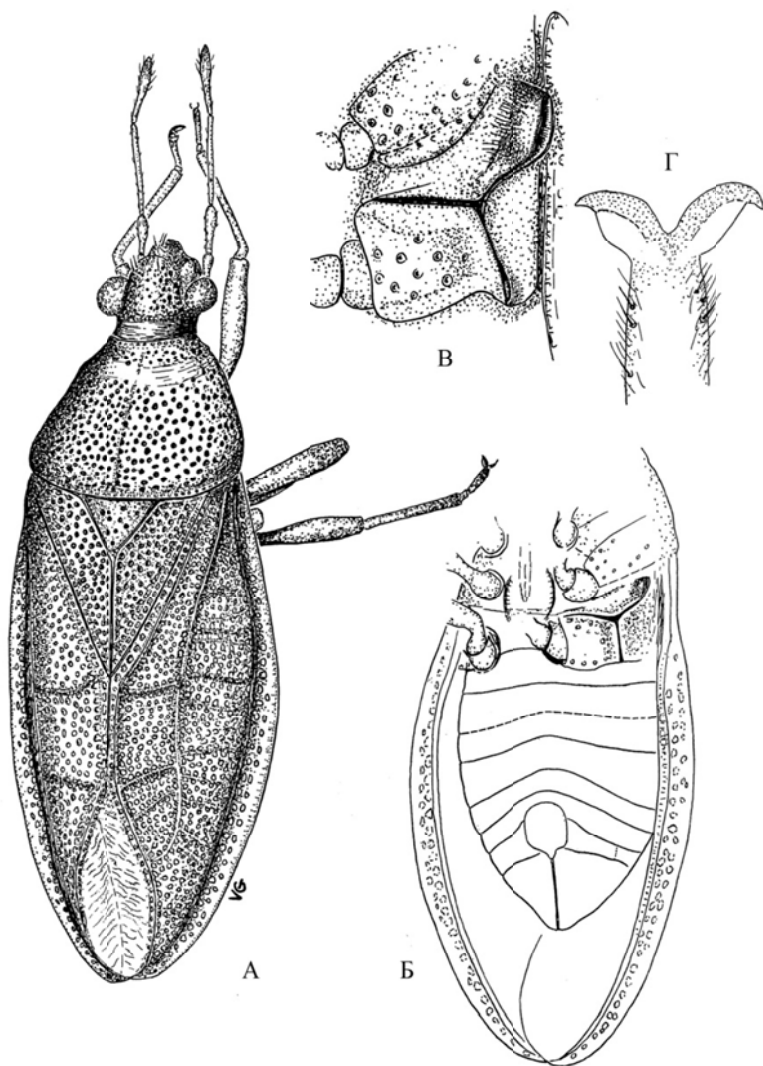


Рис. 19. *Vianagramma goldmani* Golub et Popov (Vianaididae), верхний мел.
 А – общий вид сверху; Б – то же снизу; В – перитрема отверстия пахучей железы; Г – вершина лапки (по: Golub, Popov, 2000с).

вые пластинки спереди не замкнутые; хоботок довольно короткий, 4-члениковый; переднеспинка в густой крупной пунктировке (сходной с мелкой ячеистостью надкрылий), без приподнятой ячеистой везикулы и расширенных паранотумов, с крайне низким, без следов ячеек, медиальным килем и прямым задним краем, оставляющим щиток открытым сверху; отверстия пахучих желез с характерной Y-образной системой наружных каналов (рис. 19, В), передняя ветвь которой заканчивается спереди на большом метаплевральном выросте; надкрылья разделены на кориум, клавиус и перепоночку; кориум мелкоячеистый, разделен выступающими жилками на поля, сходные с костальным, субкостальным, дискоидальным и шовным полями Tingidae; перепоночка мембранозная, без жилок, с 1 рядом крайне мелких пунктирных ячеек вдоль наружного края (эта особенность структуры перепоночки характерна и для полнокрылого представителя современной центральноамериканской фауны *Anommatorcoris bolivianus*, у которого перепоночка не имеет ячеек); субгенитальная пластинка имеется; коготки с настоящими пульвиллами (рис. 19, Г).

Из этого же поздне мелового янтаря Нью-Джерси описан еще один тингоидный представитель полужесткокрылых *Vianathauma pericarti* Golub et Popov, 2003, который первоначально был также отнесен к Vianaididae. Однако в дальнейшем принадлежность его к этому семейству была поставлена под сомнение (Schuh et al., 2006) на том основании, что перитрема пахучих желез у голотипа практически не видна. С нашей точки зрения, эта морфологическая проблема требует дальнейшего изучения с применением более совершенной оптической техники. Вместе с тем, принадлежность *V. pericarti* к Tingioidea или же к Thaumastocoridae почти бесспорна.

Поскольку среди авторов не существует единства взглядов в отношении таксономического статуса Vianaididae, мы, рассматривая Tingidae и Vianaididae в ранге самостоятельных близких семейств, приводим их диагнозы на основе морфологических признаков рецентных и ископаемых форм и анатомических признаков только рецентных форм в виде следующего ключа.

- 1 (2). Перитрема канала пахучих желез простая, в виде одной бороздки, или отсутствует. 2-й членик усиков не длиннее, обычно короче 1-го. Надкрылья, включая перепоночку, всегда ячеистые. Коготки в основании с щетинковидными парэмподиями (Cantacaderinae) или преобразованными в крючковидные отростки пульвиллами (Tinginae). Глаза развиты нормально. Дорсо-латеральные железы

(аналоги желез Бриндли) имеются. У самок гонангулум (передне-верхний угол 2-го гонококсита) соединен с IX паратергитом только своим верхним углом, а вся его задняя стойка свободна. Имеется рудимент настоящей сперматеки (*Cantacaderinae*) или пара псевдосперматек (*Tinginae*). У личинок имеются 2 дорсальных пахучих железы, открывающиеся между II и IV, IV и V брюшными тергитами **Tingidae**

- 2 (1). Наружный канал пахучих желез Т-образной формы. 2-й членик усиков заметно длиннее 1-го. У полнокрылой и субмакроптерной форм кориум и клавус мелкоячеистые, а перепоночка почти вся мембранозная (кроме 1 ряда мельчайших ячеек вдоль ее наружного края у мелового представителя); у короткокрылой формы надкрылья не ячеистые, только в крупной пунктировке. Пульвилл и парэмподий у современных видов нет (у позднемелового имеются псевдопульвиллы). У короткокрылых форм глаза редуцированные, состоящие всего из нескольких фасеток, а у полнокрылых нормально развитые. Дорсо-латеральных желез нет. У самок вся задняя стойка гонангулума слита с IX паратергитом. Настоящая сперматека или ее рудимент и псевдосперматеки отсутствуют. У личинок имеется только 1 дорсальная железа, открывающаяся между IV и V тергитами **Vianaididae**

Таким образом, в позднемеловой североамериканской фауне уже было представлено семейство *Vianaididae*, включавшее, по крайней мере, полнокрылые виды с ячеистой и пунктированной структурой покровов. При этом формирование основных морфологических признаков *Vianaididae* к концу мезозоя было практически завершено, и дальнейших существенных преобразований характерных для этого семейства структур не происходило. Только у короткокрылых форм в связи со скрытым образом жизни и мирмекофилией в конце мезозоя или уже в кайнозое редуцировались глаза, а тело приобрело колеоптерообразную форму (рис. 3).

В целом, судя по типовым местонахождениям наиболее древних таксонов, историческое развитие надсемейства *Tingoidea* в меловом периоде происходило в Евразии и Северной Америке по-разному. В Евразии уже в нижнем мелу сформировались три близких семейства – *Ignotingidae*, *Tingidae* и *Hispanocaderidae*. При этом в морфологии *Ignotingidae* отчетливо прослеживаются черты как *Tingoidea*, так и *Miroidea*, а возможно и *Reduvioidea* (если подтвердится наличие у *Ignotingidae* губчатой подошвы голени). У *Hispanocaderidae* наблюда-

ются черты *Cantacaderinae* (*Tingidae*) и, в меньшей степени, *Ignotingidae*. Наиболее древние *Tingidae* (*Golmonia*, *Sinaldocader*), наряду с некоторыми характерными чертами морфологии *Cantacaderinae*, имеют особенности, не позволяющие отнести их ни к одной из известных триб.

В целом, ареной становления надсемейства *Tingoidea* в Евразии была вытянутая в долготном направлении обширная субаридная территория (рис. 20). При этом центры формирования разных семейств были пространственно рассредоточены. Наиболее древнее раннемеловое семейство *Ignotingidae*, по имеющимся данным, было распространено на востоке Азии (восточный Китай), тогда как *Tingidae* (*Cantaca-*

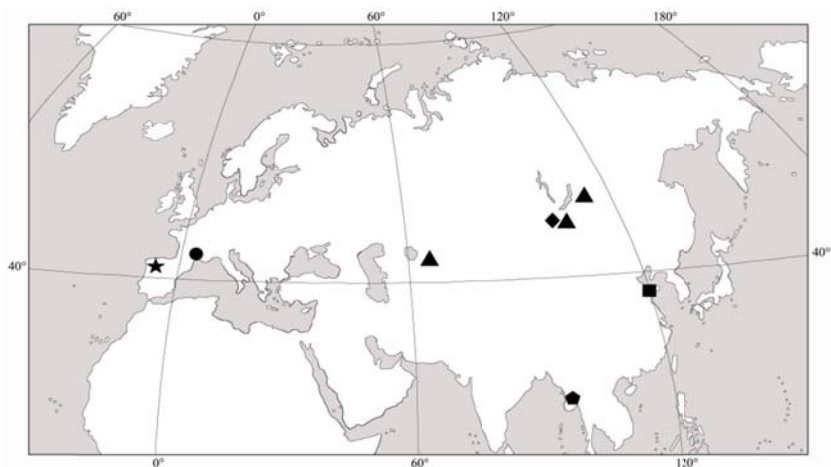


Рис. 20. Местонахождения меловых представителей надсемейства *Tingoidea* в Евразии.

- – *Ignotingis mirifica* Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005 (северо-восточный Китай);
- ▲ – *Sinaldocader* Popov, 1989: *S. ponomarenkoi* Golub et Popov, 2008 (Забайкалье), *S. drakei* Popov, 1989 (Монголия), *S. rasnitsyni* Golub et Popov, 2012 (юго-западный Казахстан);
- ◆ – *Golmonia pater* Popov, 1989 (Монголия);
- ★ – *Hispanocader liseae* Golub, Popov et Arillo, 2012 (Испания);
- – *Spinitingis ellenbergeri* Heiss et Guilbert, 2013 и *Burmacader multivenosus* Heiss et Guilbert, 2013 (Мьянма);
- – *Ambarcader eugenii* Perrichot, Nel, Guilbert et Néraudeau, 2006 (Франция).

derinae) в лице *Golmonia* и *Sinaldocader* начали формироваться в Центральной и Восточной Азии (Монголия, Забайкалье). В позднем мелу Tingidae появились и в Западной Европе (род *Ambarcader*). Вымершее семейство Hispanocaderidae, наиболее близкое к Cantacaderinae, сформировалось на территории юго-западной Европы (Испания).

Наиболее древний известный позднемеловой представитель Vianaididae известен из Северной Америки из тех же широт, что и меловые представители евразийских семейств Tingoidea. Современные Vianaididae распространены только в Центральной и Южной Америке, от Панамы и Тринидада до Аргентины и Бразилии. Очевидно, эта группа проникла на южноамериканский континент уже в кайнозое, и изменение северной границы ее ареала (отступление на юг на 25-30°) происходило, вероятнее всего, в олигоцене, в связи с установлением сухопутной связи между континентами и дифференцировкой и похолоданием климата в Северном полушарии.

5. История надсемейства Tingoidea в кайнозое Палеарктики

Фауна Tingoidea кайнозоя Евразии характеризуется отсутствием двух меловых семейств (Ignotingidae и Hispanocaderidae), полной смесью состава таксонов родового и надродового рангов Cantacaderinae, наиболее древнего современного подсемейства Tingidae, и появлением первых представителей подсемейства Tinginae. На протяжении кайнозоя происходит резкое увеличение разнообразия семейства Tingidae в целом и установление доминирования представителей нового подсемейства Tinginae. Кардинальная смена таксономического состава Tingoidea, как и всей энтомофауны, является, несомненно, следствием крупнейшей флористической смены мезофита на кайнофит, которая происходила, начиная с середины мела. Этот процесс порогового характера смены фаун насекомых в середине мела был подробно освещен в ряде специальных работ (Жерихин, Сукачева, 1973; Родендорф, Жерихин, 1974; Расницын, 1988; Жерихин, Раутиан, 2000 и др.).

Уже в палеогене Tingidae были распространены как в Старом, так и в Новом Свете, о чем свидетельствуют типовые местности описанных видов (Scudder, 1881, 1890; Cockerell, 1914; Drake, 1950; Golub, Popov, 1998; Wappler, 2003, 2004, 2007; Heiss, Golub, 2013 и др., а также «Аннотированный список ископаемых Tingoidea» в настоящей статье). Всего сейчас известно 54 ископаемых вида Tingoidea, относящихся к 33 родам (включая виды, первоописания которых находятся

в печати, а также виды Tingidae с неясным систематическим положением), в том числе из эоцена 24 вида из 15-16 родов, из олигоцена-миоцена – 23 вида из 13 родов, из голоцена – 4 вида из 2 родов.

Наибольшее число таксонов Tingidae всех рангов из эоцена-миоцена Евразии известно для территории Средней Европы. В эоцене тут было представлено преимущественно более древнее подсемейство Cantacaderinae, которое было достаточно разнообразным; судя по всему, его виды были связаны с различными хвойными (Coniferae), подобно другой группе миридных полужесткокрылых, Isometopinae, которая была довольно многочисленна в эоценовых янтарях Балтики, Украины и Германии (Popov et al., 2011). Вместе с тем, в эоцене здесь выявлены и 3 монотипных вымерших рода эволюционно продвинутых Tinginae. Всего, по имеющимся сейчас данным, в состав фауны эоцена Европы входят 4 вида рода *Paleocader* Froeschner, 1996 из трибы Cantacaderini, 16 видов из 11 родов трибы Phatnomini, а также 3 вида из 3 родов подсемейства Tinginae. По всей вероятности, именно в Средней Европе происходили наиболее интенсивные формообразовательные процессы.

Следует отметить, что все обнаруженные в эоцене роды Cantacaderinae и Tinginae в современной фауне не представлены. До последнего времени только род *Sinalda* Distant, 1904 объединял эоценовую фауну Tingidae с рецентной (Froeschner, 1996; Golub, Popov, 1998; Голуб, Попов, 2005), однако между современными видами, с одной стороны, и эоценовыми, с другой, установлены некоторые небольшие, но стабильные морфологические различия. Кроме того, известно, что все современные виды обширного рода *Sinalda* распространены только в Южной Африке от юга Кении на севере до южной оконечности материка на юге (Froeschner, 1996). Палеогеографические и современные климатические различия между Средней Европой и Афротропическим регионом слишком велики для того, чтобы можно было объединять их фауны на родовом уровне, в связи с чем группа эоценовых видов, близких к современному роду *Sinalda*, выделена в отдельный род *Parasinalda* Heiss et Golub, 2013 (рис. 6).

Важной морфологической особенностью некоторых эоценовых родов является то, что их виды сочетают особенности таксонов более высокого ранга. В частности, виды рода *Intercader* Golub et Popov, 1998 (рис. 21-24) сочетают морфологические признаки Cantacaderini и Phatnomini (Cantacaderinae), а виды рода *Tingicader* Golub et Popov, 1998 (рис. 25) – признаки Phatnomini (Cantacaderinae) и Tinginae (Golub, Popov, 1998, 2002; Golub, 2001).

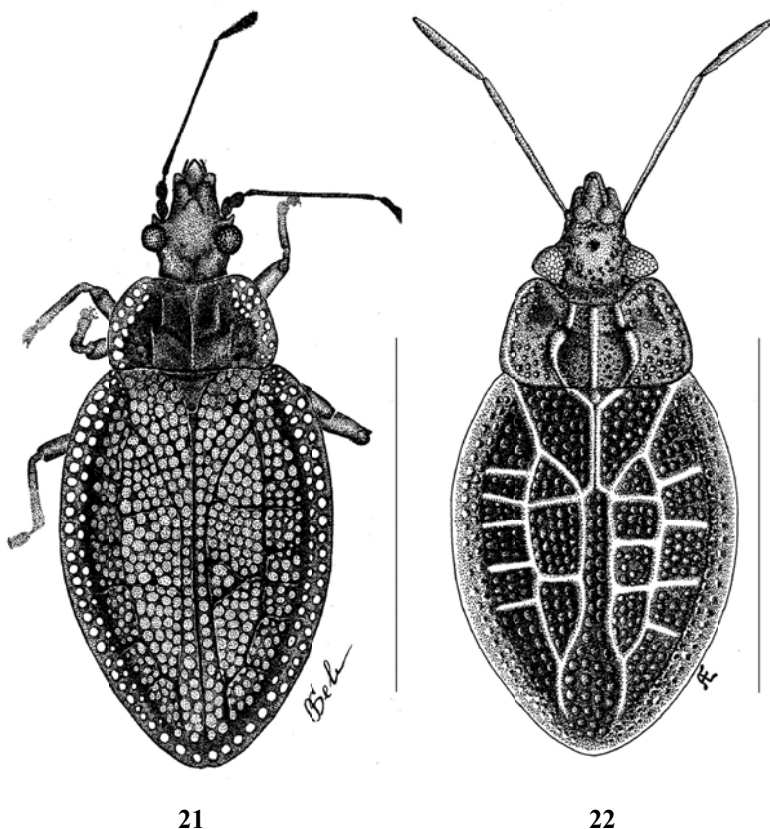
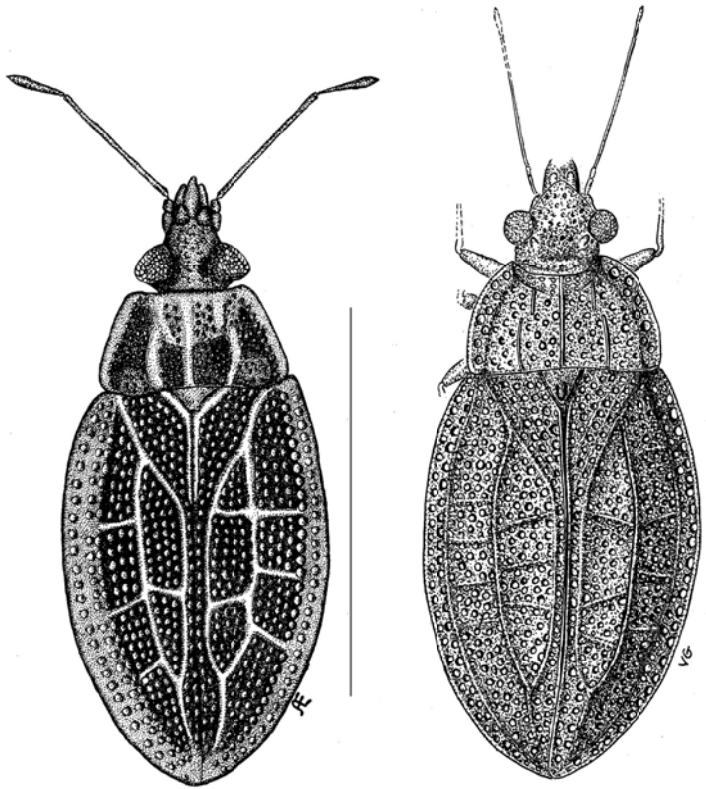


Рис. 21-22. Виды рода *Intercader* Golub et Popov, поздний эоцен, балтийский и саксонский янтари.

21 – *I. weitschati* Golub et Popov; 22 – *I. velteni* Golub et Popov (по: Golub, Popov, 1998, 2002).

В целом, на родовом уровне у эоценовых *Phatnomini* проявляется значительно большее разнообразие особенностей морфологических структур, чем у *Santacaderini* (Golub, Popov, 1998; Golub, 2001; Голуб, Попов, 2005). Этот факт говорит в пользу того, что в подсемействе *Santacaderinae* трибу *Phatnomini* следует считать биологически более прогрессивной по сравнению с *Santacaderini*.



23

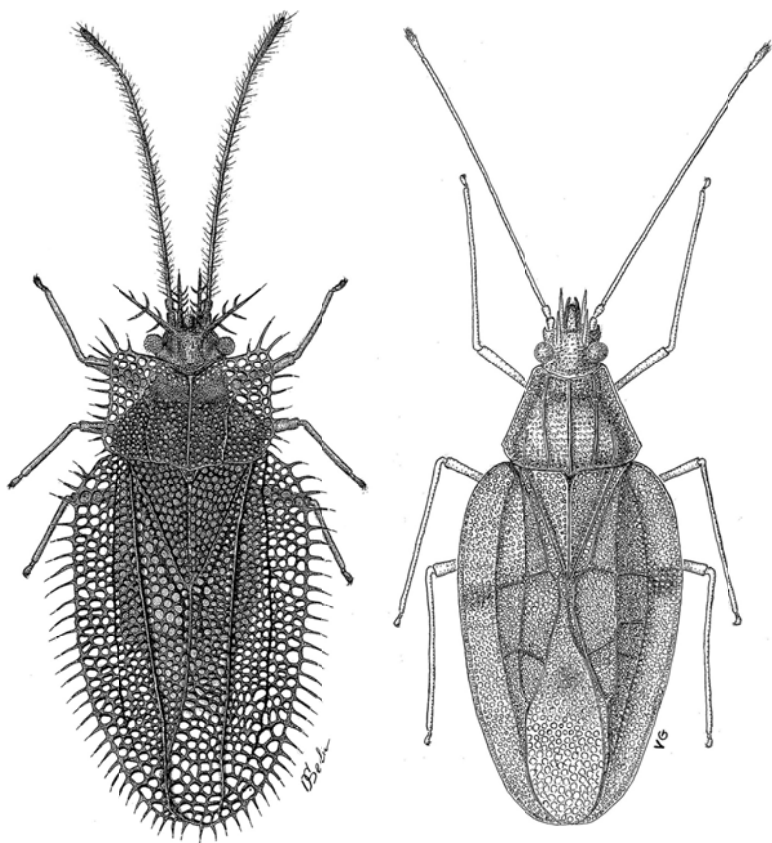
24

Рис. 23-24. Виды рода *Intercader* Golub et Popov, поздний эоцен, балтийский и саксонский янтари.

23 – *I. uniseriatus* Golub et Popov; 24 – *I. saxonicus* Golub et Popov (по: Golub, Popov, 2005; Голуб, Попов, 2007).

Род *Intercader*, представленный в балтийском и саксонском янтарях, морфологически весьма однообразен. Все четыре его вида описаны из различных типовых местонахождений и, очевидно, относятся к различным интервалам времени третичного периода, но демонстрирует довольно слабые межвидовые различия, касающиеся, в основном, числа рядов ячеек на паранотумах и полях надкрылий, количества выступающих поперечных жилок в костальном поле, формы боко-

ковых краев переднеспинки, степени изогнутости ее килей, соотношения длины члеников усиков и т.п. (рис. 21-24).



25

26

Рис. 25-26. Эоценовые представители подсемейства Cantacaderinae (Tingidae).

25 – *Tingicader cervus* Golub et Popov (Phatnomini); 26 – *Paleocader strictus* Golub et Popov (Cantacaderini) (по: Golub, Popov, 1998).

Очевидно, мы имеем дело со случаем медленно протекавшей эволюции рода, виды которого долгое время существовали в стабиль-

ных условиях, по крайней мере, с позднего эоцена (примерно 38 млн лет назад) до раннего миоцена (примерно 23-20 млн лет назад), т.е. в течение примерно 15 млн лет. Скорее всего, в третичном периоде такую стабильность клопам-фигофагам могло обеспечить обитание на почве или в припочвенном ярусе растительности, на что указывают некоторые косвенные данные.

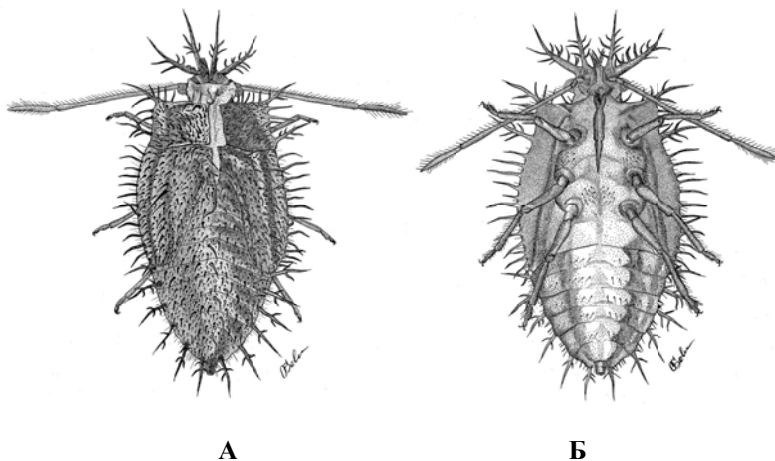


Рис. 27. Личинка 5-го возраста (экзувий) *Tingicader cervus* (Tingidae, Cantacaderinae, Phatnomini), поздний эоцен, балтийский янтарь.
А – вид сверху; Б – вид снизу (по: Golub, Popov, 1998).

О биологии современных Cantacaderinae пока известно очень немного. Почти единственный в Палеарктике представитель этого подсемейства, *Cantacader quadricornis* (Lepeletier et Serville, 1828), встречается среди травы, растительного детрита или на нижней поверхности камней (Кириченко, 1939; Пучков, 1974; Lis, 2003). Первый автор настоящей работы собирал имаго и личинок 5-го возраста этого вида на Северном Кавказе (низкогорья вблизи Адлера) на почве у корней мхов (Голуб, Попов, 2007). О биологии древнейших кружевниц сведений нет, но на основе результатов сравнительно-морфологического анализа некоторых современных и ископаемых представителей рода *Intercader* нами сделаны предварительные заключения (Голуб, Попов, 2007). Обращает на себя внимание факт большого га-

битуального сходства эоценовых видов рода *Intercader* (Cantacaderinae) с рецентными палеарктическими Tinginae, обитающими на мхах (*Campylosteira* Fieber, 1844 и *Acalypta* Westwood, 1840) и в прикорневой части многолетних цветковых растений (*Kalama* Puton, 1876, отчасти *Derephysia* Spinola, 1837). Сходство проявляется в мелких размерах представителей сравниваемых ископаемых и современных видов, сильно уплощенной форме тела, мелкой ячеистости паранотумов и надкрылий (кроме *Derephysia*), невысоких килях и везикулы переднеспинки. У части видов *Kalama* и *Derephysia* голова отчетливо удлиненная, как у всех видов *Intercader* (и у большинства Cantacaderinae в целом). Кроме того, у *Kalama coriacea* (Asanova, 1970) и *K. inermis* (Golub, 1975), обитающих в прикорневой части пустынных растений, очень длинный хоботок (как и у большинства видов Cantacaderinae), а задний треугольный отросток переднеспинки развит довольно слабо, оставляя открытым сверху клавусы надкрылий (особенность Cantacaderinae). Первый из двух названных видов, с его удлиненным плоским маленьким телом, длинной головой и длинным хоботком, внешне очень напоминает представителей рода *Intercader*. демонстрируя, очевидно, конвергентное сходство в связи со специфическим образом жизни эпигеобионтов. С достаточно высокой степенью уверенности можно предположить, что это сходство носит конвергентный характер и связано именно со специфическим эпигеобионтным образом жизни как эоценовых видов *Intercader*, так и современных Cantacaderinae.

Таким образом, судя по разнообразию некоторых родов Cantacaderinae и наличию переходных форм между таксонами Tingidae в ранге трибы и подсемейства, в эоцене на территории Средней Европы, очевидно, происходили весьма интенсивные формообразовательные процессы. По-видимому, именно в эоцене или даже ранее, еще в палеоцене, дифференциация высших таксонов семейства (Cantacaderini, Phatnomini и Tinginae) уже достигла современного уровня. В более позднее время интенсивные процессы адаптивной радиации в подсемействе Cantacaderinae происходили в гораздо более южных районах.

В эоцене северная граница ареалов обеих триб Cantacaderinae доходила в Европе до 55-60° с.ш. В раннем кайнозое (палеоцене, эоцене) в Средней Европе на этой широте радиационный баланс земной поверхности составлял 68-70 ккал/см²/год (Синицын, 1980), что соответствует таковому современных субтропических и южносуббореальных ландшафтов (Исаченко, Шляпников, 1989). Именно этими ланд-

шафтами ограничивается ныне на севере Палеарктики распространение *Cantacaderinae*. В современной фауне обе их трибы, *Cantacaderini* и *Phatnomini*, представлены почти исключительно в тропиках всех континентов и лишь отчасти в субтропиках. В палеарктической фауне только *Cantacader quadricornis* Lepeletier et Serville, 1828 идет на север до 45° с.ш., тогда как широко распространенный пантропический род *Phatnoma* Fieber, 1844 едва достигает 25-30° с.ш. Иными словами, в настоящее время северная граница ареала *Cantacaderini* в Евразии, по сравнению с эоценом, отступила на юг примерно на 15 широтных градусов, а *Phatnomini* – примерно на 25 градусов.

Таксономическая структура *Tingidae* в эоцене резко отличалась от современной. Доминировали в то время *Cantacaderinae* (известно по крайней мере 9 родов с 20 видами), тогда как *Tinginae* включали, по имеющимся в настоящее время данным, только 3 монотипных рода: *Archeopovia* Golub, 2001, *Chorotingioites* Warpler, 2003 и *Oblongomorpha* Warpler, 2003. При этом *Archeopovia* оказался сравнительно близким к палеарктическому роду *Acalypta* Westwood, 1840, сочетая апоморфные и плезиоморфные черты строения (Golub, 2001). *Chorotingioites* может быть сближен с палеарктическим родом *Tingis* Fabricius, 1803, хотя автор первоописания и соотносил его с родами трибы *Ypsotingini* Drake, 1964, типовой род которой, *Ypsotingis* Drake, 1947, представлен в ориентальной фауне. *Oblongomorpha* обнаруживает связи с ориентальными и эфиопскими родами трибы *Litadeini* Drake et Ruhoff, 1965.

Процессы морфологической эволюции *Tingidae* развивались в эоцене в двух направлениях. Одно из них заключается в увеличении разнообразия структур, которые сформировались ранее. Принимая во внимание морфологию родов *Paleocader* Froeschner, 1996, *Intercader* Golub et Popov, 1998 и *Parasinalda* Heiss et Golub, 2013, сюда можно отнести форму паранотумов, количество и форму головных шипов, а также особенности ячеистости надкрылий (рис. 6, 21-24, 25, 26). У известных меловых представителей надсемейства *Tingoidea* паранотумы отсутствовали или были однотипными (узкими), а головные шипы также отсутствовали (Popov, 1989; Golub, Popov, 2000; Zhang et al., 2005). В эоцене межродовая дифференцировка на родовом уровне проявляется и в форме головы (соотношении ее длины и ширины), числе килей переднеспинки, степени развития везикулы.

Второе направление морфологической эволюции, ставшее магистральным для доминирующего в современной фауне подсемейства *Tinginae*, связано с развитием заднего отростка переднеспинки и про-

является, хотя бы в качестве тенденции, как на уровне родов, так и у отдельных видов в пределах одного рода. Процесс развития заднего отростка переднеспинки можно проследить в ряду эоценовых форм. Если у видов рода *Intercader* задний отросток отсутствует, и задний край переднеспинки прямой или даже слегка выемчатый (рис. 21-24), то у *Parasinalda baltica*, *P. froeschneri* и *Tingicader cervus* уже имеется зачаточный отросток (рис. 6), а у *Archepopovia yurii*, самого раннего известного эоценового представителя подсемейства Tinginae задний отросток переднеспинки хорошо выражен, хотя и короткий (рис. 28).

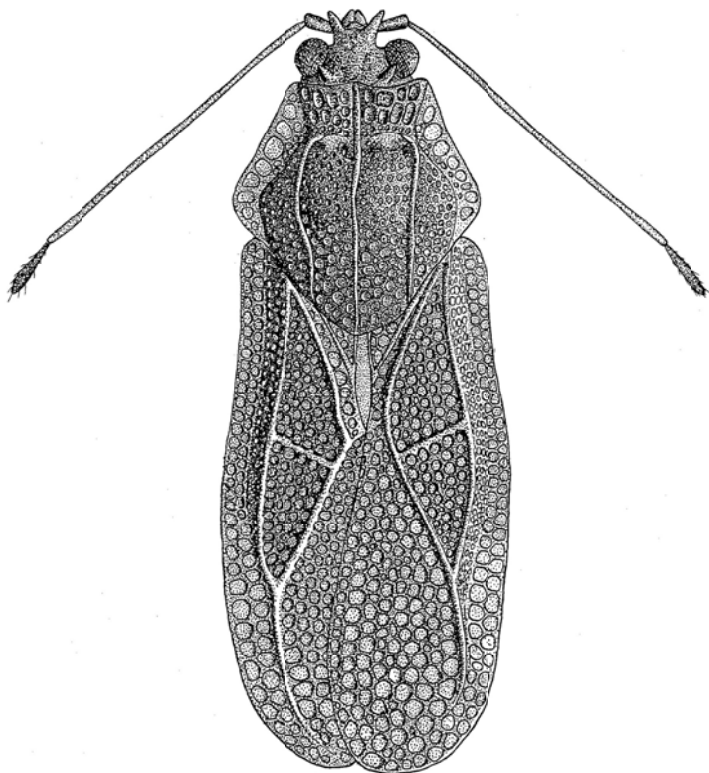


Рис. 28. *Archepopovia yurii* Golub (Tinginae), поздний эоцен, балтийский янтарь (по: Golub, 2001).

Следует отметить, что у современных видов Tinginae степень развития заднего отростка переднеспинки также различна. Например, у представителей рода *Dictyonota* Curtis, 1927 он довольно короткий, тогда как у *Stephanitis* Stål, 1873, *Tingis* Fabricius, 1803 и ряда других родов – длинный. При этом степень развития отростка коррелирует со степенью развития обеих пар крыльев, и у короткокрылых особей он значительно короче, чем у полнокрылых особей того же вида.

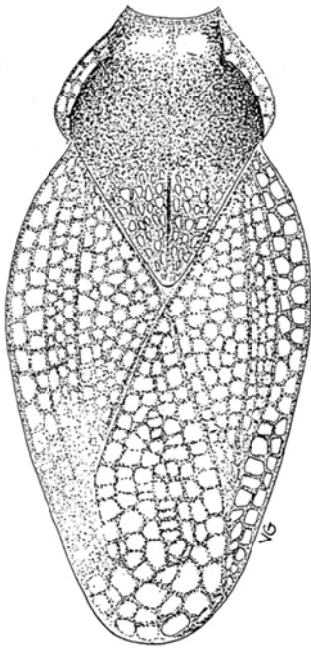
В целом можно предполагать, что все современные таксоны Tingidae надродового, а отчасти и родового ранга, с их характерными морфологическими особенностями, сформировались не позднее палеоцена. С эоцена по миоцен в Евразии произошла новая, почти полная смена таксономического состава фауны Tingidae (как и фаун других насекомых), а также сильно изменилась ее структура (Голуб, Попов, 2005, 2007). В олигоцене-миоцене соотношение подсемейств в умеренном поясе становится обратным: из этого периода известно всего 2 вида из 2 родов Cantacaderinae и 9-10 видов из 6 родов Tinginae. Рецентные представители Cantacaderinae распространены уже почти исключительно в тропиках и субтропиках земного шара, а Tinginae – всесветно, причем повсеместно они преобладают.

Территорию возникновения Tinginae, при современном уровне знаний о рецентной и ископаемой фаунах различных материков и их взаимосвязях, установить вполне определенно не представляется возможным. Существуют лишь косвенные доказательства в пользу наибольшей вероятности того, что это имело место на территории Азии. Если рассматривать Tingidae как монофилетическую группу, то предками Tinginae следует считать Cantacaderinae в целом; при этом не исключена возможность происхождения родов, представители которых имеют 4 головных шипа, от Cantacaderini, а родов, представители которых имеют 5 головных шипов – от более древних Phatnomini. Богатство современной ориентальной фауны Cantacaderinae свидетельствует о более широкой исходной базе для становления Tinginae в палеогене именно в Азии. Кроме того, фауна Tingidae Северной Евразии (т.е. преимущественно Палеарктики) в целом представляет собой в значительной мере обедненный вариант южноазиатской фауны, тогда как фауны Палеарктики и тропической Африки, например, друг от друга резко отличаются. Современная фауна Tingidae Южной и, особенно, Юго-Восточной Азии вообще обнаруживает тесные связи с фаунами всех других материков (даже Северной Америки), имея при этом наименьшее количество эндемичных родов по сравнению с другими царствами.

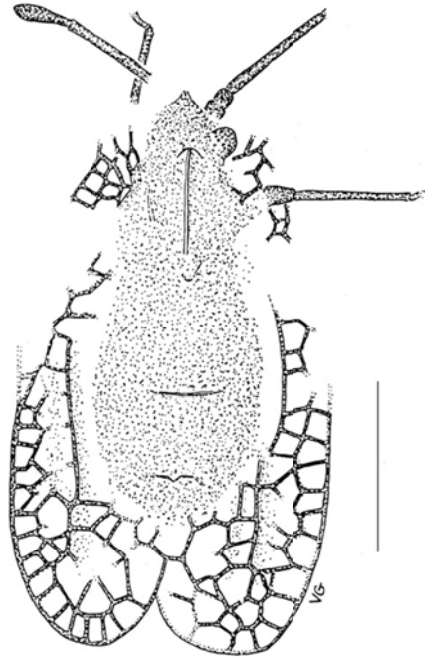
Отступление на юг северной границы ареала Cantacaderinae и широкая адаптивная радиация Tinginae в Евразии происходили, очевидно, одновременно, начиная с олигоцена, времени некоторого глобального похолодания. Именно в позднем олигоцене и раннем и среднем миоцене (периоде, длившемся около 16 млн лет) в Северной Евразии произошел распад квазитропического пояса на субтропический и теплоумеренный (Синицын, 1980). Секторная же зональность была четко выражена еще раньше – в палеоцене, эоцене и раннем олигоцене, а континентальность климата постепенно усиливалась, особенно в глубине материка.

В фауне олигоцена и миоцена обоих полушарий были представлены уже современные роды Tinginae. В Евразии это *Dictyonota* Curtis, 1827 из Приморского края (рис. 29) и *Derephysia* Spinola, 1837 из Испании (рис. 30), в Центральной Америке – *Stephanitis* Stål, 1873 (рис. 31), *Leptopharsa* Stål, 1873 (рис. 32), *Phymacysta* Monte, 1942, а также *Eocader* Drake et Hambleton, 1934 (Cantacaderinae, Phatnomini), наряду с одним известным вымершим родом *Amberobysa* Heiss, 2009. Представители некоторых родов, в частности миоценовый *Eocader babirusus* Golub et Popov, 2000, судя по их обилию в инклюзах доминиканского янтаря, были тогда довольно многочисленными. Следует отметить, что южноамериканская и европейская третичные фауны Cantacaderinae имели между собой довольно тесные связи. Об этом свидетельствует, в частности, очевидная близость эоценового европейского рода *Intercader* Golub et Popov, 1998 к известному с миоцена по настоящее время центральноамериканскому роду *Eocader* Drake et Hambleton, 1934.

Историю формирования части современных палеарктических родов можно более или менее уверенно восстановить только на основе анализа и сопоставления совокупности палеоклиматических данных и экологических характеристик основных фаунистических группировок. Так, судя по палеоклиматическим данным, а также характеру распространения и экологическим предпочтениям большинства современных представителей известных уже из олигоцена и миоцена родов *Dictyonota* и *Derephysia*, значительная часть палеарктической фауны Tingidae миоцена на обширных пространствах центральной части Евразии складывалась, как преимущественно аридная и субаридная (Golub, 2001). При этом можно предполагать, что ее становление происходило в значительной мере в предгорно-горных ландшафтах, в условиях субтропического климата и все более усиливающейся аридизации территории.



29



30

Рис. 29-30. Олигоценовые представители подсемейства Tinginae.
29 – *Derephysia penalveri* Golub et Popov; 30 – *Dictyonota petrifacta*
Golub et Popov (по: Golub, Popov, 2000b).

В связи с общим усилением аридизации в палеоцене и эоцене, в Евразии началось формирование субаридных протосредиземноморских условий и соответствующей им биоты (Емельянов, 1980). В соответствии с изменениями климата и появлением его сезонности, а также сопровождающей эти процессы сменой характера растительности, проходила дифференцировка сложившейся в олигоцене фауны Tinginae на преимущественно аридную и преимущественно гумидную. Изложенная ниже реконструкция истории фауны палеарктических кружевниц в кайнозое базируется на сопоставлении именно этих двух основных, не всегда отчетливо дифференцированных ее компонентов, аридного и гумидного.

Формирование аридного компонента можно представить следующим образом. На основе палеоклиматических данных (Синицын, 1965, 1967) и обобщения современного распространения и анализа морфологической эволюции цикадовых подсемейства *Orgelliinae* (Емельянов, 1979), первичный центр аридизации климата и возникновения аридных биот находился в Центральной Азии. В дальнейшем на его основе шло становление современной биоты Древнего Средиземноморья. Уже в палеоцене климат приобрел особенности субтропического, а продолжающиеся процессы иссушения привели позже к формированию пустынь.

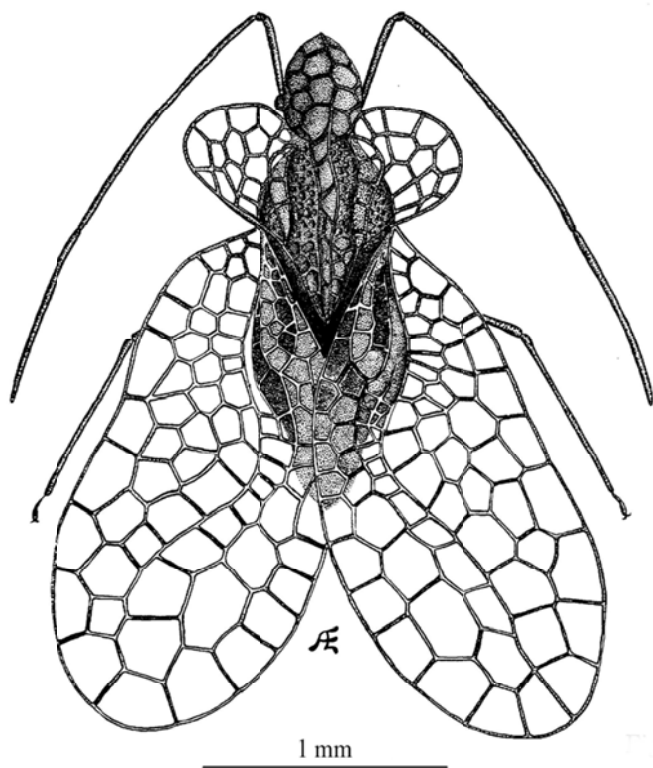
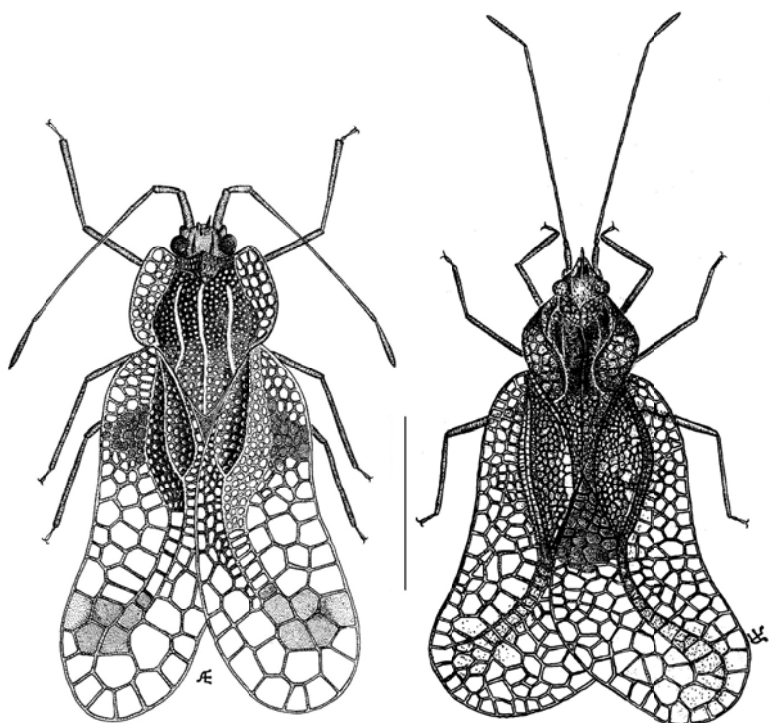


Рис. 31. *Stephanitis rosanovi* Golub et Popov (миоцен, доминиканский янтарь) (по: Golub, Popov, 2003b).



32

33

Рис. 32-33. Миоценовые представители подсемейства Tinginae (доминиканский янтарь).

32 – *Leptopharsa frater* Golub et Popov; 33 – *Phymacysta stysi* Golub, Popov et Guilbert (по: Golub, Popov, 2003b; Golub et al., 2008).

Возникшие первоначально в Центральной Азии пустыни и полупустыни позже расширяли свои границы на запад на территорию Средней Азии (Емельянов, 1972, 1980), а формировавшаяся в палеоцене и эоцене субаридная протосредиземноморская биота, в связи с общим усилением аридизации климата, постепенно распространялась от центрально-азиатского очага на север. В свою очередь, протосредиземноморские субаридные условия, складывавшиеся на территории Казахстана, юга Руссоскандии и юга Сибири эволюционировали

до более контрастных современных средиземноморских, смещаясь на запад и юг вслед за отступающим морем Тетис (Емельянов, 1980).

Таким образом, палеарктическая фауна Tinginae исходно была субтропической и формировалась на основе более древней фауны Cantacaderinae, причем в области Древнего Средиземноморья она уже в палеогене имела возможность дифференцироваться на прастепную (саванную) в протосредиземноморских субаридных условиях Западного Казахстана и аридную и экстрааридную в условиях центрально-азиатских, а затем и среднеазиатских полупустынь и пустынь. При этом на большей части Палеарктики ныне преобладают именно ксерофильный и мезоксерофильный элементы, а в таких эндемичных и субэндемичных палеарктических родах, как *Kalama* Puton, 1876, *Dictyonota* Curtis, 1827, *Tingis* Fabricius, 1803, *Dictyla* Stål, 1874, *Galeatus* Curtis, 1873 и др. ксерофильные и мезоксерофильные виды составляют подавляющее большинство.

Современная аридная и субаридная фауна Tingidae в таксономическом отношении состоит из двух четко выраженных групп родов. К первой относятся *Dictyonota*, *Kalama*, *Sphaerista* Kiritshenko, 1951, *Derephysia* Spinola, 1837 и отчасти *Acalypta* Westwood, 1840, имеющие 2 или 4 головных шипа. Ко второй группе относятся *Galeatus*, *Tingis*, *Dictyla*, *Elasmotropis* Stål, 1874, *Lasiacantha* Stål, 1873, *Copium* Thunberg, 1822 и др., имеющие 5 или 3 головных шипа. Между этими группами наблюдаются и другие различия. Фауногенез этих двух групп, по-видимому, также во многом шел разными путями.

Роды с 4 шипами стоят ближе к Cantacaderini, поскольку у вымерших эоценовых и современных видов этой трибы также не бывает медиальных головных шипов. Все они являются исключительно или почти исключительно палеарктическими (лишь ряд видов *Acalypta* представлен и в Северной Америке), и наиболее вероятно их автохтонное палеарктическое же происхождение. С учетом преобладающего аридного экологического облика этих родов, становление их, очевидно, происходило в условиях саванных ландшафтов, с последующим переходом большинства видов в категорию степных в ходе трансформации саванн в степи.

Виды и роды с пятью или головными шипами и аридным экологическим обликом, скорее всего, филогенетически связаны с Phatnomini, ископаемые и рецентные представители которых имеют один или несколько медиальных шипов. Становление аридной фауны, включающей представителей этой группы, могло происходить преимущественно на основе вселенцев из Ориентального, Эфиопского, а

возможно и Неарктического царств. О возможности в этом случае аллохтонного механизма фауногенеза свидетельствуют ареалы некоторых очень широко (иногда всесветно) распространенных родов (*Dictyla*, *Tingis*, *Lasiacantha* и др.), а также существование значительного числа ориентальных, неарктических, пантропических и даже неотропических родов, близких к палеарктическим. Так, *Galeatus* Curtis, 1833 обнаруживает родство с эфиопско-ориентальными *Habrochila* Horváth, 1912, *Dulinius* Distant, 1903 и *Bako* Schouteden, 1923 и с неарктическим *Aepycysta* Drake et Bondar, 1932; *Tingis* Fabricius, 1803 и *Lasiacantha* Stål, 1873 – с преимущественно ориентальным *Belenus* Distant, 1909 и южнонеарктическим *Melanorhopala* Stål, 1873; *Copium* Thunberg, 1822 – с палеотропическим *Paracopium* Distant, 1902 и т.д. Общие предки преимущественно аридных палеарктических родов и части перечисленных выше тропических, судя по наличию современных центров видообразования в Ориентальном и Эфиопском царствах, именно там и возникли. Впрочем, для многих родов определить территорию их возникновения и направление дальнейшего расселения пока не удастся даже гипотетически, на основе косвенных доказательств.

Обмен между фаунами Европы и Северной Америки в палеогене мог осуществляться в течение длительного времени. Миграция по Североатлантическому мосту могла происходить в обоих направлениях с последующей иррадиацией на новой территории. Другой путь проникновения *Tinginae* в Новый Свет лежал через Берингию. Как было указано выше, в миоцене на востоке Азии уже были представители современных родов, часть из которых могла проникнуть в Северную Америку. В любом случае, обширный аридный комплекс палеарктических *Tinginae*, включающий эндемичные и субэндемичные роды и подроды *Sphaerista* Kiritschenko, 1951, *Monosteira* Costa, 1862, *Kalama* Puton, 1876, *Dictyonota* Curtis, 1827, *Galeatus* Curtis, 1833, *Tingis* subgen. *Tropidocheila* Fieber, 1844, *T.* subgen. *Neolasiotropis* Wagner, 1961 и др., а также большие группы видов широко распространенных подрода *Tingis* s.str. и рода *Dictyla* Stål, 1874, сформировались в ходе автохтонных процессов в средиземноморском, аравийском (его роль выяснена пока недостаточно), среднеазиатском и центрально-азиатском центрах видообразования.

По-видимому, самую значительную роль в фауногенезе аридного комплекса и вообще в автохтонных формообразовательных процессах у палеарктических *Tinginae* сыграл фаунистический комплекс, сложившийся в палеогеновых саваннах, возникших на освобождаю-

щихся от Тетиса возвышенных территориях. Поскольку фауна Tingi-nae Скифской (Евразийской степной) области имеет очень широкие зоогеографические связи, а различные регионы Палеарктики в настоящее время насыщены степными элементами, есть основания полагать, что первичный степной комплекс определял процессы фауногенеза и основных ксерофильных комплексов.

В связи с преобразованием в неогене саванн в степи, происходила и соответствующая трансформация саванной фауны в степную, характеризующуюся (судя по экологическим требованиям большинства современных степных видов) умеренной ксерофильностью и термофильностью. Часть составляющих ее видов осталась приуроченной к теплым степям юга суббореального пояса, заселяя часто не только зональные, но и пригодные смежные местообитания. К таким видам относятся *Galeatus affinis* (Herrich-Schäffer, 1835), *G. sinuatus* (Herrich-Schäffer, 1838), *Derephysia cristata* (Panzer, 1806), *Agramma minutum* Horváth, 1874 и некоторые другие. Формирование их ареалов в современных границах завершилось, вероятно, уже в постплейстоценовый период.

Более холодолюбивые виды в плиоцене и плейстоцене проникали по холодным степям далеко на север. В настоящее время их ареалы могут иметь горно-степной характер, как у *Kalama vinokurovi* (Golub, 1979) и, по-видимому, у *Galeatus spinifrons* (Fallén, 1807), *Lasiacantha kaszabi* Hoberlandt, 1977 и др.), а иногда и заходят за Северный Полярный круг (*Acalypta cooleyi* Drake, 1917). Да и другие более или менее ксерофильные виды, основной ареал которых располагается в степной и лесостепной зонах, довольно далеко проникают в лесную зону вплоть до тайги; к их числу относятся *Lasiacantha capucina* (Germar, 1837), *Oncochila scapularis* (Fieber, 1844) и многие другие).

Наиболее ксерофильные виды либо сами адаптировались к экстрааридным пустынным условиям, либо дали начало дочерним гиперксерофильным пустынным видам, таким как *Dictyonota halimodendri* Golub, 1975, *D. salsolae* Golub, 1975, *Dictyla subdola* (Horváth, 1905) и др. Адаптивная радиация на фоне географической изоляции, в ходе специализации по различным группам кормовых растений и освоения различных, часто смежных ландшафтных зон (предгорных и горных, полупустынных и пустынных) привела к формированию пар и целых комплексов близких видов аридного и экстрааридного экологического облика: *Dictyonota rectipilis* (Asanova, 1970) – *D. gobica* Golub, 1975 – *D. laevis* Golub, 1998, *Galeatus cellularis* Jakovlev, 1884 –

G. regius Golub, 1974, *Kalama coriacea* (Asanova, 1970) – *K. inermis* (Golub, 1975), *Dictyla fulvescens* (Kiritschenko, 1952) – *D. concinna* Golub, 1979 и многие другие. Благодаря разнообразию ландшафтов и обычной для горных хребтов значительной изолированности популяций, в палеогене и неогене наиболее благоприятные условия для видообразования Tingidae существовали в развивавшихся горных системах юга Палеарктики, и особенно в Центральной (Средней) Азии.

Начало формирования полупустынной и пустынной фауны Tingidae следует относить к середине миоцена, когда в регионе установился полупустынный климатический режим (Емельянов, 1972; Сеницын, 1980). В плиоцене, ко времени становления вначале теплоумеренных полупустынь, а затем и пустынь, экстрааридная фауна семейства была, по-видимому, в основном уже сформирована. Высокая автохтонность аридного комплекса палеарктических Tingidae обеспечивалась значительной изолированностью аридных территорий на юге Палеарктики поднимавшимися в палеогене и неогене Тибетом и Гималаями и выражается в высоком эндемизме средне- и центральноазиатской фауны Tingidae, а также в слабой связи с аридными фаунами Ориентального и Эфиопского царств. Тропическая аридная фауна Аравии, пока еще плохо изученная, вошла в контакт с Иранской (Лопатин, 1989) только в плиоцене и, очевидно, не смогла оказать заметного влияния на фауну теплоумеренных пустынь. В то же время, аридная и экстрааридная фауна Tingidae Центральной и Средней Азии эволюционировала в значительной мере как единое целое, о чем свидетельствуют современные ареалы комплексов близких видов, охватывающих обе эти обширные территории.

В зональных биоценозах аридных ландшафтов отчетливо прослеживается преобладание трофических связей кружевниц с основными ценозообразователями растительных формаций, такими как ряд видов Asteraceae, Chenopodiaceae, Fabaceae, а также Ephedraceae. Такая приуроченность тингид к доминирующим в аридных экосистемах растениям отражает, по-видимому, длительный процесс их коэволюционного развития.

Интенсивному видообразованию Tingidae в неогене способствовали также орогенетические процессы на юге Палеарктики, протекавшие в миоцене-плиоцене и способствовавшие все большему расчленению рельефа, что, в свою очередь, обеспечивало изоляцию уже дивергировавших форм. В результате горы Иберийского полуострова, Пиренеи, Западные Альпы, Апеннины, горы Малой Азии, а также горные системы и их предгорья Средней и Центральной Азии (Гиссаро-

Дарваз, Западный Тянь-Шань, хребты Каратау, Каржантау, Чаткальский и др.) оказались территориями Палеарктики, наиболее богатыми видами кружевниц, в том числе и многочисленными эндемичными (Pericart, Golub, 1996).

Большая часть современной фауны кружевниц Северного полушария приурочена к ландшафтам суббореального и, особенно, субтропического широтных поясов. Рецентные представители *Santacaderinae* распространены почти исключительно в тропических и субтропических областях всего мира, тогда как *Tinginae* встречаются практически всесветно. При этом северная граница ареала трибы *Santacaderini* с эоцена отступила на юг по крайней мере на 15-20 широтных градусов, а трибы *Phatnomini* еще больше – на 25-30 градусов. Некоторые же представители *Tingidae* в настоящее время в обоих полушариях заходят в своем распространении даже за Северный Полярный круг.

В четвертичном периоде в бореальном и суббореальном поясах наиболее интенсивные фауногенетические процессы происходили, в основном, в подсемействе *Tinginae*, ряд видов и целые роды которых перешли к обитанию на мхах и холодоустойчивых растениях семейств *Ericaceae* и *Superaceae*.

В плиоцене-плейстоцене, а возможно несколько ранее (в позднем миоцене), в Евразии происходило дробление ареалов современных родов, центры многообразия и происхождения которых находились (и находятся в настоящее время) в субтропических районах, как было показано на примере рода *Stephanitis* Stål, 1873 (Голуб, 2009). Основная часть родового ареала в этом случае сохранилась в первичном центре видообразования на территории Юго-Восточной Азии, а в бореальных условиях северных широт и среднегорьях Кавказа и Понтийских гор формировались более или менее изолированные ареалы групп видов и отдельных видов. Единственный центр видового разнообразия рода *Stephanitis* располагается на смежных, преимущественно горных и предгорных территориях юго-востока Палеарктики и северо-запада Ориентального царства, откуда известно в общей сложности более 60 видов (Drake, Ruhoff, 1965), живущих на лавровых (*Laugaceae*), вересковых (*Ericaceae*, особенно *Rhododendron*), лианах из семейства *Menispermaceae* и, реже, на древесных *Rosaceae*. Исходя из очертаний современного ареала рода *Stephanitis*, характера трофических связей относящихся к нему видов, а также палеоклиматических и палеоботанических данных (Синицын, 1980), можно сделать вывод о том, что род этот существовал уже в среднем

олигоцене и был широко распространен в Восточной Азии на территориях, покрытых хвойно-широколиственными лесами с вечнозелеными и теплолюбивыми растениями. Именно в этот период было возможным проникновение отдельных его видов в Европу после соединения ее с Азией, в Северную Америку, а позже и в пределы Южной Америки. В пользу данного предположения свидетельствует обнаружение одного представителя рода *Stephanitis* в миоценовой (домини-канский янтарь) фауне Центральной Америки (Golub, Popov, 2003).

С середины олигоцена, при дифференциации климата и разделения флоры на тургайскую и полтавскую, большинство видов *Stephanitis* сохраняло трофические связи с Ericaceae. Это позволило четырем современным западно- и центральнопалеарктическим видам удержаться в рамках первичного ареала рода после отступления северной границы основного ареала рода в плиоцене-плейстоцене далеко на юг и юго-восток. В результате *S. caucasica* Kiritschenko, 1951, например, сохранился в качестве реликта лишь в довольно ограниченном фрагменте своего исходного ареала – в среднегорном поясе Главного Кавказского хребта и Понтийских гор.

Четвертичная фауна ископаемых Tingidae, в основном по тафономическим причинам, изучена очень слабо и известна пока лишь по четырем видам неясного систематического положения, из которых лишь один отнесен к рецентному роду *Oncochila* (Coore, 1968). В связи с этим фактические доказательства хода эволюции семейства в четвертичном периоде еще только предстоит исследовать.

6. Аннотированный список ископаемых Tingoidae

В основу приведенного ниже перечня всех известных ископаемых представителей Tingoidae положен предварительный список, содержащийся в работе Голуба и Попова (Golub, Popov, 1999), а также каталог ископаемых клопов-кружевниц Вапплера (Wappler, 2003). Оба эти списка в значительной степени дополнены за счет описанных в последние годы таксонов, существенно уточнены и в отдельных случаях снабжены комментариями. Название каждого таксона сопровождается библиографическим указанием, сведениями о номенклатурных изменениях (новых комбинациях), синонимах, типом местонахождения и возрасте ископаемых остатков валидных видов (на английском и русском языках). Вымершие таксоны надвидового ранга помечены знаком «†».

Order **Hemiptera** Linnaeus, 1758
Sudorder **Heteroptera** Latreille, 1810
Infraorder **Cimicomorpha** Leston, Pendergrast et Southwood, 1954
Superfamily **Tingoidea** Laporte, 1832

† Family **Hispanocaderidae** Golub, Popov et Arillo, 2012

Genus ***Hispanocader*** Golub, Popov et Arillo, 2012

Hispanocader lisae Golub, Popov et Arillo, 2012.

Hispanocader lisae Golub, Popov et Arillo, 2012: 43, figs. 1-9
(photo: figs. 4-9).

Spain, Álava Province; Peñacerrada amber (Álava), Escucha Formation, Early Cretaceous, Albian, more than 100 Ma.

Испания, провинция Алава; янтарь Пенацerraда (Алава), ранний мел, альб, более 100 млн лет.

† Family **Ignotingidae** Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005

Genus ***Ignotingis*** Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005

Ignotingis mirifica Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005.

Ignotingis mirifica Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005: 785, figs. 1-5 (photo: figs. 1, 2).

Northeast China, Shandong Province, Laiyang; uppermost Jurassic (upper Tithonian) or lowermost Cretaceous (Berriasian), 140-150 Ma.

Северо-Восточный Китай, провинция Шаньдун, Лайан; поздняя юра (верхний титон) или нижний мел (берриас), 140-150 млн лет.

Family **Tingidae** Laporte, 1832
Subfamily **Cantacaderinae** Stål, 1873
Tribe **Cantacaderini** Stål, 1873

† Genus ***Lutetiacader*** Wappler, 2006

Lutetiacader petrefactus Wappler, 2006: 437-438; figs. 2-3.

Lutetiacader petrefactus: Wappler, 2006: 444

Germany, Messel near Darmstadt; Middle Eocene, Messel Formation, Lutetian, ~ 40 Ma.

Германия, Дармштадт, Мессель; средний эоцен, формация Мессель, лютетский ярус, ~ 40 млн лет.

† Genus *Paleocader* Froeschner, 1996

Paleocader avitus (Drake, 1950).

Cantacader avitus Drake, 1950: 161; fig. 3.

Paleocader avitus: Froeschner, 1996: 14, fig. 10; Wappler, 2003: 22; 2006: 444.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Paleocader gusenleitnerorum Heiss, 2013

Paleocader gusenleitnerorum Heiss, 2013: 689-695, figs. 1-5; photo (separate plate): 1-3, 5.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Paleocader quinquecarinatus (Germar et Berendt, 1896).

Tingis quinquecarinatus Germar et Berendt, 1856: 23, figs. 19a, b.

Paleocader quinquecarinatus: Froeschner, 1996: 14.

Paleocader avitus: Wappler, 2003: 22; 2006: 444.

(Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Paleocader serafini Heiss, 2008.

Paleocader serafini Heiss, 2008: 134; figs. 1-4 (photo).

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Paleocader strictus Golub et Popov, 1998.

Paleocader strictus Golub et Popov, 1998: 227, figs. 1-3; pl. 1, figs. 1, 2 (photo).

Paleocader avitus: Wappler, 2003: 22; Wappler, 2006: 444.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Tribe **Phatnomini** Drake et Davis, 1960

† Genus *Burmacader* Heiss et Guilbert, 2013

Burmacader multivenosus Heiss et Guilbert, 2013.

Burmacader multivenosus Heiss et Guilbert, 2013: 383, figs. 3-5.

Myanmar (Burma), Kachin State Region; Burmese amber, Middle Cretaceous, Albian-Cenomanian boundary; 95-105 Ma.

Северный Мьянма, регион Качин Стейт; бирманский янтарь; мел, граница альб-сеноман, 95-105 млн лет.

Genus *Eocader* Drake et Hambleton, 1934

Eocader babyrussus Golub et Popov, 2000.

Eocader babyrussus Golub et Popov, 2000a: 166, figs. 1, 2; Wappler, 2003: 22; 2006: 444.

Dominican Republic; Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика; доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

† Genus *Exmesselensis* Wappler, 2003

Exmesselensis dissipinosus Wappler, 2003.

Exmesselensis dissipinosus Wappler, 2003a: 6, 22, fig. 2-6 (photo: figs. 3-6); Wappler, 2003b: 6, 22, fig.; 2006: 444; 2007: 55, fig. 5 c, d.

Germany, Messel near Darmstadt; Middle Eocene, Messel Formation, Lutetian, ~ 40 Ma.

Германия, Дармштадт, Мессель; средний эоцен, формация Мессель, лютетский ярус, ~ 40 млн лет.

† Genus *Intercader* Golub et Popov, 1998

Intercader saxonicus Golub et Popov, 2007.

Intercader saxonicus Golub et Popov, 2007: 223; fig. 1.

Germany, Saxonian amber, Bitterfeld; Late Eocene, ~ 40 Ma.

Германия, Саксония, Биттерфельд; поздний эоцен, ~ 40 млн лет.

Intercader uniseriatus Golub et Popov, 2005.

Intercader uniseriatus Golub et Popov, 2005: 168; figs. 1-4 (photo: figs. 3-4).

Baltic amber; Late Eocene, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Intercader velteni Golub et Popov, 2002.

Intercader velteni Golub et Popov, 2002: 246, figs. 1-4 (photo: fig. 4); Wappler, 2003: 22; 2006: 444.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Intercader weitschati Golub et Popov, 1998.

Intercader weitschati Golub et Popov, 1998: 238; fig. 7; pl. 2, fig. 1 (photo); Wappler, 2003: 22; 2006: 444.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

† Genus ***Miotingis*** Nel, 1992

Miotingis cantalensis Nel, 1992.

Miotingis cantalensis Nel, 1992: 98, figs. 1, 2; Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

France, Cantal, Murat; Latest Miocene, ~ 5,4 Ma.

Франция, Канталь, Мюра; самый поздний миоцен, ~ 5,4 млн лет.

† Genus ***Parasinalda*** Heiss et Golub, 2013

Parasinalda baltica (Drake, 1950).

Phatnoma baltica Drake, 1950: 153, fig. 1.

Sinalda baltica: Froeschner, 1996: 35; Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

Parasinalda baltica: Heiss et Golub, 2013: 1866, figs. 4, 5.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Parasinalda froeschneri (Golub et Popov, 1998).

Sinalda froeschneri Golub et Popov, 1998: 235, fig. 5; Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

Parasinalda froeschneri: Heiss et Golub, 2013: 1866; fig. 6.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Parasinalda groehni Heiss et Golub, 2013.

Parasinalda groehni Heiss et Golub, 2013; figs. 1-3 (photo: 1-2).

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Parasinalda wappleri Popov (in press).

Parasinalda wappleri Popov, 2014 (in press).

Great Britain, Isle of Wight; Gurnet Bay, Eocene-Oligocene, 32-36 Ma.

Великобритания, о. Уайт; местонахождение Гарнет-Бэй, граница эоцена-олигоцена, 32-36 млн лет.

† Genus *Parazetekella* Nel, Waller et Ploëg, 2004

Parazetekella eocenica Nel, Waller et Ploëg, 2004.

Parazetekella eocenica Nel, Waller et Ploëg, 2004: 38, figs. 1, 2 A, B (photo).

Paleocader avitus: Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

France, Oise department, Paris Basin, Le Quesnoy locality; French amber, Lowermost Eocene, ~ 55 Ma.

Франция, парижский бассейн, департамент Уаз; французский янтарь, самый ранний эоцен, ~ 55 млн лет.

† Genus *Sinaldocader* Popov, 1989

Sinaldocader drakei Popov, 1989.

Sinaldocader drakei Popov, 1989: 169, figs. 1, 2, 4 (photo: figs. 1-2); Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

Mongolia, Bayan-Khongor Aimak, Gobi Altai, Dund-Ula foothills, S of the Bon-Tsagan-Nur Lake, Bon-Tsagan locality; Lower Cretaceous, Barremian-Aptian, ~ 125 Ma.

Монголия, Баян-Хонгорский аймак, Гобийский Алтай, подножья Дунд-Ула, южнее озера Цаган-Нур, местонахождение Бон-Цаган; ранний мел, баррем-апт, ~ 125 млн лет.

Sinaldocader ponomarenkoi Golub et Popov, 2008.

Sinaldocader ponomarenkoi Golub et Popov, 2008: 88, figs. 2c, 3 (photo: fig. 2c).

Russia, East Siberia, Buryatia, left bank of the Vitim River, locality Baisa; Lower Cretaceous, Zaza Formation, ~ 130 Ma.

Россия, Восточная Сибирь, Бурятия, левый берег реки Витим, местонахождение Байса; ранний мел, зазинская свита, ~ 130 млн лет.

Sinaldocader rasnitsyni Golub et Popov, 2012.

Sinaldocader sp. Golub et Popov, 1999: 36.

Sinaldocader rasnitsyni Golub et Popov, 2012: 259, figs. 1a, b (photo: fig. 1b).

Southern Kazakhstan, Kyzylorda Province, Shieli District, northwestern branches of Kara Tau Range, Kzyl-Dzhar locality; Upper Cretaceous, Turonian, 92 Ma.

Южный Казахстан, Кызыл-Ординская область, Чилийский район, северо-западные отроги хребта Каратау, местонахождение Кызыл-Джар; начало позднего мела, турон, 92 млн лет.

† Genus *Spinitingis* Heiss et Guilbert, 2013

Spinitingis ellenbergeri Heiss et Guilbert, 2013.

Spinitingis ellenbergeri Heiss et Guilbert, 2013: 380, figs. 1-2 (photo).

Northern Myanmar (Burma), Kachin State; Middle Cretaceous Burmese amber, Albian-Cenomanian boundary, 95-105 Ma.

Северная Мьянма (Бирма), штат Качин; бирманский янтарь, граница альб-сеноман, 95-105 млн лет.

† Genus *Tingicader* Golub et Popov, 1998

Tingicader cervus Golub et Popov, 1998.

Tingicader cervus Golub et Popov, 1998: 240, fig. 8; pl. II, fig. 2 (photo).

Tingicader cervus: Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Tingicader sp. prope *cervus* Golub et Popov, 1998.

Tingicader sp. prope *cervus* Golub et Popov, 1998: 242 (nymph Vth stage), figs. 9 a, b; pl. II, figs. 3, 4 (photo).

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

† Genus *Weitschatiella* Heiss, 2002

Weitschatiella elenae Heiss, 2002.

Weitschatiella elenae Heiss, 2002: 223, figs. 1-7 (photo: figs 4-7).

Weitschatiella elenae: Wappler, 2003: 23; 2006: 444.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Tribe **Golmoniini** Popov, 1989

† Genus *Golmonia* Popov, 1989

Golmonia pater Popov, 1989.

Golmonia pater Popov, 1989: 172, figs. 5-6 (photo: fig. 3).

Golmonia pater: Lis, 1999: 158; Wappler, 2003: 21; 2006: 443.

Mongolia, Bayan-Khongor Aimak, the Gobi Altai, foothills of the Dund-Ula, to the south of the Bon-Tsagan-Nur Lake, Bon-Tsagan locality; Lower Cretaceous, Barremian-Aptian, ~ 125 Ma.

Монголия, Баян-Хонгорский аймак, Гобийский Алтай, подножья Дунд-Ула, южнее озера Цаган-Нур, местонахождение Бон-Цаган; ранний мел, баррем-апт, ~ 125 млн лет.

Subfamily **Tinginae** Laporte, 1833

Genus *Agramma* Stephens, 1829

Agramma tertiarum Zhang, 1989.

Agramma tertiarum Zhang, 1989: 92, fig. 7.

Agramma tertiarum: Wappler, 2003: 24.

China, Shandong Province; Shanwang Formation, Middle Miocene, 14 Ma.

Китай, провинция Шандун; формация Шанван, средний миоцен, 14 млн лет.

† Genus *Amberobyrsa* Heiss, 2009

Amberobyrsa brandti Heiss, 2009.

Amberobyrsa brandti Heiss, 2009: 10, fig. 1, photo 1.

Dominican Republic, Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика, наиболее вероятное местонахождение – Ла Тока (Heiss, 2009); доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

† Genus *Archepopovia* Golub, 2001

Archepopovia yurii Golub, 2001.

Archepopovia yurii Golub, 2001: 266, figs. 1, 2 (photo: fig. 2).

Archepopovia yurii: Wappler, 2003: 24.

Baltic amber; Late Eocene, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

† Genus *Chorotingioites* Wappler, 2003

Chorotingioites priscus Wappler, 2003.

Chorotingioites priscus Wappler, 2003: 9, 26, figs. 7-10 (photo: figs. 9-10).

Germany, Messel locality, near Darmstadt; Middle Eocene, Messel Formation, Lutetian, ~ 44 Ma.

Германия, местонахождение Мессель, вблизи Дармштадта; средний эоцен, формация Мессель, лютетский век, ~ 44 млн лет.

Genus *Derephysia* Spinola, 1837

Derephysia penalveri Golub et Popov, 2000.

Derephysia penalveri Golub et Popov, 2000b: 295, fig. 4.

Derephysia penalveri: Wappler, 2003: 24.

Spain, Teruel Province, Rubielos de Mora; Early Miocene, ~ 21 Ma.

Испания, провинция Тэрруэль, местонахождение Рубелос де Мора; ранний миоцен, ~ 21 млн лет.

Derephysia tyche Wappler, 2004.

Derephysia tyche Wappler, 2004: 283, figs. 2-5.

France, Alpes de Haute-Provence, Céreste; Early Oligocene, ~ 28 Ma.

Франция, Альпы Верхнего Прованса, Серест; ранний олигоцен, ~ 28 млн лет.

Genus *Dictyla* Stål, 1874

Dictyla novaki Drake et Ruhoff, 1962.

Monanthia flexuosa Novak, 1877: 9, 24, Taf. 2, figs. 8-11.

Dictyla flexuosa: Drake et Ruhoff, 1960a: 11, 51.

Dictyla novaki: Drake et Ruhoff, 1962: 156; Wappler, 2003: 24.

Czech, Northern Bohemia, near Mokrina Krottensee; Early Miocene, Aquitanian, 21 Ma.

Чехия, Северная Богемия, Мокрина, местонахождение Кротензее; ранний миоцен, аквитан, 21 млн лет.

Примечание. *Dictyla novaki* Drake et Ruhoff, 1962 является замещающим названием для *Monanthia flexuosa* Novak, 1877, младшего первичного омонима валидного названия *Monanthia (Phyllontocheila) flexuosa* Stål, 1858, перенесенного впоследствии в род *Gargaphia* Stål, 1862.

Dictyla veterna (Scudder, 1890).

Monanthia veterna Scudder, 1890: 35, pl. 23, figs. 5, 9.

Dictyla veterna: Drake et Ruhoff, 1960: 11, 51; Wappler, 2003: 24.

USA, Colorado; early Oligocene, Rupelian, 34 Ma.

США, Колорадо; ранний олигоцен, рупельский век, 34 млн лет.

Genus *Dictyonota* Curtis, 1827

Dictyonota petrifacta Golub et Popov, 2000.

Dictyonota petrifacta Golub et Popov, 2000b: 294, fig. 3.

Dictyonota petrifacta: Wappler, 2003: 25.

Russia, Far East, Primorsky Krai, Great Kema River; Late Oligocene-Early Miocene, 23 Ma.

Россия, Дальний Восток, Приморский край, река Великая Кема; поздний олигоцен-ранний миоцен, 23 млн лет.

† Genus *Eotingis* Scudder, 1890

Eotingis antennata Scudder, 1890.

Eotingis antennata Scudder, 1890: 360, pl. 23, figs. 1, 3.

USA, Colorado, Florissant; Early Oligocene, Rupelian, 34 Ma.

США, Колорадо, Флориссант; ранний олигоцен, 34 млн лет.

Genus *Leptopharsa* Stål, 1873

Leptopharsa frater Golub et Popov, 2003.

Leptopharsa frater Golub et Popov, 2003b: 104, fig. 1; pl. 1, fig. 1 (photo).

Dominican Republic, Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика; доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

Leptopharsa evsyunini Golub et Popov, 2000.

Leptopharsa evsyunini Golub et Popov, 2000b: 292, fig. 2.

Leptopharsa evsyunini: Wappler, 2003: 25.

Dominican Republic, Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика; доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

Leptopharsa poinari Golub et Popov, 2000.

Leptopharsa poinari Golub et Popov, 2000b: 290, fig. 1.

Leptopharsa poinari: Wappler, 2003: 25.

Dominican Republic, Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика; доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

† Genus *Oblongomorpha* Wappler, 2003

Oblongomorpha lutetia Wappler, 2003.

Oblongomorpha lutetia Wappler, 2003: 12, 26, fig. 11-16 (photo: figs. 12-16).

Germany, Messel locality, near Darmstadt; Middle Eocene, Messel Formation, Lutetian, 44 Ma.

Германия, местонахождение Мессель, вблизи Дармштадта; средний эоцен, формация Мессель, лютетский век, ~ 44 млн лет.

Genus *Oncochila* Stål, 1873

Oncochila wollastoni (Heer, 1865).

Tingis wollastoni Heer, 1865: fig. 307.

Monanthia wollastoni Heer, 1865: 392.

Dictyla wollastoni: Drake et Ruhoff, 1960a: 11, 51; Wappler, 2003: 25.

Oncochila wollastoni: Drake et Ruhoff, 1960b: 32; 1965: 310.

Germany, Baden, near Schrotzburg, Oeningen locality; Late Miocene, Sarmatian, ~ 8 Ma.

Германия, Баден, окрестности Шротцбурга, местонахождение Энинген; поздний миоцен, сарматский ярус, ~ 8 млн лет.

Примечание. В одной и той же работе с первоописанием таксона автор вида (Heer, 1865) вначале поместил название “*Tingis wollastoni*” в подписи к рисунку, предшествующему описанию, а затем, “*Monanthia wollastoni*” – в первоописании.

Genus *Phymacysta* Monte, 1942

Phymacysta stysi Golub, Popov et Guilbert, 2008.

Phymacysta stysi Golub, Popov et Guilbert, 2008: 486, figs. 1, 2 (photo: fig. 2).

Dominican Republic, Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика; доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

Genus *Stephanitis* Stål, 1873

Stephanitis rozanovi Golub et Popov, 2003.

Stephanitis rozanovi Golub et Popov, 2003b: 106, fig. 2; pl. 1, фиг. 2 (photo).

Dominican Republic, Dominican amber; Late Oligocene-Middle Miocene, 15-25 Ma.

Доминиканская Республика; доминиканский янтарь; поздний олигоцен-средний миоцен, 15-25 млн лет.

Genus *Tingis* Fabricius, 1803

Tingis frorissantensis Cockerell, 1914.

Tingis frorissantensis Cockerell, 1914: 718, fig. 4; Wappler, 2003: 25.
USA, Colorado, Florissant; Early Oligocene, Rupelian, 34 Ma.

США, Колорадо, ранний олигоцен, рупельский ярус, 34 млн лет.

Tingis obscura Heer 1853.

Tingis obscura Heer, 1853: 74.

Tingis obscura: Wappler, 2003: 25.

Croatia, Radoboj, Early Miocene, Burdigalian, ~ 18 Ma.

Хорватия, местонахождение Радобой; ранний миоцен, бурдигалий, ~ 18 млн лет.

† Genus *Viktorgolubia* Popov, gen. n. (in press).

Viktorgolubia seposita (Cockerell, 1903).

Celantia (?) *seposita* Cockerell, 1921: 542, fig. 1; Wappler, 2003: 26.

Viktorgolubia seposita: Popov, comb. nov. (in press).

Great Britain, Isle of Wight; Gurnet Bay, Bembridge Marls Member,
Eocene-Oligocene boundary, ~ 33-34.2 Ma.

Великобритания, о. Уайт; местонахождение Гарнет-Бэй, Бембридж, граница эоцена-олигоцена, ~33-34.2 млн лет.

Viktorgolubia neli Popov, sp.n. (in press).

Viktorgolubia neli Popov sp.n. (in press).

Tinginae incertae sedis: Nel, 1992: 101, fig. 3; Wappler, 2003: 26.

France, Gard, Alès, Monteils; Latest Eocene, Priabonian, 35 Ma.

Франция, Гар, Але, Монг; поздний эоцен, приабонский век, 35 млн лет.

Subfamily **Tingiometrinae** Heiss, Golub et Popov, 2015

Genus *Tingiometra* Heiss, Golub et Popov, 2015

Tingiometra burmanica Heiss, Golub et Popov, 2015.

Tingiometra burmanica Heiss, Golub et Popov, 2015: 3, figs. 1-7
(photos: figs 4-7).

Northern Myanmar (without locality), Burmese amber; Albian-Cenomanian boundary, 98.8 Ma.

Северная Мьянма (без локалитета), Бирманский янтарь; граница раннего и позднего мела (альб-сеноман), 98.8 млн лет.

Tingidae incertae sedis

Genus *Corythucha* Stål, 1873

Corythucha sp.

“*Corythucha*” [sic] sp. Lutz, 1984: 11.

France, Alpes de Haute-Provence, Céreste; Early Oligocene, Aquitanian, 21 Ma.

Франция, Альпы Верхнего Прованса, Серест; ранний олигоцен, аквитанский ярус, 21 млн лет.

Примечание. Строение ячеистых надкрылий и торакса единственного экземпляра напоминают таковые современного рода *Corythucha*, однако естественные ареалы всех известных видов этого рода ограничены территориями Северной и Южной Америки, а недавние находки на других континентах определенно связаны с инвазиями.

Genus *Oncochila* Stål, 1873

Oncochila sp.

Oncochila sp. Osborn, 1972: 332.

Great Britain, Shropshire, Church Stretton; Pleistocene, Late Devensian deposits, 135-620 thousand years.

Великобритания, Шропшир, местонахождение Чарч Стреттон; средний плейстоцен, 135-620 тыс. лет.

Genus *Piesma* Lepelletier et Serville, 1828

“*Piesma*” *rotunda* Scudder, 1890.

“*Piesma*” *rotunda* Scudder, 1890: 358.

USA, Colorado, Florissant; Early Oligocene, Rupelian, 34 Ma.

США, Колорадо, Флориссант; ранний олигоцен, рупельский ярус, ~ 33-34 млн лет.

Примечание. Род *Piesma* Lepelletier et Serville является типовым для семейства Piesmatidae, филогенетически далекого от Tingidae.

Genus *Sinalda* Distant, 1904

Sinalda applanata Golub et Popov, 2005.

Sinalda applanata Golub et Popov, 2005: 279, fig. 1.

Sinalda applanata: Heiss et Golub, 2013: 1867 (Phatnomini incertae sedis).

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, ~ 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Примечание. Пересмотр морфологических признаков этого вида привел нас к выводу о целесообразности выделения его в качестве самостоятельного рода в составе трибы Phatnomini (Cantacaderinae).

Genus *Tingis* Fabricius, 1803

Tingis sp.

Tingis sp. Berendt, 1845: 55; Scudder, 1891: 449; Drake et Ruhoff, 1960a: 11; 1965: 404; Wappler, 2003: 26.

Baltic amber; Late Eocene, Prussian Formation, 37-42 Ma.

Балтийский янтарь; поздний эоцен, ~ 37-42 млн лет.

Tingis sp.

Tingis sp. Serres, 1829: 227; Hope, 1847: 25; Scudder, 1891: 449; Drake et Ruhoff, 1960a: 11; 1965: 404; Wappler, 2003: 26.

Phyllontocheila sp.: Scudder, 1890: 357.

France, Aix-en-Provence; Late Oligocene, Chattian, 27 Ma.

Франция, Экс-ан-Прованс, поздний олигоцен, шаттский ярус, 27 млн лет.

Tingis sp.

Tingis sp. Scudder, 1891: 449; Drake et Ruhoff, 1960a: 11; 1965: 404.

USA, Colorado, Florissant; Early Oligocene, Rupelian, ~ 33-34 Ma.

США, Колорадо, ранний олигоцен, рупельский ярус, 34 млн лет.

Tingidae indet.

Tingidae indet. Osborn, 1972: 332.

Great Britain, Shropshire, Church Stretton; Pleistocene, Late Devensian deposits, 135–620 thousands years.

Великобритания, Шропшир, местонахождение Чарч Стреттон; средний плейстоцен, 135–620 тыс. лет.

Family **Vianaididae** Kormilev, 1955

† Genus *Vianagramma* Golub et Popov, 2000

Vianagramma goldmani Golub et Popov, 2000.

Vianagramma goldmani Golub et Popov, 2000: 233, figs. 1-5.

Vianagramma goldmani: Wappler, 2003: 21

USA, New Jersey amber; Late Cretaceous, Upper Turonian, ~ 92 Ma.

США, янтарь Нью Джерси; поздний мел, верхний турон, ~ 92 млн лет.

† Genus *Vianathauma* Golub et Popov, 2003

Vianathauma pericarti Golub et Popov, 2003.

Vianathauma pericarti Golub et Popov, 2003: 112, figs. 2-4.

Vianathauma pericarti: Wappler, 2003: 21.

Hemiptera incertae sedis: Schuh, Cassis et Guilbert, 2006: 44.

USA, New Jersey amber; Late Cretaceous, Upper Turonian, ~ 92 Ma.

США, янтарь Нью Джерси; поздний мел, верхний турон, ~ 92

млн лет.

Summary

In the present paper the authors try to use an analysis of morphological characters of recent and fossil forms for the clarification of the rank of higher taxa in the superfamily Tingioidea and also phylogenetic relationships of these taxa. In addition, on the basis of known fossil taxa the history of the superfamily is considered starting from the beginning of Early Cretaceous. The study of the recent taxa was based on the materials preserved in Zoological Institute RAS (St.Petersburg, Russia), Zoological Museum of Moscow State University (Moscow, Russia), Voronezh State University (Voronezh, Russia), Smithsonian Institution (Washington, USA). Fossil taxa were studied basing on the collection of Paleontological Institute RAS (Moscow, Russia) and collections of the following foreign institutions and scientists: Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität (Hamburg, Germany), Deutsches Entomologisches Institut (Eberswalde, Germany), Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie (München, Germany), Museum Ziemi PAN (Warszawa, Poland), Department of Invertebrate Zoology, University of Gdansk (Gdansk, Poland), The Natural History Museum (London, United Kingdom), Tyrolen Museum Ferdinandeum (Innsbruck, Austria), American Museum of Natural History (New York, USA), Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense (Madrid, Spain), Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), H.W. Hoffeins and Ch. Hoffeins, C. Gröhn (Hamburg, Germany), H. Grabenhorst (Berlin, Germany), and E. Heiss (Innsbruck, Austria).

Composition and higher classification of the superfamily Tingioidea Laporte, 1832 (or family Tingidae within the superfamily Miroidea Hahn, 1833) have been poorly elaborated till now (Schuh, Štys, 1991; Lis, 1999; Golub, Popov, 2000, 2003; Golub, 2001; Schuh et al., 2006; Guilbert, 2012; Heiss, Guilbert, 2013). The composition of Tingioidea, if it is accepted as a

separate superfamily, is defined by different authors mainly depending on recognition of Vianaididae and Cantacaderidae as separate families or taxa of suprageneric rank within Tingidae.

Neotropical Vianaididae Kormilev, 1955 are considered by different authors either as a separate family closely related to Tingidae (Kormilev, 1955; Scudder, 1959; Carayon, 1962, 1977a, 1977b; Štys, Kerzhner, 1975; Kerzhner, 1981; Péricart, 1983; Froeschner, 1996; Péricart, Golub, 1996; Lis, 1999; Golub, Popov, 2000, 2003; Golub, 2001), or as a subfamily of the latter (Drake, Davis, 1960; Drake, Ruhoff, 1965; Schuh, Štys, 1991; Schuh, Slater, 1995; Schuh et al., 2006; Heiss, Guilbert, 2013).

The majority of authors consider Tingidae as a single family including two or three subfamilies: Tinginae Laporte, 1832, Cantacaderinae Stål, 1873, and sometimes Vianaidinae Kormilev, 1955 (Drake, Ruhoff, 1960, 1965; Froeschner, 1996; Péricart, Golub, 1996; Golub, 2001; Guilbert, 2004, 2012; Schuh et al., 2006; Perrichot et al., 2006; Heiss, Golub, 2013).

Subfamily Cantacaderinae is also subdivided by majority of authors into two tribes, Cantacaderini Stål, 1873 and Phatnomini Drake et Davis, 1960. However B. Lis (1999) elevated the tribe Cantacaderini Stål to the rank of an independent family Cantacaderidae and considered Tingoidea with three families, Tingidae, Cantacaderidae, and Vianaididae. The tribe Phatnomini was placed by her in the family Tingidae, but elevated to the rank of subfamily Phatnominae, along with Tinginae. Some authors accept the same classification (Guilbert, 2012; Heiss, Guilbert, 2013).

According to the opinion of the authors of this paper, superfamily Tingoidea includes four families: Tingidae Laporte, 1832, Vianaididae Kormilev, 1955, Ignotingidae Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005, and Hispanocaderidae Golub, Popov et Arillo, 2012. The first two families are known in both recent fauna and fossil state (Tingidae, since the Early Cretaceous and Vianaididae, since the Late Cretaceous); two other families are extinct from Mesozoic. On the basis of our own complex morphological and anatomical studies of the recent and fossil representatives of two closely related and best known Tingidae and Vianaididae as well as on the data of previous authors we are providing here a general diagnosis of the subfamily Tingoidea. Some specific characters of egg texture (Cobben, 1968) and karyotypes (Ueshima, 1979; Péricart, 1983; Grozeva, Nokkala, 2001) are also considered.

Preliminary data on evolutionary history of the superfamily Tingoidea and its families were provided in some papers mainly devoted to description of new taxa or a consideration of general directions of the superfamily evolution. Such papers are rather scanty and refer to certain historical pe-

riods (Drake, Davis, 1960; Golub, 2001, 2002; Golub, Popov, 1998, 1999, 2001, 2004, 2005, 2007, 2011, 2012; Zhang et al., 2005). In accordance with the catalog of Wappler (2003) and taking into account more recent descriptions of the taxa (Nel et al., 2004; Wappler, 2006; Golub, Popov, 2005, 2007, 2008, 2012), 63 fossil species from 35 genera of the superfamily Tingoidea (Ignotingidae, Tingidae, Hispanocaderidae, Vianaididae) were found up to now in the world fauna, including 3 species and 1 genus which remain formally undescribed. These numbers of known fossil taxa denote wide distribution of Tingoidea in the past and its relatively extensive morphological diversity (Golub, Popov, 1999).

It seems the Tingoidea originated in Late Jurassic. The oldest extinct monotypic family ***Ignotingidae*** Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005 was described from North East China (Layan, Shan'dun Province; Upper Jurassic (Late Tithonian) – Lower Cretaceous (Berriasian); 150-140 Ma). The most important morphological characters of this family basing on the only known species *Ignotingis mirifica* Zhang, Golub, Popov et Shcherbakov, 2005, are given below.

Judging from ventral position of the first segment of rostrum, its elongated form and caudal direction, Ignotingidae are similar with Miridae and Tingidae. The general morphology of Ignotingidae combines diagnostic features of the superfamilies Tingoidea and Miroidea, that supports a concept of close relation between Miridae and Tingidae basing on both comparative-morphological (Schuh, Štys, 1991; Schuh et al., 2006) and complex morphological/molecular-genetic analysis (Schuh et al., 2009). Ignotingidae are similar to Miridae in abdomen convex dorso-ventrally, very long antennae and legs, and vertical head, but well differ in the presence of areolate paranotum and vesicula, areolate structure of hemelytra, rotatory hind coxae, symmetrical pygophor, and fossula spongiosa of tibia.

However, a comparative analysis of all morphological features of Ignotingidae reveals that they should be placed in the superfamily Tingoidea. From the phylogenetic point of view, Ignotingidae demonstrate unique combination of the main synapomorphic features with Tingidae, such as areolation of hemelytra, presence of cellular paranota and vesicula on pronotum, common plan of venation of hemelytra, shortened tarsi, and rotatory hind coxae. A complex of plesiomorphic features of Ignotingidae is unknown in recent Tingidae and Vianaididae and includes a vertical head without protruding rostral bucculae and without spines on the dorsal surface (only in Tingidae), rostrum thick and not crowded to the ventral surface, absence of sternal laminae, 3-segmented tarsi, and exposed ovipositor.

Moreover, Ignotingidae have some apparently plesiomorphic features not found both in Tingidae and Miridae: fossula spongiosa of tibiae (probably) and rich venation of hemelytra. In some Thaumastocoridae (*Discocoris* Schuh et Slater, 1995) which seem to be closely related to Tingioidea (Kerzhner, 1981), rostrum is also thick and a comparative length of antennae segments is similar to those of Ignotingidae (the second segment is longer than the third and fourth taken together). However, Ignotingidae differ from Thaumastocoridae in not extended mandibular bucculae, elongated 1st segment of rostrum, 3-segmented tarsi, symmetrical pygophor, caudally directed parameres, and lacinate ovipositor.

The Ignotingidae probably represent one of the groups from the ancestral phylogenetic line of Tingioidea. The specific features of their morphology indicate that Tingioidea descended from primitive ancestors with symmetrical genitalia, rich venation of hemelytra and presence of tibial fossula spongiosa or a modification of this structure. Thus, it may be preliminary concluded that the superfamily Tingioidea arose not later than in the end of Jurassic and it started with the formation of its main features, e.g. areolate structure of hemelytra and vesicula and para-nota of pronotum.

The family **Tingidae** Laporte, 1832 is considered consisting of two subfamilies, Tinginae Laporte, 1832 and Cantacaderinae Stål, 1873 (Cantacaderidae sensu Lis). In the present study, we did not include in the analysis of phylogenetic relationships of the higher taxa the characters of monotypic fossil subfamily Tingiometrinae Heiss, Golub et Popov, 2015 a recently described from Burmese amber, because its taxonomic status remains vague (Heiss et al., 2015). We suppose the subfamily Tinginae consists of the tribes Tingini Laporte, 1832, Ypsotingini Drake et Ruhoff, 1965, Litadeini Drake et Ruhoff, 1965, and Agrammatini Douglass et Scott, 1865; the subfamily Cantacaderinae, of the tribes Cantacaderini Stål, 1873, Phatnomini Drake et Davis, 1960, and Golmoniini Popov, 1989.

The most ancient representatives of Tingidae are known from the Early Cretaceous of Asia. They were attributed to the subfamily Cantacaderinae, the genera *Sinaldocader* Popov, 1989 (*S. drakei* Popov, 1989, Early Cretaceous of Mongolia; *S. ponomarenkoi* Golub et Popov, 2008, Early Cretaceous of Transbaikalia; *S. rasnitsyni* Golub et Popov, 2012, Late Cretaceous of Kazakhstan) and *Golmonia* Popov, 1989 (*G. pater* Popov, 1989, Early Cretaceous of Mongolia). *Sinaldocader* differs from all other genera of Cantacaderinae in the following characters: (1) three large closed cells arranged in a row along the discoidal area and separated from each other in transverse protruding veins (basal, radial, and medial, according to Popov, 1989); (2) vein *R+M* apically divided into *R* and *M* running angularly to

each other; (3) pronotum without flattened lateral margins (paranota). *Golmonia* has a unique set of characters some of which it shares with Tingidae and other related recent and fossil families, but a complex of these characters differs it from all those families.

The morphological similarity of *Sinaldocader* and *Golmonia* is supported by the presence of large closed cells at the discoidal area of hemelytra and in the absence of stenocostal area (the latter is also typical for all genera of the tribe Phatnomini). However, there are also significant differences between these two Cretaceous genera: (1) in *Golmonia*, large closed areolae at the discoidal area of hemelytra are located in two rows – basal and radial areolae are located one after another along hemelytra from its base, while medial areola is behind them; (2) *R+M* vein not bifurcated apically.

Golmonia, having significant features of Tingidae, at the same time differs from all representatives of its both subfamilies (except of *Sinaldocader*) in the division of discoidal area into 3 large cells. From Tinginae this genus also differs in the absence of a hind projection of pronotum (therefore by scutellum opened from above) and in usually much longer rostrum. In Vianaididae (Vianaidinae sensu Drake et Davis, 1960), the head also lacks the spines and hemelytra are subdivided into areas, but the head not elongated and discoidal area not divided into 3 large cells. In the absence of head spines *Golmonia* is similar with members of two other Cretaceous families, Ignotingidae and Hispanocaderidae; in addition, *Ignotingis* also has discoidal area subdivided into several large cells located in two rows. However, *Golmonia* differs from *Ignotingis* (judging only by well visible features) in an elongated head and much longer and thinner rostrum, the absence of paranota and dorsal areolate structures, and discoidal area of hemelytra with only 3 large cells (4, in *Ignotingis*).

The similarity of *Golmonia* with Thaumastocoridae, and especially with *Thaicoris seldaceki* Kormilev, 1969 (Heiss, Popov, 2002), the only known recent representative of the subfamily Thaicorinae, can be seen in the fine areolation similar to punctuation and division of corium into areas with large cells inside them. The main differences of *Golmonia* from *Sinaldocader* (and Tingoidea as a whole) are their symmetrical genitalia, the absence of expanded mandibular plates and another type of hemelytra division by veins.

The above mentioned comparative morphological analysis of the fossil representatives of Tingoidea shows that the origin and the initial stages of evolution of this superfamily occurred in very early Cretaceous or more likely in the Late Jurassic. In the Upper Cretaceous the development of the family Tingidae and expansion of its generic composition continued.

Two monotypic genera of Tingidae, *Spinitingis* Heiss et Guilbert, 2013 and *Burmacader* Heiss et Guilbert, 2013, were described from the Burman amber (Albian-Senomanian; 113-94 Ma). The first genus was referred to the tribe Phatnomini, as part of the subfamily Tinginae (Heiss, Guilbert, 2013). Judging from the main morphological features its type species, *S. erenbergeri* Heiss et Guilbert, 2013, is really belongs to Phatnomini. The second genus was not referred to any of the subfamilies; the authors assumed that it occupies an intermediate position between Vianaidinae and Tinginae+Cantacaderinae. However, the original description, high quality photographs, and drawing of the type species, *B. multivenosus* Heiss et Guilbert, 2013, provide enough data to its placement in Vianaididae. The following features support this decision: peritreme of scent-glands openings Y-shaped; sutural area of hemelytra very narrow turning into 1 row of tiny areolae along the border of membrane; areolae on the rest part of hemelytra absent. On the whole, *Burmacader* shows significant similarity with the Upper Cretaceous *Vianagramma* Golub et Popov, 2000 (Vianaididae) described from New Jersey (North America). However, the authors supporting the hypothesis of the origin of Vianaidinae sensu Drake et Davis in North America (Guilbert, 2012), preferred to place it provisionally in the family Tingidae without specifying the systematic position.

Ambarcader eugenii (Perrichot, Nel, Guilbert et Néraudeau, 2006) was described from the French Upper Cretaceous amber (Cenomanian; 100.5-93 Ma); the species seems to be related to the recent genus *Phatnoma* Fieber, 1844 (Phatnomini, Cantacaderinae). From the same deposit a new fossil family Ebboidae, originally placed in Tingoidea, was also described (Perrichot et al., 2006). Later Golub and Popov (2008) shown that the characters of this monotypic family are similar with those of Plokiophylidae (or Microphysidae as well), but not of Tingoidea which taxonomically distant from Plokiophylidae.

Recently *Sinaldocader rasnitsyni* (Golub et Popov, 2012) from the deposit in Kzyl-Djar (southwest Kazakhstan, Turonian; 93.9-89.8 Ma) was described by the authors. However, a more careful investigation of the holotype of this species has shown that it significantly differs from two Early Cretaceous species of *Sinaldocader* and deserves the rank of a separate genus existing 50 million years later.

The monotypic family **Hispanocaderidae** Golub, Popov et Arillo, 2012 has been described from the collection of Early Cretaceous amber kept in the Álava Museum of Natural Sciences Vitoria, Spain (Upper Albian amber of Alava somewhat older than 100 Ma). Similarity of Hispanocaderidae with the representatives of subfamily Cantacaderinae (Tingidae)

is confirmed by the following diagnostic features: strongly elongated head; bucculae open in front; pronotal posterior projection absent; scutellum exposed from above. In addition there is a short transversal groove passing from scent gland pore to costal area of hemelytron. This complex of three interrelated structures corresponds to a primitive (or secondary simplified, which is less probable) condition of ostiolar-stenocostal system which is described in the recent Australian genus *Carldrakeana* Froeschner, 1996 (Cantacaderinae).

At the same time, Hispanocaderidae have a complex of mainly plesiomorphic features differing them from all Tingidae: second segment of antennae longer than the other segments; eyes large, covering from below a considerable part of ventral (gular) surface of the head; ocelli present; strongly prominent lateral outgrowths placed behind eyes; rostrum of "probing" type with the longest 3rd segment thickened at base; pro-, meso- and metasternal lamelli bounding rostrum laterally absent; veins *R+M* and *CuA* reaching the apex of hemelytron independently. On the whole, the degree of differences of Hispanocaderidae from three other families of Tingoidae is not lower than differences between Tinginae and Cantacaderinae. According to all characters of Hispanocaderidae the family may represent, along with Ignotingidae, an ancestral group for the recent Cantacaderinae. The above assumption is supported by the rudimentary state of ostiolar-stenocostal system in *Hispanocader* in which stenocostal area is not yet separated. In this respect the recent genus *Carldrakeana* occupies an intermediate position between Hispanocaderidae and Cantacaderinae.

Family **Vianaididae** Kormilev, 1955 has only one reliably known North American fossil representative, *Vianagramma goldmani* Golub et Popov, 2000. It was described from the New Jersey amber (Upper Cretaceous, Turonian; 93.9-90 Ma). The second species, *Vianathauma pericarti* Golub et Popov, 2003, was also described from the same Late Cretaceous amber and originally referred to the same family. However, later on a careful study of the holotype of *V. pericarti* reasonably called the inclusion of this species into Vianaididae in question (Schuh et al., 2006). On the basis of both morphological (for recent and fossil forms) and anatomical (only for recent forms) features the authors elaborated a detailed key for separation of the families Vianaididae and Tingidae.

In the Late Cretaceous North American fauna the family Vianaididae having a cellular and punctate structure of coverings was already present. The development of its main morphological features had been completed in general at that time, i.e. at the end of Mesozoic. Only in brahypterous forms, due to a concealed life style and myrmecophilia acquired at

the end of Mesozoic or already in the Cenozoic, eyes reduced and body became coleopteran-shaped.

Judging from the type localities of the oldest taxa, formation of superfamily Tingoidea in Cretaceous of Eurasia and North America occurred in different ways and in different time. Three closely related families, Ignotingidae, Hispanocaderidae and Tingidae, have formed already in Early Cretaceous of Eurasia. The Ignotingidae clearly show the features of both Tingoidea and Miroidea, and maybe Reduvioidea as well, if the presence of tibial fossula spongiosa will be confirmed. In Hispanocaderidae, some features of Cantacaderinae (Tingidae) and, slightly less, of Ignotingidae are mixed.

The historical development of superfamily Tingoidea in Eurasia took place mainly on a large subarid territory extended in longitudinal direction with dispersed centers of formation of different families. The data available testify that the oldest Early Cretaceous family Ignotingidae has been distributed in the easternmost Asia (China). Tingidae (*Golmonia* and *Sinaldocader*, Cantacaderinae) began its evolution in the Central and Eastern Asia (Mongolia and Transbaikalia). In the Late Cretaceous, Tingidae also appeared in Western Europe (*Ambarcader*). The extinct family Hispanocaderidae, which is closely related to Tingidae, appeared in south-eastern Europe (Spain).

The only Late Cretaceous representative of Vianaididae is known from North America in the same latitudes as Cretaceous representatives of Eurasian Tingoidea. Most probably the penetration of this family to South America took place already in Cenozoic, and a change of the northern boundary of its range began in Oligocene, thanks to the appearance of land bridge between the continents, as well as differentiation and cooling of the climate in northern hemisphere.

The fauna of Tingoidea in Cenozoic of Eurasia is characterized by the absence of two Cretaceous families (Ignotingidae and Hispanocaderidae), a complete change of the generic composition of Cantacaderinae as the oldest recent subfamily of Tingidae, and the appearance of the first representatives of subfamily Tinginae. In Cenozoic a sharp increase in the diversity of the Tingidae with a gradual growth of domination of the representatives of Tinginae took place. There is no doubt that the cardinal changes in the taxonomic composition of Tingoidea, and in entomofauna as a whole, was connected with a largest floristic change of Mezophyticum to Kainophyticum, which took place since the Middle Cretaceous.

Already in Paleogene, according to the type localities of the known species, Tingidae were rather widely spread in both Old and New Worlds

(Scudder, 1881, 1890; Cockerell, 1914; Drake, 1950; Golub, Popov, 1998; Wappler, 2003; etc.; see also “The Annotated List of Fossil Tingioidea...” in the present article). In total, 24 species of 15-16 genera were described from Eocene, 23 species from 13 genera, from Oligocene-Miocene, and 4 species from 2 genera (including species with uncertain systematic position), from Holocene.

For the Eocene-Miocene fauna of Eurasia the most of Tingidae taxa are known from Europe. According to the available material, mostly preserved in the Baltic amber, it was precisely Middle Europe where the development of new forms could be most intensive. At that time, the representatives of archaic subfamily Cantacaderinae predominated (4 species of *Paleocader* from the recent tribe Cantacaderini and 16 species of 11 genera from the recent tribe Phatnomini), but 3 monotypical extinct genera of Tinginae were also revealed. It should be noted that all the genera of Cantacaderinae and Tinginae discovered in Eocene are not represented in recent fauna. Most probably, the eocenic Cantacaderinae were connected with different coniferous plants (Coniferae), like the other group of Hemiptera, Isometopinae (Miridae), which was quite numerous in the Eocene ambers of the Baltic region, Ukraine, and Germany (Popov et al., 2011).

An important morphological feature of some Eocene genera of Tingidae is a combination of characters known in the related taxa of a higher rank. In particular, the genus *Intercader* Golub et Popov, 1998 combines features of the tribes Cantacaderini and Phatnomatini, while the genus *Tingicader* Golub et Popov, 1998 combines features of Phatnomatini (Cantacaderinae) and Tinginae (Golub, Popov, 1998).

At the generic level the eocenic Phatnomatini have much greater morphological diversity as compared to Cantacaderini (Golub, Popov, 1998, 2005; Golub, 2001). This proves that in Eocene the tribe Phatnomini was the most progressive group of the subfamily Cantacaderinae. The genus *Intercader*, judging from its four species described from different localities and, probably, from different periods of the Tertiary, demonstrates rather weak interspecific differences.

The diversity of some genera, especially of Cantacaderinae, and occurrence of transitional forms between suprageneric taxa of Tingidae indicate that in Eocene of Middle Europe the development of new forms was rather intensive. It is in Eocene or even still earlier, in Paleocene, the differences between higher taxa of the family (Cantacaderini, Phatnomini and Tinginae) probably reached the recent level. Later the intensive adaptive radiation of the subfamily Cantacaderinae (in both tribes, Cantacaderini and Phatnomini) shifted to much more southern regions.

The subfamily Tinginae in Eocene occupied subordinate position as compared to Cantacaderinae and included, in accordance with available data, only 3 monotypic genera *Archeipopovia* Golub, 2001, *Chorotingioites* Wappler, 2003, and *Oblongomorpha* Wappler, 2003. Among them *Archeipopovia*, having a combination of apomorphic and plesiomorphic features, seems to be comparatively close to the recent Palearctic genus *Acalypta* Westwood, 1840 (Golub, 2001). Genus *Chorotingioites* may be approached with the Palearctic genus *Tingis* Fabricius, 1803, in spite of the author of its original description who put it closer to genera of the tribe Ypsotingini Drake, 1964, whose type genus *Ypsotingis* Drake, 1947, is represented in the Oriental fauna. The genus *Oblongomorpha* is habitually similar to the Oriental and Ethiopian genera of the tribe Litadeini Drake et Ruhoff, 1965.

The evolution of the morphological characters typical for Tingidae passes in two main directions. The first one is an increasing of diversity of some structures which have been formed earlier. Such process took place on both species and generic level (*Paleocader*, *Intercader*, *Parasinalda*) and led to changes in form of paranota, quantity and form of head spines, and areolation of hemelytra. The second direction, the development of hind projection of pronotum, should be considered as general for the largest subfamily Tinginae. This peculiar feature became one of the main distinctive features of the subfamily; as a tendency it can be observed in many genera and in some species within the genus. As a whole, recent taxa of Tingidae of suprageneric rank, and partially of the generic rank as well, with all their diagnostic morphological features most probably formed not later than in Paleocene.

From Eocene to Miocene in Eurasia almost full change of the taxonomic composition and a considerable change of the structure of Tingidae fauna happened (Golub, Popov, 2005, 2007). In Oligocene-Miocene, as compared to Eocene, the ratio of its two subfamilies in the temperate zone of Eurasia sharply changed in favor of Tinginae. As for recent representatives of Cantacaderinae, they are distributed almost exclusively in tropical and subtropical regions, while Tinginae, all over the world.

Most probably, the retreating of the northern border of Cantacaderinae range to the south and an extensive adaptive radiation of Tinginae took place simultaneously since Oligocene, alongside with the increasing of continental character of the climate, especially in the inner parts of Eurasia. In Late Oligocene, Early and Middle Miocene (the period of about 16 Ma) in North Eurasia the quazitropical zone broke into subtropical and warm temperate zones (Sinitsyn, 1980). The sectoral zonality became already quite marked earlier, in Paleocene, Eocene and Early Oligocene.

In Oligocene and Miocene of both hemispheres the fauna of Tingidae was already represented by recent genera of Tingidae: *Derephysia* Spinola, 1837 (West Europe: Spain) and *Dictyonota* Curtis, 1827 (East Siberia, and Primorskiy Krai) in Eurasia, *Eocader* Drake et Hambleton, 1934 (Cantacaderinae) and *Leptopharsa* Stål, 1873 (Tinginae) in Central America. The representatives of some genera, in particular, the Miocene *Eocader babirussus* Golub et Popov, 2000, were rather abundant judging from its frequency in amber inclusions.

Paleoclimatic data and the character of distribution of the majority of recent representatives of genera *Dictyonota* and *Derephysia* known already in Oligocene and Miocene, as well as the predominant ecological habit of the latter show that in Miocene in the wide areas in the middle part of Eur-Asia the Palearctic fauna of Tingidae was mainly arid and subarid (Golub, 2001). Its development, in a considerable degree, pertained to submontane-mountain landscapes with subtropical climate and gradually increasing aridization. The primary subtropical Palearctic fauna of Tinginae that formed in Oligocene, in the area of Ancient Mediterranean already in Paleogene had the possibility to differentiate into pra-steppe (savanna) ones under mediterranean subarid conditions of West Kazakhstan and into arid and extra-arid ones under the conditions of Central Asian and then Middle Asian semi-deserts and deserts. It seems that the main way of faunogenesis of the arid complex, and in autochthonous diversification of Palearctic Tinginae in general, was connected with the faunistic complex of Paleogene savannas which formed mainly on elevated parts of land early covered by the Tethys Sea. In general, different zoogeographical regions in their present state are saturated by steppe elements, while the Tinginae fauna of Scythian (Eurasian steppe) region has broadest zoogeographical connections in Palearctic. The beginning of formation of semi-desert and desert fauna of Tingidae should be referred to not later than the beginning of Miocene, because that time the semi-desert climatic regime has already established itself (Emelyanov, 1972; Sinitsyn, 1980). In Pliocene, when warm temperate zone expanded from the north onto the deserts of Central Asia and the former Middle Asia, and warm temperate semi-deserts and deserts began established, extra-arid fauna of the family has probably been mainly formed. Mainly autochthonous formation of the arid complexes of Tingidae was assured by considerable isolation of arid territories in the southern Palearctic connected with upraising of Tibet and Himalayas in Paleogene and Neogene.

The Quarternary fauna of Tingidae remain studied very insufficiently (mainly because of taphonomic reasons) and only four species with

rather uncertain systematic position were found till now. The greater part of recent fauna of the northern hemisphere is connected with subboreal and especially subtropical zones.

Литература

- Голуб В.Б. 1974.** Клопы-кружевницы рода *Galeatus* Curt. (Heteroptera, Tingidae) фауны ССР и Монголии // *Энтомологическое обозрение*, **53** (2): 362-373.
- Голуб В.Б. 1975.** Обзор клопов-кружевницы рода *Dictyonota* Curt. (Heteroptera, Tingidae) фауны СССР и Монголии // *Насекомые Монголии*. Л.: Наука. Вып. **3**: 56-78.
- Голуб В.Б. 1981.** Новые и малоизвестные виды клопов-кружевниц (Heteroptera, Tingidae) с Дальнего Востока // *Труды Зоологического института АН СССР*, **105**: 118-127.
- Голуб В.Б. 2009.** Зоогеографическая структура фауны клопов-кружевниц (Heteroptera: Tingidae) Северного Кавказа и возможные пути ее формирования // *Кавказский энтомологический бюллетень*, **5** (2): 147-152.
- Голуб В.Б., Попов Ю.А. 2005.** *Sinalda applanata* sp.n., новый вид клопа-кружевницы из балтийского янтаря, и заметки об эволюции некоторых морфологических структур эоценовых Tingidae (Heteroptera, Tingoidea) // *Евразийский энтомологический журнал*, **4** (4): 279-282.
- Голуб В.Б., Попов Ю.А. 2007.** *Intercader saxonicus* sp. n., новый вид клопа-кружевницы из саксонского янтаря, и обсуждение эволюционных изменений фауны Tingidae (Heteroptera) Евразии с эоцена по миоцен // *Евразийский энтомологический журнал*, **6** (2): 223-228.
- Голуб В.Б., Попов Ю.А. 2011.** Основные этапы эволюции и филогенетические взаимоотношения полужесткокрылых надсемейства Tingoidea (Heteroptera) // *Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке»*. Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. СПб. С. 33.
- Голуб В.Б., Попов Ю.А., Соболева В.А. 2012.** Особенности фауногенеза меловых и кайнозойских полужесткокрылых насекомых надсемейства Tingoidea (Heteroptera) Евразии // *Биогеография: методология, региональный и методологический аспекты: материалы конференции*. Москва, 30 января–3 февраля 2012 г. М. С. 63-66.
- Емельянов А.Ф. 1972.** Обзор взглядов на историю формирования биоты центрально-азиатских пустынь // *Насекомые Монголии*. Л.: Наука. Вып. **1**: 11-49.

- Емельянов А.Ф. 1980.** Филогения и эволюция носаток подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae) // *32-е ежегодные Чтения памяти Н.А. Холодковского*. 1979 г. Л.: 1-95.
- Жерихин В.В., Сукачева И.Д. 1973.** О меловых насекомоносных “янтарах” (ретинитах) Севера Сибири // *24-е ежегодные чтения памяти Н.А. Холодковского*. 1971 г. Л.: 3-48.
- Жерихин В.В., Раутиан А.С. 2000.** Кризисы в биологической эволюции // *Анатомия кризисов*. М.: Наука. С. 29-50.
- Кержнер И.М. 1981.** *Полужесткокрылые семейства Nabidae*. Л.: Наука. 327 с. (Фауна СССР. Насекомые хоботные. Т. 13, вып. 2).
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. 1989.** *Природа мира: Ландшафты*. М.: Мысль. 504 с.
- Кириченко А.Н. 1939.** Настоящие полужесткокрылые (Hemiptera) Абхазии // *Материалы к фауне Абхазии*. Тбилиси. С. 123-164.
- Пучков В.Г. 1974.** *Беритиды, червоноклопи, пізмати́ди, підкорники і тингіди*. Киев: Наукова думка, 332 с. (Фауна України. Т. 21, вип. 4).
- Расницын А.П. 1988.** Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // *Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых*. М.: Наука. С. 191-207.
- Синицын В.М. 1965.** *Древние климаты Евразии. Часть I. Палеоген и неоген*. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 167 с.
- Синицын В.М. 1967.** *Введение в палеоклиматологию*. Л.: Недра. 232 с.
- Синицын В.М. 1980.** *Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое*. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 104 с.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974.** Палеонтология и охрана природы // *Природа*, (5): 82-91.
- Berendt G.C. 1845.** Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt // *Die im Bernstein befindlichen Organischen reste der Vorwelt*, 1 (1): 1-60.
- Carayon J. 1962.** Observations sur l'appareil odorifique des hétéroptères particulièrement celui des Tingidae, Vianaididae et Piesmatidae // *Cahiers des naturalistes*, N.S., 18 (1): 1-16.
- Carayon J. 1977a.** Caractères genereaux des Hemiptères Bryocorinae // Lavabre E.M. (ed.). *Les Mirides du Cacaoyer*. Paris. P. 13-14.
- Carayon J. 1977b.** Insemination extra-génitale traumatique // Grasse P.-P. *Traite de zoologie*. Т. 8, fasc. 5 (A). Paris. P. 351-390.
- Cobben R. 1968.** *Evolutionary trends in Heteroptera. Part. I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 475 p.

- Cockerell T.D.A. 1914.** New and little-known insects from the Miocene of Florissant, Colorado // *The Journal of Geology*, **22** (7): 714-724.
- Cockerell T.D.A. 1921.** Fossil arthropods in the British Museum // *Annals and Magazine of Natural History*, **8**: 541-545.
- Coope G.R. 1968.** An insect fauna from Mid-Weichselian deposits at Brandon, Warwickshire // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B (Biological Sciences), **254** (796): 425-456.
- Drake C. 1950.** Concerning the Cantacaderinae of the world (Hemiptera: Tingidae) // *Arthropoda*, **1** (2-4): 153-166.
- Drake C.J., Davis N.T. 1960.** The morphology, phylogeny, and higher classification of the family Tingidae, including the description of a new genus and species of the subfamily Vianaidinae (Hemiptera: Heteroptera) // *Entomologica Americana*, N.S., **39**: 1-100.
- Drake C.J., Ruhoff F.A. 1960a.** Lace-bug genera of the world (Hemiptera: Tingidae) // *Proceedings of the United States National Museum*, **112**: 1-105, 5 figs, 9 pls.
- Drake C.J., Ruhoff F.A. 1960b.** Tingidae: new genera, species, homonyms and synonyms (Hemiptera) // *Great Basin Naturalist*, **20** (1-2): 29-38.
- Drake C.J., Ruhoff F.A. 1961.** Synonymic changes and four new species of Tingidae (Hemiptera) // *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, **60** (3): 156-164.
- Drake C.J., Ruhoff F.A. 1965.** Lacebugs of the World: A Catalog (Hemiptera: Tingidae) // *United States National Museum Bulletin*, **243**: 1-634.
- Froeschner R.C. 1996.** Lace bug genera of the world, I: Introduction, subfamily Cantacaderinae (Heteroptera: Tingidae) // *Smithsonian Contributions to Zoology*, **574**: 1-41.
- Froeschner R.C. 2001.** Lace bug genera of the World, II: subfamily Tinginae: tribes Litadeini and Ypsotingini (Heteroptera: Tingidae) // *Smithsonian Contributions to Zoology*, **611**: 1-28.
- Germer E.F., Berendt G.C. 1856.** Die im Bernstein befindlichen Hemipteren und Orthopteren der Vorwelt // *Die im Bernstein befindlichen Organischen Reste der Vorwelt*. Berlin. S. 23-24.
- Golub V.B. 2001.** *Archeopopovia yurii* n. gen., n. sp. a new remarkable lace bug from Baltic amber, with some notes on phylogeny and classification of Tingidae (Heteroptera, Tingidae) // *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **85**: 263-276.
- Golub V.B. 2002.** Historical development of the superfamily Tingoidea // *Second Quadrennial Meeting of the International Heteropterists' Society, Abstracts*. St. Petersburg. P. 20.

- Golub V.B. 2004.** Two unknown nymphs of Cantacaderinae (Heteroptera: Tingidae) from Baltic and Ukrainian amber // *Prace Muzeum Ziemi*, (4): 93-96.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1998a.** Cantacaderid lace bugs from the Baltic Amber (Heteroptera: Tingidae, Cantacaderinae) // *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **81**: 223-250.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1998b.** Cretaceous and Paleogenic faunas of bugs of the superfamily Tingioidea of the Eastern and Western Hemispheres, their relationships and evolution // *First paleontomological conference. 30 August–4 September 1998. Abstracts*. Moscow. P. 7.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1999.** Composition and evolution of Cretaceous and Cenozoic faunas of bugs of the superfamily Tingioidea (Heteroptera: Cimicomorpha) // *AMBA projects AM/PFICM 98/1.99: Proceedings First International Palaeontomological Conference, 1998*. Moscow. P. 33-39.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2000a.** New cantacaderid lace bug from Dominican amber (Heteroptera: Tingidae, Cantacaderinae) // *Acta Geologica Hispanica*, **35**: 183-188.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2000b.** New Cenozoic lace bugs (Heteroptera: Tingidae) // *Paleontological Journal*, **34** (Suppl. 3): 290-297.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2000c.** A remarkable fossil lace bug from the Upper Cretaceous New Jersey amber (Heteroptera: Tingioidea, Vianaididae), with some phylogenetic commentary // Grimaldi D. (ed.). *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden. P. 231-239.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2002.** A new cantacaderid lace bug from Baltic amber, and a key to fossil Cenozoic species of the family Tingidae (Insecta: Heteroptera) // *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **86**: 245-252.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2003a.** The new fossil genus of Vianaididae (Heteroptera: Tingioidea) from Cretaceous amber of New Jersey; evolution of the family in the Late Cretaceous // *Acta zoologica cracoviensia*, **46** (suppl.): 109-116.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2003b.** Two new species of the lace bugs from Dominican amber (Heteroptera: Tingidae, Tinginae) // *Annals of the Upper Silesian Museum, Entomology*, (12): 101-110.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2004.** Classification and phylogeny of recent and fossil Tingioidea (Heteroptera) // *Third European Hemiptera Congress. St. Petersburg, June 8-11, 2004. Abstracts*. St. Petersburg. P. 39-40.

- Golub V.B., Popov Yu.A. 2005.** The third representative of the fossil genus *Intercader* from Baltic amber (Insecta: Heteroptera: Tingidae, Cantacaderinae) // *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **89**: 167-172.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2008.** A new species of Tingidae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia // *Paleontological Journal*, **42** (1): 86-89.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2012.** A new lace bug species of the genus *Sinaldocader* (Hemiptera: Heteroptera, Tingidae) from the Turonian of Southwestern Kazakhstan // *Paleontological Journal*, **46** (3): 258-261.
- Golub V.B., Popov Yu.A., Arillo A. 2012.** Hispanocaderidae n. fam. (Hemiptera: Heteroptera: Tingoidea), one of the oldest lace bugs from the Lower Cretaceous Álava amber (Spain) // *Zootaxa*, **3270**: 41-50.
- Golub V.B., Popov Yu.A., Guilbert É. 2008.** *Phymacysta stysi*, a new species of lace bug from Dominican amber (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae: Tinginae) // *Acta entomologica Musei nationalis Pragae*, **48** (2): 485-490.
- Grozeva S., Nokkala S. 2001.** Chromosome numbers, sex determining systems, and patterns of the C-heterochromatin distribution in 13 species of lace bugs (Heteroptera, Tingidae) // *Folia biologica* (Krakov), **49** (1): 29-41.
- Guilbert E. 2001.** Phylogeny and evolution of exaggerated traits among the Tingidae (Cimicomorpha, Heteroptera) // *Zoologica Scripta*, **30** (4): 313-324.
- Guilbert E. 2004.** Do larvae evolve the same way as adults in Tingidae (Insecta: Heteroptera)? // *Cladistics*, **20** (2): 139-150.
- Guilbert E. 2012.** Phylogeny of Cantacaderinae (Heteroptera: Tingidae) revisited after the description of a new genus and new species from New Caledonia // *European Journal of Entomology*, **109**: 111-116.
- Guilbert E, Damgaard J., D'Haese C.A. 2014.** Phylogeny of the lacebugs (Insecta: Heteroptera: Tingidae) using morphological and molecular data // *Systematic Entomology*, **39**: 431-441.
- Jepson J.E., Penney D., Green D.I. 2011.** First fossil *Phatnoma* (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae: Cantacaderinae), in Miocene amber from the Dominican Republic // *Zootaxa*, **2975**: 59-63.
- Heer O. 1853.** Die Insectenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien // *Nouveaux Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles*, **3** (4): 1-118.
- Heer O. 1865.** *Die Urwelt der Schweiz*. Friedrich Schulthess, Zürich. 628 p.

- Heiss E. 2002.** *Weitschatiella elenae* gen.n., sp.n., in Baltischen Bernstein (Heteroptera, Cantacaderidae) // *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **86**: 221-228.
- Heiss E. 2008.** *Paleocader serafini* sp.n., eine neue Cantacaderinae aus Baltischem Bernstein (Heteroptera, Tingidae) // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, **60**: 133-138.
- Heiss E. 2009.** *Amberobyrsa brandti* gen. n., sp. n. from Dominican amber (Hemiptera, Heteroptera, Tingidae) // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, **61**: 9-14.
- Heiss E. 2013.** *Paleocader gusenleitnerorum* nov.sp., neue Cantacaderinae aus Baltischem Bernstein (Hemiptera, Heteroptera, Tingidae) // *Linzer biologische Beiträge*, **45** (1): 689-695.
- Heiss E., Golub V.B. 2013.** Reconsideration of Baltic Amber „*Sinalda*“ with description of a new genus and species (Hemiptera, Heteroptera, Tingidae) // *Linzer biologische Beiträge*, **45** (2): 1865-1871.
- Heiss E., Golub V.B., Popov Yu.A. 2015.** A new subfamily, genus and species of Tingidae (Hemiptera: Heteroptera) from Burmese amber // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, **67**: 1-9.
- Heiss E., Guilbert É. 2013.** Two new genera and species of Tingidae from Cretaceous amber from Myanmar (Burma) (Hemiptera: Heteroptera) // *Zootaxa*, **3736**: 379-386.
- Heiss E., Popov Yu. 2002.** Reconsideration of the systematic position of Thaicorinae with notes on fossil and extant Thaumastocoridae (Hemiptera: Heteroptera) // *Polskie Pismo Entomologiczne*, **71** (3): 247-259.
- Herczek A., Popov Y., Perkovski E. 2011.** Another representative of the isometopin genus *Archemyionomma* (Hemiptera: Heteroptera: Miridae) from Late Eocene Rovno (Ukraine) amber // *Insect evolution in an Amberiferous and Stone Alphabet*. The Hague. P. 47-54.
- Hope F. 1847.** Observations on the fossil insects of Aix in Provence, with descriptions and figures of three species // *Transactions of the Entomological Society of London*, **4** (4): 250-255.
- Leston D., Pendergrast J.G., Southwood T.R.E. 1954.** Classification of the terrestrial (Geocorisae) // *Nature* (London), **174**: 91-92.
- Lis B. 1999.** Phylogeny and classification of Cantacaderini [= Cantacaderidae stat. nov.] (Hemiptera: Tingioidea) // *Annales Zoologici* (Warszawa), **49** (3): 157-196.
- Lis B. 2003.** Revision of the genus *Cantacader* Amyot et Serville, 1843 (Hemiptera: Heteroptera: Cantacaderidae) // *Polskie Pismo Entomologiczne*, **72** (Supplement): 1-222.

- Lutz H. 1984.** Beitrag zur Kenntnis der Unteroligozänen Insektenfauna von Céreste (Süd-Frankreich) // *Documenta naturae*, **21**: 1-25.
- Miyamoto S. 1961.** Comparative morphology of alimentary organs of Heteroptera, with the phylogenetic consideration // *Sieboldia*, **2** (4): 197-259.
- Nel A. 1992.** Nouveaux Tingidae fossils du Cénozoïque de France // *Biologie et evolution des insectes*, **98** (5): 97-104.
- Nel A., Waller A., De Ploëg G. 2004.** The oldest fossil Tingidae from the Lowermost Eocene amber of the Paris Basin (Heteroptera: Cimicomorpha: Tingoidea) // *Geologica Acta*, **2** (1): 37-43.
- Novák O. 1877.** Fauna der Cyprisschiefer des Egerer Tertiärbeckens // *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Wien. Bd. I. S. 5-25.
- Osborn P.J. 1972.** Insect faunas of Late Devensian and Flandrian age from Church Stretton, Shropshire. Part I. Late Devensian deposits // *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, Ser. B (Biological sciences). Vol. 263. P. 328-341.
- Perrichot V., Nel A., Guilbert É., Néraudeau D. 2006.** Fossil Tingoidea (Heteroptera : Cimicomorpha) from French Cretaceous amber, including Tingidae and a new family, Ebboidae // *Zootaxa*, **1203**: 57-68.
- Péricart J. 1983.** Hémiptères Tingidae euro-méditerranéennes // *Faune de France*. T. 69. 620 p.
- Péricart J., Golub V.B. 1996.** Superfamily Tingoidea Laporte, 1832 // *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region*. Vol. 2. Cimicomorpha I. Netherlands Entomological Society, Wageningen. P. 3-78.
- Popov Yu.A. 1989.** New Fossil Hemiptera (Heteroptera + Coleorrhyncha) from the Mesozoic of Mongolia // *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*, **3**: 166–181.
- Popov Yu.A., Kosmowska-Ceranowicz B., Herczek A., Kupryjanowicz J. 2011.** Review of true bugs (Insecta: Hemiptera, Heteroptera) from the amber collection of the Museum of the Earth of PAS in Warsaw with some remarks on heteropteran insects from Eocene European amber // *Polish Journal of Entomology*, **80**: 699-728.
- Schuh R.T., Slater J.A. 1995.** True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera) – Classification and Natural History. New York: Cornell University Press, Ithaca. xii + 336 p.
- Schuh R.T., Stýs P. 1991.** Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera) // *Journal of the New York Entomological Society*, **99**: 298-350.

- Schuh R.T., Cassis G., Guilbert É. 2006.** Description of the first recent macropterous species of Vianaidinae (Heteroptera: Tingidae) with comments on the phylogenetic relationships of the family within the Cimicomorpha // *Journal of the New York Entomological Society*, **114** (1-2): 38-53.
- Schuh R.T., Weirauch C., Wheeler W.C. 2009.** Phylogenetic relationships within the Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera): a total-evidence analysis // *Systematic Entomology*, **34**: 15-48.
- Scudder G.G.E. 1959.** The female genitalia of the Heteroptera: morphology and bearing on classification // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **111** (14): 405-467.
- Scudder S.H. 1881.** The Tertiary lake-basin at Florissant, Colorado, between South and Hayden Parks // *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey Territories*, **6** (1): 279-300.
- Scudder S.H. 1890.** The Tertiary insects of North America // *Report of the United States Geological Survey of the Territories*, **13**: 1-734.
- Scudder S.H. 1891.** Index to the known fossil insects of the world including myriapods and arachnids // *United States Geological Survey Bulletin*, **71**: 1-774.
- Serres M. 1829.** *Géognosie des terrains Tertiaires*. Montpellier. 277 p.
- Stål C. 1860.** Bidrag till Rio Janeiro-Traktens Hemipter-Fauna. I // *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **2** (7): 1-84.
- Stýs P., Kerzhner I. 1975.** The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera // *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, **72** (1): 65-79.
- Szwedo J., Drohojowska J., Popov Yu.A., P. Wegierek, in press.** Aphids, Cicadas, Froghoppers, Leafhoppers, Planthoppers, Plantlice, true bugs, and White flies (Insecta: Hemiptera) from the Insect Limestone (Early Oligocene) of the Isle of Wight, UK. // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.
- Ueshima N. 1979.** Insecta 6. Hemiptera II: Heteroptera. Tingidae. Animal Cytogenetics // *Gebrüder Borntraeger*. Vol. 3. Berlin, Stuttgart. P. 35.
- Wappler T. 2003.** New fossil lace bugs (Heteroptera: Tingidae) from the Middle Eocene of the Grube Messel (Germany), with a catalog of fossil lace bugs // *Zootaxa*, **374**: 1-26.
- Wappler T. 2004.** The first lace bug (Insecta: Heteroptera: Tingidae) from the Lower Oligocene deposits near Céreste, France // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **5**: 278-288.
- Wappler T. 2006.** *Lutetiacader*, a puzzling new genus of cantacaderid lace bugs (Heteroptera: Tingidae) from the Middle Eocene Messel Maar, Germany // *Palaeontology*, **49** (2): 435-444.

- Wappler T. 2007.** Die Fossilgeschichte der Heteroptera – ein Überblick // *Meinzer Naturwissenschaftliches Archiv*, **31**: 47-61.
- Zhang J.F. 1989.** *Fossil insects from Shanwang, Shandong, China*. Shandong Science and Technology Publishing House, Jinan. 459 p.
- Zhang J.F., Golub V.B., Popov Yu.A., Shcherbakov D.E. 2005.** Ignotin-gidae fam. nov. (Insecta: Heteroptera: Tingoidea), the earliest lace bugs from the upper Mesozoic of eastern China // *Cretaceous Research*, **26** (5): 783-792.

Виктор Борисович Голуб и Юрий Александрович Попов

**Историческое развитие и вопросы
классификации полужесткокрылых
насекомых надсемейства *Tingoidea*
(Hemiptera: Heteroptera, Cimicomorpha)**

Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 66.
Доклад на шестьдесят шестых ежегодных чтениях
5 апреля 2013 г.

Утверждено к печати
Президиумом Русского энтомологического общества
3.04.2015

Изготовитель оригинал-макета *С.Ю. Синёв*

Подписано к печати
Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Формат 60x84 1/16. Печ. л. 5.75. Тираж 150 экз.

Русское энтомологическое общество
Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1