На правах рукописи

Гапон Дмитрий Александрович

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР МИРОВОЙ ФАУНЫ КЛОПОВ-ЩИТНИКОВ (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) ПОДСЕМЕЙСТВ ASOPINAE И PODOPINAE

03.00.09 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2008

Работа выполнена в лаборатории систематики насекомых
Зоологического института РАН.

Научный руководитель

доктор биологических наук, профессор Кержнер Изяслав Моисеевич.

Официальные оппоненты

доктор биологических наук, профессор Клюге Никита Юльевич,

доктор биологических наук, профессор Голуб Виктор Борисович.

Ведущая организация

Палеонтологический институт РАН.

Защита состоится 23 декабря 2008 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу:

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.
Факс: (812) 328-29-41.
E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан 20 ноября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Щитники (Pentatomidae) – третье по величине семейство отряда полужесткокрылых (Heteroptera), включающее около 800 родов и немногим меньше 5000 видов (Schuh, Slater, 1995; Rider, 2006). Распространены щитники всесветно, но особенно широко представлены в тропических регионах. Они играют важную роль во многих наземных природных и искусственных экосистемах. Ряд видов этой группы при массовом размножении причиняет вред сельскохозяйственным культурам; некоторые хищные виды используются человеком как энтомофаги. Несмотря на крупные размеры и доступность для изучения морфологических признаков, классификация щитников в целом разработана еще очень слабо. Филогения этого семейства практически не выяснена совсем. В настоящее время Pentatomidae делятся на 10-11 подсемейств. Из них 9-10 – это небольшие, очевидно, естественные группы, включающие от 1 до 300 видов, и одно большое, по-видимому, пара- или полифилетическое подсем. Pentatominae, включающее 621 род и более 3000 видов, не вошедших в состав остальных подсемейств. В настоящее время наибольшие сложности связаны с классификацией подсемейств Pentatominae, Podopinae и Stiretrinae (Asopinae)*. Последние две группы были выбраны в качестве объекта настоящей работы.

Podopinae Amyot et Serville, 1843 – это всесветно распространенная группа, широко представленная в Палеарктике, насчитывающая 64 рода и 255 видов. Это подсемейство характеризуется темной окраской тела, видимыми сверху антеннальными бугорками, 4- или 5-члениковыми антеннами, боковыми углами переднеспинки в виде зубца или бугорка, 3-члениковыми лапками, удлиненным и расширенным щитком, доходящим до перепонки или даже до вершины брюшка, закрывающим большую часть надкрылий (Schuh, Slater, 1995). В литературе неоднократно высказывались сомнения в естественности этого таксона, и некоторые авторы разделяют его на две не связанные друг с другом группы. Авторы, считающие Podopinae монофилетическим таксоном, выделяют в нем от двух до пяти триб. Stiretrinae (Asopinae) Amyot et Serville, 1843 – общепризнанно голофилетическая группа, распространенная во всех фаунистических регионах мира, особенно богато представленная в тропиках, насчитывающая 297 видов и 69 родов (Thomas, 1992, 1994). Представители этого подсемейства характеризуются хищным образом жизни и связанным с этим преобразованиеми хоботка, основание нижней губы которого сближено с основанием верхней губы, хоботковых пластинок, задние концы которых сомкнуты, и сочетанием в терминалиях самцов хорошо выраженной апикальной части теки и парандриев пигофора (Кержнер, Ячевский, 1964; Thomas, 1992). Это подсемейство традиционно делилось на две трибы Asopini и Discocerini. К последней из них были отнесены 2 рода: *Discocera* Lap. и *Stiretrus* Lap., а все остальные роды подсемейства относились к номинативной трибе. Эта классификация в настоящее время не используется по причине неестественности ее групп (Thomas, 1992).

Для решения вопроса о монофилии Podopinae, уточнения надродовой классификации этого подсемейства и для разработки классификации Stiretrinae необходимо реконструировать эволюционные связи внутри этих групп, что в свою очередь требует поиска новых фиилогенетических признаков. В связи с этим были поставлены следующие цели и задачи.

Цели и задачи работы. Цель работы – реконструкция филогении и построение классификации подсемейств Podopinae и Stiretrinae в масштабе мировой фауны. Задачи исследований: 1) изучение внешней морфологии имаго и строения наружных и внутренних эктодермальных гениталий самцов и самок; 2) установление гомологизации генитальных структур и поиск новых признаков, значимых для филогенетики и систематики групп; 3) переописание всех доступных видов и родов изучаемых групп; 4) реконструкция филогенетических связей внутри изучаемых групп на основании выделенных морфологических признаков; 5) уточнение и разработка классификации Podopinae и Stiretrinae; 6) изучение распространения и истории расселения рассматриваемых групп.

---

* В настоящей работе для этой группы используется валидное название Stiretrinae (см. раздел 1.3.1).

Научная новизна. Для большинства видов Podopinae и Stiretrinae впервые дано описание эктодермальных гениталий самцов (включая полностью раздутые эдеагусы) и самок. Некоторые структуры гениталий обоих полов (лопасти и склериты конъюнктивы, склериты гинатриума) описываются впервые. Прослежены основные закономерности морфологической эволюции; на основании выделенных таксономических признаков впервые реконструированы филогенетические связи внутри изучаемых подсемейств. Подтверждена естественность подсемейства Podopinae. Значительно пересмотрена надродовая система Podopinae и предложена оригинальная классификация Stiretrinae. Пересмотрен объем почти всех триб обоих подсемейств. Описано 6 новых родов, 1 подрод и 6 новых видов. Для 8 видовых названий изменено сочетание с родовым названием. Одно название группы рода и 3 видовых названия признаны младшими синонимами.

Теоретическая и практическая ценность. Полученные результаты являются вкладом в изучение филогенеза и разработку естественной системы Heteroptera. Они могут быть использованы в работах по морфологии и филогенетике инфраотряда Pentatomomorpha и других групп полужесткокрылых, при составлении ключей для определения щитников. Также они могут использоваться в общих и специальных курсах по энтомологии в высших учебных заведениях.

Апробация результатов и публикации. Материалы, вошедшие в диссертацию, докладывались на Втором и Третьем съездах Международного гетероптерологического общества (Second and Third Quadrennial Meeting of the International Heteropterists' Society. Russia, St. Peterburg, 2002; Nederland, Wageningen, 2006), на XII и XIII съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2003; Краснодар, 2007), на 3-м европейском съезде, посвященном сосущим насекомым (Third European Hemiptera Congress, Russia, St. Peterburg, 2004) и на семинарах лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН. По теме диссертации опубликованы 16 работ, из них 9 работ – в журналах, рекомендованных ВАК; 1 работа находится в печати.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав и приложений, содержащих описания таксонов и рисунки, изложена на 976 страницах машинописного текста (из них 178 – основного текста), содержит 9 таблиц и 590 рисунков. Список литературы включает 124 работы, из них 108 – на иностранных языках.

Автор выражает сердечную благодарность своим учителям Изяславу Моисеевичу Кержнеру, Александру Федоровичу Емельянову и Юрию Генриховичу Арзанову, а также сотрудникам отделения полужесткокрылых Зоологического института РАН, Ф.В. Константинову и всем, кто способствовал получению материала для настоящей работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения Pentatomidae.

1.1. Общая история изучения Pentatomidae. В разделе описываются основные этапы истории формирования системы Pentatomidae.

1.2. История изучения подсемейства Podopinae. Первый вид подсемейства Podopinae, *Graphosoma lineatum*, был описан Линнеем в 1758 году в роде *Cimex*. К концу XVIII века Фабрициусом, Гмелином и Кириллусом были описаны еще 9 видов этой группы в этом же роде. В 1833 году Лапорт установил первые три рода подопин: *Graphosoma*, *Trigonosoma* и *Podops*. Впервые типифицированное, но не унифицированное название «Podopides» для этого таксона использовали Амьо и Сервилль (Amyot et Serville, 1843). Основные взгляды на классификацию Podopinae можно разделить на следующие группы. 1. Концепции полифилии Podopinae. 1.1. *Отнесение родов подопин к разным семействам*. Фибер (Fieber, 1861), Летерри и Северен (Lethierry, Severin, 1893), Вагнер (Wagner, 1961), Эккерляйн и Вагнер (Eckerlein, Wagner, 1970) часть родов современных подопин относили к сем. Scutelleridae, другую часть выделяли в подсем. Podopinae в составе сем. Pentatomidae. 1.2. *Отнесение родов подопин к разным подсемействам Pentatomidae*. Гулде (Gulde, 1934) включал трибу Podopini в подсем. Pentatominae, а трибы Trigonosomini и Gra-

phosomini – в подсем. Graphosominae. Лестон (Leston, 1953) рассматривал роды подопин в составе трибы Tarisini, включенной в подсем. Pentatominae, и в подсем. Podopinae. Гросс (Gross, 1975) распределил роды подопин между двумя разобщенными группами подсем. Pentatominae. Гапуд (Gapud, 1991) разделил роды подопин на три группы. Группу Podopinae 1 (*Amaurochrous*, *Scotinophara* и *Ventocoris*) он сближает с группой Holcostethus-Peribalus (Pentatominae), Podopinae 2 (*Podops*) и Podopinae 3 (*Ancyrosoma*, *Cyptocoris* и *Graphosoma*) рассматривает как сестринские. 2. Концепции монофилии Podopinae. 2.1. *Разделение на две трибы*. Шутеден (Schouteden, 1905-1906) в знаковой для изучения подопин работе рассматривал подсемейство Graphosomatinae, которое разделил на две трибы: Podoparia и Graphosomataria с 16 и 27 родами соответственно. 2.2. *Разделение на четыре и пять триб*. Столь (Stål, 1872) распределил роды подопин по трибам Tarisaria (*Tarisa*), Podoparia (*Podops* и *Scotinophara*), Trigonosomaria (*Vilpianus*, *Trigonosoma* и *Crypsinus*) и Graphosomaria (*Ancyrosoma*, *Sternodontus*, *Tholagmus* и *Graphosoma*). Однако он не объединил их в один таксон и рассматривал наряду с другими трибами в подсем. «Pentatomina». Такого же деления подопин на трибы придерживался Ошанин (Oshanin, 1906), но объединял их в подсем. «Graphosomina» в сем. Pentatomidae. Пучков (1961, 1965) разделял Podopinae на трибы Tarisini (*Tarisa*), Ventocorini (*Trigonosoma*, *Vilpianus*, *Leprosoma*, *Putonia*, *Tshingisella*, *Crypsinus*, *Asaroticus* и *Hybocoris*), Graphosomatini (*Graphosoma* и *Derula*), Ancyrosomatini (*Ancyrosoma*, *Sternodontus*, *Oplistochilus*, *Tholagmus* и *Dybowskyia*) и Podopini (15 родов). В работе, посвященной распределению трихоботрий у подопин, Давидова-Вилимова и Штыс (Davidová-Vilimová, Štys, 1994) без объяснений вынесли из Podopinae трибу Procleticini, включавшуюся сюда некоторыми авторами, и распределили оставшиеся роды по трибам Podopini, Graphosomatini, Tarisini и двум выделенным ими, но не описанным трибам Brachycerocorini и Deroploini.

1.3. История изучения подсемейства Stiretrinae (Asopinae). Первые 4 вида Stiretrinae были описаны Линнеем в 1758 году в роде *Cimex*: *C. bidens*, *C. caeruleus*, *C. dumosus* и *C. punctatus*; всего в XVIII веке описано 17 видов этой группы. Латрейль в 1829 году установил первый род стиретрин – *Heteroscelis*. В 30-е годы XIX века были еще описаны 7 родов этой группы. Во всех классификациях Stiretrinae рассматриваются как естественный таксон. Впервые деление Stiretrinae на подчиненные таксоны было предложено Амьо и Сервиллем (Amyot, Serville, 1843). Они разделили эту группу на подгруппы «Stirétrides», включавщую *Stiretrus* и *Discocera*, и «Asopides», включавщую остальные известные им 11 родов. Мульсан и Рей (Mulsant, Rey, 1865) разделяли стиретрин на 2 ветви: «Jallaires», включающую *Jalla* и *Zicrona*, и «Asopaires». Крупным обобщением по этой группе была монография Шутедена (Schouteden, 1907), содержащая описание 55 родов стиретрин фауны мира, в которой он придерживался такого же деления этого таксона на трибы, как Амьо и Сервилль. Последние крупные работы по этой группе были опубликованы Томасом: ревизии Stiretrinae Нового Света на видовом уровне (Thomas, 1992) и Старого Света на родовом уровне (Thomas, 1994). В первой из них указано 26 родов и 110 видов, во второй – 43 рода и 187 видов.

1.3.1. Проблемы номенклатуры в подсемействе Stiretrinae. Старейшие названия для этого таксона – «Stirétrides» Amyot et Serville, 1843 и «Asopides» Amyot et Serville, 1843. Спинола (Spinola, 1850) выбрал последнее название, заменив им непригодное «Spissirostres» Amyot et Serville, 1843, и латинизировал его как Asopoidae. Название Asopinae широко употребляется на протяжении длительного времени. Однако еще Шутеден отмечал, что оно должно быть заменено, видимо, на Amyoteinae (Schouteden, 1907). Причина этого в том, что название *Asopus* Burmeister, 1834 невалидно и было замещено на *Amyotea* Ellenrieder, 1862. Согласно действующему ныне четвертому изданию «Международного кодекса зоологической номенклатуры» (2004), название Asopinae нужно заместить на старейшее пригодное название в этой группе Stiretrinae Amyot et Serville, 1843. Или в связи с широким употреблением названия Asopinae нужно обратиться в Комиссию по зоологической номенклатуре с просьбой о консервации названий группы семейства, произведенных от *Asopus*, и изменении типового вида этого рода с *Asopus gibbus* Burm., название которого является младшим синонимом *Discocera cayennensis* Laporte, на *A. argus* (F.).

Глава 2. Материалы и методы исследования.

Работа выполнена в течение 2004-2007 гг., также в нее включены данные из магистерской диссертации автора. Основным материалом для работы послужила обширная фондовая коллекция Зоологического института РАН. Кроме того, использовались материалы из ряда зарубежных музеев и частных коллекций: Американского музея естественной истории (Нью-Йорк), Британского музея естественной истории (Лондон), Национального музея естественной истории (Париж), Королевского музея Центральной Африки (Тервюрен), Национального музея естественной истории (Прага), Национального музея естественной истории (Лейден), Зоологического музея Амстердамского университета, коллекций Д. Райдера (D.A. Rider, Fargo, USA), Ж. Рибеса (J. Ribes, Barcelona, Spain) и Ж. Грации (J. Grazia, Rio Grande do Sul, Brasil). Всего было изучено 150 видов 52 родов Podopinae и 130 видов 55 родов Stiretrinae. Изучение морфологии имаго осуществлялось методом стандартного морфологического описания. При изучении гениталий самцов использовался метод гидравлического раздувания эдеагусов с последующим высушиванием в полностью раздутом состоянии (Gapon, 2001). Реконструкция филогенетических связей внутри изучаемых групп осуществлялась «ручными» методами кладистического анализа.

Глава 3. Морфология Pentatomidae.

В главе дается общая характеристика внешней морфологии имаго Pentatomidae. Помимо структур, традиционно использующихся в систематике этой группы, описываются использующиеся редко, а также примененные в данной работе впервые признаки наружных и внутренних терминалий самцов и самок. При обозначении структур конъюнктивы, гинатриума и сперматеки использована оригинальная топографическая номенклатура. Важнейшими признаками пигофора (рис. 1) у щитников являются: форма и длина латеро-апикальных углов (la. ang), форма апикальных краев, длина и форма закраин: дорсальной (d. inf), латеральных (l. inf) и вентральной (v. inf). На мембране, образующей каудальную стенку пигофора, у щитников обычно расположены парандрии (рис. 7), имеющие вид пластинок различной формы. В некоторых группах они бывают парными (рис. 1: l. prd – латеральные и m. prd – медиальные парандрии). Парные подвижные придатки пигофора, парамеры (рис. 6), состоят из базальной пластинки (b. pl), стебелька, тела, на котором находится сенсорный отросток (s. pr), и гипофиза (hyp), который может состоять из нескольких ветвей (l. r. h – латеральная ветвь). Эдеагус, или фаллус, (рис. 2-5) состоит из 3 основных частей. Базальная его часть, фаллобаза (рис. 2), представляет собой подковообразный склерит, прикрепленный посредством суспензорных аподем (s. ap) к стенкам пигофора; протракторы прикрепляются к дорсальным коннективам фаллобазы (d. c), заканчивающимся грибовидными телами (c. ap), ретракторы – к вентральным коннективам, отходящим от вентральных отростков (v. pr). Прикрепленная к фаллобазе тека (рис. 3, 4) представляет собой склеротизованную трубку; в некоторых группах она разделена на базальный (b. th) и апикальный (a. th) отделы. Дистальный отдел эдеагуса, эндосома, состоит из мембранозной конъюнктивы и склеротизованной трубчатой везики (ves), несущей вторичный гонопор. Конъюнктива обычно состоит из нескольких лопастей, из которых часто присутствуют вентральная (v. l), вентро-латеральные (vl. l), может быть развита апикальная (a. l) и другие лопасти. Вентральная лопасть несет склеротизованные медиальные пластины пениса (рис. 4, 5: m. p. p), состоящие из продольных тяжей (lg. b) и апикальных выростов (a. pr), армирующих везику. Из частей эктодермальных гениталий самок (рис 8, 9) впервые для щитников описываются рудименты гонапофизов 2 (gp. 2) и неслившиеся рудименты гонапофизов 1 (gp. 1), дериватом которых считался непарный триангулюм (tr). Таксономически важными структурами гинатриума являются конусовидный (con. s), кольцевидный (an. s), круглые (r. s) и описывающиеся здесь впервые базальные (b. s) и парабазальный (pb. s) склериты. Проток сперматеки щитников состоит из проксимального (p.p), медиального (m.p.) и дистального (d. p) отделов. Медиальный отдел включает широкий мембранозный проксимо-медиальный (pm. p) и узкий склеротизованный дисто-медиальный отделы (dm. p).

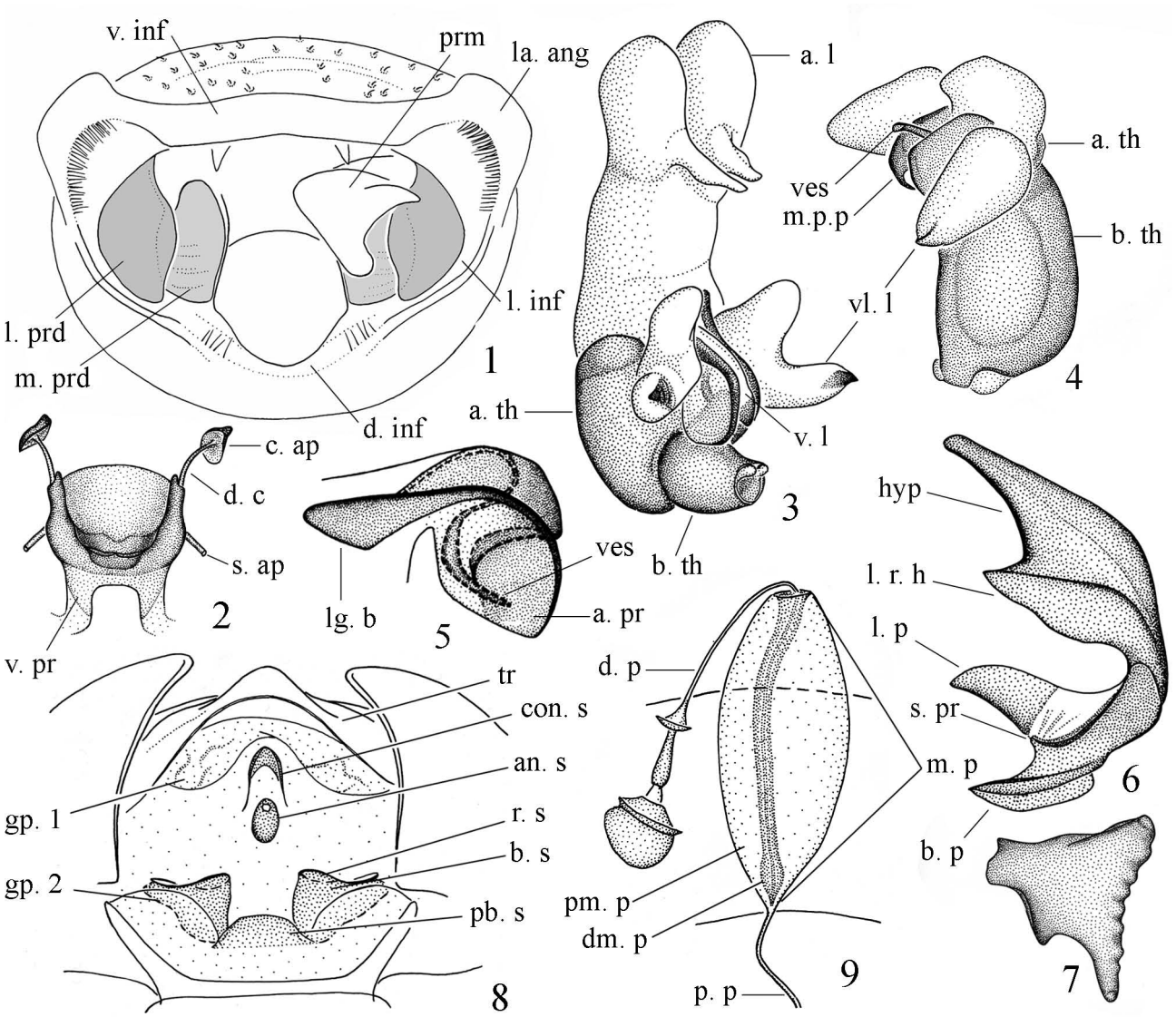

Рис. 1-9. Строение терминалий самцов и самок щитников (Pentatomidae): 1 - пигофор *Scotinophara mixta* Linnav. 2 - фаллобаза *Ventocoris fischeri* (H.-S.), 3 - эдеагус *Damarius splendidulus* (F.), 4 - эдеагус *Oplistochilus contestor* (Kir.), 5 - вентральная лопасть конъюнктивы *Friarius alluaudi* (Schout.), 6 - парамер *Pinthaeus sanguinipes* (F.), 7 - парандрий *Glypsus bouvieri* Schout., 8 - внутренние эктодермальные гениталии самки *Leprosoma inconspocuum* Bär., 9 - сперматека *L. tenuimarginatum* Gapon.

Глава 4. Классификация подсемейств Podopinae и Asopinae.

4.1. Подсемейство Podopinae.

4.1.1. Статус подсемейства Podopinae. Доводы сторонников полифилии Podopinae явно недостаточны для расформирования этого таксона. Очевидна ошибочность отнесения части родов подопин к сем. Scutelleridae (см. раздел 1.2). Распределение родов подопин между подсем. Pentatominae и Podopinae Лестоном (Leston, 1953) основано на изучении терминалий единственного вида *Podops inunctus* (F.), резко отличающихся от таковых остальных подопин. В действительности же длинные апикальные лопасти конъюнктивы *Podops*, на которые обратил внимание Лестон, являются уникальным для этого рода признаком в пределах Podopinae в традиционном понимании, а длинный сенсорный отросток парамера и очень крупные пирамидальные парандрии отсутствуют у *Scotinophara* и близких к нему родов, входящих в Podopinae sensu Leston. Разделение подопин Гроссом (Gross, 1975) на две непосредственно не связанные друг с другом группы основывается на соображении, что общий для этих групп признак – расширенный щиток – развился независимо в группе «*Tarisa*» вследствие расширения исходно узкой дистальной его части. Однако щиток с немного расширеннным и сужающимся дистально основанием характе-

рен не только для группы «*Tarisa*» (здесь Deroploini), но и, например, для африканской группы рода *Thoria* трибы Podopini. Гросс изучал лишь автралийскую фауну и не рассматривал подопин из других частей света. Для утверждения о полифилии и расформирования подсем. Podopinae необходимо обнаружение синапоморфий его части с другими группами Pentatomidae. Конечно, этот вопрос остается в некоторой мере открытым до изучения филогенетических связей в огромном подсем. Pentatominae и всем семействе в целом. В настоящей работе при изучении внешней по отношению к Podopinae группы такие синапоморфии обнаружены не были. Возможными апоморфиями Podopinae, кроме длинного расширенного щитка, являются: крупные усиковые бугорки, хорошо заметные сверху, поперечное вдавление на переднеспинке, поперечное ребрышко сразу за мозолистыми позвышениями и бугорки вокруг них, рудиментация дыхалец на VIII паратергитах самок и парабазальный склерит гинатриума.

4.1.2. Систематическое положение и объем подсемейства Podopinae. Отнесение Podopinae к семейству Pentatominae не вызывает сомнений. По причине неизученности филогении Pentatomidae нельзя точно указать в нем место Podopinae. Пока можно утверждать лишь о довольно базальном положении этой группы в связи с наличием большого количества плезиоморфий, встречающихся в подсем. Stiretrinae и в других семействах Pentatomoidea: абдоминальных желез самцов, узкого трехгранно-призматического в сечении гипофиза парамера, крупной апикальной части теки, хорошо различимых рудиментов гонапофизов 1 и 2. Объем подсемейства не вызывает значительных разногласий у сторонников монофилии этого таксона. Недавно из состава Podopinae была вынесена южноамериканская триба Procleticini Pennington, 1920 (Davidová-Vilimová, Štys, 1994). Род *Neoleprosoma* Kormilev et Piran, 1952 тоже должен быть исключен из этого подсемейства. Утверждение авторов о его близости к *Leprosoma* Bär. и *Asaroticus* Jak. явно ошибочно. Большинство родов, имевших неопределенное положение в Podopinae, в настоящей работе включены в трибы подсемейства.

4.1.3. Деление подсемейства Podopinae на трибы. Предложенное здесь деление Podopinae на трибы не соответствует ни одному из предлагавшихся ранее вариантов и наиболее близко к системам Столя (Stål, 1872) и Ошанина (Oshanin, 1906). От классификации Пучкова (1965) этот вариант отличается отсутствием трибы Ancyrosomatini и наличием триб Deroploini, Kayesiini и Scotinopharini; от классификации Давидовой-Вилимовой и Штыса (Davidová-Vilimová, Štys, 1994) отличается отсутствием трибы Brachycerocorini и наличием триб Kayesiini, Scotinopharini и Ventocorini. В разделе приведены дифференциальные диагнозы рассматриваемых триб.

Триба Graphosomatini Mulsant et Rey, 1865. (= Ancyrosomatini Mulsant et Rey, 1865). Включает 10 родов: *Ancyrosoma* Amyot et Serville, *Bolbocoris* Amyot et Serville, *Cyptocoris* Burmeister, *Derula* Mulsant et Rey, *Dybowskyia* Jakovlev, *Graphosoma* Laporte, *Oplistochilus* Jakovlev, *Sternodontus* Mulsant et Rey, *Tholagmus* Stål и *Tornosia* Bolivar, распространенных в Палеарктике и Африке. Таксономические замечания: устанавливаемый объем Graphosomatini не соответствует таковым в предыдущих вариантах классификации Podopinae; в эту трибу включен род *Cyptocoris* имевший неопределенное положение в Podopinae, *Bolbocoris*, относившийся к Brachycerocorini (Davidová-Vilimová, Stys, 1993), и *Tornosia*, сближавшийся с Podopini (Davidová-Vilimová, 1999), из состава трибы вынесен род *Kundelungua* Schouteden, 1951. Роды *Ancyrosoma*, *Oplistochilus* и *Sternodontus* объединены в группу рода *Ancyrosoma*, *Graphosoma* и *Tholagmus* – в группу рода *Graphosoma*. Остальные роды заслуживают статус самостоятельных групп.

Триба Tarisini Stål, 1872. (= Brachycerocorini Davidová-Vilimová et Stys, 1993, nom. nud.). Включает 4 рода: *Brachycerocoris* Costa, *Cryptogamocoris* Carapezza, *Neocazira* Distant и *Tarisa* Amyot et Serville, распространенные в Африке, Палеарктике и Индо-Малайской области. Таксономические замечания: в трибу впервые помещены роды *Brachycerocoris* и *Neocazira*. Первый из них ранее относился к Graphosomatini (Schouteden, 1905) или Brachycerocorini (Davidová-Vilimová, Stys, 1993), второй имел неопределенное положение в классификации Podopinae.

Триба Ventocorini Mulsant et Rey, 1866. Включает 8 родов, распространенных в Палеарктике: *Asaroticus* Jakovlev, *Crypsinus* Dohrn, *Hybocoris* Kiritshenko, *Leprosoma* Baerensprung,

Putonia Stål, *Tshingisella* Kiritshenko, *Ventocoris* Hahn и *Vilpianus* Stål. Таксономические замечания: группа по объему полностью соответствует трибе Ventocorini в понимании Пучкова (1965).

Триба Deroploini Davidová-Vilimová et Stys, 1993, nom. nud. Распространена в австралийской зоогеографической области и включает изученные в данной работе роды *Deroploa* Westwood, *Deroploopsis* Schouteden, *Protestrica* Schouteden, *Testrica* Walker, а также, вероятно, *Dandinus* Distant, *Eufroggattia* Goding, *Jeffocoris* Davidová-Vilimová, *Numilia* Stål, 1867 и *Propetestrica* Musgrave.

Триба Kayesiini trib. nov. Включает 2 африканских рода: *Kayesia* Schouteden и *Kundelungua* Schouteden.

Триба Podopini Stål, 1872. Включает 11 родов: *Allopodops* Harris et Johnston, 1936, *Amaurochrous* Stål, 1872, *Crollius* Walker, 1867, *Neapodops* Slater et Baranowski, 1970, *Notopodops* Barber et Sailer, 1953, *Oncozygia* Stål, 1872, *Podops* Laporte, *Severinina* Schouteden, 1903, *Stysiellus* **gen**. **n**., *Thoria* Stål, 1865 и *Weda* Schouteden, 1905, распространенные в Палеарктике, Африке, Индии и Северной Америке. Таксономические замечания. Данная триба в устанавливаемом здесь объеме не соответствует ни одному из прежних вариантов классификации Podopinae. Роды *Crollius*, *Severinina* и *Thoria* объединены в группу рода *Thoria*, роды *Allopodops*, *Amaurochrous*, *Neapodops*, *Notopodops*, *Oncozygia* и *Weda* – в группу рода *Amaurochrous*. Роды *Podops* и *Stysiellus* заслуживают статус самостоятельных групп. *Severinina* слабо отличается от *Thoria* и, скорее всего, должен быть в него включен. То же самое относится к роду *Weda*, который, возможно, следует включить в *Amaurochrous*. Для решения этих вопросов необходимо более полное изучение этих родов, чем было возможно в рамках настоящей работы.

Триба Scotinopharini trib. nov. Распространена в Индо-Малайской области и Африке, один вид встречается в Европе и завезен в Северную Америку; включает роды: *Amauropepla* Stål, *Aspidestrophus* Stål, *Coracanthella* Musgrave, *Gambiana* Distant, *Haullevillea* Schouteden, *Melanophara* Stål, *Neoscotinophara* **gen**. **n**., *Oncozygidea* Reuter, *Proscotinophara* **gen**. **n**., *Scotinophara* Stål и *Storthecoris* Horváth. Таксономические замечания: к этой же трибе, вероятно, относятся не изученные в рамках настоящей работы роды *Burrus* Distant, *Moffartsia* Schouteden и *Sepidiocoris* Schouteden.

4.2. Классификация подсемейства Stiretrinae (Asopinae).

4.2.1. Систематическое положение и объем подсемейства Stiretrinae. Керкольди (Kirkaldy, 1909) рассматривал Stiretrinae как самую древнюю группу полужесткокрылых, происходящую от Proheteroptera и давшую начало всем остальным щитником и ряду других групп клопов. Одним из оснований такого положения Stiretrinae на филогении он считал апикальное прикрепление хоботка в этой группе. Пучков (1961) полагает, что этот признак появился у стиретрин в связи с приспособлением к хищному образу жизни, и что это подсемейство является одной из апикальных, обособившихся недавно групп Pentatomoidea. Поливанова (1960) показывает, что у эмбрионов и часто личинок I возраста Stiretrinae, Podopinae, Pentatominae, Scutelleridae и Cydnidae хоботок имеет вершинное прикрепление и по мере развития во всех этих таксонах, кроме Stiretrinae и многих Cydnidae, он отодвигается назад. Также она отмечает примитивный характер личиночных пахучих желез Stiretrinae по сравнению с другими группами щитников. К числу примитивных признаков Stiretrinae следует добавить наличие в этой группе абдоминальных желез самцов, теку разделенную на базальную и апикальную части и хорошо развитые дыхальца на латеротергитах VIII гениталий самок. Объем Stiretrinae недавно был уточнен Томасом (Thomas, 1992, 1994). Он исключил из этого подсемейства род *Tahitocoris* Yang, 1935, помещфющийся теперь в подсем. Podopinae. Еще ранее отсюда был вынесен род *Parastrachia* Distant, 1833 (Schaefer, Dolling, Tachikawa, 1988), относящийся теперь к сем. Parastrachiidae Oshanin, 1922.

4.2.2. Деление на трибы. В настоящей работе подсеем. Stiretrinae было разделено на 5 триб, 2 из них описываются впервые. Существенно пересмотрен объем триб, выделявшихся ранее. Характеристика каждой трибы снабжена дифференциальным диагнозом.

Триба Amyoteini Schouteden, 1907. Включает 14 родов: *Amyotea* Ellenreider, *Apateticus* Dallas, *Apoecilus* Stål, *Arma* Hahn, *Brontocoris* Thomas, *Conquistador* **gen**. **n**., *Oechalia* Stål, *Podisus* Herrich-Schaeffer, *Proapateticus* **gen**. **n**., *Supputius* Distant, *Troilus* Stål, *Tylospilus* Stål, *Tynacantha* Dallas и *Tyrranocotis* Thomas, распространенных в Голарктической, Неотропической и Австралийской зоогеографических областях. Таксономические замечания: по объему триба не соответствует Asopini в понимании Шутедена (Schouteden, 1905), относившему к этой группе все роды стиретрин, кроме *Discocera* и *Stiretrus*.

Триба Glypsini trib. nov. Включает 5 родов *Alcaeorrhynchus* Bergroth, *Anasida* Karsch, *Glypsus* Dallas, *Hemallia* Berghrot и *Marmessulus* Bergroth, распространенных в Эфиопской области и Неотропике, один вид, *Anasida orientalis* Distant, обитает в Пакистане и Индии, ареал *Alcaeorrhynchus grandis* (Dallas) заходит в США.

Триба Jallini Mulsant et Rey, 1865. Триба включает 12 родов: *Blachia* Walker, *Cazira* Amyot et Serville, *Cermatulus* Dallas, *Comperocoris* Stål, *Coryzorhaphis* Spinola, *Dinorhynchus* Jakovlev, *Jalla* Hahn, *Jalloides* Schouteden, *Perillus* Stål, *Pinthaeus* Stål, *Rhacognathus* Fieber, и *Zicrona* Amyot et Serville, распространенных в Голарктической, Неотропической, Индо-Малайской и Австралийской областях. Таксономические замечания: по объему эта триба не соответствует Jallini в понимании Мульсана и Рея (Mulsant et Rey, 1865) и Дюпюи (Dupuis, 1949), относивших сюда лишь роды *Jalla* и *Zicrona*.

Триба Platynopini trib. nov. Включает 20 родов: *Afrius* Stål, *Andrallus* Bergroth, *Bulbostethus* Ruckes, *Canthecona* Amyot et Serville, *Cantheconidea* Schouteden, *Damarius* Schouteden, *Dorycoris* Mayr, *Ealda* Walker, *Eocanthecona* Bergroth, *Friarius* Schouteden, *Hoploxys* Dallas, *Leptolobus* Signoret, *Macrorhaphis* Dallas, *Mecosoma* Dallas, *Montrouzierellus* Kirkaldy, *Parealda* Schouteden, *Planopsis* Schouteden, *Platynopus* Amyot et Serville, *Platynopiellus* Thomas, *Picromerus* Amyot et Serville, распространенных в Палеарктике, Эфиопской, Индо-Малайской и Автралийской областях, *Andrallus*, *Eocanthecona* и *Picromerus* заходят в Северную и Центральную Америку.

Триба Stiretrini Amyot et Serville, 1843. Триба включает 6 родов: *Discocera* Laporte, *Euthyrhynchus* Dallas, *Heteroscelis* Latreille, *Oplomus* Sponola, и *Stiretrus* Laporte, распространенных в Северной и Южной Америке. Таксономические замечания: Эта триба не соответствует по объему трибе Discocerini (Amyot, Serville, 1843; Schouteden, 1905), в которую не включались роды *Oplomus*, *Euthyrhynchus* и *Heteropcelis*.

4.3. Таксономические изменения на родовом и видовом уровнях. В ходе изучения морфологии представителей подсем. Podopinae и Stiretrinae, переописания входящих в них видов, проведения сравнительно-морфологического и филогенетического анализа были сделаны некоторые таксономические изменения в этих группах, перечисленные ниже.

Podopinae. Описан новый род *Stysiellus* **gen. n.**, в который перенесен единственный вид *Scotinophara dentata* Distant, 1902 (Gapon, in print.). Род *Scotinophara* Stål, 1867 разделен на три рода, при этом описаны роды *Proscotinophara* **gen. n.** (типовой вид *Cimex coarctatus* Fabricius, 1798; род монотипический), *Neoscotinophara* **gen. n.** (типовой вид *Cimex bispinosus* Fabricius, 1798; род включает: *N. bispinosa* (Fabricius, 1798), *N. ceylonica* (Distant, 1901), *N. limosa* (Walker, 1867), *N. lurida* (Burmeister, 1834), *N. ochracea* (Distant, 1901), *N. serrata* (Vollenhoven, 1963), *Neoscotinophara sp*. 1 и *Neoscotinophara* sp. 2). Установлен новый подрод рода *Ventocoris* Hahn, 1834 – *Recticarina* **subgen. n.** (типовой вид *Trigonosoma fischeri* Herrich-Schaeffer, 1851; подрод включает виды *V. armeniacus* Kiritshenko, 1938, *V. cribrosus* Horváth, 1889 *V. fischeri* (Herrich-Schaeffer, 1851), *V. halophilus* (Jakovlev, 1874), *V. oblongus* (Horváth, 1889), *V. philalyssum* Kiritshenko, 1916 и *V. productus* (Jakovlev, 1885)). Описан новый вид *Leprosoma tenuimarginatum* Gapon, 2008, **sp. n.** (Podopinae). *Scotinophara fibulata* (Germar, 1839), широко распространенный в Эфиопской зоогеографической области вид, разделен на 5 видов: *Scotinophara* **sp. n.** 1, *Scotinophara* **sp. n.** 2, *Scotinophara* **sp. n.** 3, *Scotinophara* **sp. n.** 4, и *Scotinophara* **sp. n.** 5.

Комбинация *Sternodontus contestor* Kiritshenko, 1966 изменена на *Oplistochilus contestor* (Kiritshenko, 1966) (Gapon, 2007). Виды *Scotinophara inermiceps* (Breddin, 1900), *S. malayensis* (Dis-

tant, 1903), *S. parva* (Yang, 1934), *S. scottii* (Horváth, 1879) и *Scotinophara* sp. включены в род *Coracanthella* Musgrave, 1930 на основании сходства с единственным видом этого рода – *Coracanthella geophila* (Montrouzier, 1858). Комбинация *Oncozygidea denticollis* Linnavuori, 1975 изменена на *Scotinophara denticollis* (Linnavuori, 1975) (Gapon, 2007).

Название *Proselenodera* Popov, 1964 признано младшим синонимом *Ventocoris* Hahn, 1834 и комбинация *Ventocoris* (*Proselenodera*) *frater* (Popov, 1964) изменена на *Ventocoris* (*Ventocoris*) *frater* (Popov, 1964). Название *Ventocoris martini* (Horváth, 1889) признано младшим синонимом *Ventocoris* (*Selenodera*) *modestus* (Jakovlev, 1880) (Gapon, 2007). Название *Graphosoma creticum* Horváth, 1909, признано младшим синонимом *Graphosoma semipunctatum* (Fabricius, 1775) (Gapon, 2007). Название *Kayesia nigrolineata* Distant, 1910 признано младшим синонимом *Kayesia parva* Schouteden, 1903 (Gapon, 2007).

Stiretrinae. Описан род *Conquistador* **gen. n.** (Stiretrinae), в который перенесен единственный вид *Podisus mucronatus* Uhler, 1897. Описан род *Proapateticus* **gen. n.** (Stiretrinae), в который перенесен единственный вид *Ateticus marginiventris* (Stål, 1870). Комбинация *Platynopiellus fallax* (Schouteden, 1904) изменена на *Leptolobus fallax* (Schouteden, 1904).

Глава 5. Филогения и эволюция подсемейств Podopinae и Asopinae.

При реконструировании филогении использовались изученные в рамках данной работы морфологические признаки имаго. При поляризации признаков в качестве плезиоморфных принимались их состояния присущие внешней группе или примитивным представителям анализируемого таксона. В качестве внешней группы использованы семейства Cydnidae, Scutelleridae, Acanthosomatidae и Pentatomidae (подсем. Discocephalinae, Phyllocephalinae, Edessinae и Pentatominae, а также для каждого анализируемого в данной работе подсемейства – другое из этих двух подсемейств). Плезиоморфные состояния признаков обозначены цифрой 0, апоморфные – 1, вторичные их изменения и независимо возникшие апоморфии – цифрами 2, 3 и т.д. На кладограммах независимо возникшие апоморфии (гомоплазии) обозначены знаком ′, реверсии – знаком *.

5.1. Филогения и эволюция подсемейства Podopinae. Первая дивергенция Podopinae связана с уникальными преобразованиями головы и парандриев и неуникальной утратой абдоминальных желез самцов в одной ветви (Podopites) и уникальным в пределах Podopinae уменьшением апикальной части теки в другой ветви (Graphosomites). Базальной группой последней ветви является триба Graphosomatini. Она характеризуется неуникальными апоморфиями: отсутствием опушения на теле, смыкающимися перед наличником скуловыми пластинками, утратой бугорков на задних сегментах брюшка и абдоминальных желез самцов, слиянием парандриев с латеральными закраинами и утратой вентральной закраины пигофора. Для сестринской по отношению к Graphosomatini группы характерны две аутапоморфии: наличие склеротизованных дорсальный отростков конъюнктивы, глубоко вогнутые стерниты груди, и неуникальная апоморфия – полная утрата апикальной части теки. Голофилия базальной в этой ветви трибы Tarisini доказывается следующими аутапоморфиями: войлоковидным опушением тела, наличием дорсальных лопастей конъюнктивы, в которые преобразовались дорсальные отросткти, и развитием бугорков в задней части переднеспинки, в боковых углах и в середине длины щитка. Уникальными апоморфиями сестринской к Tarisini ветви являются: наличие лопастей на переднем крае проплейритов и, возможно, утрата вентро-латеральных лопастей конъюнктивы (конъюнктива была изучена только у двух видов трибы Deroploini). Апоморфии Deroploini – это утрата зубца на хоботковых пластинках, редукция поперечного ребрышка переднеспинки и бугорков на задних углах сегментов брюшка (то же у части родов других триб), гладкая округлая площадка, на которой открывается отверстие пахучей железы (этот же признак независимо возник у *Brachycerocoris*, *Tholagmus* и Kayesiini), парандрии, сросшиеся с латеральными закраинами пигофора (то же у Tarisini и Graphosomatini) и, по-видимому, утрата дорсальных отростков конъюнктивы. Голофилия Ventocorini доказывается следующими аутапоморфиями: появлением

второго поперечного ребрышка на переднеспинке и крупных латеральных долей вентральной лопасти, функционально замещающих исчезнувшие вентро-латеральные лопасти. Поливанова (1960) указывает уникальные признаки в строении личинок Tarisini и Ventocorini, у которых зачаток щитка появляется не во II возрасте, как у остальных щитников, а в IV; брюшко у них, начиная со II возраста, с дорсальной стороны резко вздуто, на вершине этого вздутия находятся отверстия пахучих желез. Видимо, Поливанова не изучала представителей Deroploini и, возможно, перечисленные особенности являются аутапоморфиями ветви Tarisini-Ventocorini-Deroploini.

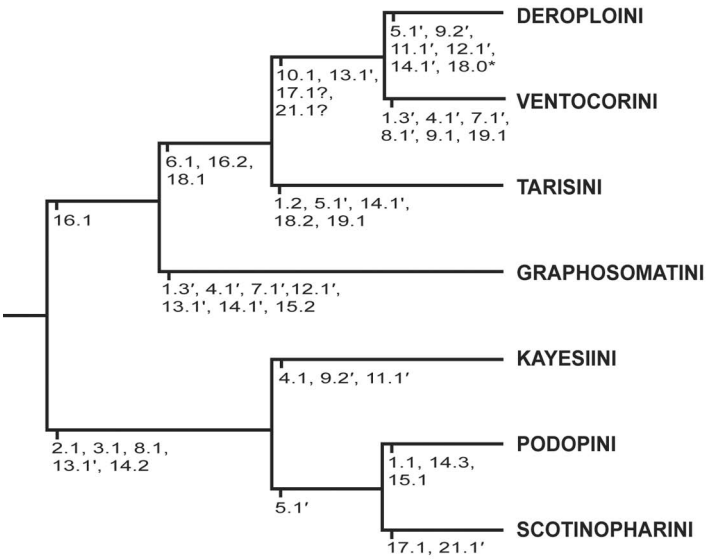

Рис. 10. Филогения Podopinae.

Аутапоморфиями клады Podopites являются стебельчатые поперечные глаза, выпуклый по средней линии верх головы и парандрии, разделенные на медиальную и латеральную части. Базальная в этой ветви триба Kayesiini характеризуется удлиненными скуловыми пластинками, смыкающимися перед наличником, утратой поперечного ребрышка на переднеспинке, округлыми приподнятыми площадками с плоской поверхностью, на которых открываются отверстия пахучих желез (то же у *Brachycerocoris*, *Tholagmus* и Deroploini) и уникальным признаком – наличием сенсорных выростов на внутренней стороне латеро-апикальных краев пигофора. Разделение парандриев на части в этой группе носит еще начальный характер: медиальная их часть имеет вид пластинки, лежащей на внутренней стороне приподнятой латеральной части. Сестринская по отношению к Kayesiini ветвь характеризуется утратой зубцов в передней части хоботковых пластинок (то же у Deroploini). Она разделяется на сестринские трибы Podopini и Scotinopharini. В последней трибе медиальная часть парандриев обособляется от латеральной части, вентро-латеральные лопасти конъюнктивы уменьшаются до состояния едва различимых рудиментов, медиальные пластины пениса утрачивают дифференциацию на продольные тяжи и апикальные выросты. В трибе Podopini латеральные части парандриев очень сильно увеличиваются и приобретают форму пирамиды. Они подвижно причленены к латеральным краям пигофора, их основание с внутренней стороны укреплено продольным склеротизованным мостом, в который превращаются медиальные части парандриев. Кроме того, в этой трибе разгибается вентральная закраина, несущая по бокам медиальной вырезки два остроугольных выступа. У Podopini на голове и передней части переднеспинки развиваются довольно длинные волоски, отсутствующие у Kayesiini и наиболее примитивного рода Scotinopharini, но имеющиеся у остальных родов последней трибы. Возможно, этот признак – синапоморфия Podopini и Scotinopharini, утрачивающаяся у Proscotinophara.

Триба Graphosomatini. В этой группе ранее всех отделился *Bolbocoris*, характеризующийся большим набором плезиоморфных признаков. Перечислены апоморфии и рассмотрены филогенетические связи внутри этого рода. Род *Cyptocoris* в морфологической эволюции сильно удалился от исходного предка. Он обладает признаками, сближающими его как с *Bolbocoris* (сильно редуцированная апикальная часть теки, суженный передний конец проксимо-медиального отдела протока сперматеки (неуникальные в пределах Graphosomatini признаки), широко округленный боковой край переднеспинки без ребрышка, наличие апикальной лопасти конъюнктивы, изогнутой дорсально), так и с остальной частью древа Graphosomatini (отсутствие поперечного ребрышка на переднеспинке и боковых вырезок на щитке). В пользу близости *Cyptocoris* и *Bolbocoris* говорит также пищевая специализация: оба рода питаются на злаках.

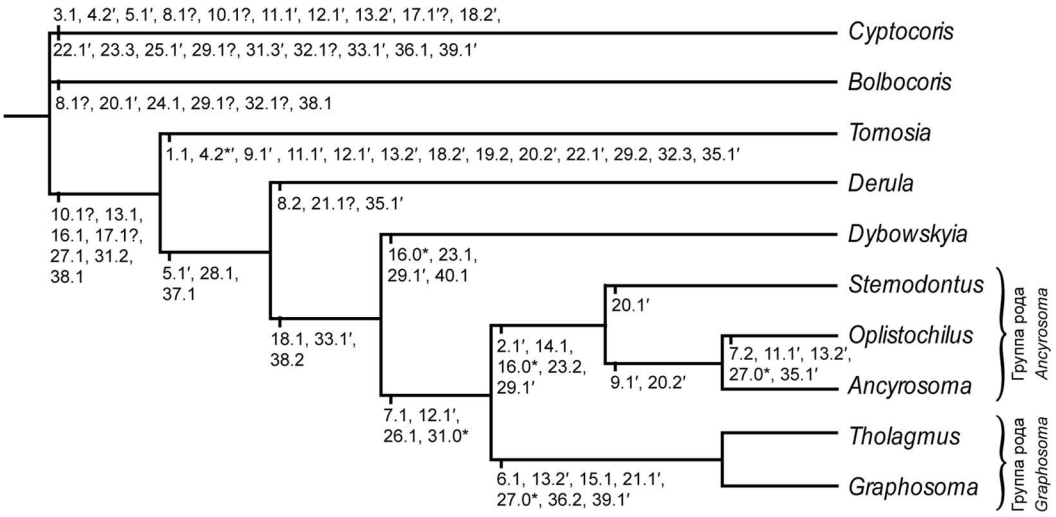

Рис. 11. Филогения Graphosomatini.

Кольцевидный гинатриальный склерит *Cyptocoris* полностью склеротизован, в отличие от остальных представителей трибы Graphosomatini, но все же больше похож на кольцевидный склерит *Bolbocoris*, задняя склеротизованная часть которого еще не увеличена. В остальной части древа Graphosomatini утрачивается поперечное ребрышко переднеспинки (возможно, синапоморфия с *Cyptocoris*), из четырех отходящих от него возвышений остается только два в виде маленьких мозолистых бугорков, несколько сужается щиток, возникает наружный отросток гипофиза парамера, вентро-латеральные лопасти конъюнктивы разделяются на две ветви и увеличивается задняя склеротизованная часть кольцевидного склерита гинатриума. Первый отделившийся в этой части древа род – *Tornosia*. Он тоже эволюционировал с большим анагенезом, что затрудняет отыскание его места на филогении. Сестринская *Tornosia* ветвь характерезуется возникновением заднего отростка гипофиза парамера, утратой зубца хоботковых пластинок (независимо от *Cyptocoris*), и рудиментов гонапофизов 2. Кроме того, роды этой ветви объединяет питание на видах сем. Apiacea. Эта ветвь включает род *Derula* и сестринскую ему группу, которая характеризуется уменьшенными мозолистыми участками в базальных углах щитка, укороченными апикальными выростами медиальных пластин пениса, изогнутыми медиально, соприкасающимися вершинами, и своеобразным строением кольцевидного склерита гинатриума, в котором утрачивается задняя расширенная часть, и мембранозная дорсальная стенка сужается в продольную щель. Базальное положение здесь занимает *Dybowskyia*. В сестринской ему ветви возникают продольные ребрышки на переднеспинке и щитке, сенсорный отросток парамера превращается в подвижную латеральную пластинку, исчезает выпуклый участок кутикулы между мозолистыми возвышениями на переднеспинке и верхние ветви вентро-латеральных лопастей конъюнктивы. Эта ветвь разделяется на две апикальные для группы. Первая из них, группа рода *Ancyrosoma*, характеризуется появлением в вентральной части вторичных латеральных закраин округлых мембранозных окон, в которых находится подвижный конический зубец, появление которого, видимо, связано с необходимостью усиления сенсорной функции терминалий самца. Кроме того, в этой группе появляются острые бугорки на передне-медиальных углах проплейритов (уникальная апоморфия), удлиняется голова (то же у части видов *Graphosoma*), сильно укорачивается апикальная часть теки и расширяется щиток (независимо от *Dybowskyia*). *Sternodontus* – базальный род этой группы. Сестринская по отношению к нему ветвь, включающая роды *Oplistochilus* и *Ancyrosoma*, характеризуется неуникальными апоморфиями: неокругленными боковыми углами переднеспинки и продольным вдавлением на III стерните брюшка. Апоморфиями группы рода *Graphosoma* являются: I членик хоботка заходящий за задние концы хоботковых пластинок, утрата бугорков позади мозолистых возвышений, дорсальный край проплейритов с крупной отогнутой пластинкой, щиток суженый, со сходящимися боковыми краями,

латеро-апикальный край пигофора с зубцом в вентральной части (то же у *Derula*, возможно, синапоморфия), утрата наружного отростка гипофиза парамера (независимо от *Oplistochilus*), редукция вентро-латеральных лопастей конъюнктивы, утрата дыхалец на паратергитах VIII, резко суженный в основании проксимо-медиальный отдел протока сперматеки (то же у *Bolbocoris* и *Cyptocoris*). Эта группа включает два сестринских рода *Tholagmus* и *Graphosoma*. Предложены схемы филогенетических связей внутри этих родов.

Триба Tarisini. Наиболее рано в этой группе отделился род *Neocazira*. В сестринской для этого рода ветви сильно увеличивается в размере медиальный бугор в середине щитка, тека становится равномерно широкой, приобретает очень подвижное соединение с фаллобазой, вентро-латеральные лопасти конъюнктивы превращаются в полностью склеротизованные пластинки, утрачиваются медиальные пластины пениса и удлиняется везика. Возникновение рода *Brachycerocoris* связано со смыканием скуловых пластинок перед наличником, развитием крупного медиального бугра между мозолистыми возвышениями, некоторым укорочением щитка, очень сильным увеличением медиального бугра на базальном возвышении щитка, возникновением округлой приподнятой испарительной площадки (независимо от *Tholagmus*, Deroploini и Kayesiini), утратой вентральной закраины пигофора и вентральной лопасти конъюнктивы. Вершина филогенетической ветви Tarisini, включающая роды *Cryptogamocoris* и *Tarisa*, характеризуется рядом апоморфных признаков, из которых важнейшими являются: утрата части скульптуры на дорсальной поверхности тела, независимая от *Neocazira* утрата зубчиков на передних углах переднеспинки и утрата отверстий пахучих желез вместе с испарительными площадками. У *Cryptogamocoris* укорачиваются скуловые пластинки, независимо от некоторых видов *Tarisa* исчезают бугорки на переднеспинке и на базальном возвышении щитка, уменьшается медиальный бугор в середине щитка. Возникновение рода *Tarisa* сопровождалось утратой войлоковидного опушения тела (разреженные приподнятые волоски *T. ciliaris*, по-видимому, являются его рудиментом), железистых опушенных полей на брюшке самца, еще более сильным наклонением головы, утратой или модификацией части элементов скульптуры тела.

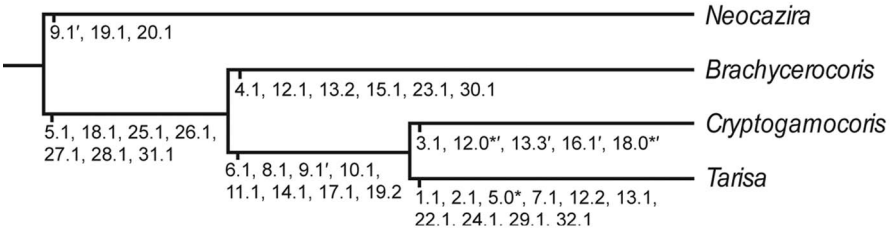

Рис. 12. Филогения Tarisini.

Триба Ventocorini. Первую из двух ветвей первой дивергенции в этой группе, характеризующуюся расширением щитка, составляют сестринские роды *Ventocoris* и *Vilpianus*. Рассмотрены возможные пути эволюции и филогенетические связи видов крупнейшего в этой трибе рода *Ventocoris*. Развитие второй ветви Ventocorini связано с расширением брюшного ободка и вытягиванием в острый угол передних краев лопастей на проплейритах. Базальное положение в ней занимает *Leprosoma*. Сестринская по отношению к этому роду группа характеризуется значительным укорочением щитка. В одной из двух ветвей этой группы происходит удлинениее головы (то же у *Vilpianus*), сужениее ее предглазничной части, утрата бугорков на тазиках средних ног и сужение щитка кзади. Ранее всего здесь отделяется род *Thsingisella*, характеризующийся утратой бугорков на задних углах сегментов брюшка и некоторым расширеним щитка. Апоморфии сестринской ему группе, включающей голофилетические роды *Asaroticus* и *Hybocoris*: сильно вы-

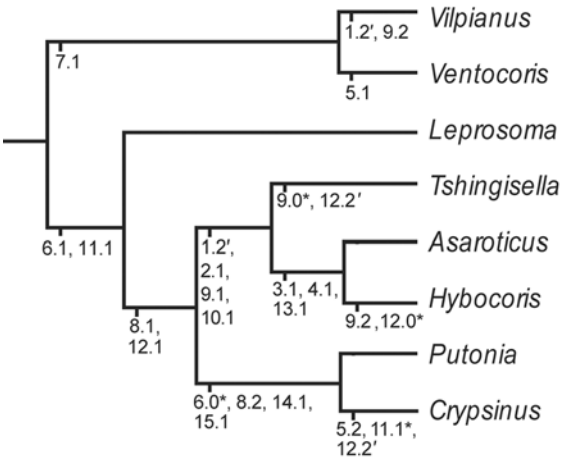

Рис. 13. Филогения Ventocorini.

пуклый лоб, мозолистые возвышения переднеспинки, вытянутые вперед в виде высоких килей, и удлиненный пигофор. Вторая ветвь этой группы, включающая роды *Putonia* и *Crypsinus*, характеризуется еще более укороченным щитком, вторичным широким округлением лопастей на передних краях проплейритов, удлинением парандриев и сильным укорочением медиального отдела протока сперматеки. Большинство представителей Ventocorini объединяет питание на растениях сем. Brassicaceae; *Vilpianus* перешел к питанию на Rubiaceae, виды номинативного подрода *Ventocoris* питаются на Ranunculaceae.

Триба Deroploini. В данной работе были изучены лишь четыре (из девяти) рода этой трибы. Гениталии самцов были изучены для 4 видов и лишь частично, гениталии самки – для 1 вида; описание внешней морфологии еще двух родов сделано по монографии Гросса (Gross, 1975). На этом уровне исследований филогению группы можно представить лишь в самых общих чертах. Роды *Protestrica* и *Propetestrica*, видимо, образуют естественную группу, характеризующуюся уникальным образом модифицированым парамером, гипофиз которого изогнут назад. Оба эти рода имеют не смыкающиеся перед наличником скуловые пластинки и короткие боковые углы переднеспинки с зубцом в передней части. Прямоугольные и загнутые вверх боковые углы *Propetestrica rudius* развились явно независимо от группы *Deroploa-Derooplopsis*. Судя по утверждению Гросса (Gross, 1975) о большом сходстве парамеров *Testrica antica* и *Protestrica rudis* (Germ.), род *Testrica* близок к группе *Protestrica-Propetestrica*, и возможно является сестринским по отношению к ней. Роды *Deroploa* и *Deroplopsis* явно образуют естественноую группу, сестринскую по отношению к предыдущей, и характеризующуюся сильно удлиненными боковыми углами переднеспинки, загнутыми вверх и вытянутыми вперед наружными углами скуловых пластинок. Видимо, *Dandinus* близок к *Testrica*, о чем говорит отсутствие зубца на боковых углах переднеспинки. Места остальных родов трибы на филогении неизвестны.

Триба Kayesiini. Эта триба включает два рода: *Kayesia* и *Kundelungua*. Из них первый сохраняет большое количество плезиоморфных признаков; апоморфиями его являются угловидно вогнутый боковой край переднеспинки, расширенная в середине трубка помпы сперматеки и некоторые другие признаки. Род *Kundelungua* далеко ушел в морфологической эволюции от исходного предка *Kayesiini*. Он сильно уменьшился в размерах, на дорсальной поверхности его тела появились густо расположенные округлые бугорки, удлинились скуловые пластинки, исчез зубец в передней части хоботковых пластинок (признак, развившийся независимо от Podopini и Scotinopharini), верх головы стал менее выпуклым, вентральная закраина пигофора отогнулась каудально (то же у Podopini) или исчезла, парандрии срослись с сильно расширившимися латеральными закраинами пигофора, сенсорный отросток парамера сильно удлинился (то же у некоторых Podopini), гипофиз парамера изогнулся S-образно (то же у некоторых Deroploini), вентро-латеральные лопасти конъюнктивы и апикальные выросты медиальных пластин пениса исчезли (то же у Scotinopharini), гонапофизы 1 и 2, базальный и парабазальный склерит утратились, кольцевидный склерит модифицировался как у некоторых представителей Graphosomatini.

Триба Podopini. Наиболее рано в этой группе обособился род *Podops*, имеющий две апоморфии: пару апикальных лопастей (уникальный среди Podopinae признак) и выпуклые латеральные участки вентро-апикального края пигофора. Сестринская ему группа характеризуется расширенным сенсорным отростком, укороченным гипофизом парамера и рудиментарными вентро-латеральными лопастями конъюнктивы. Эта группа разделяется на две ветви. Первую из них составляет группа рода *Thoria*, имеющая широкий ряд апоморфий, из которых важнейшими являются: укорочение и сужение щитка в дистальной половине, отсутствие темных перевязей на бедрах, неглубокая медиальная вырезка вентральной закраины пигофора и короткие расширенные зубцы по бокам от нее, отсутствие зубца в основании дорсального края парандриев (то же у *Stysiellus*), наличие склеротизованных латеральных тяжей конъюнктивы (уникальный в пределах Podopinae признак). Эту группу составляют 3 рода, из которых *Crollius* и *Thoria* являются сестринскими. Третий, монотипический род *Severinina* является дочерним по отношению к *Thoria* и,

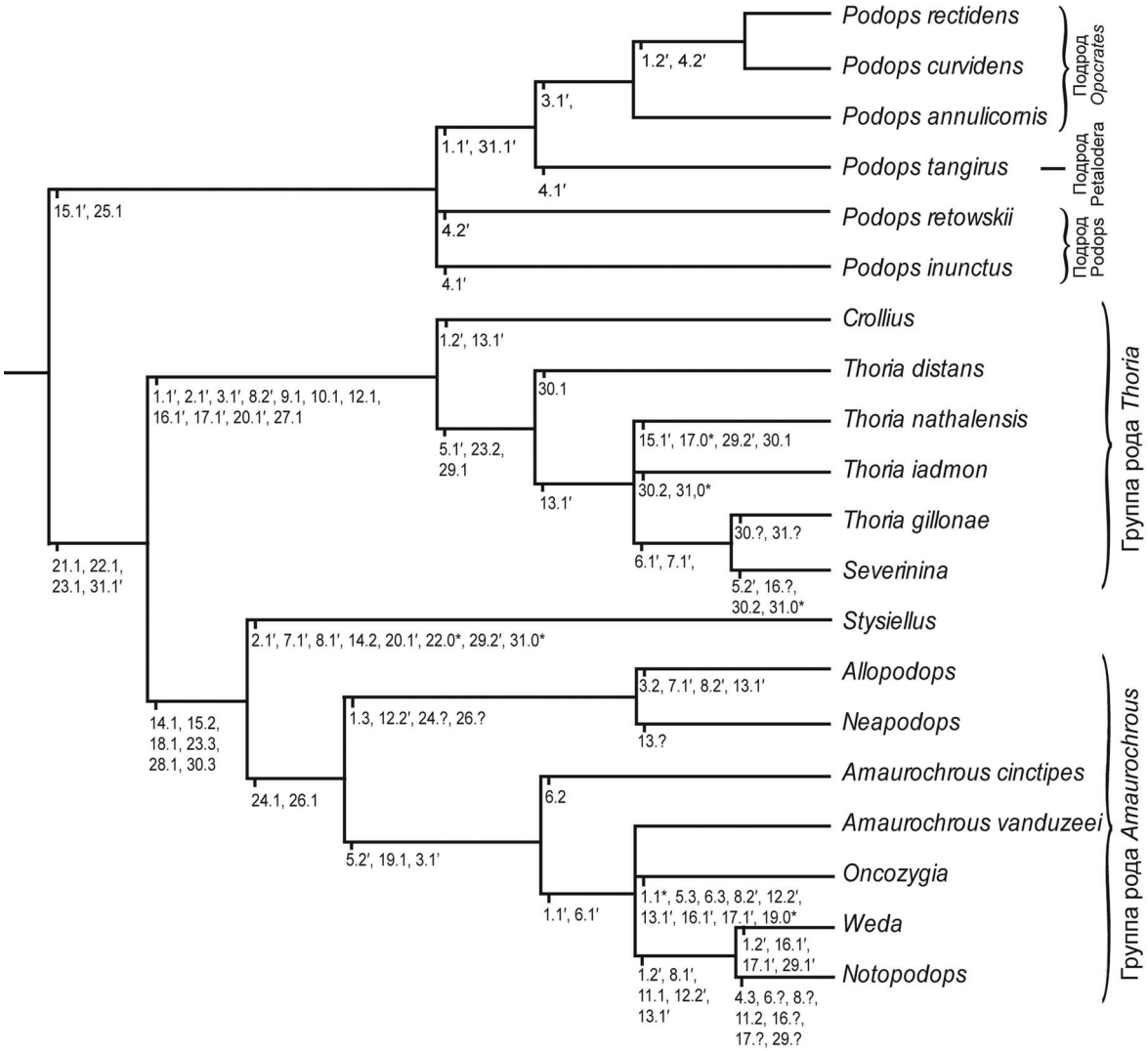

Рис. 14. Филогения Podopini.

видимо, сестринским для *Th. gillonae* Schout, имеющего такие же, как у него, зубцы на боковом крае переднеспинки. Аутапоморфиями сестринской к группе рода *Thoria* ветви являются вытянутые в остроугольные отростки латеро-апикальные углы пигофора, латеральные участки вентро-апикального края пигофора с глубокими вырезками, слабовыпуклые наружные поверхности парандриев, полное отсутствие вентро-латеральных лопастей конъюнктивы и бугорков на ее дорсальной стенке, вытянутый кольцевидный склерит гинатриума. Эта ветвь разделяется на монотипический род *Stysiellus* и сестринскую ему группу рода *Amaurochrous*. Последняя выделяется на основе аутапоморфий, которыми являются: наличие латеральных долей вентральной лопасти конъюнктивы и медиальные пластины пениса в виде широких пластин, расположенных во фронтальной плоскости на раздутом эдеагусе. По причине ограниченности изученного материала по этой группе возможна лишь приблизительная реконструкция филогенетических связей в ней. Роды *Allopodops* и *Neopodops* рассматриваются здесь как сестринские на основании апоморфного признака – укороченных скуловых пластинок, не заходящих за вершину наличника. Они имеют прямой боковой край переднеспинки и длинный хоботок, как у *Podops* и *Stysiellus*, и поэтому помещаются в основание рассматриваемой филогенетической ветви. Сестринский по отношению к ним род *Amaurochrous* характеризуется апоморфным боковым краем переднеспинки, сильно выпуклым в передней части и сильно вогнутым в задней, и широко округленными вершинами парандриев. Роды *Weda* и *Notopodops* очень похожи на часть видов *Amaurochrous*, но отличаются от них апоморфными приподнятыми боковыми краями метастернита, выглядящими как два продольных киля у первого и сливающимися в один киль у второго, смыкающимися скуловыми пластинками и утратой бугорков на задних углах сегментов брюшка. Род *Oncozygidea*

эволюционировал с большим анагенезом; он имеет укороченный хоботок и далеко выступающие за вершину наличника скуловые пластинки, в связи с чем может помещаться в группу, включающую дистальные виды *Amaurochrous*, *Weda* и *Notopodops*. На основании утраты бугорков на задних углах сегментов брюшка и зачерненных ног этот род может сближаться как с группой *Weda-Notopodops*, так и с *Allopodops-Neopodops*.

Триба Scotinopharini. Эволюция этой группы связана с большим количеством параллелизмов и реверсий, что сильно затрудняет реконструирование ее филогении. В работе приведена наиболее вероятная из возможных филогенетических схем этой группы. Самый примитивный род трибы, *Proscotinophara*, имеет наибольшее число плезиоморфий. Сестринская ему группа включает все остальные роды трибы и характеризуется развитием довольно длинного опушения на теле, более выпуклым в передней части боковым краем переднеспинки и развитием густого серебристого опушения во вдавлениях на внутренних поверхностях гонококситов 1.

Апоморфиями одной из двух ветвей этой группы являются: зубчатый боковой край переднеспинки, длинные свободные концы базальных пластинок фаллобазы, доходящие до середины базальной части теки, и сильно суженный в передней части кольцевидный склерит гинатриума. Наиболее примитивный род этой ветви – *Amauropepla*. Вероятно, сестринским по отношению к нему является монотипический род *Melanophara*, строение гениталий самцов которого неизвестно. Возможными синапоморфиями этих родов являются: укороченный хоботок, направленные назад зубцы на передних углах переднеспинки, удлиненные скуловые пластинки и боковой край переднеспинки, вытянутый в короткую пластинку. Последние три признака характерны также для родов *Haullevillea* и *Aspidestrophus*, которых объединяет суженный на вершине наличник, полностью зачерненные ноги и удлиненный проксимальный отдел протока сперматеки, заходящий за середину VI вентрита. С другой стороны, *Aspidestrophus* имеет апоморфные признаки, сближающие его с родом *Neoscotinophara*: везику, превышающую по длине медиальные пластины пениса, длинные вентральные отростки фалобазы и слабовыпуклую дорсальную стенку базальной части теки. Гениталии самца *Haullevillea* неизвестны. Поэтому, кроме варианта филогении, показанного на основной схеме, возможен вариант объединения родов *Amauropepla*, *Melanophara*, *Haullevillea* и *Aspidestrophus* в голофилетическую группу, сестринскую по отношению к *Neoscotinophara*. Кроме того, ряд сходных признаков имеют роды *Melanophara* и *Haullevillea*, а также *Melanophara* и *Aspidestrophus*. Окончательное выяснение филогенетических связей в этой части древа невозможно без изучения гениталий самцов *Melanophara*, *Haullevillea* и гениталий самок *Amauropepla*. Род *Neoscotinophara* рассматривается здесь как сестринская группа по отношению к *Aspidestrophus* (+ *Haullevillea*?). Аутапоморфиями его являются: утолщенные латеро-апикальные углы пигофора, направленные латерально (неуникальный признак, то же у *Amauropepla*) и плавно вогнутый на всей длине вентро-апикальный край пигофора. Предложена схема филогенетических связей внутри этого рода, включающего как минимум 9 видов, изученных в данной работе.

Вторая клада этой группы характеризуется укороченным вторым члеником усиков, суженным наличником, затемненными бедрами и резко суженным в основании проксимо-медиальным отделом протока сперматеки; эти признаки неуникальны и характерны для других родов группы. Первым в этой ветви отделяется род *Coracanthella*. Сестринская ему группа имеет неуникальные апоморфные удлиненные скуловые пластинки (то же у *Amauropepla*, *Aspidestrophus* и близких к ним родов). Эта группа разделяется на две ветви; одна из них включает сестринские роды *Gambiana* и *Oncozygidea*, другая – *Storthecoris* и *Scotinophara*. Первая из этих ветвей характеризуется уникальными в пределах трибы апоморфиями: приподнятыми боковыми краями скуловых пластинок и гипофизом парамера, образующим на внутреннем крае более или менее крупную лопасть, а также неуникальными апоморфиями: укороченным хоботком, полностью зачерненными ногами и низом брюшка, возвышенной передней частью переднеспинки. Ветвь *Storthecoris-Scotinophara* имеет неуникальные апоморфии: прямоугольно округленную вершину щитка, прямые вентро-апикальные края пигофора и уплощенный с боков,

длинный и широкий гипофиз парамера. В разделе рассмотрены филогенетические связи внутри рода *Scotinophara*, включающего 10 видов.

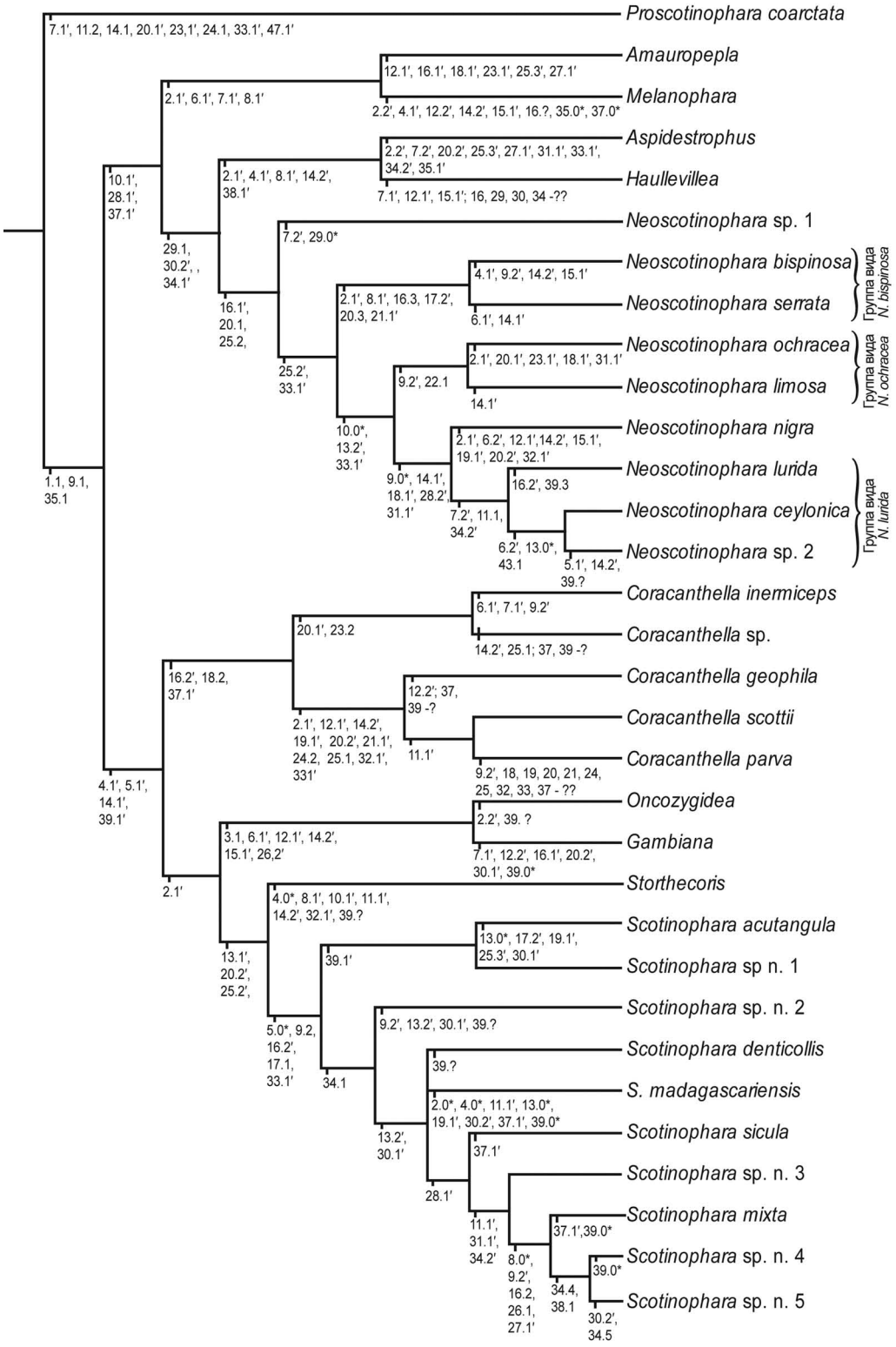

Рис. 15. Филогения Scotinopharini.

При реконструкции филогенетических связей триб Podopinae использован 21 признак, при построении филогении Graphosomatini – 40 признаков, Tarisini – 32 признака, Ventocorini – 15 признаков, Deroploini – 4 признака, Podopini – 31 признак и Scotinopharini – 39 признаков.

5.2. Филогения и эволюция подсемейства Stiretrinae (Asopinae). Одна из двух ветвей, на которые разделяется филогенетическое древо стиретрин при первой дивергенции, включающая трибы Amyoteini и Glypsini, характеризуется следующими апоморфными признаками: утратой ребрышек на боковых краях переднеспинки и суженными гладкими частями испарительных площадок с параллельными передним и задним краями и, возможно, длинными острыми изогнутыми склеритами, сидящими субапикально на вентро-латеральных лопастях конъюнктивы и короткими утолщенными щетинками, покрывающими нижний край вдавления вентральной стенки пигофора. Два последних признака характерны исходно для трибы Glypsini и имеются у рода *Apoecilus* из Amyoteini, но отсутствуют у остальных родов последней трибы, возможно, вторично. Голофилия Glypsini подтверждается развитием двух пар бугорков на нижнем крае вдавления вентральной стенки пигофора, утратой абдоминальных желез (этот признак характерен также для многих родов Amyoteini и Jallini) и сенсорного отростка парамера. Триба Amyoteini характеризуется неуникальными апоморфиями – скуловыми пластинками, более или менее высокими в передней половине и очень низкими в задней половине и утратой зубцов на передних бедрах. Возможно, апоморфией этой группы является также наличие маленьких черных пятнышек на дорсальных концах плейральных швов и двух рядов таких же пятнышек на стернитах брюшка (такие же пятнышки есть у некоторых Pentatominae, так что, возможно, это плезиоморфия).

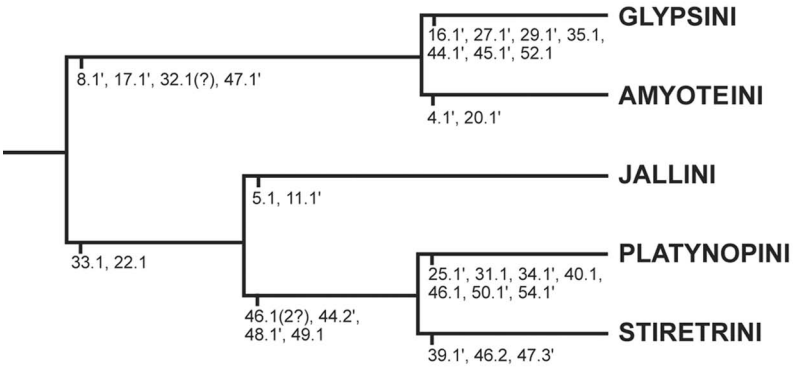

Рис. 16. Филогения Stiretrinae (Asopinae).

Триба Glypsini. Самый базальный род в этой группе, *Glypsus*, характеризуется набором плезиоморфий и некоторыми апоморфиями. Предложена схема филогенетических связей внутрии этого рода. Сестринская ему группа характеризуется апоморфными гладкими участками испарительных площадок, имеющими вид тонких изогнутых поперечных бороздок, не окруженных целиком участком пористой кутикулы, утратой участка пористой кутикулы на задних краях мезоплейритов и наличием двух поперечных складок в задней части гинатриума. В этой ветви самое базальное положение занимает род *Alcaeorrhynchus*. Некоторые апоморфии этого рода (утрата вооружения на задних углах переднеспинки, уплощенный, но без продольного вдавления абдоминальный шип, длинные верхние ветви вентро-латеральных лопастей конъюнктивы, отсутствие базальных и кольцевидных склеритов) развились, видимо, независимо от рода *Glypsus*. В сестринской по отношению к *Alcaeorrhynchus* ветви полностью исчезают задние вершины боковых углов переднеспинки и зубчики на задних углах VII сегмента брюшка. Здесь ранее всего отделился род *Hemalia*. Вершиной филогенетической ветви Glypsini являются сестринские роды *Anasida* и *Marmessulus*, характеризующиеся утратой абдоминального шипа и вооружения на задних углах переднеспинки, а также задними углами всех сегментов брюшка, лишенными зубцов, плотно прилегающими к передним углам следующего сегмента. На основании большого количества значительных сходств *Alcaeorrhynchus* и *Glypsus* можно предположить что эти роды сестринские, и апоморфные признаки общие для *Alcaeorrhynchus* и ветви *Hemalia-Anasida-Marmessulus*, развились независимо.

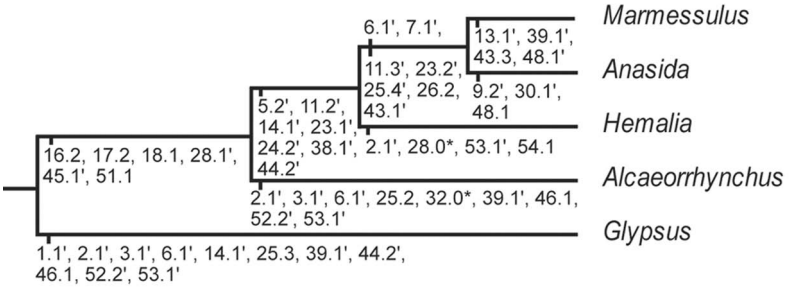

Рис. 17. Филогения Glypsini.

Триба Amyoteini. Большое количество параллелизмов затрудняет реконструкцию филогении этой группы. Одна из двух направлений развития Amyoteini характеризуется утратой зубчиков на передних бедрах, укороченной латеральной ветвью гипофиза парамера и апикальной частью теки по длине равной базальной ее части. Важной плезиоморфией этой ветви является сохранение абдоминальных желез самцов. При следующей дихотомии она разделяется на две группы. Первая из них характеризуется уникальной апоморфией – наличием длинной внутренней ветви в вершинной части тела парамера, и неуникальными апоморфиями, например, полной утратой задней вершины боковых углов переднеспинки. *Apoecilus* является базальным родом этой группы. У *Supputius* и *Conquistador*, образующими сестринскую ему группу, утрачиваются абдоминальные железы и склериты на вершинах вентро-латеральных лопастей конъюнктивы; нижний край вдавления вентральной стенки пигофора у них лишен утолщенных коротких щетинок. Вторая группа этой клады выделяется на основании апоморфной латеральной пластинки, широко сросшейся с внутренним краем сенсорного отростка парамера. Ранее всего в этой группе отделился *Tylospilus*. В сестринской ему группе, включающей роды *Proapateticus* и *Apateticus*, полностью утрачиваются задние вершины боковых углов переднеспинки (видимо, независимо от ветви *Apoecilus*-*Supputius*-*Conquistador*), но сохраняются и абдоминальные железы, и небольшие заостренные склериты на вершинах вентро-апикальных лопастей конъюнктивы.

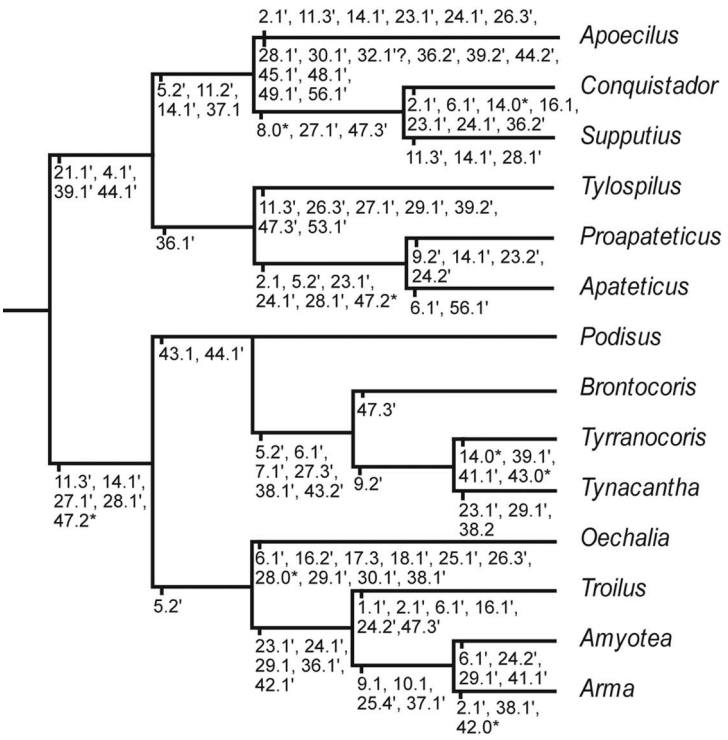

Рис. 18. Филогения Amyoteini.

Вторая из главных ветвей этой трибы состоит из двух, вероятно, сестринских групп, объединяемых на основе утраты абдоминальных желез (неуникальная апоморфия). Первая из них включает роды *Podisus*, *Brontocoris*, *Tyrranocoris* и *Tynacantha*, у которых гипофиз парамера исходно имеет в середине переднего края с нижней стороны маленький острый зубчик (уникальная апоморфия). Этот зубчик перемещается на свободный конец укороченной вершины гипофиза у ряда видов рода *Podisus* и у родов *Brontocoris* и *Tynacantha*; у *P. serieventris* и *Tyrranocoris* зубчик утрачивается. У *P. sagitta* сохраняются двухвершинные боковые углы переднеспинки и примитивные парандрии, у остальных видов *Podisus* и родов *Brontocoris*, *Tyrranocoris* и *Tynacantha* исчезают задние вершины боковых углов переднеспинки. Последние три рода образуют голофилетическую группу, дочернюю по отношению к *Podisus*, характеризующуюся апоморфным удлиненным абдоминальным шипом и некоторыми другими признаками. Базальный род этой группы, *Brontocoris*, утрачивает склериты на вершинах вентро-латеральных лопастей конъюнктивы. Сестринская ему группа имеет апоморфные гладкие боковые края переднеспинки.

Вторая группа это ветви характеризуется неуникальной апоморфией – полной утратой задних вершин боковых углов переднеспинки. Базальное положение в ней занимает род *Oechalia*. Сестринская ему группа характеризуется наличием широких зубчиков на задних углах III-VI сегментов брюшка, удлиненными латеро-апикальными углами пигофора, латеральной пластинкой парамера, сросшейся с внутренним краем его сенсорного отростка, и наличием бугорка в середине внутреннего края гипофиза. Базальное положение в этой кладе занимает *Troilus*. Его сестринская группа включает роды *Arma* и *Amyotea* и имеет апоморфные вытянутые в корот-

кие пластинки боковые края переднеспинки, покрытые маленькими острыми зубчиками, направленными назад, брюшко без абдоминального шипа и парамер без сенсорного отростка.

Второе направление развития стиретрин, соответствущее трибам Jallini, Platynopini и Stiretrini, связано с уникальными апоморфиями: возникновением вентральных парандриев и сильным удлинением латеральной ветви гипофиза парамера. Неуникальная апоморфия этой группы – высокие листовидные кили на наружных поверхностях передних голеней (такие же, но очень низкие кили есть у *Alcaeorrhynchus grandis* (Dall.)). При первой дивергенции эта филогенетическая ветвь разделяется на ветви Jallini и Platynopini-Stiretrini. В первой из них редуцируются задние вершины боковых углов переднеспинки (то же у ряда родов Glypsini и Amyoteini). Вторая из этих ветвей характеризуется уплощенным с боков абдоминальным шипом (то же у некоторых родов Jallini), разделением вентро-латеральных лопастей конъюнктивы на несколько ветвей и развитием крупной апикальной лопасти, разделенной на вершине на две латеральные ветви. Этот признак развился в данной ветви независимо от новосветстких родов *Apoecilus* и *Marmessulus*.

Триба Jallini. Одна из ветвей первой дихотомии этой группы включает род *Cazira* и происходящий от него род *Blachia*. В ней только у *Cazira concinna* Hsiao et Zheng различимы задние вершины боковых углов переднеспинки, у остальных же видов они совершенно не выступающие, широко округленные. В этой ветви задние углы VII сегмента брюшка тупоугольно округленные, без зубцов (неуникальная апоморфия). По-видимому, для этой ветви изначально характерна сложная скульптура переднеспинки и щитка. В этом случае самым примитивным из изученных видов этой группы является *C. frivaldskyi* Horv. Для него характерны апоморфные задние углы всех сегментов брюшка с крупными бугорками. Сестринский для *C. verrucosa* (West). род *Blachia* характеризуется утратой скульптуры на переднеспинке, уменьшением бугров на щитке, утратой мозолистых участков в базальных углах щитка и развитием на теле одинакового рисунка из черных пятен. Парамер *B. chiroptera* (H.-S.) очень похож на таковой *C. verrucosa*, у *B. ducalis* Walk. он еще более упрощен. Если же считать отсутствие скульптуры на переднеспинке и слабое ее развитие на щитке у *Blachia* плезиоморфиями, то следует допустить независимое укорочение гипофиза, утрату вентральных парандриев и развитие других признаков у этого рода и части видов *Cazira*. Сестринская по отношению к *Cazira-Blachia* ветвь характеризуется полной утратой задних вершин боковых углов переднеспинки. Согласно одному из альтернативных вариантов филогении, в этой ветви ранее всего отделяется род *Pinthaeus*. Сестринская ему группа имеет тупоугольно округленные заднieуглы VII сегмента брюшка (то же у *Cazira* и *Blachia*). Одна их двух ветвей этой группы имеет следующие неуникальные апоморфии: гладкие боковые углы переднеспинки, утрата мозолистых участков в базальных углах щитка, уплощенный с боков абдоминальный шип и утраты склеритов на вершинах вентро-латеральных лопастей конъюнктивы. Эта ветвь включает

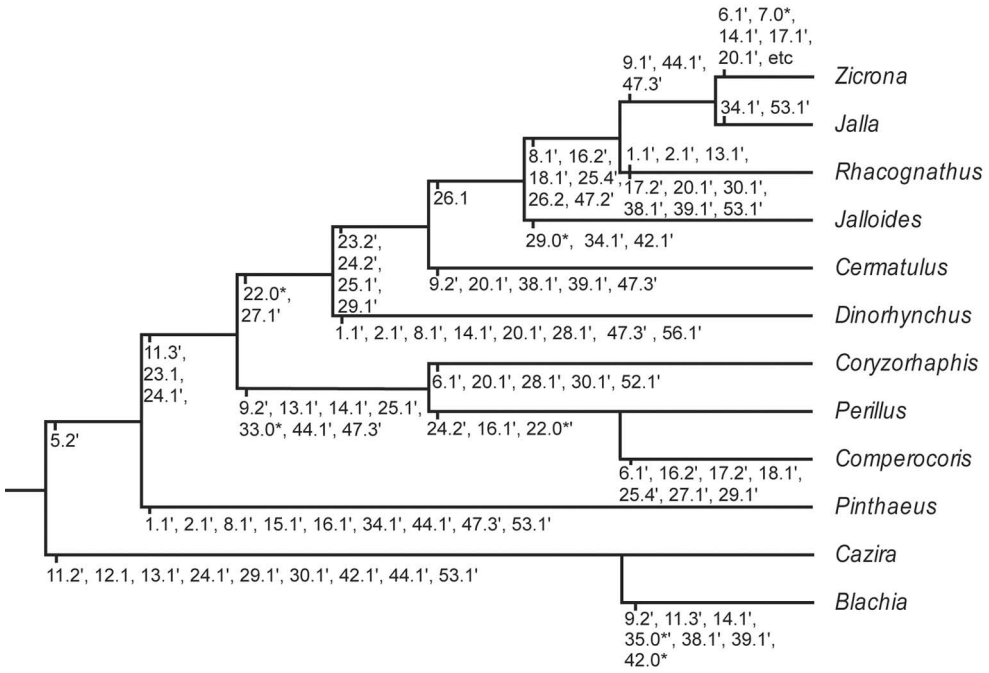

Рис. 19. Филогения Jallini.

3 рода, из которых *Coryzorphaphis* и *Perillus* сестринские. От последнего происходит род *Comperocoris*, храктеризующийся множеством апоморфий, отсутствующих у *Perillus*. Сестринская по отношению к этой группе ветвь характеризуется утратой наружных килей на передних голенях и абдоминальных желез. Первым в этой группе отделился род *Dinorhynchus*. Естественность сестринской по отношению к нему ветви подтверждается полной утратой зубчиков на задних углах сегментов брюшка. Здесь раньше других отделился австралийский род *Cermatulus*. Сестринская ему группа имеет сильно укороченный абдоминальный
шип. При следующей дихотомии отделяется голофилетический род *Jalloides*. Остальная часть данной ветви характеризуется неуникальными апоморфиями: редукцией участка пористой кутикулы у наружного края гладкого участка испарительной площадки и утратой абдоминального шипа, утратой ребрышка на боковых краях переднеспинки и участка пористой кутикулы на задних краях мезоплейритов. Базальное положение в этой группе занимает род *Rhacognathus*. Сестринская ему ветвь, включающая роды *Jalla* и *Zicrona*, имеет неуникальные апоморфии: гладкие боковые края переднеспинки и исчезновение склеритов на вершинах вентро-латеральных лопастей конъюнктивы.

Другой из наиболее вероятных вариантов филогении Jallini предполагает, что ветвь *Coryzorphaphis-Perillus-Comperocoris* является сестринской для ветви *Pinthaeus-Dinorhynchus*. Синапоморфией этих ветвей может считаться полная утрата склеритов на вершинах вентро-латеральных лопастей конъюнктивы. Вторая из этих ветвей может быть выделена на основании апоморфных удлиненных, сходящихся перед наличником скуловых пластинок и утраты ребрышек на боковых краях переднеспинки. В таком случае следует допустить, что утрата килей на передних голенях, зубцов на задних углах VII сегмента брюшка и абдоминальных желез у *Dinorhynchus* произошла независимо от апикальной части древа Jallini, которая образует сестринскую группу двум предыдущим группам на основании апоморфного признака – утраты задних вершин боковых углов переднеспинки.

Триба Platynopini имеет следующие апоморфии: разделенные на две ветви вентро-латеральные лопасти конъюнктивы, длинную узкую апикальную лопасть, направленную вверх, разделенную на короткие овальные латеральные ветви, и киль в основании апикальных выростов медиальных пластин пениса. Одно из направлений развития этой трибы соответствкет группе рода *Canthecona* и характеризуется апоморфными широко округленными задними углами VII сегмента брюшка без зубчиков и низкими наружными килями на передних голенях. Эта группа включает три ветви, выяснение последовательности возникновения которых затруднительно. Одна из этих ветвей, вероятно, базальная, включающая роды *Picromerus* и *Andrallus,* характеризуется полной утратой наружных килей на голенях, широкими прямо- или тупоугольными зубчиками на задних углах III-VI сегментов брюшка и сильно укороченным абдоминальным шипом (неуникальные апоморфии). Вторая ветвь этой группы представлена предковым родом *Afrius* и дочерним *Friarius*, который является сестринским для *Afrius* (*Subafrius*) *flavirostrum* (Sign). Задние углы сегментов брюшка у последнего с маленькими округлыми бугорками, у *Friarius* – с крупными бугорками, в обоих таксонах отсутствуют наружные кили на передних голенях, абдоминальные железы и круглые склериты гинатриума. Третья ветвь, по-видимому, сестринская предыдущей, характеризуется неуникальными апоморфиями: суженными гладкими частями испарительных площадок с параллельными передним и задним краями, редукцией круглых склеритов гинатриума (то же у *Friarius*). Эта ветвь включает сестринские роды *Planopsys* и *Canthecona*.

Второе направление развития в этой трибе характеризуется апоморфной укороченной латеральной ветвью гипофиза парамера. Оно включает 2 сестринские группы. Группа родов *Platynopus*, характеризуется неуникальным апоморфным признаком – утратой склеритов на вершинах вентро-латеральных лопастей конъюнктивы. Вероятно, базальным родом этой группы является *Platynopus*, у которого на переднеспинке сохраняются 4 длинные продольные мозолистые полосы, изначально характерные для ветви Platynopini-Stiretrini. Близок к *Platynopus* род *Eocan-*

thecona, у которого на переднеспинке сохраняются только 4 маленьких округлых мозолистых пятнышка, иногда продолженных кзади в виде сильно размытых коротких полос. Сестринская группа для *Eocanthecona* или *Eocanthecona-Platynopus* характеризуется сильно снижающимися кзади хоботковыми пластинками (то же у Amyoteini) и утратой наружных килей на передних голенях. В этой группе сестринская базальному роду *Montrouzierellus* ветвь характеризуется наличием расширенного киля на мезостерните, утратой мозолистых участков на переднеспинке и киля в основании апикальных выростов медиальных пластин пениса. В этой группе раньше всего отделился род *Cantheconidea*. Сестинская ему группа характеризуется неуникальными апоморфиями: узкими гладкими участками испарительных площадок с параллельными передним и задним краями, утратой задней вершины боковых углов переднеспинки, мозолистых участков в базальных углах щитка, зубцов на передних бедрах. Здесь первым отделился род *Bulbostethus*. Вершину этой ветви составляют сестринские роды *Ealda* и *Parealda*, характеризующиеся наличием высоких ребрышек по бокам мезо- и метастернитов и утратой вооружения на задних углах переднеспинки.

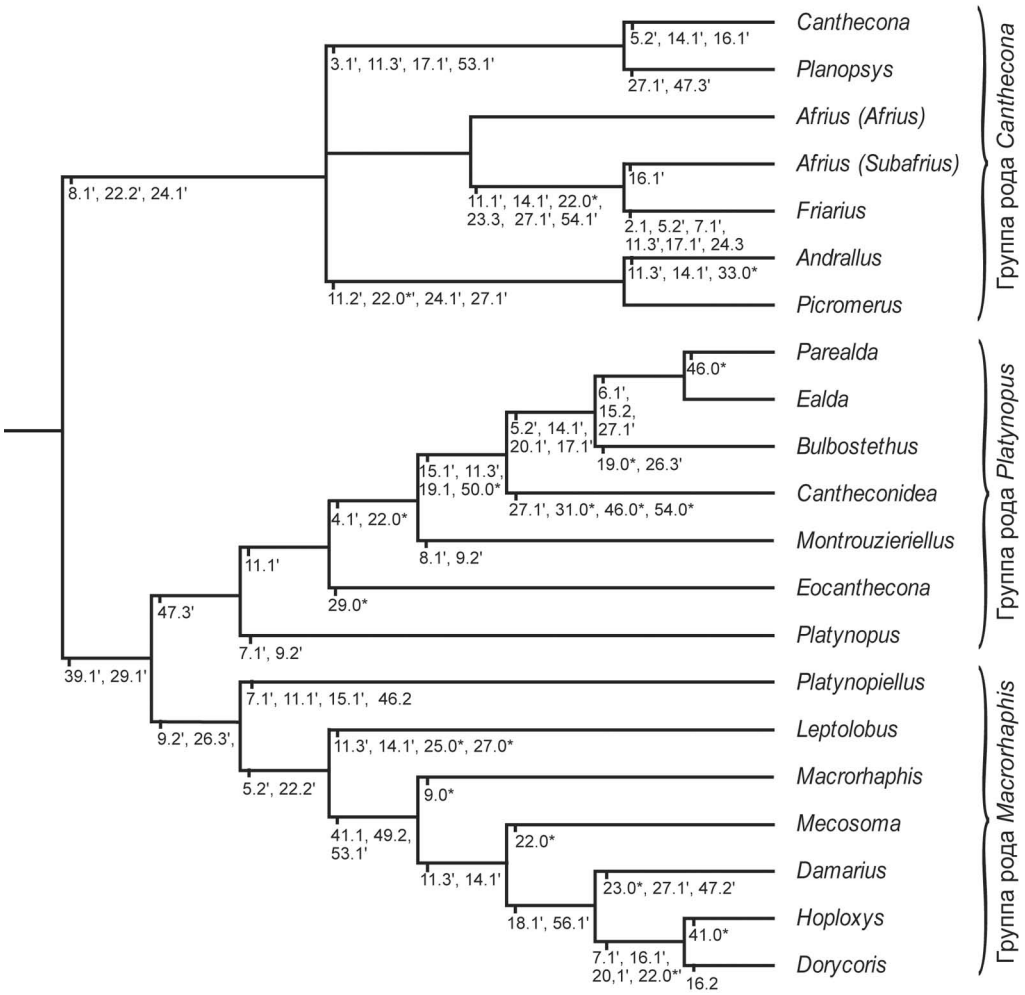

Рис. 20. Филогения Platynopini.

Группа рода *Macrorhaphis* характеризуется неуникальными апоморфиями – развитием длинного абдоминального шипа, доходящего до средних тазиков (то же у *Bulbostethus* и ряда видов Stiretrini) и гладкими боковыми краями переднеспинки. У базального рода этой группы, *Platynopiellus*, на вентро-латеральных лопастях конъюнктивы развивается третья, промежуточная ветвь (расположенная иначе, чем у Stiretrini – уникальная апоморфия). Для сестринской ему группы характерна утрата задних вершин на боковых углах переднеспинки и укорочение наружных килей на передних голенях. Род *Leptolobus* занимает базальное положение в этой группе. Сестринская ему ветвь характеризуется уникальной апоморфией – двумя узкими мембранозными выростами на вентральных поверхностях латеральных ветвей апикальной лопасти конъюнктивы и неуникальной – утратой круглых склеритов гинатриума. Сестринская базального в этой ветви

рода *Macrorhaphis* группа утрачивает мозолистые участки в базальных углах щитка. При следующей дихотомии возникает род *Mecosoma* и группа, характеризущаяся металлической окраской и участком пористой кутикулы, прерванным в наружной части испарительной площадки. В этой ветви раньше всего отделился *Damarius*. Его сестринская группа, включающая роды *Dorycoris* и *Hoploxis*, характеризуется утратой ребрышка на боковых краях переднеспинки, редукцией полосы пористой кутикулы на задних краях мезоплейритов до небольших проксимальных участков, редукцией зубцов на передних бедрах и килей на передних голенях.

Триба Stiretrini характеризуется апоморфными трехвершинными вентро-латеральными лопастями конъюнктивы, утратой склеритов на них (у *Heteroscelis* на месте склеритов находятся пучки коротких утолщенных щетинок), укороченной латеральной ветвью парамера (то же у ряда родов Platynopini) и наличием выроста на внутреннем крае гипофиза (то же, например, у *Cazira*). Базальным в этой группе является род *Eutyrhynchus*. Сестринская ему группа характеризуется гладкими боковыми краями переднеспинки, немного расширенным в вершинной части щитком (то же у ряда родов Jallini) и очень длинными узкими латеральными ветвями апикальной лопасти конъюнктивы. Ранее всего в этой группе отделился род *Heteroscelis*, имеющий сильно суженное тело, удлиненные скуловые пластинки и другие апоморфии. Сестринская ему группа характеризуется утратой задних вершин боковых углов переднеспинки, сильно удлиненным трехгранно-призматическим в сечении абдоминальным шипом и латеральными ветвями апикальной лопасти конъюнктивы, направленными дорсально и охватывающими конъюнктиву с боков. *Oplomus*, базальный род этой группы, имеет еще слабо расширенный щиток с мозолистыми участками в базальных углах, тогда как у сестринских родов *Stiretrus* и *Discocera* щиток очень сильно удлиняется и расширяется, утрачиваются мозолистые участки в его углах.

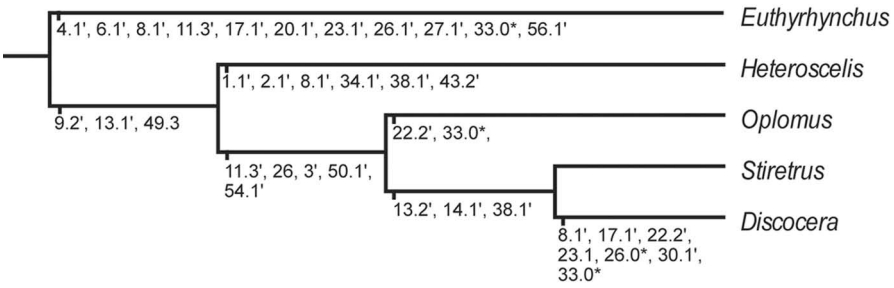

Рис. 21. Филогения Stiretrini.

Всего при реконструкции филогении Stiretrinae использовано 56 признаков.

Глава 6. Биология подсемейств Podopinae и Stiretrinae (Asopinae).

В главе приводится краткий обзор литературных данных о ландшафтном распределении, требованиях режима увлажнения и пищевой специализации изучаемых групп.

Глава 7. Палеонтология, зоогеография и история расселения подсемейств Podopinae и Stiretrinae(Asopinae).

7.1. Палеонтология подсемейств Podopinae и Stiretrinae. Щитники, будучи не связанными с водой насекомыми, летающими, как правило, довольно редко и непродолжительно, захораниваются в геологических отложениях плохо. Самые ранние находки отпечатков щитников известны из палеоцена-эоцена Дании (50 млн. лет назад): *Tectocoris angustilobatus* Henriksen (Scutlleridae), *Teleoschistus multinervosus* Henriksen и *Teleocydnus transitorius* Henriksen (Pentatomidae). Известны два вида ископаемых Podopinae из раннего олигоцена Англии, месторождение Bembridge: *Podopinites acourti* (Cockerell, 1921) и *Podopinites coloratus* (Popov, in print). Представители подсемейства Stiretrinae в ископаемом состоянии неизвестны.

7.2. Зоогеография и история расселения подсемейств Podopinae и Stiretrinae. При крайнем недостатке палеонтологических данных для изучаемых групп и неизвестности филогенетических связей подсемейств внутри Pentatomidae возможны две основные гипотезы о времени происхождения Podopinae и Stiretrinae. «Кайнофитная» гипотеза связывает время происхождения этих групп с возрастом древнейших находок их представителей. Согласно этой гипотезе Podopinae и Stiretrinae возникли на рубеже эоцена и олигоцена. «Меловая» гипотеза синхронизирована с массовым распространением цветковых растений в биосфере и относит время возникновения изучаемых подсемейств ко второй половине мела. Podopinae и Stiretrinae – довольно древние группы, сохраняющие ряд весьма примитивных признаков, поэтому приближение времени их возникновения ко времени возникновения семейства в целом может быть вполне оправданным.

7.2.1. История расселения Podopinae. На основании реконструированной филогении и распространения рецентных представителей видно, что Podopinae – это исходно лавразийская, конкретно, старосветской группа, позднее вышедшая в тропическую Африку и Нотогею. Исходя из презумпций гумидности предка и экваториального очага возникновения группы («экваториальная помпа»), центром происхождения Podopinae следует считать Восточную или Юго-Восточную Азию. В этих регионах в настоящее время сосредоточено наибольшее количество примитивных представителей этой группы. По первой гипотезе, согласно возрасту и локализации фоссилий, подсем. Podopinae возникло до объединения Европы и Азии (ранний олигоцен).

Филогенетически в подсемействе выделяются две линии: влаголюбивая Podopites и умеренно сухолюбивая Graphosomites. Базальная в кладе Podopites триба Kayesiini представлена в современной фауне двумя родами, обитающими только в Эфиопской зоогеографической области. По-видимому, эта группа в олигоцене была распространена от Юго-Восточной Азии далеко на запад, проникла в Африку по сухопутной связи, установившейся еще в эоцене, но впоследствии в Палеарктике вымерла. Наиболее примитивные роды трибы Scotinopharini обитают в Юго-Восточной Азии и Китае. В эоцене, когда установилась связь Азии с Индийской платформой, на территорию последней перешли роды *Amauropepla* и *Melanophara, Aspidestrophus* и многие виды *Neoscotinophara*. Один вид, *Coracanthella geophila*, приник в Австралию и Новую Каледонию. Род *Haullevillea* и сестринская по отношению к *Coracanthella* группа проникли в Эфиопскую область. Сестринская по отношению к Scotinopharini триба Podopini распространена еще более широко. Видимо, становление этой группы было связано с проникновением ее предка из Азии в Европу через острова на юге западноазиатского эпиконтинентального моря. Базальный род этой трибы, *Podops*, в настоящее время распространен в Европе и Северной Африке. Сестринская ему группа дала ветвь в Эфиопскую область с образованием группы рода *Thoria*. Другая ветвь этой группы распространилась на восток, видимо, уже через сухопутную связь Европы и Азии, возникшую в начале олигоцена. Один род ее, *Stysiellus*, в настоящее время распространен на севере Индии и в Непале, куда он попал, видимо, миновав еще невысокие в олигоцене Гималаи. Предок сестринской по отношению к нему голофилетической группы рода *Amaurochrous* перешел в Северную Америку через Берингию, а не через атлантический мост, поскольку представители этой группы обитают во влажных стациях, а в районе атлантического моста климат был аридным саванно-тропическим (Емельянов, 1979).

Вторая из двух главных филогенетических ветвей Podopinae, Graphosomites, возникла, по всей видимости, тоже в Юго-Восточной Азии. Несомненно, эта группа формировалась в условиях влажного климата, но впоследствии в разных ее ветвях происходило независимое приспособление к обитанию в аридных регионах. Базальная трибы этой группы, Graphosomatini, возникла, скорее всего, в Центральной Азии и была связана с саванными местообитаниями в условиях тропического и субтропического климата, сформировавшимися в Азии к середине среднего эоцена. В миоцене при аридизации и похолодании климата Палеарктики и замещении саванн их бореальным аналогом – степями, наиболее древние роды этой трибы, *Cyptocoris*, *Bolbocoris* и *Tornosia* исчезли в Палеарктике, но сохранились в Эфиопской области. Часть видов этих родов сейчас

обитает на территориях с переменно влажным тропическим климатом; другая же их часть приспособилась к жизни в условиях жаркого аридного и семиаридного климата. Центр максимального видового разнообразия вершинной части филогенетической ветви Graphosomatini находится в Центральной и Средней Азии и в Иране. Становление этой ветви, включающей сестринские группы родов *Ancyrosoma* и *Graphosoma*, было связано с приспособлением к условиям жаркого засушливого и холодного климата. Наиболее примитивные роды трибы Tarisini распространены в гумидных регионах. Виды *Brachycerocoris* и *Neocazira* обитают в Индонезии, на Филиппинах, в центральном и юго-восточном Китае, Японии, Индии и на Шри-Ланке. Три вида *Brachycerocoris* проникли в Эфиопскую область. Сестринская по отношению к *Brachycerocoris* ветвь, включающая роды *Tarisa* и *Cryptogamocoris*, развивалась в направлении адаптации к более сухим местообитаниям и распространилась на юго-западе Азии и Европы и в Северной Африке. Предок группы Ventocorini-Deroploini, видимо, был распространен на юго-востоке Азии. Формирование трибы Ventocorini так же, как и в предыдущих случаях, было связано с приспособлением к бореальному климату. Возникновение трибы Deroploini связано с проникновением предка этой группы в Австралию, котрая была изолирована от других континентов с раннего мела, т.е. до самого древнего предполагаемого времени возникновения Podopinae, и приобрела сухопутную связь с Азией в раннем плиоцене. Судя по довольно большой радиации родов этой группы, ее предок проник в Австралию по цепи островов раньше, чем установилась ее связь с Азией.

При допущении гипотезы о меловом происхождении Podopinae указать регион возникновения этой группы не представляется возможным, потому что большую часть верхнего мела Европа была соединена сушей с Азией. Зона теплого гумидного климата, в котрой должны были возникнуть подопины, широкой полосой охватывала средние широты Азии, Европы и Северной Америки. Возникновение изучаемой группы в Африке маловероятно (несмотря на древность обитающей здесь трибы Kayesiini), потому что пояс экваториального гумидного климата этого континента на протяжении всего мела был ограничен с севера широким поясом тропически-экваториального жаркого аридного климата, да и сама Африка на протяжении всего верхнего мела была изолирована от Евразии. Предположение об африканском происхождении Podopinae не согласуется с отсутствием этой группы в Южной Америке, которая в мелу располагалась еще близко от Африки, и тогда еще узкая Атлантика вряд ли служила серьезной преградой для расселения этой группы в Неотропике. Возникновение сухолюбивых групп Graphosomatini, Ventocorini, Deroploini, апикальных родов Tarisini и распространение подопин в Африке имело место, скорее всего, не раньше начала кайнозоя и происходило по описанным выше схемам.

7.2.2. История расселения Stiretrinae. В рамках «кайнофитной» гипотезы, исходя из широкой радиации родов трибы Amyoteini в Северной и Южной Америке и из близкой к ней трибы Glypsini в Африке, следует допустить, что первые представители Asopinae возникли задолго до того, как исчезла суша, соединяющая Европу и Северную Америку, т.е. не позже третей четверти эоцена. Центры максимального видового разнообразия и наиболее древние представители двух главных филогенетических ветвей стиретрин, Jallini-Platynopini-Stiretrini и Glypsini-Amyoteini, находятся в Восточной Азии и Африке для первой и Новом Свете для второй, т.е. по обе стороны эпиконтинентального моря, занимавшего в палеогене всю западную часть Азии. Очевидно, возникновение одной из этих групп связано с распространением ее предка в раннем палеогене по островам через это эпиконтинентальное море.

Можно допустить, что первые представители группы Glypsini-Amyoteini возникли в Европе, триба Glypsini проникла в Африку по сухопутному мосту, возникшему еще в середине палеоцена, и в Северную Америку по атлантическому мосту, существовавшему еще во второй половине эоцена. Затем в Европе ее представители вымерли, роды *Glypsus*, *Hemalia* и *Anasida* сохранились в Африке, а роды *Alcaeorrhynchus* и *Marmessulus* сохранились в Северной Америке и в конце миоцена, когда установилась связь между американскими континентами, проникли в Южную Америку. Триба Amyoteini, видимо, изначально формировалась в Северной Америке, куда проник предок этой голофилетической группы и где сейчас распространены примитивные роды

этой группы. Эволюционно молодые ее роды обитают в Южной Америке. Ветвь *Oechalia-Troilus-Amyotea-Arma* распространена в Палеарктике, куда, она, видимо, проникла вторично через Берингов мост, существовавший, по крайней мере, с палеоцена до конца миоцена. Часть видов родов *Arma* и *Troilus* встречается в Юго-Восточной Азии, другая часть видов распространилась на запад до Европы. *Oechalia* и *Amyotea*, обитают в Австралийской зоогеографической области и только один вид, *A. malabarica*, встречается в Индо-Малайской области.

Группа Jallini-Platynopini-Stiretrini возникла в Восточной или Юго-Восточной Азии. Один из центров видового разнообразия трибы Jallini находится в Восточной Азии. В дальнейшем эта группа расселялась в трех направлениях. Роды *Pinthaeus*, *Rhacognathus*, *Jalla* и *Zicrona* широко распространились от Китая на север до Сибири и на запад до Западной Европы. Предок голофилетической ветви *Coryzorhaphis-Perillus-Comperocoris* проник в Новый Свет, видимо, через Берингов мост, судя по распространению базальных родов данной трибы. Третье направление расселения Jallini, связанное с возникновением возникновением родов *Cermatulus* и *Jalloides*, охватывает Австралию, Тасманию и Новую Зеландию. Большинство видов группы рода *Platynopus* трибы Platynopini обитает в Юго-Восточной Азии, Китае и Индии. Основное направление экспансии этой группы – Австралийская зоогеографическая область. Наиболее примитивный род этой группы, *Platynopus*, встречается только в пределах Юго-Восточной Азии. Несколько видов *Eocanthecona* проникли в Новую Гвинею и Австралию, несколько видов *Montrouzieriellus* – в Новую Зеландию, Австралию и на острова западной части Океании, *Cantheconidea cyanacantha* распространяется на Фиджи и Самоа. Роды, образующие вершину филогенетической ветви Platynopini, уже не встречаются в Индо-Малайской области. Две другие группы Platynopini, видимо, независимо друг от друга проникают в Эфиопскую зоогеографическую область. Триба Stiretrini распространена только в Новом Свете. Все роды, кроме двух апикальных, распространены в Северной и Южной Америке. Апикальные роды *Discocera* и *Stiretrus* встречаются практически только в Южной Америке. Исходя из филогении, более вероятным представляется переход этой группы в Новый Свет через Берингию.

Гипотеза о меловом происхождении Asopinae позволяет допустить, помимо евразийского, также и гондванское происхождение этой группы в пределах экваториального гумидного пояса, существовавшего в Африке и Южной Америке начиная с альбского века. Атлантический океан, довольно узкий на протяжении значительной части верхнего мела, не мог служить серьезным препятствием для распространения Stiretrinae. С этой гипотезой хорошо согласуется современное распространение сестринских триб Glypsini и Amyoteini. Из первой трибы 3 рода распространены в Африке, тогда как 2 других, не являющиеся сестринскими, – в Новом Свете. При этом следует допустить, что триба Amyoteini сформировалась в Южной Америке и некоторые ее роды проникли в Северную Америку в палеоцене – начале эоцена, когда, по мнению Симпсона (1983), установилась сухопутная связь между этими континентами. Проникновение апикальных родов Amyoteini в Евразию осуществлялось, судя по их положению на филогении и распространению, все же через Берингию, несмотря на возможный меловой возраст трибы.

ВЫВОДЫ

1. В ходе изучения морфологии имаго выделены таксономически значимые признаки, использованные при реконструировании филогенетических связей и при построении классификации подсемейств Podopinae и Stiretrinae. Эти признаки для обеих групп относятся прежде всего к форме, пропорциям и опушению тела, форме и строению головы, переднеспинки, щитка, строению плейритов и стернитов груди, паратергитов и вентритов брюшка, форме и вооружению ног, форме и строению пигофора, парандриев, парамеров, склеротизованных и мембранозных структур эдеагуса в полностью раздутом состоянии, строению наружных и внутренних эктодермальных гениталий самки, включая набор склеритов гинатриума и сперматеку. Впервые описан ряд структур эдеагуса и гинатриума. Составлены переописания для 103 родов и 273 видов обеих изучаемых групп.

2. Показана несостоятельность доводов ряда авторов в пользу полифилии Podopinae, основанных на изучении очень ограниченного материала. Впервые описаны трибы Kayesiini и Scotinopharini, показана естественность триб Ventocorini, Deroploini, Tarisini и Graphosomatini. Пересмотрен объем почти всех этих триб. Название Brachycerocorini nom. nud. сведено в синонимы к Tarisini. Предложено включить в трибу Graphosomatini 7 родов, относившихся в прежних классификациях к другим трибам, 1 род, имевший неопределенное положение в системе Podopinae, и 1 род исключить из этой трибы. В трибу Tarisini впервые включены 2 рода, из которых один ранее относился к другим трибам, другой имел неопределенное положение в классификации подопин. Описано 3 новых рода, 1 подрод и 6 новых видов Podopinae. Для 7 видовых названий изменено сочетание с родовым названием. Одно название группы рода и 3 видовых названия признаны младшими синонимами.

3. Предложена оригинальная классификация подсемейства Stiretrinae, которое разделено на 5 триб. Из них Platynopini и Glypsini описываются впервые, объем остальных триб существенно изменен. Из трибы Amyoteini исключен ряд видов, вошедших с состав других триб подсемейства. В состав трибы Jallini впервые включено 10 родов. В трибу Stiretrini впервые внесено 3 рода. Описано два новых рода Stiretrinae. Для 1 видового названия изменено сочетание с родовым названием.

4. На основании изученных морфологических признаков и закономерностей морфологической эволюции реконструированы филогенетические связи внутри рассматриваемых групп. Показано, что в одной из двух главных ветвей Podopinae последовательно обособляются голофилетические трибы Graphosomatini и Tarisini, вершину этой ветви составляют сестринские группы Ventocorini и Deroploini. Вторую ветвь подопин образуют 3 голофилетические группы: триба Kayesiini, занимающая базальное положение, и сестринские группы Podopini и Scotinopharini. Реконструированы филогенетические связи родов внутри триб Podopinae.

5. Удна из двух главных ветвей Stitetrinae по первой дихотомии образована сестринскими трибами Glypsini и Amyoteini, другая – трибами Jallini, Platynopini и Stiretrini, из которых две последние группы являются сестринскими. Реконструированы филогенетические связи родов внутри триб Stiretrinae.

6. Изучено распространение и рассмотрена предполагаемая история расселения Podopinae и Stiretrinae. В связи с крайней скудностью палеонтологических данных для первой группы и отсутствием их для второй предложены две гипотезы о времени их возникновения: «меловая», относящая это время к началу массового распространения цветковых растений в биосфере, и «кайнофитовая», связывающая его с возрастом наиболее древних палеонтологических остатков Podopinae. Исходя из распространения наиболее древних представителей, презумпций гумидности предка и экваториального очага возникновения группы установлены предполагаемые регионы возникновения изучаемых подсемейств. На основании филогенетических древес, полученных в настоящей работе, и литературных палеогеографических данных построены гипотетические схемы распространения групп в рамках «меловой» и «кайнофитовой» гипотез. Первая из них в целом более адекватна филогении и распространению Stiretrinae, вторая – Podopinae.

Список публикаций автора по теме диссертации.

Статьи в журналах списка ВАК:

1. Gapon D.A. Inflation of heteropteran aedeagi using microcapillaries (Heteroptera: Pentatomidae) // Zoosystematica Rossica, 2001 (2000). T.9. No1. P. 157–160.
2. Константинов Ф.В., Гапон Д.А. К строению эдеагуса клопов щитников (Heteroptera: Pentatomidae) I: Discocephalinae и Phyllocephalinae // Энтомологическое обозрение, 2005. Т. 84. №2. С. 334–352.
3. Гапон Д.А., Константинов Ф.В. К строению эдеагуса клопов щитников (Heteroptera: Pentatomidae) II: Podopinae // Энтомологическое обозрение, 2006. Т. 85. №1. С. 13-34
4. Гапон Д.А., Константинов Ф.В. К строению эдеагуса клопов щитников (Heteroptera: Pentatomidae) III: Asopinae // Энтомологическое обозрение, 2006. Т. 85. №3. С. 491–507.
5. Gapon D.A. Distinguishing characters of Sternodontus binodulus Jak. and S. similis (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae) // Zoosystematica Rossica, 2007. T. 16. No1. P. 138.
6. Gapon D.A. Graphosoma creticum Horv. is a synonym of G. semipunctatum (F.) (Heteroptera: Pentatomidae) // Zoosystematica Rossica, 2007. T. 16. No1. P. 78.
7. Gapon D.A. A new combination for Sternodontus contestor Kiritshenko, 1966 (Heteroptera: Pentatomidae) // Zoosystematica Rossica, 2007. T. 16. No1. P. 31-32.
8. Gapon D.A. Ventocoris martini (Horv.) is a synonym V. modestus (Jak.) (Heteroptera: Pentatomidae) // Zoosystematica Rossica, 2007. T. 16. No1. P. 66.
9. Gapon D.A. Taxonomic notes on two African species of Podopinae (Heteroptera: Pentatomidae) // Zoosystematica Rossica, 2007. T. 16. No2. P. 245-246.

Статьи в международных изданиях:

10. Gapon D.A. A revision of Leprosoma Baerensprung, 1859 (Heteroptera: Pentatomidae) // Michail Josifov Festschrift. Pensoft Publishers // Advanced in Heteroptera research. Festschrift in honor of 80th anniversary of Michail Josifov. Pensoft Publishers. Sofia-Moskow. 2008. P. 105-120.
11. Gapon D.A. New subtribes and a new genus of Podopini (Heteroptera: Pentatomidae: Podopinae) // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae (в печати).

Тезисы конференций:

12. Гапон Д.А. О применении метода выдувания эдеагусов настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) // XII съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 2003. С.73.
13. Гапон Д.А. Группы родов клопов-щитников подсемейства Asopinae (Heteroptera, Pentatomidae) и их родственные связи // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. 2007. С. 67-68.
14. Gapon D.A. Dried inflated aedeagi of Heteroptera: method of preparation and use in the systematics // Abstracts of Second Quadrennial meeting of the International Heteropterists' Society. St. Peterburg, 2002. P.19.
15. Gapon D.A. The structure of the aedeagus in the subfamilies Asopinae, Discocephalinae, Phyllocephalinae and Podopinae (Heteroptera: Pentatomidae) // Abstracts of Third European Hemiptera Congress. 2004. P.28-29.
16. Gapon D.A. Relationships of genera within the subfamily Asopinae (Pentatomidae) // Abstracts of Third Quadrennial Meeting of the International Heteropterists' Society. 2006. P.3.

Отпечатано в цифровом копировальном центре
«Средний-28»
Печать лазерная. Тираж 100 экз.
Подписано в печать 18.11.08 г. Заказ № 363