

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 129

Ю. А. ПОПОВ

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ
ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ
ИНФРАОТРЯДА
НЕРОМОРФА (НЕТЕРОПТЕРА)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1971

Историческое развитие полужесткокрылых инфраотряда *Neuroptera* (*Heteroptera*). Ю. А. Попов. 1971 г. Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 129. Монография посвящена вопросам происхождения, эволюции и геологического распространения полужесткокрылых инфраотряда *Neuroptera* (*Heteroptera*).

В работе дается описание всех вымерших представителей инфраотряда. Дается обзор местонахождений ископаемых остатков непоморф и особенностей их захоронения. На основе функционального анализа восстанавливается образ жизни вымерших непоморф. Обсуждаются особенности их морфологии, основанной главным образом на изучении современных форм. Значительная часть монографии посвящена анализу системы инфраотряда *Neuroptera* и всего отряда *Heteroptera* в целом; рассматриваются филогенетические связи между надсемействами, семействами и подсемействами.

Монография рассчитана на специалистов-энтомологов, палеонтологов и геологов, интересующихся стратиграфией континентальных отложений.

Ответственный редактор

Б. Б. РОДЕНДОРФ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемое вниманию читателя исследование посвящено обзору исторического развития одной группы полужесткокрылых насекомых инфраотряда *Neuroptera*. Оно основано на изучении разнообразных вымерших полужесткокрылых и всестороннем рассмотрении особенностей ныне живущих представителей инфраотряда.

Автор излагает результаты исследования в шести главах, начиная с истории изучения, геолого-географического очерка, обзора морфологических особенностей, далее системы и описательной части и кончая рассмотрением филогенетических отношений всего инфраотряда в целом и составляющих его надсемейств.

Геолого-географический очерк включает обзор всех известных ископаемых находок *Neuroptera* и отчасти других полужесткокрылых. Приводятся списки местонахождений (всего 29), указываются найденные виды и обсуждаются условия захоронения этих насекомых. Эта глава безусловно будет иметь важное справочное значение для последующих исследователей.

Обширная, хорошо иллюстрированная морфологическая глава сообщает основные сведения о строении, необходимые для понимания филогенетических отношений и системы изучаемых насекомых. Этот раздел исследования основан преимущественно на зоологических данных, причем во многих случаях используются все доступные сведения по вымершим формам. Таким образом, морфологический обзор оказывается главным источником фактических доказательств тех или других систематико-филогенетических обобщений.

Обзор системы посвящается не только одним *Neuroptera*: в начале очерка составитель касается деления всего отряда *Heteroptera* на крупные таксоны, инфраотряды и надсемейства. Критически рассматривая схемы других авторов, составитель предлагает свою систематическую схему всего отряда, подразделяя его на шесть инфраотрядов и далее более подробно останавливаясь на делении инфраотрядов *Neuroptera* и *Leptorodidomoptera*¹ на надсемейства и семейства. Этот обзор системы безусловно очень полезен, вносит порядок и уточняет взаимоотношения крупных таксонов изучаемых групп водных полужесткокрылых.

Систематическая часть включает описание всех крупных таксонов инфраотряда — 5 надсемейств, 12 семейств (из них два новых), 22 подсемейства (из них четыре новых) и некоторых новых триб (5), родов (12) и видов (13) мезозойских и кайнозойских фаун. Эти описания, помимо диагностических особенностей, заключают сведения по распространению и экологии. Ценность такого систематического обзора велика в качестве руководства для дальнейших исследований по фауне геологиче-

¹ По-видимому, более правильным названием следовало считать название «*Seggoptera*».

ского прошлого, с одной стороны, и оказываясь основой для филогенетических обзоров по соответственным группам непоморф,— с другой.

Наконец, последняя глава посвящается обзору направлений эволюции *Peromorpha*, где рассматриваются филогенетические взаимоотношения этого инфраотряда с ближайшим другим, *Gegomorpha*, и далее описываются филогенезы отдельных надсемейств. Следует отметить всесторонность аргументации при обсуждении путей филогенеза. Основой оказывается оценка биологических приспособлений, осуществившихся в истории изученных насекомых,— прежде всего питания (хищничества и растительноядности), дыхания (в связи с переходом к водному образу жизни), онтогенеза (с учетом особенностей эмбрионального развития), наконец, способов передвижения (с рассмотрением особенностей преобразования строения ног). Все это делает филогенетический очерк содержательным и интересным.

В заключение следует прежде всего подчеркнуть оригинальность всего труда: до сих пор по отряду полужесткокрылых, да и по всему надотряду *Rhynchotha*, не проводились какие-либо филогенетические исследования, основанные на комплексном изучении современной фауны и ископаемых материалов в избранном масштабе — на уровне таксонов крупных рангов, инфраотрядов и надсемейств. В результате можно смело признать, что наши знания путей эволюции одного крупного и важного во многих отношениях отряда крылатых насекомых значительно увеличились. Сама монография по эволюции водных полужесткокрылых оказывается одним из дальнейших шагов в изучении исторического развития насекомых, проводимом Палеонтологическим институтом Академии наук СССР.

Б. Б. Родендорф

ВВЕДЕНИЕ

Настоящие полужесткокрылые, или клопы (Heteroptera), издавна исследовались многочисленными систематиками и морфологами. Возникновению интереса к ним способствовало чрезвычайное разнообразие их экологии: от скрытноживущих ризофагов (Cydnidae) и мицетофагов (Aradidae, Brachyrrhynchidae) до настоящих пелагических форм, обитающих на океанической поверхности и являющихся активными хищниками (Halobatinae, Gerridae).

Разнообразие образа жизни, обитание в различных экологических условиях привели к значительному разнообразию морфологических адаптаций (строение головы, груди, брюшка, конечностей, многочисленные половые изолирующие механизмы и т. д.) и существованию сравнительно большого количества видов. Оценка числа последних колеблется от 23 000 (Beier, 1937) до 26 000 (Obenberger, 1958) или даже до 40 000 (Бей-Биенко, 1967). На наш взгляд, наиболее реальной цифрой является 30 000 (или несколько более) современных видов (с учетом того, что каждый год описывается приблизительно от 100 до 300 новых для науки видов), из которых около 1600 видов принадлежат водной группе клопов инфраотряда *Neurocorpha*.

Несмотря на обилие систематической и морфологической литературы по частным вопросам, лишь сравнительно немногие авторы посвящали свои работы эволюции клопов. Большинство исследований по вопросам филогении полужесткокрылых основаны исключительно на морфологическом и экологическом материале, зачастую лишены выявления каких-либо определенных морфогенетических процессов и тем более палеонтологической аргументации. Последнее оправдывается отсутствием разработанности описанного палеонтологического (особенно из мезозойских отложений) материала. Такой подход характерен в отношении существующей литературы по эволюции крупных таксонов отряда.

До недавнего времени было описано немногим более 50 мезозойских представителей отряда клопов, из которых около десятка принадлежит водным формам инфраотряда *Neurocorpha* (=Hydrocorisae, Cryptocerata). Систематическое положение в ряде случаев было определено ошибочно, качество многих описаний оставляет желать лучшего. Что касается описанных кайнозойских полужесткокрылых, то число их достаточно велико (свыше 500 видов), а семейственная принадлежность более или менее ясна.

Состояние изученности палеогеновых и неогеновых водных полужесткокрылых аналогично таковому других отрядов насекомых: общий объем материала велик, но описан поверхностно, в основном в прошлом веке исследователями широкого профиля (Germar, Deichmüller, Heer, Oppenheim, Scudder, Handlirsch и др.), и в настоящее время трудно доступен для ревизии. Кроме того, по отдельным группам отряда материал распределен очень неравномерно.

Использование описанных ископаемых клопов при выяснении их филогенетических отношений внутри отряда встречает большие трудности: отсутствие должного уровня описания (основная масса видов была описана в XIX в.), небольшое отличие кайнозойских форм от рецентных и вследствие этого возможность восстановления лишь самых последних этапов формирования современной фауны (главным образом, эволюции на уровне родов), а также во многих случаях плохая сохранность остатков. Поэтому обработка богатых материалов по мезозойским Heteroptera, хранящихся в коллекциях Палеонтологического института АН СССР, представлялась весьма желательной. Полезной оказалась и проведенная ревизия описанных ранее ископаемых полужесткокрылых из иностранных коллекций.

В настоящей работе мы ограничились рассмотрением одной из наиболее специализированных групп клопов, приспособленных к водному или прибрежному образу жизни, инфраотряда полужесткокрылых — *Neroptera* (= *Cryptocerata*, водные), значительно уступающего по объему инфраотрядам наземных клопов (= *Gymnocerata*, наземные). Данное исследование является лишь первым шагом в деле планомерного изучения фауны полужесткокрылых, в основном кайнозойской, как нашей территории, так и территории зарубежных стран. В пользу выбора инфраотряда *Neroptera* говорит наибольшая полнота палеонтологического материала по сравнению с другими группами клопов. Действительно, в мезозое представлено 8 семейств водных клопов, причем остатки представителей современных семейств *Naucoridae*, *Corixidae* и *Notonectidae* обнаружены уже в нижнеюрских отложениях.

Основные коллекции по мезозойским *Neroptera* (кроме юры Западной Европы) сосредоточены в Палеонтологическом институте АН СССР. Они насчитывают свыше 2000 определяемых отпечатков, собранных в основном из мезозойских отложений Средней Азии и Восточной Сибири. По кайнозойским водным клопам с территории СССР были использованы только материалы, найденные в миоценовых отложениях Северного Кавказа, Средней Азии (Центральный Тянь-Шань) и Западной Сибири, содержащие около 100 отпечатков водных клопов-гребляков семейства *Corixidae* и один отпечаток белостомы. Кроме того, были изучены мезозойские клопы из коллекции Мюнхенского палеонтологического музея (11 отпечатков), содержащие большинство типов водных полужесткокрылых из верхнеюрских местонахождений Баварии (ФРГ, зольгофенские сланцы). Из Британского музея Естественной Истории в Лондоне было получено 60 отпечатков, собранных в Золенгофене и местонахождении Риджуэй (верхняя юра Англии), а также несколько отпечатков гребляков (*Corixidae*) из олигоценых отложений Флориссанта (Колорадо, США). Были изучены также любезно присланные проф. В. Струве (W. Struve) из Геологического музея Франкфурта-на-Майне 8 отпечатков верхнеолигоценых гладышей (*Notonectidae*) из Ротта (Баден). Благодаря любезности доктора Я. Кукаловой (J. Kukulova, Praha, CSSR) изучена в натуре недавно описанная олигоценая белостома *Lethocerus sulcifemoralis* Rih. et Kuk. из Северной Богемии. Несколько видов было изучено по крупномасштабным фотографиям.

Таким образом, многие мезозойские полужесткокрылые, описанные из Западной Европы, были изучены нами непосредственно. Что касается немногих кайнозойских западноевропейских водных клопов, они, к сожалению, частично остались неисследованными и описание в ряде случаев составлено только по литературным данным.

При написании описательной и особенно морфологической частей был использован довольно обширный материал по современным водным полужесткокрылым как из средних широт, так и из субтропических и тропических областей земного шара.

В настоящей работе приведены описания подавляющего большинства вымерших родов водных полужесткокрылых; виды описываются лишь в том случае, если они являются новыми и нуждаются в подробном переописании. Большинство видов упоминается только при соответствующих родах. Кроме того, нами предлагается новая система отряда полужесткокрылых (Heteroptera) с иным объемом и названиями (не типологических) надсемейств, объединяемых в шесть новых таксономических единиц — инфраотрядов.

Нами устанавливаются новые семейства Shurabellidae (Corixoidea) и Mesotrepidae (Notonectoidea), подсемейства Stygeonepinae (Belostomatidae), Ijanectinae (Corixidae), Sphaerodemopsinae (Naucoridae) и трибы Liadonaucorini, Nectonaucorini, Angaronectini, Aidiini, Cataractocorini и Coleopterocorini (Naucoridae). Описываются также новые виды, относящиеся, за некоторым исключением к новым родам: *Laccotrephes incertus* sp. nov. (Nepidae), *Lethocerus turgaicus* sp. nov., *Stygeonepa foersteri* sp. nov. (Belostomatidae), *Ijanecta angarica* sp. nov., *Gazimuria scutellata* sp. nov., *Mesosigara kryshstofovichii* sp. nov., *Diacorixa miocaenica* sp. nov. (Corixidae), *Liadonaucoris rohdendorfi* sp. nov., *Heleonaucoris maculipennis* sp. nov., *Angaronecta longirostris* sp. nov. (Naucoridae), *Mesotrepes striata* sp. nov. (Mesotrepidae), *Pelonecta solenhofeni* sp. nov. и *Liadonecta tomiensis* sp. nov. (Notonectidae). Для *Corixa florissantella* Cock. устанавливается новый род *Sigaretta* gen. nov., а также переписываются *Sphaerodemopsis jurassica* (Opp.), *Mesonepa primordialis* (Germ.), *Mesobelostomum deperditum* (Germ.), *Clypostemma xuphiale* I. Pop., *Karataviella brachyptera* В.-М., *Shurabella lepyroniopsis* В.-М. и *Nepidium stolones* West. Устанавливается синонимия некоторых вымерших водных полужесткокрылых.

Изученные непоморфы относятся к 12 семействам, 22 подсемействам, 36 родам и 67 видам, из которых подавляющее большинство родов и видов встречается почти исключительно в ископаемом состоянии. 34 таксона, в том числе 1 инфраотряд, 2 семейства, 4 подсемейства, 5 триб, 11 родов и 12 видов впервые описываются в данной работе.

Накопленный к настоящему времени фактический материал по мезозойским представителям инфраотряда, разумеется, не является исчерпывающим и поэтому далеко не достаточен для окончательных выводов об эволюции инфраотряда и отряда в целом, тем более что литоральные семейства Gelastocoridae и Ochteridae, стоящие, по мнению современных гемиптерологов (China, 1955; Miyamoto, 1961; Parsons, 1965, 1966a), в основании филогенетического древа Nepomorpha, пока не найдены не только в мезозойских, но и в кайнозойских отложениях. Имеющиеся палеонтологические данные проливают свет лишь на некоторые этапы эволюции. Такова, например, констатация существования многочисленных Nepoidea в поздней юре на территории Западной Европы и Corixoidea и Notonectoidea в ранней юре Азии. Поэтому изучение эволюции отряда в целом требует специального и по возможности всестороннего сравнительного исследования современных его представителей.

Данные, полученные в процессе изучения как ископаемой (в основном мезозойской), так и современной фауны, к сожалению, не дали материала для решающего суждения о происхождении инфраотряда Nepomorpha и о филогенетических связях отряда Heteroptera с родственным ему отрядом равнокрылых (Homoptera). Однако исследование современного материала и палеонтологических находок оказалось достаточным для предварительного выявления филогенетических связей семейств внутри инфраотряда, для выяснения отдельных эволюционных моментов в семействах водных полужесткокрылых, кроме литоральных Gelastocoroidea, а также хода исторического развития водной группы клопов этого инфраотряда в целом. Исследованный нами палеонтологический материал показал, что

ископаемая фауна клопов, особенно в мезозое, по числу крупных таксонов (не ниже подсемейства) не только не уступает современной, но даже в ряде случаев несколько превосходит ее. Так, из 11 семейств инфраотряда — 7 найдены в мезозое, причем 2 из них к настоящему времени полностью вымерли. По-видимому, инфраотряд *Neromorpha* в целом уже не находится в состоянии расцвета, что особенно справедливо, с нашей точки зрения, для семейств *Nepidae*, *Pleidae*, *Helotrephidae* и литорального семейства *Ochteridae*.

Автор пользуется случаем выразить свою искреннюю признательность лицам, предоставившим для изучения и в постоянное пользование экзотический материал по современным водным клопам, — Prof. T. L. Jaczewski, Instytut Zoologiczny PAN, Warszawa, Polska; Prof. J. W. Ewans, Sydney, Australia, Dr. A. Menke, University of California, Davis, U. S. A.; Dr. D. Lauck, Humboldt State College, Arcata, U. S. A.; Prof. J. Carayon, Museum National d'Histoire, Naturelle, Paris, France; Dr. E. C. Young, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand; Dr. J. D. Lattin, Oregon State University, Corvallis, U. S. A.; Prof. Ira La Rivers, University of Nevada, Reno, U. S. A.; Prof. A. W. Wróblewski, Instytut Zoologiczny PAN, Poznań, Polska и И. М. Кержнеру, Зоологический институт АН СССР, Ленинград. С благодарностью отмечаю большую помощь в предоставлении ископаемого материала из иностранных коллекций следующих лиц: Prof. W. Struve, Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main. B.R.D.-Dr. R. Förster, Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, München, B. R. D.; Dr. R. Backer and Dr. S. Morris, British Museum (N. H.), London, England; Dr. R. Wootton, Exeter University, Exeter, England; Dr. F. Bachmayer, Naturhistorische Museum, Wien, Austrien и Dr. J. Kukulova, Universita Karlova, Praha, CSSR.

Автор приносит глубокую благодарность проф. Борису Борисовичу Родендорфу, под руководством которого была проделана настоящая работа, и проф. Тадеушу Ячевскому (Instytut Zoologiczny PAN, Warszawa), неоднократно дававшему ценные советы и снабжавшему необходимой научной литературой, а также всем сотрудникам лаборатории членистоногих, особенно Е. Э. Беккер-Мигдисовой, В. В. Жерихину, А. Г. Пономаренко и А. П. Расницыну. Пользуюсь случаем выразить благодарность художнику В. И. Дорофееву за безупречно выполненные многие иллюстрации и фотографу [Н. П. Финогенову] за целый ряд прекрасно сделанных фотографий. Большую помощь в подготовке рукописи к печати оказали Е. В. Шнитникова, И. Л. Доброхотова, И. Д. Сукачева и Л. Н. Притыкина.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Для наиболее достоверного исследования исторического развития любой группы животных, в данном случае клопов, требуется иметь наиболее полные и всесторонние сведения не только по наличию вымерших форм, но и данные о многообразии рассматриваемой группы, своеобразии ее условий существования, истории и филогении, не говоря уже о морфологической стороне этого исследования. Естественно, поэтому, что такими наиболее ценными объектами являются современные, ныне живущие на земле, фауны полужесткокрылых, которые лучше всего сохранились и лучше всего доступны для такого всестороннего изучения. Поэтому наибольшее внимание будет уделено анализу современных форм.

Первое упоминание о водных клопах мы находим в работе Альдрованди «De animabilis insectis» (Aldrovandi, 1618). Немного позднее, в 1634 г., Муффе в «Insectorum theatrum» опубликовал изображения представителей родов *Nepa*, *Ranatra* и *Notonecta* (Mouffet, 1634). Хорошие рисунки водных клопов имеются у Мэриан (Merian, 1726), которая также изобразила белостому, напавшую на лягушку. Многочисленные исследования проводились Фришем (Frisch, 1727—1728), Сваммердамом (Swammerdam, 1737—1738), а также Линнеем (Linnaeus), Розе (Rosel), Жоффруа (Geoffroy), Фабрициусом (Fabricius) и многими другими более поздними авторами, которые занимались как систематикой водных полужесткокрылых, так и их биологией.

Литература, касающаяся систематики и фаунистики современных водных клопов, настолько обширна, что может быть рассмотрена лишь в самом кратком виде.

Наиболее серьезный вклад в изучение водных полужесткокрылых сделал Киркальди (Kirkaldy, 1897, 1898, 1904, 1906, 1907, 1909), охвативший своими исследованиями почти всю эту группу в мировом масштабе. Кроме систематической обработки отдельных семейств (Notonectidae, Naucoridae, Nepidae, Belostomatidae), им был издан список всех известных в то время родов этой группы (Kirkaldy, 1906). Почти одновременно русским гемиптерологом В. Ф. Ошаниным было издано два полных каталога полужесткокрылых Палеарктической области (Oshanin, 1906—1909, 1910, 1912), а несколько позднее вышел аналогичный каталог клопов Северной Америки и Мексики Ван Дузее (Van Duzee, 1917).

Особенно большие успехи были достигнуты в течение последних десятилетий, когда наши познания в области систематики, морфологии и образа жизни водной группы полужесткокрылых не только умеренных, но и тропических широт значительно расширились. Правда, по мировой фауне клопов инфраотряда Nepomorpha пока не существует полных каталогов, как для некоторых семейств наземных клопов. По отдельным группам или регионам уже имеется большое количество монографических обзоров или общих сводок, а также очень много частных систематических работ и огромное число статей по экологии и биологии водных клопов. Из наиболее крупных современных исследований следует, отме-

тить, в первую очередь, общие сводки по этой группе полужесткокрылых Пуассона (Poisson, 1924, 1949, 1951) и Юзингера (Usinger, 1956), монографии Хангерфорда по биологии и экологии водных клопов (Hungerford, 1919), а также по греблякам Западного полушария (Hungerford, 1948). По водным клопам Африки имеется ряд работ Хатчинсона (Hutchinson, 1929, 1930, 1932, 1933) и Пуассона (Poisson, 1950, 1955, 1963 и др.), Аравии — Брауна (Brown, 1945), Западной Европы — Ячевского (Jaczewski, 1924, 1925, 1934), Йордана (Jordan, 1935, 1950), Врублевского (1958), Пуассона (Poisson, 1957), Штихеля (Stichel, 1925—1938, 1955), Макана (Macan, 1956), Лестона (Southwood, Leston, 1959) и др. европейской части СССР — Кириченко (1930, 1940, 1951), Ячевского (Ячевский, Кержнер, 1964), Турции — Гоберландта (Hoberlandt, 1948a), по ориентальным водным полужесткокрылым — Пайвы (Paiva, 1918), Есаки (Esaki, 1926), Лундблада (Lundblad, 1933a, 1934), Гофмана (Hoffmann, 1925, 1927, 1930a, б, 1930—1931, 1933a, б, 1941) и др., Японии — Мацумуры (Matsumura, 1905, 1915), Хорвата (Horvath, 1879, 1905), Улера (Uhler, 1896—1897) и др., Австралии и Новой Зеландии — Уайта (White, 1878), Хаттона (Hutton, 1904), Хейла (Hale, 1922, 1923a, б, 1924a, б, в, г, 1935), Майерса (Myers, 1922, 1926; Myers, China 1928), Тилльярда (Tillyard, 1926), Хангерфорда (Hungenford, 1933б, 1943, 1947), Янга (Young, 1962) и др., Канады — Брукса и Келтона (Brooks, Kelton, 1967), Кубы — Пальмы (Palmau, 1967), Тринидада и Тобаго — Хайнса (Hynes, 1948), Центральной и Южной Америки — Мелина (Melin, 1928), Де Карло (De Carlo, 1930, 1931, 1932, 1934, 1938, 1951, 1964) и др.

Многие семейства специально изучаются на протяжении многих лет отдельными специалистами. Начало подробного изучения наиболее крупного и многочисленного видами семейства гребляков (Corixidae) связано с выходом в начале XIX в. работ Лича (Leach, 1818) и Сальберга (Sahlberg, 1819). Последующим этапом в деле исследования этой группы клопов явились работы Фибера (Fieber, 1848, 1851, 1861), Флора (Flor, 1860), Дугласа и Скотта (Douglas, Scott, 1865), Томсона (Thomson, 1869), Уайта (White, 1873), Пютона (Puton, 1880), Сальберга (Sahlberg, 1875), Саундерса (Sounders, 1875, 1892), Валленгрена (Wallengren, 1894) и некоторых других. Особое значение имеют уже упомянутые выше работы Кпркальди, который дал описание различных видов гребляков на новом, более высоком уровне, а также установил синонимию целого ряда родов. Далее последовали систематико-фаунистические работы Хорвата (Horvath, 1904, 1926), Эббота (Abbot, 1912, 1917, 1918), Линдберга (Lindberg, 1922), Дейя (Deay, 1935) и др., а также многочисленные статьи Хангерфорда, включая его известную монографию по греблякам Западного полушария (Hungerford, 1948). Уже многие годы семейство Corixidae интенсивно изучается известным польским гемиптерологом Т. Ячевским (Jaczewski, 1924, 1926, 1928, 1929a, б, 1931a, б, 1933, 1934, 1936, 1939, 1960a, б, в, 1961, 1962a, б, 1963a, б, 1964, 1968 и др.). Много сделали для изучения европейских и североамериканских гребляков целый ряд гемиптерологов (Poisson, 1924, 1938, 1951, 1957; Lundblad, 1925a, в, 1926, 1927, 1928a, в, с, 1929, 1936; Poisson, Jaczewski, 1928; Walton, 1936; Jordan, 1937; Macan, 1939, 1941, 1954a, б.; China, 1943; Griffit, 1945; Wagner, 1947, 1952; Horegott, Jordan, 1954; Leston, 1955a, б; Launsbury, 1955, 1960; Roubal, 1957; Šoos, 1961). Подсемейство Micronectinae в настоящее время в целом систематически обрабатывается Врублевским (Wróblewski, 1960a, б, 1962a, б, 1963a, б, 1964a, б, 1967, 1968).

Семейство гладышей (Notonectidae) также интенсивно изучалось многими исследователями. Наиболее ранними работами, посвященными этой группе клопов, являются «Classification of Notonectiden» Лича (Leach, 1818), работы Спинола (Spinola, 1837, 1840) и Фибера (Fieber, 1851).

Следующим важнейшим этапом в познании семейства гладышей в це-

лом явились опять-таки исследования Киркальди. Важнейшими из его статей следует считать ревизию семейства Notonectidae (Kirkaldi, 1897) и одну из последних его работ «Über Notonectiden» (1904), в которой он пересмотрел все известные тогда виды и установил синонимию различных таксонов. Наконец, последней его фундаментальной сводкой совместно с Буено явился каталог американских водных и полуводных полужесткокрылых (Kirkaldy, Bueno, 1909). Буено также является автором ряда специальных работ по данной группе водных клопов (Bueno, 1902a, b, 1905, 1908, 1925). В 1923 г. Хейл (Hale, 1923) опубликовал описания новых видов из Австралии, Лундبلاد описал много видов из Ориентальной области (Lundblad, 1933), и наконец, в работе Ячевского (Jaczewski, 1949, 1958) помимо новоописаний была значительно улучшена систематика гладышей.

Третий этап в исследовании Notonectidae составляют многочисленные работы крупнейшего специалиста также и по этой группе водных клопов уже упомянутого выше Хангерфорда, из которых следует выделить его монографию по роду *Notonecta* (Hungerford, 1933), далее работы Есаки (Esaki, 1915), Брукса (Brooks, 1948, 1951), Труксала (Truxal, 1953), очень много сделавшего в познании ориентальной фауны гладышей Лансбери (Lansbury, 1962, 1963, 1964a, b, 1965a, b, 1966, 1968), а также большое количество статей других гемиптерологов: Пуассона (Poisson), Йордана (Jordan), Лестона (Leston), Ячевского (Jaczewski), Кириченко, Леонга (Leong), Фернандо (Fernando), Нисера (Nieser) и др.

Семейство плавтов (Nauscoridae), большинство представителей которого обитает за пределами Палеарктики, в прошлом обрабатывалось Столем (Stål, 1865, 1870, 1897), Пютоном (Puton, 1880) и Монтандоном (Montandon, 1895, 1897a, b, 1898). В 40-х годах ими интенсивно занимался Юзенгер (Usinger, 1938, 1941, 1946, 1947), а также Хангерфорд (Hungerford, 1941, 1942). В настоящее время плавты Западного полушария активно обрабатываются американским гемиптерологом Ля Риверсом (La Rivers, 1951, 1953, 1956 и др.). Nauscoridae других районов попутно исследовались, хотя и с меньшей полнотой, многими другими гемиптерологами.

Семейства водяных скорпионов (Nepidae) и белостоматид (Belostomatidae) в начале XX в. изучались шведским гемиптерологом Столем и румынским Монтандоном. Привлекает внимание также ранняя работа Феррари, касающаяся Nepidae (Ferrari, 1888). Много сделано для познания этих семейств японским гемиптерологом Есаки (Esaki, 1926b, 1928) и в вышеупомянутых работах Де Карло (De Carlo) из Аргентины. В настоящее время систематика белостоматид разрабатывается американскими энтомологами Менке и Лауком (Menke, Lauck, 1961), практически полностью изучившими фауну Belostomatidae Западного полушария (Lauck, 1958, 1959, 1962, 1963; Menke, 1958, 1959, 1960, 1961, 1962, 1963a, 1963b, 1963c, 1965, 1966; Menke, Lauck, 1962; Menke, Truxal, 1966).

Семейство плей (Pleidae) частично исследовалось разными авторами — Столем, Киркальди, Пуассоном и др. Наконец последнее, неизвестное в ископаемом состоянии, семейство водных клопов Helotrephidae изучалось в основном английским гемиптерологом Чайной (China, 1932, 1935, 1936, 1940).

Особая группа внутри непоморф, которую образуют два литоральных семейства Gelastocoridae и Ochteridae, также издавна привлекала внимание исследователей. Первые сведения о представителях этих семейств появились у Латрейля (Latreille, 1802) и Лича (Leach, 1815). В дальнейшем семейства подробно изучались многими гемиптерологами (Westwood, 1840; Spinola, 1850b; Fieber, 1861; Stal, 1865, 1870; Kirkaldi, 1897, 1906; Reuter, 1910; Horvath, 1911; Hungerford, 1922; Martin, 1928; Schell, 1943; Poisson, 1951, 1957; Todd, 1955, 1956, 1961, и др.).

Такова в самом сжатом виде характеристика состояния изученности современных представителей настоящих полужесткокрылых инфраотряда непоморф, причем мы не имели возможности привести имеющиеся многочисленные работы по морфологии, экологии и биологии водных клопов, хотя некоторая часть их приводится дальше в тексте. Значительно беднее история изучения ископаемых форм инфраотряда водных клопов.

Первые сведения об ископаемых полужесткокрылых инфраотряда мы находим у Серэ (Serres, 1829) и Берендта (Berendt, 1830), сообщивших о двух представителях водяных скорпионов из олигоценовых местонахождений Европы. Затем в олигоценовых отложениях Западной Европы и Америки были обнаружены еще два вида полужесткокрылых, относящихся к семействам *Nepidae* и *Notonectidae* (Hope, 1847), а также первые водные клопы из богатого верхнеолигоценового местонахождения Ротт в Западной Германии (Germar, 1837; Heyden, 1859). Впоследствии из Ротта были описаны еще четыре водных клопа, принадлежащих семействам *Corixidae*, *Notonectidae* и *Naucoridae* (Deichmüller, 1881; Schlechtendal, 1894; Statz, 1950; Jordan, 1953).

Гермар первым описал юрских полужесткокрылых (*Mesonera primordialis* Germ. и *Mesobelostomum deperditum* Germ.) из литографских сланцев Баварии (Зольнгофен), отнесенных им и всеми последующими авторами, рассматривавшими эту фауну, к современным семействам *Nepidae* и *Belostomatidae* (Germar, 1839). На основе изучения нами типов этих видов они относятся лишь к одному семейству *Belostomatidae*. Впоследствии из Золенгофена было описано еще несколько остатков, отнесенных к водным клопам (Weyenbergh, 1869; Deichmüller, 1886; Oppenheim, 1888; Handlirsch, 1906). Однако часть из них оказалась принадлежащей к ранее описанным видам, другие же определены неверно и принадлежат в действительности к насекомым других отрядов.

Из наиболее древних представителей полужесткокрылых, изученных в начале этого столетия Гандлиршем (Handlirsch, 1906) и происходящих из лейасовых отложений Западной Европы (Доббертин), один принадлежит современному семейству *Naucoridae*. Еще один представитель раннеюрских водных клопов, описанных из Брауншвейга (ФРГ), *Megalocoris laticlavus* Bd. (Bode, 1953), по-видимому, относится к особому, еще не описанному юрскому семейству.

Большое количество *Nepomorpha* известно из неогеновых местонахождений Западной Европы и Северной Америки. Геер в середине прошлого столетия (Heer, 1853, 1865) описал богатую верхнемиоценовую фауну Эвингена (Бавария), где он обнаружил пять видов водных клопов из семейства *Nepidae*, *Belostomatidae*, *Naucoridae* и *Corixidae*. Позднее к ним были добавлены еще два представителя семейств *Notonectidae* и *Belostomatidae* (Schöberlin, 1888). Таким образом, уже в одном этом местонахождении были обнаружены представители большинства современных водных семейств (пять из девяти). Из олигоценовых отложений Флорисанта (Колорадо) сначала Скаддером (Scudder, 1881, 1890), а затем Кокереллом (Cockerell, 1906, 1908), Хангерфордом (Hungerford, 1932) и Лауком (Lauck, 1960) были описаны восемь представителей водных клопов из семейства *Nepidae* (один вид), *Naucoridae* (два вида), *Notonectidae* (один вид) и *Corixidae* (четыре вида). Довольно много полужесткокрылых было обнаружено в верхнеолигоценовых отложениях Ротта (ФРГ), из которых Гермар (Germar, 1837) описал один вид *Belostomatidae*, Гейден (Heyden, 1859) — один вид *Notonectidae*, Дейхмюллер (Deichmüller, 1881) — один вид *Notonectidae*, Шлехтендаль (Schlechtendal, 1894, 1898) — два вида из *Naucoridae* и *Corixidae* и Штатц (Statz, 1950) — два вида *Corixidae*. Питоном были опубликованы описания двух новых видов рецентных родов *Naucoris* и *Notonecta* из миоплиоценовых отложений Южной Франции (Piton, 1942; Piton, Theobald, 1935). Хатчинсоном отме-

чен субфосильный представитель гладышей *Buena Kirk*. из послеледниковых отложений Северной Америки (Hutchinson, 1942). Позднее из плейстоценовых отложений Калифорнии были описаны также два вида *Nepidae* и один вид *Notonectidae* (Pierce, 1948). Вызывает сожаление качество недавно вышедшей работы немецкого гемиптеролога К. Йордана (Jordan, 1967) с описанием плиоценовых клопов из ~~того~~ местонахождения. Подобно вышеупомянутой работе А. Бодде (Bode, 1953) по лейасовым клопам, эта статья также непригодна для каких-либо выводов. Но поскольку среди описанных *Heteroptera* имеются настоящие водные формы, а одно из двух вновь установленных монотипических семейств трактуется как водное, мы вынуждены сделать несколько замечаний.

Новое семейство *Pseudonepidae* Jordan установлено для *Pseudonepa bitarsalis* Jordan, обладающего двучлениковыми лапками всех пар ног, хватательными передними ногами и слаборазвитыми коготками. Судя по описанию и рисунку (которые, впрочем, совершенно неудовлетворительны), этот остаток нельзя считать принадлежащим не только представителю водных клопов, но и вообще какому-либо полужесткокрылому. Скорее всего, это какое-то ортоптероидное насекомое, яйцеклад которого был принят Йорданом за дыхательную трубку.

Наоборот, часть форм, описанных как наземные клопы, в том числе *Atoposita angulosa* Jordan, выделенная в особое семейство, относится, по видимому, к роду *Naucoris* (*Naucoridae*). Возможно, что все они относятся в действительности к одному виду.

Существование в плиоценовое время особых, отличных от современных, семейств вообще очень маловероятно.

До недавнего времени ископаемые водные полужесткокрылые на территории СССР не были известны. Однако сейчас, в основном благодаря последним находкам экспедиций Палеонтологического института АН СССР, удалось значительно пополнить наши знания об ископаемых клопах инфраотряда *Neromorpha* с территории СССР. Первыми водными полужесткокрылыми, описанными с нашей территории, следует считать лейасовую *Shurabella lepyroniopsis* В.-М. и верхнеюрскую *Karataviella brachyptera* В.-М. из Средней Азии, первоначально ошибочно отнесенных к цикадам надсемейства *Jassoidea* (Беккер-Мигдисова, 1949). Впоследствии выяснилась их принадлежность к надсемейству гребляковых (*Corixoidea*). Позднее был описан еще один вид из верхнеюрского местонахождения Каратау (Южный Казахстан), отнесенный к семейству *Notonectidae* (Беккер-Мигдисова, Попов, 1963). В самое последнее время из того же местонахождения Каратау автором описано еще пять видов водных клопов, один из которых относится к особому юрскому семейству плейдообразных *Scaphocoridae* (Попов, 1968).

Кроме того, из нижнемеловых отложений Забайкалья нами недавно описано новое подсемейство *Clypostemmatinae* (*Notonectidae*). В это подсемейство был включен также верхнеолигоценый клоп из Ротта, описанный первоначально как *Notonecta primaeva* Heyd. и выделенный затем в особый род *Clematina* (Попов, 1964). Впоследствии из того же местонахождения было описано еще два новых вида современного семейства *Corixidae* (Попов, 1966).

Этими данными исчерпываются наши знания об ископаемых водных полужесткокрылых инфраотряда *Neromorpha*. Полностью отсутствуют сведения о представителях водных семейств *Helotrephidae*, *Pleidae* и что особенно досадно, пока совершенно выпадают из палеонтологической летописи плезиоморфные литоральные семейства *Gelastocoridae*, и в особенности *Ochteridae*, от которых филогенетически отводятся исследуемые водные клопы.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЫМЕРШИХ НЕРОМОРНА

Остатки ископаемых полужесткокрылых, как и большинство ископаемых насекомых, очень редко представляют собой полностью сохранившиеся тела; как правило, сохраняются только надкрылья, переднеспинка, брюшко или сильно расчлененное тело, лишенное конечностей; находки задних крыльев чрезвычайно редки. До захоронения в большинстве случаев тело насекомого подвергается более или менее далекому переносу водным потоком, в процессе которого оно, как правило, мацерируется и скелет частично разрушается и деформируется. Вследствие этого даже относительно хорошо сохранившиеся остатки насекомых обычно представляют собой лишь отпечатки дорзальной и вентральной сторон тела без антенн и ног. Определение систематического положения насекомого по такому отпечатку не всегда возможно. В связи с этим большинство систем ископаемых насекомых в той или иной степени паратаксонично.

При некоторых особых условиях фоссиллизации и определенном составе вмещающих пород могут возникать и другие трудности. Так, в процессе изучения фауны лейасового местонахождения Шураб было обнаружено, что мелкозернистая и глинистая порода, содержащая остатки насекомых, подвергалась сжатию или растяжению. Это сильно исказило размеры и форму отпечатков, в том числе и остатков водных клопов *Shurabella lepyroniopsis* В.-М. На приводимых изображениях (табл. I, фиг. 1, 2) отчетливо видно, что два расположенных рядом в одной плоскости почти под прямым углом друг к другу отпечатка имеют совершенно разную форму и пропорции тела. Это в свое время послужило причиной ошибочного отнесения одного и того же вида к разным родам. Аналогичная таксономическая ошибка была совершена и в другом случае, когда из юрского местонахождения Каратау было описано два разных вида рода *Karataviella*: *K. brachyptera* В.-М. и *K. brachynota* В.-М. (Беккер-Мигдисова, 1949), оказавшихся на самом деле идентичными (Попов, 1962). В этом случае источником ошибки явилась различная степень мацерации остатков. Подобные искажения подробно рассматриваются на примере многочисленных находок жуков из Джайляучо (Южная Фергана) в работе Пономаренко (1969) и на примере перепончатокрылых из того же местонахождения — в работе Расницына (1969). В случае асимметричности отпечатка применяются различные способы восстановления симметричности и пропорций путем координатных преобразований или фотографирования под соответственно выбранным углом (D'Arcy Thomson, 1942; Sdzuy, 1962, и др.).

Среди ископаемых настоящих полужесткокрылых инфраотряда Нероморна до сих пор известны лишь водные формы (Hydrocorisae), и в дальнейшем речь пойдет в основном только об этой группе водных клопов (кроме очень сомнительного олигоценового *Necygonus rotundatus* Scudd., относимого ошибочно к Gelastocoridae, а также об очень сходном по изображению с Gelastocoridae миоценовым *Diplonychus rotundatus* Heer).

Остатки ископаемых Heteroptera, в частности водных, до недавнего времени были известны в основном из третичных и юрских отложений Западной Европы и Северной Америки. К сожалению, многие из ископаемых форм до сих пор остаются почти не изученными. На территории СССР ископаемые водные клопы были обнаружены лишь в самое последнее время, некоторые из них (*Shurabella lepyroniopsis* В.-М., *Karataviella brachyptera* В.-М.) ранее ошибочно считались представителями другого отряда — Homoptera.

МЕЗОЗОЙСКИЕ НЕРОМОРФНА

Первые достоверные остатки водных клопов найдены в нижней юре¹, в частности в верхнем лейасе Западной Германии (Handlirsch, 1906—1908, 1939). Они отнесены к нескольким особым семействам (Aphlebotoridae, Archegosimicidae, Progonosimicidae, Aporridae и Proboscianionidae), но, к сожалению, какое-либо серьезное обсуждение вряд ли возможно вследствие крайне неудовлетворительных описаний и рисунков. Это справедливо не только в отношении видов, установленных Гандлиршем, но и для форм, позднее описанных Боде (Bode, 1953) из того же местонахождения.

В пределах СССР первые водные клопы обнаружены в отложениях нижней юры на территориях Средней Азии², а также Западной и Восточной Сибири. Свообразная раннеюрская фауна группы представлена здесь в основном надсемействами гребляковых (Corixoidea) и гладышевых (Notonectoidea), а также надсемейством плавтовых (Nausoroidea).

К Corixoidea принадлежит одно лейасовое семейство — Shurabellidae, которое обнаружено в отложениях нижней юры близ г. Шураб (Фергана)³. Остатки единственного пока представителя (*Shurabella lepyroniopsis* В.-М.) этого эндемичного специализированного семейства собраны в большом количестве (около 1000 экз.). Наиболее вероятно, что *Shurabella* обитала в зоне влажных и теплых гинкгово-саговниковых лесов на северном побережье тропического моря Тетиса (Синицын, 1962). Интересно отметить, что, кроме упомянутого вида, других несомненных остатков водных полужесткокрылых здесь пока не обнаружено.

В местонахождении Шураб захоронение происходило, по-видимому, на месте заплывшего мелководья с богатой растительностью, что подтверждается большим количеством растительных остатков. Остатки водных клопов здесь часто представлены полными отпечатками тела. Относительно точного возраста этого местонахождения определенно высказываться пока трудно. Одни авторы считают его нижнелейасовым (Мартынов, 1937, 1938; Мартынова, 1949; Родендорф, 1957), другие средне- или верхнелейасовым (Кузичкина, Репман и Сикстель, 1958).

В другом среднеазиатском местонахождении приблизительно того же возраста (Кызыл-Кия в Южной Фергана) обнаружены ранние представители семейства плавтов (*Liadonaucoris rohdendorfi* sp. n.).

¹ При изучении нами остатков, отнесенных к роду *Triassocoris* из верхнего триаса Австралии (Denmark Hill), оказалось, что часть видов принадлежит особому семейству Astinoscutinidae из наземных Heteroptera, а другая часть — к Homoptera. Поэтому высказанное ранее предположение о *Triassocoris* как о возможной предковой группе Nausoridae (Беккер-Мигдисова, 1962) теперь не могут быть приняты.

² В 1970 г. в верхнем триасе (норийский ярус) на территории Южной Киргизии (урочище Мадыген) Н. И. Новожиловым был найден остаток брюшка Nausoridae, который следует рассматривать теперь как самую древнюю ископаемую находку среди водных клопов.

³ Пользуюсь случаем выразить благодарность Н. И. Новожилову за помощь и консультацию по юрским местонахождениям СССР.

В нижне- или среднеюрских отложениях Сибири известны семейства настоящих гладышей (*Notonectidae*) и гребляков (*Corixidae*), представленных в них одним монотипическим родом. Немногочисленные остатки их найдены в различных и приблизительно одновозрастных местонахождениях (Кузнецкий бассейн — р. Томь и Восточная Сибирь — р. Ия).

В нижнеюрском местонахождении Восточного Забайкалья (Газимур) найдены одни из первых достоверных представителей современных гребляков (*Corixidae*), принадлежащие к особому монотипическому роду *Gazimuria* gen. n. и относимые нами к современному австралийскому реликтовому подсемейству *Diapergosoginae*. Эта находка *Corixoidea* в нижней юре Ангариды, по-видимому, является косвенным доказательством их раннего отхождения от общего ствола *Neromorpha* еще до обособления *Notonectidae* и *Naucoridae*.

Этими находками в Средней Азии и Восточной Сибири, собственно говоря, и исчерпываются наши данные о раннеюрских ископаемых *Neromorpha* в пределах СССР.

Таким образом, одни из первых известных водных клопов семейств *Shurabellidae* и *Corixidae* (*Diapergosoginae*) появились по крайней мере не позже раннего лэйаса на территории древней Ангариды в ее западных и юго-западных районах. Тогда же там существовали и наиболее древние настоящие *Notonectidae* (*Liadonecta tomiensis* sp. n.). На территории современной Средней Азии в это же время появились наряду с настоящими гребляками (*Corixidae*) и первые представители плавтов (*Naucoridae*). Лэйасовая фауна водных полужесткокрылых Феноскандии (Западная Европа) существенно отличается от таковой Ангариды. Принимая во внимание лэйасовые находки в ФРГ (Брауншвейг), несмотря на их некоторую проблематичность, можно предварительно говорить о наличии особой раннеюрской гемиптерофауны Феноскандии, большинство семейств которой нигде более не встречается. На западной окраине Ангариды в это время уже начали появляться первые представители современных гребляков *Corixidae* — подсемейство *Diapergosoginae*, гладышей (*Notonectidae*) и плавтов (*Naucoridae*), развитие которых происходило в условиях влажного умеренного климата в зоне хвойно-гинкговых (саговниковых) лесов (Синицын, 1962).

Среднеюрская фауна полужесткокрылых пока остается неизвестной (если только перечисленные выше сибирские местонахождения не принадлежат в действительности доггеру), и лишь в более поздних отложениях обнаружены более или менее значительные комплексы *Heteroptera*.

Таким образом, следующие достоверно известные фауны полужесткокрылых относятся к позднеюрскому времени (начиная с позднего доггера). С одной стороны, здесь еще сохраняются местами значительные комплексы, состоящие в основном из среднеюрских элементов и, по-видимому, даже из элементов раннеюрской фауны. К таким местонахождениям следует отнести, прежде всего, совершенно особую и изолированную лагунную фауну зольнгофенских литографских сланцев ФРГ (Зольнгофен, Эйхштадт, Шернфельд, Лангенальтгейм и др.).

Верхнеюрское местонахождение в Баварии¹ образовалось на месте бывшей морской солоноватой лагуны южного побережья Феноскандии, представляющей собой рукав длиной около 100 км и шириной приблизительно в 30 км (Kuhn, 1961) и возникшей вследствие резкого сокращения и обмеления эпиконтинентального бассейна герцинской Европы. Лагуна являлась плоской ванной глубиной приблизительно 0,5—12 м, отделенной на юге от моря рядом барьерных рифов с достаточно широким

¹ Считаю своим долгом выразить благодарность проф. Р. Ф. Геккеру за помощь и консультацию по данному местонахождению.

проливом. Условия в лагуне были нормальные, без повышенной солености и сероводорода. Время от времени лагуна значительно пересыхала и тогда, по-видимому, образовывалось несколько более мелких лагун, из которых различают зольнгофенскую и эйхштеттскую (Maug, 1967). Захоронение происходило, видимо, в известково-глинистом илу. Известковый материал образовывался при разрушении находившихся на юге и юго-востоке коралловых рифов Титонского моря и заносился в лагуну течениями (Rothpletz, 1909; Abel, 1924; Schwertschlagel, 1925; Kuhn, 1957). Кроме того, часть остатков сохранилась в глинистых наносах устьев рек (Kuhn, 1961), а также в результате движения воды при ветре с моря, когда поднятый ил переносился в лагуну (Maug, 1967).

Причина гибели животных в лагунах объяснялась, с одной стороны, периодическими обширными высыханиями, в результате чего резко повышались температура и соленость воды с одновременным понижением содержания O_2 (Barthel, 1964; Maug, 1967), а с другой, излишним опреснением вследствие осадков, напоминавших современные тропические ливни, наряду с притоком вод с материка (Walther, 1904). Следует отметить, что предположение Майра (Maug, 1967) относительно заносного характера фауны насекомых зольнгофенских и эйхштеттских лагун в значительной степени преувеличено, поскольку фауна водных клопов указывает на локальное существование последних в течение этого периода. Особенно это справедливо для *Nepoidea*, сохранившихся целыми неповрежденными отпечатками в больших количествах. Экология современных форм также подтверждает наше мнение. Условия зольнгофенской и эйхштеттской лагун, по-видимому, были не совсем идентичными, что подтверждается в какой-то степени составом захороненных остатков животных. В то время этот район принадлежал к зоне смешанных цикадофито-хвойно-гинкговых лесов с тропическим климатом (Спицын, 1966).

Отложения, о которых идет речь, обычно относили к портланду, т. е. к самым верхам юры. Однако на XXII международном геологическом конгрессе в докладе Г. Я. Крымгольца, В. А. Вахрамеева и др. (1964) было предложено изъять из употребления термин «портланд», вследствие неоднозначности нижней границы портланда и разнобоя в стратиграфических разрезах континентальных и морских фаций и применять более правильное название — титонский ярус для обозначения всего промежутка от кимериджа до начала мела. В самое последнее время (Maug, 1967) баварские сланцы датируются средним кимериджем или нижним титоном, т. е. верхним мальмом.

Все остатки клопов из этих местонахождений первоначально были отнесены к четырем современным семействам¹: *Nepidae*, *Belostomatidae*, *Naucoridae* и *Notonectidae* (Handlirsch, 1906—1908). Произведенная нами ревизия большей части описанного ранее материала раскрыла несколько иную картину фаунистического комплекса баварского местонахождения. Обнаружилось, что *Notonectites elterleini* (Deichm.), «*Naucoris*» *lapidaria* Germ. (= *Palaeoheteroptera* Men.), *Mesonera primordialis* (Germ.), *Mesobelostomum deperditum* (Germ.) и описываемый нами ниже *Laccotrepes incertus* sp. nov. оказались представителями современных гладышей (*Notonectidae*), плавтов (*Naucoridae*), водяных скорпионов (*Nepidae*) и белостом (*Belostomatidae*). Наибольшую специфичность проявляют *Nepoidea*, особенно белостоматидный комплекс родов *Mesonera*, *Mesobelostomum* и *Stygeonera*. Причем два первых рода относятся к современным подсемействам *Belostomatidae*, а последний род принадлежит специализированному юрскому подсемейству *Stygeonerinae* семейства

¹ *Mesocorixa tenuelytris* (Germ.), описанная в качестве представителя водного семейства *Corixidae*, как установил Альтен (Alten, 1958), в действительности является синонимом мезозойского таракана *Lithoblatta lithophila* (Germ.).

Belostomatidae. Западноевропейские юрские водные скорпионы (Nepoidea) по уровню организации не могут считаться примитивными и вполне сравнимы с современными представителями двух семейств этого надсемейства Nepidae и Belostomatidae. По степени специализации и разнообразию юрские Nepoidea вряд ли уступали современным формам.

Таким образом, фауна Nepoidea зольнгофенских сланцев очень своеобразна и специфична и по некоторым формам (*Stygeonera*) не имеет близких аналогов среди современных (кроме семейства настоящих водных скорпионов Nepidae), так и среди других известных древних фаун. Учитывая находки близких по возрасту местонахождений Англии (Риджвэй) и Казахстана (Каратау), Nepoidea из зольнгофенских сланцев Баварии можно рассматривать, по-видимому, как автохтонно-эстуарные формы. В пользу этого говорит также отсутствие каких-либо следов водной фауны клопов в аналогичных одновозрастных литографских сланцах Франции (Serin), ФРГ (Württemberg, Nusplingen), Испании (Sierra Montsech), Австралии (Talbrager), Кювго (Киншаса), Южной Америки и др., а также отсутствие неписид в вышеупомянутых местонахождениях.

В другом верхнеюрском местонахождении Западной Европы (Риджвэй, Англия), относимом к оксфордскому ярусу (пурбек)¹, известен лишь один достоверный представитель водных клопов — *Nepidium stolones* Watw., принадлежащий, с нашей точки зрения, к современному семейству Notonectidae.

Для среднемезозойских местонахождений азиатской части СССР характерно преобладание современных семейств, представленных обычно несколькими родами. Так, в верхнеюрских отложениях Южного Казахстана (Каратау) мы находим четыре рода плавцов (Nausorgidae), из которых только один (*Aidium* Y. Pop.) относится к особой трибе Aidiini.

Следует также отметить наличие огромного количества остатков одного из представителей ныне живущего семейства гребляков (Corixidae) — *Karataviella brachyptera* В.-М. (свыше 1000). Так же как *Gazimuria* gen. nov., этот род относится к современному реликтовому подсемейству Diargerosaginae. Другой род этого семейства *Archaeocorixa* V. Pop. выделен нами в новое подсемейство Archaeocorixinae (Попов, 1968); к тому же подсемейству относятся некоторые более поздние мезозойские формы (см. ниже). Из гладышей в Каратау найден только один род — *Asionecta* Y. Pop. Кроме того, здесь представлено особое юрское хелотрефоидное семейство Scarphosoridae (по-видимому, эндемичное) из надсемейства Notonectoidea. Водные клопы, обнаруженные в Каратау, составляют около 90% от всех известных из этого местонахождения полужесткокрылых, в свою очередь составляющих 6,6% от общего числа насекомых (Панфилов, 1968). Местонахождение Каратау образовалось на месте небольшого озера или ряда мелких озерных водоемов (Геккер, 1948; Панфилов, 1968). По крайней мере некоторые водные клопы (например, *Karataviella* В.-М.), судя по сохранности остатков, приносились в озеро из рек. Трупы насекомых очень плавучи и погружаются только спустя 10—15 дней (судя по нашему эксперименту), при этом они уже утрачивают свои конечности. Поскольку гребляки — фитозоофаги, они предпочитают держаться вблизи зарослей растительности на более или менее мелководных участках, насыщенных планктоном. Однако, по данным Яковлева (1962), юрское озеро было бедно водной растительностью и планктоном, что последний раз подтверждает принос остатков Corixidae извне на место захоронения. По последним данным (Галлицкий, Геккер, Костенко, Сакуленко, 1968) Каратауский водоем представлял собой озеро с пресной жесткой

¹ На вышеупомянутом конгрессе коллоквиум этого конгресса также рекомендовал избегать применения термина «пурбек» как обозначения подъяруса оксфордского яруса (Крымгольд, Вахрамеев и др., 1964).

водой, богатой Са и Mg, вокруг которого на скалистых участках произрастали в виде редколесья, главным образом, хвойные и бенинеттитовые, а также папоротниковые и гинкговые. Сезонные изменения климата сводились к чередованию засушливых и дождливых периодов. Характер флоры карабастауской свиты указывает на аридизацию климата по сравнению с более древними свитами юры Каратау (Вахрамеев, 1964).

Относительно точного возраста местонахождения юрского озера Каратау единого мнения не существует. Большинство авторов считает его позднеюрским (Мартынов, 1925а, б; Геккер, 1948; Яковлев, 1965а). Б. Б. Родендорф (1962) определенно рассматривает карабастауские отложения как среднеюрские. Последними исследованиями (Галлицкий и др., 1968) насекомоносная толща выделена в особую карабастаускую свиту позднеюрского возраста, датируемую келловеем — титоном на основании новейших спорово-пыльцевых исследований (Мураховская, 1968; Сакулина, 1968). Однако даже новейшее комплексное изучение фауны насекомых не дало возможности окончательного определения их возраста (Сборник «Юрские насекомые Каратау», 1968).

В связи с этим небезынтересно привести основные данные по карабастауской фауне клопов, имеющиеся в нашем распоряжении. Из 11 семейств 7 являются современными; среди остальных 2 представляют явно специализированные водные семейства (*Scaphocoridae* и *Karanabidae*), и 2 других наземных семейства (*Mesopentacoridae* и *Actinoscytinidae*) являются, по-видимому, филогенетическими реликтами раннего мезозоя. Особенно это справедливо для последнего, которое было богато представлено в триасе и в лейасе. В связи с этим большой интерес представляет верхнелейасовый клоп *Megalocoris laticlavus* Vode из Брауншвейга (Vode, 1953), принадлежащий, по нашему мнению, к особому семейству. Кроме того, *Eogerridium gracile* Vode из того же местонахождения, ошибочно отнесенный Бодом (Vode, 1953) к наземному лейасовому семейству *Diatilidae*¹, судя по рисунку, сходен с карабастауским *Karanabis kiritschenkoi* В.-М. Интересно при этом мнение В. Н. Яковлева (1967), который обратил внимание на значительное сходство верхнеюрских карабастауских рыб со среднеюрскими усть-балейскими.

В то же время карабастауская форма имеет некоторые общие черты с явно более молодой фауной Забайкалья (Байса), возраст которой определяется в настоящее время как нижнемеловой (Колесников, 1964). Здесь наблюдается уже другая картина: эндемичные и тем более реликтовые юрские семейства совершенно отсутствуют. Наиболее многочисленны гладыши (*Notonectidae*) и гребляки (*Corixidae*), причем последние представлены двумя родами (*Diapherinus* Y. Pop. и *Baissocorixa* Y. Pop.) особого подсемейства *Archaeocorixinae*, найденного в Каратау. Особенность байсинского местонахождения — это захоронение непосредственно на месте (*in situ*) без какого-либо значительного приноса водными потоками извне, как это имело место во всех предыдущих (кроме, может быть, Зольногофена) местонахождениях, и вследствие этого — наиболее полная сохранность отпечатков насекомых.

Характер захоронения в многочисленных байсинских слоях крайне различен. По фациальным условиям (Сукачева, 1968; Расницын, 1969), они распадаются на три типа²: слои, при отложении которых условия были неблагоприятными для захоронения (23 и 19), и слои с условиями, наиболее благоприятными для захоронения и развития водной фауны (2, 4, 7, 21, 22, 25, 31 и 35). Действительно, данные по клопам в общем подтверждают также такое подразделение слоев (табл. 1).

¹ По нашему мнению, семейство *Diatilidae* не является самостоятельным, а идентично другому лейасовому семейству — *Protocoridae*.

² Нумерация слоев байсинского местонахождения дана по Мартинсону (1961).

Распределение находок представителей различных семейств водных клопов
в насекомоясных слоях местонахождения Байса

Число находок и процент от общего числа находок водных клопов в слое (в скобках)

Семейства	Распределение находок по слоям						Всего
	2	4	19	25	31	35	
Notonectidae	12(60)	—	5(100)	—	51(96)	2(40)	74(82,2)
Corixidae (<i>Diapherinus</i>)	4(20)	—	—	—	1(2)	—	5(5,6)
Corixidae (<i>Baisocorixa</i>)	4(20)	1(100)	—	1(100)	—	4(60)	10(11)
Naucoridae	—	—	—	—	1(2)	—	1(1,2)

Примечательно, что среди остатков гладышей (*Notonectidae*) преобладают отпечатки личинок, причем в 31-м слое найдены личинки всех пяти возрастов. Поэтому мы приходим к выводу о захоронении *Notonectidae* без переноса, *in situ*. Кроме того, распределение двух основных групп клопов таково, что подавляющее число гладышей (*Notonectidae*) приходится на 31-й слой (96%), а гребляков (*Corixidae*) — на 2-й слой (40%). Причем их процентное соотношение в первом случае составляет 96 и 2, а во втором — 60 и 40%. Как известно, гладыши предпочитают более или менее заросшие растительностью места (в покое они держатся за стебли растений); гребляки же, наоборот, стараются держаться на более мелких и свободных от растительности участках, удерживаясь в состоянии покоя средними ногами за дно. Распределение находок указанных водных полужесткокрылых подтверждает предположение об уменьшении глубины и изменении характера растительности водоема с 35 по 2 слой (Сукачева, 1968).

Что касается возраста байсинских находок, то здесь также не существует единого мнения: одни авторы считают это местонахождение позднеюрским (Мартынова, 1961; Чернова, 1961; Новожилов, 1954, 1963), другие раннемеловым (Мартинсон, 1961; Колесников, 1964; Яковлев, 1965а). С нашей точки зрения, наиболее правдоподобное мнение высказано Колесниковым (1964) в его работе по стратиграфии континентальных мезозойских отложений Забайкалья. Он относит байсинские слои к байсинской свите Витимского плоскогорья и считает, что фауна моллюсков, конхострак и рыб достаточно правдоподобно указывает на их нижнемеловой возраст (низы неокома). Колесников проводит границу с нижележащей верхнеюрской романовской свитой по крупногалечным конгломератам и фонгломератам. В обобщающей заметке о границе юры и мела в Восточной Азии Яковлев (1965б) окончательно приходит к выводу о повсеместном нижнемеловом возрасте горизонтов с *Lycoptera* и отсутствующей фауной насекомых.

Климат в позднеюрское и раннемеловое (неоком) время на территории Казахстана и Сибири где соответственно находятся местонахождения Каратау и Байса, заметно аридизируется: лесная растительность исчезает появляется ксерофильное редколесье и саванны, и в связи с этим прекращается угленакопление. Сокращается количество папоротниковых и гинкговых, хвойные и цикадофиты становятся господствующей группой (Синицын 1966).

Как следует из сказанного выше, в юрский период произошло развитие основных современных водных семейств инфраотряда *Neopomorpha*, относящихся в основном к *Corixoidea*, *Naucoroidea*, *Notonectoidea* и *Ne-*

poidea. Надсемейство Corixoidea, по-видимому обособившееся в конце триаса, было представлено особым раннеюрским семейством *Shurabellidae*. К этому же времени относится появление первых представителей настоящих гребляков (*Gazimuria*), отнесенных нами к современному реликтовому подсемейству *Diaprerocerinae*. В поздней юре наряду с надсемейством *Diaprerocerinae* найден первый представитель среднемезозойского подсемейства *Archaecorixinae*, которое по палеонтологическим находкам было наиболее разнообразно представлено в нижнем мелу. Плавты и гладыши появились также не позже ранней юры в виде современных семейств *Naucoridae* и *Notonectidae*. В верхней юре гладыши и плавты представлены позднеюрскими и тремя современными подсемействами. Третьей доминирующей в мезозое группой водных клопов явилось надсемейство водяных скорпионов (*Nepoidea*), представленное своеобразным белостоматидно-непидным комплексом в тортонском веке. Таким образом, своеобразная среднемезозойская фауна водяных клопов, с одной стороны, представлена уже значительным числом ныне живущих семейств (*Nepidae*, *Corixidae*, *Naucoridae*, *Notonectidae*), с другой же стороны, включает еще одно свойственное только ей юрское семейство *Scaphoceridae* и по богатству крупных таксонов вряд ли уступает современной фауне (таковы замечательное юрское подсемейство белостом *Stygeoperinae* и плавтов *Sphaerodemopsinae* или ранние представители мезозойского подсемейства гребляков *Archaecorixinae*). Это последнее обстоятельство особенно справедливо для надсемейства *Nepoidea* с его разнообразными юрскими родами водных клопов (*Stygeonepe*, *Mesobelostomum*, *Mesonepa* и др.). Характерно также существование в верхней юре Баварии современного рода водяных скорпионов *Laccotrephes*.

Находки меловых насекомых крайне немногочисленны. Относительно меловых *Heteroptera*, кроме двух находок наземных клопов из Северо-Восточного Китая (Ping, 1928), до сих пор ничего не было известно. Этот пробел относительно полужесткокрылых нам удалось заполнить в настоящем исследовании лишь в небольшой степени по материалам находок из двух верхнемеловых отложений (турон и маастрихт) в Южном Казахстане и на Дальнем Востоке.

Верхнемеловое местонахождение Кызыл-Джар находится на Северо-Западе хр. Каратау и представляет собой сопку, глинистый прослой которой содержит как растительные остатки, так и тела насекомых. Этот прослой выделен в белеутинскую свиту (Никифорова, 1960), возраст которой определяется как турон — сантон. Однако вопрос о возрасте насекомоносного слоя окончательно еще не решен. Многие палеоботаники рассматривают эти отложения как сеноман-туронские (Ярмоленко, 1935; Вахрамеев, 1952; Байковская, 1956). Однажды даже было высказано предположение о их возможном палеогеновом возрасте (Ярмоленко, 1935). Однако большинство авторов предпочитает считать их туронскими (Яншин, 1953; Самсонов, 1966) или турон-сантонскими (Никифорова, 1960).

Климат туронского века в данном районе был достаточно жарким и относительно сухим. По данным Вахрамеева (1952), местонахождение Кызыл-Джар находилось в пределах аридной зоны. Растительность была представлена, главным образом (75%), разнообразными платанами и другими древесными, а также кустарниковыми формами, характерными для тропических и субтропических областей. На основании этого был сделан вывод о том, что туронский лес Кызыл-Джара по богатству скорее близок к тропическим джунглям, чем к лесам умеренного пояса, но с примесью субтропических форм сухолюбивого типа (Самсонов, 1966). Эти древесные и кустарниковые сообщества произрастали на сравнительно небольшой территории вблизи побережья туронского моря. По мнению Самсонова (1966), данное местонахождение представляло собой потеряв-

пую связь с морем лагуну, которая опреснялась за счет впадавшей в нее реки.

В упомянутом меловом местонахождении Южного Казахстана из водных клопов были обнаружены представители особого мелового семейства Mesotrephidae, проявляющие некоторое сходство, с одной стороны, с современными семействами Pleidae и Helotrephidae, а с другой, напоминающие юрское семейство Scarphosoridae. Находки эти подтверждают раннее обособление хелотрефоидной ветви и существование ее в течение весьма длительного времени. Из того же местонахождения в коллекции Палеонтологического института имеется около 10 неописанных остатков полужесткокрылых лигеидно-корейидного комплекса, а также достоверно обнаружены самые древние из до сих пор известных клопов-кружевниц Tingidae¹.

Особый интерес представляет другое, более позднее азиатское верхнемеловое местонахождение — Цагаян и Приамурье. В Среднеамурской депрессии широко распространены слабо сцементированные рыхлые песчано-глинистые отложения, выделяемые в Цагаянский синклез (Криштофович, Байковская, 1966). Последний разделяется на три свиты: Архаринскую и Тюканскую, датируемые сенонским временем, и Кивдинскую, относимую к палеогену (Криштофович, Байковская, 1966). А. Н. Криштофович считал меловые свиты синклеза датскими; в последнее время на основании данных спорово-пыльцевого анализа их возраст определяется как маастрихтский (Братцева, 1966, 1969). Климат Приамурья в конце мела был теплоумеренным с некоторой ксеротермизацией. Растительность была представлена преимущественно троходендроновыми лесами со значительной примесью платанов и некоторых хвойных (*Taxodium dubium*, *Metasequoia disticha* и др.). По характеру растительность Цагаяна наиболее близка к теплоумеренным позднемеловым флорам Арктики, Гренландии и Северной Америки.

В цагаянских отложениях, относящихся к Тюканской свите, в нижнем течении р. Буреи обнаружен один представитель гребляков — *Mesosigara kryshstofovichi* sp. nov., который относится к среднемезозойскому подсемейству Archaeosigarinae. Однако этот гребляк, ближайшие предковые формы которого пережили большую перестройку всей континентальной флоры и фауны в связи с дальнейшей аридизацией климата Евразии и образованием зоны теплоумеренного климата (Синицын, 1966), наряду с сохранением основных признаков архекориксин, уже обладает некоторыми признаками кайнозойских Coricinae — окончательной редукцией жилкования и эмболиумным кантом, а также, по-видимому, асимметрией последних сегментов брюшка самцов. Таким образом, эта форма позволяет произвести кайнозойских Coricinae непосредственно от мезозойских Archaeosigarinae.

Воссоздание полной картины географического распространения мезозойских Neronegrha на основе известного нам палеонтологического материала в настоящее время не представляется возможным. Особенно это касается распространения родов и тем более видов. Мы не знаем ни одного вида, найденного на двух сколько-нибудь удаленных друг от друга точках.

Распространение семейств в среднемезозойское время представлено в табл. 2.

Как видно из табл. 2 первой особенностью среднемезозойской фауны является широкое распространение семейств Notonectidae и Naucoridae, причем последние в Западной Европе и в Казахстане представлены тремя родами. Вторая особенность среднемезозойской фауны — это появление

¹ *Tingiopsis reticulata* В.-М., описанный из триаса Средней Азии как представитель клопов-кружевниц (Беккер-Мигдисова, 1953; 1963) справедливо был помещен в отряд Homoptera (Evans, 1957; Drake, Rudhoff, 1966).

Распространение семейств водных клопов по имеющимся находкам
в верхней юре—нижем мелу
(цифры обозначают количество родов)

Местонахождение	Семейство					
	Nepidae	Belostomatidae	Naucoridae	Notonectidae	Corixidae	Scaphocoridae
Англия (Риджуэй)	—	—	—	1	—	—
ФРГ (Бавария)	1	3	3	1	—	—
Казахстан (Каратау)	—	—	4	1	2	1
Забайкалье (Байса)	—	—	1	1	2	—

семейства Nepidae, существующего и в настоящее время. Третья особенность — наличие особого юрского специализированного семейства Scaphocoridae из надсемейства Notonectoidea.

Сравнивая мезозойские формы с родственными им современными, можно отметить лишь отдельные моменты зоогеографического порядка. Так, представители подсемейства Diartherosaginae, известные ныне только на юго-востоке Австралии, в Тасмании и Новой Зеландии, найдены в нижней или средней юре Дальнего Востока и верхней юре Казахстана.

Некоторые массовые водные клопы, такие как лейасовая *Shurabella lepyroneopsis* В.-М., верхнеюрская *Karataviella brachyptera* В.-М., нижнемеловые *Clypostemma xurhiale* У. Рор. и *Baissocorixa jaczewskii* У. Рор., могут иметь такое же стратиграфическое значение как, например, нижнемеловые рыбы *Lycoptera middendorffi* Mill. и др.

Основные местонахождения мезозойских *Neromorpha*

1. Сай Сагул (Шураб III), Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н. Находится в 12 км юго-западнее г. Шураб. Собрано около 1000 отпечатков полужесткокрылых, в основном водные клопы-гребляки (*Shurabellidae*), а также около 20 отпечатков наземных (*Actinoscutinidae*) в нижнем насекомомономном горизонте глинистых сланцев. Возраст отложений определяется как средний или верхний лейас (Кузичкина Репман и Сикстель, 1958). Коллекции ПИН № 495, 1724, 2032 и 2061 (Беккер-Митдигова, 1949).

Shurabella lepyroniopsis В.-М.

2. Кызыл-Кия Киргизская ССР, Ошская обл. Около города Кызыл-Кия в 1937 г. Б. В. Родендорф нашел один отпечаток водного клопа из семейства Naucoridae в отложениях нижнего лейаса (Мартынов, 1937; по Кузичкиной, Репман, Сикстель, 1958 — средний или верхний лейас). Коллекция ПИН № 166.

Liadonaucoris rohdendorfi У. Роров, sp. nov.

3. Черный Этап. Западная Сибирь, Кузнецкий бассейн. Кемеровская обл., Крапивинский р-н. Лебедев в 1948 г. нашел один отпечаток лейасового гладыша (*Notonectidae*) на левом берегу р. Томи выше села Черный Этап II (терсюкская свита, нижняя или средняя юра). Коллекция ПИН № 1068.

Liadonecta tomiensis sp. nov.

4. Ия, Восточная Сибирь. Иркутская обл. Тулунский р-н. Экспедицией Палеонтологического института в 1959 г. на левом берегу р. Ия в районе деревни Владимировка в отложениях усть-балейского горизонта собрано 4 отпечатка нимф водных клопов-гребляков (*Corixidae*). Расницын (1969) отмечает близость найденного в этих отложениях представителя *Liadoxyella* Mart. к таковым из лейасовых отложений Южной Ферганы. Коллекция ПИН № 1689.

Liadonecta angarica sp. nov.

5. Гаизмур. Юго-восточное Забайкалье, Читинская обл. Юрской тематической партией Читинского геологического управления 1958—1961 гг. в р-не с. Боровское на правом берегу р. Гаизмур в алевролитах акатуевской свиты было обнаружено

несколько отпечатков водных клопов-гребляков (Corixidae), предварительно отнесенных О. М. Мартыновой к семейству Notonectidae (Колосницына, 1962). Местонахождение датируется по остаткам морской фауны как средний или верхний лейас (Мушников, Анашкина, Олексин, 1966).

Gazimuria scutellata sp. nov.

6. Брауншвейг (Braunschweig). ФРГ. Местонахождение верхнелейасового возраста, в котором найдено около 50 отпечатков скрытноусых. Из 26 описанных видов только 1 может быть причислен к водным клопам (вероятно, к новому семейству), условно отнесенный Бодде (Bode, 1958) к семейству Archaeogocimicidae.

Megalocoris laticlavus Bode, 1953.

7. Доббертин (Dobbertin), Мекленбург. Местонахождение верхнелейасового возраста, в котором найдено большое количество остатков полужесткокрылых, принадлежащих почти исключительно к наземным клопам. Лишь одна форма является водным клопом-платвом (Nauscoridae); она была ошибочно выделена Гандлиршем в особое семейство Aphelocoridae (Handlirsch, 1906—1908).

Aphelocoris punctata Handlirsch, 1906.

8. Бавария. Зольнгофен (Solnhofen), Эйхштэтт (Eichstätt), Шернфельд (Scherfeld), Лангенальтгейм (Langenaltheim). ФРГ. Литографские сланцы в районе Эйхштэтта представляют собой лагунные отложения, именуемые зольнгофенскими, образовавшиеся в позднеюрское время в морской лагуне южного побережья Фенноскандии (Kuhn, 1961). В этом местонахождении найдено около 100 отпечатков полужесткокрылых, в том числе около 15 принадлежит водным клопам надсемейства Neuroidea, а также к семействам Notonectidae и Nauscoridae. По мнению палеознтомолога Ф. Карпентера (Carpenter, 1932), водные клопы сохранились в засоленных отложениях и попали туда путем залета из близлежащих пресных водоемов. Зольнгофенские отложения отнесены к самым верхам верхней юры (шортланд). Сохранность материала во многих случаях очень плохая и поэтому большая часть описаний не дает возможности заново пересмотреть уже описанные виды, оставляя их в большей степени паратаксономичными (Germar, 1839; Quenstedt, 1852; Weyenbergh, 1869, 1873, 1874; Assmann, 1877; Deichmüller, 1881, 1886; Oppenheim, 1888; Haase, 1890; Meunier, 1897, 1898, 1900; Handlirsch, 1906).

В настоящее время описанные отпечатки хранятся в различных западно-европейских музеях — в Мюнхене, Франкфурте-на-Майне (ФРГ), Ростоке (ГДР), Лондоне (Англия) и др., а также в некоторых музеях США (Музей Карнеги и Музей Сравнительной Зоологии в Кембридже).

Mesobelostomum deperditum (Germar, 1839)

Mesonepa primordialis (Germar, 1839)

Stygonepa foersteri sp. nov.

Laccotrephes incertus sp. nov.

Pelonecta solnhofeni sp. nov.

«*Nauscoris*» *lapidarius* Weyenbergh, 1869

Notonectites elterleini Deichmüller, 1886.

Sphaerodemopsis jurassica (Oppenheim, 1888)

9. Риджвэй (Ridgway). Англия, Дорчестер (Dorchester). Местонахождение верхнеюрского возраста, в котором в 1852 г. Фишером (Fisher) было найдено 12 отпечатков насекомых. Среди найденных отпечатков оказалось два отпечатка полужесткокрылых, принадлежавших водным клопам и первоначально отнесенные к семейству Nauscoridae (Westwood, 1854; Handlirsch, 1906). Действительно, по форме тела они напоминают платвов, однако по строению сохранившихся частей тела — это типичные гладыши (Notonectidae).

Nepidium stolones Westw., 1854.

10. Каратау. Южный Казахстан, Чимкентская обл., Алтабасский р-н. Одно из богатейших местонахождений, расположенное в юго-западной части хр. Каратау, в котором в течение многих лет, начиная со сборов А. В. Мартынова (1924), собрано около 18 тыс. ископаемых насекомых (Панфилов, 1968). Свыше 1000 остатков принадлежит представителям отряда полужесткокрылых. Основные находки сделаны близ д. Михайловка (урочище Аулие и Карабастау) и у дер. Успенское (б. Галкино), относящиеся к карабастауской свите. Возраст местонахождения считается верхнеюрским (келловей-титон). Коллекции ПИН № 124, 126—135, 138—142, 152, 167, 172, 183—185, 965, 1789, 2066, 2231, 2239, 2255, 2384, 2452, 2554 (Беккер-Мигдисова, 1949; Беккер-Мигдисова, Попов, 1963; Попов, 1961, 1962, 1968).

Aidium pleurale Y. Popov, 1968

Nectonaucoris lariversi Y. Popov, 1968

Nectodes maculatus Y. Popov, 1968

Heleonaucoris maculipennis sp. nov.

Asionecta curtipes Y. Popov, 1963

Karataviella brachyptera Becker-Magdisova, 1948

Archaecorixa lata Y. Popov, 1968

Scaphocoris karatavicus Y. Popov, 1968

12. Байса. Забайкалье, Бурятская АССР, Еравнинский р-н. Основные сборы проведены палеознтомологическими экспедициями 1959 и 1961 гг. Было собрано свыше

200 отпечатков полужесткокрылых, из них около 50 — водных. Как уже упоминалось, согласно Колесникову (1964), данное местонахождение относится к байсинской свите и считается нижнемеловым (неоком). Коллекция ПИН №№ 1668, 1989 (Попов, 1964, 1966).

Angaronecta longirostris sp. nov.

Clypostemma xyphiale Y. Popov, 1964

Diapherinus ornatipennis Y. Popov, 1966

Baisocorixa jaczewskii Y. Popov, 1966

13. Кзыл-Джар. Южный Казахстан, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н. Палеоэнтомологической экспедицией в 1963 г. было собрано около 10 отпечатков наземных и 4 отпечатка водных мезозойских хелотрефоидных полужесткокрылых Mesotrepidae в верхнемеловых (турон) отложениях белеутинской свиты на северо-западных отрогах Каратау. Коллекция ПИН № 2383.

Mesotrepes striata sp. nov.

14. Бурей. Хабаровский край, Амурская обл., Архаринский р-н. А. Криштофовичем в 1914 г. было найдено несколько отпечатков клопов-гребляков (Corixidae) в верхнемеловых отложениях тюканской свиты (маастрих-дат) на р. Бурее у с. Цагаян. Коллекция ПИН № 324.

Mesosigara kryshstofovichii sp. nov.

КАЙНОЗОЙСКИЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

По количеству найденных и описанных остатков (свыше 500 видов) третичные клопы значительно превосходят мезозойских. Правда, число кайнозойских местонахождений ненамного превышает число мезозойских. Большинство находок сделано в Западной Европе и Северной Америке. В отложениях третичного периода мы уже не находим ни одного нового семейства, которое отсутствовало бы в современной фауне; весь облик современной фауны полужесткокрылых необычайно сходен с таковым в палеогеновый и в особенности неогеновый периоды: многие роды обнаружены в ископаемом состоянии и идентичны рецентным.

Непоморфы в палеогене и неогене (точнее, в олигоцене и миоцене) представлены пятью современными семействами (Nepidae, Belostomatidae, Naucoridae, Notonectidae, Corixidae), общее число видов которых свыше 40. Представители этих семейств принадлежат к ныне живущим родам, может быть за некоторым исключением. Так, верхнеолигоценый гладыш из Ротта *Clematina primaeva* (Heud.) сохраняет еще некоторые черты мезозойского подсемейства Clypostemmatinae. Насколько сильно отличались друг от друга по видовому и родовому составу неогеновые и палеогеновые представители водных клопов, судить пока трудно, и для этого, кроме переизучения уже известного кайнозойского материала, необходимы также новые находки.

Четвертичный период был не вполне благоприятен для захоронения и сохранения остатков насекомых, и нам очень немного известно как о сменах локальных фаун, так и об общем облике постепенно изменявшихся фаун больших территорий в течение, например, ледниковых похолоданий и потеплений.

В общей сложности мы знаем не больше 10 остатков четвертичных водных полужесткокрылых из семейств Nepidae, Notonectidae и Corixidae. Имеется также упоминание о находке голоценовой белостомы *Lethocerus americanus* (Leidy) в плейстоценовых отложениях близ Лос-Анжелеса, (Lauck, Menke, 1961).

Палеогеновая фауна настоящих полужесткокрылых Западной Европы развивалась в зоне смешанной субтропической вечнозеленой растительности (полтавско-тургайская флора), расположенной в тропической гумидной литогенетической зоне средиземноморского типа с субтропическим, близким к тропическому, климатом (гумидно-субтропический). В миоцене растительность осталась в основном той же, но более тургайского типа, т. е. листопадного. Вследствие сокращения вод древнего Тетиса

климат становится чисто субтропическим с дальнейшей континентализацией и аридизацией, особенно в азиатской части Евразии (Казахстан, Южная Сибирь). На этой территории лесная растительность представляет собой смесь дериватов тургайской и полтавской флор, образовавших новый тип неогеновой флоры — древнесредиземноморскую (Корнилова, 1966). Саванны начинают заменяться степями, и к концу миоцена — началу плиоцена вся субтропическая саванна исчезает и остаются в основном степи. В плиоцене наступает постепенное общее похолодание и континентализация климата, флора средиземноморской области ксерофилизуется, в Европе происходит смещение геоботанических зон к югу, в Сибири возникают темнохвойные леса (первая стадия тайги), в Тянь-Шане образуется неогеновая тургайная флора, появляются пустынные ландшафты Центральной Азии и Казахстана и т. д. (Синицын, 1966).

На территории СССР из насекомоядных третичных отложений для нас представляет интерес миоценовое местонахождение Чон-Туз в верховьях р. Чу (Северная Киргизия)¹. В слое озерных глин и алевролитов с подстилающими конгломератами — брекчиями и гравеллитами мощностью от 300 до 1500 м — в южной части Кочкорской впадины были обнаружены многочисленные остатки насекомых. Эти отложения, содержащие помимо насекомых (Мартынов, 1938; Беккер-Мигдисова, Мартынова, 1951) и рыб (Яковлев, 1959) многочисленные остатки флоры (Корнилова, 1966), относятся большинством авторов к среднему миоцену (Сикстель, 1939; Петрушевский, 1948; Корнилова, 1962, 1966). Предварительное определение флоры И. В. Палибинным и М. Д. Залесским указывает также на сарматский возраст. Последние данные по спорово-пыльцевому анализу (Абузярова, 1954) определяют возраст данных отложений как ниже-среднемиоценовый. К последнему определению датировки возраста присоединяется также С. А. Тарасов (1968), выделивший эти отложения в Шабыркольскую свиту.

Относительно условий, в которых шло развитие миоценовых водных клопов, имеются некоторые данные А. В. Мартынова (1938), который указывал на существование большого озера с пресной или временами слабосоленовой водой, имевшего незначительную глубину. К этому же выводу пришел и С. А. Тарасов (1968) на основании имеющегося большого количества мелкообломочных тонкослоистых пород озерного генезиса при отсутствии соленосных пород.

Такова в самых общих чертах характеристика кайнозойских водных полужесткокрылых и тех условий, в которых они развивались.

Основные местонахождения кайнозойских *Neromirpha*

1. Балтийский янтарь. Прибалтика. В нижнеолигоцене янтаре найдено около 50 экз. клопов. Лишь один экземпляр оказался представителем *Neromirpha*. Кроме того, в коллекции ПИН АН СССР имеется несколько экземпляров неописанных нимф гребляков (*Corixidae*).

Nera sp. Berendt, 1830.

2. Экс (Aix de Provence), Франция, Прованс. Собрано свыше 30 отпечатков в отложениях среднеолигоценевого возраста, в том числе 1 остаток гладыша (*Notonectidae*) и 1 остаток предположительно водного скорпиона (*Nepidae*).

Nera? Serres, 1829

Notonecta sp. Hope, 1847

3. Ротт (Rott). ФРГ, Рейнская область. Обнаружено около 650 отпечатков в местонахождении верхнеолигоценевого возраста, из которых около 600 принадлежит водным клопам. Описано 47 видов наземных и 12 видов водных полужесткокрылых

¹ Считаю своим приятным долгом выразить благодарность научному сотруднику Палеонтологического института В. И. Жегалло, оказавшему помощь в характеристике данного местонахождения.

(Germar, 1937; Hayden, 1859; Deichmüller, 1881; Schlechtendal, 1892, 1894; 1898; Statz, 1950; Statz, Wagner, 1960; Jordan, 1953), из которых гребляк, обозначенные Штатцем как *Corixa vidua* Statz, по-видимому, идентичны с *Corixa rhenana* Stz. (Statz, 1950). Более того, возможно, что все гребляки принадлежат к одному виду.

- «*Belostoma*» *goldfussi* Germar, 1837
- Naucoris roitensis* Schlechtendal, 1898
- Clematina primaeva* (Heyden, 1859)
- Soevenia heydeni* (Deichmüller, 1881)
- Corixa elegans* Schlechtendal, 1894
- Corixa rhenana* Statz, 1950
- Corixa vidua* Statz, 1950

4. Флориссант (Florissant). США, Колорадо. Одно из богатейших кайнозойских местонахождений, из которого описано 153 вида полужесткокрылых, в том числе 6 видов *Peromorpha*¹. Возраст его раньше определялся как миоценовый (Scudder, 1881, 1890; Cockerell, 1908; Hungerford, 1932; MacGiniti, 1953; Lauck, 1960); теперь же — как средне- или даже нижнеолигоценый (MacGiniti, 1960).

- Nepa vulcanica* Cockerell, 1908
- (*Discostoma*) sp. Scudder, 1890²
- Notonecta emersoni* Scudder, 1890
- Notonecta (Paranecta) binuda* Lauck, 1960
- Corixa immersa* Scudder, 1890³
- Corixa vanduzeei* Scudder, 1890
- Sigaretta florissantella* (Cockerell, 1908)

5. Дечин (Děčín). ЧССР, Северная Чехия, у села нижние Бехлевицы (Dolní Bechlejovice) из олиго-миоценовых отложений описан один представитель *Belostomatidae* (Riha, Kukulova, 1967).

- Lethocerus sulcifemoralis* Rh. et Kuk.

6. Кучлин (Kutschlin). ЧССР, Чехия. Найден единственный отпечаток клопа (*Notonectidae*) в отложениях нижнемиоценового возраста (Deichmüller, 1881; Statz, 1950).

- Soevenia kutschlini* (Deichmüller, 1881)

7. Энинген (Öningen). ФРГ, Баден. Описано 94 вида клопов из местонахождения верхнемиоценового возраста, 8 из которых относятся к *Peromorpha*⁴ (Keferstein, 1834; Heer, 1853, 1865; Schöberlin, 1888).

- Nepa*, Keferstein, 1834
- Nepa*, Schöberlin, 1888
- «*Belostomates*» *speciosa* Heer, 1865
- «*Belostomates*» *harrisi* Schöberlin, 1888
- Naucoris dilatatus* Heer, 1853
- (*Diplonychus*) *rotundatus* Heer, 1853⁵
- Corixa fasciolata* Heer, 1853

8. Чон-Туз. Северо-Восточная Киргизия, Кочкорский район. В 1938 г. А. Я. Петросянец и в 1942 г. экспедицией Палеонтологического института АН СССР на южном склоне Терской-Алатау (Центральный Тянь-Шань) в Кочкорской впадине на правом берегу р. Чон-Туз в миоценовых отложениях шабыркольской свиты было собрано около 150 отпечатков полужесткокрылых, среди которых около 90 принадлежит водным клопам из семейства *Corixidae*. Коллекция ПИН № 372.

- Diacorixa miocaenica* Y. Pоров, sp. nov.

9. Тары. Западная Сибирь, Омская область. В обнажении миоценового возраста на левом берегу р. Абросимовки у с. Екатеринославского в 10—12 км к югу от г. Тары на Иртыше был найден остаток настоящей белостоматицы (*Belostomatidae*).

- Lethocerus turgaicus* Y. Pоров, sp. nov.

10. Ставрополь 1 (Ворошиловск). Северный Кавказ, Ставропольский край. Балка Вишневая в 2 км выше устья, западный берег оз. Сентилеевского. В 1939 г. экспедицией Палеонтологического института АН СССР в спандодонтовых глинистых слоях среди многочисленных полужесткокрылых был найден единственный отпечаток водного клопа-гребляка. Коллекция ПИН № 254/2962.

- Sigara* sp.

11. Шамбон (Lac Chambon). Франция, Центральный массив. Описано 4 вида из отложений мио-плиоценового возраста, 2 из которых принадлежат к водным семействам *Notonectidae* и *Naucoridae* (Piton, Theobald, 1935; Piton, 1942).

- Naucoris crassus* Piton, 1935
- Notonecta arveica*, Piton, 1942

С. П.

¹ Как изображение, так и описание Скаддером *Necygonus rotundatus* Scd. никак не соответствуют признакам семейства *Gelastocoridae*.

² Наиболее вероятно, что это род *Naucoris* L.

³ Скорее всего, этот вид идентичен с *Corixa vanduzeei* Scd., который практически «отличается» лишь слегка размерами девятого сегмента.

⁴ Судя по изображению Геера *Nepa atavina* Heer (Heer, 1853, t. X, fig. 9a, b), последний никак не может относиться к водным клопам.

⁵ Возможно, что это представитель литоральных *Gelastocoridae*.

11. Виллерхауз (Willerhaus), Южная Саксония, плоскогорье Гарц. Описан 21 вид полужесткокрылых из отложений верхнеплиоценового возраста, принадлежащих к Nauscoridae (Jordan, 1967).

«*Cydnopsis*» *ventralis* Jord.

«*Cydnopsis*» *affinis* Jord.

«*Coreides*» *latus* Jord.

«*Atoposita*» *angulosa* Jord.

13. Ре (Re). Италия. В литературе указывается один отпечаток неопределенного клопа из четвертичных отложений (Benassi, 1896).

Corixa sp. Benassi, 1896

14. Мак-Китрик (Mac-Kitrik). США, Калифорния. Описано 2 вида водяных скорпионов (Nepidae) и 1 вид гладыша (Nauscoridae) из слоев плейстоценового возраста (Pierce, 1948).

Ranatra asphalti Pierce, 1948

Ranatra besscomi Pierce, 1948

Notonecta (*Paranecta*) *badia* Pierce, 1948

15. Борислав (Boryslaw). Западная Украина, Львовская обл. Описано 4 вида гребляков (Corixidae) из местонахождения плейстоценового возраста (Lomnicki, 1894; Jaszewski, 1923, 1929, 1949), причем один из них рецентный (*S. producta* Rt.).

Sigara (*Arctocorisa*) *horvathi* (Lomnicki, 1894)

Sigara (*Callicorixa*) *producta* (Reuter, 1880)

Sigara glacialis Lomnicki, 1894

Sigara boryslavica Lomnicki, 1894

ОБЩИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР НЕРОМОРФА

Строение тела настоящих полужесткокрылых в целом изучено достаточно полно, начиная с работ Дюфура и Гейзе (Dufour, 1833; Geise, 1883). Эта проблема интересовала многих исследователей нашего века (Taylor, 1918; Hoke, 1926; Tanaka, 1926; Ekblom, 1926, 1930; Weber, 1930; Snodgrass, 1935, 1938; Elson, 1937; Spooner, 1938; Butt, 1943; Larsen, 1945a, b, 1950; Southwood, 1955, 1956; Poisson, 1957; Pendergrast, 1957; Scudder, 1959; Miyamoto, 1961 и многих других). Однако исследований, посвященных детальному изучению основных отделов тела и их сравнительно-морфологическому анализу, пока существует еще очень мало (Беккер, 1929; Wefelscheid, 1912; Ferriere, 1914; Hamilton, 1931; Rawat, 1939; Griffith, 1945; Sutton, 1951; Marks, 1958, 1959; Benwitz, 1959; Parsons, 1958, 1959, 1960, 1962, 1963, 1964, 1965, 1966a, б, 1967 и др.).

Детальное рассмотрение строения полужесткокрылых инфраотряда *Neromorpha* не входит в число задач данного исследования. Помимо общего плана строения тела, нами затрагиваются только те морфологические особенности, которые играют особо существенную роль в восстановлении хода исторического развития инфраотряда и выяснения филогенетических отношений основных входящих в него таксонов. Кроме того, нами предлагается новая трактовка отдельных элементов скелета.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРОЕНИЯ

Семейства инфраотряда *Neromorpha* характеризуются достаточно ясно выраженными приспособительными признаками, которые наряду с другими особенностями достаточно четко отделяют их друг от друга. Тело в плане плоское и узкое у *Corixidae*; сигарообразное и в сечении почти трехгранное у *Notonectidae*, плоское, широкоовальное или почти дискообразное у большинства *Naucoridae*; плоское, более или менее овальное у *Belostomatidae*; удлиненное, палочковидное у *Ranatrinae* и плоское, продолговато-овальное у большинства *Nepinae* (*Nepidae*); короткое, с крышеобразно складывающимися крыльями у *Pleidae* и *Scaphoscoridae*; накопец, более или менее овальное и довольно сильно выпуклое у *Ochteridae*, *Gelastoscoridae*, *Helotrephidae* и *Mesotrephidae*. Ротовой аппарат скребуще-сосущий у *Corixidae* и колюще-сосущий у всех остальных *Neromorpha*. Передние ноги хватательные у *Gelastoscoridae*, *Naucoridae* и у всех семейств *Neroidea*, у самцов *Corixidae* часто лапки лопаточковидные (*palae*). Задние ноги обычно плавательные, часто с более или менее уплощенными члениками лапок и с развитой плотной щеткой волос у *Corixidae*, *Angaroscorini* (*Naucoridae*) или даже в виде сильно расширенных весел у *Stygeonepinae* (*Belostomatidae*). Обычно неуплощенные членики задних лапок, покрытые густыми волосками, характерны для *Notonectidae* и большинства *Naucoridae*. Задние лапки *Pleidae*, *Aphelocheirinae* и *Cry-*

poscicinae (Naucoridae), Helotrephidae и Mesotrephidae отличаются наличием редких длинных волосков. Ходильные задние ноги свойственны Nepidae и Helotrephidae. У Nepidae тазики ног сильно раздвинуты и стернальная область груди хорошо развита; у всех же остальных неморф тазики сдвинуты и соприкасаются внутренними сторонами, а стернальная область сильно редуцирована. У большинства самцов Corexidae брюшные сегменты асимметричные, с расщепленным восьмым сегментом. На вершине брюшка у Nepidae развиты длинные, а у Belostomatidae и Stugeoperinae — короткие дыхательные трубки.

Использование перечисленных выше морфологических особенностей представителей указанных семейств часто дает возможность наиболее достоверно и надежно определять ископаемые остатки не только по целым телам, но и по отдельным сохранившимся частям тела.

СТРОЕНИЕ ТЕЛА ИМАГО

Голова у *Neromorpha* зачастую более или менее втянута в переднегрудь и достаточно резко от нее отчленена. У некоторых Helotrephidae (*Paskia*, *Idiocoris*) в противоположность всем другим полужесткокрылым (да и подавляющему большинству других насекомых вообще) голова и переднегрудь слиты без каких-либо следов расчленения (см. рис. 107) и образуют так называемую головогрудь (cephalothorax, cephalopotum). У представителей семейств Nepidae и Naucoridae голова особенно глубоко втянута, так что большая часть ее находится в специальной выемке переднеспинки (рис. 1). У остальных *Neromorpha* передний край переднеспинки более или менее прямой, и голова слабо или совсем не втянута. Почти полное слияние первичных склеритов головы (наличник, лоб, темя, щеки) в ряде случаев не позволяют точно установить их границы, которые намечаются лишь только топографически по местам прикрепления отдельных мышц, передних «тенториальных» ямок¹, некоторых внутренних скелетных частей головы или по направлению личиночных швов.

Ротовые органы в виде хоботка (rostrum), прикрепленного к передней части головы и образованного нижней губой (labium), парой верхних (mandibulae) и парой нижних (maxillae) челюстей, превращенных в длинные щетинки (стилеты). В состоянии покоя хоботок обычно подогнут под грудь, а во время питания обычно устанавливается под прямым углом к телу, причем хоботок укорачивается, освобождая тем самым концы обеих пар челюстей.

Нижняя губа (labium) расчленена, обычно состоит из четырех сегментов, причем базальный членик присоединяется при помощи мембраны к вентральной части головной капсулы. Нижняя губа служит футляром для мандибулярных и максиллярных стилетов. Основные модификации нижней губы *Neromorpha* иллюстрируются рисунками (рис. 2).

Верхние челюсти (mandibulae) представлены двумя колющими мандибулярными стилетами (верхнечелюстными щетинками), лежащими, как правило, по отношению к максиллярным стилетам вентрально внутри головы (рис. 3) и латерально внутри нижней губы (рис. 4). Они служат для прокалывания тела добычи и фиксации в нем хоботка. Основание мандибулярного стилета расширено и служит местом прикрепления мышц-ретракторов, которые, в свою очередь, прикрепляются непосредственно к головной капсуле. Стилеты имеют еще одну точку прикрепления к внутренней стенке головы в латеральном конце лоро-генального

¹ Настоящего тенториума у клопов нет (см. ниже). Несмотря на это, мы условно сохраняем термин «тенториальные» ямки, принятый в гемиптерологической литературе, так как истинная природа этих вдавлений не установлена.

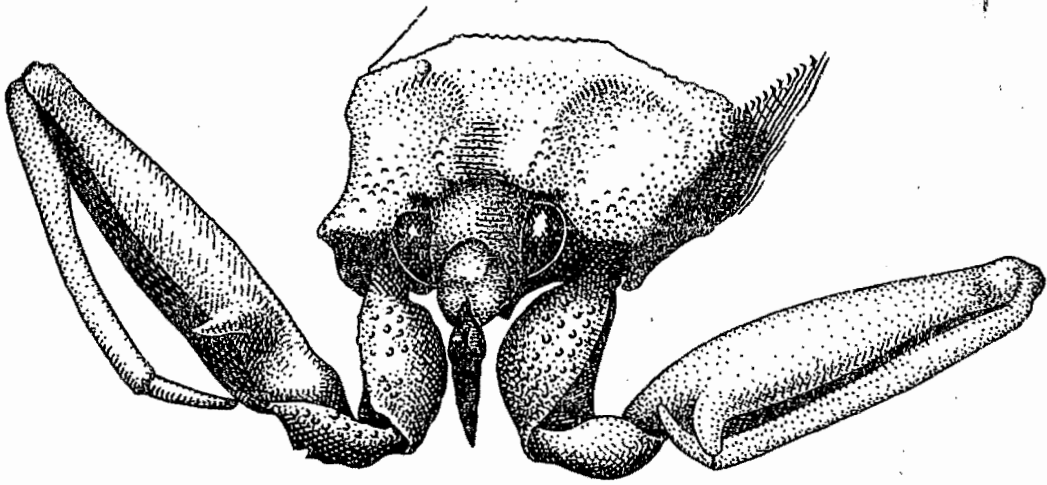


Рис. 1. *Nepa cinerea* L. (Nepidae). Передняя часть туловища (Вебер, 1930)

(щечного) шва, посредством так называемого мандибулярного рычажка. Этот рычажок представляет собой пластинку, лежащую горизонтально в голове и служащую для поддержания мандибулярных стилетов и управления их движением. Вершина латеральной поверхности мандибул несет несколько рубцеобразных выступов, вершины которых направлены назад, что облегчает фиксацию мандибул в теле жертвы во время всасывания (рис. 5).

По способу прикрепления и по форме различают 4 типа мандибулярных рычажков (рис. 6) (Eklöf, 1929). Рычажок первого типа треугольный, прикреплен к мембране, окружающей основание мандибулярного стилета. Рычажок второго типа трехветвистый, одним концом непосредственно прикрепляется к стилету. Рычажок третьего типа имеет форму треугольника, передний отогнутый книзу конец которого присоединяется непосредственно к стилету, а задние — к головной капсуле. Четвертый тип представлен четырехугольным рычажком с двойными стенками, плотно прилегающим к основанию стилета, но не сливающимся с ним. Спунер (Spooer, 1938), подробно изучивший большую часть семейств, обнаружил у семейств, включаемых нами в *Nepomorpha* (кроме *Corixidae*), рычажок второго типа. Третий тип присущ только *Corixidae*, а четвертый — литоральным семействам *Ochteridae* и *Gelastocoridae*. Рычажком первого типа обладают все наземные полужесткокрылые.

Нижние челюсти (*maxillae*) представлены максиллярными стилетами, или нижнечелюстными щетинками, служащими для проведения пищи и инъекции слюны. На внутренней стороне каждого стилета имеется два желобка, при складывании которых образуются два капала: верхний — пищевой и нижний (обычно значительно более узкий) — слюнной (см. рис. 4). По форме максиллярные стилеты сходны с мандибулярными, однако основание их несколько толще, так как служит местом прикрепления мышц-ретракторов и мышц-протракторов. Эти мышцы прикрепляются непосредственно к головной капсуле. Другой точкой прикрепления стилетов является максиллярный рычажок в виде тонкого изогнутого бруска (см. рис. 5), который причленяется к одному из гипофарингеальных крыльев и не связан с какими-либо мышцами (см. рис. 3). Часто правые и левые стилеты отличаются друг от друга. На вершине максиллярных стилетов имеются системы волосков и щетинок, которые, как предполагает Парсонс (Parsons, 1959), помогают фильтровать всасываемую пищу.

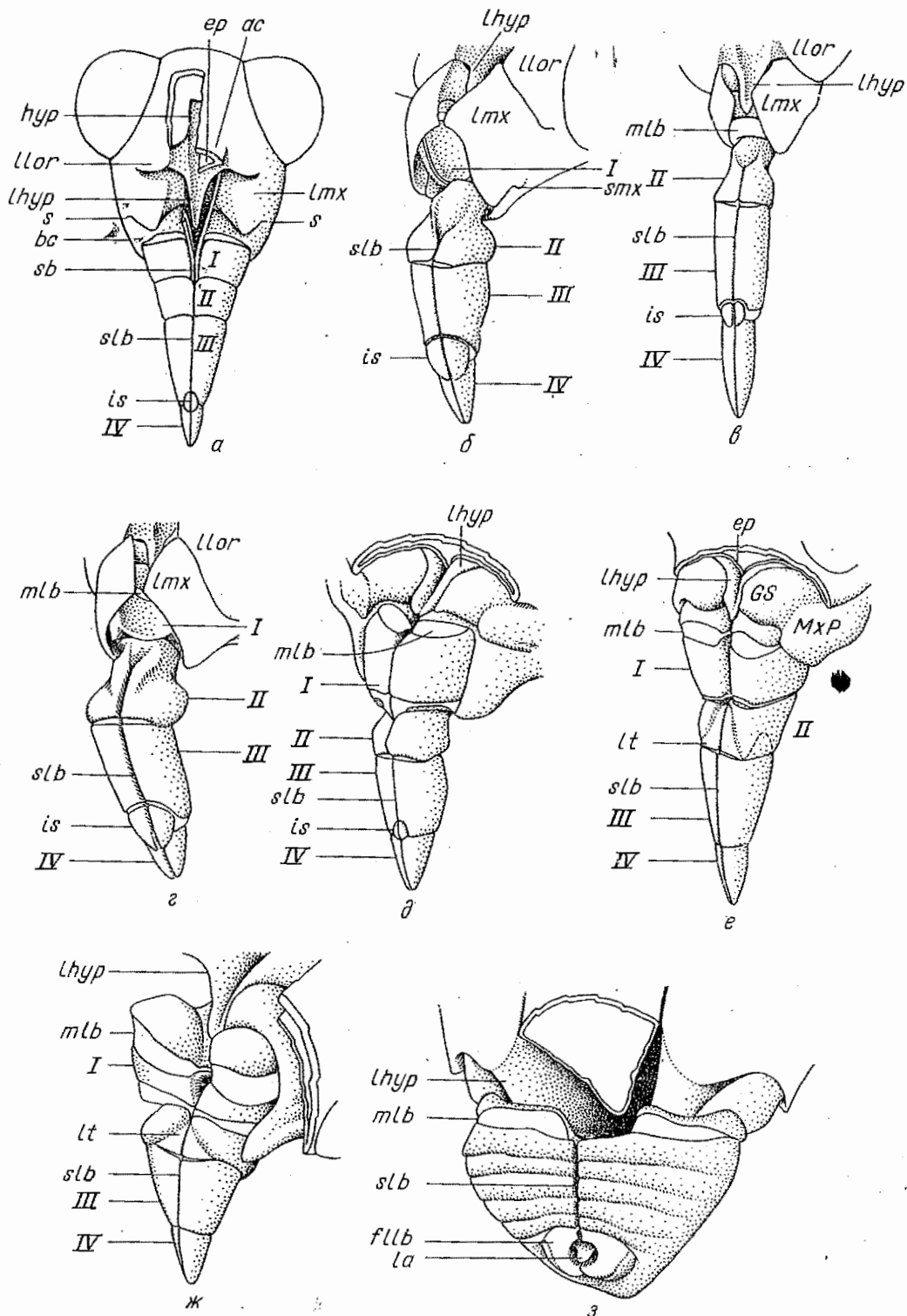


Рис. 2. Нижняя губа *Nepomorpha*

- а — общая схема;
 б — *Lethocerus uhleri* Mont. (Belostomatidae);
 в — *Ranatra fusca* P. B. (Nepidae, Ranatrinae);
 г — *Nepa apiculata* Uhl. (Nepidae, Nepinae);
 д — *Notonecta undulata* Say (Notonectidae);
 е — *Ambrysus magniceps* La Riv. (Naucoridae);
 ж — *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae);
 з — *Hesperocorixa interrupta* Say (Corixidae) (Шаронс, 1966).

Условные обозначения к этому и всем последующим рисункам см. на стр. 225

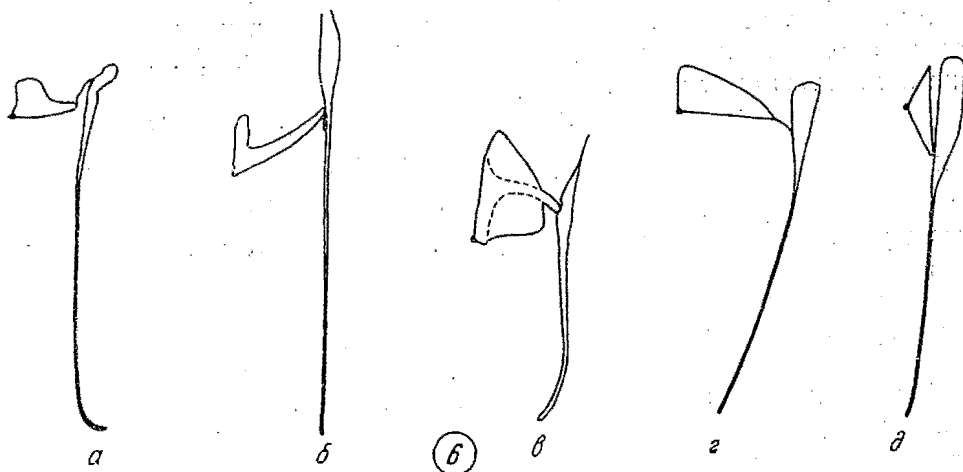
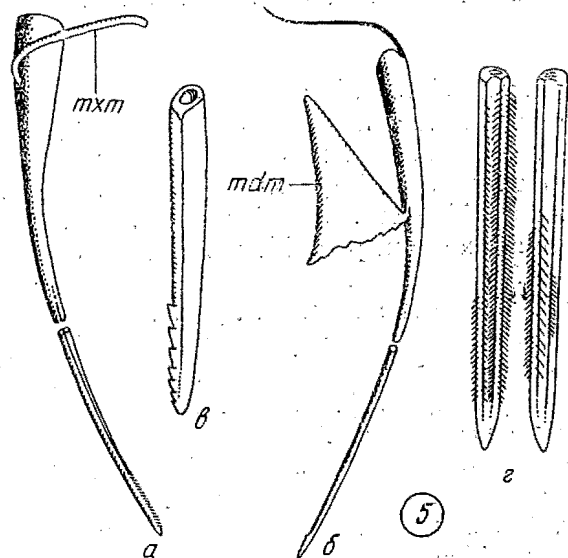
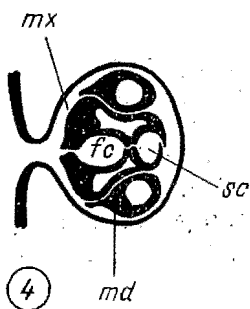
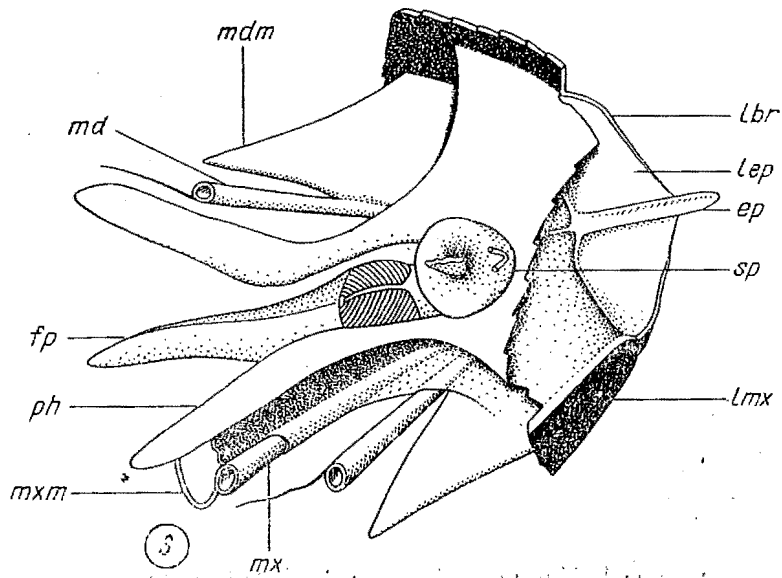


Рис. 3—6

- 3 — эндоскелетные структуры головы *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Парсонс, 1959);
 4 — поперечный разрез основания хоботка *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Парсонс, 1959);
 5 — стилеты хоботка *Gelastocoris oculatus* Fabr.: а — мандибулярный стилет, б — максилярный стилет, з — вершина мандибулярного стилета, г — вершина левого и правого максилярных стилетов (Парсонс, 1959);
 6 — типы мандибулярных рычажков Heteroptera: а — I тип, *Leptopterna dolabrata* L. (Miridae), б — II тип, *Belostoma flumineum* Say (Belostomatidae), в — III тип, *Corixa* sp. (Corixidae), г — IV тип, *Ochterus americanus* Uhl. (Ochteridae); д — V тип, *Gelastocoris* sp. (Спунер, 1938)

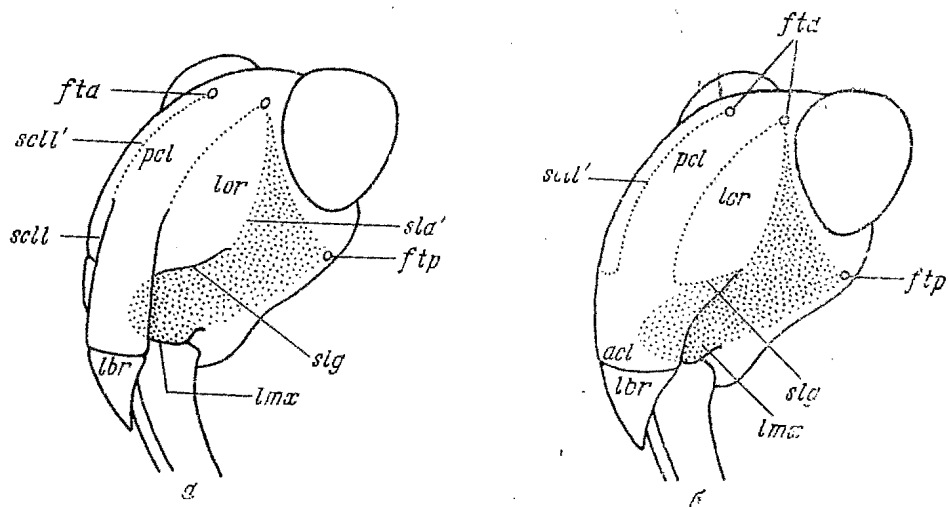


Рис. 7. Схема строения головы *Notonectidae* (a) и *Belostomatidae* (b) (Парсонс, 1965)

Верхняя губа (*labrum*) прикрепляется к вентральному или дистальному краю наличника, а именно к переднему краю предналичника (*anteclypeus*) и максиллярным пластинкам при помощи узкой мембраны. Она обычно треугольной формы (см. рис. 8, a, 15, a, 16)¹ более широкая у *Gelastocoridae* и *Naucoridae* (см. рис. 9, a, 14, a) и узкая у *Nepidae*, *Belostomatidae* (см. рис. 11, a, 12, a, 13, a) и особенно у *Corixidae* (см. рис. 10, a). У *Gelastocoridae* и *Ochteridae* лабрум с довольно длинным эпифарингеальным отростком (см. рис. 18, 19).

Клипеус, или наличник (*clypeus*), снаружи у наземных *Heteroptera*, разделен на две части: переднюю, антклипеус (*anteclypeus*) и заднюю, постклипеус (*postclypeus*). Задняя граница последнего выражена неясно или совсем не выражена. Антеклипеус по бокам отчетливо отделен глубокими клипео-лоральными швами (*suturæ clypeologales*), которые у общего предка непоморф, по-видимому, достигали передних «тенториальных» ямок. У большинства водных клопов эти швы отсутствуют. В надсемействе *Nepoidea* они явственные, но сильно укорочены вследствие полного или почти полного слияния проксимальной части постклипеуса с латерально расположенными склеритами (*logae*) (рис. 7). Антеклипеус обычно полностью слит с постклипеусом без каких-либо явственных швов. Однако у некоторых ископаемых водных клопов (*Clypostemma xuphiale* Y. Pop.) эти части разделены наличниковым швом (*sutura clypealis*). Внутренняя поверхность антклипеуса и верхней губы образует местами перепончатую крышу переднего отдела пищевого канала или цибариума, называемую эпифаринксом (*epipharynx*). Этот отдел пищевого канала за счет вертикального движения эпифарингеальной поверхности засасывает пищу, и поэтому его часто называют пищевым насосом. Этого термина мы будем придерживаться и в дальнейшем.

Максиллярные пластинки (*laminae maxillares*) расположены на дорзальной поверхности эпикраниума (см. рис. 8—17). Большая часть их погружена внутрь головы, от скелета которой они отходят на уровне

¹ Спунер выделил три типа строения верхней губы (Spooner, 1938): широкий крылообразный лабрум встречается из непоморф у *Naucoridae*, *Notonectidae* и *Corixidae*; длинный и узкий треугольный лабрум — у *Belostomatidae*, широкий крылообразный лабрум с длинным эпифарингеальным отростком у *Ochteridae* и *Gelastocoridae*. Однако такое деление морфологически не оправдано, тем более что между первыми двумя типами имеются переходные формы.

передних и задних «тенториальных» ямок. Пластинки эти отграничены от лоральных пластинок лоро-генальными швами и расположены латерально у переднего края наличника. У *Peromorpha* наружный склерит проксимально слит с генальной областью, имея лишь один более или менее ясно обозначенный шов — лоро-генальный, который различно развит у представителей разных семейств (см. рис. 7).

Лоральные или мандибулярные пластинки (loral plates, mandibular plates, paraclupeus, jugum) образованы выходящими на дорзальную поверхность так называемыми лоральными долями или лорой (lorae, laminae mandibulares), которые являются внутренними боковыми стенками пищевого насоса, образованными гипофаринксом. Лоральные пластинки хорошо развиты у всех семейств инфраотряда (рис. 8—17) и отделены от окружающих склеритов лоро-генальными (suturae lorogenales) и клипеолоральными (suturae clupeolarales) швами (см. рис. 7). С щечной областью лоральные пластинки граничат лишь вдоль дистальной части сильно укороченного лоро-генального шва, однако на большем протяжении они слиты со щеками.

Щеки (genae) и защечки (postgenae) сильно разрослись и полостью слились с окружающими их склеритами без каких-либо следов сочленения. Имеются лишь остатки уже рассмотренных выше лоро-генальных и проходящего снизу вдоль средней линии вентрального (по-видимому, гипостомального) (sutura ventralis) швов.

Постгенальный мост, или генопонт (genopons; pons postgenalis), образован, по нашему мнению, сросшимися вентральными краями постген (postgenae) и, по-видимому, также гипостомами (hypostomi), которые иногда разделены (особенно у нимф) продольными швами. С каудальной стороны эпикраниума вышеуказанные склериты принимают участие в замыкании затылочного отверстия (foramen occipitale). Снаружи генопонт обычно гладкий (см. рис. 9, б, 11, в), слабобугорчатый (см. рис. 10, б) или с сильно развитым бугром (см. рис. 14, б).

В гемиптерологической литературе эта область обычно именуется гулярной пластинкой, или гулей (gula); которая в основе является независимым склеритом шейной мембраны. Однако в данном случае, по-видимому, имеет место иной ход процесса укрепления вентральной части головы, а именно разрастание и смыкание медиовентральных краев головной капсулы. Сходной точки зрения придерживается Снодграсс (Snodgrass, 1960), который называет это образование у *Notonectidae* и *Nauscoridae* защечным мостом (postgenal bridge). Некоторые другие исследователи (Mac Gillivray, 1923; Spooner, 1938) также высказывали мнение, что затылочное отверстие у клопов замкнуто не настоящей гулярной пластинкой, а так называемым генопонтом (genopont). Сохранение у нимф некоторых форм гипостомальных швов (и, по-видимому, дистальных частей постокципитальных) заставляет предположить, что затылочное отверстие замкнуто не постгенальным, а гипостомальным (+ постокципитальным?) мостом. Для удобства мы условно обозначим этот склерит постокципитумом.

Лоб (frons) уменьшается в тех случаях, когда увеличивается размер темени, глаз и наличника. О размерах последнего можно судить лишь по положению передних «тенториальных» ямок, указывающих на заднюю границу наличника, так как лобно-наличниковый, или эпистомальный, шов у полужесткокрылых отсутствует.

Темя (vertex) у непоморф занимает самую верхнюю часть головной капсулы и, как правило, невелико. Величина его зависит от формы головы.

У настоящих полужесткокрылых полностью отсутствует система сильно хитинизированных и перпендикулярных к поверхности головной капсулы внутренних опорных балок, называемых тенториумом (tentorium),

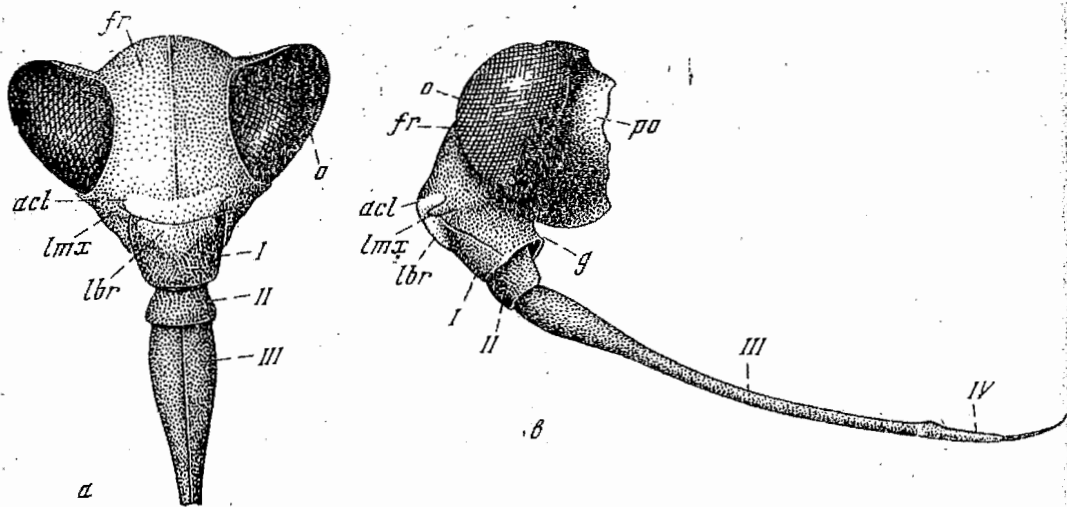


Рис. 8. Голова *Ochterus marginatus* Latr. (Ochteridae)

а — спереди; б — снизу; в — сбоку (ориг.)

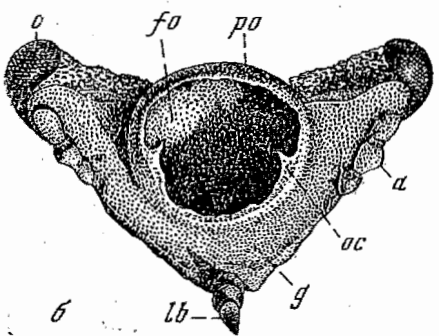
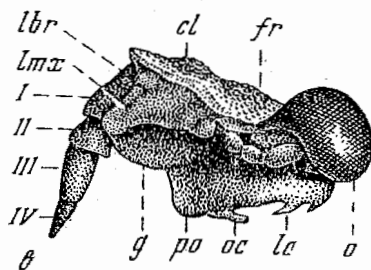
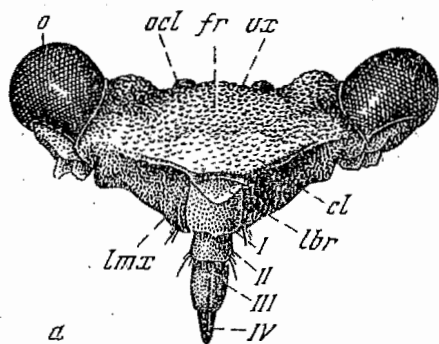
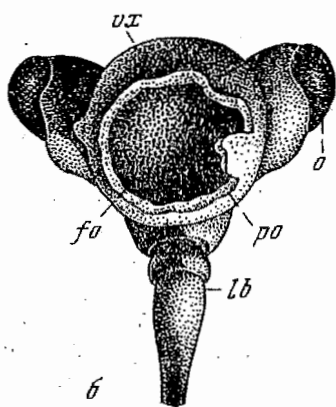


Рис. 9. Голова *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae)

а — спереди; б — снизу; в — сбоку (ориг.)

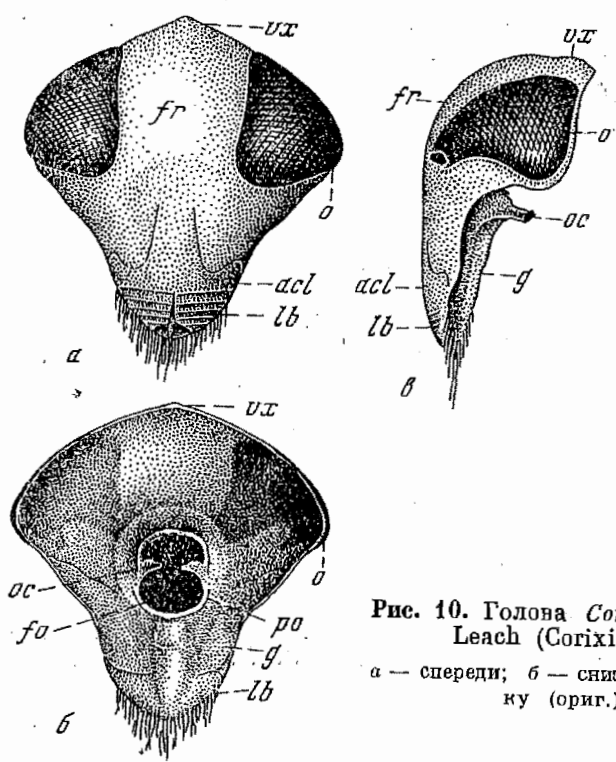


Рис. 10. Голова *Corixa affinis* Leach (Corixidae)
 а — спереди; б — снизу; с — сбоку (ориг.)

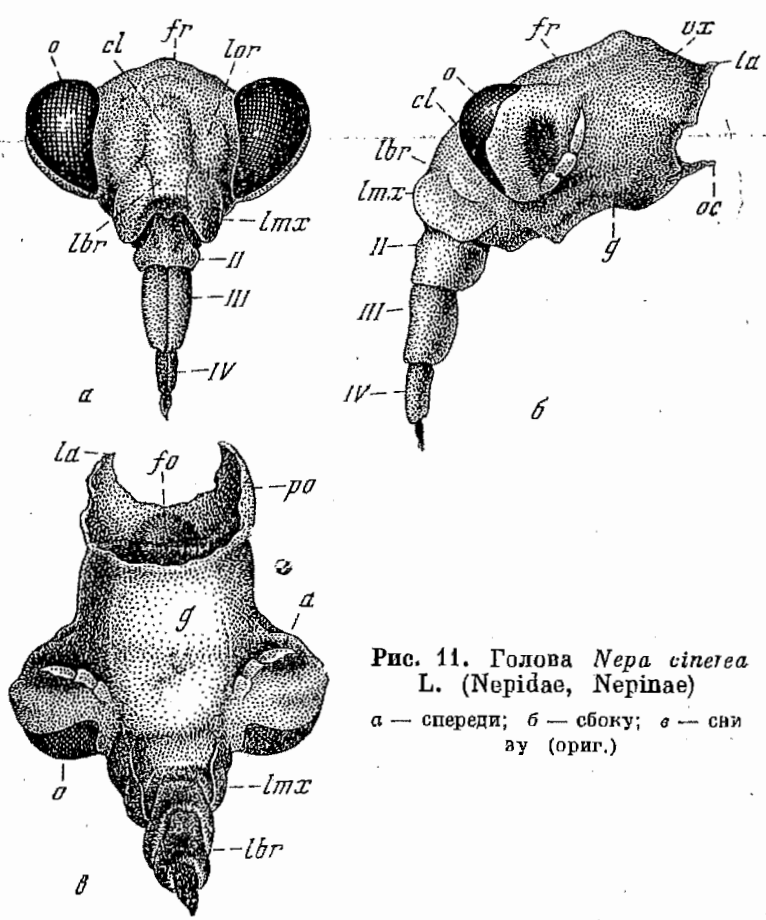


Рис. 11. Голова *Nepa cinerea* L. (Nepidae, Nepinae)
 а — спереди; б — сбоку; с — снизу (ориг.)

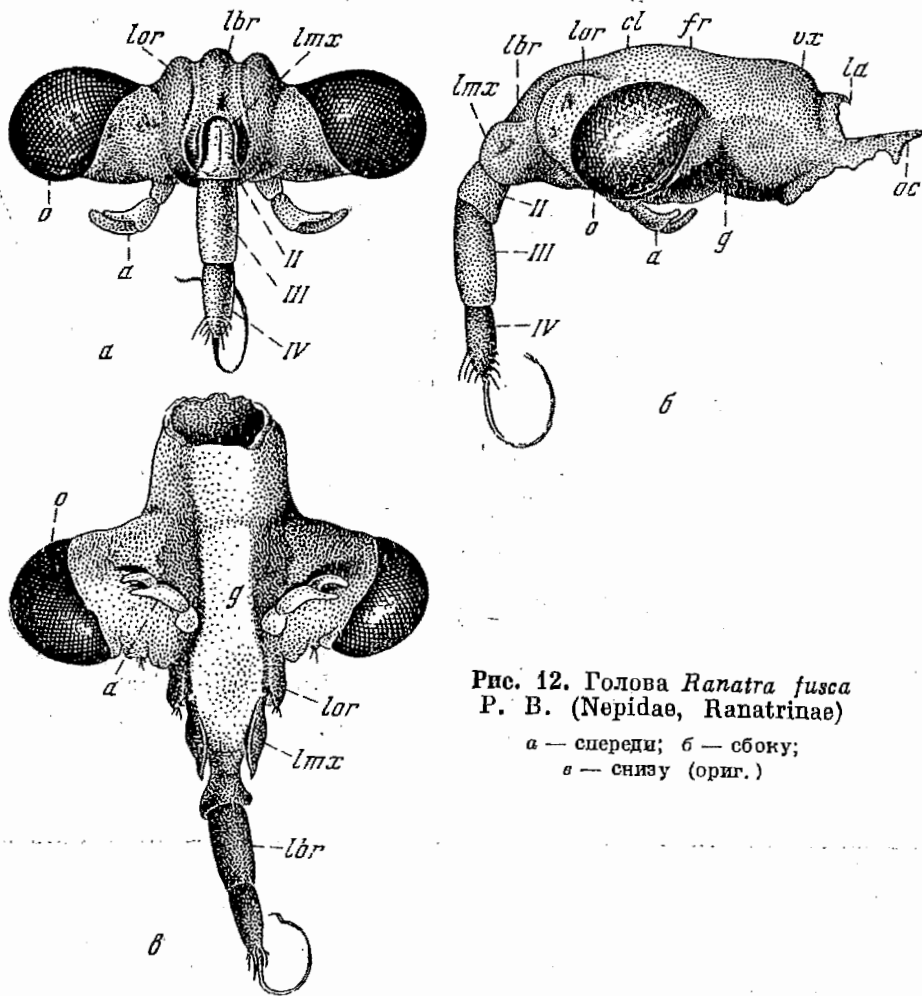


Рис. 12. Голова *Ranatra fusca*
P. В. (Nepidae, Ranatrinae)

a — спереди; б — сбоку;
a' — снизу (ориг.)

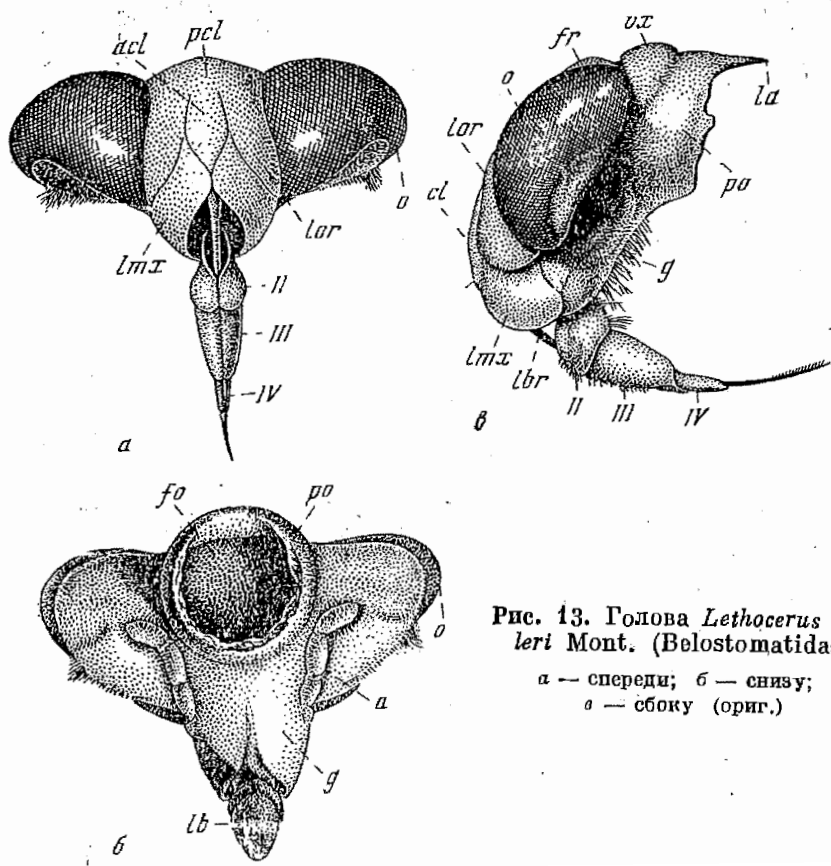


Рис. 13. Голова *Lethocerus uhleri*
Mont. (Belostomatidae)

a — спереди; б — снизу;
a' — сбоку (ориг.)

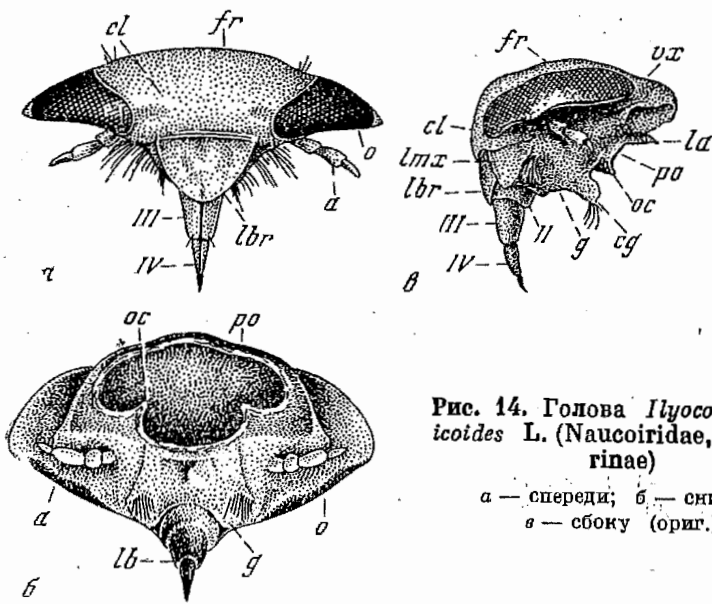


Рис. 14. Голова *Naucoris cimicoides* L. (Naucoridae, Naucorinae)

а — спереди; б — снизу;
в — сбоку (ориг.)

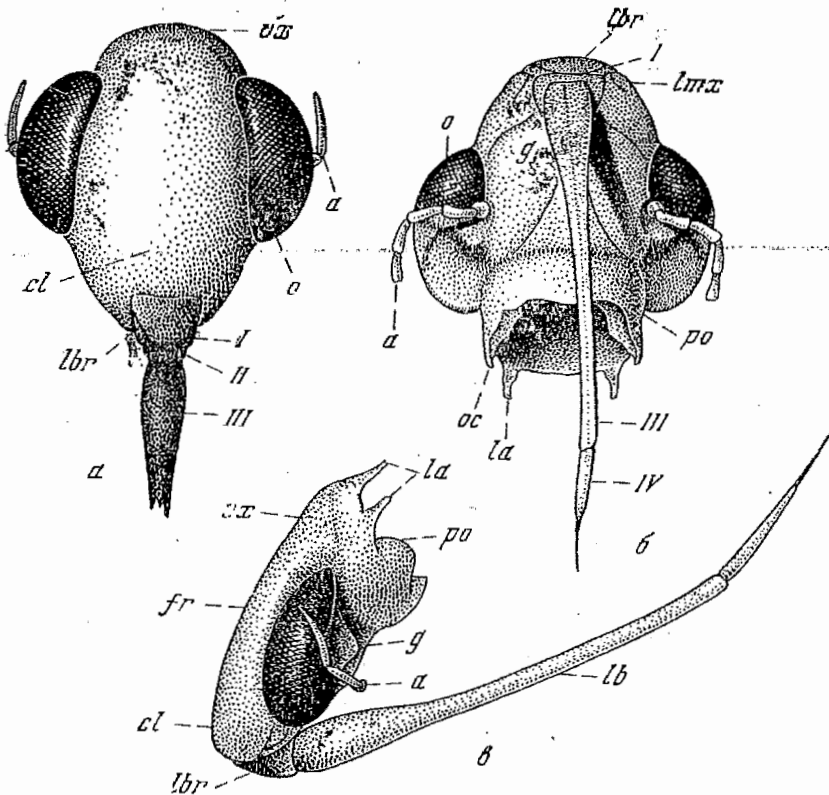


Рис. 15. Голова *Aphelocheirus aestivalis* F. (Naucoridae, Aphelocheirinae)

а — спереди; б — снизу; в — сбоку (ориг.)

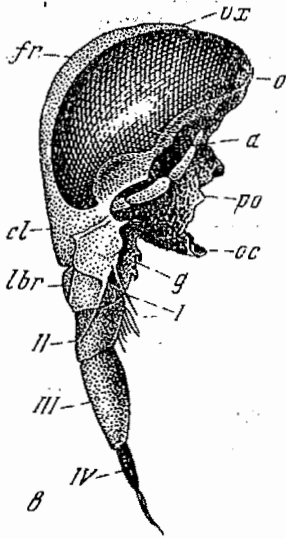
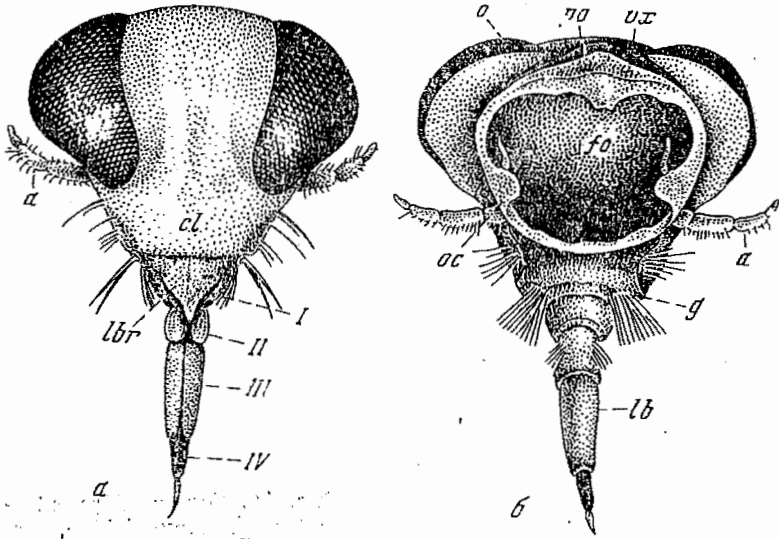


Рис. 16. Голова *Notonecta reuteri* Hung. (Notonectidae)

a — спереди; б — снизу;
в — сбоку (ориг.)

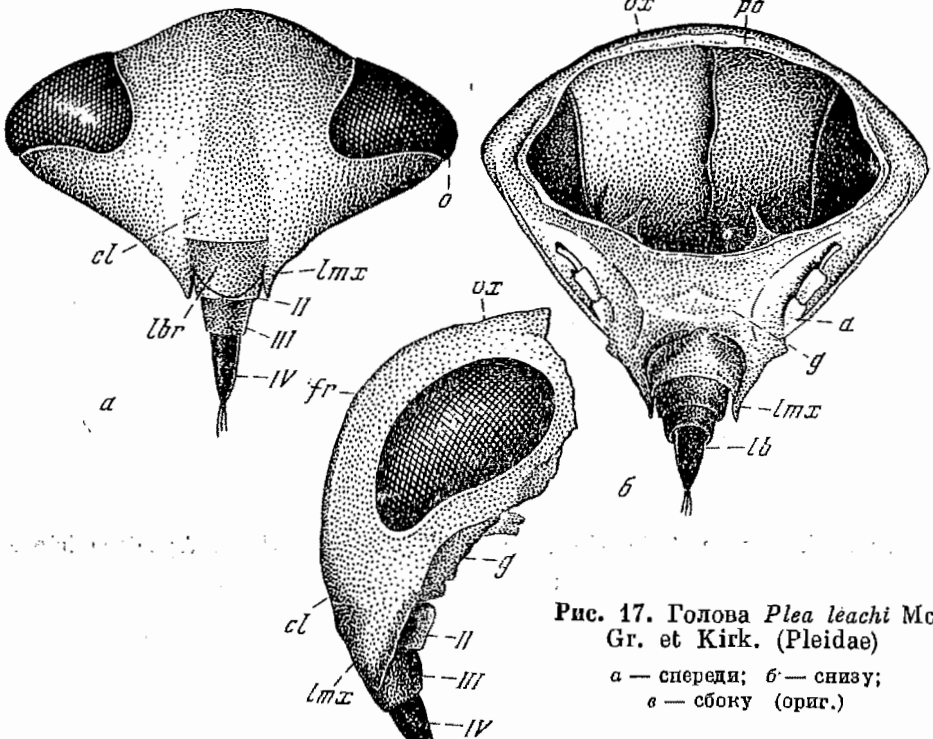


Рис. 17. Голова *Plea leachi* Mc Gr. et Kirk. (Pleidae)

a — спереди; б — снизу;
в — сбоку (ориг.)

столь характерных для равнокрылых (Homoptera), где они, кроме фиксации ротового аппарата при работе, служат местом прикрепления связанных с ними мышц. Для управления максиллярными стилетами в головной капсуле клопов имеются структуры, напоминающие тенториальные, в виде так называемых гипофарингеальных выростов или крыльев (см. рис. 3), к которым прикрепляются глоточные мышцы, а также максиллярные рычажки. Гипофарингеальные крылья (Hamilton, 1931; Butt, 1943; Guadri, 1951; Benwitz, 1956; Parsons, 1959, 1960, 1962, 1963, 1964, 1966; Matsuda, 1965) были обозначены в гемиптерологической литературе как «задние пластинки гипофаринкса» (Snodgrass, 1938), «склеротизованные пластинки печной аподемы» (Rawat, 1939), «максиллярные покрывки» (Sprague, 1956) и, наконец, как части тенториума (Eklblom, 1926; Беккер, 1929). Все эти опорные структуры наравне с тенториумом имеются и у равнокрылых (Homoptera). Поэтому соответствующие части эндоскелета головы клопов никак нельзя рассматривать в качестве рудиментов тенториума.

Причину утраты (если полужесткокрылых отводить непосредственно от равнокрылых) одной из основных опорных структур эпикраниума у Heteroptera, по-видимому, следует искать в переходе от фитофагии к зоофагии, где необходимость в необычайно мощном цибариумном насосе, имеющемся у цикад, а следовательно, и в тенториуме, отпадает. Фитофагия же у клопов, несомненно, явление вторичное, тем более что растительность часто носит характер фитоценофагии.

Специального внимания заслуживает строение очень характерной для большинства *Peromorpha* особой фильтрующей системы в переднем отделе пищевого канала (цибариуме), так называемых фарингеальных зубов, имеющей существенное значение для понимания исторического развития всей группы водных клопов в целом. Эта система в последнее время подробно изучена канадским морфологом Парсонс (Parsons, 1959, 1965, 1966 и т. д.).

Как известно, пищевой насос, или цибариум, представляет собой канал, который начинается от места расхождения мандибулярных и максиллярных стилетов и расположен в дорзо-медиальной части головной капсулы (рис. 18). Дорзальная поверхность насоса (крыша) является частично перепончатым эпифарингеальным образованием внутренней поверхности антеклипеуса, вентральная — хитинизированной дорзальной поверхностью гипофаринкса (Parsons, 1966). В расширенной средней части пищевого насоса на эпифарингеальной поверхности находится своеобразная система параллельных невысоких плоских ребрышек, объединенных в две так называемые поперечные пластинки у семейств Ochteridae (рис. 19, а, б), Gelastocoridae (рис. 20, а, б) и Naucoridae (рис. 21, а, б) или в непарную поперечную пластинку у Notonectidae (рис. 22) и Corixidae (рис. 23, 24, а, б). Эти ребрышки несут небольшие утолщения или возвышения, повторяющиеся через регулярные интервалы и создающие, таким образом, своеобразную исчерченность. Поэтому первоначально они были названы «полосатыми пластинками» (Parsons, 1959). У Ochteridae эти пластинки делятся на передний и задний отделы: передний отдел состоит из ребрышек с утолщениями, почти аналогичными таковым у семейства Gelastocoridae и создающими при этом полосы, направленные косо по отношению к продольной оси; в заднем отделе возвышения ребрышек более мелкие и частые, перпендикулярны таковым переднего отдела (см. рис. 20, б). Поперечные пластинки совместно с противостоящими выступами и волосками на гипофарингеальной поверхности пищевого насоса несут функции размельчения и фильтрации пищевых частиц. Иногда эти пластинки лишены ребрышек, создающих полосчатость, например в заднем отделе непарной поперечной пластинки Notonectidae (рис. 22). Функцию размельчения пищевых час-

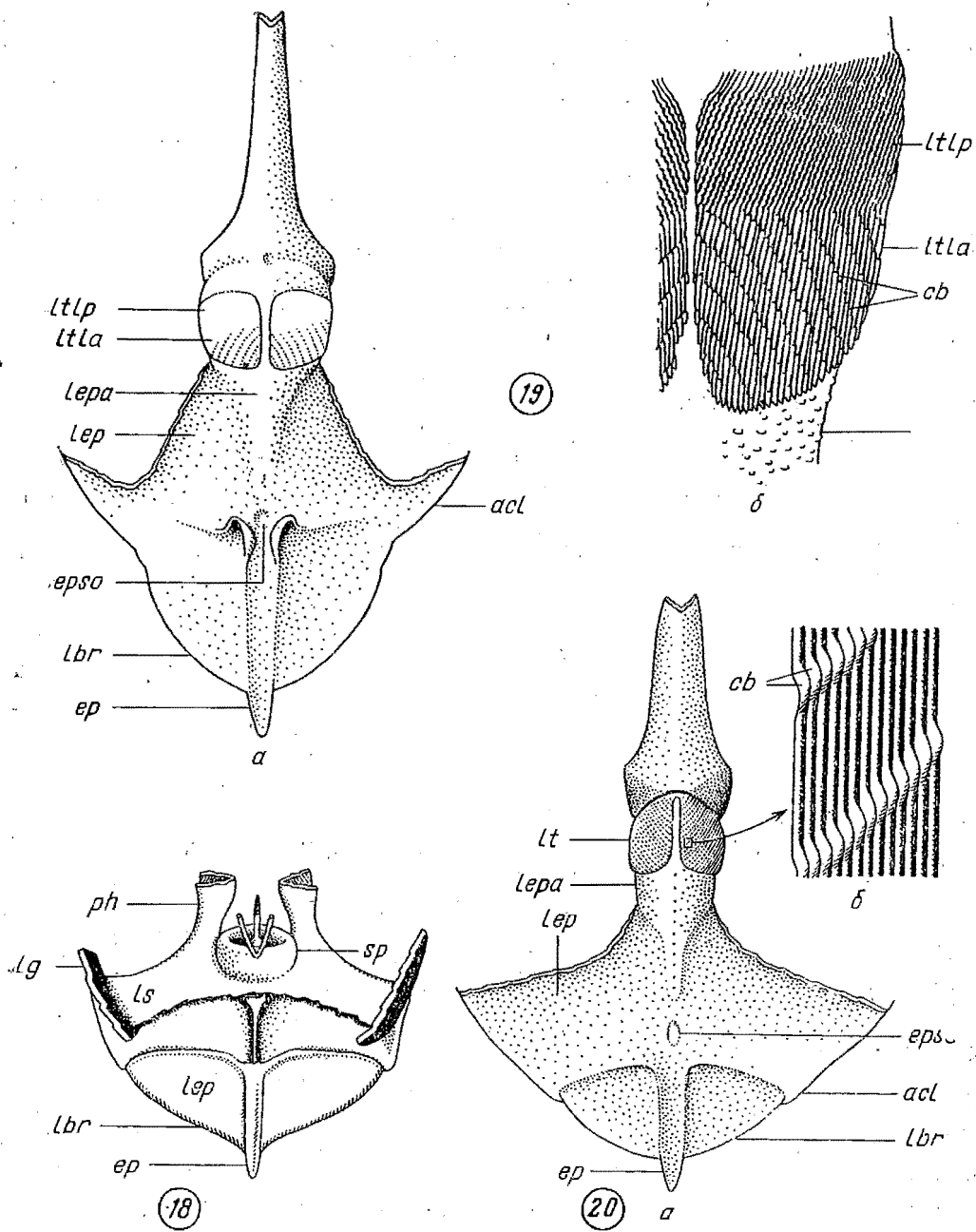


Рис. 18—20

18 — слюнной насос и эпифаринкс *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Парсонс, 1959);
 19 — эпифарингеальная поверхность глотки *Ochterus foeresteri* Korm. et De Carlo (Ochteridae): а — общий вид, б — по-

перечные пластинки (Парсонс, 1966 а)
 20 — эпифарингеальная поверхность глотки *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae): а — общий вид, б — поперечные пластинки (Парсонс, 1966а)

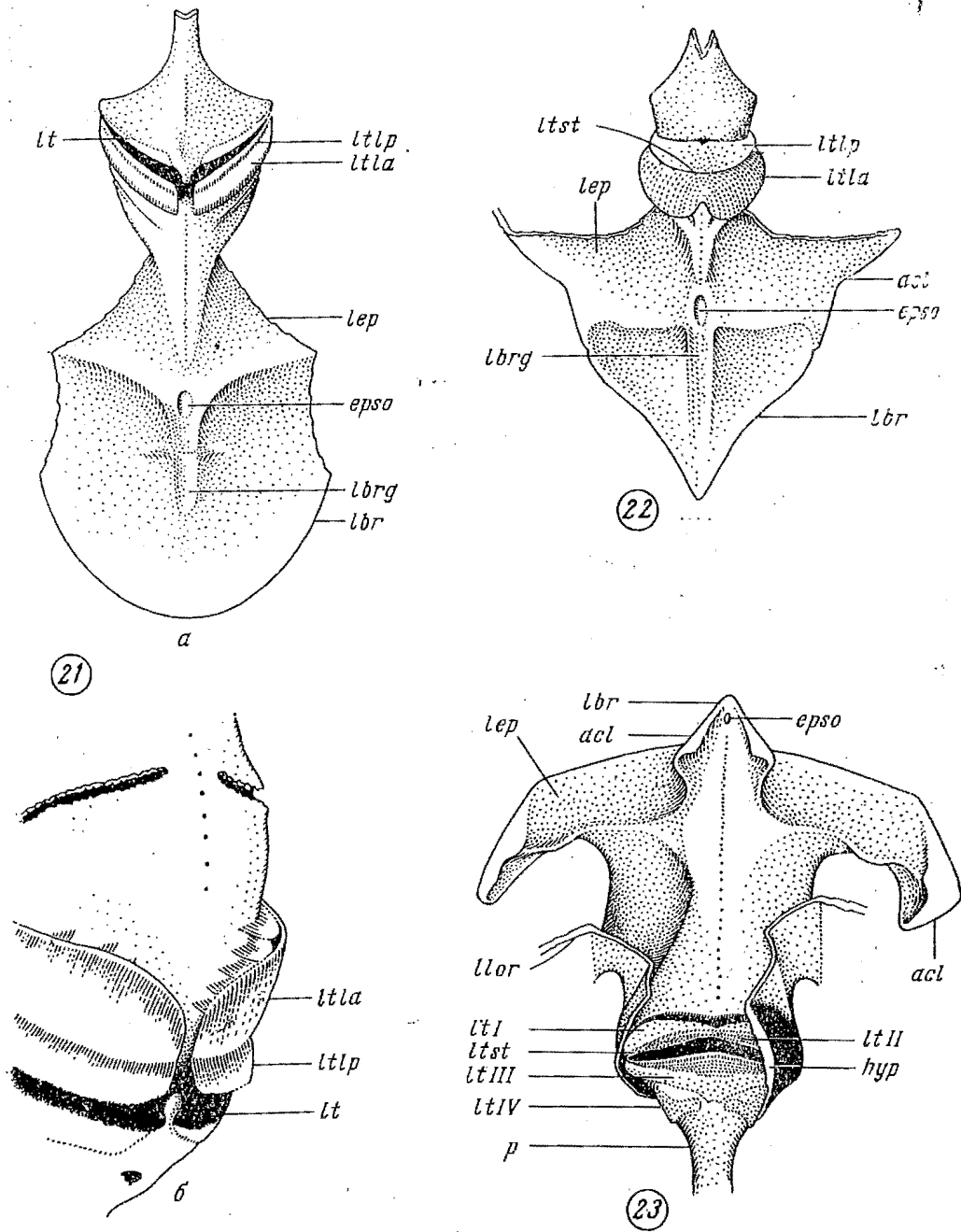


Рис. 21—23

21 — эпифарингеальная поверхность глотки *Ambrysus magniceps* La Riv. (Nausicoridae); а — общий вид, б — поперечные пластинки (Парсонс, 1966б);
 22 — эпифарингеальная поверхность глотки

Notonecta undulata say (Notonectidae) (Парсонс, 1966а)

23 — эпифарингеальная поверхность глотки *Hesperocorixa interrupta* Say (Corixidae) (Парсонс; 1966а)

тиц в основном несут в этом случае выросты и утолщения эпифаринкса, а гипофарингеальная поверхность снабжена только волосками и участвует лишь в фильтрации. У *Nauscoridae* этот фильтрующий аппарат устроен несколько сложнее и состоит из пары поперечных пластинок, снабженных многочисленными продольными рядами зубцов, с обособленными передним и задним отделами (см. рис. 21, б). Фильтрующая функция поперечных пластинок у плавтов экспериментально изучена М. Парсонс (Parsons, 1966).

Совершенно особым образом устроен фильтрующий аппарат у гребляков (*Corixidae*). Наибольшей сложности достигают здесь поперечные пластинки, исследовавшиеся целым рядом авторов. Так же как и у вышеупомянутых семейств (кроме *Gelastocoridae*), непарная поперечная пластинка делится на передний и задний отделы, каждый из которых, в свою очередь, расчленен на две зоны (см. рис. 23). Сильное развитие и сложность фильтрационного аппарата гребляков обусловлены прежде всего особым для водных клопов типом питания — фитофагией (точнее — детрито- и альгофагией), требующим интенсивного измельчения и фильтрации пищевого субстрата. Основное размельчение пищи осуществляется в двух

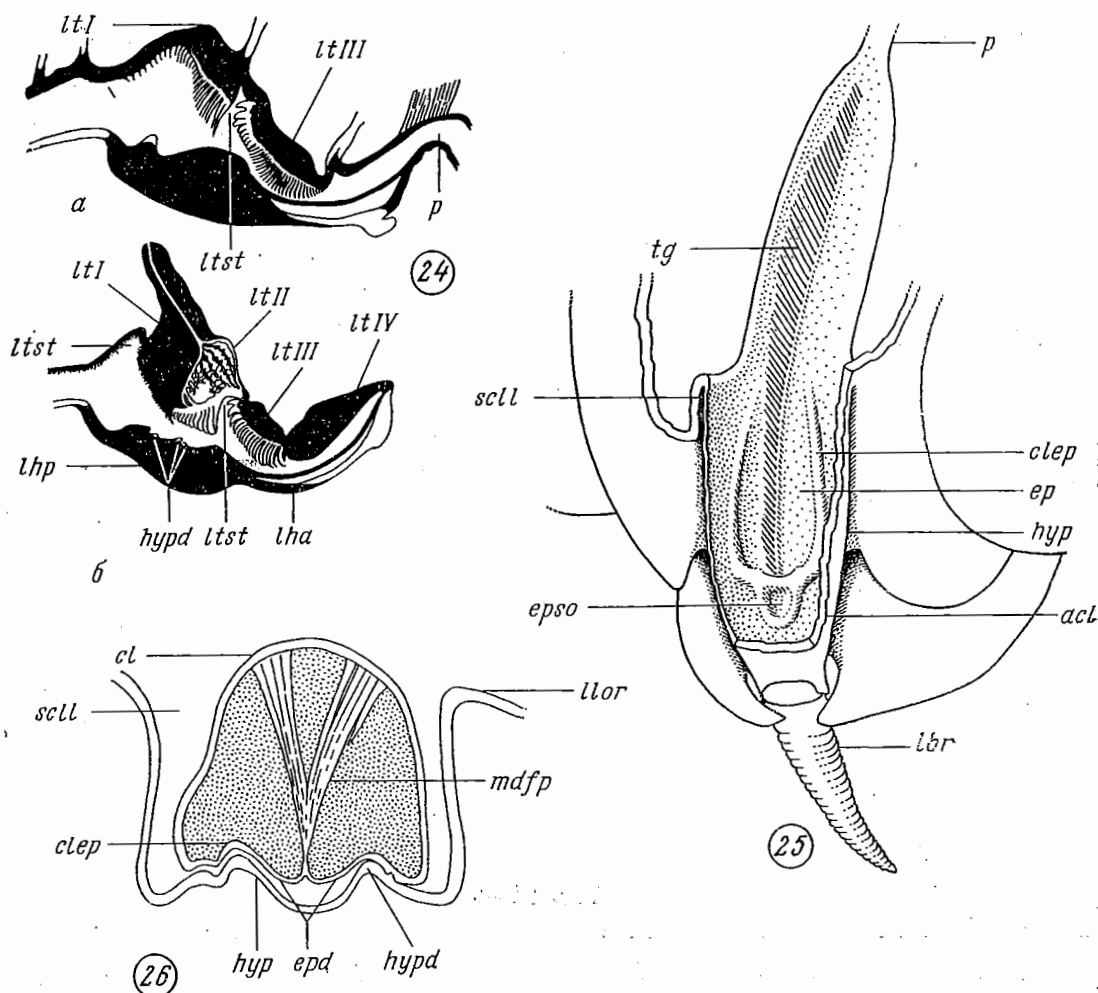


Рис. 24—26

24 — продольный разрез глотки *Hesperocorixa vulgaris* Hung. (*Corixidae*): а — на пятой нимфальной стадии, б — имаго (Парсонс, 1966а);

25 — эпифарингеальная поверхность глотки

Lethocerus griseus Say (*Belostomatidae*) (Парсонс, 1966а);

26 — поперечный разрез глотки *Ranatra fusca* P. V. (*Nepidae*) на пятой нимфальной стадии (Парсонс, 1966а)

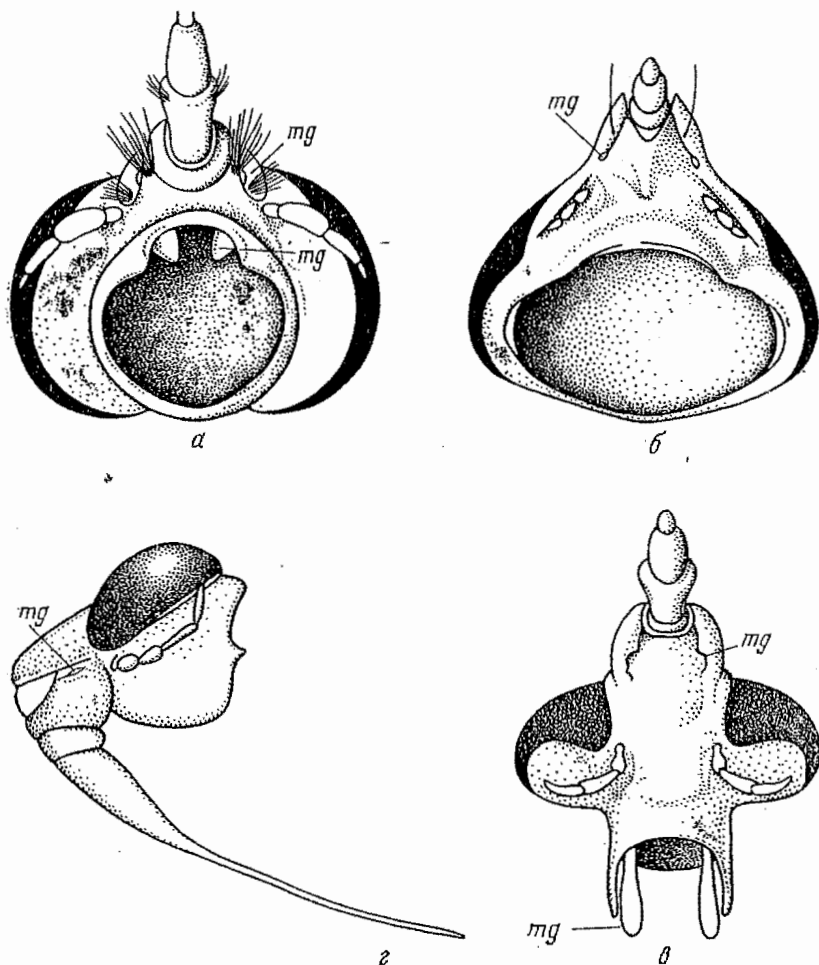


Рис. 27. Максиллярные железы Nepomorpha

а — *Notonecta glauca* L. (Notonectidae);
 б — *Plea minutissima* L. Mc Gr. et Kirk.;

г — *Ochterus marginatus* L. (Ochterida
 (Пучкова, 1965)

в — *Nepa cinerea* L. (Nepidae);

первых зонах, а в третьей зоне происходит фильтрация. Поперечная складка, так же как у Notonectidae и Naucoridae, снабжена с внутренней стороны длинными фильтрующими волосками.

У Nepidae и Belostomatidae фильтрационный аппарат развит слабо. Он представлен двумя рядами продольных выступов на эпифаринксе, расположенных латерально от средней линии и двумя аналогичными образованиями на гипофарингеальной стороне. Выступы эпифаринкса несут ряд маленьких склеротизованных щетинкоподобных выростов, которые у Belostomatidae изогнуты дорзо-латерально (рис. 25). У *Ranatra* (Nepidae) склеротизованные выросты на эпифарингеальной стороне (рис. 26) чрезвычайно маленькие, направлены вертикально вниз и напоминают таковые у Saldidae. В то же время у *Nepa* соответствующая область гладкая и, по-видимому, лишена каких-либо выростов.

Максиллярные железы Notonectidae, Naucoridae, Pleidae, Corixidae и Belostomatidae локализованы в основном у основания хоботка (рис. 27, а—г). У Nepidae они частично (рис. 27, в) или целиком заходят в переднегрудной отдел. Вокруг выводной поры имеются волоски, особенно развитые у Notonectidae и Pleidae. У Corixidae и Naucoridae эти волоски развиты слабо. Относительно функции этих желез единого мнения пока не существует.

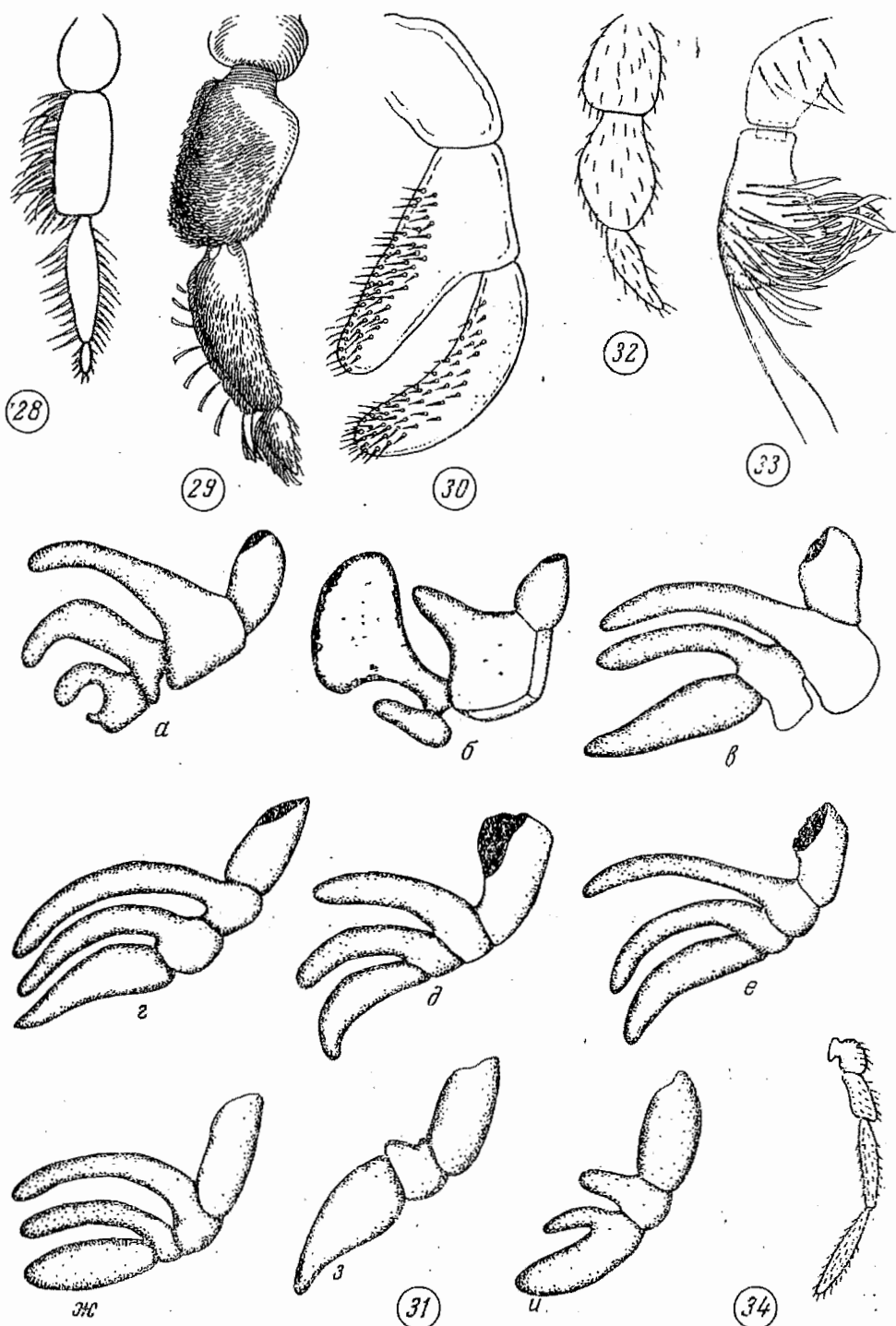


Рис. 28—34.

28 — антенны *Naucoris cimicoides* L. (Naucoridae) (Кириченко, 1951);
 29 — антенны *Notonecta glauca* L. (Notonectidae) (Вебер, 1930);
 30 — антенны *Nepa cinerea* L. (Nepidae) (Пуассон, 1951);
 31 — антенны Belostomatidae: а — *Lethocerus* sp., б — *Horvathinia* sp., в — *Limnogeiton* sp., г — *Hydrocyrius* sp., д — *Dip-*

onychus sp., е — *Belostoma* sp.; ж. з; и — *Abedus* sp. (Лаук, Менке, 1961);
 32 — антенны *Pleaminutissima* L. (Pleidae) (Пуассон, 1951);
 33 — антенны *Helotrephes bouweieri* Kirk. (Helotrepidae) (Есаки, Чайна, 1928);
 34 — антенны *Ochterus marginatus* Latr. (Ochteridae) (Пуассон, 1957)

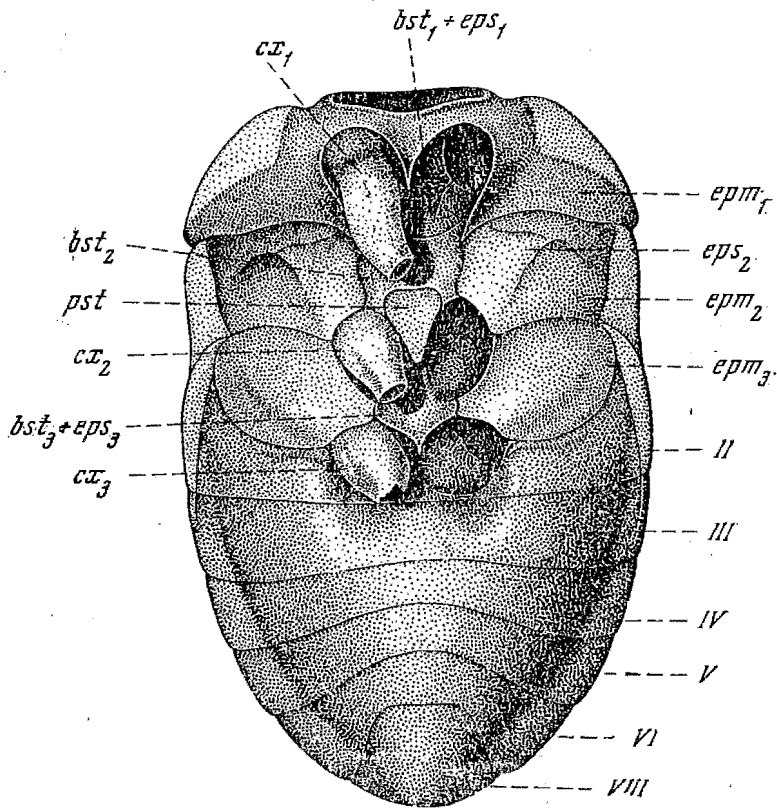


Рис. 35. Вентральная сторона тела *Ochterus marginatus* Latr. (Ochteridae) (ориг.)

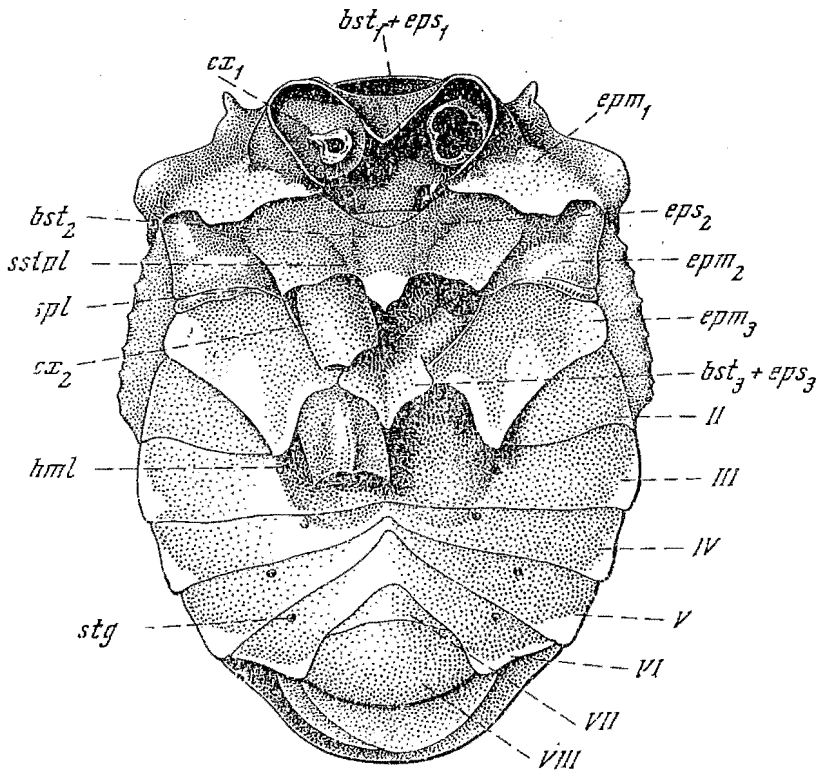


Рис. 36. Вентральная сторона тела *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae) (ориг.)

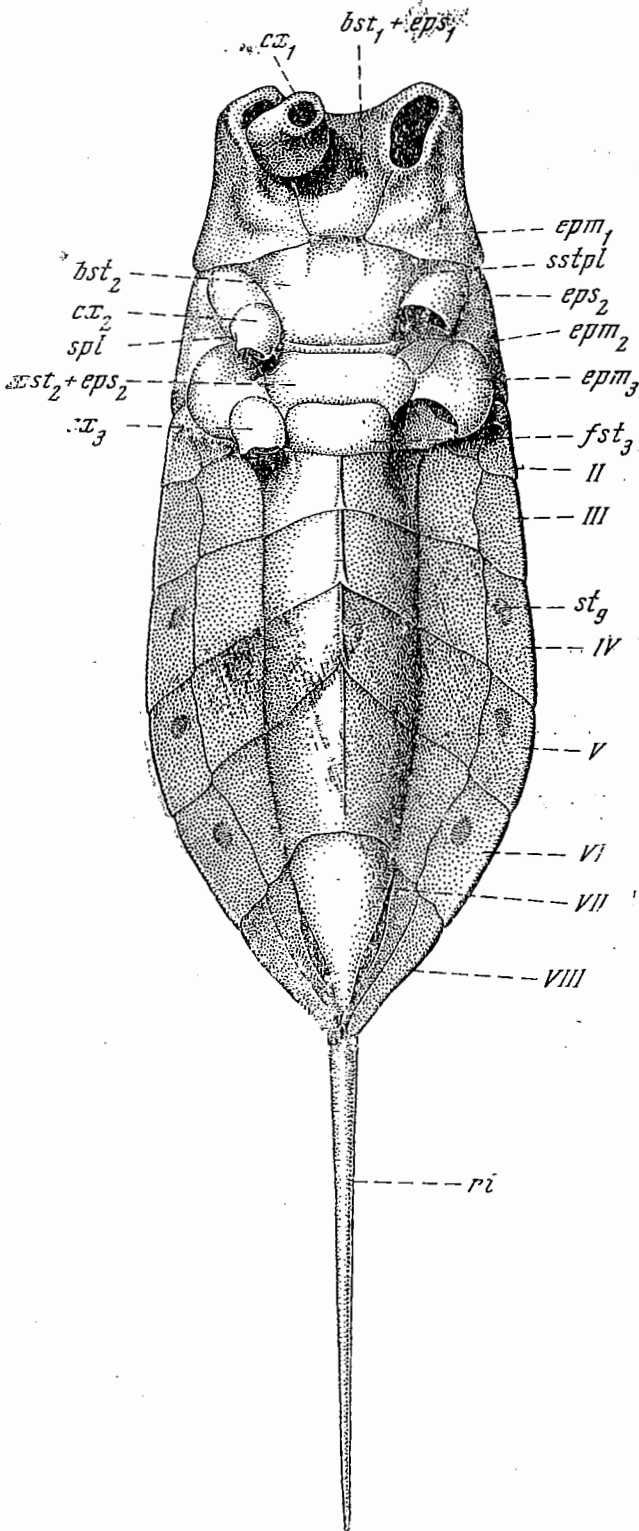


Рис. 37. Вентральная сторона тела *Nepa cinerea* L. (Nepidae, Nepinae) (ориг.)

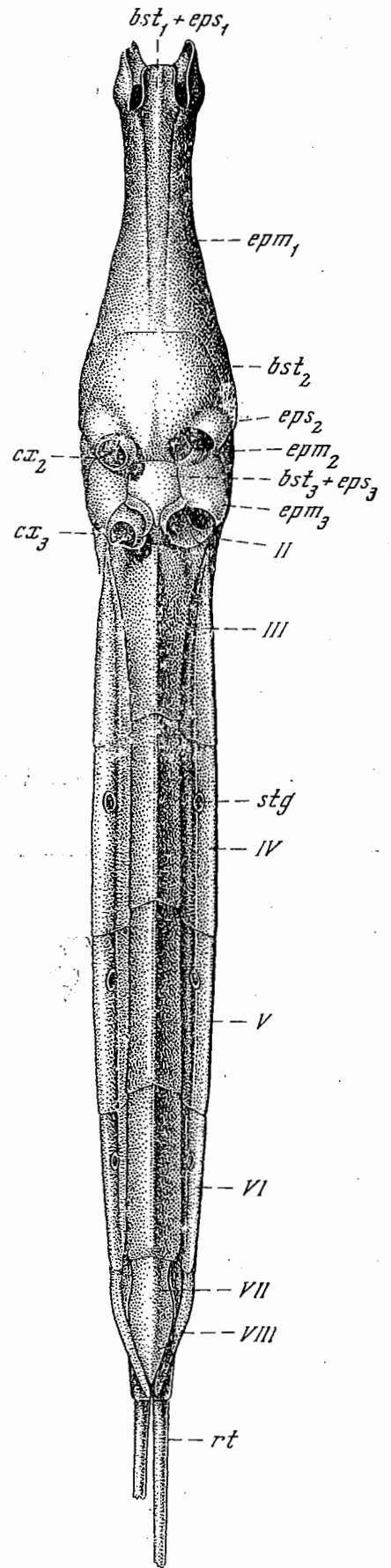


Рис. 38. Вентральная сторона тела *Ranatra fusca* P. B. (Nepidae, Ranatrinae) (ориг.)

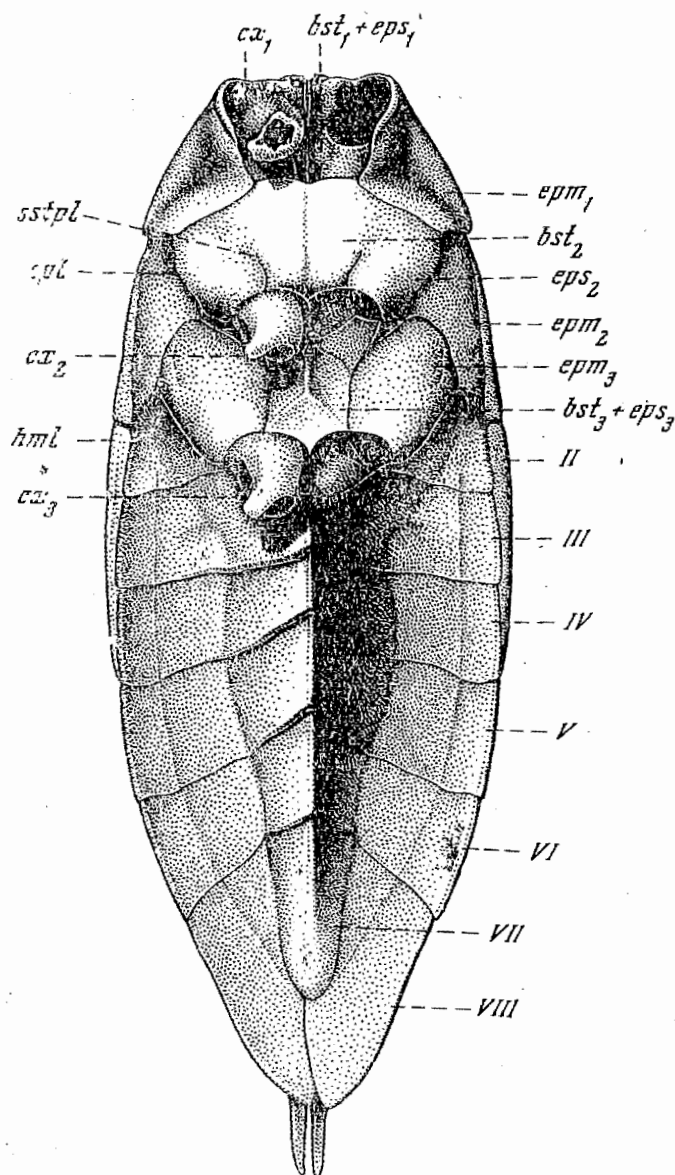


Рис. 39. Вентральная сторона тела *Lethocerus uhleri* Mont. (Belostomatidae) (ориг.).

По мнению Пуассона, секрет их, распыленный вблизи жертвы, либо парализует ее, либо отпугивает хищников (Poisson, 1958, Benwitz, 1956). Канна считает, что секрет максиллярных желез служит только смазкой для стилетов хоботка (Khanna, 1964). Экскретная функция этих желез предполагалась М. Борда (Bordac, 1905), Э. Г. Беккером (1929) и Л. В. Пучковой (1965).

Антенны (antennae) у непоморф, как правило, сильно укорочены, короче головы, и в покое спрятаны на нижней стороне тела в особые углубления, так что при рассмотривании сверху вниз почти не заметны. По-видимому, это связано с водным или литоральным образом жизни. Обычно они состоят из трех или четырех члеников и прикреплены, как правило, под глазами. Форма и волосистой покров антенны сильно различаются в разных семействах. У Corixidae и Naucoridae антенны четырехчлениковые, более или менее цилиндрические, второй и третий членики почти голые. У плавтов эти членики покрыты длинными волосками (рис. 28). У Notonectidae антенны или четырехчлениковые — *Notonecta*,

Enithares, *Martarega* — (тогда все членики почти цилиндрические, рис. 29) или трехчлениковые (*Anisorinae*). В этом случае последний членик, как правило, уплощен и вытянут. У *Nepidae* усики трехчлениковые, довольно своеобразной формы, почти голые (рис. 30). Очень разнообразны антенны у представителей семейства *Belostomatidae* (Lauck, Menke, 1961). Здесь мы находим как трехчлениковые (рис. 31, *з—u*), так и четырехчлениковые антенны (рис. 31, *а—ж*). В данном случае возможно проследить пути изменения от наиболее простой линейной антенны, например у *Belostoma* и *Abedus* (рис. 31, *з—u*), до весьма необычного ее строения, например, у *Lethocerus* или у *Horvathinia* и *Limnogeton* (рис. 31, *а—в*). У *Pleidae* антенны всегда трехчлениковые, цилиндрической формы (рис. 32), в то время как у родственного ему семейства *Helotrephidae* антенны двух- (рис. 33) или даже одночлениковые (*Idiocerinae*). Некоторые *Naucoridae* (*Aphelocheirinae*, *Potamosorinae*) и *Ochteridae* имеют наиболее длинные среди неморф четырехчлениковые антенны, которые лишь немного короче головы (рис. 34)

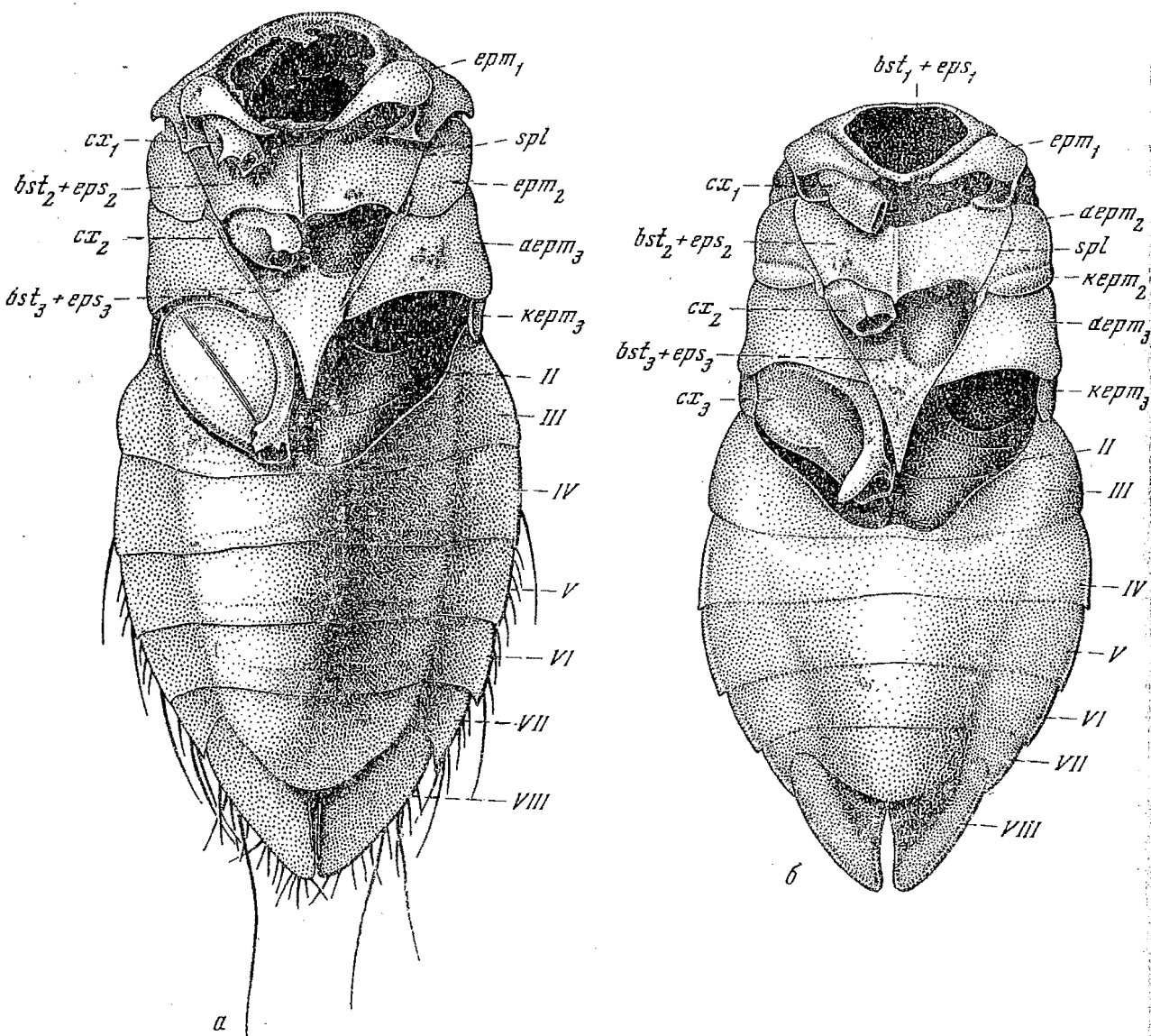


Рис. 40. Вентральная сторона тела *Diaprepocoris zealandiae* Hale
 а — самка; б — самец (*Corixidae*, *Diaprepocorinae*) (ориг.)

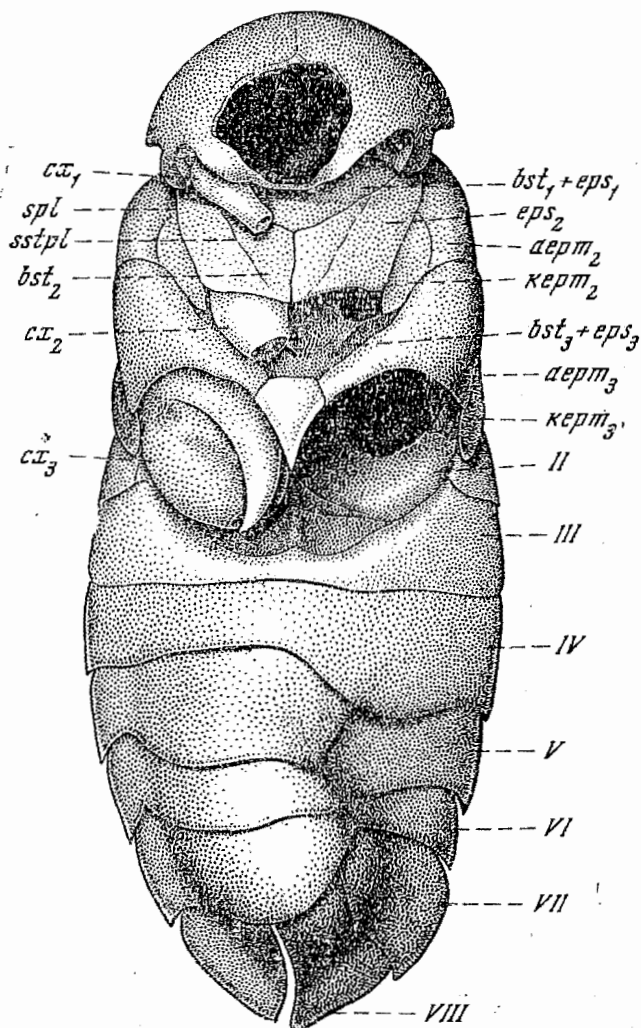


Рис. 41. Вентральная сторона тела *Corixa affinis* Leach, самец (Corixidae, Corixinae) (ориг.)

и не скрыты в бороздках. У плавцов они даже загибаются на дорзальную сторону головы (см. рис. 15).

Грудь (thorax) у водных настоящих полужесткокрылых обычно представляет собой компактное образование, с более или менее цельными сегментами. Плевриты большей частью выражены (рис. 35—45).

Переднегрудь (prothorax) более или менее подвижная, иногда частично (Pleidae, Helotrephidae, Scaphocoridae) или полностью (подсемейство Idiosorinae в семействе Helotrephidae) слита с головой, хорошо видна сверху в виде довольно крупной переднеспинки. У Nepidae и Belostomatidae переднеспинка разделена поперечным вдавлением на переднюю и заднюю доли, причем у водяных скорпионов она сильно скульптурована, а в других семействах гладкая или пунктированная (у Pleidae).

Боковые края переднеспинки обычно сильно завернуты на вентральную сторону и часто слиты с плевритами груди. Лишь у клопов семейств Belostomatidae и Notonectidae нотоплевральные швы более или менее обозначены (см. рис. 39, 45). В семействе Naucoridae и особенно Nepidae имеет место слияние переднеспинки с вентральными склеритами. Так, у Nepinae эимеры и эпистерны не имеют нотоплевральных швов и целиком срослись с боковыми краями переднеспинки (см. рис. 37). У Raptarinae еще имеются остатки эимер у основания сильно сдвинутых

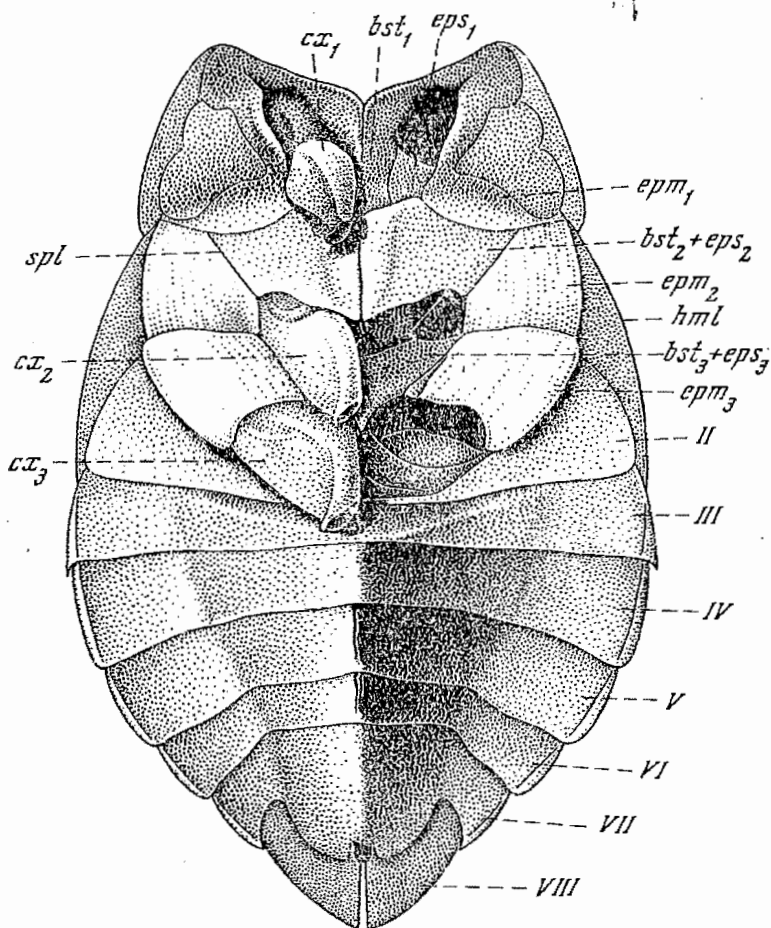


Рис. 42. Вентральная сторона тела *Glycoris cimicoides* L. (Naucoridae, Naucorinae) (ориг.)

вперед тазиков (см. рис. 38). У гребляков (Corixidae) бока передне-спинки выражены в виде небольших языковидных лопастей, базистернит скрыт (см. рис. 40, 41). Тазиковые впадины у водных клопов, как правило, замкнутые.

Среднегрудь (mesothorax) у водных клопов более однообразного строения. Характерной особенностью является тесное слияние стеральной области и плевритов, часто разделенных плевростеральным швом, занимающим различное положение, но всегда продольным. В этом отношении исключение составляют плезиоморфные Ochteridae (см. рис. 39) и специализированные Pleidae (см. рис. 44), у которых базистернит представлен отдельным склеритом. В семействе Notonectidae (см. рис. 45) эта борозда проходит вертикально и занимает лишь часть уже слитого в единый склерит базистерна и эпистерна (преэпистерн по Матсуда — Matsuda, 1962). У большинства представителей Corixidae, например у *Hesperocorixa* (Matsuda, 1962) и *Corixa* плевростеральный шов развит (см. рис. 41): особенно явственный, глубокий и полный он у *Sigara*. Во всех остальных семействах базистерн и эпистерн полностью слиты без каких-либо следов швов. Базистерн обычно вдоль средней линии более или менее вогнут. Лишь у Nepidae этот склерит в связи с сильно расставленными тазиками довольно выпуклый. Таким образом, расчленение стерно-плевральной области у водной группы полужесткокрылых утеряно в результате почти полного слияния отдельных склеритов. Помимо рассмотренного слияния эпистеральной области, у современных водных кло-

пов (кроме Nepidae) происходило также разрастание ее задней части с образованием так называемой супракоксальной доли (Matsuda, 1962), полностью прикрывающей основание тазиков. У Notonectidae, Naucoridae, Belostomatidae, Pleidae эта область развита хорошо, у Corixidae — слабее, у Helotrephidae представлена в виде узкой поперечной полосы. Эпимеральная область также развита, но в основном кзади и латерально. Она всегда отделена от эпистеральной области глубоким швом, идущим от места сочленения среднего тазика до основания крыла. Мы обозначаем этот шов как плевральный. С внутренней стороны этому шву соответствует гребень, или колумелла. Наиболее латеральное положение эта область занимает у Notonectidae, причем эпимер сдвинут слегка на дорзальную сторону таким образом, что его внутренняя часть (анэпимер) снизу не видна (см. рис. 45). У большинства Corixidae (кроме южноамериканской *Tenagobia*) этот склерит слабее развит и менее сдвинут.

Расчленение его на ан- и катэпимеры имеется лишь у некоторых форм. Наиболее явно это расчленение у ориентальной *Xenocorixa* и частично у примитивного австралийского рода *Diaprepocoris* (см. рис. 40). У Naucoridae и Belostomatidae в связи с необычно сильно развитой эпистеральной областью и сильным дорзо-вентральным уплощением груди эпимеры очень малы. У некоторых водных клопов (Helotrephidae, Pleidae), а также литоральных форм (Ochteridae, Gelastocoridae) хорошо развит срединный выступ заднего края базистернита (mesoxiphus) (см. рис. 35, 36, 44), который только намечен у представителей семейств Belostomatidae, Corixidae и большинства Naucoridae (см. рис. 39, 40, 41, 43) и совсем отсутствует у водных скорпионов и некоторых

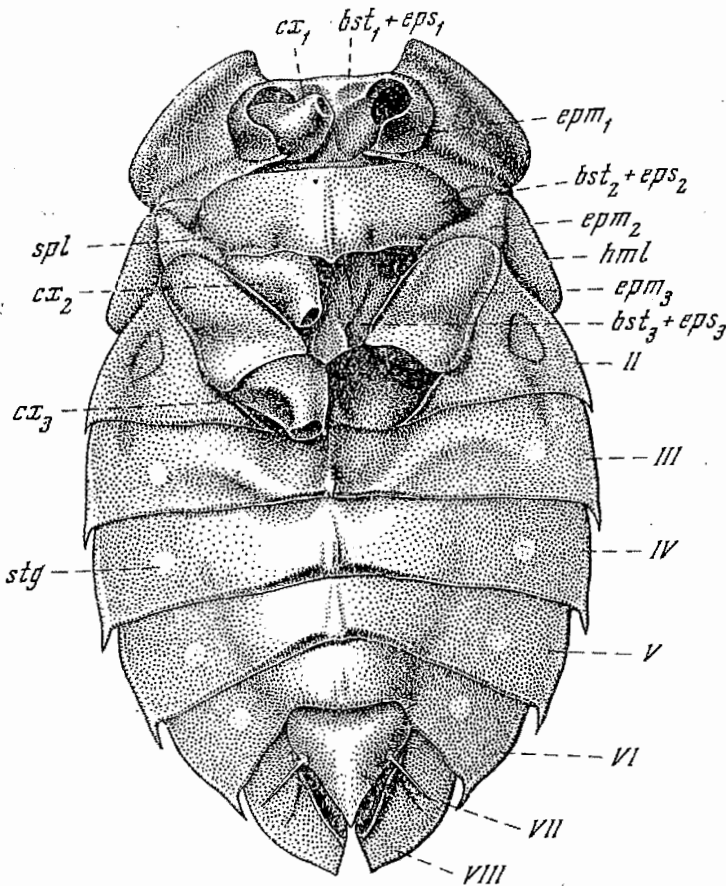


Рис. 43. Вентральная сторона тела *Aphelocheirus aestivalis* F. (Naucoridae, Aphelocheirinae) (ориг.)

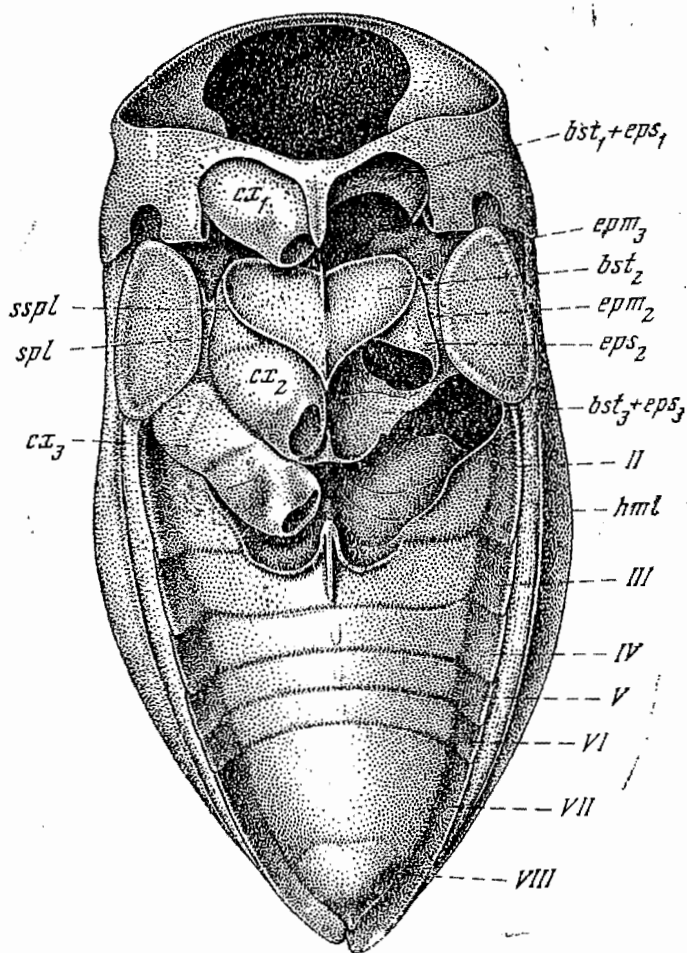


Рис. 44. Вентральная сторона тела *Plea bachi* McG. et Kirk (Pleidae) (ориг.)

гладышей (см. рис. 37, 38). Катэпимер (внешний эпимер по Мацуда — Matsuda, 1962) несет в заднебоковом углу шишкообразный вырост, который удерживает (прижимает) надкрылья в состоянии покоя. Трохантин часто хорошо развит, но, как правило, частично скрыт эпистернитом. Он имеется у Notonectidae и у большинства Corixidae (кроме *Tenagobia*), отсутствует у Helotrephidae и Pleidae.

Особое положение по строению вентральной стороны груди занимают водные скорпионы (Nepidae), которые сохранили расставленные тазики и связанное с этим положение склеритов. Базистерн у них полностью без каких-либо следов швов слит с нерасчлененной (?) эпистернальной областью. Эпимер также представлен единым склеритом (см. рис. 37, 38).

Заднегрудь (metathorax) по строению вентральной стороны в общем сходна со среднегрудью. Разделение стерноплевральным швом базистерна и эпистерна у большинства водных клопов отсутствует. Эпистерн имеет постоянное разделение на очень маленький анэпистерн, который часто не виден сверху, и большой сильно развитый катэпистерн, прикрывающий основание задних тазиков. Слитый с проэпистерном базистернит наиболее хорошо развит у Nepidae, Velostomatidae и Notonectidae (см. рис. 37, 38, 39, 45). У последних имеется хорошо развитый срединный вырост заднего края базистернита (метаксифус). У Corixidae, Nauscoridae и литоральных клопов (см. рис. 35, 36, 40—43) базистернит занимает значительно меньше места, метаксифус часто сильно развит (кроме предста-

вителей рода *Tenagobia*). И, наконец, у *Nepidae* (рис. 37, 38) базистернит представлен в виде выпуклой поперечной пластинки со слитыми про- и анбазистерном, разделенными лишь глубоким продольным вдавлением. Наиболее сильно развиты эпимеры заднегруди в семействе *Pleidae* (см. рис. 44) и у некоторых *Helotrephidae*, где нерасчлененный эпимеральный склерит занимает значительную часть вентральной поверхности груди, целиком прикрывая анэпистерны и частично катэпимер среднегруди. Особенностью плевральной области заднегруди водных полужесткокрылых является латеральное приращение проэпистерна к сильно разросшемуся катэпистерну, а не к анэпистерну, как это бывает обычно.

Сильно развитая катэпистернальная область у *Neromorpha* обычно спереди полностью или частично прикрывает анэпимер и задний край основания задних тазиков. Она обычно фиксирует положение тазиков при гребных движениях задних ног. У водных скорпионов (*Nepidae*) задние тазики сильно расставлены, так как у них ноги приспособлены в основном для хождения, а не для плавания. Эпимеральная область у всех *Neromorpha* развита слабо. У одних форм эпимеры полностью при-

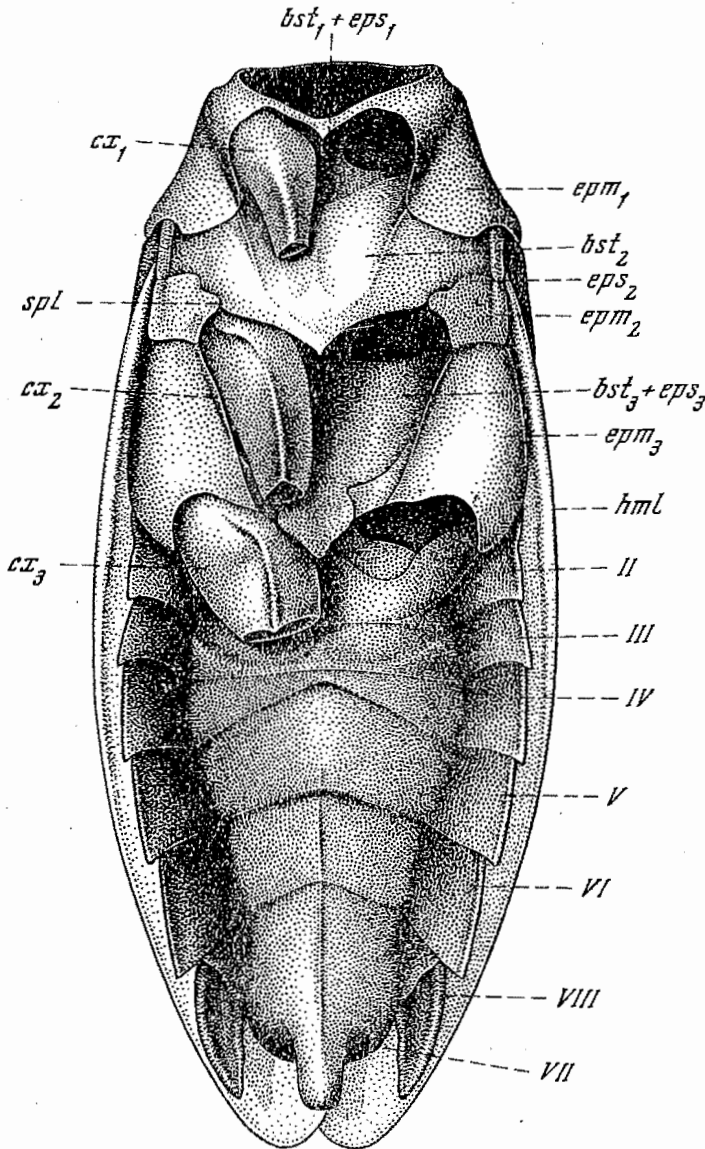


Рис. 45. Вентральная сторона тела *Notonecta reuteri* Hung. (*Notonectidae*) (ориг.)

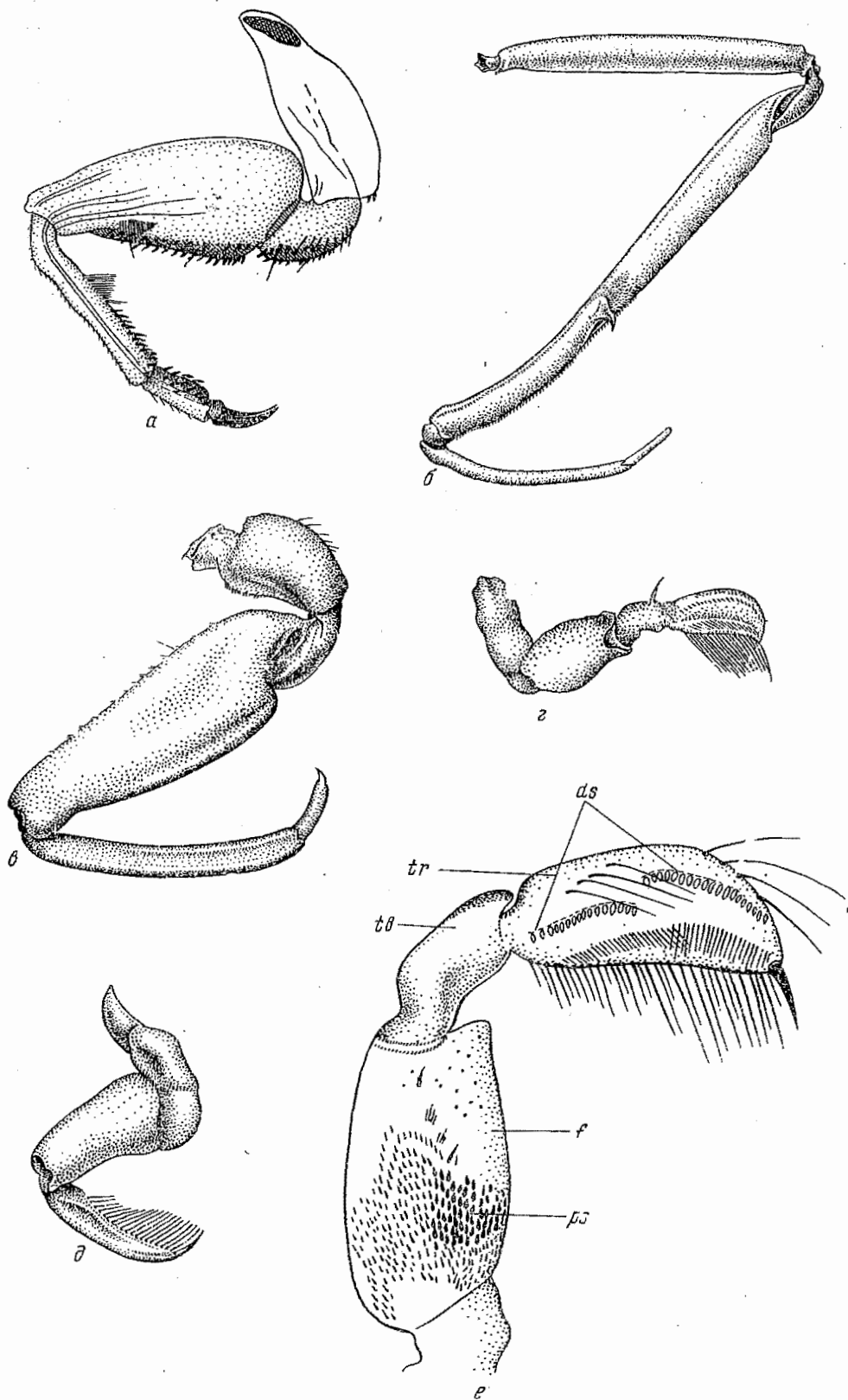
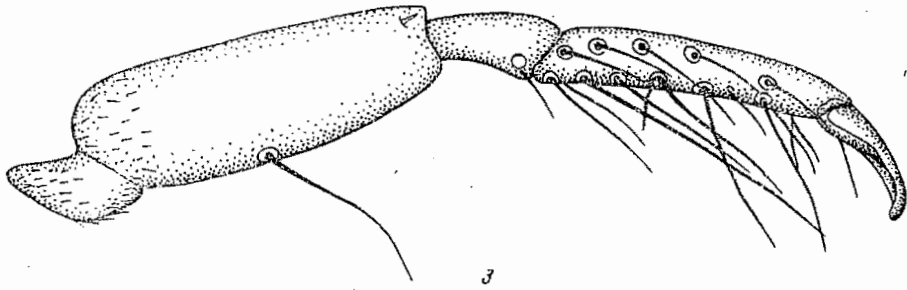


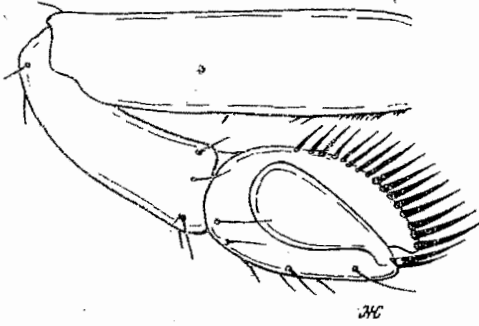
Рис. 46. Передние ноги Нероморфа

a — *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae);
 б — *Ranatra fusca* P. B. (Nepidae);
 в — *Lethocerus uhleri* Mont. (Belostomatidae);

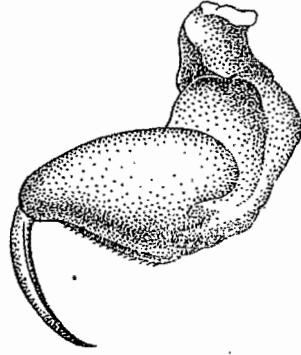
г — *Corixa affinis* Leach (Corixidae, Corixinae);
 д — *Diaprepocoris zealandiae* Hale (Corixidae, Diaprepocorinae);



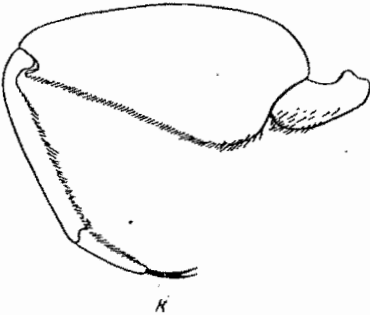
3



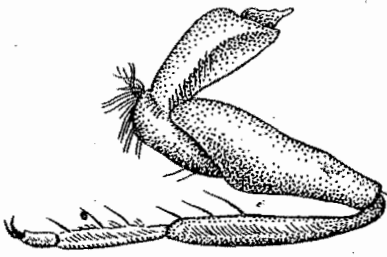
ЖК



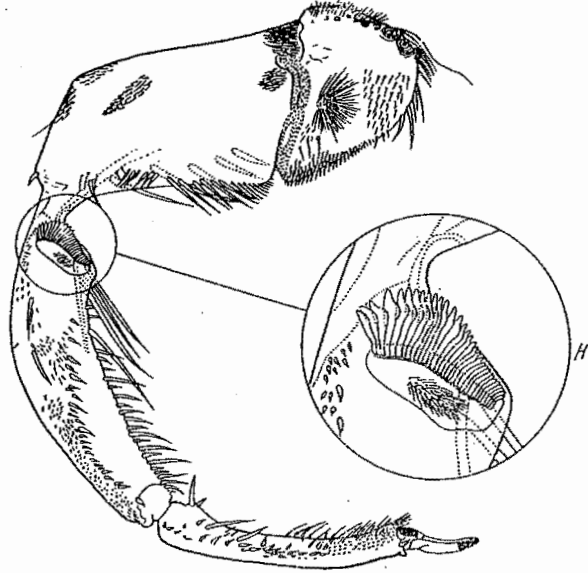
4



5



6



7

- *Sigara striata* L. (Corixidae, Corixinae),
- ЖК — *Micronecta borealis* Lunbl. (Corixinae, Micronectinae);
- 3 — *Cymatia coleoptrata* Fabr. (Corixidae, Corixinae);
- и — *Ambrysus mormon* Mont. (Naucoridae, Ambrysini);
- ж — *Potamocoris parvus* Hung. (Naucoridae, Potamocorinae);

- л — *Notonecta reuteri* Hung (Notonectidae, Notonoctinae);
- м — *Anisops megalops* Lansb. (Notonectidae, Anisopinae);
- н — стридуляционный гребешок того же вида (а — Вебер, 1930);
- (е, з — Пуассон, 1957; ж — Хангерфорд, 1941; м, н — Лансбери, 1962; б, в, г, д, и, л — ориг.)

крыты катэпистернами, например у *Belostomatidae* (см. рис. 39), *Nauscoridae* (см. рис. 43), *Helotrephidae*, у других частично видны сверху, как у *Corixidae* (см. рис. 40, 41) и *Nepidae* (см. рис. 37). У *Notonectidae* эпимеры прикрыты надкрыльями. У водяных скорпионов вследствие особого положения тазиков сохранилась еще одна часть стеральной области — фуркастернит (см. рис. 37).

Латерально от метаксифуса у некоторых водных клопов сохранилась узкая треугольная пластинка, называемая вентроплевритом, которая предположительно трактуется как анаплевральное кольцо субкоксы (Matsuda, 1962). Этот склерит частично (у некоторых *Notonectidae*) или полностью (*Notonectidae*, *Corixidae*) слит с катэпимером. Вдоль переднего края эпистернита проходит неглубокий канал пахучей железы, передняя часть которого обычно прикрыта эпимером среднегруди, как, например, у гладышей или у подавляющего большинства гребляков. У *Tenagobia* (*Micropectinae*) этот канал открыт на всем протяжении и состоит из двух частей.

Ноги у водных полужесткокрылых состоят из тазиков, вертлугов, бедер, голеней и лапок; лапки в свою очередь, состоят из собственно лапки и претарзуса.

Передние ноги обычно сильно отличаются от средних и задних ног и, как правило, несут функцию схватывания и удерживания добычи, однако степень приспособления у непоморф выражена по-разному (рис. 46). Наиболее специализированными формами в этом отношении являются представители надсемейства *Nepoidea*. Их передние ноги имеют направленные вперед тазики, что позволяет увеличить ширину захвата. Наиболее развитые хватательные ноги мы обнаруживаем у вымерших *Stygeonerinae* (см. рис. 77), а также у современных *Nepidae* и *Belostomatidae*. У них бедра обычно сильно расширены и вследствие удлинения тазиков вынесены вперед головы, голени немного короче бедер и в состоянии покоя закладываются за острый шип у основания бедра, часто закрепляясь здесь при помощи когтевидной лапки (см. рис. 1). Однако число члеников лапок и степень развития коготков у современных форм белостоматид сильно варьирует. Наивысшей степенью специализации к хватанию обладают современные водяные скорпионы подсемейства *Ranatinae* (*Nepidae*). Это подстерегающие хищники, обладающие необычайно сильно удлиненными тазиками, длина которых в 2 раза превышает длину головы вместе с вытянутым вперед хоботком, вследствие чего основная часть ноги вынесена далеко вперед за голову. Их бедра более чем в 2 раза длиннее тонких и сравнительно коротких голеней.

Довольно своеобразные хищные ноги мы наблюдаем у современных плавтов (*Nauscoridae*), бедра которых наиболее сильно утолщены; например, у американского рода *Ambrysus* их длина превышает ширину только в 1,5 раза, а голени слиты с лапкой в виде острой, слегка загнутой иглы. В этом же семействе, как и в вышеупомянутом семействе *Belostomatidae*, а также в *Gelastocoridae* имеется и большое количество форм с менее специализированными хватательными ногами. Часто передние бедра такой же ширины, как таковые средних и задних ног, голени почти прямые, лапки двух- или трехчлениковые, реже одночлениковые, разделены парой отдельных коготков.

Наименее специализированные хватательные ноги, строение которых почти идентично средним и задним ногам, мы встречаем у всех представителей литорального семейства *Ochteridae* и у *Notonectidae*, а также у некоторых наукорид, например *Aphelocheirinae*. Особое строение имеют передние ноги гребляков (*Corixidae*) в связи с их альгофагией и детритофагией, а также развитием особого стридуляционного аппарата на лапках и бедрах. У них бедра сильно утолщены, короткие, длина их менее чем в 1,5 раза больше ширины, голень очень короткая, почти в 2 раза

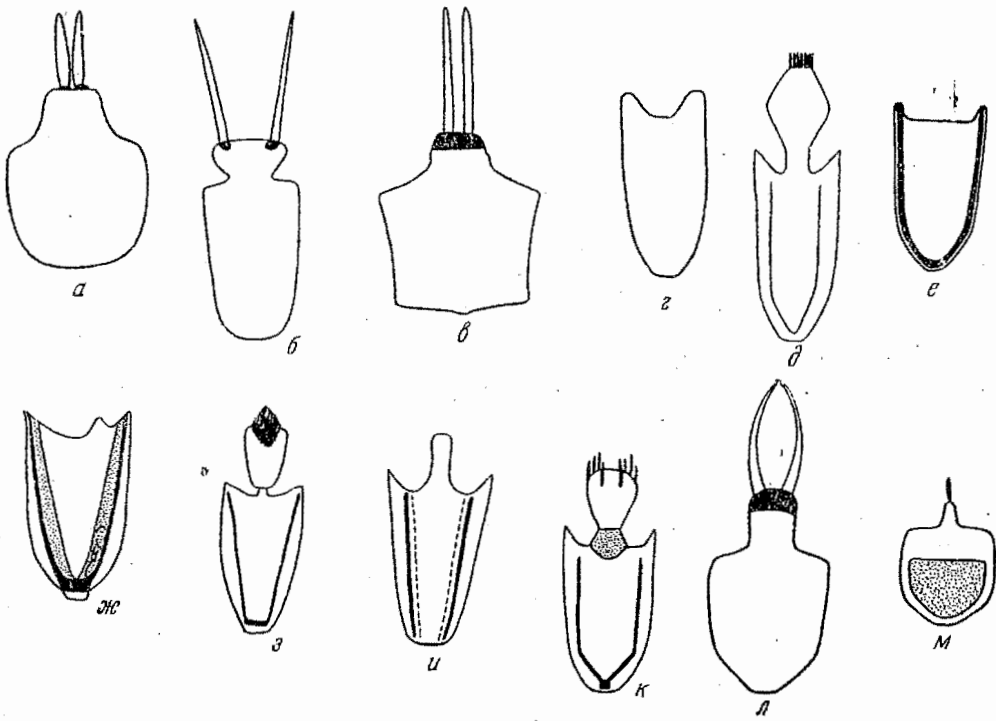


Рис. 47. Тянущая пластинка претарзуса *Nepomorpha*

а — *Gelastocoridae*; б — *Naucoridae*; в — *Nepidae*; г — к — *Belostomatidae*. л, м — *Notonectidae* (Дэшмен, 1953)

меньше бедра, лапки одночлениковые. В трибе *Sumatini* половой диморфизм в строении лапок не проявляется. У других гребляков лапки самцов превращены в своеобразную лопаточку (*pala*), снабженную длинными крепкими щетинками и волосками, а также стридуляционными зубчиками (см. дальше), расположенными в 1 или 2 ряда. Внутренняя поверхность бедер часто несет небольшой участок, так называемое стридуляционное поле (*pars stridens*), покрытый множеством мельчайших зубчиков. У самок лапка простая, узкая, также вооруженная щетинками и волосками. В подсемействе *Micronectinae* бедра и голени незначительно утолщены, лапки своеобразной формы, но не образуют вышеупомянутой лопаточки. В подсемействе *Diargerosoginae* несколько утолщенные бедра почти равны или чуть короче голени, слившейся с лапкой. В обоих последних подсемействах стридуляционный аппарат на передних ногах не развит, лапки у обоих полов устроены одинаково. Стридуляторы в виде стридуляционных гребешков на голених имеются также у некоторых *Notonectidae* (*Anisopinae*).

Тазики у всех *Nepomorpha* (кроме надсемейства *Nepoidea*) длинные и направлены назад, но их длина обычно зависит от формы вертлугов и места прикрепления последних к тазикам. В некоторых случаях (надсемейство *Nepoidea*) тазики могут быть шаровидными, частично погруженными в тазиковые ямки, способные двигаться вместе с ногой (пагноподный тип). В большинстве же случаев тазики вытянутые, остаются практически неподвижными при движении насекомого (трохалоподный тип). Обычно у последнего типа тазиков имеются особые боковые выросты, фиксирующие движение ног.

Претарзус полужесткокрылых является самой апикальной частью лапки, состоящей в типе из тянущей пластинки, эмподиума, парэмподиума, аролий, щетинок и коготков (рис. 47). Основание претарзуса представлено тянущей пластинкой, которая была подробно изучена Дэшменом

(Dashman, 1958), установившим многообразие структур и пригодность их для характеристики семейств. Тянущая пластинка состоит из прямых рядов, налегающих друг на друга мельчайших чешуеобразных хитинизированных пластинок. Функциональное значение ее сводится к увеличению гибкости претарзуса. По форме тянущаяся пластинка лопатовидная (Notonectidae), сильно поперечная (Gelastocoridae, Nepidae) или слабопоперечная (Naucoridae, Belostomatidae, Corixidae). Эмподиум обычно снабжен парамподиумом, но тогда, как правило, отсутствуют щетинки (Gelastocoridae, Naucoridae, Notonectidae, Nepidae) или же они имеются, но тогда парамподиум отсутствует (большинство Belostomatidae).

Коготки обычно причленяются к дистальной части тянущей пластинки и в каждом семействе имеют свои многочисленные варианты строения: от очень коротких и разделенных по всей длине до непарного когтевидного образования.

Средние ноги водных полужесткокрылых, более однородные по строению и форме, несут иную функцию (рис. 48). В плавании они обычно не участвуют. У гладышей подсемейства Notonectinae средние ноги, аналогичные по строению и форме передним, помимо участия в плавании,

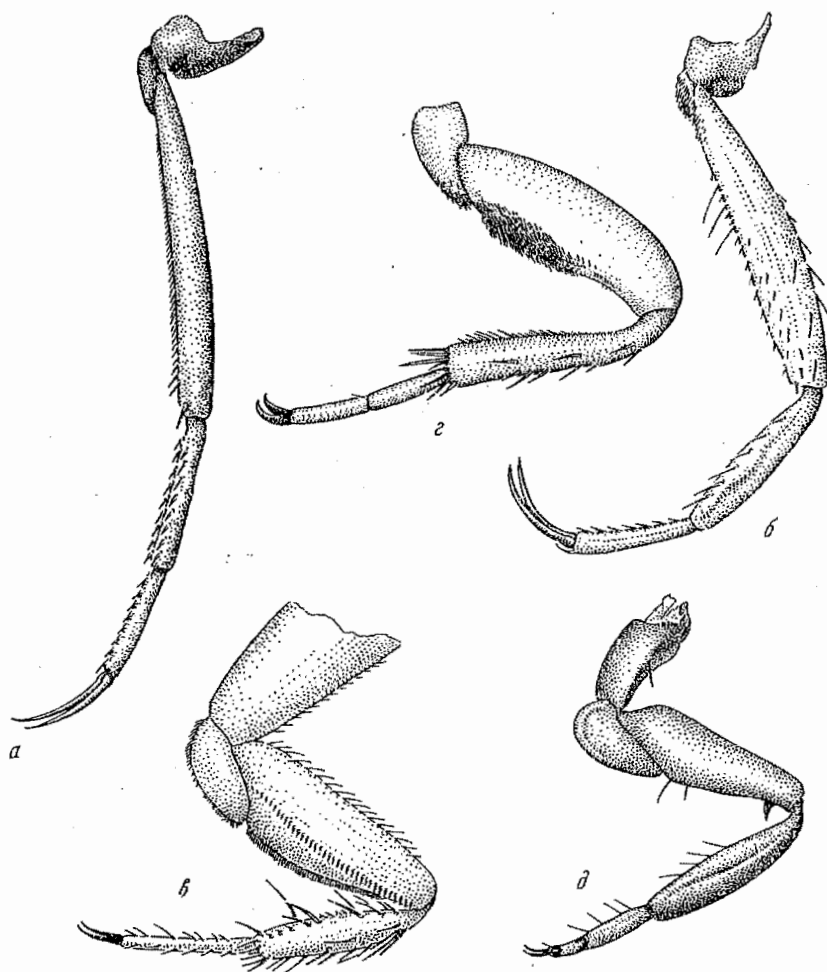


Рис. 48. Средние ноги *Neromorpha*

- а — *Corixa affinis* Leach (Corixidae
Corixinae);
б — *Diaprepocoris zealandiae* Hale
(Corixidae, Diaprepocorinae);
в — *Ambrysus torman* Mont. (Nau-
coridae, Ambrysini);

- г — *Potamocoris parvus* Hung.
(Naucoridae, Potamocorinae);
д — *Notonecta reuteri* Hung. (No-
tonectidae)

(а, б, в, д — ориг., г — Хангерфорд, 1941)

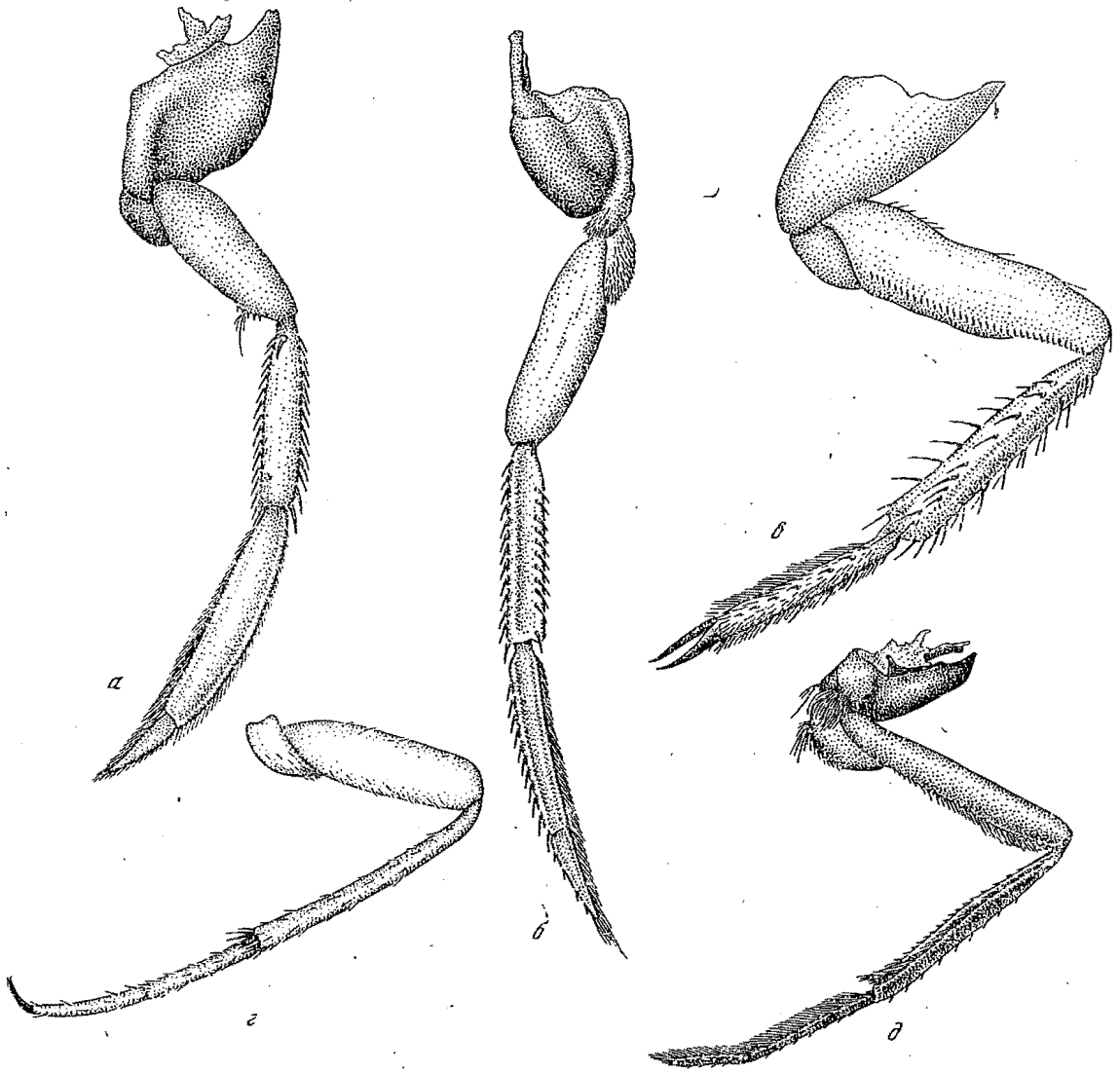


Рис. 49. Задние ноги *Нероморфа*

а — *Corixa affinis* Leach (Corixidae, Corixinae);
 б — *Diaprepocoris zealandiae* Hale (Corixidae, Diaprepocorinae);
 в — *Ambrysus mormon* Mont (Naucoridae, Ambrysinif);

г — *Potamocoris parvus* Hung. (Naucoridae, Potamocorinae),
 д — *Notonecta reuteri* Hung. (Notonectidae).
 (а, б, в, д — ориг., г — Хангерфорд, 1941)

используются, по-видимому, также при удержании жертвы, так как имеют такие же острые и прямые, лишь на самом конце загнутые, коготки. В подсемействе Anisopinae (Notonectidae) средние ноги длиннее и толще, но коготки такие же, загнутые и острые, и, очевидно, также используются при удерживании жертвы. У Naucoridae средние ноги тонкие, с парой прямых, острых, только на самом конце загнутых коготков. У гребляков они очень длинные, немного короче лапок, слабо изогнуты по всей длине и несут функцию прикрепления к субстрату в состоянии покоя. У Belostomatidae (рис. 63) средние ноги сходны по форме и строению с задними, причем на наружном и внутреннем заднем краях бедер, в местах сочленения с вертлугом, имеются небольшие выступы, ограничивающие движения ноги только одной плоскостью — горизонтальной, необходимой для плавания; внутренняя сторона голени покрыта

одним рядом густых длинных волосков. У водяных скорпионов (Nepidae), а также у Gelastocoroidea средние ноги во всех деталях повторяют строение и форму задних ног, лишь немного уступая им в длине. У Helotrephidae, наоборот, средние ноги повторяют строение передних. Лапки средних ног у Belostomatidae, Corixidae, Naucoridae и некоторых Pleidae двучлениковые, у Nepidae, Helotrephidae и некоторых Corixidae одночлениковые, но длинные. Средние тазики у всех представителей Nepomorpha, кроме Nepidae, сомкнутые.

Задние ноги у большинства клопов приспособлены для плавания (см. рис. 49). У современных хорошо плавающих водных полужесткокрылых ноги относительно короче, а лапки длиннее, чем у родственных наземных или некоторых ископаемых водных форм. Причем ноги работают с большей частотой. Наиболее совершенны гребные ноги Belostomatidae и Corixidae. У белостом бедра уплощены и несут на вершине выступы, ограничивающие подвижность голени уплощенной и немного расширенной к вершине и тем самым создающие из бедра и голени единую плоскость весла. Внутренняя поверхность голени и лапок густо покрыта однорядной щеткой из густых и длинных волосков. Двучлениковые лапки также уплощены. Тазики имеют аналогичные средним тазикам ограничительные выступы (см. рис. 39). Крайнюю степень специализации обнаруживают юрские белостомы Stygeoperinae (см. рис. 77, а, б). У современных гребляков наиболее сильно развита и уплощена двучлениковая задняя лапка (см. рис. 49, а, б), которая снабжена особой системой крепких наружных и тонких внутренних плавательных волосков, имеющих особое значение в повышении эффективности гребного удара. Как показали исследования Шенке (Schenke, 1965), каждый волосок сочленен с поверхностью ноги при помощи специального сустава и снабжен ограничителем, представляющим загиб волоска в нежелательном направлении. Голень немного короче лапки, тазики также снабжены выступами, ограничивающими движение ноги только в одной плоскости (см. рис. 40, 41). Своеобразный тип плавательной ноги обнаруживают вымершие Shugabelidae, обладающие тонкими задними ногами с густой щеткой длинных плавательных волосков (см. рис. 79). Далее по степени приспособленности к плаванию следует назвать гладышей, у которых нерасширенная двучлениковая лапка почти равна по длине голени и густо покрыта расположенными в один ряд длинными волосками. Ноги у них длиннее, чем у гребляков, тазики также имеют ограничительные выступы (см. рис. 49). У Naucoridae, Helotrephidae и Pleidae ноги менее приспособлены к плаванию, внутренняя поверхность длинных голени покрыта густыми волосками средней длины, двухчлениковые (у Helotrephidae трехчлениковые) лапки значительно короче бедер. Наконец, водяные скорпионы сохранили настоящие ходильные ноги с одночлениковыми длинными лапками. У Belostomatidae, Naucoridae, Helotrephidae и особенно у Nepidae коготки хорошо развиты. У Notonectidae и Corixidae коготки редуцированы.

У водных клопов хорошо развиты как передние, так и задние крылья (кроме Pleidae, у которых задние крылья сильно редуцированы). Особенно хорошо летают гребляки. Передние крылья, или надкрылья, обычно сильно хитинизированы, задние крылья перепончатые. В покое крылья складываются обычно плоско на брюшке, так что анальные края надкрылий соприкасаются друг с другом, а перепончатая апикальная часть одного надкрылья налегает на соответствующую область другого. Причем передние крылья в состоянии покоя обычно плотно примыкают к груди при помощи шипкообразного выступа на той части эпимеров, которые сдвинуты на дорзальную сторону. В свою очередь этот выступ входит в углубление на костальном крае переднего крыла. Кроме того, обычно утолщенная часть у остального края надкрылий заходит за боковой край

брюшка (connexivum) и поэтому еще более укрепляются сложенные надкрылья в состоянии покоя.

Надкрылья (hemelytrae) обычно с более или менее хитинизированной основной частью и перепончатой вершинной, реже целиком кожистые — у Helotrephidae, Mesotrephidae, Pleidae и у подавляющего большинства Corixidae (рис. 50). Хитинизированное надкрылье с перепончатой вершиной несомненно характерно для первичного типа строения настоящих клопов. Однако имеются случаи полной или почти полной мембранизации, например у представителей подсемейства Anisorinae в семействе Notonectidae. У большинства водных клопов, как правило, надкрылья достигают вершины брюшка (не считая дыхательной трубки у Nepidae и Belostomatidae). Настоящая брахиптерия среди водных клопов — явление необычное и встречается только у Aphelocheirinae и Scurhocricinae (Nausoridae), полнокрылые особи которых очень редки. У Nepidae и Nausoridae крылья не длиннее брюшка, у Belostomatidae даже несколько короче. Надкрылья многих водных клопов гладкие (Belostomatidae, большинство Nausoridae, Corixidae) или слегка скульптурированы (некоторые Ochteridae, Nepidae, Nausoridae, Helotrephidae). У Gelastocoridae скульптура сильно развита. Они обычно не имеют жилкования (Nausoridae, Notonectidae, современные Corixidae и др.), реже жилкование сохранено частично (Nepidae) или почти полностью (Belostomatidae и мезозойские Schurabellidae).

Основная хитинизированная часть надкрылий носит название кориума (corium). Сзади от него отделена замковая часть надкрылий, или клавус (clavus), в покое лежащий вдоль щитка, обычно сходного по строению с кориумом, чаще всего не очень длинный (кроме Corixoidea и части Nepoidea), почти линейный. Очень редко клавус исчезает, полностью сливаясь с основной частью надкрылий (Helotrephidae, некоторые Nausoridae). Наружная (передняя) часть крыла часто отделена в особый участок — эмболиум (embolium), отграниченный нодальной бороздкой (надломом). У гребляков (Corixidae) на месте эмболиума и далее к вершине крыла имеется очень узкий участок, основная плоскость которого почти перпендикулярна поверхности надкрылий, для которого можно предложить название эмболиумного канта. Правда, Хангерфорд (Hungerford, 1948) использует для этого участка крыла название «эмболиумный желобок» (embolium groove), принятое впоследствии также Р. Пуассоном (Poisson, 1957). Однако нам представляется более удобным употребление предложенного выше термина «эмболиумный кант», поскольку его дистальная часть не имеет формы желобка; она сильно уплощена и расположена в одной плоскости с кориумом, а нодальная борозда в ряде случаев отсутствует.

Апикальная часть надкрылий обычно перепончатая (membrana). У Corixidae, Nausoridae, Notonectidae она полностью лишена жилкования. У Nepidae и Ochteridae (см. рис. 50, 66) на ней имеется своеобразная сеть жилок. У Corixidae часто можно различить слабую светлую полоску между кориумом и сильно хитинизированной мембраной (*Helio-corisa*, *Vermicorixa*, *Sigara* и др.), реже вся апикальная часть надкрылий более светлой окраски (*Ramphocorixa*, *Agraptocorixa*, *Morphocorixa* и др.). У *Heterocorixa* левое надкрылье, лежащее под правым, имеет настоящую мембрану. Снаружи правое и левое надкрылья смыкаются внутренней стороной клавуса, образуя клавальный шов (commissura clavi), длина которого различна в разных семействах. Жилкование передних крыльев у большинства водных клопов сильно редуцировано и обычно представлено лишь одной, реже двумя анальными жилками на клавусе. Наиболее полное жилкование наблюдается у Belostomatidae, у которых имеются сильно сдвинутые к переднему краю крыла радиальная (R) и медиальная (M) жилки, часто слитые у корня крыла. Передний край крыла

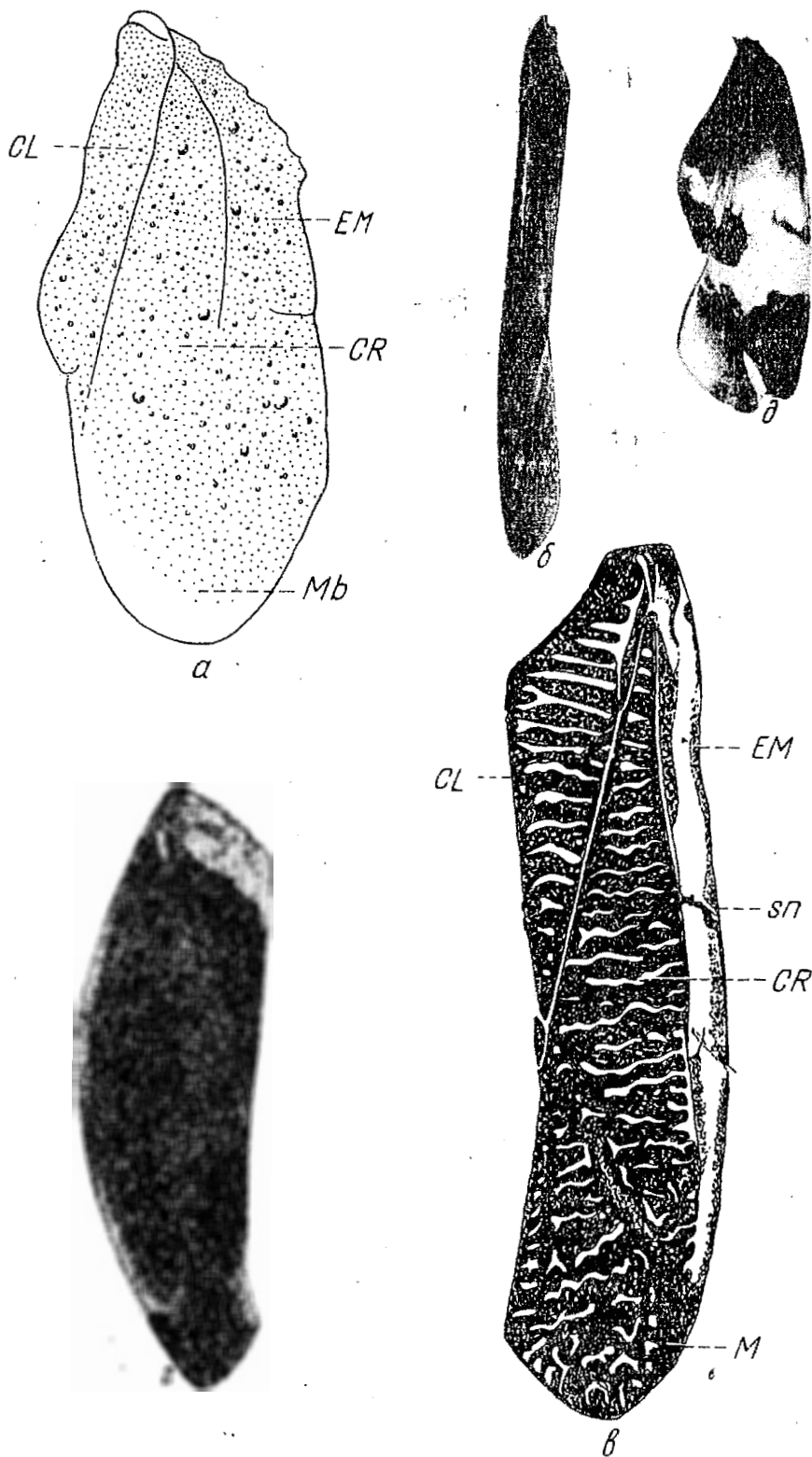


Рис. 50. Надкрылья *Nepomorpha*

а — *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae);
 б — *Ranatra linearis* L. (Nepidae);
 в — *Hesperocorixa linnaei* Fieb. (Corixidae);

г — *Micronecta borealis* Lunbl. (Corixidae);
 д — *Notonecta obliqua* Gal. (Notonectidae/
 (а — Парсонс, 1959; б, г — Лундبلاد, 1933;
 в, д — Пугассон, 1957)

сильно подогнут на вентральную сторону, так что видимыми передними жилками оказываются слившиеся субкостальная, радиальная жилки и радиальный сектор (RS). Кубитальная жилка (Cu) сильно сдвинута к анальным. У большинства белостом, так же как и у гребляков, имеется подальная бороздка. У водяных скорпионов жилкование слабо выражено и основные жилки тонкие, в то время как мембрана сохранила богатую сеть жилок (см. рис. 69). У ископаемых *Belostomatidae* (*Mesonera*) жилкование более или менее полное и напоминает таковое современных *Belostomatidae* (см. рис. 73).

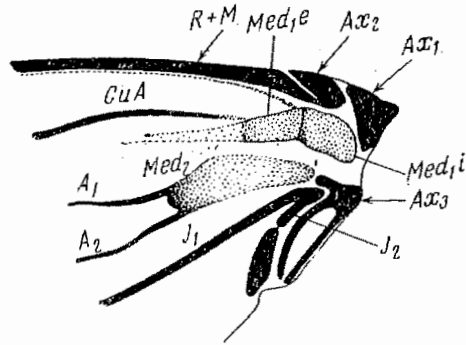
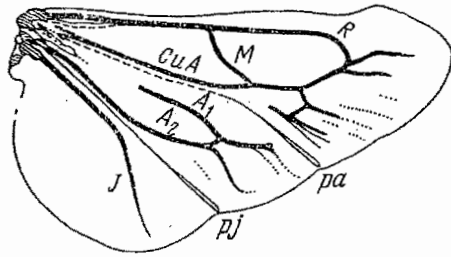


Рис. 51. База́льная часть заднего крыла *Sigara lipnaei* Fieb. (Corixidae) (Пучкова, 1961)

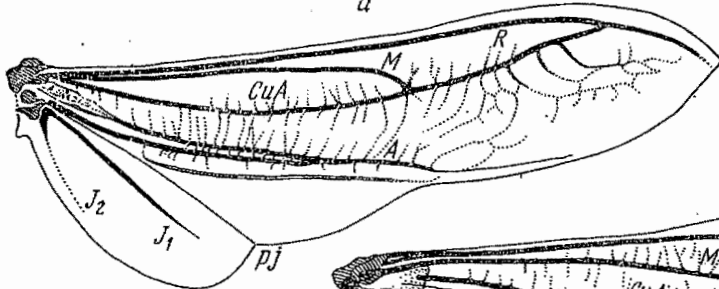
Задние крылья всегда перепончатые, прозрачные, мягкие. В покое они целиком складываются под надкрыльями и частично щитком, перегибаясь по продольной складке, отделяющей югальную лопасть. У некоторых *Helotrephidae* и *Pleidae* задние крылья отсутствуют. В крыле различают основную часть, или археаль (*archeala*), в которую входят основные жилки R, M и Cu и добавочную неаль (*neala*), в которой помещены анальные (A_1 , A_2) и югальные ($J_{1,2}$) жилки. Поверхность крыла разделяется на 4 лопасти: передняя, преанальная, анальная и югальная. Крыло соединено с грудью при помощи сильно развитых аксиллярных и срединных (медиальных) пластинок.

Общий план расположения базальных склеритов заднего крыла у водных полужесткокрылых значительно отличается от такового у других насекомых и, в частности, у наземных клопов. Вследствие редукции C и Sc вторая аксиллярная пластинка (Ax_2) сдвинута на передний край крыла и занимает дистальное положение по отношению к первой аксиллярной пластинке (Ax_1), от которой отходит R (рис. 51). Первая медиальная пластинка (Med_1), соответствующая медиальной дистальной, по Снодграссу (Snodgrass, 1938), или срединной пластинке, по Пучковой (1961), также изменила свое положение, переместившись к 1-й аксиллярной пластинке. Этот склерит иногда явно разделен на внешнюю и внутреннюю части (например, у *Notonectidae*) или здесь имеется лишь перетяжка, как у *Corixidae*. К нему подходят жилки M, CuA и CuP. Вторая медиальная проксимальная пластинка (Med_2) занимает дистальное положение, обычно сильно вытянута, от нее отходят A_1^1 и A_2 . Третья аксиллярная пластинка (Ax_3) обычно с тремя продольными отростками: внешним, передним и задним. У *Nepidae* медиальные плечевые пластинки слились и выглядят как крупный хитинизированный участок в основании крыла, далеко продолжающийся вдоль задней кубитальной и анальной жилок. У *Apheloscheiginae* (*Nauscoridae*) склеротизация базальной части крыла произошла за счет разрастания второй медиальной пластинки вдоль анальной и югальной жилок. Мембрана заднего крыла делится продольными складками на ряд лопастей, для обозначения которых мы

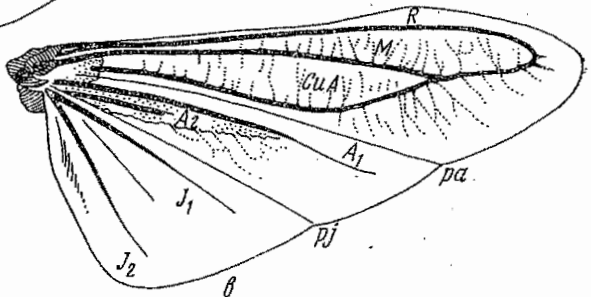
¹ По нашему мнению, некоторыми авторами A_1 ошибочно трактуется как CuP (Pcu) (Пучкова, 1961; Davis, 1961).



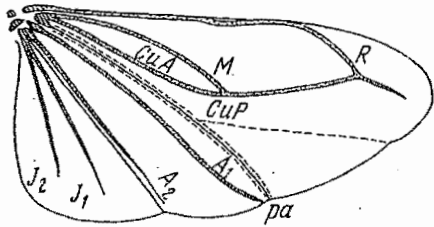
a



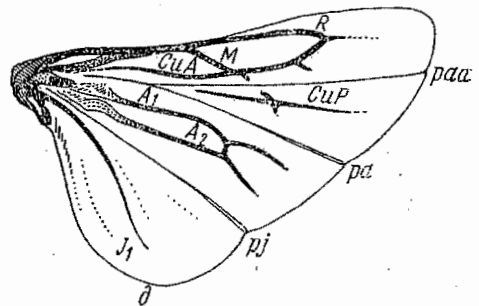
b



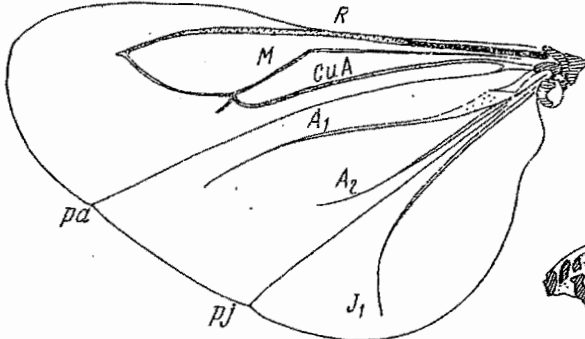
c



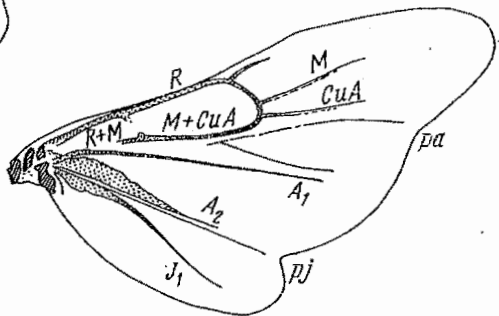
d



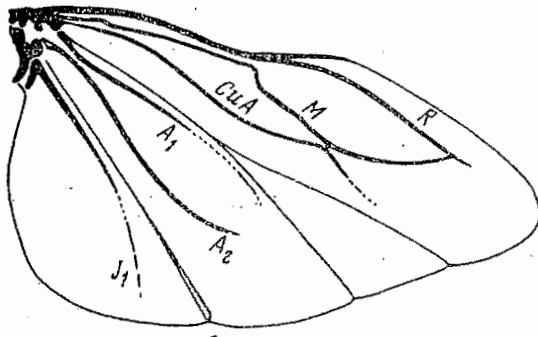
e



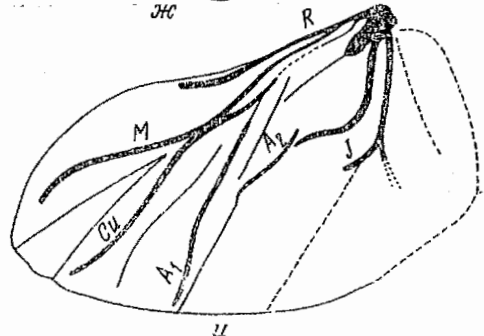
f



g



h



i

принимая терминологию Пучковой (1961). Характерной особенностью водных клопов является сильно развитая аноягальная область, или неаль, отграниченная от археали анальной складкой (*plica analis*). У некоторых форм, например в семействах *Naucoridae* и *Corixidae*, имеется небольшая складка, называемая некоторыми авторами преданальной (Пучкова, 1961). Она начинается в средней части анальной складки, у большинства *Nepomorpha* эта складка не выражена. Дистальная часть анальной и преданальной складки (*plica anterior analis*) образуют преданальную лопасть (*lobus praeanalis*), в которой часто имеется кубитальная жилка *CuP*, особенно явственная у *Corixidae*. Югальная складка (*plica jugalis*) начинается от самого основания крыла позади вершины внешнего отростка третьего аксиллярного склерита и отделяет югальную лопасть (*lobus jugalis*) от анальной. Югальная лопасть у водных полужесткокрылых очень хорошо развита. Особенно велика она у *Ochteridae*, *Corixidae* и у некоторых *Notonectidae*. У *Nepidae* эта лопасть имеет полукруглую форму или треугольную, так же как и у *Belostomatidae*. У концов складок внешний край крыла обычно более или менее вырезан (рис. 52).

Для водных клопов, как, по-видимому, и для подавляющего большинства наземных, характерно отсутствие свободной *Sc*. Радиальная, медиальная и кубитальная жилки всегда хорошо развиты. Радиальная жилка отходит от второго аксиллярного склерита, занимает краевое положение и, как правило, достигает почти вершины крыла. Медиальная жилка начинается у первой медиальной пластинки и является наиболее подвижным компонентом в системе основных жилок археали. В одних семействах (*Ochteridae*, *Corixidae*) она в проксимальной своей части полностью слита с *R*, в других отделена от последней на всем протяжении (*Nepidae*, *Naucoridae*, *Notonectidae*). В дистальной части *M* сливается с *Cu*, а затем, соединяясь с *R* (непосредственно при помощи поперечной *r-m*), образует ячейку. Эта ячейка хорошо выражена у большинства наземных *Heteroptera*; у *Ochteridae*, *Corixidae* и у некоторых *Naucoridae* (*Aphelocheirinae*) практически отсутствует. У последних медиальная жилка прерывается в средней части, образуемой ею крыловой ячейки между *R* и *Cu*, присутствует лишь в виде косых поперечных коротких отростков. Эта ячейка вследствие редукции жилкования вообще отсутствует у *Helotrephidae*. Передняя кубитальная жилка также отходит от первой медиальной пластинки и обычно в дистальной своей части сливается с *M* (*Nepidae*, *Aphelocheirinae*, *Corixidae*) или сливается только в одной точке (*Notonectidae*) или даже соединена с *M* при помощи поперечной жилки *m-cu*. Изредка (у *Corixidae*) имеются, по-видимому, остатки второй ветви кубитальной жилки (*CuP*) в преданальной области (см. рис. 51). Жилкование аноягальной лопасти задних крыльев значительно редуцировано, и гомологизация его в ряде случаев затруднительна. В анальной лопасти *A*₁ обычно близко сходитя дистально с *A*₂ (*Naucoridae*, *Notonectidae*).

Рис. 52. Задние крылья *Nepomorpha*

- | | |
|---|---|
| a — <i>Ochterus marginatus</i> Latr.
(<i>Ochteridae</i>); | ж — <i>Aphelocheirus plumipes</i> Osh.
(<i>Naucoridae</i> , <i>Aphelocheirinae</i>); |
| б — <i>Ranatra linearis</i> L. (<i>Nepidae</i> ,
<i>Ranatrinae</i>); | з — <i>Notonecta glauca</i> L. (<i>Notonectidae</i>); |
| в — <i>Nepa cinerea</i> L. (<i>Nepidae</i> ,
<i>Nepinae</i>); | и — <i>Helotrephes bouvieri</i> Kirk.
(<i>Helotrephidae</i>) |
| г — <i>Lethocerus americanus</i> Leidy
(<i>Belostomatidae</i>); | (a — в, д — з — Пучкова, 1961; з — Дэвис,
1961; и — Есаки, Чайна, 1928) |
| д — <i>Hesperocorixa linnaei</i> Fieb.
(<i>Corixidae</i>); | |
| е — <i>Gyocoris cimicoides</i> L. (<i>Naucoridae</i>); | |

Иногда они расходятся (*Aphelocheirinae*) или параллельны, а затем сливаются друг с другом (*Nepidae*), или, наконец, соединены поперечной жилкой a_1-a_2 (*Corixidae*). Дистальные концы этих жилок, как правило, постепенно исчезают, не достигая внешнего края крыла. У водных скорпионов нижний край хитинизированной части крыла между A_1 и A_2 несет следы 5—6 параллельных ветвей. В югальной лопасти имеется обычно только одна жилка, отходящая от J_1 . У *Nepidae* и *Belostomatidae* в связи с развитием данной лопасти хорошо развита и вторая югальная (J_2). У *Corixidae* сохранился остаточный след этой жилки. Обычно вторая югальная жилка выражена в виде короткой изогнутой дуги.

Кроме упомянутых поперечных жилок ($r-m$, $m-cu$, a_1-a_2), а также остатков таковых в преданальной и анальной лопастях, в семействах *Nepidae*, *Belostomatidae* и *Corixidae* сохранились следы богатого архедиктия на археали заднего крыла, имеющие, по-видимому, вторичный характер. Наличие такой опорной «решетки» является, по-видимому, важным приспособлением к полету для таких крупных летающих форм, как водяные скорпионы или белостомы.

В заключение следует сказать, что гомология некоторых основных жилок аноюгальной области у водных и у наземных клопов еще не является окончательно выясненной. Так, применительно к *Nepomorpha* первую жилку от переднего края трактуют как радиальную, самостоятельную или в некоторых случаях частично слитую с медиальной (Davis, 1961; Пучкова, 1961). Некоторыми авторами она принимается за субкостальную (Poisson, 1957), в действительности отсутствующую у этих насекомых. Остатки Sc слиты в самом основании с R . Соответственно, медиальная жилка обозначена Пуассоном как радиальная, а кубитальная как медиальная. В аноюгальной области Л. В. Пучковой (1961), в отличие от западных авторов, совершенно справедливо была указана югальная область, а находящиеся в ней жилки обозначены как югальные.

Брюшко (*abdomen*) состоит из 11 сегментов. Первый тергит и два первых стернита редуцированы почти целиком. Второй — седьмой сегменты, обозначенные как прегенитальные, однотипного строения у самок и самцов (кроме *Corixidae*), лишь седьмой стернит у самок часто представлен в виде единой, так называемой субгенитальной пластинки, лишенной срединного киля и имеющей большое таксономическое значение в семействах *Nepidae* и *Belostomatidae*. Восьмой и девятый сегменты (генитальные) значительно видоизменены и приспособлены для половых функций. Восьмой сегмент часто плотно облегает последующий девятый, который у самцов образует генитальную капсулу. Девятый и одиннадцатый сегменты (постгенитальные) сильно редуцированы. Десятый превращен в анальное кольцо, одиннадцатый — в его клапан.

Каждый сегмент состоит из дорзальной части (тергита) и вентральной (стернита), от каждого из них латерально отделены дополнительные склериты: латеротергиты (паратергиты) и латеростерниты (парастерниты), сросшиеся между собой (рис. 53). Латеротергиты сильно смещены на вентральную сторону и несут стигмы (дыхальца); от тергитов на дорзальной поверхности они всегда явственно отделены продольной вдавленной бороздой и часто несколько приподняты в виде уплощенного внешнего бокового бортика брюшка, называемого брюшным ободком (*conpexivum*). Таким образом, брюшной ободок двуслойный, образован сложенными вдвое латеротергитами. Склериты, расположенные между стернитами и латеротергитами, обычно называются парастернитами (латеростерниты). Иногда парастерниты завернуты внутрь, например у *Ranatripae* (*Nepidae*), и снаружи не видны (см. рис. 38, 53).

Склериты брюшка соединены межсегментальной мембраной, которая вместе с двуслойным брюшным ободком может значительно растягиваться при приеме значительной порции пищи и даже в момент копуляции

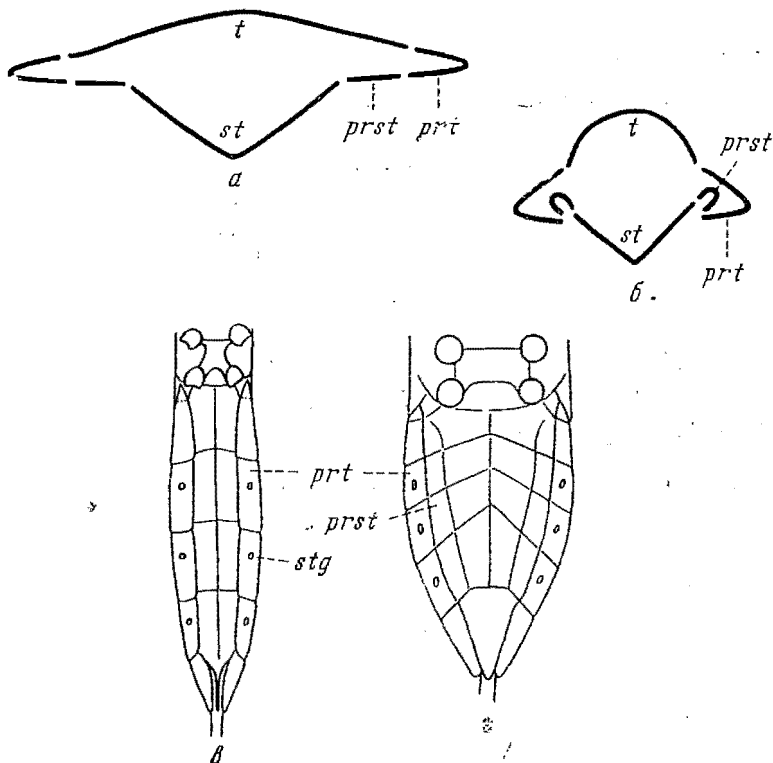


Рис. 53. Брюшко Nepidae (схематический поперечный разрез брюшка)

а — Nepidae; б — Ranatrinae (вентральная сторона брюшка); в — Ranatrinae; г — Nepidae (Менке, Стейндж, 1964)

(Poisson, 1957). Границы тергитов обычно прямые или с небольшими выступами на средних сегментах, стернальные границы прямые, угловатые или дугообразные, например, у самцов Corixidae (см. рис. 41).

Пищеварительная система состоит из основного пищеварительного аппарата (передняя, средняя и задняя кишка) и его придатков в виде слюнных желез и мальпигиевых сосудов (рис. 54). Как правило, пищеварительный тракт почти в 2 раза превышает длину тела, в некоторых случаях его длина в 3 раза больше длины тела (Belostomatidae).

Передняя кишка почти целиком расположена в переднегруди и представлена пищеводом (oesophagus)¹. У Ochteridae, Gelastocorinae, Pleidae, Notonectinae пищевод короткий, особенно у представителей последнего семейства. У всех остальных Nepomorpha, главным образом, Nerthrinae (Gelastocoridae), Corixidae, Ranatrinae из Nepidae, Anisopinae из Notonectidae, Nauscoridae пищевод длинный.

Средняя кишка в большинстве случаев состоит из двух отделов (Nepidae, Belostomatidae, Helotrephidae, Corixidae), иногда выраженных слабо (Notonectidae и Pleidae): желудка и трубчатого отдела. У Ochteridae, Gelastocoridae, Notonectidae, Nepidae, Nauscoridae и Corixidae желудок очень большой и только у части Gelastocoridae (Nerthrinae) и Belostomatidae он или короткий, или узкий, сравнительно небольшого объема. Трубчатый отдел у большинства непоморф представлен в виде длинной и многократно изогнутой трубки (особенно длинной и извилистой у Belostomatidae) и только Helotrephidae и Corixidae представляют исключение. У литоральных непоморф (Ochteridae и Gelastocoridae) и водных Nauscoridae, кроме двух вышеупомянутых, имеется еще пузырьвидный

¹ Терминология и описание строения пищеварительных органов в основном взяты из Миямото (Miyamoto, 1961).

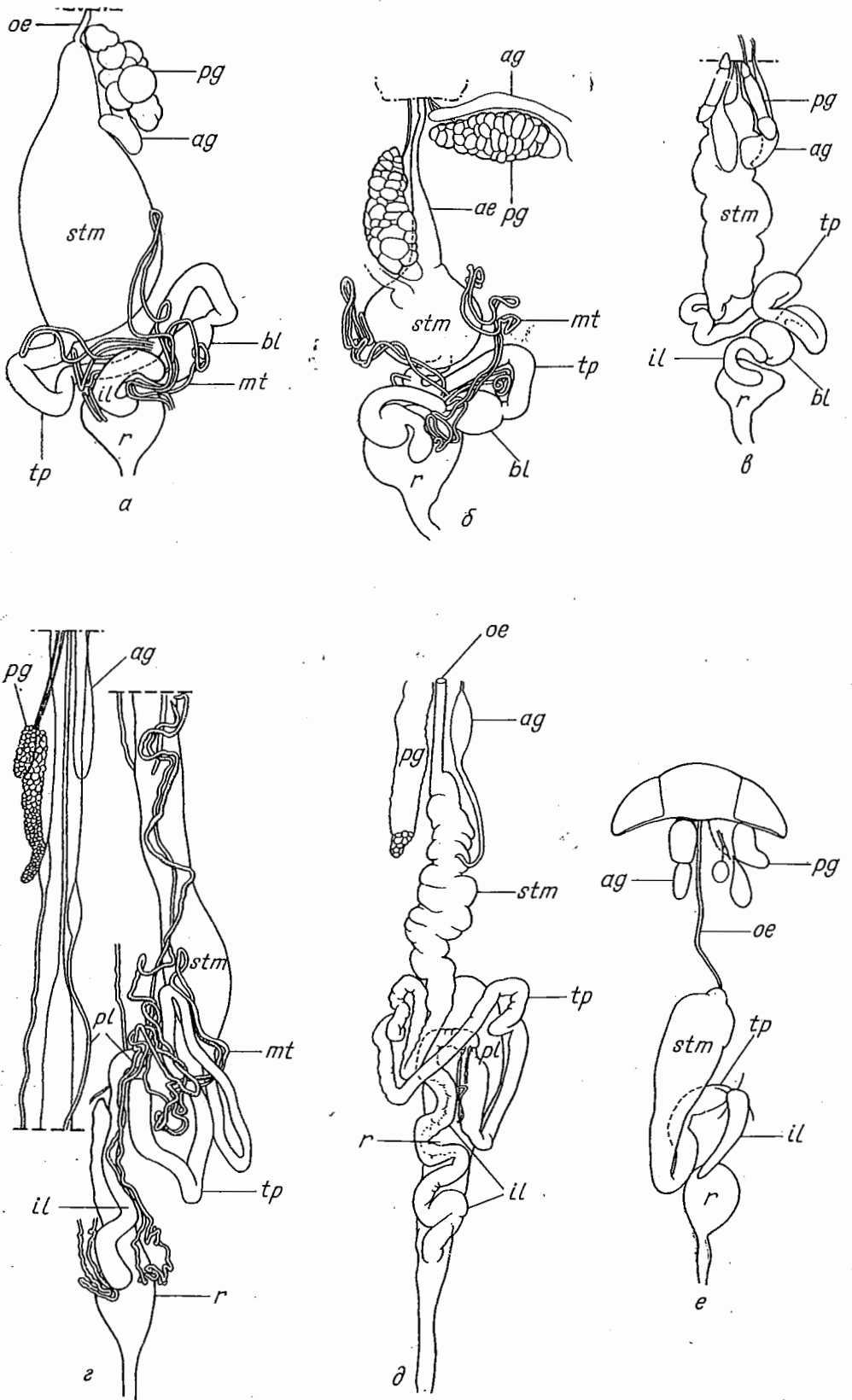
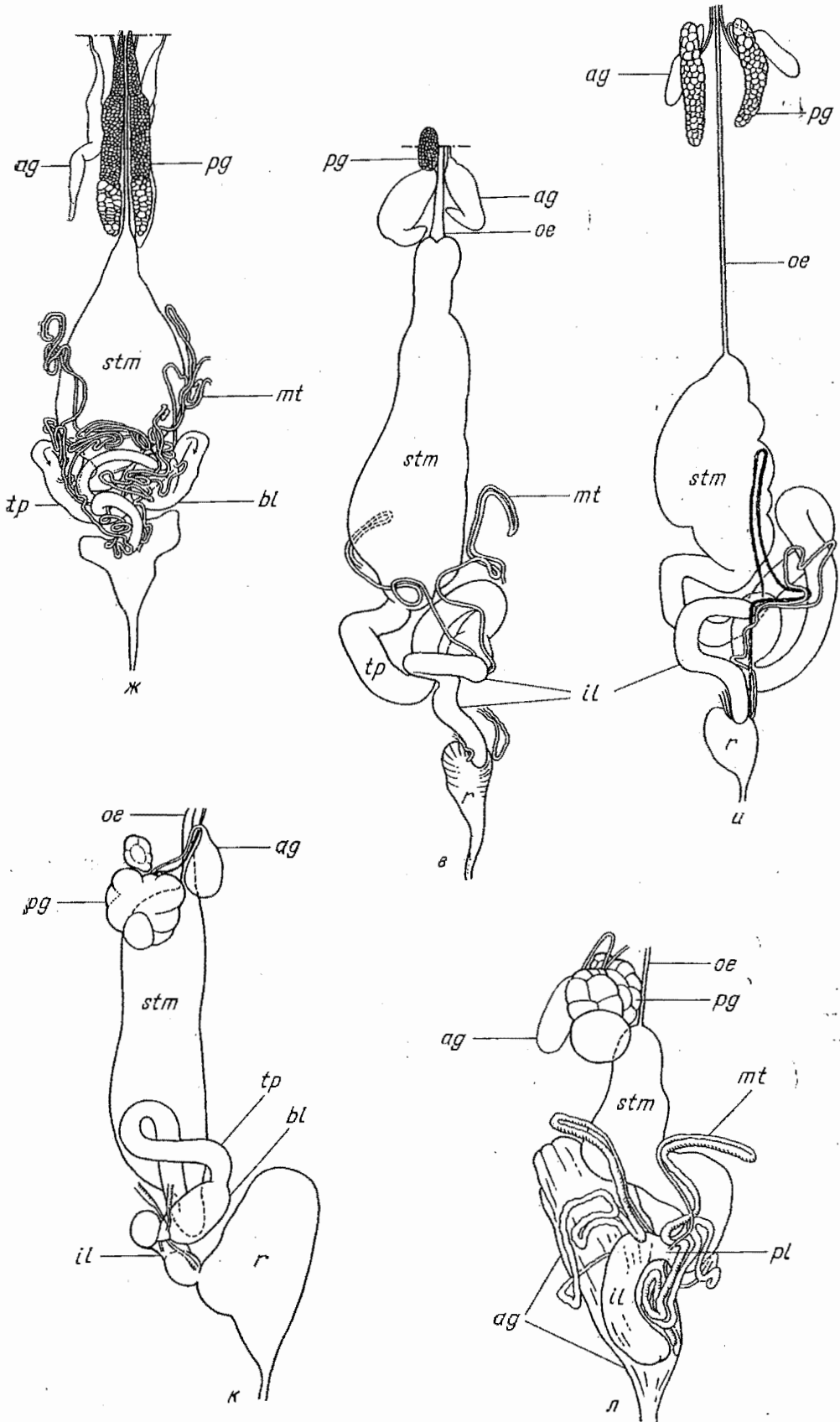


Рис. 54. Пищеварительная система Нематорма

a — *Ochterus marginatus* Latr. (Ochteridae);
 б — *Nerthra macrothorax* Mont. (Gelastocoridae, Nerthrinae);

а — *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Gelastocoridae, Gelastocorinae);
 з — *Ranatra unicolor* Scott (Nepidae);



б — *Lethocerus deyrollei* Vuil. (Belostomatidae);
 e — *Sigara esakii* Lunbl. (Corixidae);
 ж — *Ilyocoris exclamationis* Scott (Naucori-
 dae);
 з — *Notonecta triguttata* Motsch. (Notonecti-
 dae, Notonectinae);

u — *Anisops genji* Hutch. (Notonectidae, Ani-
 sopinae);
 к — *Plea japonica* Horv. (Pleidae);
 a — *Heterotrephes admorsus* Es. et Miyam.
 (Helotrephidae)

отдел средней кишки в виде утолщения заднего конца трубчатого отдела.

Между средней и задней кишкой расположен небольшой трубчатый участок, носящий название пилоруса, который рассматривается как самый передний участок задней кишки. У непоморф он очень короткий и малозаметный, кроме *Nepidae* и *Belostomatidae*. От пилоруса отходят две пары мальпигиевых сосудов в виде тонких и длинных извилистых (особенно у *Nepidae*) трубочек, вершины которых обычно соприкасаются (*Gelastocoridae*, некоторые *Naucoridae*, *Notonectidae* и *Corixidae*), реже слиты попарно или все вместе (*Nepidae*, *Belostomatidae*).

Задняя кишка у непоморф всегда состоит из двух отделов: илеум и прямая кишка (ректум), которые часто (особенно илеум) имеют толстые стенки. Наиболее изменчив илеум. В большинстве семейств он довольно короткий (*Ochteridae*, некоторые *Gelastocoridae* и *Naucoridae*, *Helotrephidae*, *Pleidae*, *Corixidae*), но у некоторых водных клопов илеум длинный (часть *Gelastocoridae*, *Naucoridae* и *Notonectidae*). Наибольшей длины и извилистости он достигает у *Nepidae* и *Belostomatidae*. Прямая кишка, как правило, имеет вид пузыреобразного расширения, резко сужающегося к концу, с утраченной ректальной выстилкой. У *Nepidae* и *Belostomatidae* прямая кишка сильно вытянута. У *Naucoridae* и *Pleidae* этот отдел снабжен дивертикулом.

Слюнные железы состоят вместе с их проводящими протоками из основных и придаточных желез, причем основные слюнные железы наиболее изменчивы по форме и строению в каждом семействе. Основные железы почти всегда двудольчатые, состоят в большинстве случаев из многочисленных пузырчатых клеток (долек), однако передняя доля обычно значительно меньше задней. Эта последняя иногда представлена в виде одного большого полупрозрачного пузыревидного образования, как например, у *Pleidae*. Исключение составляют *Helotrephidae*, у которых имеются необычайно своеобразные пятидольчатые основные железы, причем 4 доли состоят из вышеупомянутых пузырчатых клеток, пятая же доля в виде полупрозрачного пузыря. Придаточные железы представлены сильно удлинненным мешковидным образованием; по величине они часто больше основных желез. Наиболее сильно отличается строение придаточных желез у *Belostomatidae*, где они имеют вид вытянутого мешка с очень длинным трубчатым дивертикулом (особенно у *Diplonychus*).

Генитальная капсула самца (рис. 55), образованная девятым сегментом брюшка, снабжена одной парой подвижно сочлененных более или менее хитинизированных пластинок (P_1 , P_2), называемых парамерами, приводящихся в движение соответствующими мышцами. У некоторых форм парамеры сильно редуцированы или вообще отсутствуют. Основание генитальной капсулы изнутри образовано системой сочленованных пластинок, называемых базальными. Эти пластинки, образующие вместе так называемое стремя, охватывают фаллус (или эдеагус) и являются его долями. Фаллус состоит обычно из двух основных частей: фаллосомы и эндосомы, образующих вместе эдеагус. У непоморф фаллосома полностью мембранозная. Вершина фаллуса склеротизована, фаллосома образована только частью мембраны, причем движение фаллуса регулируется сгибанием так называемых лигаментов, которые связаны с базальными пластинками. В свою очередь более или менее сросшиеся базальные пластинки образуют вентральную пластинку, движением которой апикальная часть фаллуса обычно оттягивается назад. Строение фаллосомы *Nepomorpha* в связи с ее перепончатостью изучено недостаточно хорошо. У *Naucoridae*, *Pleidae* и *Corixidae* генитальные сегменты самцов и особенно парамеры, как правило, асимметричны.

Внутренние репродуктивные органы состоят из пары семенников (левый и правый), боковых (латеральных) семенпротоков (*vasa deferentia*);

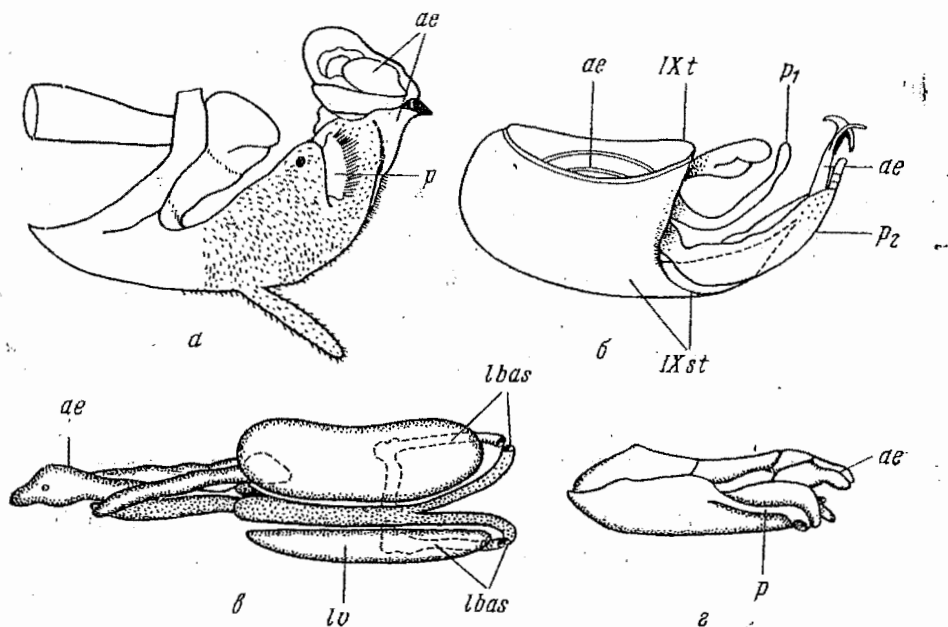


Рис. 55. Гениталии самцов *Notonecta glauca* L. (Notonectidae)

а, б — генитальная капсула; в, г — органы копуляции

общего (медиального) семепотока (ductus ejaculatorius) и придаточных желез, или мезодении. У всех *Nepomorpha* отсутствует *bulbus ejaculatorius* — расширенная часть переднего конца общего семепотока, имеющаяся у других клопов.

Правый и левый семенники состоят каждый из 4—7 фолликул или спермальных трубочек, которые связаны вместе общей перитонической оболочкой. Семенники обычно довольно сильно вытянуты, и вершинная часть их спирально завернута, как, например, у *Gelastocoridae*, а базальная неизогнутая часть пересекает поперек все брюшко. Фолликулярные полости каждой доли семенника впадают в единый боковой семепроток, представляющий собой простую, часто изогнутую тонкую трубку. У некоторых водных клопов (*Nepidae* и *Belostomatidae*) последняя в дистальной части образует расширение, именуемое семенным пузырьком (*vesicula seminalis*) (рис. 56). Левый и правый семепроток соединяются в один непарный общий семепроток в виде тонкостенной неправильно изогнутой длинной (особенно у *Ochteridae*) трубки, выходящей непосредственно в эдеагус. В основании семепотока в точке отхода боковых семепотоков открываются мезодении, отграниченные от них перитонической мембраной. У некоторых *Nepomorpha*, например у всех *Nepidae* и *Belostomatidae*, мезодении отсутствуют.

Генитальные и анальные придатки самок образованы восьмым — одиннадцатым сегментами и их придатками. Постгенитальные сегменты (десятый и одиннадцатый) расположены дорзально, сливаясь латерально и вентрально с седьмым сегментом. Десятый сегмент представлен лишь анальной трубкой, одиннадцатый — собственно анальным сегментом. Яйцеклад¹ (рис. 57) образован придатками восьмого и девятого сегмен-

¹ До недавнего времени в основном использовалась терминология составных частей яйцеклада насекомых, в частности полужесткокрылых, данная Снодграссом (Snodgrass, 1933, 1935). Однако в последнее время канадским энтомологом Скаддером был проведен ряд морфологических исследований структур яйцеклада как у насекомых в целом (Scudder, 1957, 1961a, б), так и у настоящих полужесткокрылых отдельно (Scudder, 1959). Им по-новому интерпретировалась структура яйцеклада у клопов, а также использовалась терминология, впервые данная Грас-

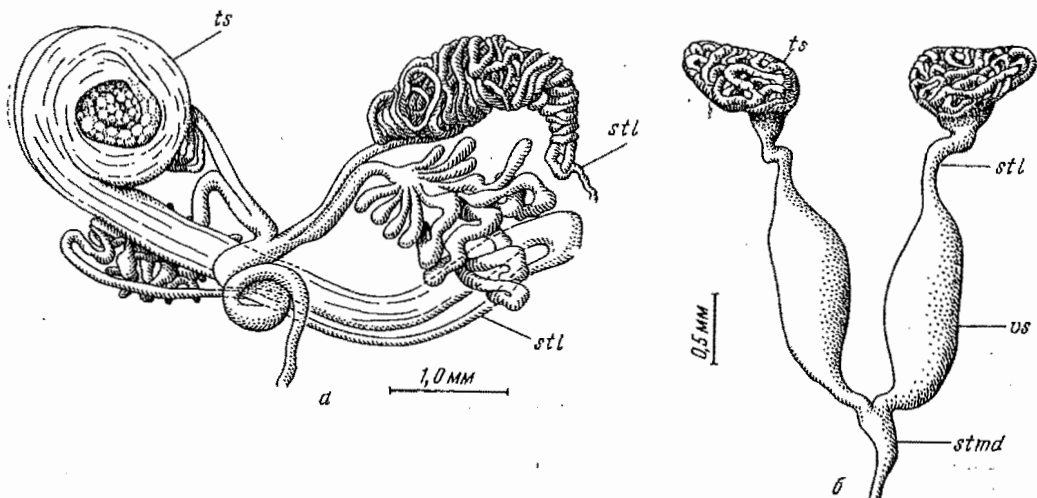


Рис. 56. Внутренние копулятивные органы самцов *Nepomorpha*
 а — *Gelastocoridae*; б — *Belostomatidae* (Пендерграст, 1957)

тов. Вентральные части сегмента, паратергиты, имеющие дыхальца, несут базальные склериты первой пары створок яйцекада, или гонококсы (=первые вальвиферы), от которых отходит дистальная часть створок, или гонапофизы (=первые вальвулы). Первая пара створок расположена вентрально и снаружи, образуя основную наружную часть яйцекада. Апикальная часть первых гонапофизов в связи с откладкой яиц в ткань растений иногда зазубрена и наиболее хитинизирована (*Notonectidae* и *Pleidae*). Вторая пара створок прикрепляется базальной частью, обозначаемой как вторые гонококсы (=вторые вальвиферы), от которой отходит дистальная часть створок, или вторые гонапофизы (=вторые вальвулы). Вершинная часть этих створок в очень редких случаях, например у *Naucoridae* и *Notonectidae*, также бывает зазубрена. Характерной особенностью яйцекада клопов является наличие более мощной первой пары гонококс по сравнению со второй. В некоторых случаях (*Aphelocheirinae*, *Anisopinae*, *Gelastocoridae*) вторые гонапофизы сильно редуцированы. Третья пара створок образована выростами вторых гонококс и носит название гоноплака (=третьи вальвулы). В большинстве случаев гоноплак хорошо развит, достигая максимальной величины у *Naucoridae*, *Helotrephidae*, *Ochteridae* и *Gelastocoridae*. Только у *Corixidae* он целиком редуцирован в связи с полным слиянием второй пары гонококс с девятым паратергитом. От девятого сегмента у клопов обычно отходит еще один склерит, так называемый гонангулум (=передняя, или треугольная пластинка), который причленяется изнутри к первым гонапофизам. У многих непоморф эта склеротизованная пластинка значительно редуцирована (*Ochteridae*, *Gelastocoridae*, *Belostomatidae*, *Helotrephidae*, *Corixidae*) или даже совсем отсутствует (*Pleidae*), но у *Nepidae*, *Notonectidae* и некоторых *Naucoridae* гонангулум хорошо развит.

Строение внутренних женских репродуктивных органов, в частности семеприемника, в ряде случаев также имеет определенное значение для характеристики крупных таксонов не только отдельных семейств, но даже семейств и подотрядов. Их строение у большинства полужесткокрылых в общем подчинено единому плану (рис. 58). В состав женских репро-

си (Grassi, 1887) и впоследствии разработанная Туксеном (Тухен, 1956). В данном случае мы предпочли принять терминологию, использованную в упомянутых работах Скаддера для полужесткокрылых, с указанием в скобках широко распространенных синонимов.

дуктивных органов входят латерально расположенные яичники, каждый из которых у непоморф состоит, как правило, из семи яйцевых трубок. От яичников отходят левый и правый латеральные яйцеводы, соединяющиеся в общий (медиальный) яйцевод, который у *Nepidae* и *Belostomatidae* обычно короткий. В свою очередь, яйцевод переходит в пузыревидную копулятивную сумку, или вагину, которая связана со сперматеккой (семяприемник) длинным и извилистым (*Gelastocoroidea*, *Naucoroidea*, *Notonectoidea*) или коротким изогнутым (*Nepoidea*) сперматекальным протоком. Сперматекка у большинства *Nepomorpha* узкая и длинная, в виде простой слабо изогнутой тонкостенной трубки, однако у *Gelastocoridae* она сильно расширена в вершинной части. У *Naucoridae*, *Corixidae* и *Ochteridae* вершина сперматекки с длинным дивертикулом, содержащим секреторные клетки, наиболее длинный вырост имеется у *Corixidae*. Полость сперматекки, как правило, выстлана тонкой полусклеротизованной кутикулой (интима). В некоторых случаях (у *Gerrhormorpha*) в сперматекке имеется второй проток, так называемый оплодотворяющий канал, через который проходит сперма к яйцам в общем яйцеводе через вагину. Аналогичный канал мы встречаем и в других отрядах, например у жуков семейства жужелиц (*Carabidae*).

Органы дыхания. Клопы имеют обычно 10 пар стигм и их трахейная система состоит из двух продольных дорзальных стволов, от которых отходят ветви, направленные к стигмам. Основные брюшные стволы не имеют поперечных сегментных ответвлений, которые присутствуют лишь у некоторых клопов (*Belostomatidae*) только в груди, редко в брюшке. Стигмы наземных и амфибиальных клопов снабжены замыкающими аппаратами различных типов. У водных они более или менее глубоко погружены в покровы, не имеют замыкающего аппарата, а закрывание их обеспечивается тонкой перфорированной мембраной или кружком гидрофобных щетинок. Водные виды имеют еще и другие особенности. Все стигмы у нимфы *Nera*, например, вентральные и расположены — одна на границе передне- и среднегруди (среднегрудная стигма), вторая — на заднегруди и третья пара — на границе брюшка с заднегрудью. Прочие стигмы лежат в плевральной складке последующего брюшного сегмента, которая образует дыхательную полость. У взрослых *Nera* пара заднегрудных стигм и первая брюшная перемещаются дорзально: имеется к тому же дыхательный сифон из двух симметричных половинок, соединенных с помощью мелких волосков. Для дыхания водяные скорпионы выставляют вершину сифона на поверхность воды и благодаря движению брюшных мышц-респираторов вгоняют и выгоняют воздух через десятую пару стигм, расположенную у основания сифона на проксимальной пластинке анального аппарата. Время от времени воздух, втягиваемый под надкрылья, достигает второй-третьей пары стигм, иногда — первой пары. Четвертая, пятая и девятая пары стигм взрослой *Nera* не функционируют, а шестая — восьмая связаны с чувствительными статическими органами. Только *Notonectidae* имеют девять пар стигм. Стигмы восьмого сегмента из них служат для дыхания (вдоха и выдоха), выдыхание производится также стигмами грудных сегментов. *Naucoris* дышит почти также; у него шесть первых пар брюшных стигм вентральные, седьмая пара лежит у основания восьмого сегмента. Воздух поступает не с вентральной стороны тела, а с дорзальной. Эти клопы соприкасаются с поверхностью воды дорзальной стороной своего брюшка. У гребляков (*Corixidae*), живущих у поверхности воды, дыхание осуществляется следующим образом: вдох — первыми брюшными стигмами, а выдох — всеми остальными стигмами брюшка и груди (Brocher, 1905). Гребляки в отличие от крупных водяных клопов с открытой трахейной системой захватывают воздух с исключительной быстротой, оставаясь на поверхности воды в течение лишь доли секунды. Такой способ дыхания позволяет им избегать

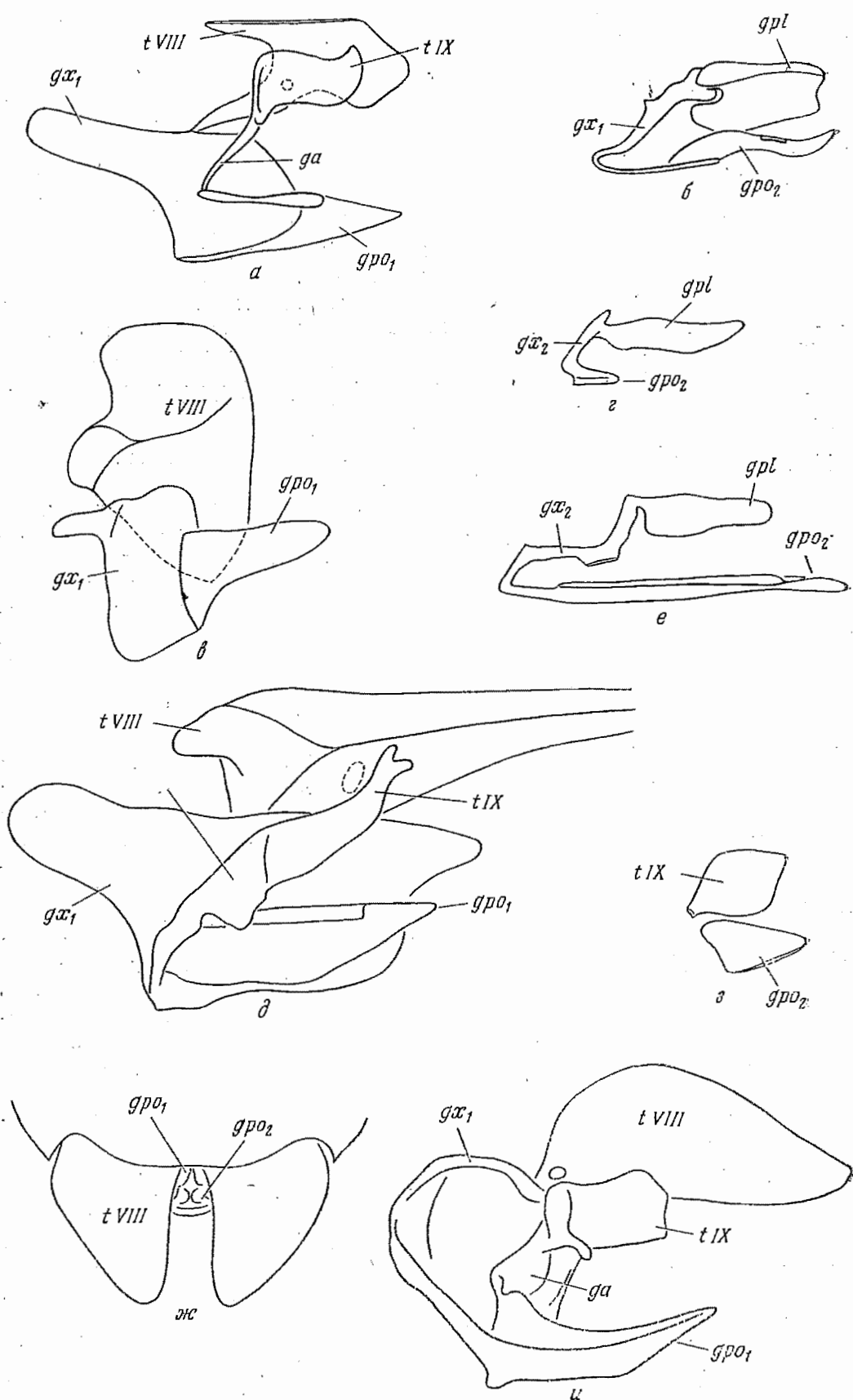
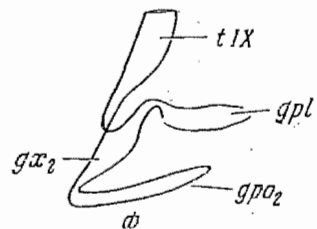
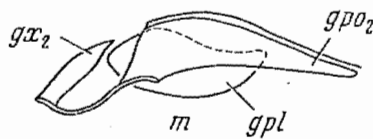
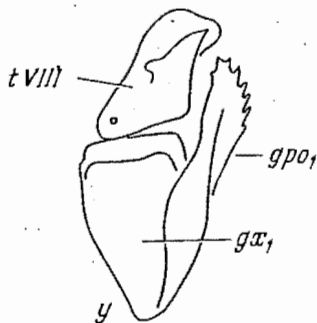
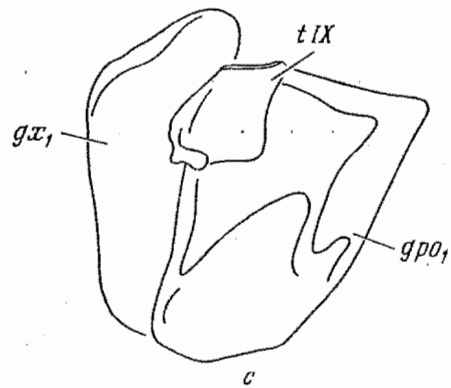
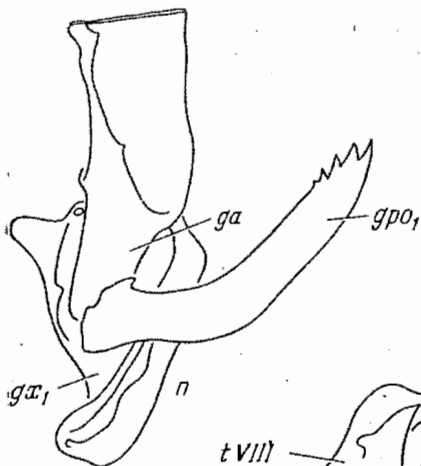
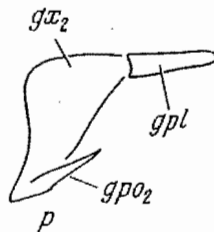
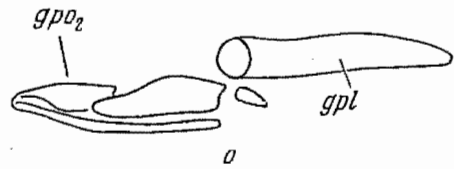
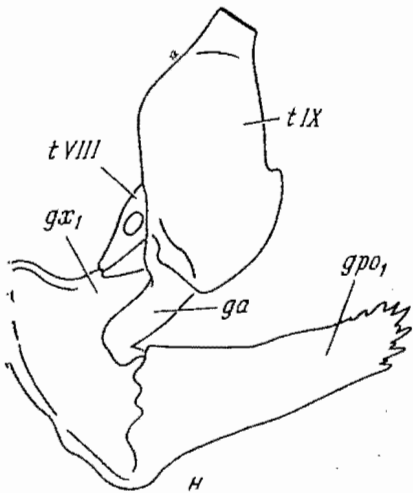
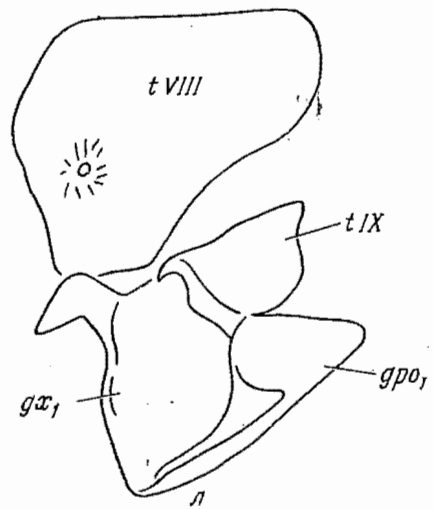
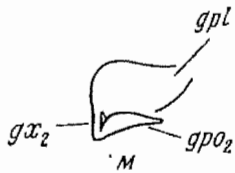
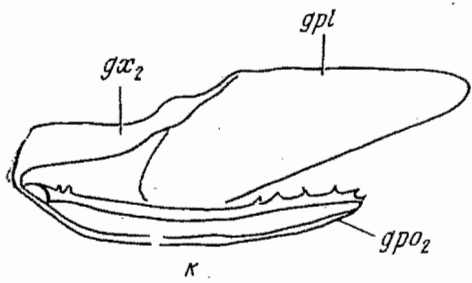


Рис. 57. Генитальные и анальные придатки самок *Nepomorpha*

a, б — *Ochterus marginatus* Latr. (Ochteridae);
в, г — *Nerthra grandicollis* Germ. (Gelastocoridae);
д, e — *Nepa cinerea* L. (Nepidae);

ж, з — *Sigara dorsalis* Leach. (Corixidae);
и, к — *Ilyocoris cimicoides* L. (Naucoridae, Naucorinae);



л, м — *Aphelocheirus montandoni* Horv. (Naucoridae, Aphelocheirinae);
 н, о — *Notonecta glauca* L. (Notonectidae, Notonectinae);

п, р — *Buenaantig one* Kirk. (Notonectidae, Anisopinae);
 с, м — *Neotrepes usingeri* Ch. (Helotrephidae);
 у, ф — *Plea minutissima* L. (Pleidae) (Скаддер, 1959)

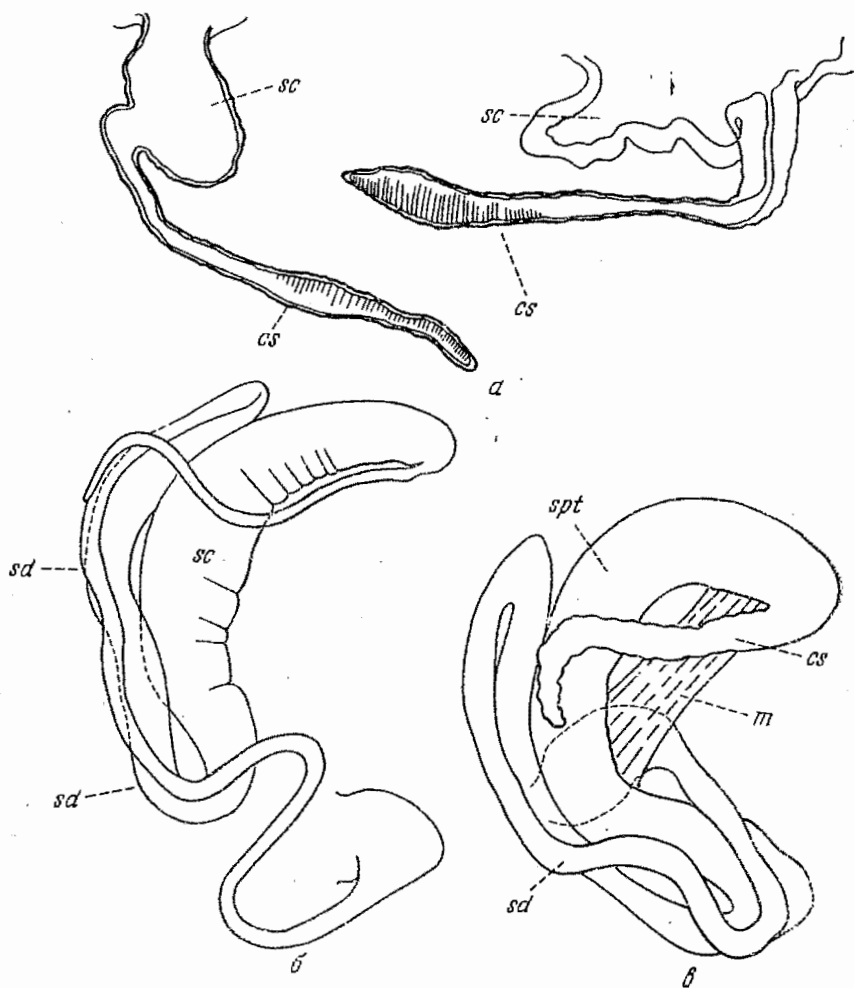


Рис. 58. Внутренние копулятивные органы самок *Neromorpha*
a — *Belostomatidae*; *б, в* — *Ochteridae* (Шендерграст, 1957)

нападений хищников. Для осуществления с мгновенной быстротой столь сложного процесса, как обновление воздуха в наружных грудных камерах I и II сегментов, под крыльями клопа и внутри его трахейной системы, служит сложная система мышц в области сегментов груди и двух первых сегментов брюшка. В момент прикосновения переднего конца тела кориксы к поверхности воды сильные вентральные мышцы брюшка сокращаются, изгибая его и открывая в области груди доступ атмосферному воздуху к органам дыхания (Larsen, 1954). Покровы водных клопов покрыты гидрофобными волосками, смазанными восковым секретом. На поверхности тела часто имеются дыхательные камеры и воздушные мешки. На вентральной поверхности брюшка *Notonectidae* имеются ряды густых волосков (два ряда посредине и по два боковых). Эти волоски расположены таким образом, что образуют подобие канала справа и слева, которые используются обычно для выдыхания (рис. 59). Воздух накапливается в полостях, так называемых воздушных резервуарах, расположенных на боках груди, под передними ногами, а также под переднеспинкой или под надкрыльями (*Naucoridae*, *Notonectidae*, *Corixidae*, *Belostomatidae*). Этот воздух, уже использованный и обедненный кислородом, содержится как газовый резерв и играет гидростатическую роль.

Corixidae при плавании с помощью задних ног направляют ток воды, который обогащает грудной запас воздуха кислородом. Эти движения ног рефлекторно вызываются накоплением углекислоты в теле насекомого. У таких хороших пловцов, как представители семейств *Naucoridae*, *Notonectidae*, *Corixidae* и *Belostomatidae*, этот запас воздуха, кроме гидростатической роли, выполняет функцию запаса кислорода и обновляется за счет диффузии его из воды. Кислород из воздушного пузыря адсорбируется и замещается CO_2 ; O_2 , растворенный в воде, имеет большее давление, чем в пузыре, тогда как давление азота почти то же; поэтому O_2 в пузыре может обогащаться. Азот в конце концов растворяется в воде, и насекомое всплывает для получения нового запаса азота, а также кислорода. Опыты показывают, что *Notonecta* живет 6 час. в воде, содержащей атмосферный воздух и около 35 мин. в воде, где имеется растворенный кислород и отсутствует азот. Следовательно, в отсутствие азота насекомое не может получить кислород, необходимый для дыхания. Если же водного клопа поместить в воду, содержащую только азот, то продолжительность пребывания под водой сокращается до 5 мин. (Poisson, 1951). Всплытие на поверхность имеет особенности, которые варьируют у разных водных полужесткокрылых *Naucoris* предпочитает жить в воде, богатой кислородом, но при пополнении воздушного запаса вода проникает в трахеи; при низком содержании кислорода вода в трахеи не попадает. У *Corixidae* и *Notonectidae* наблюдается уменьшение объема запаса воздуха, так как они выделяют небольшое количество углекислоты в воду.

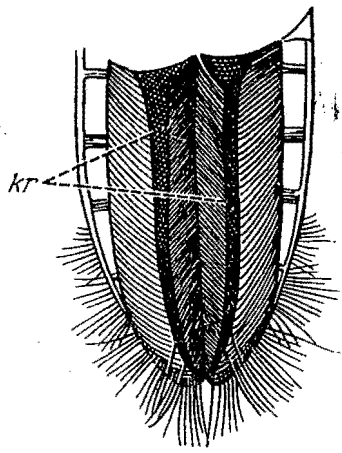


Рис. 59. Вентральная сторона брюшка *Notonecta* (Пуассон, 1951)

Вокруг стигм имеются кольца гидрофильных волосков снаружи и гидрофобных внутри. Когда насекомое поднимается на поверхность воды, поверхностное натяжение вызывает сжатие наружного гидрофильного кольца и позволяет воздуху проникать в стигму. Во время плавания кольцо замыкает воздушную камеру и гидрофобное кольцо препятствует проникновению воды в стигмы. Дыхание молодых нимф водных клопов в общем кутикулярное. Нимфы *Aphelocheirinae* являются бентосными, подобно имаго, но лишены запаса воздуха на грудной поверхности, который имеется у имаго, и их дыхание до последней нимфальной стадии осуществляется исключительно через кутикулу. У взрослых форм вокруг каждой стигмы имеется розетка, в центр которой выходит трахея. Розетка образована из хитинизированных экзокутикулярных трубочек, снабженных мельчайшими порами. В центре розетки иногда имеется щель — вариант примитивной стигмы. Водные клопы имеют так называемый газовый пластрон на груди, содержащий постоянный запас воздуха; газовый пластрон окружен мелкой гидрофобной волосистостью, густо покрывающей стернит. Кислород пластрона диффундирует в трахеи через крохотные отверстия маленьких стигмальных трубочек.

СТРОЕНИЕ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ

Яйца водных полужесткокрылых очень хорошо различаются в каждом семействе (рис. 60). Наиболее характерным элементом яиц клопов является крышечка, расположенная на верхнем полюсе и открывающаяся при выходе из яйца нимфы (рис. 61). Весьма своеобразны яйца у современных гребляков (*Corixidae*), прикрепляющиеся к субстрату осо-

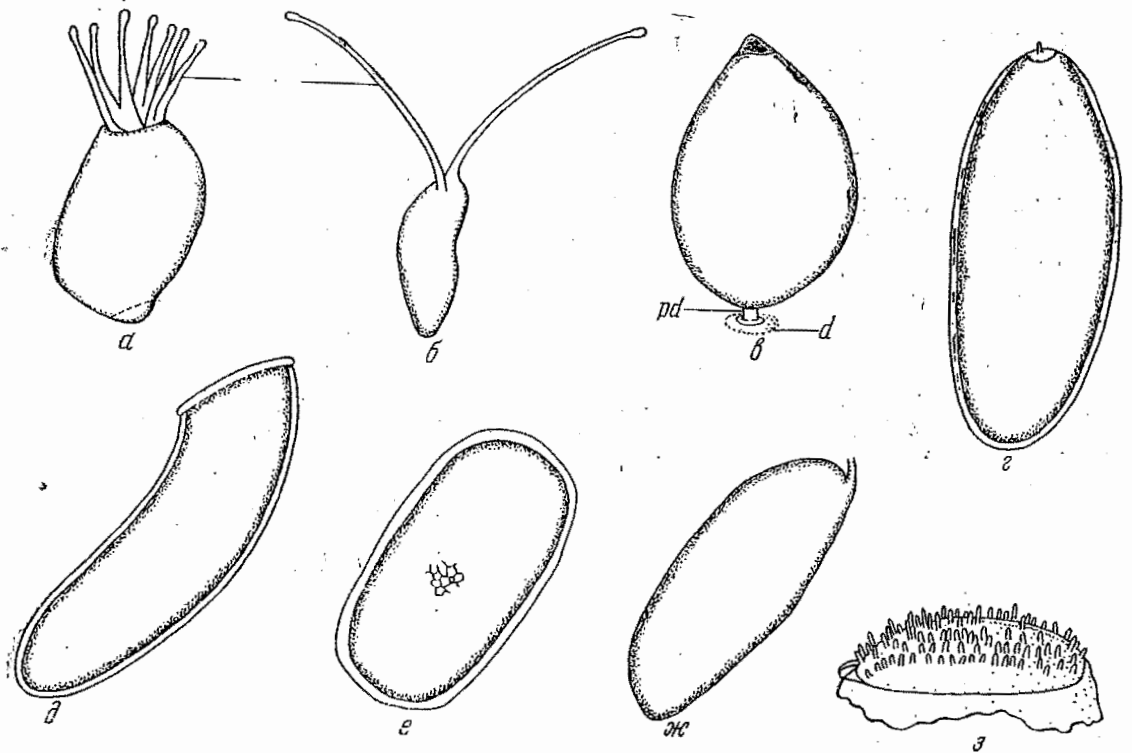


Рис. 60. Яйца *Nepomorpha*

- а — *Nepa cinerea* L. (Nepidae, Nepinae);
 б — *Ranatra linearis* L. (Nepidae, Ranatrinae);
 в — *Sigara striata* L. (Corixidae);
 г — *Ilyocoris cimicoides* L. (Naucoridae, Naucorinae);
 д — *Aphelocheirus aestivalis* Fabr. (Naucoridae, Aphelocheirinae);
 е — *Notonecta glauca* L. (Notonectidae, Notonectinae);
 ж — *Anisops surdea* H.—S. (Notonectidae, Anisopinae);
 з — крышечка яйца *Micronecta scholtzi* Fieb. (Corixidae) (Пуассон, 1957)

бым клейким диском на ножке. Однако чаще яйцо приклеивается клейким секретом придаточных желез или вводится в растительную ткань, как, например у многих *Notonectidae*, некоторых *Naucoridae* и *Nepidae*. Одни представители семейства *Notonectidae*, например *Notonecta glauca* L., погружают каждое яйцо под углом на $\frac{3}{4}$ его длины в водное растение (рис. 62), другие, например *Notonecta maculata* F., приклеивают прямо на поверхность субстрата (Poisson, 1957). Представители *Pleidae* вводят яйца в одно место прямо в ткань растения, так же как и некоторые плавты (*Ilyocoris cimicoides* L.), однако другие (*Naucoris maculatus* F.) кладут каждое яйцо изолировано внутрь растения. Некоторые *Naucoridae* (*Aphelocheirus*) откладывают яйца на раковины пластинчатожаберных моллюсков или под камнями на дне (Poisson, 1957).

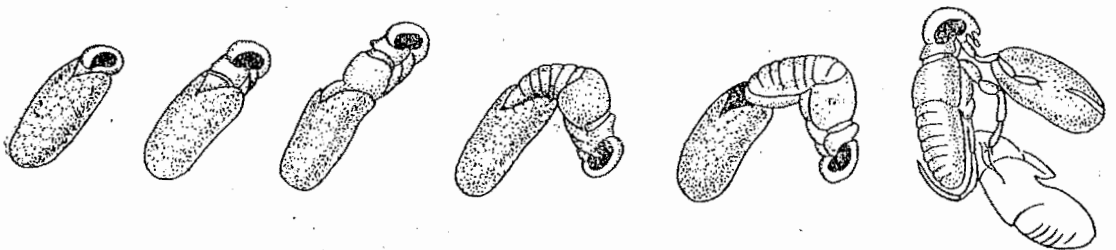


Рис. 61. Выход нимфы из яйца *Notonecta maculata* Fabr. (Вебер, 1930)

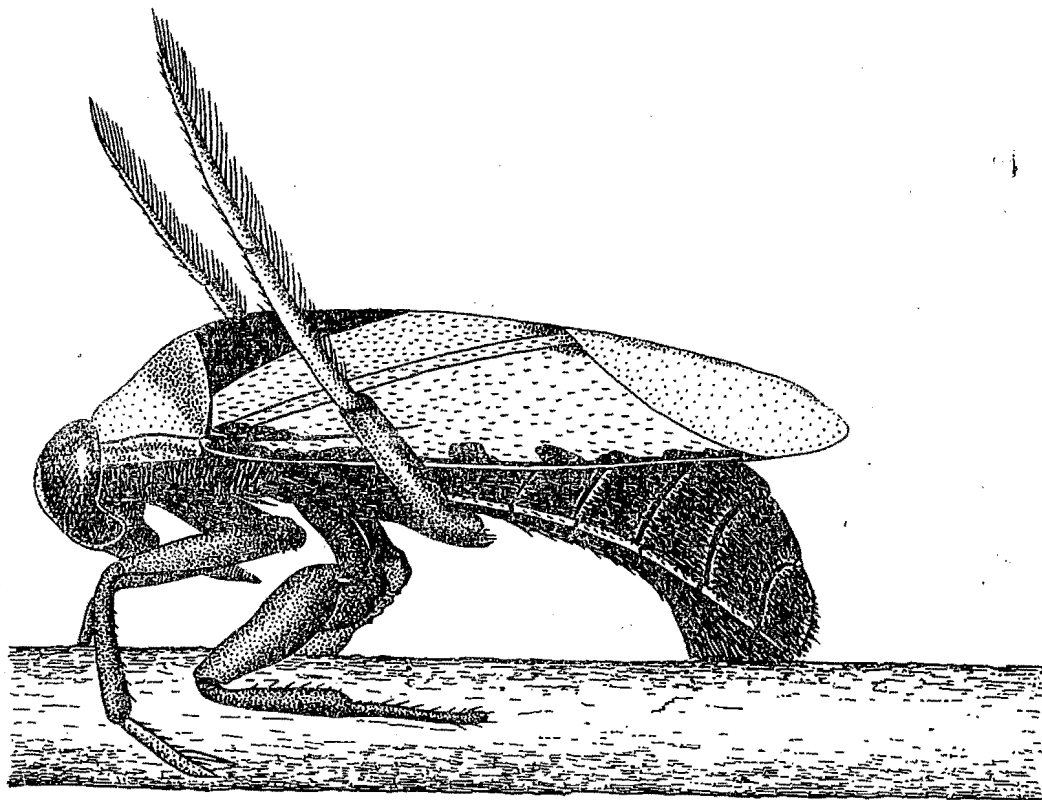


Рис. 62. Откладка яиц *Notonecta glauca* L. (Йордан, 1950)

В некоторых случаях яйца откладываются непосредственно на спинную поверхность тела самцов (многие *Belostomatidae*) и находятся здесь в течение 10—12 дней вплоть до вылупления нимф (Chen, Young, 1943). Эти яйца обычно приклеиваются к надкрыльям и щитку особым составом, не растворимым в воде (рис. 63).

Нимфы (рис. 64). Процесс отрождения у некоторых водных клопов, например у *Trichocorixa pajas* Kirk. (*Corixidae*), связан с осмотическим

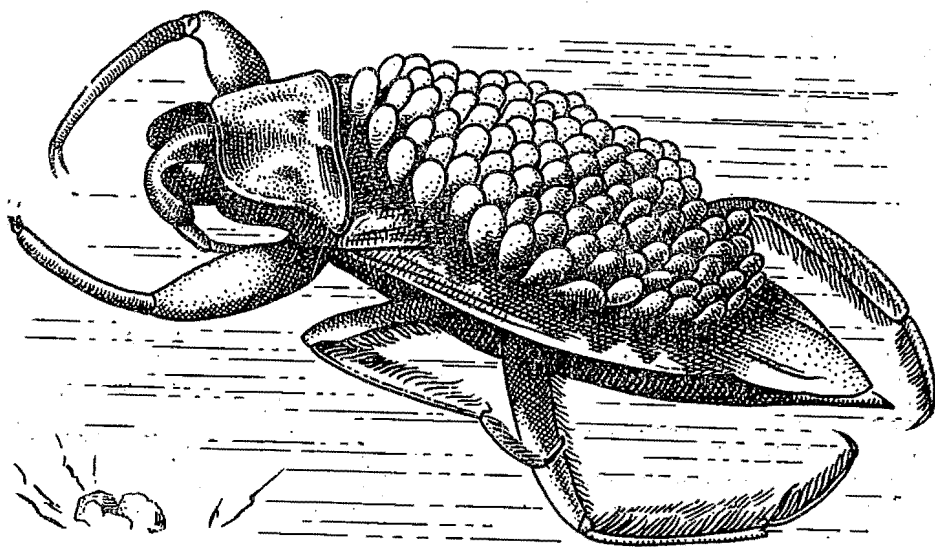


Рис. 63. С созреванием яиц на спине у самца *Hydrocyrius columbiae* Spin. (Пуассон, 1951)

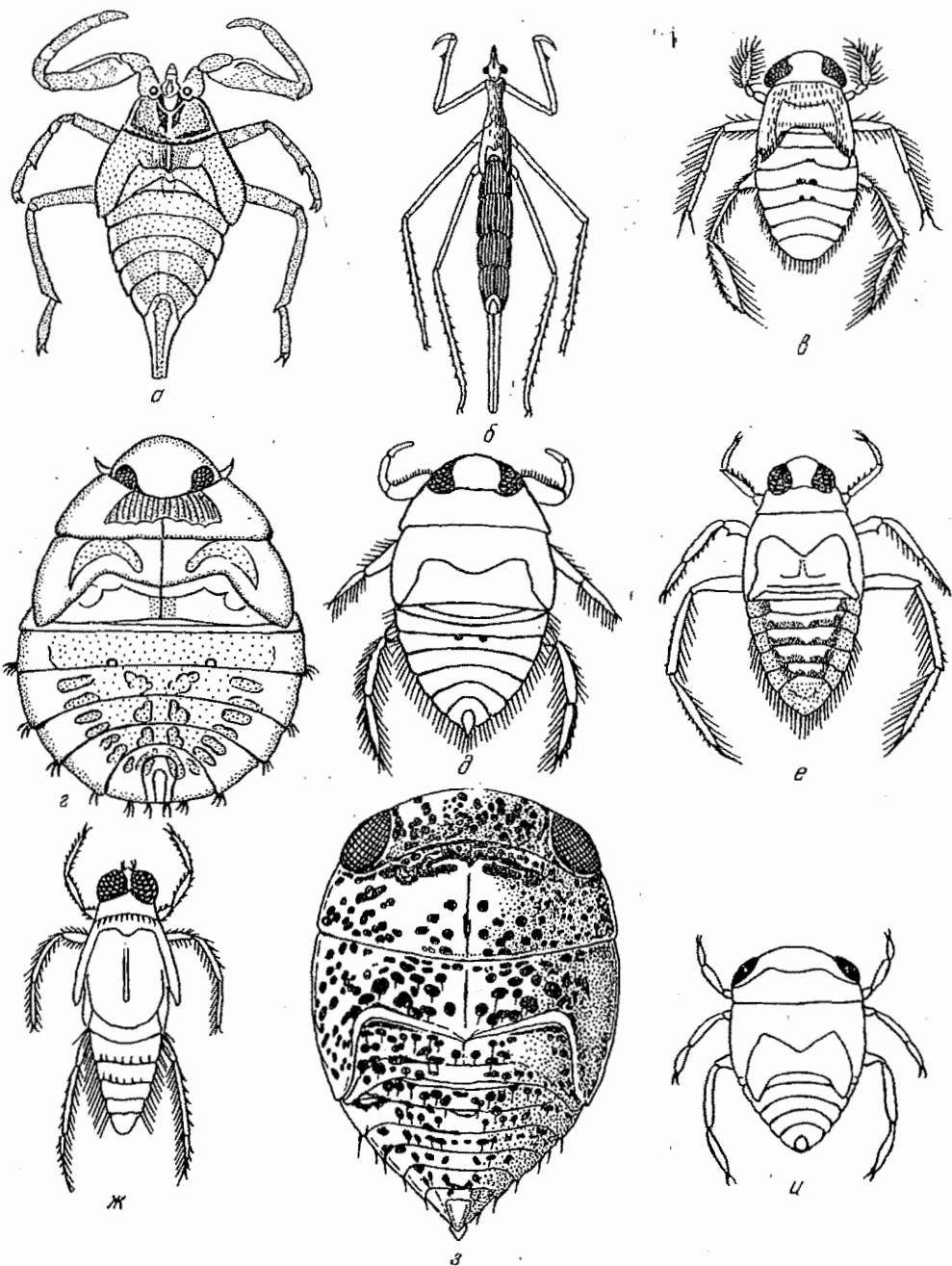


Рис. 64. Нимфы *Nepomorpha*

а — *Nepa cinerea* L. (Nepidae, Nepinae);
 б — *Ranatra linearis* L. (Nepidae, Ranatrinae);
 в — *Corixa punctata* Ill. (Corixidae);
 г — *Aphelocheirus aestivalis* Fabr. (Naucoridae, Aphelocheirinae);
 д — *Ptyocoris cimicoides* L. (Naucoridae, Naucorinae);

е — *Notonecta glauca* L. (Notonectidae, Notonectinae);
 ж — *Anisops sardea* H.—S. (Notonectidae, Anisopinae);
 з — *Tiphotrephes indicus* Dist. (Helotrephidae);
 и — *Plea minutissima* L.
 (а — ж, и — Пуассон, 1957; з — Есаки и Чайна, 1928).

расширением пузыря внутри яйца впереди головного конца нимфы. Расширяющийся пузырь разрывает хорион. Затем нимфа начинает энергично заглатывать воду, увеличивается в размерах и, надавливая на пузырь, разрывает его стенки. Процесс завершается освобождением нимфы от окружающих оболочек и выходом из яйца (Davis, 1965).

Различно положение и степень развития пахучих желез. У имаго они расположены в заднегруди (метаторакальные), у нимф — на брюшке (абдоминальные). У имаго дорзоабдоминальные пахучие железы всегда полностью редуцированы. Количество абдоминальных желез среди нимф также неодинаково. У *Cogixidae* выделительные поры желез расположены на заднем крае третьего — пятого тергитов брюшка. У *Naucoridae*, *Helotrephidae* и *Pleidae* пахучие железы сохранились лишь на третьем тергите брюшка. У *Nepidae* и *Notonectidae* в личиночной стадии абдоминальные железы отсутствуют совсем.

Нимфы водных клопов еще слабо изучены, и имеются лишь самые общие сведения о них (Poisson, 1951, 1957; Кириченко, 1940, 1951; Тейдзо, 1959 и др.). В этом отношении представляет некоторое исключение работа Коббена и Моллера по нимфам *Cogixidae* Голландии (Cobben, Moller, 1960), где достаточно подробно даны описания и сравнительная характеристика всех нимфальных стадий гребляков.

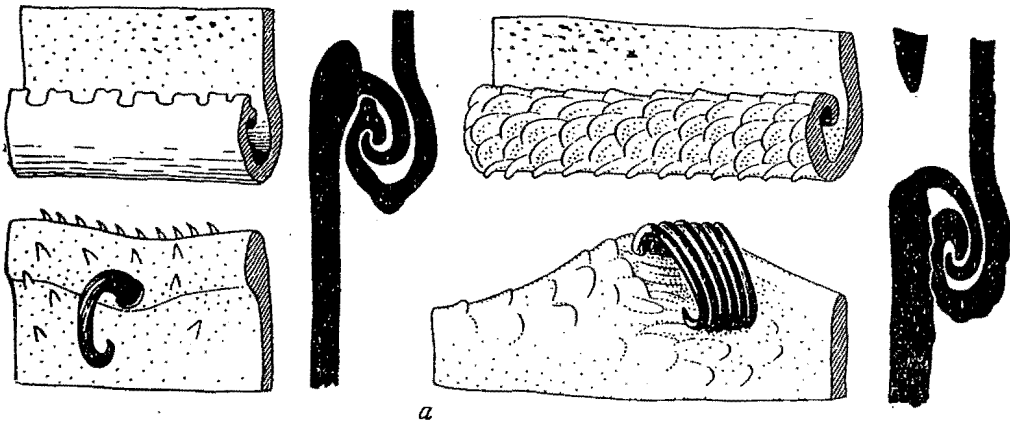
СИСТЕМА ИНФРАОТЯДА НЕРОМОРФНА И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ОБЩЕЙ КЛАССИФИКАЦИИ HETEROPTERA

Филогенетическая естественная система отряда полужесткокрылых разработана пока неудовлетворительно. Существует ряд невыясненных вопросов, касающихся отличий отряда Heteroptera от другого близкого родственного отряда равнокрылых — Homoptera, деления отряда на подотряды и надсемейства и выяснения их истинных филогенетических связей.

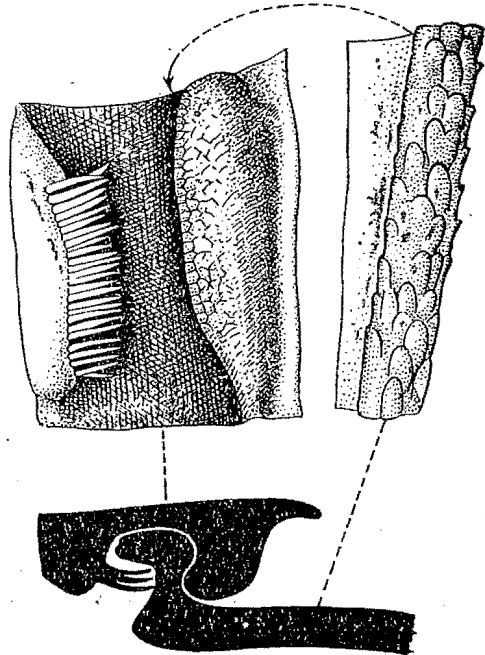
На основе морфологических работ последних лет (Carayon, 1950, 1954; Southwood, 1955; Benwitz, 1956; Pendergrast, 1957; Snodgrass, 1960; Miyamoto, 1961; Parsons, 1959, 1960, 1962, 1963, 1964, 1966, 1967; Cobben, 1968), возможно, по крайней мере, по трем аноморфным признакам надежно разделить Homoptera и Heteroptera. Первый и, на наш взгляд, наиболее важный отличительный признак отряда настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) заключается в отсутствии опорного скелета головы — тенториума (выростов внутренних стенок головной капсулы) и наличии лишь одного опорного образования эпикраниума — гипофарингеальных крыльев. Вторым признаком отряда является присутствие особого склеротизованного образования каудальной стороны эпикраниума, так называемого постгенального моста (более известен в научной литературе под названием «гуля» и «гулярная пластинка», об ошибочности применения которых см. гл. III), отсутствующего у равнокрылых. Третья особенность Heteroptera заключается в ином строении сцепок переднего и заднего крыльев по сравнению с Homoptera (рис. 65). Существуют также и другие (в основном экологические) важные различия этих отрядов, например существование настоящих водных форм, весь цикл развития которых целиком проходит в воде, и зоофагия многих групп Heteroptera, не говоря уже о настоящих эктопаразитах (Cimicidae и Polycetidae). Что касается остальных обычно указываемых морфологических особенностей, например деления надкрыльев на кожистую и перепончатую части, положение надкрылий относительно друг друга, формы тела, размеров и т. п., то все эти черты наблюдаются у разных представителей обоих отрядов. Все вышеуказанное лишнее раз подчеркивает генетическую близость рассматриваемых отрядов и, как следствие этого, трудность строгого их деления. Видимо, по этой причине некоторыми авторами и, в частности, в новейших работах Гудчайлда (Goodchild, 1966) и Коббена (Cobben, 1968) отряды Heteroptera и Homoptera рассматриваются только как подотряды. Правда, в малоизвестной работе Верхёфа «Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und Homoptera» (Verhoeff, 1893) Homoptera и Heteroptera рассматриваются даже как класс Hemiptera s. Rhynchota, а для равнокрылых и разнокрылых предлагается соответственно ранг подкласса, что, конечно, является явным преувеличением.

Переходя к обсуждению деления отряда полужесткокрылых на подотряды, следует сразу подчеркнуть, что подавляющее большинство современных авторов старается не проводить такого деления и ограни-

чивается лишь характеристикой семейств, надсемейств и в общем серий надсемейств. История деления отряда полужесткокрылых на подотряды (группы) и связанного с этим установления их экологических форм начинается с Латрейля (Latreille, 1802, 1825), разделившего клопов на две группы: «Hydrocorises», или водные клопы, и «Geocorises», или наземные клопы. Позднее Дюфур (Dufour, 1833) выделил еще одну группу — «Amphibioscorises», в которую включил и настоящих водных Corixidae. Однако Бёрнер (Börner, 1904) исправил эту ошибку, выделив гребляков в самостоятельную группу *Sandaliorrehyncha*. Разделение полужесткокрылых по строению антенн на 2 группы (Cryptocerata и Gymnocerata) впервые было осуществлено Фибером (Fieber, 1861). Такому подразделению следовали и некоторые другие авторы, особенно Ройтер (Reuter, 1912), Батлер (Butler, 1923), Бёрнер (Börner, 1934), Бейер (Beier, 1938), Пуассон (Poisson, 1951), Обенбергер (Obenberger, 1958) и некоторые другие. Правда, Пуассон (Poisson, 1957) впоследствии отказался от такого принципа деления Heteroptera, не предложив, однако, другой системы. В вышеупомянутой работе Верхёфа (Verhoeff, 1893) по сравнительному изучению



а



б

Рис. 65. Сцепки передних и задних крыльев

а — Homoptera; б — Heteroptera (Вебер, 1930)

брюшных сегментов (главным образом I, II, VIII—X) самок Homoptera и Heteroptera, а также на основании анализа ряда прежних морфологических работ автор тоже предложил разделить всех клопов на две группы (подкласса): Hydrohynchota (Cryptocerata) и Gymnocerata. Причем, в первую группу были помещены все настоящие водные полужесткокрылые в качестве 4 отрядов: Corisaeformia (Corisidae), Notonectaeformia (Notonectidae), Naucoriformia (Naucoridae) и Nepaeformia (Nepidae, Belostomatidae). Против такого подхода к разделению Heteroptera возражал Киркальди (Kirkaldy, 1907, 1909), который разделил всех полужесткокрылых по способу сочленения тазиков ног на 2 группы (фаланги). Trochalopoda (с вращающимися тазиками) и Pagiopoda (с тазиками, подвижными в одной плоскости). В первую группу Киркальди поместил надсемейства «Cinicoidea» и «Nepoidea», последнее из которых содержало крайне разнородные и далекие друг от друга семейства: Nabidae, Geridae, Reduviidae, Nepidae, Phymatidae и Elicosephalidae. Во второй группе было создано также 2 надсемейства — «Mirioidea» и «Notonectoidea». К последнему из них причислялись Saldidae, Ochteridae, Naucoridae, Belostomatidae, Corixidae и Notonectidae. Как видно из этого списка, надсемейство Notonectoidea также является искусственным и не совсем удачным. Признания последующими гемиптерологами система Киркальди не получила.

Более естественное объединение семейств клопов было осуществлено Ройтером, учитывая его обзоры всей системы полужесткокрылых (Reuter, 1910, 1912). К этому времени разделение отряда на отдельные семейства в основном уже было проведено (Handlirsch, 1906—1908), и схема Ройтера насчитывала тогда уже 40 семейств (не считая Peloridiidae).

В работе 1910 г. Ройтер (Reuter, 1910) еще не делит полужесткокрылых на 2 подотряда, но уже устанавливает основные надсемейства и серии жизненных форм. Не обсуждая подробно его схему, поскольку в русской литературе она уже была подвергнута анализу (Кириченко, 1951), укажем только на то, что наш инфраотряд Nepomorpha входил в серию Hydrobiotica в виде двух надсемейств: Ochteroidea, включавшего Ochteridae, Gelastocoridae и Peloridiidae¹, и Notonectoidea с семействами Nepidae, Belostomatidae, Naucoridae, Notonectidae и условно Corixidae.

Схема Ройтера была основана, главным образом, на отсутствии или присутствии глазков и аролий, форме и структуре яиц, а также строения стернальных склеритов. Правда, значение этих признаков оспаривалось некоторыми последующими авторами, которые указывали на изменчивость стернальных структур в зависимости от развития крыльев (McAtee, 1924, 1925, 1926; McAtee, Malloch, 1933), трудности использования формы яиц для филогенетических построений (Ekblom, 1929), а также на малую достоверность структуры аролий для указанных схем (Meurers 1924; Holway 1935). Однако, несмотря на приведенные возражения, ройтеровские серии полужесткокрылых с небольшими изменениями использовались различными авторами (Oshanin, 1912; Singh-Pruthi, 1925; Esaki, China, 1929, и др.).

Впоследствии Ройтер (Reuter, 1912) четко разделяет отряд полужесткокрылых на 2 подотряда: Geocorisae (наземные) и Hydrocorisae (водные). В подотряде водных клопов им выделяется 4 надсемейства: Litoralia (Gelastocoridae, Ochteridae), Nepaeformis (Nepidae, Belostomatidae, Naucoridae), Notonectaeformis (Notonectidae, Pleidae) и Corixoidea (Corixidae). Последнее семейство Ройтер, следуя Бёрнеру (Börner, 1904), снова выделил в особую серию Sandaliorrhyncha. Помещение литоральных Ochteridae и Gelastocoridae в группу водных клопов было принято впоследствии Бейером (Beier, 1938).

¹ Peloridiidae позднее Чайна справедливо отнес к Homoptera (China, 1929).

Ошанин (Oshain, 1912) в каталоге палеарктических полужесткокрылых, придерживаясь в основном системы Ройтера, распределил непоморф в 2 серии: *Sandaliorrhyncha* (Corixidae) и *Hydrobiotica*. Наземные были отнесены к пяти другим сериям: *Trichoteloceras*, *Anonychia*, *Onychiophora*, *Phloeobiotica* и *Polyneuria*, причем в последнюю вошли все *Gerroidea*.

В дальнейшем Чайна (China, 1933) составил схему (дендрограмму) родственных отношений семейств всех настоящих полужесткокрылых, получившую впоследствии достаточно широкое распространение. В этой схеме показан общий ствол *Nepoidea* и *Naucoroidea*, расхождение которых по времени отмечается лишь в виде позднейшего процесса. Как показал наш последующий анализ этих групп, такое тесное сближение *Nepoidea* к *Naucoroidea* вряд ли целесообразно¹.

Другой существенный момент в схеме Чайна — отделение ветви *Corixoidea* уже после расхождения стволов *Nepoidea* — *Naucoroidea* и *Notonectoidea*. Едва ли это соответствует действительности. Как показано нами дальше, большая филогенетическая близость двух последних надсемейств и обособленность *Corixidae* несомненны. Мнение об отхождении *Nepidae* и *Belostomatidae* от литоральных *Gelastocoridae* в общем правильно и поддерживалось впоследствии многими авторами (China, 1955; Miyamoto, 1961; Parsons, 1965), однако в деталях схема Чайна требует поправок (см. ниже). Возникновение *Saldidae* и *Ochteridae* через специализированные *Gelastocoridae*, по нашему мнению, вряд ли приемлемо. Работой Миямото (Miyamoto, 1961) по сравнительной анатомии пищеварительных органов отряда полужесткокрылых достаточно убедительно показано наиболее примитивное состояние *Saldidae*, не только по сравнению с настоящими водными (= *Hydrocorisae*) и полуводными (= *Amphibiocorisae*) клопами, но и, по-видимому, с другими *Heteroptera* вообще. В целом схема Чайна представляет в настоящее время лишь исторический интерес.

Также лишь историческое значение имеют схемы Есаки и Чайна (Esaki, China, 1927, 1928), посвященные классификации полужесткокрылых, связанных с водой. В них авторы сгруппировали семейства в 4 серии. Наиболее искусственной и разнородной оказалась серия *Telmatobia*. Помещенное в нее семейство *Leptopodidae* лишь отчасти является литоральным, хотя предки его, по-видимому, существовали в прибрежных условиях а «семейство» *Velocipedidae* (= *Scotomedidae*) является в действительности лишь подсемейством не родственного водным клопам семейства *Nabidae* (Кириченко, 1951; Кержнер, 1966), не говоря уже о том, что эти семейства, а также *Saldidae* не родственны другим членам группы *Hydrocorisae* (в понимании Чайна). Предварительно предложенная в 1927 г. серия *Serphalonotera*, включающая единственное семейство *Helotrephidae* (s. lato), была уже в работе 1927 г. включена Есаки и Чайна в серию *Hydrobia*, куда входили все остальные семейства водных клопов. Семейство гребляков (*Corixidae*) оставлено в особой серии *Sandaliorrhyncha*. И, наконец, с этими же группами была сближена серия *Phanortocorisae* со своеобразным семейством *Peloriidae* — примитивные *Heteroptera* особого подотряда *Coleorrhyncha* (China, 1929; Evans, 1941).

В следующей работе эти авторы (Esaki, China, 1927) объединили семейства водных клопов (*Hydrocorisae*) несколько по другому принципу, выделив надсемейства *Nepoidea* (*Nepidae*, *Belostomatidae*), *Notonectoidea* (*Notonectidae*, *Naucoridae*, *Aphelocheiridae*) и *Pleoidea* (*Pleidae*, *Helotrephidae*). Сюда же были отнесены и литоральные *Ochteridae* и *Gelastocoridae* под названием *Telmatobia*, куда включены были также *Saldidae* и *Leptopodidae*. Как показал наш анализ семейственных признаков этой

¹ О более точном времени расхождения различных филогенетических ветвей (стволов) по схеме Чайна судить трудно, поскольку на ней отсутствует обозначение геологического времени.

группы клопов, близость Notonectidae с Pleidae более очевидна, и объединение этих семейств в одно надсемейство является естественным.

Батлер (Butler, 1923) в монографии по биологии Heteroptera, следуя Латрейлю, разделил отряд полужесткокрылых на 2 основные группы: Cryptocerata и Gymnocerata.

Экблум (Ekblom, 1929), используя ранее упомянутые схемы Дюфура (Dufour, 1833) и Бёрнера (Börner, 1904), на основе строения ротового аппарата разделил всех клопов на 4 группы: Geocorisae, Hydrocorisae, Sandaliorrhyncha и Amphibioscorisae. Автор считал наиболее близко стоящими к предкам Heteroptera по общему строению и образу жизни прибрежных представителей семейства Saldidae. Исходя из особенностей строения ротового аппарата (мандибулярных и максиллярных сочленений) и литорального образа жизни, Экблум впервые более или менее обоснованно показал филогенетически исходное положение гипотетических Protosaldidae.

Синг-Прути (Singh-Pruthi, 1925) сделал попытку классифицировать семейства настоящих полужесткокрылых на основе строения копулятивного аппарата самцов. В предложенной им схеме все Heteroptera распадаются по типу гениталий на 2 большие группы: более примитивным, редуцированным типом обладают все Hydrocorisae, Amphibioscorisae и Cimicomorpha, пентатомидным же все остальные Geocorisae, а также Leptorodoidea. Этот метод классификации семейств, по-видимому, не совсем удачен вследствие явной односторонности анализа и наличия конвергентных черт в строении мужского копулятивного аппарата, однако, представляет известный интерес. Существование конвергенции в строении мужских репродуктивных органов и противоречивость основанных на их изучении выводов относительно родственных связей семейств полужесткокрылых хорошо видно в работах Пендерграста (Pendergrast, 1957) и Кумара (Kumar, 1961).

Заслуживает внимания схема взаимоотношений семейств полужесткокрылых, построенная Спунером (Spooner, 1938) на основе особенностей эпикраниальных структур имагинальных и нимфальных фаз. Несмотря на гипотетичность выводов и известные морфологические неточности, эта схема интересна. Так, семейство гребляков (Corixidae) признается очень изолированной и высокоспециализированной группой, представляющей особую серию Sandaliorrhyncha. По форме предналичника (anteclypeus) гребляки предположительно сближаются с Saldidae, Hydrocorisae представляют собой единую группу, объединяющую 4 семейства: Nepidae, Belostomatidae, Naucoridae и Notonectidae. По типу строения мандибулярных рычажков (см. морфологическую часть), Nepidae и Belostomatidae объединяются в одну группу, имеющую трехветвистый рычажок, Naucoridae — в другую, с узким и петлеобразным рычажком и, наконец, Notonectidae — в третью (рычажок состоит из двух частей).

Семейства Gelastocoridae (=Nerthridae) и Ochteridae (=Pelogonidae) Спунер включил в серию Amphibioscorisae вместе с полужесткокрылыми, обитающими на водной поверхности (Gerridae, Veliidae, Hydrometridae и др.). За основу такого объединения было взято наличие эпифарингеального выроста и форма мандибулярных рычажков. Однако у Ochteridae и Gelastocoridae этот выrost очень короткий и тип рычажка иной (рычажок не квадратный, а почти треугольный). По целому ряду апоморфных морфологических признаков (внутренний скелет головы, строение грудных склеритов и т. п.), а также по образу жизни, как на это указывал и Кириченко (1951), эти древние семейства хорошо отличаются от серии Amphibioscorisae, представляющей основной древний ствол непоморф в широком смысле. Впрочем, не исключена возможность обособления (см. ниже) надводных клопов (Gerroidea) от охтероподобных предков.

По форме предналичника с расширенными дистальными краями автор сближает литоральные семейства Ochteridae и Gelastocoridae с водными Naucoridae и Notonectidae, высказывая мнение (впоследствии поддержанное Парсонс) о том, что они являются промежуточными формами между Hydro- и Amphibiocoridae.

В 1955 г. Чайна (China, 1955) предложил новую, более разработанную и обоснованную филогенетическую схему семейств водных полужесткокрылых. В основе филогенетического ствола Hydrocorisae он поставил наиболее генерализованные семейства Ochteridae и Gelastocoridae. Далее в схеме располагаются Naucoridae, от которых самостоятельно отходят Nepidae, Belostomatidae и Corixidae, а также общая ветвь Helotrephidae, Pleidae и Notonectidae (более подробно см. дальше).

Несомненная принадлежность Ochteridae и Gelastocoridae к Nepomorpha (= Hydrocorisae) и их родство друг с другом окончательно доказано Миямото (Miyamoto, 1961) на основе анатомического изучения строения кишечного тракта представителей 36 семейств Heteroptera, Пендерграсом (Pendergrast, 1957), изучавшим строение репродуктивных органов, а также Парсонс (Parsons, 1959, 1960, 1965, 1966), детально исследовавшей структуру головной капсулы Nepomorpha. Чайна также отмечает обособленность Corixidae в рамках Hydrocorisae и Saldidae среди Amphibiocoridae, причем последнее семейство рассматривается им как наиболее примитивное в общем стволе Heteroptera. Таким образом, поддерживается мнение Ройтера и Бейера о необходимости помещения Ochteridae и Gelastocoridae в группу водных клопов Hydrocorisae.

Чайна отводит всех водных полужесткокрылых непосредственно от гипотетических наземных форм (Proto-Heteroptera), однако не указывает от каких именно и не мотивирует этого положения. Другую группу водных клопов серии Amphibiocoridae, или Gerroidea, он выводит из сальдидоподобных предков (Protosaldidae) от каких-то наземных полужесткокрылых (Proto-Heteroptera terrestrial), также не указывая от каких. Таким образом, по Чайна, 2 основных эволюционных ветви водных клопов (Hydrocorisae и Amphibiocoridae) не являются близкородственными и происходят независимо от разных наземных предков. С этими выводами мы не можем согласиться по причинам, изложенным в главе VI.

В своей сводке по Heteroptera Пуассон (Poisson, 1951) делит отряд полужесткокрылых на 2 подотряда: Cryptocerata, или Hydrocorisae и Gymnocerata или Geocorisae. В подотряд скрытноусых им включаются только настоящие водные клопы (Hydrocorisae sensu Latreille), представленные четырьмя надсемействами: Corixoidea (Corixidae), Notonectoidea (Notonectidae), Pleioidea (Pleidae, Helotrephidae) и Nepoidea (Nepidae, Belostomatidae и Naucoridae). Явным недостатком такой трактовки подотряда оказывается отсутствие литоральных Ochteridae и Gelastocoridae, а также объем предложенных надсемейств. В другой своей монографии по водным полужесткокрылым Пуассон (Poisson, 1957) подверг сомнению целесообразность деления отряда клопов по характеру антенн на 2 подотряда: Cryptocerata и Gymnocerata, поскольку литоральные семейства Ochteridae и Gelastocoridae не являются обитателями открытых вод и их можно рассматривать как переходные формы между Hydrocorisae и Amphibiocoridae. Поэтому Пуассон предпочитает придерживаться предложенного ранее деления Heteroptera на 4 типологические группы: Sandaliorrhyncha, Hydrocorisae, Amphibiocoridae и Geocorisae (Dufour, 1833; Börner, 1904; Ekblom, 1929; Spooner, 1938, и др.). По морфологическим структурам (ротовой аппарат, грудные склериты и т. д.) Пуассон предполагает гетерогенность водных клопов, в частности группы Hydrocorisae, которых объединяет, по его мнению, водный образ жизни. Ошибочность такого взгляда, с нашей точки зрения, убедительно доказана морфологическими работами последнего десятилетия.

В общем списке семейств и подсемейств Чайной и Миллером (China, Miller, 1959) приводится филогенетическая схема семейств, аналогичная данной в свое время Чайной (China, 1933), причем Heteroptera рассматриваются лишь как подотряд отряда Hemiptera. Снова осуществлено подразделение настоящих полужесткокрылых на 3 группы — Hydrocorisae (включая литоральные семейства), Amphibioscorisae и Geocorisae. В пределах Geocorisae выделены 2 группы — Cimicomorpha и Pentatomomorpha. Общее число семейств по сравнению с прошлой схемой увеличилось лишь на одно (52), однако внутри самого отряда произведены некоторые изменения: Aphelocheiridae включены в качестве подсемейства в Naucoridae и Aerophilidae — в Saldidae; выделены в самостоятельные семейства Leptoniidae из Pentatomidae (s. lato) и Stenosephalidae из Coreidae (s. lato), а также введено новое семейство Vianaididae, близкое к Tingidae. Наибольшие изменения произведены в построении филогенетических древ семейств, они отчетливо видны при сравнении вышеупомянутых схем.

Исследование репродуктивных органов полужесткокрылых, аналогичное исследованиям Ларсена (Larsen, 1938) и Синг-Прути (Singh-Pruthi, 1925), и общая классификация отряда были проведены Пендергростом (Pendergrast, 1957). На основе изучения сперматеки самок и репродуктивных органов самцов (включая половые железы) все клопы были разделены на 4 группы, одна из которых представляла всю группу водных полужесткокрылых: Naucoridae (+ Aphelocheiridae), Nepidae, Belostomatidae, Notonectidae, Pleidae, Corixidae, Ochteridae и Gelastocoridae. Заслуживает внимания анализ и критические замечания Пендергроста к пяти рассмотренным им системам (классификации полужесткокрылых (Reuter, 1912; China, 1933; Börner, 1934; Beier, 1938; Poisson, 1951), которые сводились к следующему. Во-первых, он справедливо возражал против выделения Corixidae в особую серию, так как репродуктивные органы их в основном того же типа, что и у других водных клопов и, в частности, единый тип сперматеки самок наблюдается у Corixidae и Naucoridae. Во-вторых, по его мнению, Ochteridae и Gelastocoridae следует рассматривать как одно целое с единой и строго отграниченной группой настоящих водных клопов, и объединение их с Saldidae, Leptopodidae и Leotichiidae в достаточной степени искусственно. В-третьих, относительно Notonectidae им было предложено следовать схеме Чайна (China, 1933), в которой глядыши объединялись с Pleidae и Helotrephidae в одну группу, поскольку такое объединение подтверждается идентичным строением сперматеки. Наконец, Пендергрост выдвинул возражение по поводу объединения Nepidae, Belostomatidae и Naucoridae (также Aphelocheiridae, которое фигурирует в данной работе как самостоятельное семейство), так как сперматека плавтов существенно отличается от таковой Nepidae и Belostomatidae и поэтому надсемейство Nepoidea должно включать только 2 последних семейства. Что касается общей классификации полужесткокрылых, Пендергрост следует таковой Дюфура (Dufour, 1833), т. е. делит отряд на 3 основные группы — Hydrocorisae, Amphibioscorisae и Geocorisae.

Несколько странное и малообоснованное на наш взгляд, разделение всех полужесткокрылых на 3 гетерогенные группы мы находим у Скуддера (Scudder, 1959). Первая группа включает всех Pentatomomorpha, вторая группа — Cimicomorpha, Nepomorpha (= Hydrocorisae) и Gerromorpha (= Amphibioscorisae) и третья — только Corixidae. Такое разделение всех клопов, основанное, главным образом, на строении женских гениталий несомненно в значительной степени искусственно. Определенный интерес здесь представляет несколько изолированное положение всех Pentatomomorpha, а также сходство строения гениталий самок Saldidae и Mesoveliidae, о которых речь будет идти ниже.

На этой же морфологической основе Скаддер предложил следующий объем надсемейств: *Nepoidea* — *Nepidae* и *Belostomatidae*, *Naucoroidea* — *Naucoridae* и *Aphelocheiridae*, *Notonectoidea* — *Notonectidae* и *Pleidae*, *Ochтероidea* — *Ochteridae*, *Corixoidea* — *Corixidae*. Строение гениталий у *Gelastocoridae* и *Helotrephidae* настолько своеобразное, что автор поместил эти семейства в группу *Heteroptera incertae sedis*.

Заслуживают внимания последние морфологические работы Парсонс и связанные с этим филогенетические построения (Parsons, 1959, 1965). Этот автор предпочитает придерживаться фиберовского деления настоящих полужесткокрылых на 2 подотряда — *Cryptocerata* и *Gymnocerata*. На основе гистологического изучения средней кишки (Parsons, 1959) была создана предварительная филогенетическая схема, которая отличается от таковой Чайны (China, 1955a) сближением *Corixidae* с непидно-белостоматидным комплексом и отведением их из предковой ветви *Nepoidea*.

Парсонс на основе строения эндокраниальных элементов головы, а также сосущей системы хоботка и связанных с ним структур была предложена новая схема филогенетических отношений семи семейств водной группы клопов, принципиально отличная от других (Parsons, 1966), главным образом, от схемы Чайна (China, 1955a): от основного гетероптерного ствола сначала обособилась *Nepoidea*, затем *Corixoidea* и в последнюю очередь *Gelastocoroidea* и *Naucoroidea* с *Notonectoidea*.

Особый интерес представляет новейшая монографическая работа по яйцевым структурам и эмбриогенезу *Heteroptera* Коббена (Cobben, 1968), являющаяся крупным шагом вперед по сравнению с до сих пор имевшимися исследованиями по клопам в целом. В этой работе автор на основании особенностей строения яиц предлагает деление полужесткокрылых на следующие более или менее эквивалентные, с его точки зрения, группы: *Cimicomorpha* (s. str.), *Dipsocoroidea*, *Enicosephalidae*, *Joppeicidae*, *Reduviidae*, *Thaumastocoridae*, *Pentatomomorpha*, *Amphibicorisae* и, наконец, *Hydrocorisae*. С номенклатурной точки зрения эти группы в ранге инфраотряда вряд ли будут представлять равнозначные таксоны. Правда, Коббен и сам это косвенно признает, относя все группы (кроме двух последних) к *Geocorisae* и тут же оговаривая неэквивалентность последней *Amphibicorisae* и *Hydrocorisae*, а также справедливо указывая на полифилетическое происхождение наземных полужесткокрылых *Geocorisae*.

Итак, основные разногласия в существующих классификационных схемах водных полужесткокрылых сводятся к определению места литоральных семейств *Gelastocoridae*, *Saldidae* и *Ochteridae* и водных *Corixidae*, *Nepidae* и *Belostomatidae*, а также принципам высшей классификации отряда и, в частности, установлению надсемейственных таксонов и их объема. Несомненно, что разделение отряда *Heteroptera* на 2 подотряда *Cryptocerata* (*Hydrocorisae*) и *Gymnocerata* (*Geocorisae*) или серии *Hydrocorisae*, *Amphibicorisae* и *Geocorisae* в достаточной мере условны и являются скорее разделением типологическим, чем филогенетическим (особенно это справедливо в этом объеме для полифилетической группы *Geocorisae*). Их использование основывается скорее на традиционной практике, чем на строго разработанных научных принципах.

Таким образом, по системе крупных таксонов настоящих полужесткокрылых до сих пор не имеется единого мнения. До настоящего времени некоторыми авторами *Heteroptera* рассматривается как подотряд отряда *Hemiptera* (*Rhynchotha*) наряду с *Homoptera* (Brues, Melander, Carpenter, 1954; China, 1955b; China, Miller, 1959; Southwood, Leston, 1959; Goodchild, 1966; Cobben, 1968). Однако другая часть современных исследователей настоящих полужесткокрылых считает их особым отрядом *Heteroptera* (*Hemiptera*), что, с нашей точки зрения, все же, по-видимому, более целесообразно (Кириченко, 1951; Poisson, 1957; Matsuda, 1961; Беккер-Мигдисова, 1962; Ячевский, Кержнер, 1964, и др.).

Систематика наиболее крупных таксонов отряда (подотряда, надсемейства) разработана еще недостаточно и, как уже было сказано выше, деление Heteroptera на серии надсемейств, а также установление надсемейственных рангов признается далеко не всеми исследователями в одинаковом объеме.

При характеристике таких крупных таксонов очень затруднен выбор признаков, которые бы строго разграничивали их. Причем, чем выше ранг таксономической единицы, тем труднее найти неповторяющийся признак. Многие структуры (наружные и внутренние) варьируют и не могут, естественно, служить определяющим признаком таксона. Однако в некоторых случаях один и тот же признак в одних таксонах варьирует, в других же — стабилен, что также может служить характеризующим признаком. Например, в водных группах полужесткокрылых (*Nepomorpha* и *Leptopodidomorpha*), по данным Пендерграста (Pendergrast, 1957), количество яйцеклеток в яичниках не варьирует, в то же время у наземных клопов *Enicoserphalomorpha*, *Cimicomorpha* и *Pentatomomorpha* это количество колеблется от 4 до 7. Причем во всех примитивных группах их всегда 7.

В результате анализа общих морфологических работ и исследования ископаемых форм были предварительно установлены генетические связи основных групп полужесткокрылых и главные направления адаптации к условиям среды. На основании этого мы предлагаем пока отказаться от более или менее общепринятого деления отряда Heteroptera на 2 подотряда (*Cryptocerata* и *Gymnocerata* или *Saldinea* и *Cimicinea*, sensu Porov, 1968) или серии (*Hydrocorisae*, *Amphibicorisae* и *Geocorisae*) и ввести новое понятие «инфраотряд» (промежуточный таксон между подотрядом и надсемейством) для систематики отряда полужесткокрылых. Введение инфраотрядов, как показала практика их применения (Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные, хелицеровые, 1962), вполне оправдало себя. В данном случае деление полужесткокрылых на инфраотряды, с нашей точки зрения, более естественно, чем предлагавшееся разными авторами деление на подотряды и серии, поскольку оба эти деления имели слишком много исключений и, кроме того, во многих случаях слишком постепенны переходы между ними, не говоря уже о, по-видимому, независимом происхождении настоящих наземных групп клопов (с одной стороны, *Enicoserphalomorpha* + *Cimicomorpha*, а с другой — *Pentatomomorpha*). Инфраотрядный таксон хорошо соответствует основным филогенетическим стволам и эволюционным направлениям развития настоящих полужесткокрылых и, таким образом, все инфраотряды являются строго монофилетическими. Вероятно, все предлагаемые нами инфраотряды клопов по степени их предполагаемой близости и организации можно было бы объединить в 4 самостоятельные группы, придав им ранг подотряда: 1) *Nepomorpha* + *Leptopodidomorpha*, 2) *Enicoserphalomorpha* + *Cimicomorpha*, 3) *Pentatomomorpha*, 4) *Actinoscytinomorpha* (*Triassicoridomorpha*). Однако для окончательного разрешения этого вопроса требуется еще специальное исследование в этом направлении, которое, по-видимому, будет осуществлено в ближайшем будущем объединенными усилиями ряда гемиптерологов.

В общем идея о выделении монофилетических групп полужесткокрылых приблизительно в объеме предлагаемого нами инфраотряда не нова и уже была высказана в той или иной форме. Так, для пентатомондной и цимикоидной групп было применено окончание «*morpha*» (Leston, Pendergrast, Southwood, 1954). Штихель (Stichel, 1955) для выделенных им новых групп (дивизий) дал следующие названия: *Hydrocoriomorpha*, *Amphibicorioromorpha*, *Hemicoserphalomorpha* равного ранга *Cimicomorpha* и *Pentatomorpha*. Аналогичная попытка была предпринята (Miyamoto, 1961) на основании морфологического исследования пищевого тракта

почти всех семейств полужесткокрылых: Hydrocorisae, Amphibiocorisae, Dipsocorimorpha (=Henicoscephalomorpha), Cimicomorpha и Pentatomomorpha.

Отряд настоящих полужесткокрылых, или клопов (Heteroptera), таким образом подразделяется на серию более или менее равноценных, с нашей точки зрения, инфраотрядов: Neromorpha (=Hydrocorisae, Leptopodidomorpha (=Amphibiocorisae), Enicoscephalomorpha (=Dipsocorimorpha, Henicoscephalomorpha), Cimicomorpha, Pentatomomorpha и вымерший Actinoscytinomorpha (Triassicoridomorpha). В свою очередь, наиболее интересующие нас системы родственных инфраотрядов Neromorpha и Leptopodidomorpha предлагаются нами в следующих надсемейственных объемах.

Инфраотряд Neromorpha

Надсемейство Gelastocoroidea

Семейство Ochteridae Kirkaldy, 1906

Семейство Gelastocoridae Kirkaldy, 1897

Надсемейство Nepoidea

Семейство Nepidae Latreille, 1802

Семейство Belostomatidae Leach, 1815

Надсемейство Corixioidea

Семейство Corixidae Enderlein, 1912

Семейство Shurabellidae, fam. nov.

Надсемейство Naucoroidea

Семейство Naucoridae Fallen, 1814

Надсемейство Notonectoidea

Семейство Scaphocoridae Y. Popov, 1968

Семейство Mesotrepidae, fam. nov.

Семейство Pleidae Fieber, 1859

Семейство Helotrepidae Esaki, China, 1927

Семейство Notonectidae Leach, 1815

Инфраотряд Leptopodidomorpha

Надсемейство Leptopodoidea

Семейство Leptopodidae Brulle, 1835

Семейство Leotichiidae China, 1933

Семейство Saldidae Costa, 1852

Надсемейство Gerroidea

Семейство Mesoveliidae, Puton, 1879

Семейство Hebridae Amiot, Serville, 1843

Семейство Hebroveliidae Lundblad, 1939

Семейство Veliidae Amiot, Serville, 1843

Семейство Macroveliidae, Mac Kinstry, 1942

Семейство Gerridae Leach, 1815

Семейство Hydrometridae Baer, 1860

Одним из главных отличительных признаков, взятых за основу разделения близкородственных инфраотрядов водных клопов, является различное строение пищеварительной системы, внутренних репродуктивных органов, строение яиц, эмбриогенез, а также различное положение антенн. Скрытноусость в инфраотряде Neromorpha есть результат приспособления к водным условиям жизни, и соответственно сменой функций этого органа, появившейся первоначально у прибрежных форм типа представителей рецентного семейства Gelastocoridae, которые, как уже упоминалось выше, время от времени посещают водное пространство. Лишь у немногих непоморф мы находим свободно расположенные антенны, которые в одних случаях имеют явно вторичный характер, например у водных Arphelocheirinae (Naucoridae) в связи с копаньем в иле (Пучко-

ва, 1964), а в других случаях; несомненно, первичны, как у литоральных Ochteridae.

До настоящего времени еще не решен окончательно вопрос об истинных родственных взаимоотношениях литоральных семейств Ochteridae и Saldidae, помещаемых соответственно в основание филогенетического древа инфраотрядов Neromorpha и Leptopodidomorpha. Новейшие морфологические исследования Коббена (Cobben, 1968) показали, что по структуре и ориентации микропилей, по характеру разрыва при вылуцлении нимф клопов из яиц настоящие водные и литоральные полужесткокрылые объединяются в одну группу Neromorpha и помещаются рядом с Leptopodoidea, т. е. Leptopodidomorpha (s. m.). По строению мандибулярных рычажков (Bueno, 1923; Ekblom, 1929) и наличию на голове трех пар трихоботрий (China, 1955a) Saldidae сходны с Gerroidea. Однако по структуре слюнных желез и мальпигиевых сосудов Saldidae напоминают наземных Cimicomorpha, в то же время слюнные железы Gerridae явственно охтеридного типа (Miyamoto, 1961). С другой стороны, строение задней кишки Saldidae обнаруживает сходство с таковым Neromorpha, Cimicomorpha, а также и с Gerroidea. Строение репродуктивных органов напоминает таковое у Pentatomomorpha (Pendergrast, 1957). Предпринятое Кумаром (Kumar, 1964) исследование внутренних структур мужских репродуктивных органов Eucoscephalidae и Leptopodidae также указывает косвенно на связь Saldidae (через Mesoveliidae!) с инфраотрядом Eucoscephalomorpha, занимающим промежуточное положение между Leptopodidomorpha (=Gerromorpha sensu Kumar) и Cimicomorpha. Такое смещение черт строения внутренних органов, свойственных как Leptopodidomorpha, так и упомянутым наземным группам полужесткокрылых, по мнению Миямото (Miyamoto, 1965), позволяет предположить, что семейство Saldidae является одной из самых примитивных групп клопов, занимающей промежуточное положение между настоящими наземными и водной группами полужесткокрылых.

В инфраотряде Neromorpha наиболее примитивны представители надсемейства Gelastocoroidea, состоящего из двух современных семейств: Ochteridae и Gelastocoridae. Спунер (Spooner, 1938) рассматривал охтерид и геластокорид в качестве моста между водными и полуводными группами полужесткокрылых, считая их наиболее близкими к амфибиальной группе. Он исходил из наличия у них эпифарингеального выроста и единого типа мандибулярных рычажков. На основании этого он поместил Ochteridae и Gelastocoridae в серию Amphibiocorisae, а Saldidae — в наземную группу Geocorisae. Однако впоследствии Парсонс (Parsons, 1959) установила ошибочность идентификации рычажков у этих групп. Тем не менее многими уже упоминавшимися последними работами, посвященными систематике и филогении Heteroptera, убедительно доказана принадлежность литоральных Ochteridae и Gelastocoridae к водной группе полужесткокрылых.

Проблема филогенетических отношений прибрежных семейств Ochteridae и Gelastocoridae разрешалась в морфологических исследованиях Пендерграста (Pendergrast, 1957), Миямото (Miyamoto, 1961), Парсонс (Parsons, 1959, 1960, 1962 и др.) и Коббена (Cobben, 1965, 1968). Все эти авторы отнесли Ochteridae и Gelastocoridae к группе водных клопов, т. е. инфраотряду Neromorpha (=Hydrocorisae). Однако взгляды на родственные отношения их с другими семействами оказались различными. На основании строения репродуктивных органов Пендерграст пришел к выводу об искусственности объединения литоральных семейств в одну группу, поскольку Ochteridae обнаружили большее сходство с Naucoridae и Corixidae, чем с Gelastocoridae, а последние оказались ближе к Notopectidae. Наоборот, морфологические исследования головы (Parsons, 1959) и пищеварительных органов (Miyamoto, 1961) подтверждают близость

этих двух семейств. С нашей точки зрения, данные морфологических работ двух последних авторов более доказательны, так как строение репродуктивных органов менее постоянно, что видно также из последних морфологических работ Кумара (Kumar, 1961, 1964). Большая близость *Gelastocoridae* к *Naucoridae*, *Notonectidae* и *Corixidae*, чем к *Nepoidea*, как более специализированным формам, а следовательно, более раннее обособление непидаей от охтеридной ветви было хорошо показано исследованиями Парсонс (Parsons, 1959).

По строению пищевого насоса и его мускулатуры (Parsons, 1959) *Gelastocoridae* обнаруживают сходство с *Naucoridae* и *Notonectidae*, а по строению нижней губы напоминают даже *Nepidae*. Лабальная мускулатура грудных склеритов (Parsons, 1960) и репродуктивные органы (Pendergrast, 1957) представителей этого семейства также сильно напоминают таковые *Notonectidae*. Структура пищеварительных органов (Miyamoto, 1961) в целом наиболее близка к таковой *Naucoridae*, проявляя, однако, некоторое сходство, с одной стороны, с *Ochteridae*, а с другой — с *Notonectidae*.

Надсемейство *Nepoidea* является исключительно водным и объединяет 2 современных семейства — *Nepidae* и *Belostomatidae*. По строению головной капсулы (нерасширенный и отчетливо обозначенный швами наличник, слабо развитая фильтрующая система глотки и т. д.), развитому жилкованию передних крыльев, особенностям дыхательной системы и некоторым другим признакам это надсемейство резко отличается от всех остальных водных клопов и занимает обособленное положение.

Близость современных *Nepidae* и *Belostomatidae* была хорошо показана еще Ларсеном (Larsen, 1938), указавшим на сходство в строении их дыхательной трубки и брюшной мускулатуры, а также Спунером (Spuner, 1938), отметившими идентичное строение мандибулярных рычажков. Пендерграст (Pendergrast, 1957) обнаружил большое сходство у этих двух семейств в строении семеприемника. Миямото (Miyamoto, 1961) доказал несомненную близость строения их пищеварительных органов; на сходство в строении антенн указывали также американские гемиптерологи (Lauck, Menke, 1961). Семейство *Belostomatidae* обнаруживает следующие сходственные признаки с *Nepidae*: 1 — передние тазики короткие; 2 — у некоторых *Laccotrephes* (*Nepidae*) и *Lethocerus* имеются 2 борозды на передней голени; 3 — брюшные стерниты разделены на срединную часть и парастерниты; 4 — апикальные выросты брюшка образуют воздушный канал дыхательной трубки, аналогичный сифону *Nepidae*; 5 — фаллус имеет разделенный эдеагус и вентральный дивертикулум. Однако способность втягивать более короткую дыхательную трубку и откладывать яиц на поверхность растений (*Nepidae* откладывают в ткань растений) резко отличают белостоматид от *Nepidae*.

Надсемейство *Naucoroidea* состоит только из одноименного семейства, которое по числу подсемейственных таксонов (5) сравнимо только с *Corixidae* (6). По структуре пищеварительных органов *Naucoridae* напоминает литоральные семейства непоморф и в наибольшей степени *Gelastocoridae*. Строение основных слюнных желез у некоторых исследованных наукоридаей (*Aphelocheirinae*) также указывает на сходство с надсемейством *Gelastocoroidea*. Предналичник (*anteclypeus*) *Naucoroidea* подобно *Gelastocoroidea*, *Notonectoidea* и *Corixoidea*, сильно расширен и слит с лоральными склеритами головной капсулы.

Вообще среди современных непоморф *Naucoroidea* проявляют наибольшее сходство с представителями семейств *Gelastocoridae* и *Notonectidae*: форма максиллярных пластинок, отсутствие явственного стилетного желобка у основания второго членика хоботка, наличие более одной опоры сухожилий между первыми двумя члениками хоботка и отсутствие в последнем промежуточного склерита (Parsons, 1966a) говорит в пользу их

сближения с этими группами. По строению сперматеки *Naucoridae* сходны с *Corixidae* и *Ochteridae* (Pendergrast, 1957). Своеобразное южноамериканское подсемейство *Potamocorinae* обнаруживает сходство с примитивными *Helotrephidae* из *Notonectoidea*.

Надсемейство *Notonectoidea* объединяет 3 современных семейства — *Helotrephidae*, *Pleidae* и *Notonectidae* и 2 специализированных вымерших — *Scaphocoridae* и *Mesotrephidae*. Это надсемейство представлено водными формами с крыльями, сложенными крышеобразно — явление уникальное в отряде *Heteroptera*, характерное для родственного отряда равнокрылых (*Homoptera*) и, несомненно, имеющее в этом случае конвергентный характер. Нотонектидеи обособились вероятнее всего от каких-то форм наукоридного ствола и проявляют довольно значительное сходство с последним. Изучение фильтрационной системы *Notonectidae* показало в общем аналогичное строение с таковой *Naucoridae*, но несколько более упрощенное (Parsons, 1966a), а вместе с ней и единый тип модифицированного наличника (Parsons, 1965). По сходству структуры нижней губы современные *Notonectidae*, так же как и *Naucoridae*, сближаются с литоральным семейством *Gelastocoridae* (Parsons, 1966b). С последним семейством *Notonectidae* (*Helotrephidae* и *Pleidae*) сходны также по строению сперматеки и мужских репродуктивных органов (Pendergrast, 1957). Исследование пищеварительных органов (Miyamoto, 1961) показало близость современных нотонектид: *Helotrephidae*, *Pleidae* и *Notonectidae*, подтвердив тем самым естественность их объединения, предложенного в свое время Есаки и Чайной (Esaki, China, 1928; China, 1955).

Последнее рассматриваемое нами надсемейство *Corixoidea*, наиболее специализированное и обособленное среди непоморф, состоит из очень обширного современного семейства — *Corixidae* и вымершего нижнеюрского *Shurabellidae*.

Представители этого своеобразного надсемейства проявляют отдельные черты сходства не только со всеми водными клошами инфраотрядов *Neromorpha* и *Leptopodidomorpha* (*Ocheroidea*, *Nepidea*, *Naucoroidea*, *Leptopodoidea*, *Gerroidea*, но даже и со всеми остальными наземными полужесткокрылыми (по наличию абдоминальных желез в нимфальной стадии).

Таковы основные черты и объем пяти приведенных надсемейств составляющих установленный нами инфраотряд *Neromorpha*.

Таблица для определения надсемейств и семейств инфраотряда *Neromorpha*¹

- 1(2) Антенны такой же длины или длиннее, чем голова, всегда свободные; коготки лапок с аролиями или без аролий. Надводные и литеральные формы *Leptopodidomorpha*
- 2(1) Антенны короче, чем голова, обычно (кроме *Ochteridae* и *Aphelocheirinae* и *Potamocorinae* из *Naucoridae*) спрятаны в ямках под глазами между головой и переднегрудью; коготки лапок без аролий. Водные и литоральные формы *Neromorpha*.
- 3(6) Хоботок очень короткий и широкий, полуконический, погруженный в наличник, неясственно сегментированный, основание головы пластинчатое, нависающее спереди на переднеспинку; передние лапки самцов преобразованы в лопаточку (*palae*) или почти цилиндрические, окаймленные жесткими щетинками; нимфы с тремя дорзальными абдоминальными отверстиями пахучих желез. Водные *Corixoidea*
- 4(5) Надкрылья с листовидно расширенными по всей длине передним краем и остатками жилкования; задние голени и лапки не уплощены с четкой очень длинных плавательных волосков; голова уже переднеспинки. *Shurabellidae*

¹ Для облегчения определения во многих случаях тезы и антитезы, непосредственно характеризующие семейственные таксоны, снабжены дополнительными признаками, которые не противопоставляются.

- 5(4) Надкрылья с нерасширенным передним краем; эмболиумный кант обычно хорошо выражен или имеется подальная борозда; жилкование обычно редуцировано (кроме мезозойских *Archaeorixinae*); задние голени и лапки уплощенные и густо покрыты плавательными волосками; голова не уже переднеспинки *Corixidae*
- 6(3) Хоботок цилиндрический или конусовидный, явственно трех- или четырехчлениковый; передние лапки обычной формы; основание головы входит в переднегрудь; нимфы без абдоминальных желез или только с одним непарным дорзальным стверстием пахучей железы
- 7(24) Голова и переднеспинка не слиты или частично слиты, но тогда борозда между ними глубокая и прямая; антенны трех- или четырехсегментные
- 8(11) Глазки имеются; средние и задние ноги не уплощенные, ходильные и не покрыты плавательными волосками. Литоральные *Gelastocoroidea*
- 9(10) Голова поперечная, полустебельчатые глаза широко расставлены; хоботок короткий, не заходит за передние тазики; антенны сверху не видны, помещаются в желобках под глазами; передние ноги хватательные, бедра довольно мощные и широкие, с бороздой или ребрышком на внутренней поверхности; щиток неравномерно выпуклый *Gelastocoridae*
- 10(9) Голова с темнем немного шире, чем диаметр одного глаза; глаза не полустебельчатые; хоботок длинный, достигающий по крайней мере задних тазиков; антенны сверху видны; передние ноги простые, сходные со средними и задними ногами, бегательные; щиток плоский *Ochteridae*
- 11(8) Глазки отсутствуют. Средние и задние ноги, как правило, плавательные, покрыты густой щеткой волос. Водные формы
- 12(17) Тело сильно уплощенное или широкоовальное, редко удлиненное; надкрылья лежат плоско па спине; тазики передних ног прикреплены у переднего края переднегрудки; передние ноги хватательные
- 13(14) Тело широко- или удлиненноовальное; мембрана без жилок, надкрылья с редуцированным жилкованием; брюшко на вершине без дыхательных трубок; средней величины (*Naucoroidea*). Голова поперечная; хоботок короткий, конический, достигает лишь передних тазиков, реж не заходит за них; средние и задние ноги с рядом плавательных щетинок или почти без них *Naucoridae*
- 14(13) Тело овальное, вытянутое, надкрылья с сохранившимся жилкованием, мембрана с жилками, обычно образующими ячеистую сеть; брюшко на вершине с дыхательной трубкой (сифон); крупные *Nepoidea*
- 15(16) Тазики ног сильно расставленные, стерральная область снаружи сильно развита. Брюшко с очень длинной тонкой дыхательной трубкой; передние ноги сильно развиты, хватательные; надкрылья со слабо выраженным жилкованием, мембрана в густой сети жилок *Nepidae*
- 16(15) Тазики ног не расставленные и соприкасаются, стерральная область снаружи слабо развитая; брюшко с более короткой, тонкой или широко уплощенной дыхательной трубкой; жилкование надкрылий хорошо выражено *Belostomatidae*
- 17(12) Тело удлиненное; цилиндрическое, сверху сильно выпуклое, надкрылья лежат крышеобразно (кроме некоторых *Helotrephidae*); тазики передних ног прикреплены у заднего края переднегрудки; передние ноги простые, не хватательные *Notonectoidea*
- 18(19) Тело вытянутое, сигарообразное, антенны обычно четырехчлениковые; задние ноги длинные, веслообразные, без явственных коготков; задние голени уплощенные; лапки двухчлениковые, средней величины *Notonectidae*
- 19(18) Тело овальное, задние ноги короткие; в основном мелкие формы
- 20(21) Задний край переднеспинки сильно развит и полностью закрывает маленький щиток; надкрылья с мембраной; бедра короткие и не выступают за боковой край, задние голени и одночлениковые лапки толстые, лапки покрыты длинными плавательными волосками, средней величины, не менее 4 мм *Scaphocoridae*
- 21(20) Задний край переднеспинки менее сильно развит, щиток свободный; очень мелкие формы, длина тела не более 2—3 мм
- 22(23) Переднеспинка почти прямоугольная, поперечная, щиток относительно большой, мембрана отсутствует, антенны трехчлениковые *Pleidae*
- 23(22) Переднеспинка овальная, сильно поперечная, щиток очень маленький, надкрылья с мембраной, боковые края расширенные *Mesotrephidae*
- 24(7) Голова слита с переднегрудью, образуя цефалопотум; связь между головой и переднегрудью обычно обозначается дорзальной изогнутой бороздой, антенны одно- или двухчлениковые, мембрана сильно редуцирована *Helotrephidae*

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ИНФРАОТРЯД NEPOMORPHA INFRAORDO NOVUS

Описание. Клещи самой разнообразной величины, от очень мелких форм менее 1,5 мм (*Helotgerphidae*) до настоящих гигантов среди полужесткокрылых, достигающих 110 мм (*Belostomatidae*). Главные особенности, характеризующие группу — строение пищеварительной системы: малозаметный пилорус, наличие илеума, узкий просвет основных слюнных желез (кроме *Corixidae*), а также отсутствие *bulbus ejaculatorius* в репродуктивных органах самцов, и наличие сильно укороченных антенн, скрытых, как правило, в особых ямках (желобках) непосредственно под глазами или между головой и переднегрудью. Являясь в основе своей хищной группой, представители подотряда имеют в большинстве случаев хватательные передние ноги. Это сравнительно небольшая по объему группа настоящих полужесткокрылых (около 1600 видов), приспособленная к жизни в воде, а также в прибрежных условиях. Развитие водной растительности, отсутствие течений, больших волн, небольшие глубины способствуют богатому развитию водных клопов.

Сравнение. От инфраотряда *Leptopodidomorpha* отличается неразвитым пилорусом пищеварительной системы, скрытым положением антенн, подводным образом жизни у большинства представителей, а также различием в строении мандибулярных рычажков, отсутствием головных трихоботрий и второго протока, связывающего семеприемник с вагинай (так называемый «оплодотворяющий канал»).

Состав. 5 надсемейств: *Gelastocoroidea* в ископаемом состоянии не известны, современные в тропиках и субтропиках; вымершие *Nepoidea* — юра Западной Европы, палеоген и неоген Северной Америки и Западной Европы; *Naucoroidea* — юра Западной Европы и азиатской части СССР, кайнозой Северной Америки и Западной Европы; *Notonectoidea* — юра Западной Европы, мел Казахстана, кайнозой Северной Америки и Западной Европы; *Corixoidae* — юра азиатской части СССР, кайнозой Северной Америки и Западной Европы: современные представители всех вышеперечисленных надсемейств широко распространены во всех зоогеографических областях.

НАДСЕМЕЙСТВО GELASTOCOROIDEA KIRKALDY, 1897

Описание. Представители этого надсемейства плотные, коренастые, с неровной, часто бугорчатой поверхностью тела. Голова плотно прилегает к переднеспинке; предналичник (*anteclypeus*) у современных форм не выражен; хоботок четырехчлениковый, часто сдвинут к основанию головы; четырехчлениковые антенны не одинаковой длины, и поэтому скрытоустье выражена по-разному, но, как правило, антенны скрыты под большими глазами; имеются простые глазки. Средние и задние ноги ходильные, тазики ног пагиоподные. Ведут прибрежный образ жизни.

Сравнение. От всех остальных непоморф (кроме *Diapreoscorinae* из *Corixidae*) представители *Gelastocoroidea* отличаются наличием простых

глазков и отсутствием плавательных ног, а также литоральным образом жизни.

Состав. Семейства Ochteridae и Gelastocoridae в ископаемом состоянии не известны; современные представители этих семейств всесветно распространены в тропиках и субтропиках. В мировой фауне насчитывается около 130 видов.

З а м е ч а н и е. Своеобразный образ жизни этих насекомых вызвал сомнения относительно возможности их отнесения к водной или к наземной группам клопов. Общий образ жизни с представителями некоторых прибрежных семейств (*Saldidae*, *Leptopodidae* и *Leotichiidae*) и даже в некоторых случаях сходный внешний облик приводил к их объединению с последним, особенно с семейством *Saldidae* (Westwood, 1840; Dohrn, 1859).

Благодаря морфологическим исследованиям последних лет (Pendergrast, 1957; Matšuda, 1961; Parsons, 1959, 1960, 1962, 1964, 1966; Cobben, 1968) следует считать доказанной принадлежность *Gelastocoroidea* к водной группе инфраотряда *Neptomorpha*.

СЕМЕЙСТВО OCHTERIDAE KIRKALDY, 1906

Рис. 66

О п и с а н и е. Тело небольшое, овальное, короткое, сплюснутое, напоминающее *Saldidae*, которые живут в сходных биотопах. Насекомые темного цвета, обычно черно-бархатистые с расплывчатыми голубоватыми пятнами на надкрыльях и желто-оранжевыми пятнами по краям передне-спинки и надкрылий. Голова короткая; сверху по всей длине наличника и лба идет невысокий срединный киль, глаза большие, выпуклые, 2 простых глаза более или менее расставлены и расположены у основания головы. Хоботок четырехчлениковый, тонкий, очень длинный, достигающий 11 брюшного стернита; антенны четырехчлениковые, первые 2 членика сильно укороченные, 2 последних удлиненные и более тонкие. Надкрылья разделяются на клавус, корцум, эмболиум и мембрану: большие пятиугольные ячейки последней изогнуты с внутренней стороны; край мембраны имеет радиальные бороздки. Жилкование задних крыльев очень сходно с таковым *Notonectidae* и *Corixidae*. Лапки передние и средние двухчлениковые, задние — трехчлениковые, базальный членик у всех трех пар очень мал. 2 простых коготка на самой вершине лапки. Брюшные сегменты самцов асимметричные, начиная с шестого, но в значительно меньшей степени, чем у *Corixidae*. Девятый сегмент очень деформирован, вывернут, стернит тоже выпуклый, тергальная область узкая. Парамеры сильно асимметричные, левая сторона редуцирована, простая; правая сторона, наоборот, сильно развита и сложного строения. У самок яйцеклад редуцирован. Строение женских гениталий похоже на таковое *Notonectidae*.

Б и о л о г и я. Эти клопы образуют небольшое семейство хищных насекомых, живущих по берегам пресных водоемов, особенно проточных. Их экология еще плохо изучена. Некоторые виды имеют широкое географическое распространение. Живут во влажных зонах по краям протоков, где их наблюдают на песке, погруженных камнях, на редкой растительности в реке. Передвигаются быстрыми прыжками и очень осторожны; питаются мелкими личинками *Diptera*, которые живут в ямках песчаных отложений вдоль воды (Poisson, 1957), а также различными рачками бокоплавами из рода *Gammarus*. Зимуют на четвертой, пятой нимфальной стадии и во взрослом состоянии, выход насекомых наблюдается ранней весной. Яйца перед откладкой развиваются медленно и в

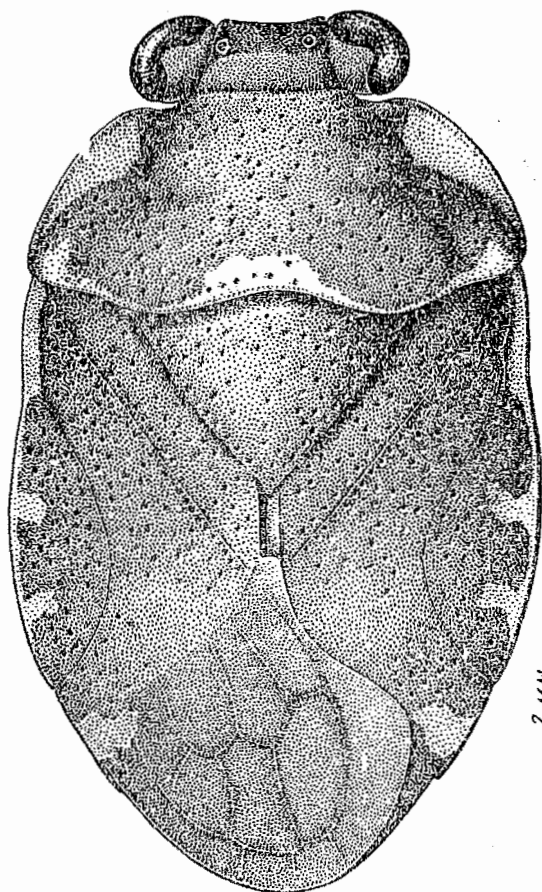


Рис. 66. *Ochterus marginatus* Latr., соврем. (ориг.)

яйцеводе находится одновременно только 2—3 яйца. Яйца откладываются в количестве 25—30 на поверхности различных объектов: на частички песка, остатках растений, но не внутрь растений. Они развиваются около 2 месяцев (Takahashi, 1923; Jaszewski, 1934; Schell, 1943; Bobb, 1951).

Сравнение. Это семейство отличается от Gelastocoridae значительно более длинным хоботком, более длинными антеннами, гомонными ногами и бархатистой поверхностью тела, а также иным расположением более расставленных простых глазков на голове.

Состав. 2 современных рода¹: *Ochterus* Latreille широко распространен на юге Палеарктики, в Эфиопской, Ориентальной и Неарктической областях; *Megochterus* Jaszewski в Австралии. Объединяют около 20 видов.

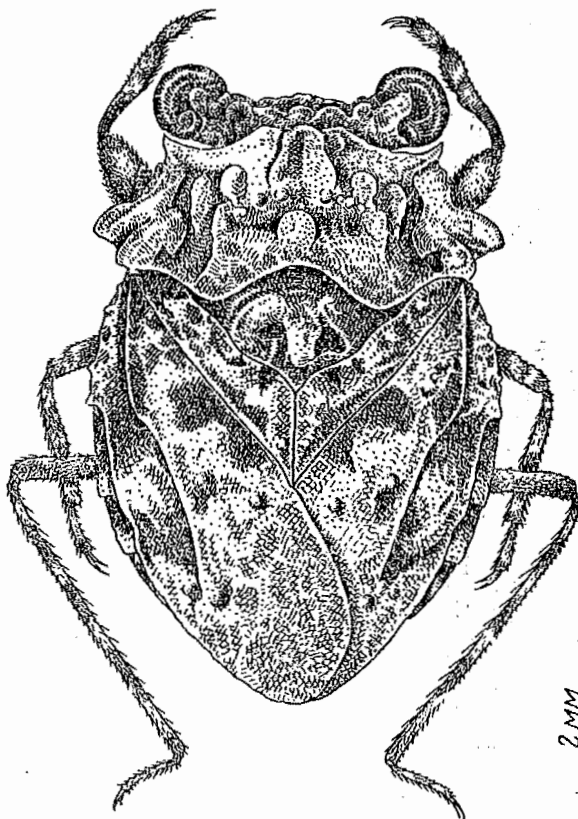
СЕМЕЙСТВО GELASTOCORIDAE KIRKALDY, 1897

Рис. 67

Описание. Приземистые, средней величины (не более 10 мм), вся поверхность тела неровная, обычно бугорчато-бородавчатая, окраска сероватая. Голова спереди треугольная, вдвинутая в углубление между передними углами пронотума; глаза большие, почковидные, весьма выпуклые и выступающие дорзо-латерально; глазки обычно имеются. Хоботок четырехчлениковый, толстый, короткий, достигающий передних тазиков. Антенны короткие, четырехчлениковые, расположенные под глазами и скрытые между головой и переднегрудью; 2 простых глазка сближены и более или менее удалены от заднего края головы. Переднеспинка большая, намного шире, чем голова, выпуклая. Щиток обычно довольно крупный, треугольный, выступающий. Надкрылья с клавусом, корнумом, часто с эмболлумом и слабо выраженной мембраной, часто редуцированной частично или целиком. Передние ноги хватательные, средние и задние ходильного типа. Нимфы всегда с простыми глазками.

Биология. Все виды, по-видимому, хищники, поскольку их передние ноги хватательные. Они ловят мелких насекомых, которые живут в сходных с ними условиях. Виды подсемейства Gelastocorinae живут в грязевом илу или песке, по берегам протоков, прудов, озер и т. п. Некоторые виды подсемейства Nerthrinae обитают в гниющих частях бананов

¹ Описанный еще один охтеридный род *Ocyochterus* (Drake et Gomez — Menor, 1954) по типовому экземпляру *Ochterus victor* Bolivar из Эквадора, судя по приведенным сравнительным признакам и рисунку, вряд ли может считаться самостоятельным.



(Melin, 1929) или на земле в кучках сухих листьев, а также много времени проводят в земле, под камнями (Kevan, Keith, 1942; Todd, 1955). Представители других видов встречаются в мелких, хорошо прогретых водоемах под камнями, полупогруженными деревьями или погруженными растениями, где они ползают в поисках добычи; нимфы встречаются вместе с имаго (La Rivers, 1953). Летают, видимо плохо, на что указывает частая редукция мембраны задних крыльев.

Зимуют во взрослом состоянии или активны круглый год. Яйца откладываются в самые верхние слои песка, их окраска и структура настолько хорошо соответствуют поверхности почвы, что очень затрудняет их распознавание. Одна самка откладывает до 200 яиц в сезон, ежедневно от 1 до 13—14 яиц.

Общее развитие от яйца до имаго длится 60—100 дней (Hungerford, 1922).

С р а в н е н и е. Это семейство отличается от Ochteridae сильно укороченным хоботком, слитыми с голенью передними лапками (в случае сочленения лапка одночлениковая), более грубой скульптурой дорзальной поверхности тела, иным расположением сближенных простых глазков, а также имитирующей субстрат сероватой окраской тела.

С о с т а в. 2 подсемейства: *Gelastocorinae* Kirkaldy и *Nerthrinae* Kirkaldy. В ископаемом состоянии не известны, современные представители этих подсемейств распространены в тропической и субтропической зонах Земли. В мировой фауне насчитывается более 100 видов.

Таблица для определения подсемейств семейства Gelastocoridae

- | | | |
|------|--|-----------------------|
| 1(2) | Передние лапки не слиты с голенью, на вершине передних ног два хорошо развитых тарзальных коготка. Хоботок отходит от вершины головы, крепкий и толстый, изогнутый книзу и назад (рис. 68, а) | <i>Gelastocorinae</i> |
| 2(1) | Передние лапки слиты с голенью; на вершине передних ног один крепкий коготок. Хоботок отходит на вентральной стороне головы, более тонкий и направлен сначала назад, а потом вперед (рис. 68, б) | <i>Nerthrinae</i> |

ПОДСЕМЕЙСТВО GELASTOCORINAE KIRKALDY, 1897

О п и с а н и е. Клопы с хоботком, отходящим от вершины головы, довольно толстым и загнутым назад. Передние ноги с единственным отчлененным тарзальным члеником, который несет на вершине 2 хорошо развитых коготка. Девятый брюшной стернит самцов полностью втянут в углубление тела и снаружи не виден. Гениталии самцов с задним выступом (килем), правый парамер сильно модифицирован, эдеагус трубча-

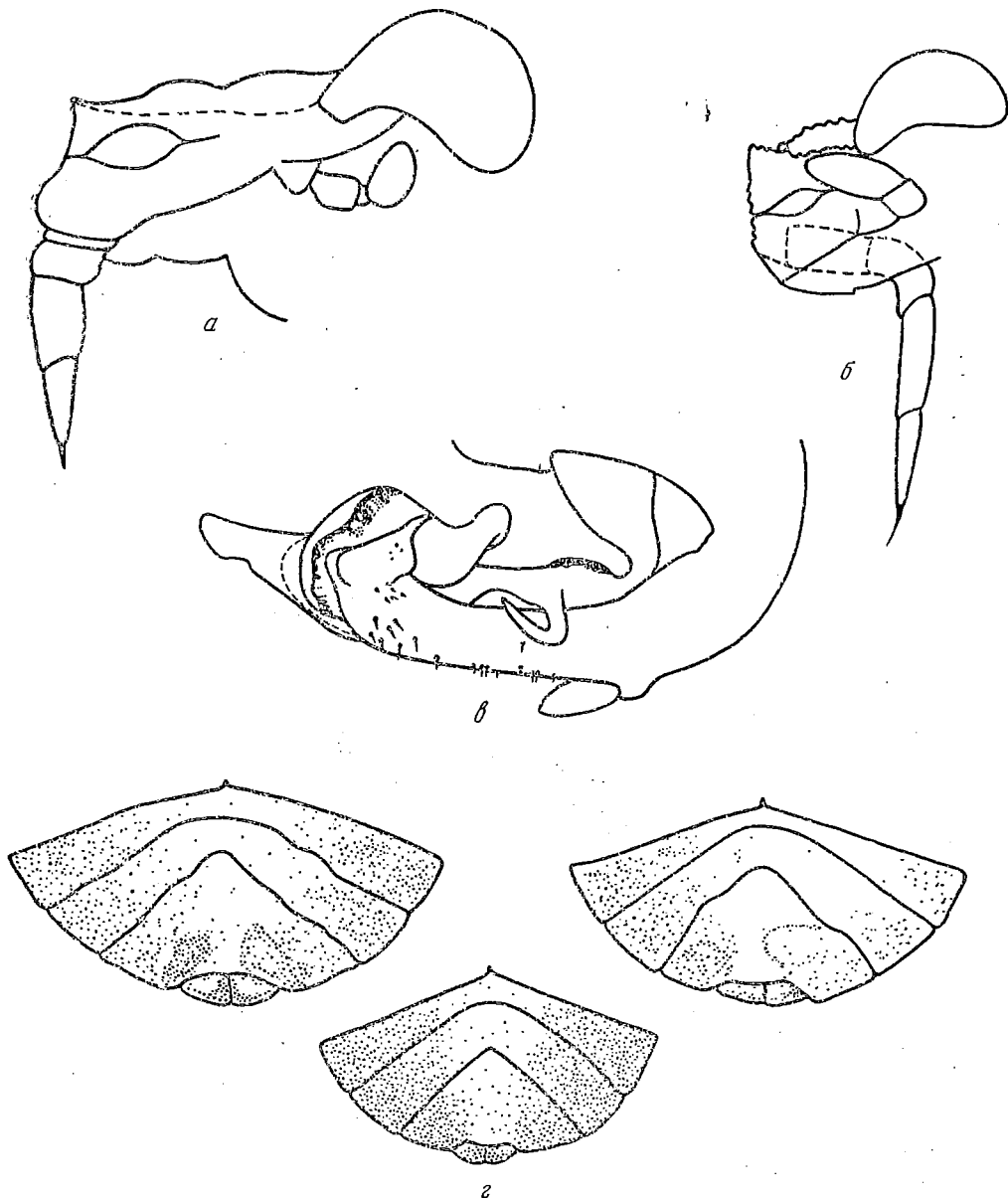


Рис. 68. Семейство Gelastocoridae, соврем.

а — голова Gelastocorinae; б — голова Nerthrinae; в — копулятивный орган самцов; г — последние брюшные сегменты самок (Тодд, 1955)

тый (рис. 68, в), левый парамер маленький, простой. Абдоминальные сегменты самок снизу симметричные (рис. 68, г).

Состав. 1 род *Gelastocoris* Kirkaldy и более 30 видов, которые распространены в тропических и субтропических зонах Западного полушария.

ПОДСЕМЕЙСТВО NERTHRINAE KIRKALDY, 1906

Описание. Клещи с хоботком, отходящим от вентральной поверхности головы, умеренно утолщенным, обычно направленным вершиной вперед. Передние ноги со слитой с голенью лапкой, с одним хорошо развитым крепким коготком на вершине. Девятый брюшной стернит самцов снаружи хорошо виден. Задний выступ гениталий самцов слабо вы-

ражен; правый парамер сильно развит и сложен продольно, эдеагус трубчатый, левый парамер отсутствует; абдоминальные сегменты самок снизу симметричны или асимметричны. Очень распространена брахиптерия.

С о с т а в. 1 род *Nerithra* Say и 75 видов, которые распространены в тропических и субтропических частях Западного и Восточного полушарий.

НАДСЕМЕЙСТВО NEPOIDEA LATREILLE, 1802

О п и с а н и е. Голова прогнатная, с хорошо обозначенным предналичником (*anteclypeus*). Хоботок четырехчлениковый, антенны очень короткие, полностью скрытые, простые глазки отсутствуют. Фильтрующий аппарат глотки состоит лишь из системы волосков. Передние ноги хватательные, передние тазики длинные, передние бедра располагаются впереди переднегруди. Надкрылья с отчетливым жилкованием и явственно отделенной мембраной, часто несущей многочисленные жилки. Тазики ног трохалоподные или (задние) пагиоподные. Настоящие водные насекомые, живут на дне водоемов или свободно плавают.

С р а в н е н и е. От других надсемейств отличается хватательными передними ногами, явственно отделенным предналичником, богатым жилкованием крыльев, особенно мембраны, и наличием дыхательной трубки (сифона), а также раздвинутыми тазиками ног у *Nepidae*.

С о с т а в. 2 семейства: ископаемые *Nepidae* Latreille, известные из верхней юры, палеогена и неогена Западной Европы и Северной Америки, ископаемые *Belostomatidae* Leach — из верхней юры палеогена и неогена Западной Европы; семейства широко представлены в современной фауне. Свыше 300 видов в мировой фауне.

СЕМЕЙСТВО NEPIDAE LATREILLE, 1802— ВОДЯНЫЕ СКОРПИОНЫ

О п и с а н и е. В основном крупные (30—45 мм), реже средней величины (15—20 мм) клопы. Тело сильно уплощено, от умеренно удлиненного (*Nepinae*) до палочковидного (*Ranatrinae*). Голова маленькая, почти горизонтальная, сверху уже или немного шире переднеспинки, часто более или менее втянута в переднегрудь. Глаза большей частью небольшие, как правило, выступающие, шаровидные. Хоботок короткий и сильно изогнут, направлен вперед и немного вниз, с рудиментами губных щупиков; мандибулярный рычажок трехветвистый. Антенны трехчлениковые, очень короткие, спрятанные на нижней стороне головы под глазами. Максиллярные железы развиты, расположены у основания хоботка. Боковые края переднеспинки очень сильно завернуты на нижнюю сторону. Плевральная и стеральная области переднегруди сильно слиты между собой, причем последняя часто не имеет границ со сросшимися боковыми краями переднеспинки. Пахучие железы на заднегруди отсутствуют. Трохантин хорошо развит. Щиток свободный, треугольный, намного короче клавального шва. Надкрылья с частично сохранившимся жилкованием в виде слабых жилок, мембрана с сетью жилок, образующих многочисленные ячейки. Задние крылья несут следы архедиктия. Тазиковые впадины закрытые, тазики трохалоподные, способны вращаться, широко расставленные. Передние ноги хватательные, тазики длинные, направлены вперед, голени всегда тонкие, лапки одночлениковые, в виде когтя. Средние и задние ноги ходильные, голени и бедра тонкие, линейные, лапки одночлениковые, снабженные парой коготков. Брюшко слабо расширено или не расширено, брюшные стерниты разделены продольными бороздами и складками на срединные стерниты (мезостерниты) и пара-

стерниты, субгенитальная пластинка довольно широкая или суженная. Генитальные сегменты симметричные. Дыхальца на вентральной стороне латеротергитов. Поверхность головы, переднеспинки и щитка сильно скульптурирована.

Нимфы с двумя вентро-абдоминальными бороздками, проводящими воздух, которые отсутствуют у взрослых, имеющих длинный каудальный сифон. Функцию статического органа у нимф некоторых родов выполняют короткие сенсорные волоски вдоль латеротергитов на вентральной стороне брюшка. Различие в величине субгенитальных пластинок самок в каждом подсемействе водяных скорпионов связывается многими авторами с различным способом яйцекладки. Так, Ларсен (Larsen, 1938) указывал, что самка *Ranatra* делает надрез своей заостренной субгенитальной пластинкой в живом или уже засохшем растении и в сделанный разрез откладывает яйца при помощи той же пластинки. Нити яиц остаются при этом свободными. Этот процесс откладки иллюстрировался также в работе Хангерфорда (Hungerford, 1920). Широкая субгенитальная пластинка самок настоящих непин, как показывают многие зарубежные работы (Wiley, 1924; Hoffmann, 1927; Larsen, 1938), не приспособлена к такому способу откладки яиц, и они откладываются в сильно размягченный субстрат, подобный мху, гниющей растительной массе или илу. Яйца у микропиля имеют различное число так называемых филаментов или нитей, число которых варьирует от 2 до 8.

Биология. Водяные скорпионы живут в стоячих или медленно текущих водоемах, передвигаются медленно по дну, иногда копошатся в илу (*Nepa*) или двигаются по водным растениям (*Ranatra*), плавают очень плохо. Подстерегающие хищники ловят добычу из засады, причем в покое хватательные ноги выступают за голову, а средние и задние вытянуты вдоль брюшка; могут находиться в таком состоянии очень продолжительное время (рефлекс неподвижности), но при условии, что конец дыхательной трубки находится над поверхностью воды. Истребляют много икры и мальков рыб, личинок стрекоз и жуков, а также нападают на яйца раков и их молодые особи (Сиротинина, 1921; Poisson, 1957). Зимуют *Nepidae* обычно в водной среде. По данным Л. В. Пучковой (1962), зимовавшие в донном иле незамерзающих ключей *Nepa cinerea* L. были жизнедеятельны, имели хорошо развитое жировое тело, в яйчниках самок находилось 2—4 десятка зрелых яиц. Откладывают яйца или на плавающие в воде предметы (*Nepa*) или в стебли и листья растений (*Ranatra*). Очень характерно для водяных скорпионов обрастание их тел зелеными и диатомовыми водорослями, играющими, по-видимому, симбиотическую роль.

Сравнение. От всех семейств *Nepidae* отличается прежде всего расставленными тазиками ног, а также значительно более длинными передними тазиками; от семейства *Belostomatidae* — расставленными тазиками всех пар ног, направленными вперед передними тазиками, а также отсутствием заднегрудных пахучих желез.

Состав. 2 подсемейства: *Nepinae* Latreille — верхняя юра Западной Европы, палеоген и неоген Северной Америки и Западная Европа и *Ranatinae* Douglas et Scott, которые в ископаемом состоянии известны только из плейстоцена Северной Америки. Представители этих подсемейств насчитывают в современной фауне около 200 видов, распространенных в различных областях Земли, преимущественно в Ориентальной, Эфиопской и Неотропической областях.

Таблица для определения подсемейств семейства *Nepidae*

- 1(2) Тело продолговатое (кроме сильно вытянутой *Austronepa*). Голова явственно уже переднего края переднеспинки. Переднеспинка трапецевидная. Тазика передних ног короткие, не выступают за передний край переднеспинки. Парастерниты брюшка видны *Nepinae*

2(1) Тело сильно удлинненное (кроме слабо удлинненной *Curicta*). Голова шире переднего края переднеспинки или почти одинаковой ширины. Переднеспинка длинная, узкая. Тазики передних ног очень длинные, палочковидные, далеко заходят за переднеспинку. Парастерниты слитые Ranatrinae

ПОДСЕМЕЙСТВО NERINAE LATREILLE, 1802

Рис. 69

О п и с а н и е. Тело продолговатоовальное, сильно сплющенное дорзо-вентрально; одни формы более узкие (*Laccotrephes*, особенно *Curicta*), другие более широкие (*Nera*); длина от 15 до 45 мм; голова уже переднего края переднеспинки, заметно втянута в выемку ее переднего края; поверхность в грубой скульптуре. Глаза небольшие, не достигают передних углов переднеспинки. Переднеспинка всегда поперечная, особенно у рода *Nera*; передний край сильно выемчатый в средней части, в задней трети имеется явственная поперечная борозда, особенно заметная при развитой скульптуре на поверхности переднеспинки; задние углы сильно бугристые, особенно у рода *Laccotrephes*. Щиток относительно большой, обычно с грубой скульптурой. Плевральная область переднегруди с явственной бороздой, отделяющей ее от боковых краев переднеспинки. Базистерниты средне- и заднегруди поперечные, выпуклые, лишенные каких-либо выростов на заднем крае. Тазики очень широко расставленные. Парастерниты брюшка довольно развитые, широкие (*Nera*, *Laccotrephes*) или (*Curicta*) границы стернитов расположены под углом к срединному килю, реже почти прямые на всем протяжении (*Curicta*); субгенитальная

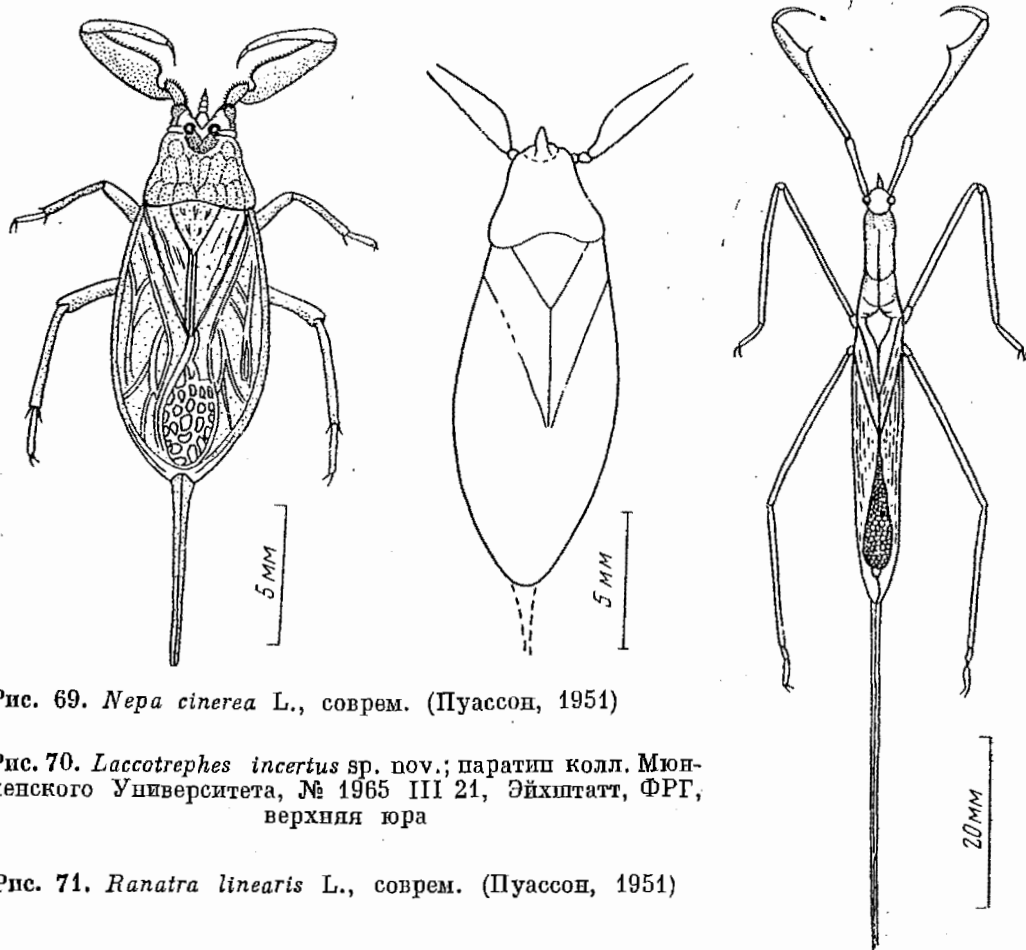


Рис. 69. *Nera cinerea* L., соврем. (Пуассон, 1951)

Рис. 70. *Laccotrephes incertus* sp. nov.; паратип coll. Мюнхенского Университета, № 1965 III 21, Эйхштатт, ФРГ, верхняя юра

Рис. 71. *Ranatra linearis* L., соврем. (Пуассон, 1951)

пластинка широкая, сильно уплощенная; дыхательные трубки очень длинные (*Laccotrephes*) или укороченные (*Nepa*, *Curicta*). Яйца с двумя терминальными филаментами (см. рис. 60, б).

Состав. 9 родов, из которых 7 только в современной фауне — *Borborophyes* Stål, *Nepita* Poisson, *Nepella* Poisson, *Paranepa* Poisson, *Borborophilus* Stål, *Curicta* Stål и *Telmatotrephes* Stål — и распространены в основном в тропической и субтропических областях восточного полушария (кроме американского рода *Curicta* Stål; современный род *Laccotrephes* Stål известен из верхней юры Западной Европы; представители современного рода *Nepa* Linnaeus отмечены в палеогене и неогене Северной Америки и Западной Европы. Насчитывает около 90 видов.

Laccotrephes incertus Y. Popov, sp. nov.¹

Табл. I, фиг. 3, рис. 70

Г о л о т и п — Колл. Мюнхенского университета, отделение палеонтологии и исторической геологии, № 1964 XXIII 98; прямой отпечаток тела насекомого; Эйхштетт, литографские сланцы; верхняя юра, портланд (найден Р. Фёрстом в 1967 г.).

О п и с а н и е. Тело довольно сильно удлиненное (длина превышает ширину в 2,8 раза), за расширенной частью постепенно сужающееся. Голова более или менее вытянутая, заметно выступает впереди глаз, не шире переднего края переднеспинки. Переднеспинка слабо поперечная, чуть шире своей длины, заметно суженная спереди; передний край сильно выемчат в средней части, задний край менее выемчатый, боковые края прямые в передних двух третях; задние углы широко округлены и слегка выдаются за основания надкрылий; поверхность в ясно видимой скульптуре, задняя треть заметно приподнята и у задних углов бугриста. Щиток выпуклый, длина его равна ширине, он почти в 1,5 раза короче клавального шва. Надкрылья заходят за вершину брюшка (не считая дыхательной трубки), жилкование и мембрана слабо выражены на плохо сохранившемся отпечатке тела. Тазики передних ног не достигают переднего края переднеспинки. Бедра передних ног у основания сильно сужены и имеют заметную выемку, внешний край прямой, внутренний выпуклый, к вершине постепенно сужаются; длина превышает ширину более чем в 4 раза.

Р а з м е р ы. Длина тела 20 мм (не считая сифона), длина надкрылий 18,5 мм, ширина 10 мм.

С р а в н е н и е. Вследствие очень плохой сохранности четкие различия между современными видами провести практически невозможно. Наиболее явно отличия проявляются в форме тела и почти нескульптурной поверхности переднеспинки. Современные виды распространены в основном в тропических и субтропических областях.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из того же местонахождения еще один отпечаток из коллекции Мюнхенского университета — № 1965 III 21.

ПОДСЕМЕЙСТВО RANATRINAE DOUGLAS, SCOTT, 1865

Рис. 71

О п и с а н и е. Тело от удлиненно-овального (*Austronepini*) до палочковидного (*Ranatra*); полуцилиндрическое. Голова значительно шире (*Ranatra*) или почти одинаковой ширины (*Austronepa*) с передним краем переднеспинки; поверхность ее, как правило, с более или менее сглаженной скульптурой, кроме *Austronepa*. Насчитывает более 100 видов.

¹ От латинского слова *incertus* — неясный.

Глаза крупные, обычно заметно выступают за передние углы переднеспинки. Переднеспинка немного длиннее своей ширины, особенно у рода *Ranatra*, передний край выемчатый. Щиток очень маленький, намного короче клавального шва. Плевральная область переднегруди полностью или почти полностью слита с боковыми краями переднеспинки. Задний базистернит со срединным выростом между задними тазиками, кроме рода *Austronepa*, имеющего выемчатый задний край. Тазики не очень широко расставленные, расстояние между ними не превышает их ширины; передняя голень с неполной бороздой вдоль переднего края. Парастерниты брюшка целиком впячены внутрь и сверху не видны; границы стернитов почти прямые на всем протяжении; шестой стернит почти равной длины с предыдущими; субгенитальная пластинка самок латерально сплюснута в клинообразный выступ. Яйца имеют от 5 до 17 терминальных филаментов, расположенных вокруг микропиля (см. рис. 60, б).

Состав. 4 рода в современной фауне — *Ranatra* Fabricius, *Cercoime-tus* Amyot et Serville, *Amphischizops* Montandon и *Austronepa* Menke et Stange, в ископаемом состоянии известны представители рода *Ranatra* из плейстоцена США.

СЕМЕЙСТВО VELOSTOMATIDAE LEACH, 1815— БЕЛОСТОМЫ

Описание. Средней (10—15 мм) или крупной (30—70 мм) величины, иногда гигантских для клопов размеров (110 мм); dorso-вентрально уплощенные; сверху довольно гладкие. Голова поперечная, треугольная, прогнатная; глаза большие, достигающие передних углов переднеспинки; глазки отсутствуют; хоботок четырехчлениковый, сильно изогнут; антенны обычно четырехчлениковые, редко трех- или даже двухчлениковые, целиком спрятаны в углублениях под глазами, самой разнообразной формы, особенно второй и третий членики вследствие особенности боковых выростов. Переднеспинка трапецевидная, разделенная поперечной бороздой на передние и задние доли; передняя доля с двумя большими вдавлениями в основании; передний край слегка вогнут. Щиток большой, треугольный, почти равный или равный по длине клавальному шву. Надкрылья с богатым жилкованием, иногда в виде густой сети архедиктия (*Abedus*), передний край часто немного пластинкообразно расширен, мембрана с рядом параллельных жилок, на заднегруди имеются пахучие железы.

Тазики ног сближены, передние тазики направлены назад; передние ноги хватательные, обычно голень и лапка вкладываются в борозду на внутренней стороне бедра или уплощены и окаймлены пучкообразными волосками и шипами (см. рис. 46, в); передние лапки двух- или трехчлениковые, снабженные двумя коготками; средние и задние ноги сходного строения, голени и лапки уплощены и покрыты щеткой густых плавательных волосков; лапки снабжены двумя коготками. Латеротергиты брюшка занимают значительную часть вентральной стороны и покрыты длинными, шелковистыми, приподнятыми волосками; генитальная пластинка самки на вершине голая, несет один или два пучка щетинок, вершина широко округлена или незначительно выемчатая; восьмой сегмент несет пару длинных, уплощенных хитинизированных выростов, образующих дыхательную трубку. Семейство насчитывает около 140 видов.

Биология. Предпочитаемые места обитания *Velostomatidae*, например космополитического рода *Lethocerus* Mayr — свежая вода прудов или озер, содержащих развитую водную растительность, однако их обнаружение в протоках или ручьях явление редкое (Menke, 1963). Они также обычны в морских водах океанических побережий в дельтах впадающих

рек. По наблюдениям ряда авторов (Karny, 1834; Dimmock, 1887; Neumons, 1915; Hungerford, 1919; Wilson, 1958), белостомы часто нападают на животных, во много раз превосходящих их по размерам — рыб, лягушек, тритонов, саламандр, водяных змей и даже один раз на дятла, а также на более мелкие объекты. Таким образом, эти клопы могут быть одними из основных хищников в рыбных хозяйствах. При укусе крупным *Lethocerus*, по-видимому, вводится сильный токсин для того, чтобы парализовать превосходящую по величине клопа жертву. Некоторые белостомы, например, *Limnogeton fieberi* Мауг, сугубо избирательны в выборе добычи, питаются исключительно моллюсками, и в этом отношении могут иметь значение в биологической борьбе с моллюсками — промежуточных хозяев схиостозом (*Schistosomatidae*, *Trematodes*) (Voelker, 1966).

В малоизвестной работе Бурепа (Buresch, 1940), также как Шумахером (Schumacher, 1917), отмечается, что *Lethocerus cordofanus* Мауг живет как в морской воде вдоль всего Далматского берега Адриатического моря и наблюдается часто на пристанях, так и в слабосоленых озерах (Охридское, Незлобинское). В соленых водах взрослые и нимфы на Далматском берегу активно размножаются и растут, достигая максимума численности в июне.

Яйца откладывают в массах на стебли водной растительности. По данным Рэнкина (Rankin, 1935), для *Lethocerus americanus* (Leidy) требуется несколько больше месяца в развитии от яйца до взрослого. Иногда яйца (до 150 штук) откладываются непосредственно на дорзальную поверхность тела самцов (Junqua, 1955).

Belostomatidae перезимовывают в воде подо льдом (Hungerford, 1920) или на дне, зарывшись в ил (Wilson, 1958). Они хорошо летят на свет, иногда в очень больших количествах, особенно *Lethocerus griseus* (Say) и *L. uhleri* (Mont.) (Menke, 1963). Полеты некоторых *Belostomatidae* (*Lethocerus cordofanus* Мауг, *Diplonychus severinii* Latr.) связаны частично с распределением осадков в период дождей, или даже еще и с фазами Луны.

С р а в н е н и е. Отличается от *Nepidae* сдвинутыми тазиками ног, направленными кзади передними тазиками и характером жилкования.

С о с т а в. 4 подсемейства: *Stygeoneripinae* subfam. nov. из верхней юры Западной Европы; *Lethocerinae* Lauck et Menke — из мезозоя и кайнозоя Западной Европы и кайнозоя азиатской части СССР; современные представители распространены всемирно; *Belostomatinae* Leach — из мезозоя Западной Европы, современные распространены в западном полушарии; *Norvathiniinae* Lauck et Menke известно только из Южной Америки.

Таблица для определения подсемейств семейства *Belostomatidae*

- 1(2) Задние голени и лапки необычайно сильно уплощены и расширены в виде весел; задние бедра сильно укорочены; средние и задние голени и лапки без плавательных волосков; жилкование сильно редуцировано *Stygeoneripinae*
- 2(1) Задние голени и лапки более или менее цилиндрические, с небольшим уплощенным ребром по всей длине снаружи; задние бедра почти равной длины с голеними; жилкование крыльев богатое
- 3(4) Стерниты брюшка не разделены складкой; дыхальца расположены в центральной части латеротергитов *Belostomatinae*
- 4(3) V—VI стерниты брюшка латерально разделены складкой; дыхальца расположены вблизи или на границе вентральных частей латеротергитов
- 5(6) Складка, ограничивающая вентрально латеротергиты, подходит к вершине генитальной пластинки; второй и третий членики антенн с пальцеобразными выростами; передние лапки трехчлениковые с одним сильно развитым коготком *Lethocerinae*
- 6(5) Складка латеротергитов подходит к базальному углу генитальной пластинки; второй членик антенны сильно расширен и уплощен, третий членик крупный, уплощен дорзально; передние лапки одночлениковые, с редуцированными коготками *Norvathiniinae*

Описание. Сюда относятся наиболее крупные представители семейства (до 110 мм). Антенны четырехчлениковые, второй — четвертый членики с пальцеобразными отростками, четвертый — с двумя небольшими отростками (см. рис. 31, а). Передние лапки трехчлениковые с одним сильно развитым коготком (рис. 72, а); задняя голень и лапка сильно уплощенные и расширенные, веслообразные; IV — VI стерниты брюшка разделены на срединную часть и парастерниты слабой бороздообразной складкой, которая начинается в базальном углу генитальной пластинки (рис. 72, е); срединная часть килеобразная; дыхалеца расположены снизу на границе латеротергитов; выросты восьмого сегмента, образующие воздушный канал, довольно вытянутые, тесно соприкасаются своими боковыми краями, которые окаймлены густыми и длинными волосками. Вентральный дивертикулум и эдеагус фаллуса самцов отдельные (рис. 72, и).

Сравнение. От *Belostomatinae* отличается наличием продольной складки, отделяющей снизу парастерниты от средней части брюшка, а также иным расположением дыхалец на них, от *Horvathiniinae* отличается иным расположением вентральной складки латеротергитов, формой антенн и отдельным положением дивертикулы и эдеагуса; кроме того, от обоих подсемейств отличается более уплощенными и расширенными голеньями и лапками и строением лапок средних и задних ног.

Состав. *Mesobelostomum* Handlirsch из верхней юры ФРГ, вымершие представители *Lethocerus* Muyl из верхней юры, олигоцена и миоцена ФРГ, олигомиоцена Чехословакии и олигоцена Азиатской части СССР; и 1 современный род *Benacus* Stål из Южной и Центральной Америки; представители современной фауны (немногим более 25 видов) широко распространены во всех зоогеографических областях тропических и субтропических зон.

Род *Mesobelostomum* Haase, 1890

Scarabaeides: Germar, 1830, стр. 21; Giebel, 1856, стр. 360; Quenstedt, 1867, стр. 373; Weyenbergh, 1873, стр. 239; Scudder, 1885, стр. 782.

Belostoma: Hagen, 1862, стр. 110, 113; Quenstedt, 1867, стр. 373; Weyenbergh, 1869, стр. 268; Assman, 1877, стр. 192; Deichmüller, 1886, стр. 61; Oppenheim, 1888, стр. 233; Meunier, 1896, стр. 93.

Belostomum: Weyenbergh, 1869, стр. 268.

Mesobelostomum: Haase, 1890, стр. 20; Handlirsch, 1906, стр. 637; Handlirsch, 1925, стр. 210; Carpenter, 1932, стр. 119; Statz, 1950, стр. 77; Кириченко, 1951, стр. 54; Kühn, 1961, стр. 28, 30; 1963, стр. 19.

Типовой вид — *M. deperditum* (Germ.); верхняя юра, литографские сланцы, Эйхштетт, Зольнгофен, Шернфельд, ФРГ.

Описание. Крупные, 50—55 мм. Голова сверху вытянутая; глаза, по-видимому, большие. Переднеспинка сильно суженная к переднему краю, поперечная, ширина ее менее чем в два раза больше длины, боковые края выемчатые, передний край слегка вогнутый. Тазики передней пары ног достигают переднего края переднеспинки; ноги почти одинаковой длины, короче задних; голени средних и задних ног сильно уплощены вдоль всего наружного края в виде ребра; первый членик задней лапки больше второго, коготки почти прямые, слабо изогнутые по всей длине. Щиток по длине почти равен клавальному шву. Надкрылья достигают конца брюшка; жилки R и RS слиты по всей длине в единую ветвящуюся жилку; M и Cu в дистальной части крыла сильно ветвятся в виде многих параллельных жилок. Брюшко снизу со срединным килем, не достигающим вершины.

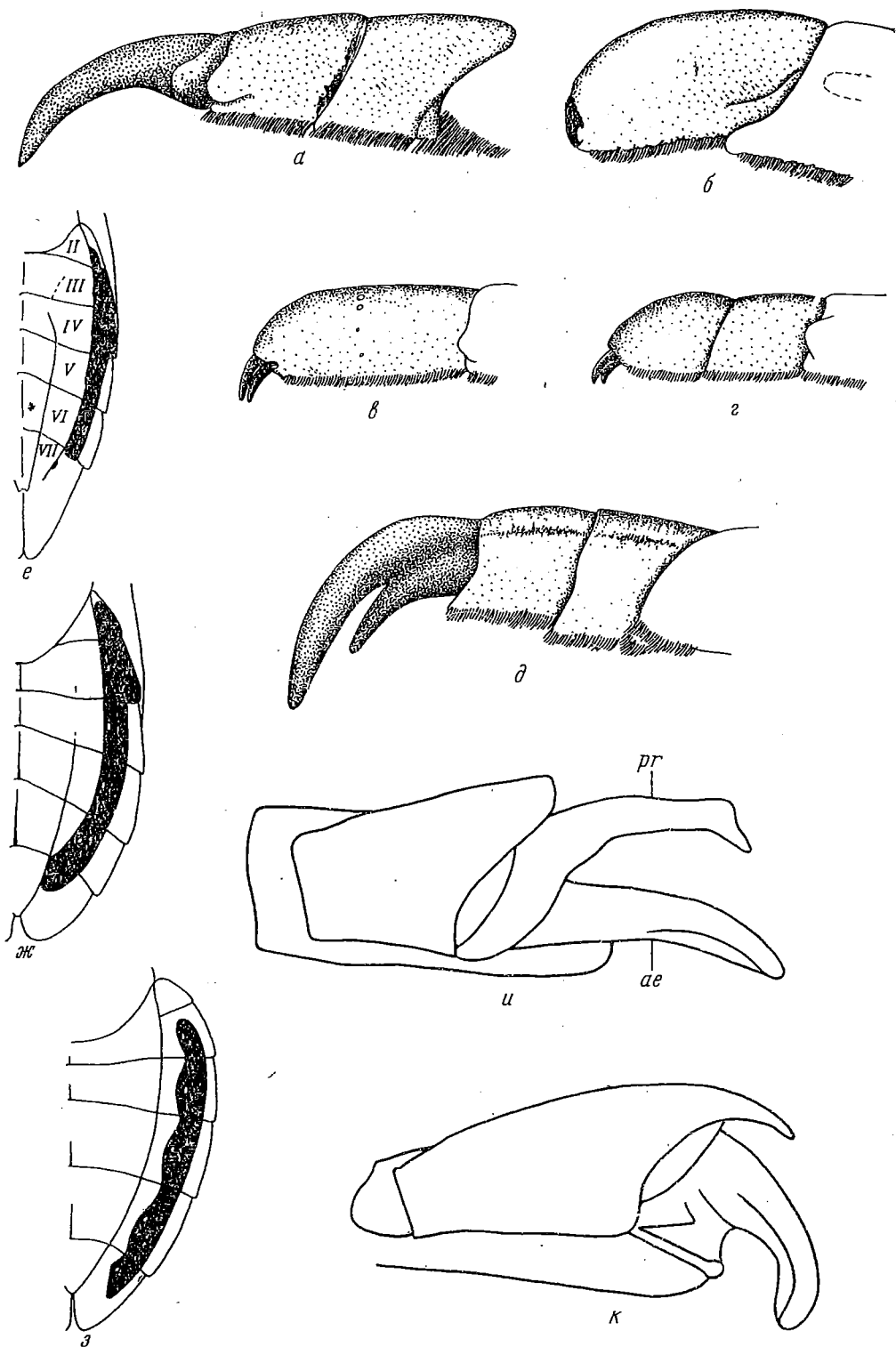


Рис. 72. Семейство Belostomatidae; соврем.

а — б — передние лапки; е — з — вентральная часть брюшка; и — к — гениталии самца:
и — Lethocerinae; к — Horvathiniinae (Лаук и Менке, 1961)

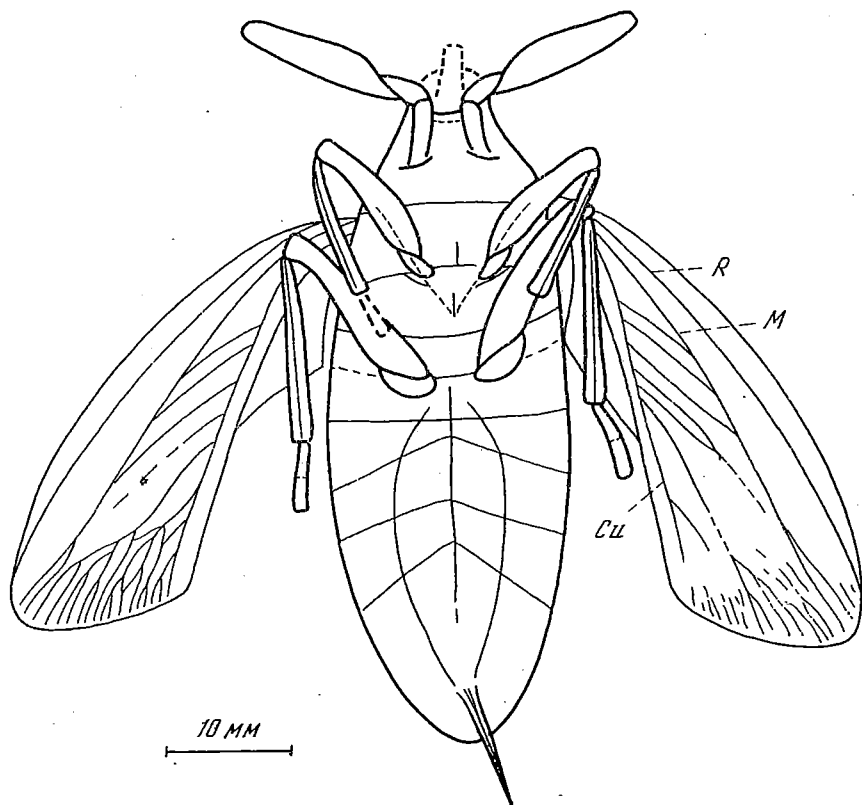


Рис. 73. *Mesobelostomum deperditum* (Germ.) оригинал Оппенгейма (Oppenheim, 1888); колл. Мюнхенского Университета; AS I 583; Эйхштатт, ФРГ; верхняя юра

Сравнение. *Mesobelostomum* Handlirsch, хорошо отличается от современного рода *Lethocerus* Mayr слабо уплощенными голеньями и лапками задних ног, значительно расставленными основными жилками R, RS и M, отодвинутыми от переднего края надкрылий, а также не выраженной и лишенной жилкования мембраной.

Видовой состав. Род монотипический.

Mesobelostomum deperditum (German, 1839)

Табл. II, фиг. 1—3, рис. 73

Scarabaeides deperditus: Germar, 1839, стр. 218; табл. 23, фиг. 17; Giebel, 1856, стр. 360; Quenstedt, 1867, стр. 373, табл. 35, фиг. 5; Weyenbergh, 1873, стр. 239; Scudder, 1885, стр. 782, фиг. 994.

Belostomum hartingi: Weyenbergh, 1869, стр. 268, фиг. 35, фиг. 20.

Hydrophilus deperditus: Weyenbergh, 1874, стр. 83.

Belostoma deperditum: Assman, 1877, стр. 192; Deichmüller, 1886, стр. 61, табл. 5, фиг. 1—3; Oppenheim, 1888, стр. 233, табл. 31, фиг. 3; Meunier, 1896, стр. 93.

Mesobelostomum deperditum: Haase, 1890, стр. 20, фиг. 8; Handlirsch, 1906, стр. 637, табл. 41, фиг. 22—25; Handlirsch, 1925, стр. 210, фиг. 191; Carpenter, 1932, стр. 119; Statz, 1950, стр. 77; Kühn, 1961, стр. 30; 1963, табл. 43, фиг. 6.

Г о л о т и п — Колл. Мюнхенского Университета, отделение палеонтологии и исторической геологии, № AS VII 43; прямой отпечаток тела насекомого; Зольнгофен, ФРГ, литографские сланцы, верхняя юра, кимеридж — титон.

О п и с а н и е. Тело удлиненное, кзади несколько расширяющееся. Голова у основания одинаковой ширины с передним краем переднеспинки.

Ширина переднеспинки в 1,7—1,9 раза больше ее длины, боковые края в средней части слегка выемчатые, передний край уже заднего почти в два раза; поверхность переднеспинки слабо бугорчатая. Надкрылья с прямым внешним краем, R и RS слиты в единую жилку, немного не доходящую до вершины крыла, M достигает вершины крыла, где дает ряд мелких параллельных ветвей, идет вдоль внутреннего края крыла и в дистальной части, разветвляясь на большое количество мелких параллельных ветвей, образует вместе с ветвями M общую дистальную сеть жилок; анальные жилки на клавусе отсутствуют. Щиток гладкий, поперечно-треугольный, на вершине умеренно заостренный, ширина его почти в 1,5 раза превышает длину. Средне- и заднегрудь с продольным срединным швом, наиболее явственным у основания, в заднегрудь постэпистерн и фуркастерн слиты в единый склерит и отделены поперечным швом от основной стернально-плевральной области. Вертлуги ног причленяются к бедрам наружной стороной, бедра передних ног заметно сужены к вершине, голени линейные; бедра средней и задней пары ног сужены от основания, на вершине немного расширены; средние голени почти не расширены к вершине, задние голени заметно расширены к вершине за счет сильно развитого наружного ребровидного уплощения, более высокого на вершине; первый членик задней лапки более чем в 1,5 раза длиннее второго. Брюшко плоское, длина его превышает ширину более чем в 1,5 раза; средняя часть, ограниченная срединной бороздой, слегка крышеобразно приподнята; границы между первыми брюшными сегментами прямые, начиная с четвертого сегмента угловидные; дыхательная трубка, состоящая из двух створок, заходит на вершину брюшка на половину своей длины.

Размеры. Длина тела 54 мм, длина надкрылий 41 мм, ширина 20 мм.

Материал. Кроме голотипа были исследованы оригиналы Опенгейма из коллекции Мюнхенского Университета — AS I 583 и еще 3 отпечатка из верхней юры — 1961 III 100 Эйхштетт, 1964 XXIII 52 и 1964 XXIII 53 Шернфельд; из коллекции Британского Музея были изучены еще 3 отпечатка из Зольнгофена — In. 44429, In. 44431 и In. 44297, а также два отпечатка из Музея Естественной истории в Вене № Мо 2—19 и № 1319. Карпентер (Carpenter, 1932) указывает на наличие еще 11 отпечатков (№№ 3843; 3845; 5150; 5151; 5152; 5153; 5154; 5155; 5156; 5210; 1219), хранящихся в Музее Карнеги и 19 отпечатков в Музее Сравнительной зоологии.

Род *Lethocerus* Mayr, 1853

Lethocerus: Mayr, 1853, стр. 17¹

Типовой вид — *L. cordofanus* Mayr, 1853; современный вид, распространенный в Эфиопской и на юго-западе Палеарктической области.

Описание. Крупные, достигают 40—110 мм. Голова сверху выпуклая, часть головы перед глазами довольно развитая, явственно короче синтлицсиса; синтлицсис от узкого до широкого, выпуклый: глаза длиннее, чем их ширина, внешний край заметно выпуклый, заднебоковые углы широко округлены; хоботок относительно короткий и крепкий, первый членик приблизительно одинаковой толщины и длины и составляет половину длины второго членика, второй членик почти в $\frac{3}{4}$ длины третьего членика, антенны с неравномерно развитыми члениками, второй — четвертый с боковыми выростами. Боковые края переднеспинки слегка или явственно выпуклые, передний край на $\frac{1}{2}$ меньше заднего

¹ Вся синонимия этого рода приведена в работе Лаука и Менке (Lauck, Menke, 1961, стр. 647). Описание рода *Lethocerus* Mayr приводится из этой же работы.

края; поперечная борозда явственная, большая и слегка сдавленная. Ноги волосистые или голые; передние бедра равномерно или слегка расширены, несут два желобка для вкладывания нижней поверхности голени; передняя голень и лапка дорзально и латерально сдавлены; передняя лапка трехчлениковая. Первый членик очень маленький, до некоторой степени слитый, по видимый снизу; второй членик короткий, короче третьего; прямоугольный или ромбоидальный; третий членик оканчивается единственным большим, хорошо развитым коготком (см, рис. 72, а). Клавус с тонкой сеткой жилок; ко́риум с сильно анастомозированными, продольными жилками; мембрана надкрылий большая с многочисленными ветвящимися жилками, которые образуют многочисленные вытянутые ячейки. Опушение латеротергитов брюшка, как и на рис. 72, е. Брюшные стерниты равномерно покрыты короткими шипиками; генитальная пластинка самок с двумя пучками щетинок на вершине, вершина обычно выемчатая.

Сравнение. *Lethocerus* Mayr хорошо отличается от мезозойского рода *Mesobelostomum* Handl. уплощенными задними голеними и лапками, а также жилкованием надкрылий.

Видовой состав. Этот космополитический род циркумтропического типа распространения насчитывает около 30 видов, большая часть которых (18 видов) распространена в западном полушарии. 5 видов известно в ископаемом состоянии, из которых 2 вида в неогене Западной Европы и 3 вида в неогене Западной Европы и Западной Сибири.

Lethocerus turgaicus Y. Popov, sp. nov.¹

Табл. III, фиг. 2, рис. 74

Г о л о т и п — ПИН № 1096/9; обратный отпечаток передней правой ноги; Западная Сибирь, Омская обл., левый берег реки Абросимовки (приток Иртыша), село Екатеринославское, в 10—12 км от г. Тары; миоцен.

О п и с а н и е. Бедро сильно развитое, в вершине заметно сужается, длина превышает ширину в 2,5 раза; апикальный внутренний угол хорошо развит и сильно выдается в виде широко закругленного выступа, апикальный наружный угол слабо развит, выемка между этими углами явственная, основание бедра снаружи очень выпуклое и широко округлено. Голень слабо изогнута, более или менее узкая, плотно прилегает, почти сливаясь с лапкой, второй членик почти в 3 раза короче третьего, коготок прямой, неизогнутый. Отношение длины бедра, голени и лапок как 50 : 37 : 15.

Р а з м е р ы. Длина бедра 12 мм, голени и лапки 12,5 мм.

С р а в н е н и е. Хорошо отличается от всех современных видов сильно развитым внутренним углом переднего бедра, от олигоценового *L. sulcifemoralis* Řiha et Kukalova более широким бедром и его вершиной, а также более изогнутой и узкой голенью с направленным вперед коготком (рис. 74).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Миоцен Западной Сибири.

М а т е р и а л. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО NORVATHINIINAE LAUSK, MENKE, 1961

О п и с а н и е. Средней величины; тело эллиптическое. Антенны четырехчлениковые, с различно устроенными члениками; первый членик короткий, утолщенный, второй членик довольно длинный, сильно упло-

¹ От палеофлористического названия «тургайская флора».

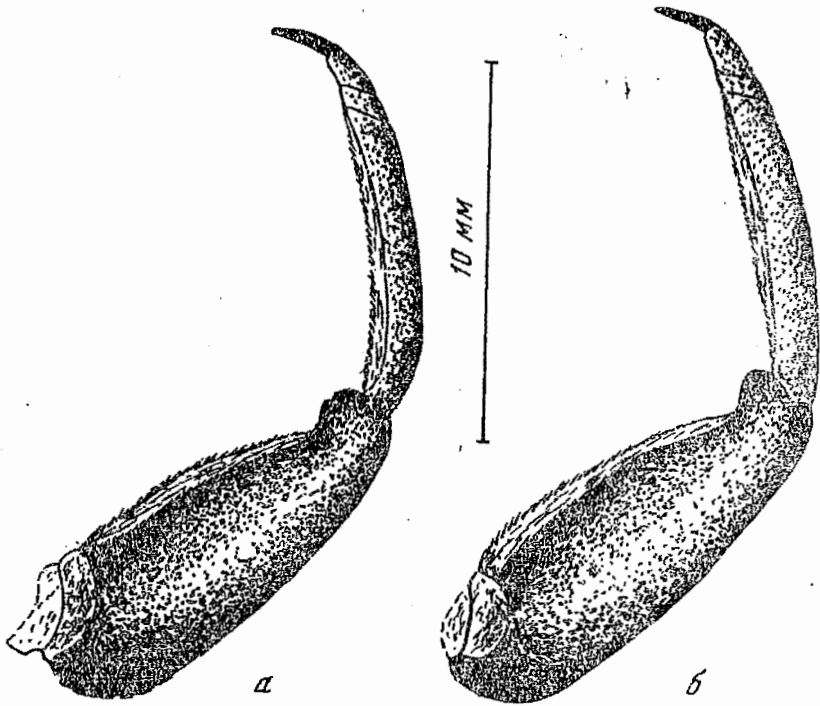


Рис. 74. *Lethocerus turgaicus* sp. nov.; голотип

а — передняя нога; экз. ПИН № 1096/9; Екатеринославское, Западная Сибирь; миоцен; б — *Lethocerus sulcifemorialis* Řiha et Kuk.; голотип; передняя нога; колл. музея Дечина; Северная Богемия, ЧССР; олигомиоцен

щепный вентрально, с пальцеобразным выростом на дорзальной стороне, третий членик короткий, с сильно разросшимся уплощенным дорзально лопастевидным выростом, четвертый членик короткий, дорзо-вентрально вытянутый (см. рис. 31, б). Передние лапки двухчлениковые, их членики слиты с двумя сильно редуцированными коготками; задние голени и лапки уплощенные, угловатые, немного расширенные, сегменты брюшка разделены снизу на срединную часть и парастерниты неглубокой складкой в виде борозды, которая подходит к базальному углу генитальной пластинки; дыхальца расположены снизу вблизи от границы вентральных частей латеротергитов; выросты VIII сегмента раздвинуты, короткие; вентральный дивертикул и эдеагус фаллуса слиты (см. рис. 72).

С р а в н е н и е. От *Belostomatinae* отличается наличием складки, отделяющей снизу парастерниты от средней части брюшка, а также иным расположением дыхалец на них, от *Lethocerinae* расположением вентральной складки латеротергитов, формой антенн и слитым дивертикулом и эдеагусом. По ряду признаков занимает промежуточное положение между двумя другими подсемействами; расчленение стернитов брюшка, как у *Lethocerinae*. Насчитывает 9 видов.

С о с т а в. 1 современный род *Horvathinia* Mont. из Южной и Центральной Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО BELOSTOMATINAE LEACH, 1815

Рис. 75

О п и с а н и е. Средней величины, реже крупные. Антенны двух-четырёхчлениковые с пальцеобразными выростами на втором и третьем члениках, четвертый членик пальцеобразный (см. рис. 31, в—и). Голени

и лапки средних и задних ног сходной формы, уплощенные, угловатые, немного расширенные; передние лапки одно-трехчлениковые, с двумя коготками, которые иногда срастаются вместе (см. рис. 72, в—д). Продольная складка стернитов брюшка оканчивается в базальных углах генитальной пластинки (см. рис. 72, з); выросты восьмого сегмента обычно раздвинуты, у большинства примитивных родов соприкасаются. Вентральный дивертикул и эдегус фаллуса слитые.

Сравнение. От двух предыдущих подсемейств отличается отсутствием складки на стернитах брюшка и центральным расположением дыхалец на латеротергитах. По-видимому, несколько более специализированная группа, чем *Lethocerae*; эдегус и вентральный дивертикул фаллуса слиты, брюшные стерниты недифференцированные, абдоминальные выросты дыхательной трубки не образуют воздушного канала. Кроме того, самка часто откладывает яйца на спину самцов, что также рассматривается как одно из проявлений специализации. Наиболее примитивной группой, стоящей в основании филогенетического ствола этого подсемейства, считается африканский род *Limnogeton* со слабо развитыми хватательными передними ногами и плавательными средними и задними конечностями, трехчлениковыми лапками с двумя одинаково развитыми коготками и довольно длинными выростами воздушной трубки на вершине брюшка.

Состав. 1 род *Mesonepa* Handlirsch из верхней юры Западной Германии, а также 5 родов в современной фауне — *Limnogeton* Mayr, *Hyd-*

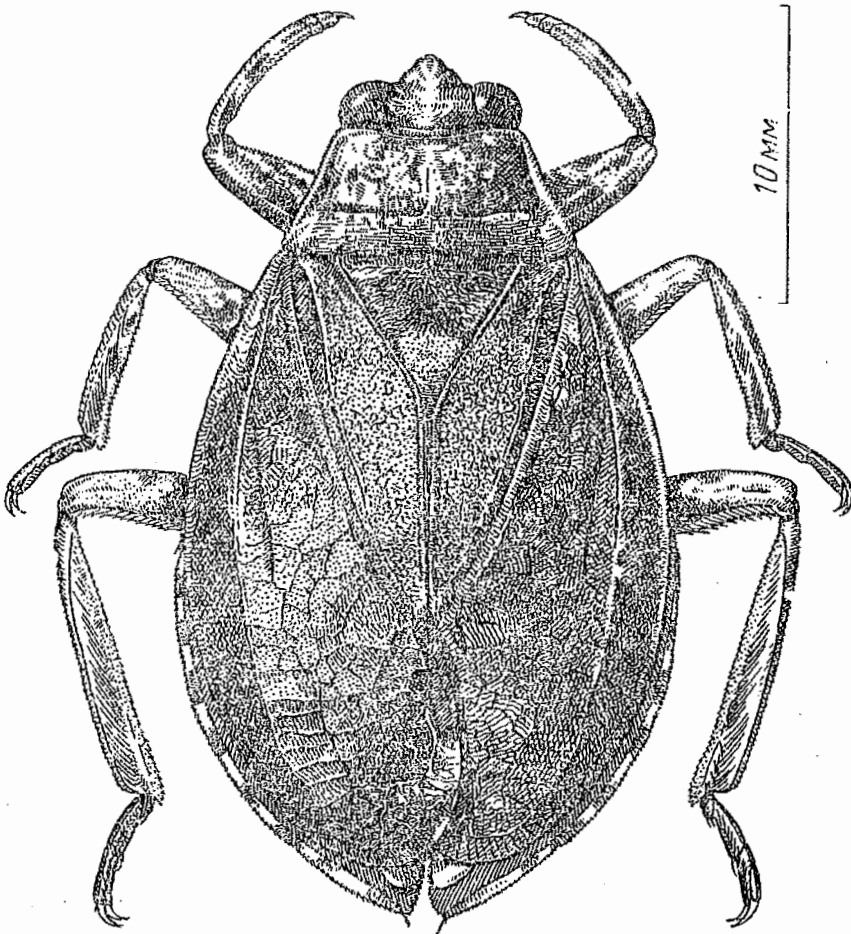


Рис. 75. *Abedus indentatus* (Hald.); соврем. (Менке, 1960)

rocyrius Spin., *Sphaerodema* Lar., *Belostoma* Latr. и *Abedus* Stål. которые в ископаемом состоянии достоверно неизвестны; распространены в Неотропической, Неарктической, Эфиопской, Ориентальной, южной части Палеарктической областях. Насчитывает более 100 видов.

Род *Mesonera* Handlirsch, 1906

Nera: Germar, 1839, стр. 206; Giebel, 1856, стр. 370; Hagen, 1862, стр. 111, 113; Weyenbergh, 1869, стр. 273; Assman, 1877, стр. 192; Scudder, 1885, стр. 782; Deichmüller, 1886, стр. 60; Oppenheim, 1888, стр. 234; Meunier, 1898, табл. 20, фиг. 59, 61.

Mesonera: Handlirsch, 1906, стр. 637; Handlirsch, 1925, стр. 210; Kühn, 1961, стр. 26, 30; Carpenter, 1932, стр. 120.

Типовой вид — *Nera primordialis* (Germ.); верхняя юра, литографские сланцы, Зольнгофен, ФРГ.

Описание. Длина тела 24—30 см. Голова сверху слабо вытянутая, ширина превышает длину в два раза, синглипсис не больше диаметра глаз. Переднеспинка сильно поперечная, передний и задний края выемчатые в задней части, боковые — в передней половине; впереди слабо суженная. Боковые стороны щитка не прямые. Надкрылья заходят за вершину брюшка; между жилками М и С₁ имеются слабые поперечные жилки; граница кориума с мембраной почти прямая. Тазики передних ног достигают основания головы, голени передних ног вместе с одночлениковой лапкой короче бедер, средние бедра слегка толще задних, задние голени немного длиннее задних бедер. Короткие дыхательные трубки не выступают из-за вершины надкрылий.

Сравнение. Очень сходен с современным родом *Belostoma* Latreille по строению сильно развитых хватательных передних ног, головы, переднеспинки и надкрылий. Однако одночлениковая лапка, слабо развитый внутренний выступ на вершине бедра, костальный край надкрылий, достигающий перепоночки, и, наконец, сравнительно большая перепоночка позволяет отличать *Mesonera* Handlirsch от сравниваемого современного рода.

Видовой состав. Кроме типового вида, известен еще 1 вид *M. minor* Handlirsch, 1906 из Эйхштетта.

Mesonera primordialis (Germar, 1839)

Табл. I, фиг. 4, рис. 76

Nera primordialis: Germar, 1839, стр. 206, табл. 22, фиг. 7; Giebel, 1856, стр. 370; Hagen, 1862, стр. 111, 113; Weyenbergh, 1869, стр. 273, табл. 35, фиг. 22; Assman, 1877, стр. 192; Scudder, 1885, стр. 782; Deichmüller, 1886, стр. 60, табл. 5, fig. 5; Oppenheim, 1888, стр. 234, табл. 31, фиг. 11; Meunier, 1898, табл. 20, фиг. 59, 61.

Mesonera primordialis: Handlirsch, 1906, стр. 637, табл. 41, фиг. 20; Handlirsch, 1925, стр. 210; Carpenter, 1932, стр. 120; Kühn, 1961, стр. 210.

Голотип — Колл. Мюнхенского Университета, отделение палеонтологии и исторической геологии — No AS VII 349; прямой отпечаток тела насекомого; Зольнгофен, ФРГ, литографские сланцы, верхняя юра, киммеридж — титон.

Описание. Тело удлиненное, длина его в 2,5 раза превышает ширину, к середине расширяющееся, далее снова сужающееся к вершине. Голова почти одинаковой ширины с передним краем переднеспинки, глаза выпуклые, синглипсис немного меньше диаметра глаз. Переднеспинка трапецевидной формы, незначительно сужена к переднему краю; ширина больше длины в два раза; передний край слабо выемчатый, задний — сильно вогнутый, боковые края заметно выемчатые у передних углов; передняя половина, отделенная поперечной бороздой, более чем в два раза

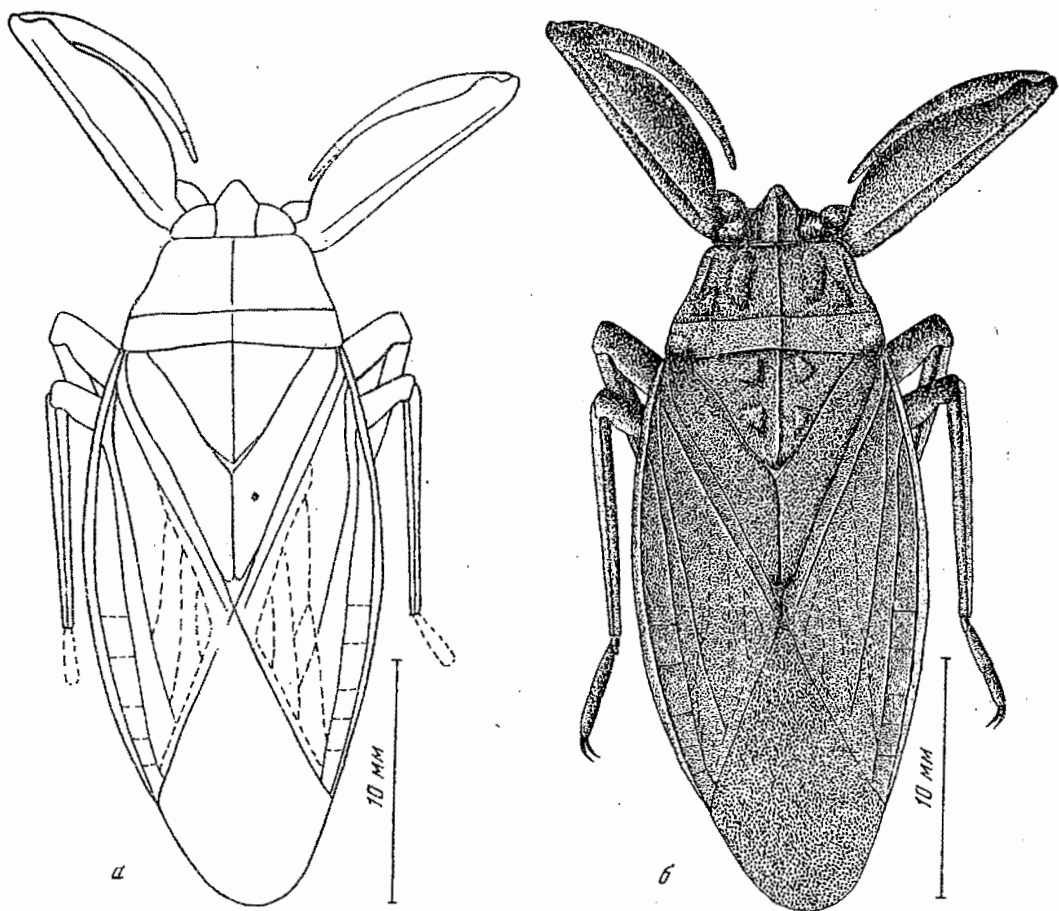


Рис. 76. *Mesonepra primordialis* (Germ.)

а — оригинал Оппенгейма (Oppenheim, 1888); колл. Мюнхенского университета AS VI 9, Зольнг-фен ФРГ; верхняя юра; б — реконструкция

длиннее задней; на задней половине по средней линии проходит явственное продольное ребро, продолженное частично и на переднюю половину; вдоль средней линии проходят два невысоких продольных бугра. Щиток с волнистыми боковыми сторонами, передний край его выпуклый по всей длине; поверхность неровная, с четырьмя буграми округлой формы вдоль средней линии, задняя пара бугров более вытянутая. Надкрылья с доходящим до мембраны костальным краем, образованным C, Sc и R; обособленная RS достигает мембраны; M слегка изогнута в основании, в вершинной части сливается с косыми поперечными жилками, отходящими от Cu; Cu прямая, также достигающая мембраны; слабые поперечные жилки находятся в дистальной части надкрылий и расположены почти на равном расстоянии друг от друга. Вертлуги ног прилегают наружной стороной к бедрам; бедра передней пары ног максимально утолщены в средней своей части, у вершины резко сужены и на самой вершине выемчатые, наружные стороны их прямые с явственной бороздой вдоль них, внутренние стороны сильно выгнутые; длина бедра превышает ширину более чем в четыре раза; передние голени саблевидно изогнуты по всей длине, постепенно утончаются к вершине и оканчиваются одночлениковой лапкой в виде почти прямого когтя. Вершины задних и особенно средних бедер прямо срезаны, с внутренней стороны выемчатые. Голени довольно тонкие, со срединной бороздой по всей длине, к основанию слегка сужающиеся. Первый членик задней лапки в 3,5 раза короче голени.

Размеры. Длина тела 30 мм, длина надкрылий 22 мм, ширина 13 мм.

З а м е ч а н и е. Благодаря любезности д-ра Р. Фёрстера (R. Förster), приславшего тип и основные оригиналы *Mesonera primordialis* (Germ.), удалось, наконец, окончательно разобраться (кроме *M. minor*, описанного Гандлиршем в 1906 г.) в сложной и запутанной синонимии этого вида. Прекрасно сохранившийся оригинал Оппенгейма (AS VI 9) оказался действительно принадлежащим к этому виду. Как выяснилось при исследовании типового экземпляра Гермара, *Gryllites dubius* Germ. (AS VII 42), синонимизированный Гандлиршем (Handlirsch, 1906) с *M. primordialis* Germ., должен быть отнесен к равнокрылым, по-видимому, (Homoptera inc. sedis) к Cicadellidea. *Scaraebeides deperditus* Germ. был отнесен Квенштедтом (Quenstedt, 1852) к семейству Nepidae, но затем он сделал попытку исправить свою ошибку и уже в следующей работе (Quenstedt, 1867) отнес его к семейству Belostomatidae, как и все остальные авторы того времени. Гандлирш (Handlirsch, 1906) установил новый род *Mesonera* и, по изображению Дейхмюллера (Deichmüller, 1886), выделил второй вид — *M. minor* Handl., типовый экземпляр которого, к сожалению, отсутствует в исследованном нами материале из Западной Европы. Окончательное выяснение статуса этого вида откладывается до изучения типового экземпляра. Наиболее вероятно, что *M. minor* Handl. — младший синоним *M. primordialis* (Germ.).

М а т е р и а л. Кроме голотиша, еще один отпечаток тела из того же местонахождения, оригинал Оппенгейма (1888).

ПОДСЕМЕЙСТВО STYGEONERINAE Y. POPOV, SUBFAM. NOV.

О п и с а н и е. Крупные, уплощенные насекомые, длиной не менее 30 мм. Голова с небольшими глазами. Переднеспинка поперечная, трапециевидной формы, с вогнутым задним краем и без поперечной борозды. Щиток большой, поперечно-треугольный, значительно короче клавального шва. Надкрылья сильно хитинизированы, со следами неясного жилкования, мембрана выражена слабо; костальный край равномерно утолщен по всей длине. Тазики ног расставленные, направлены назад; передняя пара ног хватательного типа с сильно развитыми бедрами, тонкой голенью и одночлениковой лапкой; средние и задние бедра тонкие; задняя голень с зубцом на внешнем крае, как и лапка сильно уплощена, в виде широкого весла; голени и лапки лишены плавательных волосков. Брюшко с сильно развитыми латеротергитами, средняя часть приподнята, со срединным килем почти по всей длине; дыхательные трубки имеются. Видимо, обитатели морской лагуны и эстуариев рек.

С р а в н е н и е. Описываемое новое подсемейство очень близко к современному семейству Belostomatidae по строению и форме щитка, надкрылий (особенно по длинному клавусу) и передних ног. Вместе с тем клавус и сильно скульптурированная переднеспинка напоминают таковые у настоящих водяных скорпионов — Nepidae, однако у Stygeonerinae переднеспинка более поперечная и щиток более крупный. *Stygeonera* является одной из наиболее специализированных форм водных клопов, известных до сих пор; задние ноги превращены в весла с широкими лопастями, образованными короткой и широкой голенью и сильно расширенной одночлениковой лапкой; бедра передних ног умеренно утолщены с очень тонкими слегка изогнутыми голеньями.

С о с т а в. 1 род — *Stygeonera* gen. nov.

Типовой вид — *S. foersteri* sp. nov., верхняя юра, Портланд, литографические сланцы; Зольнгофен, ФРГ.

Описание. Тело удлиненоовальное, заметно расширяющееся кзади; длина немного более, чем в два раза превышает ширину. Голова поперечная. Переднеспинка значительно сужена кпереди, передний край вогнутый; ширина ее немного более чем в два раза больше длины. Надкрылья с остатками жилок R + M и Cu; анальная жилка сохранилась на клавусе; утолщенный костальный край заходит за мембрану; клавальный шов вдвое длиннее щитка; граница кориума и мембраны еле заметна. Тазики передней пары ног достигают заднего края переднегруди, вертлуги большие, причленяются к основанию бедра по средней линии; бедра длинные, ширина их почти в 7 раз меньше длины, с бороздой по внешнему краю; голень короче бедра, средние и задние бедра почти одинаковой толщины, средние голени тонкие, линейные, задние короткие, широкие, с выступом на вершине; лапки очень широкие, равны по длине бедрам и почти в два раза длиннее голеней. Брюшко очень широкое, длина его почти равна ширине; латеростерниты немного шире мезостернитов; дыхательная трубка длинная.

Видовой состав. Род монотипический.

Stygeonepa foersteri Y. Popov, sp. nov.²

Табл. III, фиг. I, рис. 77

Голотип — Колл. Мюнхенского Университета, отделение палеонтологии и исторической геологии, № 1952/183, прямой и обратный отпечатки тела насекомого; Лангенальтгейм, ФРГ, литографские сланцы, верхняя юра, кимеридж — титон.

Описание. Удлиненное тело постепенно расширяется кзади, шире всего на уровне третьего сегмента брюшка; длина его превышает ширину в 2,3 раза. Голова, по-видимому, не шире или чуть шире переднего края переднеспинки; глаза средней величины. Боковые края переднеспинки слабо выпуклые, почти прямые; диск в средней части с бугристым возвышением. Щиток более или менее выпуклый, ширина его превышает длину в 1,2 раза. Вершина надкрылий широко закруглена. Костальный край надкрылий утолщен в виде невысокого тонкого валика, почти достигающего вершины, жилки R и M слиты по всей длине, у основания слиты с Cu, едва достигают границы мембраны; мембрана большая и полностью лишена жилок; анальная жилка в виде очень тонкой линии, незначительно выгнутой и параллельной внешней стороне клавуса. Передние ноги довольно длинные, несколько расставленные; вертлуги линейные; бедра слабо утолщенные, вытянутые, длина их превышает ширину в 7,2 раза; наружный край прямой, внутренний слабо выпуклый, вершина закруглена, вдоль внешнего края почти по всей длине идет слабая борозда; голень относительно тонкая, изогнута, постепенно утончается к вершине. Средние ноги тонкие и длинные. Задние бедра слабо утолщенные, длина их превышает ширину в 6,5 раза; голени очень короткие, сильно уплощенные конусовидно, расширяющиеся к вершине, вершина поперечно срезанная, с тупым срединным зубцом и небольшой выемкой с внутренней стороны, на вершине длина их превышает ширину только в 2,2 раза; внешняя сторона голеней с продольным ребром, сильно расширенным; лапка сильно расширенная, длиннее голени в

¹ От греческого слова *styx* — название мифической реки и названия рода *Nepa*.

² Назван в честь немецкого зоолога Р. Фёрстера (R. Förster), нашедшего этот отпечаток.

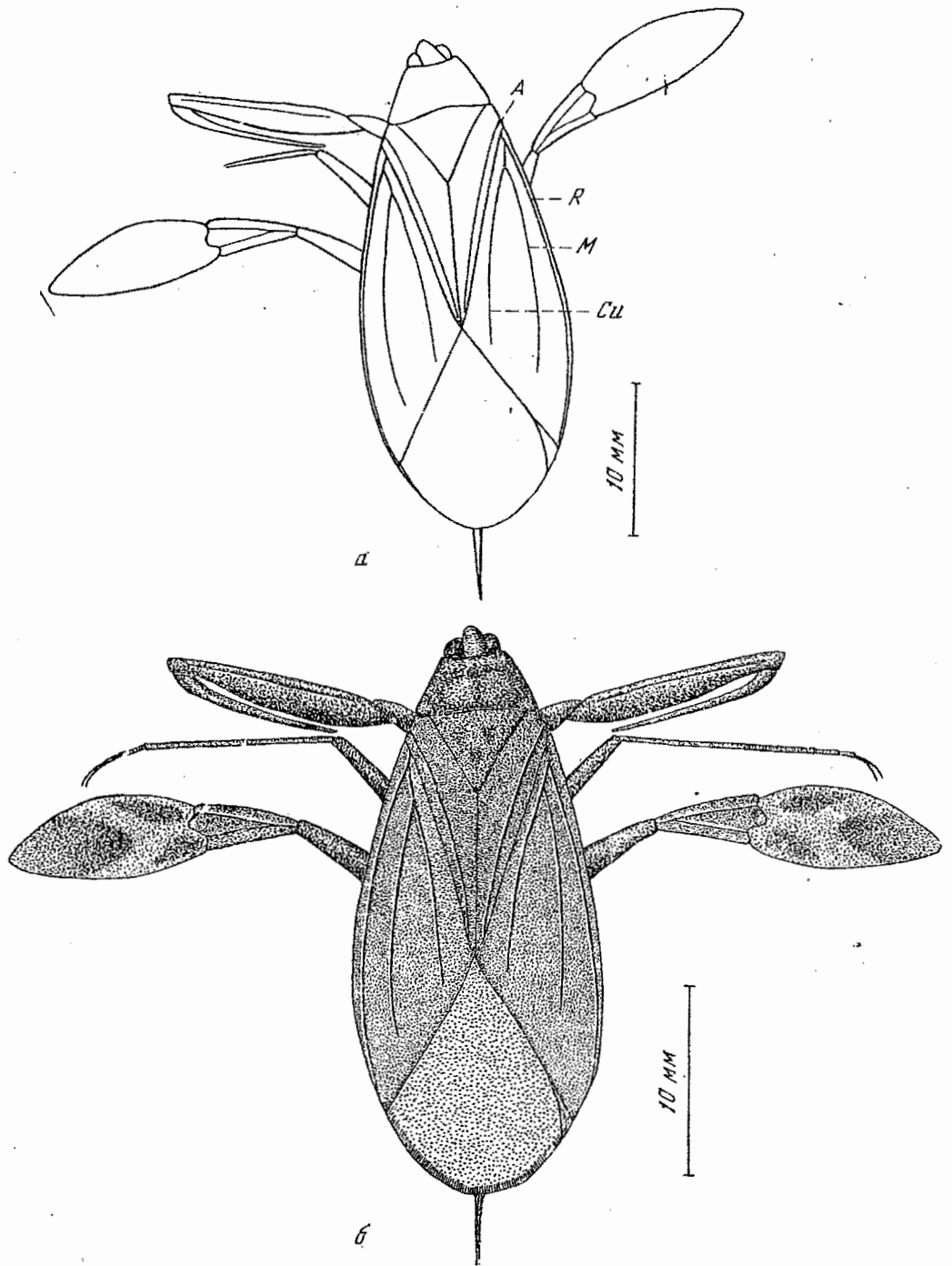


Рис. 77. *Stygeonepa foersteri* sp. nov.

а — голотип; колл. Мюнхенского Университета, № 1952/183; Лангенальтгейм, ФРГ; верхняя юра;
 б — реконструкция

2,3 раза, ее внешняя поверхность слабо выпуклая. Брюшко с довольно плоскими латеростернитами и крышеобразно выпуклыми мезостернитами в виде единого продольного возвышения, достигающего анальной пластинки; дыхательная трубка далеко заходит за вершину брюшка.

Размеры. Длина тела 31 мм, длина надкрылий 20 мм, ширина — 4,2 мм.

Замечание. Этот вид является одной из самых крайне специализированных форм среди водных настоящих полужесткокрылых. Аналогичное превращение задних ног в настоящие гребные весла вследствие максимального расширения и уплощения голеней и лапок имеет место лишь в немногих других группах членистоногих. В классе насекомых у ископаемых личинок водных жуков семейства *Coptoclavidae* Popomarenko за счет расширенных голеней и лапок, средние и задние ноги были настоящими плавательными; в классе скорпиономорф у водных хелицеро-вых отряда *Eurypterida* шестая пара конечностей плавательная, два последних членика ее расширены и образуют так называемые весловые лопасти или гребки. Задние тазики у многих водных клопов и жуков сильно развиты и неподвижные, часто снабженные небольшим выступом, который ограничивает движение плавательной ноги в одной плоскости. У данного представителя имеется также еще один выступ на вершине голени, фиксирующий лапку задней ноги в одной плоскости с голенью. Судя по необычайно сильно развитым веслообразным ногам и каплевидной форме тела, наш вид был активным быстроплавающим хищником.

Материал. Голотии (найденный Р. Фёрстером в 1965 г.).

НАДСЕМЕЙСТВО CORIXOIDEA LEACH, 1815

Описание. Голова гипо- или опистогнатная, с хорошо обозначенным предналичником (*anteclypeus*) у некоторых ископаемых форм (*Shurabella*) или полностью слитым с соседними склеритами предналичником. Хоботок сильно укороченный, антенны короткие, полностью скрытые. Фильтрующий аппарат глотки сложный и состоит из системы бугорков, щетинок и волосков. Передние ноги нехватательные, задние плавательные. Надкрылья с сильно редуцированным жилкованием, перцепоночка лишена жилок или исчезает. Тазики ног пагиоподные. Последние сегменты брюшка очень сильно уплощены. У современных форм всегда развит стридуляционный аппарат. Нимфы с пахучими железами на тергитах брюшка. Настоящие водные насекомые, в основном, альго- или детритофаги, реже хищники или фитозоофаги.

Сравнение. Отличается от других надсемейств непоморф скрытым под разросшейся верхней губой хоботком, наиболее сложно устроенным фильтрующим аппаратом, сильно уплощенными последними сегментами брюшка, стридуляционным аппаратом, а также наличием у нимф абдоминальных пахучих желез.

Состав: 2 семейства: *Shurabellidae* — нижняя юра Средней Азии, *Corixidae* — верхняя юра Казахстана, нижний мел Восточной Сибири, палеоген и неоген Северной Америки, Западной Европы и Средней Азии; в современной фауне распространены повсеместно.

СЕМЕЙСТВО SHURABELLIDAE Y. POPOV, FAM. NOV.

Описание. Относительно мелкие насекомые с уплощенным телом, не более 6 мм длиной. Переднеспинка поперечная, с явственно выраженной скульптурой. Голова со следами обособленного наличника, глаза большие. Щиток треугольный, намного короче клавального шва. Надкрылья

сильно склеротизованы, передний край пластинчатообразно расширен; жилкование сильно редуцировано, имеются лишь остатки Sc, R и M; мембрана склеротизована и слита с клавусом. Задние ноги длинные, тонкие; одночлениковые лапки покрыты плавательными волосками. У нимфы имеются абдоминальные железы на третьем, четвертом и пятом тергитах.

С р а в н е н и е. Отличается от *Cotixidae* явственно отделенным от лба и щек наличником, наличием ребрышек на переднеспинке, листовидно расширенными надкрыльями и конусовидно вытянутым восьмым тергитом, а также совершенно неуплощенными задними ногами. Вместе с тем форма головы и переднеспинки, характер надкрыльев и наличие у нимфы абдоминальных желез позволяет сближать представителей ископаемого семейства *Shurabellidae* с семейством настоящих гребляков.

С о с т а в. 1 монотипический род — *Shurabella* В.-М. из нижней юры Средней Азии.

Род *Shurabella* Becker-Migdisova, 1949

Shurabella: Беккер-Мигдисова, 1949, стр. 28—29; Беккер-Мигдисова, Попов, 1962, стр. 225.

Coleopteropsis: Беккер-Мигдисова, 1949, стр. 29; Беккер-Мигдисова, Попов, 1962, стр. 226; *syn. nov.*

Типовой вид — *Shurabella lepyroniopsis* В.-М.; лейас, Шураб III, Опшская обл., Киргизия.

О п и с а н и е. Тело небольшое, 5—6 мм, овальное, сверху выпуклое, в мелкой пунктировке. Голова поперечная, глаза соприкасаются своими внутренними сторонами с наличником; задний край головы между глазами приподнят в виде ребра. Переднеспинка почти в три раза шире своей длины, гладкая, с двумя продольными срединными ребрами, не достигающими до заднего края; передний и задний края почти прямые. Надкрылья длиннее брюшка или не прикрывают только хвостообразные выступы восьмого тергита; пластинчатое расширение довольно широкое, с остатками жилок Sc и R; M сравнительно длинная. Голени и лапки задних ног очень тонкие. Брюшко снизу по всей длине с продольным килем.

В и д о в о й с о с т а в. Род монотипический.

Shurabella lepyroniopsis Becker-Migdisova, 1949

Табл. II, фиг. 4, табл. III, фиг. 3—4, рис. 78, 79

Shurabella lepyroniopsis В.-М.: Беккер-Мигдисова, 1949, стр. 29; Беккер-Мигдисова, Попов, 1962, стр. 226.

Coleopteropsis dolichoptera В.-М.: Беккер-Мигдисова, 1949, стр. 31; Беккер-Мигдисова, Попов, 1962, стр. 226; *syn. nov.*

Г о л о т и п — ПИН № 459/72; прямой отпечаток тела без головы и переднеспинки; Киргизия, Ферганская долина, Опшская обл., Шураб III (Сай Сагул); лейас.

О п и с а н и е. Взрослая форма. Тело в задней половине постепенно к вершине сужающееся. Голова почти одинаковой ширины с передним краем переднеспинки. Глаза занимают почти всю длину головы и спереди образуют практически одну линию с наличником. Последний явственный, более или менее плоский, не достигает середины головы; лоб и темя слиты и заметно расширяются к основанию, задний край головы с ясным ребром, особенно развитым, по-видимому, у самцов. Боковые края переднеспинки почти прямые или слегка выпуклые; передние углы ее более

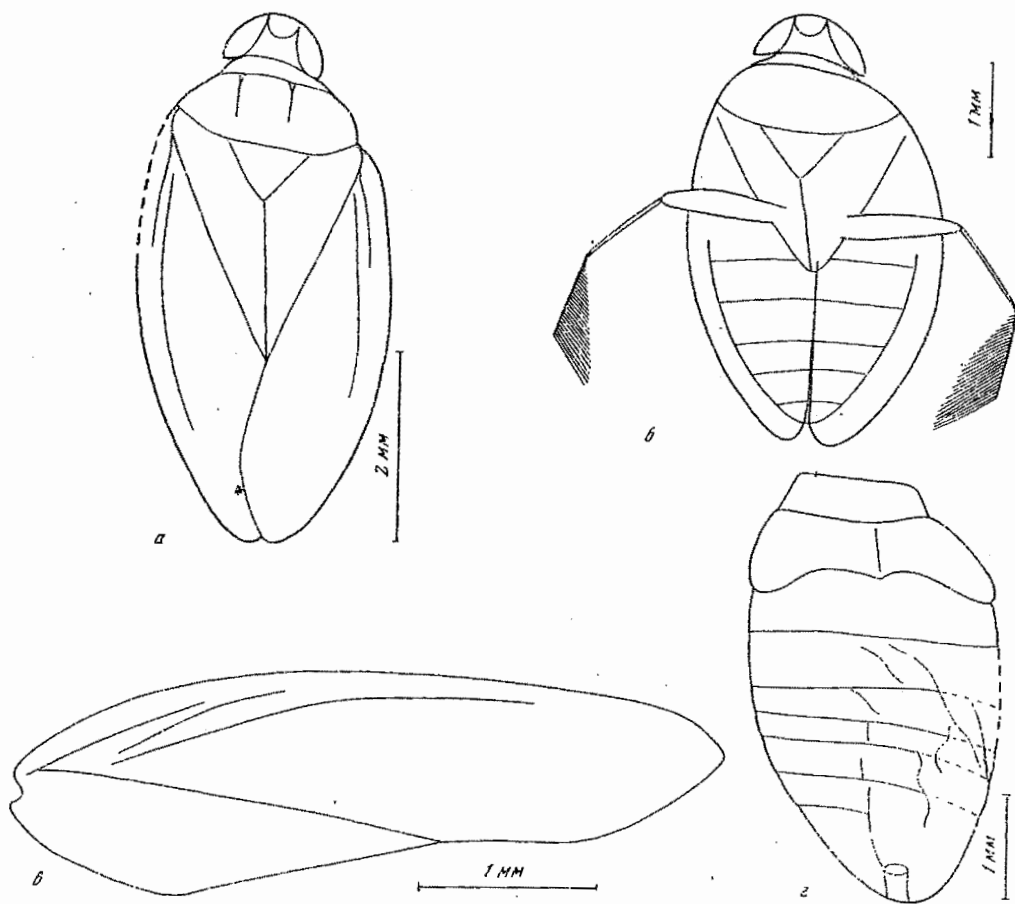


Рис. 78. *Shurabella lepyroniopsis* В.М.; экз. ПИН; имаго

а — тело насекомого, № 2032/255; б — тело насекомого, № 2032/261; в — крыло, 2038/256;
 г — нимфа, № 2032/244; Шураб III, Киргизская ССР, лэйас

или менее округлые, задние острые. Щиток равносторонне-треугольный, почти в три раза короче клавального шва. Надкрылья сильно склеротизованы, в мелкой и рассеянной пунктировке; М длинная, продолжена за середину крыла, отграничивая собственно клавус и листовидное расширение, которое в дистальной части сливается с остальной частью крыла; вершина крыла остроугольная. Задние ноги с более или менее утолщенными бедрами, превышающими длину голеней.

Размеры. Длина тела 4,5—5,5 мм, длина надкрылий 4,0—4,2 мм, ширина 2,5 мм.

Нимфа III—V возрастов удлинненно овальная. Переднеспинка сильно поперечная, ширина ее в четыре раза превышает длину; передний край почти прямой, параллельный заднему, боковые стороны прямые и слабо сужены кпереди; боковые углы относительно острые. Крыловой чехлик сильно укороченный, далеко не достигающий основания брюшка; боковые лопасти довольно широкие и направлены вдоль тела, внутренние стороны сильно расходящиеся; срединный выступ явственный и заметно выступающий; длина крылового чехлика по средней линии почти в полтора раза превышает длину переднеспинки; личиночный шов выражен. Брюшко постепенно суживающееся, закруглено на вершине.

Размеры. Длина тела 3,2—4,5 мм, ширина 1,8—2,2 мм.

Замечание. Первоначально насекомые данного рода были описаны как представители равнокрылых Homoptera, отнесенные предположительно к надсемейству Jassoidea или Cicadelloidea (Беккер-Мигдисова, 1949)

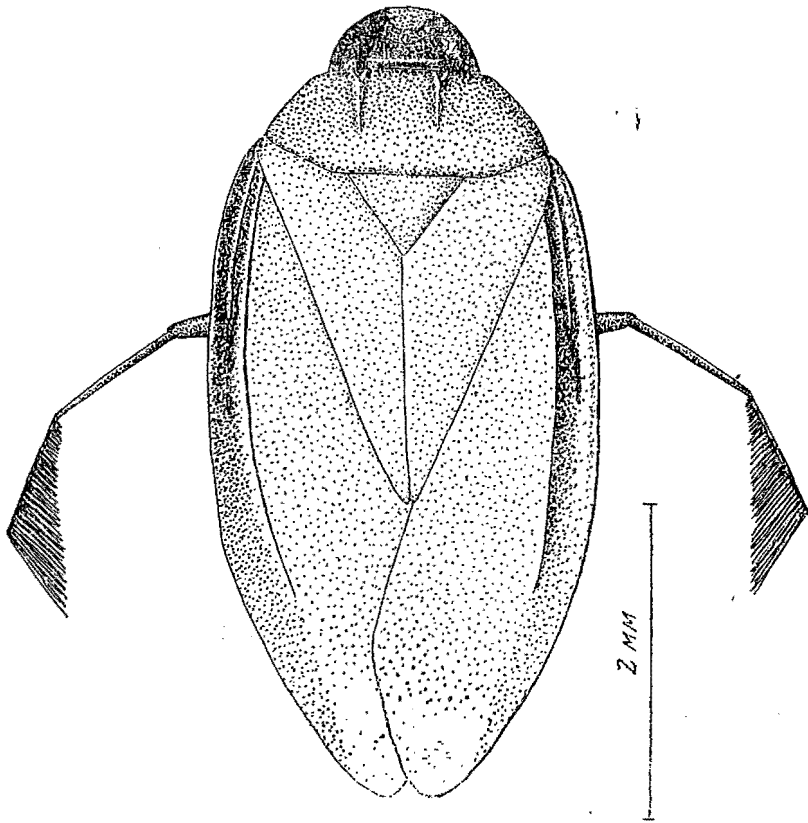


Рис. 79. *Shurabella lepyroniopsis* В.-М.; реконструкция.

на основании сходства формы щитка (scutellum) и известных примеров покровнокрылости как у современных *Cercopidae*, так и у некоторых ископаемых *Scytinopteridae*. Однако эти признаки оказались чисто внешними и недостаточными для отнесения их к равнокрылым (Homoptera). В дальнейшем при просмотре некоторых отпечатков они были помещены в отряд настоящих полужесткокрылых (Беккер-Мигдисова, Попов, 1962). Как показал просмотр всего имеющегося в коллекции Палеонтологического института материала, этих полужесткокрылых следует отнести к водным клопам (по наличию плавательных задних ног) надсемейства гребляковых — *Corixoidea* (по строению головы, структуре надкрылий и наличию абдоминальных желез у нимф). Разделение родов *Shurabella* и *Coleopteropsis*, основанное на различной форме щитка, оказалось необоснованным; этот признак отражает лишь различную сохранность остатков и искажение пропорций вследствие растягивания породы (см. главу II).

Материал. Кроме голотипов обоих видов, в коллекции Палеонтологического института хранится свыше 800 отпечатков.

СЕМЕЙСТВО CORIXIDAE LEACH, 1815—ГРЕБЛЯКИ

Описание. Клопы средних (8—16 мм) или мелких (1,5—6 мм) размеров; тело удлиненное, уплощено дорзо-вентрально, длина его приблизительно в 2—3 раза больше ширины. Переднеспинка и надкрылья часто покрыты сверху более или менее правильными чередующимися черными и светлыми, в основном поперечными линиями (полосами). Голова подогнутая, довольно подвижная, с большими глазами, сверху

широкая, спереди треугольная; задний край ее налегает на переднеспинку, склериты головы почти полностью слиты. Простые глазки имеются только у *Diargerosaginae*. Антенны очень короткие, значительно короче головы, трех- или четырехчлениковые, прикрепленные под глазами и скрытые между головой и переднегрудью. Хоботок сильно укороченный, широкий, полуконический, не расчлененный явственно, сверху охватывается передней частью головной капсулы. Мандибулярные и максиллярные стилеты короткие, неколющие, максиллярные стилеты расширены и асимметричны (более крупный левый принимает участие в образовании пищевого канала, правый на вершине зазубрен для измельчения пищи), мандибулярный рычажок треугольный. Плевральная область груди сильно развита, особенно эпимеры. Хорошо развит также срединный вырост стернита заднегруды (метаксифус). Тазиковые впадины открытые; тазики пагиоподные. Щиток прикрыт задним краем переднеспинки или остается свободным. Надкрылья достигают вершины брюшка, гладкие или их поверхность с мало заметной поперечной исчерченностью (растрацией), особенно явственной на переднеспинке, клавусе и базальной половине надкрылий; делятся на клавус, кориум, линейный эмболлум (у африканского рода *Stenocorixa* эмболлум отсутствует) и мембрану, которая лишена жилок и обычно сходна по структуре с кориумом. Редко жилкование на надкрыльях имеется (*Archaeosaginae*). Передние ноги очень короткие, одночлениковые лапки часто слиты с голенью и у самцов часто превращены в лопаточку (*palae*), усаженную крепкими щетинками и мелкими стридуляционными зубчиками; приспособлены для захватывания и фильтрации пищи, стридуляции, а также для удержания самок при копуляции; лапка оканчивается более или менее развитым коготком. На внутренней стороне передних бедер (см. рис. 46, e) имеется поле очень мелких хитиновых стридуляционных зубчиков (*pars stridens*). При быстром движении передних ног вдоль головы внутренние стороны ног задевают боковой край головы и от вышеупомянутых стридуляционных зубчиков создаются звуковые волны. Средние ноги длинные, тонкие, оканчивающиеся двумя длинными коготками; приспособлены для передвижения и фиксации на дне. Задние ноги приспособлены для плавания, длиннее остальных; тазики с выступом на заднем крае, ограничивающим движение ноги в одной плоскости; двухчлениковые лапки значительно уплощены, коготки очень короткие. Сегменты брюшка и копулятивный аппарат самцов, как правило, асимметричны; на шестом, иногда на пятом и шестом тергитах у самцов обычно имеется стригиль, состоящий из одного или нескольких гребешков или из системы зубчатых пилок (*Diargerosaginae*), восьмой сегмент нетелескопический, сильно уплощен, разделен на две пластинки. Самки без яйцеклада. Взрослые с хорошо функционирующими грудными железами на третьем — пятом сегментах. Наличие развитых абдоминальных желез, по-видимому, зависит от пищевой специализации: при зоофагии нет такой необходимости, как при фитофагии или смешанном питании, иметь развитые абдоминальные железы.

В мировой фауне насчитывается свыше 520 видов, из которых около 500 современных видов и более 20 вымерших¹.

Биология. Гребляки часто встречаются в лужах, прудах, прибрежной зоне озер; очень небольшое число видов известно из проточных вод (таковы, например, некоторые виды рода *Sigara* — Кириченко, 1940, 1951) и даже из водоемов в углублениях на граните (Липин, 1950).

¹ Последние уточненные данные о видовом составе семейства и более низших таксонов взяты из рукописи Т. Л. Ячевского (T. Jaczewski) «Check-list of the aquatic and semiaquatic Heteroptera of the Holarctic», любезно предоставленной автором для настоящего исследования.

Некоторые виды эвригалинные и могут жить в солоноватой воде (*Hali-corixa stagnalis* Leach, *Cymatia rogenhoferi* Fieb., *Sigara lateralis* Leach, *S. assimilis* Fieb., *S. concinna* Fieb. Дэвис (Davis, 1965), например, отмечает обильную популяцию *Trichocorixa reticulata* в изолированной луже среди мангровых зарослей на Ямайке с температурой воды 39,5° и соленостью 43‰ (!). Нам также удалось наблюдать виды рода *Sigara* в пересыхающих и сильно засоленных солоноватых лужах, совершенно лишенных растительности, в полупустынях юго-восточного Казахстана. Большинство же обитает в пресной воде; обычно они держатся на дне, копошась в субстрате. Подавляющее большинство видов обладает покровительственной окраской. Некоторые виды связаны с большими прудами или озерами, в которых они живут постоянно; однако они размножаются и во временных мелких водоемах, которые покидают, когда условия становятся неблагоприятными, в частности при пересыхании.

Гребляки — фитозоофаги и питаются в основном различными водорослями (*Spirogyra*, *Mougeotia*, *Euglena* и др.), реже диатомовыми и детритом, органические частицы которого активно ими поглощаются, а также различной бентической микрофауной (Hungerford, 1919, 1948; Hale, 1922; Larsen, 1938; Кириченко, 1940; Walton, 1943; Sutton, 1951; Павловский, Лепнева, 1948). Кроме того, они активно нападают на личинок Culicidae, Tendipedidae и Chironomidae (Diptera), питаются ветвистоусыми рачками (Cladocera), малоцетинковыми червями (Tubificidae), нимфами поденок (Ephemeroptera) и в некоторых случаях мальками рыб (Poisson, 1935; Sutton, 1951; Benwitz, 1956; Березина, 1955; Jaczewski, 1961). Некоторые формы — типичные хищники (*Cymatia*, *Stenocorixa*, *Diaprepocoris*) и часто имеют удлинённые тонкие передние ноги, используемые как хватательные органы. Задние ноги, кроме плавательной функции, служат также для очищения воздушных областей, расположенных под переднеспинкой и под надкрыльями, а также для облегчения распределения запасов воздуха при помощи крыльев. У гребляков временами наблюдается каннибализм (Poisson, 1957). В свою очередь Corixidae сами служат объектом питания для некоторых нимф стрекоз, например *Aeschna juncea* (L.) (Staddon, Griffiths, 1967).

Среди Corixidae довольно часто встречаются брахиптерные формы: *Cymatia*, *Micronecta* и *Sigara* (s. lato). Распространение полнокрылых форм определяется миграционными полетами, происходящими в основном ночью (*Corixa punctata* Ill., *Sigara falleni* Fieb., *S. nigrolineata* Fieb., *S. lateralis* Leach и др.). Эти виды, обладающие положительным фототропизмом, хорошо ловятся на свет. Миграции определяются в основном биологическими факторами, например перенаселенностью в водоемах вследствие быстрого размножения, и зависят от климатических условий — температура, влажность, атмосферное давление, а также от степени понижения атмосферы (Lefeuvre, 1967).

При перемещении гребляков важное значение имеют воздушные пузыри (физические жабры); с повышением температуры поступление O₂ снижается и при 28° прекращается совсем; при повышении температуры и соответственно понижении содержания O₂ у Corixidae усиливается стремление к полету, причем радиус разлета не более 80 км, но при попутных воздушных течениях может достигать 5000 км (Porham, 1964). По-видимому, также имеет определенное значение инстинкт, когда у полнокрылых имаго появляется тенденция к лёту.

Яйца обычно грушевидной формы, обычно снабжены ножкой. Приклеиваются к подводным или плавающим растениям с помощью короткого стебелька, заканчивающегося клейким прикрепительным диском, реже яйцо непосредственно прикрепляется к плотному субстрату. Гребляки имеют пять нимфальных стадий. Место прикрепления стебелька к яйцу противоположно головному концу нимфы. Крыловой чехол появ-

ляется на третьей стадии, с этой же стадии начинают функционировать пахучие железы на третьем, четвертом и пятом тергитах, которые преобразуются впоследствии у взрослой стадии в одну заднегрудную железу.

Большая часть гребляков зимует во взрослом состоянии и лишь изредка в нимфальной стадии или в стадии яйца.

З а м е ч а н и е. Некоторые исследователи (Hungertord, 1948; Poisson, 1957) выделяют еще 3 подсемейства по отсутствию эмболиумного канта (*Stenocorixinae*), отсутствию нодальной борозды и поперечной бороздчатости хоботка (*Cymatiinae*), а также по соотношению размеров отдельных частей головы и строению переднего края крыла (*Heterocorixinae*). Однако один из наиболее авторитетных специалистов по этому семейству — Т. Л. Ячевский (Jaczewski, 1924) уже давно, еще до формального установления подсемейств (Hungertord, 1948), подвергает сомнению такое подразделение. С нашей точки зрения, выделение последних трех подсемейств также является нецелесообразным и в морфологическом отношении мало оправданным. Отсутствие нодальной борозды отмечается и у американского рода *Tenagobia* из подсемейства *Micronectinae*; у некоторых родов *Corixinae* поперечная бороздчатость (растрация) слабо выражена, а соотношение размеров отдельных частей головы сильно варьирует внутри семейства. Следует отметить, однако, что строение генитального сегмента у *Stenocorixa* действительно резко отличается от такового у всех остальных гребляков. Несомненно, окончательное решение этого вопроса станет возможным лишь после специального исследования этих aberrантных форм.

С о с т а в. 5 подсемейств: *Ijanectinae* — нижняя юра Восточной Сибири, *Archaeocorixinae* — от верхней юры до верхнего мела Казахстана и Сибири; *Diargeroscorinae* — юра Восточной Сибири и Казахстана; вымершие *Corixinae* из палеогена и неогена Северной Америки, Западной Европы и Средней Азии; *Micronectinae* в ископаемом состоянии неизвестны; в современной фауне *Corixidae* распространены всесветно.

Определительная таблица подсемейств семейства *Corixidae*

- 1(2) Жилкование надкрылий явственное, основные жилки не редуцированы; переднеспинка полностью прикрывает щиток *Archaeocorixinae*
- 2(1) Жилкование надкрылий сильно редуцировано
- 3(4) Простые глаза на темени имеются; щиток свободный; стридуляционный аппарат только на шестом тергите *Diargeroscorinae*
- 4(3) Простые глазки отсутствуют
- 5(8) Щиток свободный, но прикрыт задним краем переднеспинки
- 6(7) Переднеспинка сильно развита, слабо поперечная; эмболиумный кант надкрылий очень широкий и плоский; стридуляционный аппарат отсутствует *Ijanectinae*
- 7(6) Переднеспинка значительно меньше, сильно поперечная; эмболиумный кант более узкий и приподнятый; стридуляционный аппарат имеется на шестом тергите брюшка (или отсутствует — *Tenagobia*) *Micronectinae*
- 8(5) Щиток полностью или почти полностью прикрыт задним краем переднеспинки; стридуляционный аппарат на шестом тергите и на передних ногах, редко отсутствует *Corixinae*

ПОДСЕМЕЙСТВО *ARCHAECORIXINAE* У. РОРОВ, 1968

Табл. IV, фиг. 1—5, рис. 80, 81

О п и с а н и е. Крупные или средней величины (не менее 4 мм). Щиток полностью прикрыт задним краем переднеспинки. Рисунок на надкрыльях в виде поперечных чередующихся черных и белых полос отсутствует, иногда имеются отдельные пятна (род *Diapherinus*) (см. рис. 81, а), жилкование явственное, Sc обычно слита с R по всей длине,

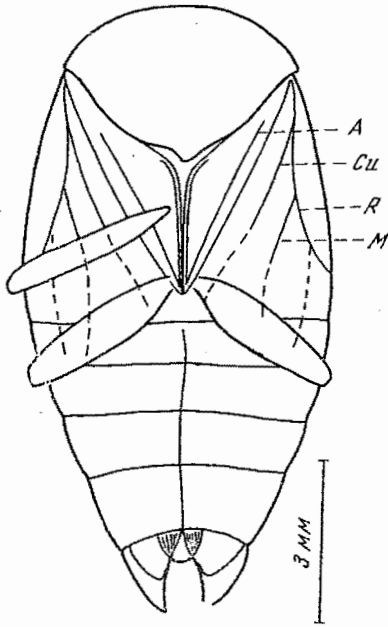


Рис. 80. *Archaeocorixa lata* Y. Pop.; Каратау, Ю. Казахстан; юра

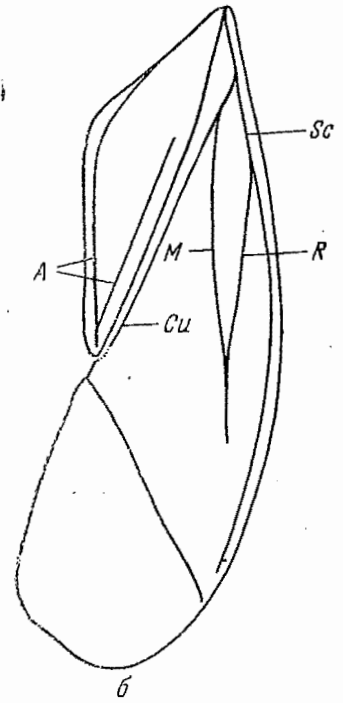
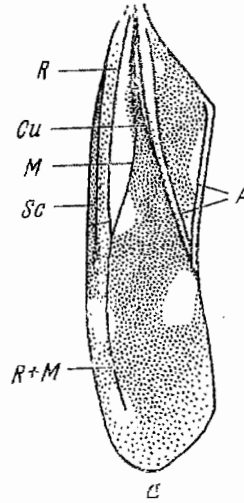


Рис. 81. Передние крылья нижнемеловых Corixidae (Archaeocorixinae)

a — *Diapherinus ornalipennis* Y. Pop.; б — *Baissocorixa jaczewskii* Y. Pop.

М, как правило, у корня слита с R и Cu или местами соединяется с R и Cu, анальные жилки обычно имеются; эмболиумный кант не выражен. Сегменты брюшка самцов симметричные (кроме верхнемелового рода *Mesosigara*), восьмой тергит часто крупный (см. рис. 82, a). Задние ноги плавательные, густо покрыты волосками.

Сравнение. Хорошо отличается от всех других подсемейств наличием явственного жилкования при отсутствии эмболиумного канта или эмболиума, а также характером слияния основных жилок. Наиболее близок к современному подсемейству Corixinae, которое рассматривается как следующая ступень эволюционного развития мезовойских гребляков.

Состав. 4 рода: *Archaeocorixa* Y. Popov, верхняя юра Южного Казахстана; *Diapherinus* Y. Popov, *Baissocorixa* Y. Popov, нижний мел Забайкалья и *Mesosigara* Y. Popov, верхний мел Приамурья.

Определительная таблица родов подсемейства Archaeocorixinae

- 1(2) R и M не слиты в дистальной части надкрылья; M отходит от R *Archaeocorixa*
- 2(1) Жилки R и M слиты друг с другом в дистальной половине надкрылья; M отходит от Cu
- 3(4) Анальные жилки отсутствуют; брюшные сегменты самцов асимметричны *Mesosigara*
- 4(3) Анальные жилки явственные; брюшные сегменты самцов симметричны
- 5(6) Sc слита с R по всей длине; M сливается с R в середине надкрылья; подальняя борозда ясно выражена; рисунок пятнистый; мембрана не выражена *Diapherinus*
- 6(5) Sc слита с R только в базальной части надкрылья; M сливается с R за серединой надкрылья; подальняя борозда отсутствует; надкрылья одноцветные; мембрана явственная *Baissocorixa*

Типовой вид — *M. kryshstofovichi* sp. nov.; верхний мел, р. Буряя, с. Цагаян, Хабаровский край.

Описание. Сравнительно мелкие (4,5—6,0 мм), не окрашенные, боковая лопасть переднеспинки отделена бороздой, среднегрудь сверху с продольной срединной бороздой. R слита с Sc по всей ее длине, M в основании слита с Cu; анальные жилки отсутствуют, последние брюшные сегменты самцов асимметричны.

Сравнение. По строению переднеспинки и характеру жилкования сходен с *Baissocorixa* Y. Попов из мезозоя Забайкалья. Однако слившиеся R и Sc и строение последних брюшных сегментов сильно отличает его от этого рода. По-видимому, уже в середине мелового периода у *Archaeocorixinae* начал образовываться один из первых брюшных стригилей и возникла связанная с ним асимметрия брюшных сегментов, начиная с последних. Это наиболее мелкие представители надсемейства *Archaeocorixinae*. По мнению автора, они являются, очевидно, связующим звеном между этой группой и современным подсемейством *Corixinae*.

Видовой состав. Монотипический род.

Mesosigara kryshstofovichi Y. Попов, sp. nov.²

Табл. IV, фиг. 4, рис. 82

Голотип — ПИН № 324/2а; прямой отпечаток тела насекомого; Хабаровский край, Амурская обл., Архаринский р-н, р. Буряя, с. Цагаян; тюканская свита, верхний мел (дат — маастрихт).

Описание. Тело темное, сигарообразное; голова, переднеспинка и надкрылья темно-коричневые. Боковые лопасти среднегруди языкообразные, на вершине прямо срезаны. Среднегрудь с неглубокой срединной бороздой по всей длине. Надкрылья с ясно выраженным жилкованием: Sc и R слиты по всей длине; M слита в базальной части с Cu, средний ее отрезок свободный, а дистальный отрезок слит с жилкой Sc + R; Cu после разделения с M свободная и идет вдоль всего клавального края; анальные жилки на клавусе не выражены. Лапки передних ног одночлениковые, узкие, средние лапки длинные, тонкие, длины задней голени и члеников лапки относятся как 5 : 5 : 3 (рис. 82, б, в). Задние бедра неутолщенные. Шестой сегмент брюшка у ♂♂ асимметричный. Восьмой стернит в виде двух серпообразных пластинок.

Размеры. Длина (голотип № 324/2) 4,5 мм, ширина (паратип № 324) 1,8 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще три отпечатка тел: № 324/2 б-г (Сборы А. Н. Криштофовича в 1914 г.)

ПОДСЕМЕЙСТВО DIAPREPCORINAE LUNDBLAD, 1928

Табл. V, фиг. 1

Описание. Средней величины (5—10 мм). Удлиненные. Более или менее одноцветные, переднеспинка спереди более темная, щиток обычно наиболее темный. Голова с двумя простыми глазками на темени; антенны четырехчлениковые. Переднеспинка не менее чем втрое шире своей длины, обычно со слабовыраженными поперечными и продольными киями.

¹ От греческих слов *mesos* — средний, и названия рода — *sigara*.

² Назван именем известного палеоботаника А. Н. Криштофовича, нашедшего данные отпечатки.

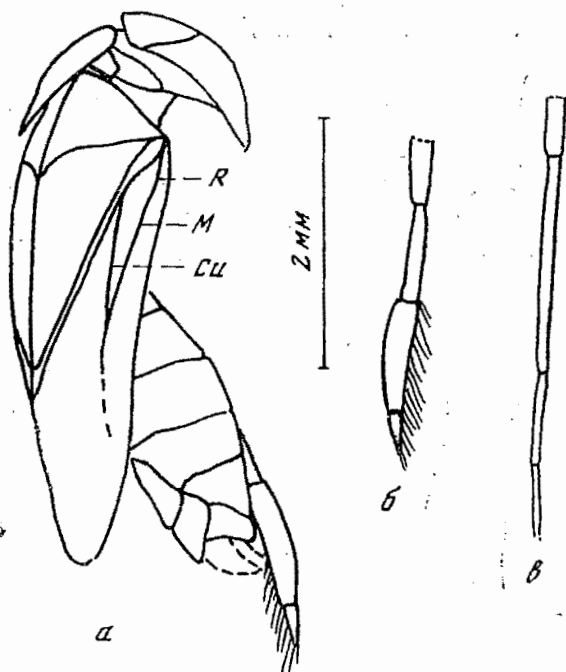


Рис. 82. *Mesosigara kryshstofovichii* sp. n.:
 голотип; экз. ПИН, № 324/2а; Цагаян,
 Приамурье; верхний мел
 а — тело насекомого; б — средняя нога;
 в — задняя нога

Щиток большой, треугольный, не прикрыт задним краем переднеспинки. Надкрылья со слабо-выраженным жилкованием в виде остатков Sc, R и A₁; мембрана выражена; эмболиумный кант не явственный, нодальная борозда часто отсутствует. Сегменты брюшка ♂♂ симметричные; на шестом тергите часто (современный род *Diaprepocoris*) имеется стригиль в виде пилки и гребешка. Передняя лапка и голень не слиты; передний тарзальный коготок большой; задние ноги густо покрыты плавательными волосками.

Сравнение. Хорошо отличается от всех остальных Corixidae наличием простых глазков на темени, от Micronestinae, кроме того, — четырехчлениковыми антеннами и формой коготка передней лапки, от Archaecorixidae и Corixinae — свободным щитком.

Состав. 3 рода: *Gazimuria* gen. nov., верхний лейас Восточного Забайкалья, *Karataviella* Becker-Migdisova — верхняя юра Южного Казахстана и современные *Diaprepocoris* Hale, распространенные на юге Австралии, в Тасмании и Новой Зеландии. В современной фауне 3 вида.

Определительная таблица родов подсемейства Diaprepocorinae¹

- 1(2) Переднеспинка не менее чем в пять раз шире своей длины . . . *Diaprepocoris*
- 2(1) Переднеспинка не более чем в три раза шире своей длины.
- 3(4) Щиток в 1,7—1,8 раза уже заднего края переднеспинки; жилкование сильно редуцировано и представлено лишь A₁ *Karataviella*
- 4(3) Щиток большой, почти одинаковой ширины с задним краем переднеспинки; жилкование представлено жилками R, M и Cu *Gazimuria*

Род *Gazimuria* Y. Porov, gen. nov.²

Типовой вид — *G. scutellata* sp. nov., нижняя юра, акутаевская свита, Читинская обл., Восточное Забайкалье.

Описание. Средней величины, 9—10 мм. Голова одинаковой ширины с переднеспинкой, спереди умеренно выпуклая, задний край темени между глазами с невысоким продольным валиком, у заднего края его имеется короткое поперечное ребро. Передний край переднеспинки в средней части прямой. Щиток велик, по менее чем вдвое короче клавального шва. Надкрылья с явственными жилками R, M и Cu. Средние ноги тонкие, длинные; первый членик задней лапки короче голени.

¹ К сожалению, монотипический род *Corixanecta* Wlt. остался для автора неизвестным. Судя по изображению, данному в монографии Хангерфорда (Hungerford, 1948), этот род очень близок к *Diaprepocoris* Hall., являясь, скорее всего, синонимом последнего.

² По местонахождению Газимур.

Сравнение. По общему плану строения сходен с верхнеюрским родом *Karataviella* В.-М. из Южного Казахстана, однако хорошо от него отличается более поперечной переднеспинкой, более крупным щитком, наличием килей на голове, а также формой тела.

Видовой состав. Род монотипический.

Gazimuria scutellata Y.^r Popov, sp. nov.¹

Табл. V, фиг. 2, рис. 83

Голотип — ПИН № 1328/4; прямой и обратный отпечаток тела; Восточное Забайкалье, Читинская обл., правый берег реки Газимур (приток Амура), с. Боровское; лейас, акутаевская свита.

Описание. Тело удлиненное, взади несколько расширяющееся, переднеспинка и щиток сильно выпуклые, голова такой же ширины, как и передний край переднеспинки; последняя в 3,5 раза шире своей длины.

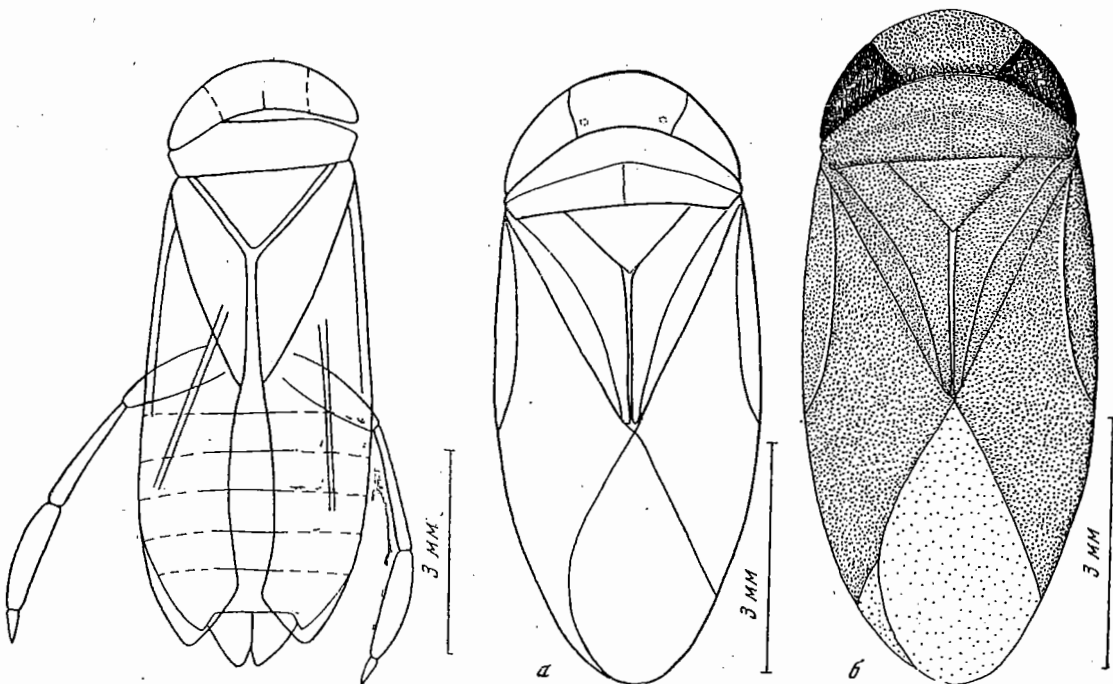


Рис. 83. *Gazimuria scutellata* sp. nov., голотип; экз. ПИН, № 1328/4; Боровское, Забайкалье; лейас

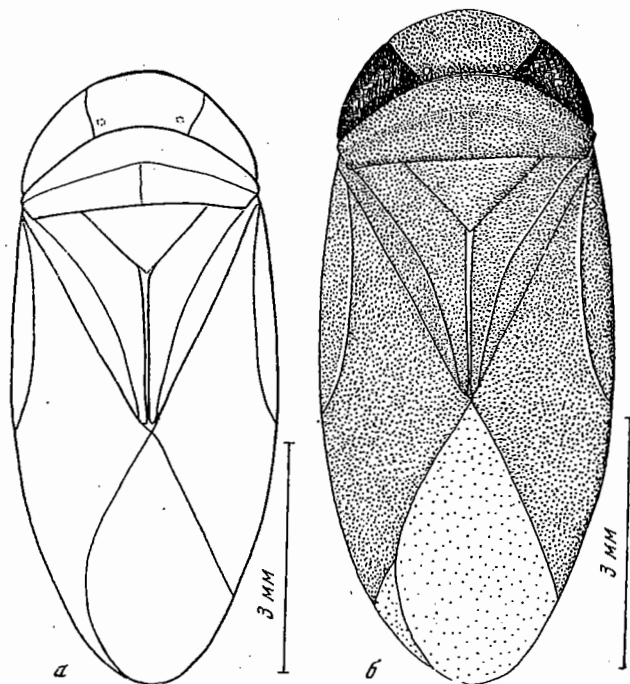


Рис. 84. *Karataviella brachyptera* В.-М.; Каратау, Ю. Казахстан; юра

а, б — реконструкции

Лоб и темя выпуклые; ширина темени больше ширины глаза у основания голени; срединный продольный киль короткий, не доходит до переднего края головы. Переднеспинка более чем в три с половиной раза короче ширины, впереди немного расширяющаяся, средняя часть переднего края и задний край прямые и параллельные, боковые части переднего края слегка косо срезаны, передние углы острые, задние тупые. Щиток треугольный, длина его немного меньше боковой стороны; передний его конец едва уже переднеспинки. Надкрылья гладкие, рисунок отсутствует. Задние бедра толще голеней и лапок; задние голени короче лапок; 2-й членик задних лапок немного короче голени. Брюшко

¹ От латинского слова scutellum — щиток.

постепенно расширяющееся кзади, сегменты почти равной длины, границы тергитов прямые, последние сегменты симметричные, задний край седьмого тергита с боковыми выступами.

Размеры. Длина тела 9,2 мм, длина надкрылий 7,2 мм, ширина 3,2 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще шесть отпечатков тел из того же местонахождения.

Род *Karataviella* Becker-Migdisova, 1949

Табл. V, фиг. 3—4, рис. 84

Karataviella: Беккер-Мигдисова, 1949, стр. 25; Родендорф, 1957, стр. 86; Беккер-Мигдисова, Попов, 1962, стр. 225; Попов, 1962, стр. 106; 1963, стр. 148.

Типовой вид — *K. brachyptera* В.-М.; верхняя юра; с. Михайловка и с. Успенское (Галкино), Чаганский р-н, Чимкентская обл., Южный Казахстан.

Описание. Тело удлиненное, сигарообразное, кзади постепенно сужающееся, 7,5—8,5 мм. Голова почти такой же ширины, как передний край переднеспинки, ширина темени превышает ширину глаза. Переднеспинка со слабовыраженными срединными и поперечными ребрами. Ширина ее втрое превышает длину. Щиток треугольный, длина его по средней линии почти в 1,5 раза меньше длины боковой стороны. Надкрылья гладкие, светло-коричневые, без рисунка; сохранилась лишь A_1 на клавусе. Брюшко с почти одинаковыми сегментами, их границы прямые, восьмой сегмент сильно развит и немного превосходит седьмой. Последние сегменты симметричные.

Сравнение. Отличается от других родов подсемейства сильно редуцированным жилкованием, формой переднеспинки и ее скульптурой в виде слабых ребрышек.

Видовой состав. Род монотипический.

ПОДСЕМЕЙСТВО IJANECTINAE Y. PODOV, SUBFAM. NOV.

Описание. Средней величины около 5—8 мм. Тело довольно широкое. Переднеспинка сильно развита, слабопоперечная. Щиток маленький, свободный. Надкрылья с полностью редуцированным жилкованием; передний край крыла в виде широкого и плоского эмболиумного канта, подальняя борозда имеется; перепоночка явственная. Задние ноги уплощенные.

Сравнение. Хорошо отличается от других подсемейств сильно развитым широким и уплощенным эмболиумным кантом, напоминающим таковой у лейасовых *Shurabellidae*.

Состав. Подсемейство монотипическое. 1 род *Ijanecta* Y. Pop. из нижней юры Восточной Сибири.

Род *Ijanecta* Y. Popov, gen. nov.

Типовой вид — *I. angarica*, sp. nov., верхний лейас Восточной Сибири.

Описание. Переднеспинка не более, чем в 2,5 раза шире своей длины; плечевые углы явственно выраженные, неокругленные. Щиток полностью свободный. Надкрылья широкие, выпуклые, подальняя борозда приблизительно на уровне вершины клавуса; перепоночка полностью лишена жилок. Седьмой сегмент брюшка с двумя небольшими выступами по заднему краю.

Видовой состав. Род монотипический.

Голотип — ПИН № 1487/111; имаго; прямой и обратный отпечатки тела; Восточная Сибирь, Иркутская обл., с. Владимировка, верхний лейас.

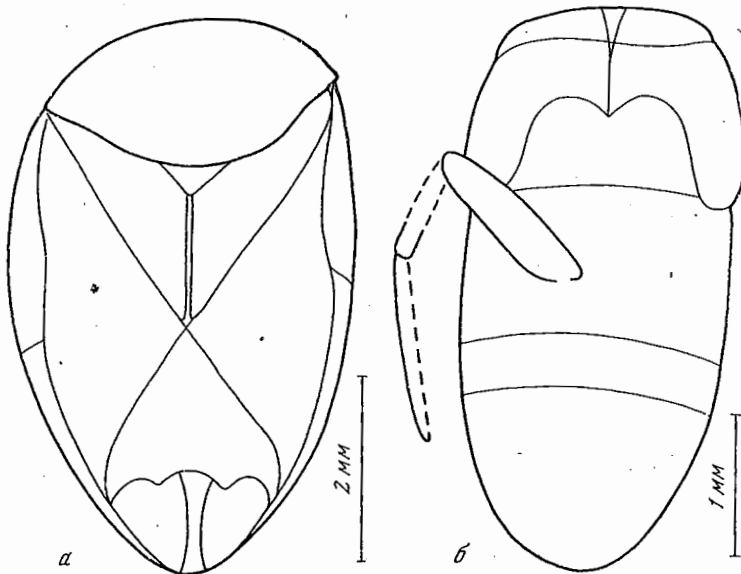


Рис. 85. *Ijanecta angarica* sp. nov.; голотип; колл. ПИН, № 1487/111

а — имаго; б — нимфа; Владимировка, Восточная Сибирь, лейас

О п и с а н и е. Взрослая форма. Тело овальное, слабовытянутое, сверху заметно выпуклое. Переднеспинка эллипсовидная, поперечная, сильно выпуклая, ширина ее превышает длину в два раза; заднебоковые края слегка вогнутые. Щиток очень небольшой, длина его в четыре раза меньше длины клавального шва. Надкрылья достигают вершины брюшка; клавус широкий, его длина превышает ширину немногим более чем в два раза; перепоночка большая, занимает почти одну треть надкрылья. Восьмой сегмент брюшка в виде сильно уплощенных и слегка расставленных пластинок с несколько заостренными вершинами. Длина остатка тела 6 мм, ширина 3,8 мм, длина надкрылий 4,7 мм.

Н и м ф а. Тело удлиненное, параллельностороннее. Голова (вместе с глазами) сильно поперечная. Переднеспинка более чем в 4 раза шире своей длины; передний край почти прямой, параллельный заднему, боковые стороны сильно сужены кпереди, задний край прямой, у боковых сторон изогнут кверху; плечевые углы острые, слегка выступающие наружу. Крыловой чехлик укороченный, но достигающий первых тергитов брюшка, боковые лопасти довольно широкие, направленные параллельно вдоль тела, внутренние стороны их слабо расходятся; срединный выступ явственный; длина крылового чехлика по средней линии равна длине переднеспинки. Лапки и голени уплощены; лапки густо покрыты сильно укороченными плавательными волосками. Брюшко сужено в вершинной четверти и закруглено на вершине.

Р а з м е р ы. Длина тела 4—5 мм, ширина 2,0—2,2 мм.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из того же местонахождения еще три отпечатка.

¹ От р. Ангара и латинского слова *nectos* — плавающий.

Описание. Мелкие (1,5—6,0 мм), удлинённые. Более или менее одноцветные, переднеспинка и щиток немного темнее. Антенны трехчлениковые, третий членик самый длинный и покрыт густыми волосками. Переднеспинка поперечная, не более чем в 2,5 раза шире своей длины, гладкая. Щиток не прикрыт задним краем переднеспинки. Надкрылья с редуцированным жилкованием; эмболиумный кант хорошо развит, широкий; подальная борозда имеется или отсутствует. Передняя лапка и голень не слиты, коготок на вершине лапки у самца лопастевидный; коготок на задней лапке прикреплен на самой вершине последнего членика. Сегменты брюшка и копулятивный аппарат самцов асимметричные. Девятый стернит с выемкой на вершине; на шестом тергите маленький стригиль в виде системы гребешков на ножке. Полнокрылые и короткокрылые формы.

* Сравнение. От других подсемейств легко отличается мелкими размерами. Кроме того, от *Archaeosigixinae* отличается отсутствием жилкования на надкрыльях, от *Diargerosoginae* — отсутствием простых глазков на темени и другим типом стридуляторов, от *Sogixinae* — свободным щитком, (кроме олигоценового рода *Sigaretta* Y. Pop.) не прикрытым задним краем переднеспинки.

Состав. 3 рода в современной фауне — *Micronecta* Kirkaldy, *Synaptonecta* Lundblad и *Tenagobia* Bergroth, включающие более 130 видов; в ископаемом состоянии неизвестны; распространены всеветно, кромеNearктической области (только 1 вид *Tenagobia mexicana* Deau проникает в Сонорскую подобласть).

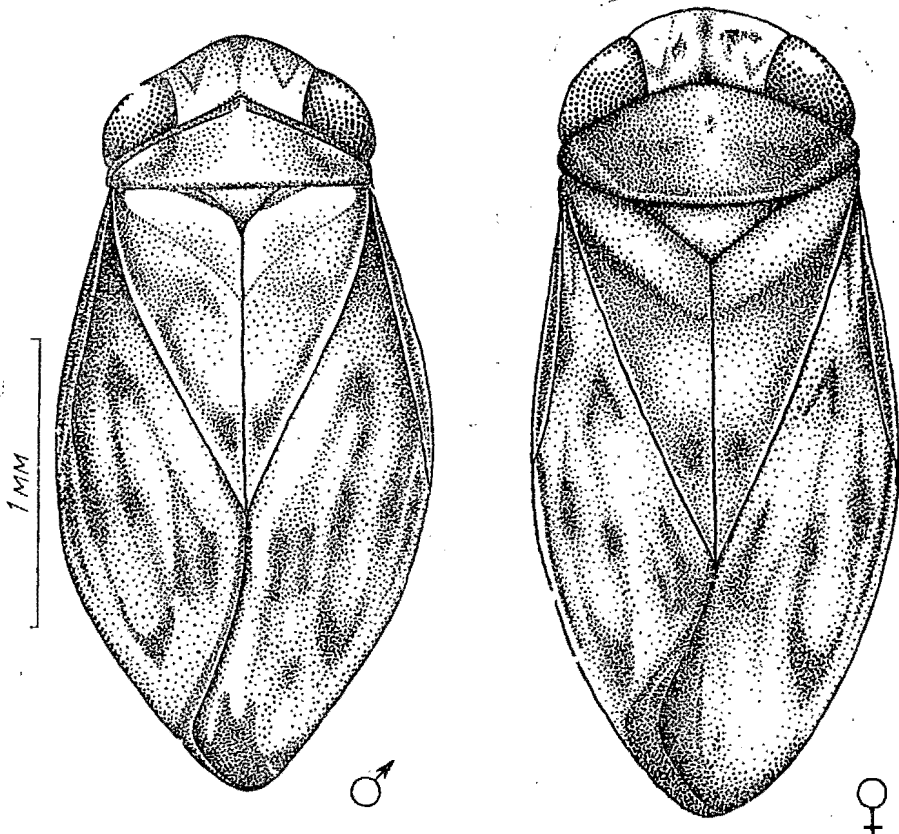


Рис. 86. *Micronecta minutissima* L.; соврем. (Лундблад, 1927)

Описание. Средней (5—9 мм) или крупной величины (12—16 мм), реже мелкие, удлинённые. Верхняя сторона тела обычно в виде чередующихся поперечных темных и светлых полос, поверхность переднеспинки и надкрылий с едва видимыми мелкими бороздками (растрация). Антенны четырехчлениковые, третий членик наиболее длинный. Переднеспинка слабопоперечная, обычно ее ширина превышает длину в 1,5 раза; задний край полностью прикрывает щиток. Щиток очень маленький, треугольный. Надкрылья с сильно редуцированным жилкованием; эмболиумный кант сильно развит, широкий, покрытый в передней части белым налетом в виде инея; нодальная бороздка, как правило, имеется; прекубитальное поле в виде узкой полоски, постепенно сужающееся и переходящее из вертикальной в горизонтальную плоскость (подобно эмболиуму на переднем крае надкрылья); мембрана в основном одинаковой жесткости с кориумом, или, в очень редких случаях, более или менее перепончатая (*Heterocorixa*), граница между ними обычно отсутствует или заметна в виде слабой светлой полоски (*Sigara*, *Glaenocorisa*, *Graptocorisa*, *Corisella*, *Ahualtea*¹, *Pseudocorixa* и др.). Передняя лапка и голень часто

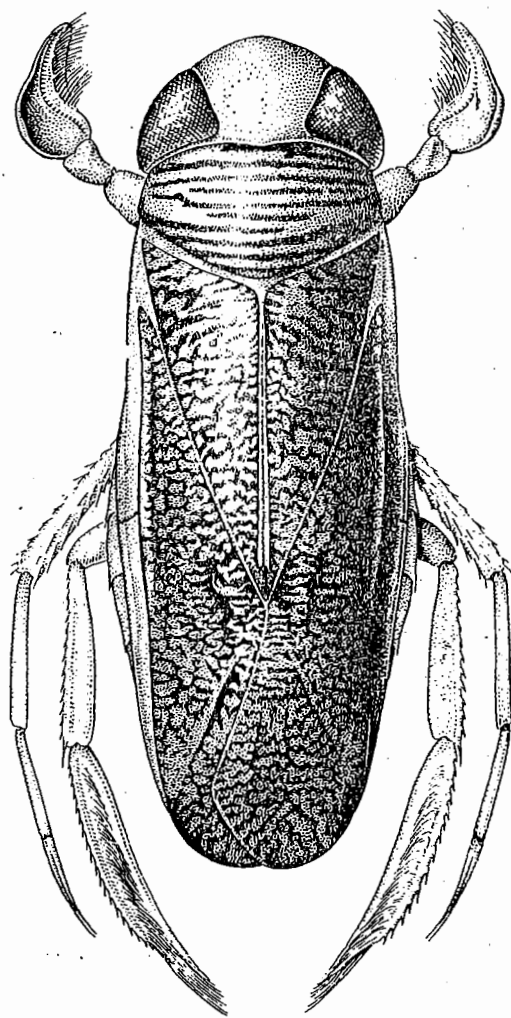


Рис. 87. *Sigara mayri* Fieb. соврем. (ориг.)

слиты в единый тиббио-тарзус, коготок на вершине всегда шиловидный коготок на задней лапке отходит сбоку перед вершиной последнего членика. На передних голени и лапке обычно имеется система стридуляционных зубчиков и щетинок. Сегменты брюшка самцов с лево- или правосторонней асимметрией; девятый стернит глубоко расщеплен посредине; на шестом тергите стригиль самой разнообразной формы, в редких случаях он отсутствует (*Callicorixa*, *Neucorixa*, *Cymatia*).

Сравнение. От *Archaecorixinae* отличается отсутствием жилкования на надкрыльях, от *Diaprepocorinae* и *Micronectinae* — полностью скрытым под переднеспинкой щитком и системой стридуляторов.

Состав. Около 30 родов, из которых 2 найдены только в ископаемом состоянии: *Sigaretta* gen. nov. из олигоцена Северной Америки и *Diacorixa* gen. nov. из миоцена Средней Азии; вымершие представители рода *Corixa* Geoffr. из олигоцена, миоцена и плейстоцена Северной Америки и Западной Европы; представители современной фауны (свыше 350 видов) широко распространены во всех зоогеографических областях.

¹ *Krizousacorixa* Hung.

Определительная таблица родов подсемейства *Corixinae*, найденных в ископаемом состоянии

- 1(2) Щиток частично прикрыт задним краем переднеспинки; асимметрия сегментов брюшка у самцов слабо выражена *Sigaretta*
2(1) Щиток полностью прикрыт задним краем переднеспинки; асимметрия сегментов брюшка у самцов явственная
3(4) Надкрылья с остатками *Cu*; эмболиумный кант умеренно развит, плоский; асимметрия сегментов брюшка у самцов правосторонняя *Diacorixa*
4(3) Надкрылья без *Cu*; эмболиумный кант сильно развит, высокий; асимметрия сегментов брюшка самцов левосторонняя¹ *Corixa*

Род *Sigaretta* Y. Popov, gen. nov.²

Типовой вид — *Corixa florissantella* Cockerell, 1906; олигоцен, Колорадо, США.

Описание. Мелкие, 5,8—6,5 мм, окрашенные. Голова спереди выпуклая. Переднеспинка большая, но лишь частично прикрывает щиток, с продольным срединным килем по всей длине. Надкрылья с хорошо развитым эмболиумным кантом; на клавусе сохранилась анальная жилка. Граница кориума с перепоночкой едва заметна. Восьмой тергит сильно развит. Стригиль отсутствует, асимметрия брюшка слабо выражена.

Сравнение. Переописываемый палеогеновый представитель гребляков резко отличается от всех современных представителей подсемейства *Corixinae* прежде всего наличием щитка, еще не полностью покрытого хорошо развитой переднеспинкой.

Замечание. По-видимому, это реликтовая форма, сохранившаяся еще с мелового или даже юрского периодов. Этот палеогеновый гребляк, видимо, филогенетически наиболее близок к роду *Cymatia* Flor.

Видовой состав. Род монотипический.

Sigaretta florissantella (Cockerell, 1906), comb. nov.

Табл. VI, фиг. 1—3, рис. 88

Corixa florissantella: Cockerell, 1906; Handlirsch, 1906, стр. 209.

Лектотип — Британский Музей (Е. И.), отделение Палеонтологии, № 8424а; прямой отпечаток тела; Флориссант, Колорадо, США; олигоцен.

Описание. Тело темно-коричневое, сигарообразное, шире всего на уровне щитка; длина его превышает ширину приблизительно в 4 раза. Голова почти такой же ширины, как передний край переднеспинки. Лоб выпуклый. Темя уже диаметра глаза. Ширина переднеспинки превышает ее длину более чем в два раза; передний край почти прямой, боковые края сильно и равномерно закруглены, задний — дугообразно выступает назад; продольный киль явственный, развит по всей длине переднеспинки. Надкрылья гладкие, окрашенные, эмболиум хорошо выражен; посткубитальное поле выражено слабо, на клавусе сохранилась лишь одна слабо изогнутая анальная жилка, расположенная вдоль его середины. Среднегрудь в передней части сверху с продольной неглубокой бороздкой; скutum заднегрудки в виде широких длинных поперечных полос; задние ноги довольно длинные, далеко заходят за конец брюшка, второй членик задних лапок вдвое короче первого. Сегменты брюшка неравномерно развиты, третий тергит с выступом на задней стороне, крупнее остальных, четвертый — седьмой более или менее равной величины, восьмой тергит

¹ В принимаемом нами объеме род *Corixa* не включает в качестве подрода *Hesperocorixa* Kirck. с правосторонней асимметрией брюшка (Жержнер, Ячевский, 1964).

² От названия рода *Sigara*.

сильно развит и представлен в виде поперечной пятиугольной пластинки.

Размеры. Длина 6,1 мм, ширина 1,5 мм.

Материал. Кроме лектотипа из того же местонахождения, еще два отпечатка тела; Британский Музей, № 84246 и № 8425.

Род *Diacorixa* Y. Pоров, gen. nov.¹

Типовой вид — *D. miocaenica* sp. nov.; миоцен, р. Чон-Туз, Северная Киргизия.

Описание. Средней величины, 10—11,5 мм. Голова у ♂♂ с выемкой на лбу. Среднегрудь сверху с бороздой по всей длине. Надкрылья с умеренно развитым плоским эмболиумным кантом; имеются R + M и остатки Cu; на границе корнума и мембраны хорошо выраженная светлая полоска. Асимметрия сегментов брюшка у ♂♂ правосторонняя.

Сравнение. Описываемый представитель нового рода *Diacorixa* очень сходен с современными родами гребляков *Sigara* Fabr. и *Corixa* Geoffr. и некоторыми близкими родами подсемейства *Corixinae*. Однако наличие глубокой борозды по всей длине среднеспинки (у современных представителей она хорошо выражена только в передней трети и иногда продолжается в виде слабого следа на остальной части, как у видов рода *Corixa* Geoffr.), присутствие остатка кубитальной жилки, недостаточно хорошо развитый продольный надлом переднего края надкрылья (эмболиумный кант), а также отсутствие характерного для большинства родов подсемейства *Corixinae* рисунка из поперечных чередующихся темных и светлых полосок на переднеспинке и надкрыльях резко отличают этот миоценовый род от всех современных родов данного подсемейства.

Видовой состав. Род монотипический.

Diacorixa miocaenica Y., Pоров, sp. nov.²

Табл. VI, фиг. 3—4, рис. 89

Голотип — ПИН № 372/16; прямой отпечаток тела насекомого; Киргизская ССР, Кочкорский район, правый берег р. Чон-Туз; миоцен.

Описание. Тело темно-коричневое, почти черное; переднеспинка светло-коричневая, надкрылья светлые с темными полосками вдоль кубитальной жилки и в наружных углах мембраны. Пунктировка светло-коричневая, мелкая и нежная, у внутренних углов корнума более густая. Форма тела сигарообразная, его наибольшая ширина на уровне вершины клавиша; отношение длины к ширине равно 2,5 : 1.

Голова (вместе с глазами) почти такой же ширины, как и передний край переднеспинки. Лоб плоский, у ♂♂ спереди вогнутый.

¹ От греческих слов *dia* — между, среди и *coris* — клоп.

² По нахождению в миоцене.

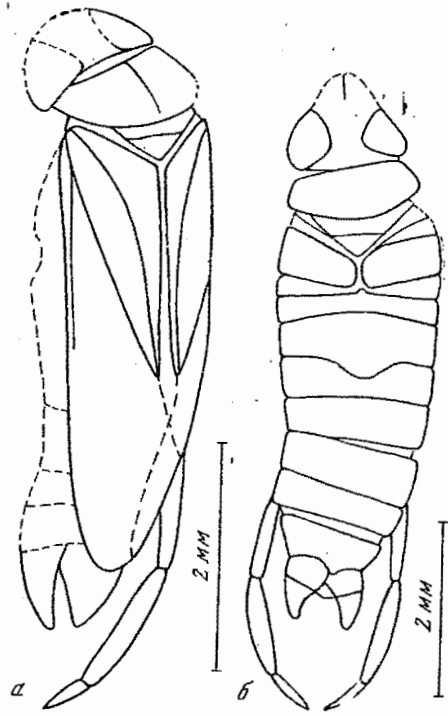


Рис. 88. *Sigaretta florissantella* (Cock) колл. Британского Музея, Флорисант, США; олигоцен

a — № 8424a; б — № 8425

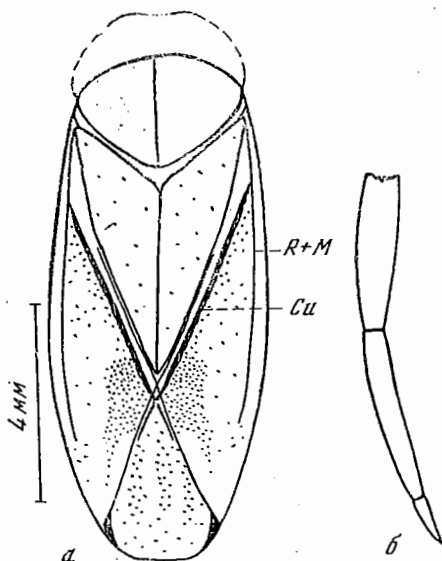


Рис. 89. *Diacorixa miocaenica* sp. n. голотип; экз. ПИН, № 372/16

а — тело насекомого; б — остаток задней ноги, паратип, № 372/19; Чон-Туз, Тянь-Шань

Переднеспинка совершенно прикрывает щиток. Надкрылья светлые, мелко пунктированные, рисунок из поперечных полос совсем не выражен; эмболиум плоский, линейный, заходит за середину надкрыльев; посткубитальное поле в одной плоскости с дорсальной поверхностью тела; на кориуме хорошо сохранилась лишь одна жилка $Sc + R + M$, принимающая участие в надломе переднего края надкрылья и остаток кубитальной жилки (Cu) темно-коричневого цвета. Среднегрудь с хорошо выраженной глубокой продольной бороздой, проходящей сверху по всей ее длине. Первый членок задней лапки меньше второго членка более чем в три раза (рис. 89, б).

У ♂♂ асимметрия брюшных сегментов правосторонняя.

Материал. Кроме голотипа в коллекции Палеонтологического института хранятся еще 90 отпечатков гребляков (собраны А. Я. Петросянцем, 1938; О. М. Мартыновой, 1942).

НАДСЕМЕЙСТВО NAUCOROIDEA FALLEN, 1814—ПЛАВТЫ

Описание. Средней величины. Тело уплощено дорзо-вентрально. Голова опистогнатная, гипогнатная, очень редко почти прогнатная; наружные склериты головы не обособлены, предналичник не отделен. Антенны четырехчлениковые, как правило, сильно укороченные. Хоботок различной длины. Простые глазки отсутствуют. Надкрылья, как правило, с полностью редуцированным жилкованием. Нимфы иногда с пахучей железой на тергитах брюшка. Водные.

Сравнение. От *Nepoidea* отличается сильно слитыми краниальными склеритами (антеклипеус не обособлен) и отсутствием дыхательных трубочек на конце брюшка, от *Notonectoidea* — дорзо-вентрально уплощенным телом и опистогнатной головой, от *Corigoidea* — свободным хоботком и менее уплощенными или совсем неуплощенными задними ногами.

СЕМЕЙСТВО NAUCORIDAE FALLEN, 1814

Описание. Тело 5—15 мм, сильно уплощенное, овальное, без волосков. Глаза обычно не выступают из контура головы и переднеспинки. Голова поперечная, ее передний край не выдается. Хоботок, как правило, короткий (кроме вымерших *Angaronectini* и рецентных *Arphelocheirinae* и *Potamosoginae*), трех- или четырехчлениковый, не доходит или едва заходит за задний край головы, мандибулярный рычажок тонкий, петлевидный. Антенны четырехчлениковые, более короткие, чем голова, компактные, как правило, скрыты (кроме *Arphelocheirinae* и *Potamosoginae*) и расположены под глазами. Плевральная область груди, особенно эпимеры, сильно развита. Отверстия пахучих желез на заднегрудди отсутствуют. Щиток свободный, треугольный, не короче клавального шва. Надкрылья делятся на клавус, кориум, эмболиум и явственно отделенную мембрану, целиком лишенную жилок. Тазиковые впадины откры-

тые, тазики пагиоподные. Передние ноги сильно утолщенные, хватательные, передние тазики прикреплены у переднего края переднегруди или близ него; задние ноги плавательные; лапки передних ног одно- или двухчлениковые, лапки средних и задних ног двухчлениковые с двумя коготками, голени и бедра средней величины. Брюшко довольно сильно расширено, задние углы тергитов несколько заходят за край следующего тергита, дыхательные трубки отсутствуют. Поверхность тела гладкая, блестящая. У нимф брюшная пахучая железа парная (*Aphelocheirinae*, *Naucorinae*) или непарная, но сильно раздвоенная и с двумя выходами (*Potamoscorinae*).

Биология. Живут в воде, на водных растениях побережий прудов, озер и других стоячих водоемов с температурой 15—20°. Большую часть времени обычно висят у поверхности воды или прицепляются за ветки растений. Плавают на брюшке с помощью задних ног, которые обычно покрыты плавательными волосками (кроме вымершей трибы *Aidiini* и современного подсемейства *Potamoscorinae*), соприкасаются с поверхностью воды дорзальной стороной брюшка. Их зеленая, желто-зеленая или желто-коричневая окраска хорошо сливается с фоном окружающей растительности и дна. Зимуют под растительными остатками.

Часть видов американского рода *Ambrysus* (*A. mormon* Mont.) живет в ручьях с каменистым дном, плавая среди камней в поисках добычи. Держатся преимущественно в спокойной или медленно текущей воде вдоль берегов ручьев, но могут плавать также и в более глубоких водах, где течение быстрое (Usinger, 1946). Ля Риверс наблюдал упомянутый вид в солоноватом оз. Лахонтан в штате Невада (США). Берега этого озера каменистые; его соленость определялась как $\frac{1}{10}$ солености морской воды. Поскольку соленость его, по-видимому, со временем постепенно увеличивается, имеется возможность в дальнейшем проследить предел концентрации соли, при которой могут жить плавты рода *Ambrysus*.

Этот же исследователь собирал плавтов в двух также необычных типах водоемов штата Невада с сильно минерализованной водой и очень высокой температурой. В одном случае Ля Риверс обнаружил несколько особых, по-видимому, узкоэндемичных видов (*Ambrysus mormon* Mont., *Pelocoris shoshone* La Riv.) и даже особый специфичный род *Usingerina*, которые обитали в теплом источнике с проточной, быстротекущей водой, имевшей температуру 24—32° и pH 7,3—7,5 (La Rivers, 1950). В другом случае, в ручье с температурой 36°, он наблюдал в довольно больших количествах самых мелких плавтов, представителей эндемичного вида *Ambrysus funebris* La Riv. Этот своеобразный, по существу, бентический плавт в основном ползает среди камней, разыскивая добычу, и плавает плохо и неохотно (La Rivers, 1951). Было замечено необычайное сходство этого плавта с водяными скорпионами (*Nepidae*): таково вытягивание прямо вперед больших увеличенных передних бедер с хватательными голениками. Ля Риверс отмечал также редкость нападения плавтов одной популяции друг на друга и вместе с тем ограниченную возможность распознавания объектов на расстоянии не более 1,5—2 см, что является причиной частых ошибок в выборе жертвы (La Rivers, 1951).

Стридулируют самцы и реже самки. При раздражении плавты выделяют едкую жидкость из ректальной ампулы. Нимфы и взрослые с пахучими железами. Яйца откладываются или в ткань водных растений, или на поверхность камней. Яйца полуовальные, часто с маленьким knobкообразным микропилем на переднем конце. Свежеотложенные яйца кремово-белые, по мере созревания становятся серыми с красноватыми пятнами. Откладка их происходит весной и в начале лета (Usinger, 1946). В северных широтах *Naucoridae* имеют обычно одну или две генерации в год, общая продолжительность развития нимфальной стадии составляет около трех месяцев (Poisson, 1957). Эмбриональное развитие продолжается

две-три недели. В этом отношении Aphelocheirinae несколько отличаются от остальных плавтов. По наблюдениям в естественных условиях, а также по опытам в лаборатории (Krajewski, 1966) установлено, что яйцекладка у *Aphelocheirus aestivalis* (Fabr.) продолжается все летние месяцы; из яиц, отложенных в первой половине лета, через 2,5—3 месяца отрождаются нимфы, а яйца, отложенные во второй половине лета, зимуют. Нимфы III—V возрастов, а также имаго встречаются круглый год. Нимфы уже с первой стадии питаются довольно крупными животными; по наблюдениям Сиротининой (1921), нимфы *Ptyocoris cimicoides* L. высасывали нимф *Notonecta*, превосходящих их по размерам. Хищники, уничтожают различных водных личинок насекомых, мальков рыб и нападают даже на пресноводных брюхоногих моллюсков (*Limnaeus*, *Planorbis*).

Aphelocheirinae — преимущественно бентические реофилы, живут на дне быстротекущих рек, ручьев и в больших водоемах с проточной водой, под камнями, в углублениях коряг и среди растений, а также зарывшись в песок. Однако афелохейрины могут обитать и в стоячих лужах в озерах и в солоноватоводных водоемах. С точки зрения физиологии дыхания пребывание их в подобного рода водоемах возможно и подтверждено опытами (Thorpe, 1965). Их дыхательный пластрон, расположенный на вентральной стороне брюшка, покрыт мелкими и густыми гидрофобными волосками. Приспособлены к дыханию кислородом, растворенным в воде, поэтому не выплывают на поверхность для возобновления запаса воздуха. Яйца при откладке прикрепляются к камням и раковинам различных моллюсков, особенно часто к раковинам пластинчатожаберных моллюсков (*Unio*, *Anodonta*). Встречаются на глубине от 0,5 до 7 м, главным образом на каменистом, а также глинистом или песчаном дне. Нимфы живут вместе с имаго. Цикл развития довольно продолжительный, например в Швеции занимает два года (Poisson, 1951). Взрослые живут более одного года и зимуют на различных стадиях (яйца, личинки и взрослые). Хищники, питаются главным образом личинками ручейников (*Hydropsyche ornatula* McL.), хирономид и рачками; ведут ночной образ жизни (Сиротинина, 1921; Кириченко, 1940).

З а м е ч а н и е. В настоящее время все современные представители семейства Naucoridae разделяются на 8 подсемейств: Naucorinae, Limnocorinae, Laccocorinae, Cheirochelinae, Ambrysinae, Cryptocricinae, Potamocorinae и Aphelocheirinae. Эта классификация впервые была предложена Р. Юзингером (Usinger, 1941) и принята впоследствии почти без изменений всеми гемиптерологами. Спорным оставался только статус специализированных Aphelocheirinae, которые многими авторами принимаются как отдельное семейство. Однако имеется целый ряд малоизвестных тропических родов, систематическое положение которых среди подсемейств не совсем ясное. Проведенный автором предварительный сравнительно-морфологический анализ внешних структур головы, вентральной и дорзальной сторон тела (Попов, 1970) привел к заключению, что отличительные признаки, используемые для характеристики подсемейств, по целому ряду причин вряд ли могут служить в качестве подсемейственных признаков. Наиболее вероятно, что большая часть подсемейственных таксонов является в действительности лишь родовыми группировками, которые следует рассматривать только как трибы.

Предложенная автором новая таксономическая структура современных Naucoridae (Попов, 1970) сокращает число подсемейств до четырех — Naucorinae, Cryptocricinae, Potamocorinae, Aphelocheirinae, включив остальные «подсемейства» в качестве триб Limnocorini, Laccocorini, Cheirochelini и Ambrysini в Naucorinae.

С о с т а в. 5 подсемейств: вымершие Sphaerodemopsinae — верхняя юра Западной Европы; из рецентных подсемейств в ископаемом состоя-

нии достоверно известны лишь *Nauscorinae* в нижней и верхней юре азиатской части СССР, палеогене и неогене Северной Америки и Западной Европы, в современной фауне представлены во всех частях света; рецентные *Aphelocheirinae* распространены по всему Восточному полушарию, *Potamocorinae* и *Cryphocricinae* — в Западном полушарии. В мировой фауне насчитывается более 280 видов этого семейства, из которых около 10 вымерших.

Таблица для определения подсемейств семейства *Nauscoridae*

- 1(6) Голова узкая, слабо поперечная, сильно выступающая впереди глаз. Глаза сильно развитые, выпуклые. Хоботок и антенны длинные или короткие. Поверхность тела сверху сильно шероховатая
- 2(5) Хоботок длинный и тонкий, по крайней мере равной длины с передним бедром. Антенны заходят за край головы и поэтому видны сверху. Лапки передних ног подвижные, с двумя сильно развитыми коготками.
- 3(4) Хоботок очень длинный, достигающий по крайней мере средних тазиков, верхний членик значительно короче предпоследнего. Передние лапки двучлениковые, базальный членик очень маленький. Гениталии самцов асимметричные. Средней величины, обычно брахиптерные формы . . . *Aphelocheirinae*
- 4(3) Хоботок значительно короче, достигающий только передних тазиков, последние два членика равной длины. Передние лапки одночлениковые. Гениталии самцов симметричные, очень мелкие, только макроптерные формы . . . *Potamocorinae*
- 5(2) Хоботок очень короткий, значительно короче переднего бедра. Антенны короткие и целиком скрыты над головой. Боковые края переднеспинки гофрированные. Лапки передних ног более или менее слитые с голенью и обычно с одним коготком полностью редуцированы . . . *Cryphocricinae*
- 6(1) Голова широкая, сильно поперечная, не выступающая или слабо выступающая впереди глаз. Глаза развитые, сильно уплощенные. Хоботок и антенны всегда короткие (кроме мезовойских *Angaronectini*). Боковые края переднеспинки гладкие, лапки передних ног более или менее слитые с голенью и обычно с одним коготком, или коготки полностью редуцированы. Поверхность гладкая.
- 7(8) Надкрылья сильно хитинизированы, в виде плотных элитр, клавус необычайно длинный и достигает дистальной части крыла, образуя прямую линию вместе с внутренним краем кориума. Очень крупные . . . *Sphaerodemopsinae*
- 8(7) Надкрылья значительно меньше хитинизированы, обычно с хорошо выраженной мембраной, клавус короткий, редко длиннее щитка. Средней величины . . . *Nauscorinae*

ПОДСЕМЕЙСТВО *SPHAERODEMOPSINAE* Y. POPOV, SUBFAM. NOV.

Описание. Довольно крупные, около 15 мм. Тело сзади широкоокруглое, задние бедра слабо утолщенные. Надкрылья сильно хитинизированные, клавус сильно развит и занимает почти одну треть надкрылья, мембрана отсутствует. Брюшко широкое, границы сегментов в основном прямые.

Сравнение. Отличается от всех известных подсемейств сильно хитинизированными надкрыльями (подобно элитрам жуков) и сильно развитым клавусом. По степени хитинизаций надкрылий напоминает современных неотропических *Potamocorinae* (род *Coleopterocoris* Hung.) и некоторых *Nauscorinae* (род *Melloiella* De Carlo), но отличается сильно развитым хитинизированным клавусом и размерами (например, более чем в 10 раз крупнее *Coleopterocoris* Hung.).

Род *Sphaerodemopsis* Handlirsch, 1906

Sphaerodema: Oppenheim, 1888, стр. 235.

Sphaerodemopsis: Handlirsch, 1906, стр. 543.

Типовой вид — *S. jurassica* (Opp.), верхняя юра, Эйхштетт, ФРГ.

Описание. Тело овальное, слабо вытянутое, наибольшая ширина на уровне основания брюшка. Надкрылья с довольно широким и длинным клавусом, достигающим почти вершины крыла. Основание щитка сильно приподнято. Стерниты брюшка равномерной величины, VII стернит наиболее развит.

Родовой состав. Род монотипический.

Sphaerodemopsis jurassica (Oppenheim, 1888)

Табл. VII, фиг. 3—4, рис. 90

Sphaerodema jurassicum: Oppenheim, 1888, стр. 235; табл. 18, фиг. 49.

Sphaerodemopsis jurassica: Handlirsch, 1906, стр. 543.

Голотип — Колл. Мюнхенского университета, отделение палеонтологии и исторической геологии, № AS V2V, прямой отпечаток тела насекомого; Эйхштетт, ФРГ; литографские сланцы, верхняя юра, киме-ридж — титон.

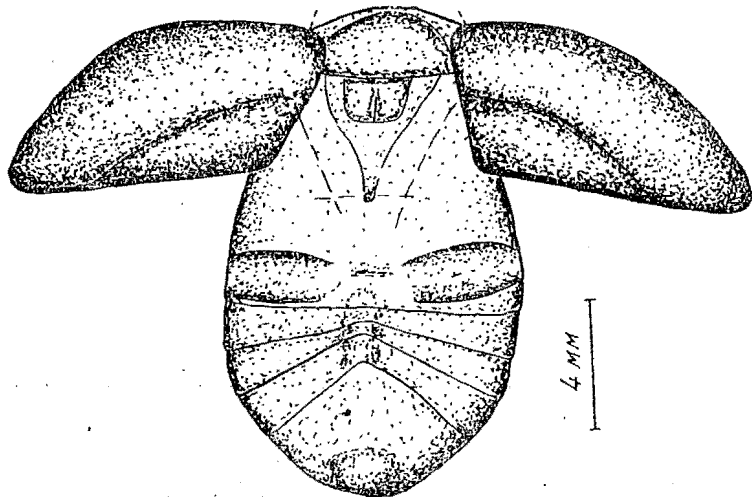


Рис. 90. *Sphaerodemopsis jurassica* (Opp.); голотип, колл. Мюнхенского Университета, № AS V2V; Эйхштетт, ФРГ; верхняя юра

Описание. Щиток (scutellum) большой, сильно вытянут в длину, в основании сильно приподнят в виде полукруглого мозолистого возвышения. Надкрылья сверху сильно выпуклые, гладкие, с очень длинным широким клавусом, достигающим вершинной четверти крыла; передний край надкрылий сильно изогнутый, особенно в средней части, задний край прямой, вершина слегка прямо срезана; длина надкрыльев 15 мм, ширина 7 мм, длина клавуса 10 мм, ширина 3 мм. Границы сегментов брюшка сходятся в середине под некоторым углом, особенно последние стерниты брюшка (кроме VII) более или менее равномерно развиты.

Размеры. Длина тела 18—22 мм, ширина 12—14 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще один отпечаток № AS I 728 из того же местонахождения.

Замечание. Остаток тела (голотип), по которому в основном делалось описание, сильно растянут (почти в 1,5 раза), поэтому описание не всегда совпадает с приведенным рисунком искаженного отпечатка.

Naucorinae: Fallen, 1914, стр. 3, 15.

Laccosorinae: Stål, 1876, стр. 142.

Limnocorinae: Stål, 1876, стр. 142.

Ambrysinae: Usinger, стр. 8, 9.

Cheirochelinae: Montandon, 1897, стр. 367.

Laccosorini: Popov, 1970, стр. 97

Ambrysini: Popov, 1970, стр. 97.

Ambrysini: Popov, 1970, стр. 97.

Cheirochelini: Popov, 1970, стр. 97.

Описание. Тело уплощенное, овальное или овально вытянутое, сверху слегка выпуклое, с гладкой поверхностью; от светло-зеленого до темно-коричневого цвета. Средние или крупные (5—15 мм). Голова сильно поперечная и часто сильно вытянута в переднегрудь; передний край ее обычно не выступает впереди глаз. Глаза более или менее плоские, как правило большие. Антенны короткие и не выступают за боковые края головы. Верхняя губа обычно хорошо развитая (кроме Cheirochelini) и по вершине округленная. Хоботок короткий с тремя видимыми члениками (кроме мезозойских Angaronectini) описто- или типогнатный, если доходит или слегка заходит за передний край переднегруды, то никогда не достигает передних тазиков. Постгенальный мост, или генапонт, длинный или короткий, часто возвышающийся в виде ребра. Переднеспинка поперечная, передний край обычно вогнутый, задний край прямой на всем протяжении. Стернальные части груди часто приподняты в виде килей различной высоты; плевральные области хорошо развиты и, как правило, слиты со стернальной без каких-либо следов швов. Надкрылья обычно хорошо развиты и достигают вершины брюшка, эмболиум явно выражен (кроме Laccosorini). Передние ноги хватательные с сильно утолщенными бедрами, изогнутыми голеньями и, как правило, более или менее слитыми в одно- или двухчлениковыми лапками; средние и задние бедра и голени тонкие (только у Naucorini они слегка расширены), лапки двух- или трехчлениковые, с хорошо развитыми двумя коготками. Брюшко с различно развитыми латеротергитами, иногда снизу непросматриваемые; дыхальца обычно занимают срединное положение между латеротергитом и стернальной бородой, последняя часто не выражена.

Сравнение. От всех семейств отличается широкой и сильно поперечной головой, уплощенными глазами и гладкой поверхностью тела, а также коротким хоботком (кроме Cryphoscicinae). От Cryphoscicinae — сильной склеротизацией головной капсулы, слабо выемчатым передним и гладкими негюффрированными боковыми краями переднеспинки и характером брюшных дыхалец.

Состав. 8 триб, 3 из которых (Liadonaucorini, Aidiini и Angaronectini) найдены в мезозое Азии, четвертая, Naucorini, появляется в юре Средней Азии и доживает донныне, ее современные представители распространены всесветно. Современных представителей к настоящему времени насчитывается около 225 видов.

Определительная таблица триб подсемейства Naucorinae

- 1(2) Эпимеры заднегруды образуют листовидное расширение, прикрывающее целиком задние тазики. Задние ноги, особенно голени и лапки, длинные и тонкие, не покрытые плавательными волосками Aidiini
- 2(1) Эпимеры заднегруды не образуют листовидного расширения. Задние ноги покрыты, как правило, плавательными волосками.
- 3(4) Клавус надкрылий длинный, значительно длиннее щитка; кориум с радиальной жилкой Liadonaucorini
- 4(3) Клавус меньше щитка или равен ему по длине.
- 5(6) Хоботок длинный, заходит за передние тазики и достигает заднего края переднегруды. Голени и лапки средних и задних ног сильно уплощены и густо покрыты плавательными волосками. Крупные Angaronectini

- 6(5) Хоботок очень короткий, толстый у основания, конусовидно сужающийся к вершине, не заходит за передний край переднегруди.
- 7(8) Эпимеры переднегруди сильно разросшиеся и полностью прикрывают заднюю часть стернита. Окружающие дыхальца поля гладкие, за каждым дыхальцем имеется поперечный ряд маленьких гладких участков. Всегда полнокрылые *Ambrysini*.
- 8(7) Эпимеры переднегруди развитые, но не сходятся и не прикрывают заднюю часть стернита.
- 9(10) Хоботок прикреплен в глубоком вдавлении на нижней стороне головы на некотором расстоянии от переднего края, который пластинчато выступает перед глазами; верхняя губа обычно сильно редуцирована *Cheirochelini*
- 10(9) Хоботок отходит от переднего края головы; передний край головы не выступает впереди глаз; верхняя губа явственно и хорошо развита.
- 11(12) Передние лапки двухчлениковые с двумя коготками, часто плохо заметными. Передний край головы сильно загнут вниз и назад, поэтому хоботок явственно отходит позади него; верхняя губа на вершине заострена. Средние и задние бедра на нижней стороне, кроме двух обычных рядов коротких щетинок вдоль внутренней поверхности с двумя дополнительными рядами слабо заметных щетинок *Laccosorini*
- 12(11) Передние лапки одночлениковые, с одним очень маленьким, едва различимым коготком или без него. Передний край головы обычно менее загнут, сильно покатый назад. Задние и средние бедра без явных дополнительных рядов щетинок.
- 13(14) Внутренние края глаз расходятся кпереди. Хоботок опистогнатный. Средние и заднегрудь с выступающим продольным килем, широким и несущим ямки вдоль середины. Тело широко овальное, уплощенное *Limnosorini*
- 14(13) Внутренние края глаз сходятся кпереди. Хоботок гипогнатный. Средние и заднегрудь с маленьким тонким пластинчатообразным килем или без него. Тело сильно выпуклое, крупные формы *Nausorini*

Триба Liadonaucorini Y. Popov, trib. nov.

Описание. Довольно мелкие формы. Надкрылья длиннее брюшка, эмболиум не выражен; имеется радиальная жилка на корнуме; клавальный шов длиннее щитка. Брюшко с килем на вентральной стороне.

Сравнение. Отличается от других триб очень длинным клавусом, значительно превышающим длину щитка, и наличием явственной редуцированной радиальной жилки на передних крыльях.

Состав. Единственный род *Liadonaucoris* Y. Pop. в пижней юре Средней Азии.

Род *Liadonaucoris* Y. Popov, gen. nov.¹

Типовой вид — *L. rohdendorfi* sp. nov., лейас, Средняя Азия, Фергана.

Описание. Поверхность дорзальной стороны тела слегка шероховатая, особенно щиток. Щиток поперечно-треугольный. Эмболиум надкрылий не выражен; жилкование сильно редуцировано, явственно сохранились лишь радиальная и анальная жилки. Брюшко с явственным возвышением в средней части последних сегментов, на вентральной стороне 6-й стернит сильно сужен.

Видовой состав. Род монотипический.

Liadonaucoris rohdendorfi Y. Popov, sp. nov.²

Табл. VII, фиг. 1, рис. 91

Голотип — ПИН № 166/2,3; прямой и обратный отпечатки тела, голова и переднеспинка отсутствуют; Средняя Азия, Киргизская ССР, Ошская область, г. Кызыл-Кия; лейас.

¹ По лейасовому местонахождению и названию рода *Nauscoris*.

² Назван именем энтомолога Б. Б. Родендорфа, нашедшего данный отпечаток.

Описание. Тело овальное, слабо вытянутое. Мезонотум сильно поперечный, ширина больше длины в 4 раза; щиток плоский, поверхность заметно шероховатая, вершинная часть в поперечных извилистых бороздках; передний край в средней части слегка выгнут, боковые стороны прямые. Радиальная жилка почти параллельна внешнему краю надкрылья и достигает середины его; клавус довольно широкий. Длина надкрыльев превышает их ширину примерно в 2,5 раза, клавальный шов в 1,5 раза длиннее щитка, боковые края надкрыльев уплощенные. Видимая часть брюшка состоит из пяти последних сегментов; границы между ними прямые; четвертый-пятый сегменты почти одинаковой величины; задний край шестого сегмента с очень глубокой выемкой, седьмой сегмент с угловидным передним краем и сильно округлен сзади, заметно выше других; восьмой сегмент в виде двух боковых изогнутых пластинок, почти сходящихся позади седьмого сегмента.

Размеры. Длина остатка тела 5,5 мм, ширина 4 мм, длина надкрылий 5,5 мм.

Материал. Голотип (сборы Б. Б. Родендорфа в 1937 г.).

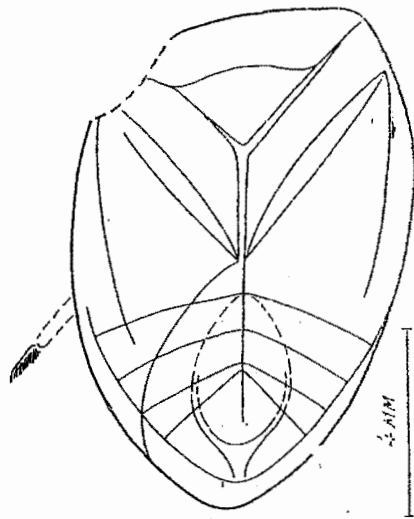


Рис. 91. *Liadonaucortis rohdendorfi* sp. nov.; голотип, экз. ПИН № 166/23, Кызыл-Кия; лейас

***Триба Aidiini* Y. Popov, trib. nov.**

Рис. 92, а, б

Описание. Относительно мелкие. Передний край переднеспинки слабо вогнутый. Надкрылья только с одной выраженной анальной жилкой, имеется узкий длинный эмболиум. Стернальная и плевральная области хорошо развиты; базистерн среднегруди отделенный, фуркастернит также развит. Передние края стернитов брюшка угловидно выступают впереди. Эпимеры заднегруди сильно развиты и листовидно расширены. Задние ноги, особенно голени и лапки длинные и тонкие, лишенные плавательных волосков. Брюшко снизу без продольного срединного кия.

Сравнение. Отличается сильно развитой стерно-плевральной областью груди, особенно сильно разросшимися эпимерами заднегруди, а также очень тонкими задними ногами.

Состав. Единственный монотипический род *Aidium* Y. Popov в верхней юре Казахстана.

***Триба Angaronectini* Y. Popov, trib. nov.**

Описание. Довольно крупные. Голова сильно поперечная, хоботок опистогнатный; верхняя губа почти треугольная; хоботок толстый, четырехчлениковый, очень длинный, достигающий заднего края переднегруди. Переднеспинка более или менее трапецевидная с вогнутым передним краем. Пролевра с отчетливо выраженными границами склеритов, эпистерны частично слиты со стернитом; эпимеры средне- и заднегруди сильно развиты. Передние ноги заметно укороченные; бедра всех ног утолщенные; голени и лапки средних и задних ног уплощенные, снабжен-

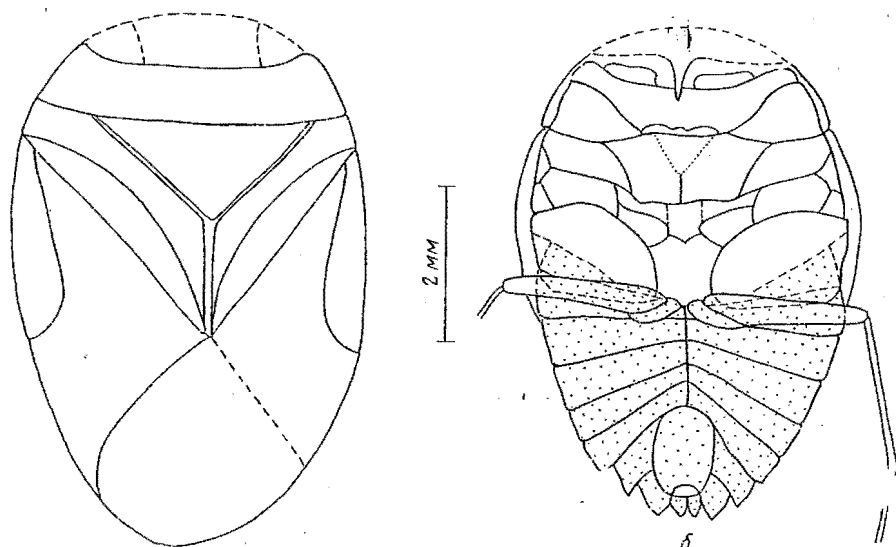


Рис. 92. *Aidium pleurale* Y. Pop.; Каратау, Южный Казахстан, юра
а — сверху; б — снизу

ные длинными плавательными волосками; задние лапки одночлениковые; тазики передних ног далеко отстоят от переднего края переднегруди. Брюшко с видимым первым стернитом, вершинные стерниты по средней линии возвышены.

С р а в н е н и е. Это подсемейство отличается от других (кроме *Arheoloscheiginae*) необычайно длинным для плавтов хоботком, который заходит за задний край переднегруди и состоит из четырех явственных члеников, а также наружным первым стернитом. Кроме того, сильно сдвинутые кзади передние тазики и сильно уплощенные голени и лапки средних и задних ног также отличают его от других. По величине передних ног и характеру расчленения плевральной области и степени уплощения задних ног это семейство можно сближать только с современным палеарктическим подсемейством *Nausoginae*.

С о с т а в. Подсемейство монотипическое — род *Angaronecta* gen. nov. из нижнего мела Восточной Сибири.

Род *Angaronecta* Y. Popov, gen. nov.¹

Типовой вид — *A. longirostris* sp. nov.; нижний мел, байсинская свита, р. Витим.

О п и с а н и е. Голова не более чем в два раза шире своей длины; верхняя губа целиком на вентральной стороне головы, со слабо заостренной вершиной; хоботок заходит за задний край переднегруди, членики его почти одинаковой длины. Переднеспинка поперечная, ее ширина более чем вдвое превышает длину; боковые края заметно сужены кпереди. Стернальная область среднегруди хорошо развита и слита с эпистернами, эпимеры большие. Ширина передних бедер почти вдвое меньше их длины; голени и лапки, кроме передних, уплощенные, лапки задних ног почти равны по длине голени; вершина задних лапок с двумя коготками. Брюшко слегка поперечное, сильно суживающееся к вершине; первый

¹ От палеогеографического названия Ангариды и греческого слова *nectos* — плавающий.

стернит достигает боковых краев брюшка; границы сегментов более или менее прямые или немного изогнутые; срединная часть четвертого — седьмого стернитов явственно возвышена, восьмой стернит не заходит за седьмой.

Видовой состав. Род монотипический.

Angaronecta longirostris Y. Popov, sp. nov.¹

Табл. VII, фиг. 5, рис. 93

Голотип — ПИН № 1668/1742; прямой и обратный отпечатки тела; Бурятская АССР, Еравнинский район, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байсы; нижний мел, байсинская свита, байсинский слой 31 (Мартинсон, 1964).

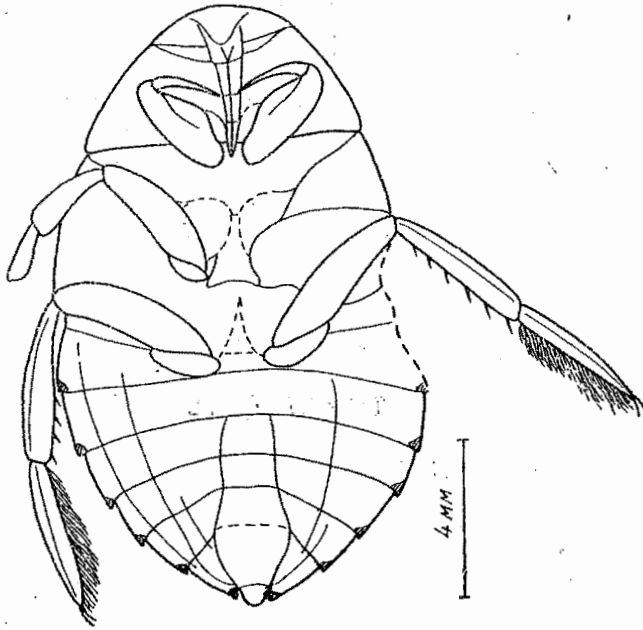


Рис. 93. *Angaronecta longirostris* sp. nov.; голотип; эка. ПИН № 1668/1742; р. Байса, Забайкалье; нижний мел

Описание. Тело овальное, слегка расширяющееся кзади, наибольшая ширина на уровне 2—3 брюшных стернитов; дорзальная и вентральная стороны слабо выпуклые. Голова слегка выдается за передний край переднеспинки; длина видимой снизу части головы почти в четыре раза превышает ширину; верхняя губа в вершинной части сильно округлена и не закрывает первый членик хоботка; хоботок постепенно сужается к вершине. Переднеспинка поперечная, ее ширина превышает длину почти в 2,5 раза, передний край слабо выемчатый, задний — прямой, боковые края слегка округленные, почти прямые с узким боковым кантом вдоль всего края; плевральная область переднегруди без явственных эпистернальных и эпимеральных швов, которая спереди тазиковых впадин широко слита. Задний край стернита среднегруди с небольшим срединным выростом (мезоксифус) и продольным швом на нем, боковые стороны эпистернов достигают задних боковых углов переднегруди. Заднегрудь со слабо развитой стернальной областью, полностью также слитой с эпи-

¹ От латинских слов *longus* — длинный и *rostrum* — хобот.

стернями, в виде небольшого довольно широкого язычка с вогнутым задним краем; эзимеры сильно развиты, почти прямоугольные, значительно больше таковых среднегруди; эзимеры треугольновидные с вытянутой внутренней стороной. Передние ноги короткие, вершины бедер не достигают боковых сторон переднеспинки, бедра сильно уплощенные, особенно в средней части, внутренняя сторона перед вершиной с небольшой выемкой и килем вдоль края; голени и одночлениковая лапка значительно короче бедер. Средние ноги плавательные, бедра более или менее утолщенные; голени уплощенные, почти в 1,5 раза короче бедер; первый членик лапки также уплощен и покрыт плавательными волосками. Задние ноги плавательные, голени и одночлениковые лапки сильно уплощенные и покрыты длинными густыми плавательными волосками, которые на лапках длиннее их ширины; внутренний край голеней усажен мелкими шипиками. Брюшко округлой формы, наиболее широкое на втором и третьем сегментах, его ширина чуть больше длины; сегменты почти равной ширины, задние боковые углы их слегка заострены и немного выдаются за последующий; первый стернит частично прикрыт эзимерами заднегруди и задними тазиками; срединная часть четвертого — седьмого стернитов сильно выпуклая, особенно на шестом — седьмом стернитах; восьмой стернит в виде двух парных пластинок, заостренных на вершинах и разъединенных седьмым стернитом.

Размеры. Длина тела 14 мм, ширина 8 мм.

Материал. Голотип.

Триба Naucorini Fallen, 1814

Табл. VII, фиг. 2

Naucoridei: Fallen, 1814, стр. 3, 15.

Naucoraria: Stål, 1876, стр. 142.

Naucorinae: Usinger, 1941, стр. 8.

Naucorinae: China, Miller, 1959, стр. 16.

Naucorini: Popov, 1970, стр. 97.

Описание. Тело умеренно уплощенное, овальное, блестящее, сверху довольно выпуклое, обычно зеленого или желтовато-зеленого цвета; довольно крупные (10—15 мм). Голова слабо втянута в переднегрудь; передний край не выступает впереди глаз; внутренние края глаз сходятся. Верхняя губа умеренно развита, на вершине округленная. Хоботок короткий, гипогнатный, от основания конусовидно расширяющийся к вершине и не достигающий переднего края переднегруди. Генапонт довольно длинный, обычно с ребром. Передний край переднеспинки слабо вогнутый. Передне-, средне- и заднегрудь часто с низким пластинчатым килем, ямчатые. Надкрылья всегда хорошо развитые и достигают вершины брюшка. Передние ноги хватательные, бедра сильно утолщенные, голени изогнутые и слитые с одночлениковыми лапками. Средние и задние бедра без продольных рядов щетинок вдоль внутренней поверхности, лишь с двумя явственными рядами коротких щетинок. Средние и задние лапки двучлениковые, с двумя коготками. Вентральная поверхность брюшка без срединного продольного кия. Латеротергиты брюшка хорошо развитые, широкие, дыхальца расширены ближе к парастеральной борозде, которая явственно выражена.

Сравнение. От *Angaronestini* отличается очень коротким хоботком, от *Liadonaucorini* — строением надкрылий, от *Aidiini* — не разросшимися эзимерами заднегруди и более толстыми задними голеними, от *Cheirochelini* и *Ambrysini* — слабо выемчатым передним краем переднеспинки, от *Lassocorini* и *Limnoscini* — гипогнатным хоботком.

Состав. 11 родов и около 50 видов, из которых 5 родов¹ найдены в ископаемом состоянии: *Nectonaucoris* Y. Popov, *Nectodes* Y. Popov, и *Heleonaucoris* gen. nov.— верхняя юра Казахстана, *Discostoma* Scudder — олигоцен Северной Америки и *Plyocoris* Stål — палеоген и неоген Западной Европы.

Определительная таблица родов трибы *Naucorini*, найденных в ископаемом состоянии²

- 1(2) Надкрылья с невыраженным эмболиумом; клавус с мелкими темными пятнами *Nectonaucoris*
- 2(1) Надкрылья с явственным эмболиумом; клавус со светлым крупным пятном или одноцветный.
- 3(4) Эмболиум узкий и выражен только у основания надкрылья; кориум пятнистый *Heleonaucoris*
- 4(3) Эмболиум широкий и ясно выражен по всей длине; кориум одноцветный.
- 5(6) Клавус почти в 2,5 раза короче надкрылий, одноцветный; перепончка занимает почти половину надкрылий; надкрылья не короче 10 мм *Plyocoris*
- 6(5) Клавус менее, чем в 2 раза короче надкрылий, пятнистый; перепончка значительно короче и занимает около $\frac{1}{3}$ площади надкрылий; короче 7 мм . . . *Nectodes*

Род *Heleonaucoris* Y. Popov, gen. nov.

Типовой вид — *H. maculipennis* sp. nov.

Описание. Крупные, не менее 15 мм. Клавус умеренно развитый, короче длины надкрылий более, чем в 2 раза; анальная жилка ясно выражена. Эмболиум дифференцирован только у основания надкрылий; граница кориума и перепончки неясственная, перепончка меньше половины надкрылий и не достигает вершины клавуса. Вершина надкрылий с явственными наружным и внутренним углами, внешний край ее прямой.

Сравнение. Отличается от остальных родов данной трибы слабо развитым эмболиумом, пятнистым рисунком надкрылий и крупными размерами (кроме *Plyocoris*). От наиболее сходного с ним мезозойским родом *Nectodes* из того же местонахождения Каратау отличается значительно более коротким клавусом, узким, выраженным только у основания надкрылий эмболиумом и прямо срезанной вершиной надкрылья. По окраске напоминает современный тропический род *Heleocoris* из трибы *Lassocorini*.

Видовой состав. Типовой вид.

Heleonaucoris maculipennis Y. Popov, sp. nov.

Табл. VII; фиг. 6; рис. 94

Голотип. ПИН, № 2066/3680, позитивный и негативный отпечатки правого надкрылья; верхняя юра южного Казахстана (хр. Каратау), местонахождение Михайловка.

¹ Юрский род *Palaeoheteroptera* Meun. установлен по типовому виду «*Naucoris*» *carinata* Opp. (Meunier, 1900). В нашем распоряжении находились типы «*Naucoris*» *carinata* Opp. (№ 1882, XVI 34) и «*Naucoris*» *lapidaria* Weynb. (№ 1 584) из Мюнхенского музея. Первый типовой экземпляр («*Naucoris*» *carinata* Opp.) — таракан (*Blattidae*), по-видимому, *Lithoblatta lithophilla* (Germ.) (Handlirsch, 1906). Таким образом, род *Palaeoheteroptera*, установленный раньше (Meunier, 1900), чем род *Lithoblatta* (Handlirsch l. c.), следует считать старшим синонимом последнего.

Второй типовой экземпляр («*Naucoris*» *lapidaria* Weynb.) очень плохой сохранности; его изображение, сопровождающее оригинальное описание, не соответствует данному отпечатку; не исключено, что он действительно должен быть отнесен к *Naucoridae*, однако определить его истинное систематическое положение не представляется возможным.

² Поскольку американский олигоценовый *Discostoma* Scudder, вероятней всего, является синонимом рода *Plyocoris* Stål, он не включен в данную таблицу.

Описание. Надкрылье удлиненное, длина превышает ширину в 3 раза. Клавус явственно расширен к вершине; умеренно широкий, длина превышает ширину более чем в 3,5 раза; анальная жилка очень слабо изогнута, почти прямая. Кориум с ясно выраженным эмболиумом

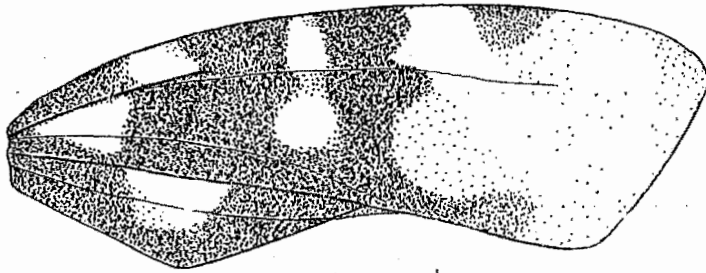


Рис. 94. *Heleonaucoris maculipennis* sp. nov.; голо-тип; ПИН, экз. № 2066/3680; Михайловка, Кав-ратау, Южный Казахстан; верхняя юра

в базальной части надкрылия, длина дифференцированной части эмболиу-ма 3,5 мм. Окраска четкая, в виде отдельных явственных пятен в ба-зальной половине крыла (см. рис. 94), дистальная половина светлая.

Размеры. Длина надкрылья 12 мм, ширина 4 мм.

Материал. Голотип.

Триба *Ambrysini* Usinger, 1941

Рис. 95

Ambrysinæ: Usinger, 1941, стр. 9—11.

Ambrysinæ: China, Miller, 1959, стр. 16.

Ambrysini: Popov, стр. 97, p. excl. *Melloiella* et *Carvalhoiella*.

Описание. Тело умеренно уплощено, овальное, обычно зеленого цвета разных оттенков; средней или крушной величины (7—15 мм). Голова сильно втянута в переднегрудь; передний край головы не выступает впереди больших плоских глаз. Верхняя губа хорошо развита, вершина ее округлая. Хоботок короткий, направленный вниз, отходящий от переднего края головы, от основания конусовидно суживающийся к вершине и не достигающий переднего края переднегруды. Генапонт длинный, в средней части на нем имеется продольное килеобразное возвышение. Передний край переднеспинки резко вогнутый. Эпимеры переднегруды сильно разросшиеся и заходят пластинчатыми выростами на заднюю часть стернита, соединяясь по средней линии и полностью прикрывая его основание. Надкрылья хорошо развитые и всегда достигают вершины брюшка. Передние ноги хватательные, бедра сильно утолщены, иногда становясь почти шаровидными, голени более или менее изогнутые и слиты с одночлениковыми лапками; средние и задние голени и лапки умеренно тонкие, лапки трехчлениковые с хорошо развитыми парными коготками. Латеротергиты брюшка слабо или совсем не выражены; дыхальца расположены ближе к четко выраженной парастеральной борозде. Всегда полнокрылые.

Сравнение. От других триб подсемейства отличается сильно разросшимися эпимерами переднегруды, сливающимися позади тазиков; кроме того, от *Angaropectini* коротким хоботком и от *Aidiini* нерасширенными эпимерами заднегруды

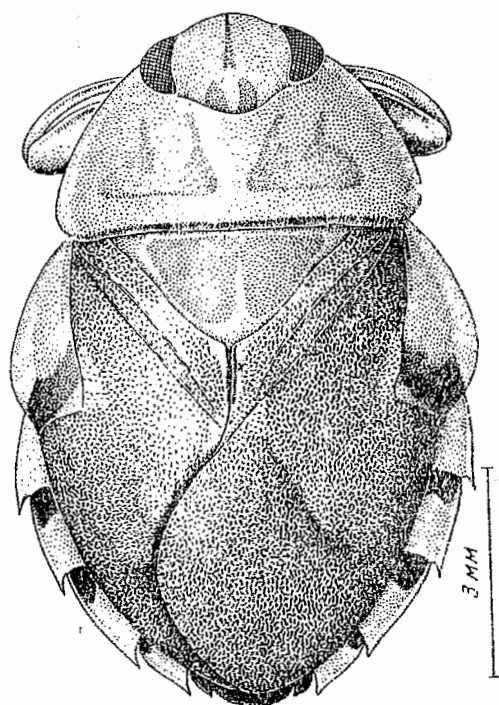


Рис. 95. *Ambrysus mormon* F.; соврем.
(ориг.)

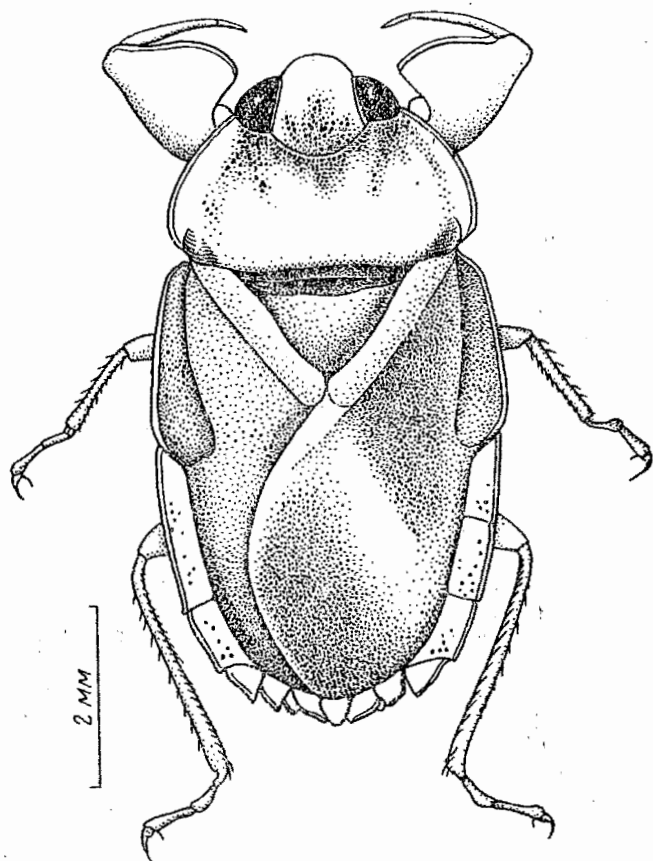


Рис. 96. *Asthenocoris luzonensis* Using.;
соврем. (Юзингер, 1938)

Состав. 1 род¹ и около 70 видов в современной фауне; в ископаемом состоянии не известен; современные представители распространены вNearктической и Неотропической областях.

Триба Cheirochelini Montandon, 1897

Рис. 96

Cheirochelinae: Montandon, 1897, стр. 367.

Cheirochelinae: Usinger, 1941, стр. 8.

Cheirochelinae: China, Miller, 1959, стр. 16.

Cheirochelini: Popov, 1970, стр. 97.

Описание. Тело сильно уплощенное, овальное, средней величины. Голова округленно-треугольная, сильно вытянутая в переднегрудь; передний край сильно выступает впереди небольших глаз. Верхняя губа сильно редуцирована. Хоботок очень короткий, направленный вниз, основание первого членика погружено внутрь головы и выходит наружу довольно далеко от ее переднего края. Генационт длинный и невысокий. Передний край переднеспинки резко вогнутый. Надкрылья развитые, но часто не достигают вершины брюшка. Передние ноги хватательные, бедра силь-

¹ Наряду с типовым родом *Ambrysus* Stål к этой группе относили также еще два монотипических рода *Melloiella* De Carlo и *Carvalhoiella* De Carlo из Южной Америки. К сожалению, первый род известен лишь по общему изображению сверху, а другой вообще остался недоступным для автора. Поскольку положение систематическое и основная морфология этих родов остается неясной, они пока не включаются ни в одну из рассматриваемых триб в подсемействе Nausoriginae.

но утолщенные, голени изогнутые и более или менее слитые с одночленковыми лапками; средние и задние голени и лапки довольно тонкие и густо покрыты плавательными волосками, лапки трехчлениковые. Латеротергиты брюшка не выражены; дыхальца занимают срединное положение между краем брюшка и ясно выраженной парастеральной бороздой.

С р а в н е н и е. От других триб отличается отхождением хоботка на некотором расстоянии от переднего края головы и сильно редуцированной верхней губой, от *Anganestini* коротким хоботком, от *Aidiini* нерасширенными эпимерами заднегруди.

С о с т а в. 6 родов и 11 видов; в ископаемом состоянии не известны; все распространены в Ориентальной области.

Триба Laccosorini Stål, 1876

Рис. 97

Laccosoraria: Stål, 1876, стр. 142.

Laccosorinae: Usinger, 1941, стр. 8.

Laccosorinae: China, Miller, 1959, стр. 16.

Laccosorini: Popov, 1970, стр. 97.

О п и с а н и е. Тело умеренно уплощенное, овальное или овально-вытянутое; желто-коричневого цвета, средней величины (7—12 мм). Голова сильно поперечная, немного втянутая в переднегрудь; передний край ее лобно-наличниковой частью загнут вниз и назад, не выступая впереди больших плоских глаз. Верхняя губа сильно развита и на вершине явно заострена. Хоботок вследствие сильно загнутого на вентральную сторону наличника отходит на некотором расстоянии от переднего края головы; короткий, направленный назад, достигает или немного заходит за передний край переднегруди. Генапонт очень короткий, без продольного киля или возвышения. Передний край переднеспинки слабо выемчатый, почти прямой. Переднегрудь с большим стернальным возвышением в виде киля. Надкрылья хорошо развитые и достигают вершины брюшка, эмболиум не выражен. Передние ноги менее видоизмененные для хватания, бедра почти не расширенные, голени прямые с двухчлениковыми лапками, снабженными на вершине двумя маленькими коготками, которые хорошо развиты на средних и задних лапках; средние и задние бедра на нижней стороне с двумя продольными рядами очень мелких щетинок наряду с двумя обычными рядами коротких щетинок вдоль внутренней поверхности. Латеротергиты брюшка развитые; дыхальца занимают более или менее срединное положение или расположены несколько ближе к слабо выраженной парастеральной борозде.

С р а в н е н и е. От *Anganestini* отличаются сильно укороченным хоботком, от *Aidiini* — нерасширенными эпимерами заднегруди, от *Liadonacorini* — коротким клавусом, от *Limnosorini* — двухчлениковыми передними лапками, от остальных триб — опистогадным хоботком и слабо вогнутым передним краем переднеспинки.

С о с т а в. 8 родов и около 60 видов в современной фауне; в ископаемом состоянии не известны; распространены в Неотропической, Эфиопской, Ориентальной и Австралийской областях.

Триба Limnosorini Stål, 1876

Рис. 98

Limnosoraria: Stål, 1876, стр. 142.

Limnosorinae: Usinger, 1941, стр. 8.

Limnosorinae: China, Miller, 1959, стр. 16.

Limnosorini: Popov, 1970, стр. 97.

О п и с а н и е. Тело умеренно уплощенное, широкоовальное, мелкие или средней величины (5,2—11 мм). Голова слабо втянута в передне-

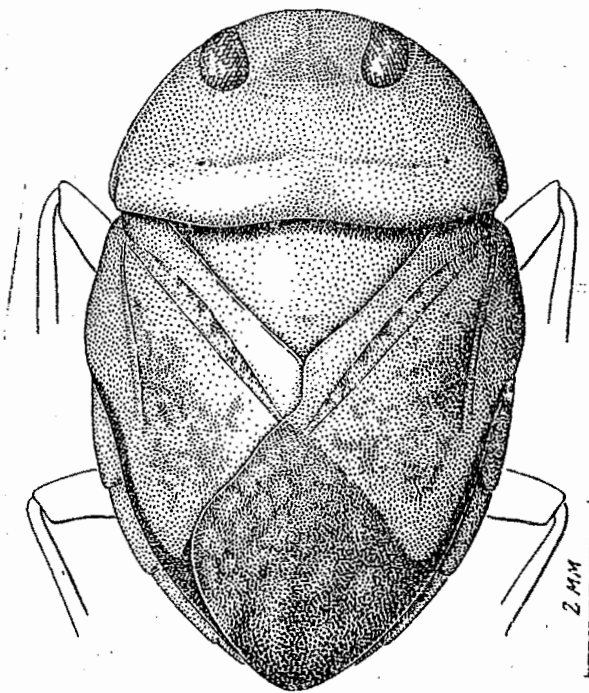


Рис. 97. *Laccocoris limicola* Stål.; соврем. (ориг.)

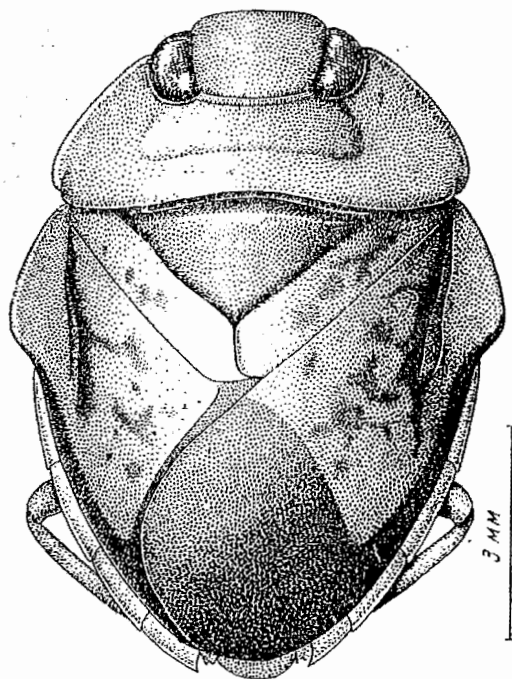


Рис. 98. *Limnocoris signoreti* Mont. соврем. (ориг.)

грудь, передний край не выступает впереди больших плоских глаз; внутренние края глаз расходятся кпереди. Верхняя губа хорошо развита, верхина заметно округлена. Хоботок короткий, направленный назад, от основания конусовидно суживающийся к вершине, достигает или немного заходит за передний край переднегруди. Генапонт очень короткий, часто оканчивающийся острым ребром у основания головы. Передний край переднеспинки слабо вогнутый; переднегрудь с большим стернальным возвышением в виде кила; средне- и заднегрудь с широким выступающим стернальным килем в мелких ямках вдоль середины. Надкрылья всегда хорошо развиты и достигают вершины брюшка. Передние ноги хватательные, бедра сильно утолщены, голени изогнуты и слиты с одночлениковыми лапками; средние и задние бедра только с двумя обычными рядами коротких щетинок на внутренней стороне. Латеротергиты брюшка слабо развитые, узкие; дыхальца отстоят далеко от латеротергитов, парастерральная борозда не выражена.

Сравнение. От *Angaronectini* отличаются сильно укороченным хоботком, от *Aidiini* нерасширенными эпимерами заднегруди, от *Liadopaucogini* строением надкрылий, от *Cheirochelini* и *Ambrysini* направленным назад хоботком и слабо вогнутым передним краем переднеспинки, от *Лассосогини* одночлениковыми передними лапками и заостренной на вершине верхней губой, от *Насосогини* «опистогнатным» хоботком, иным расхождением внутренних краев глаз, а также более плоским и широким телом.

Состав. 2 рода и около 35 видов; в ископаемом состоянии не известны; распространены только в Неотропической и Неарктической областях.

ПОДСЕМЕЙСТВО CRYPHOCRICINAE MONTANDON, 1897

Cryptocricinae: Montandon, 1897, стр. 6, p.p. excl. *Ambrysus*.

Cryphocricinae: Champion, 1901, стр. 354.

Cryphocricinae: Usinger, 1941, стр. 8.

Ambrysiniae: Usinger, 1941, стр. 11—12, p.p. quoad *Cataractocoris*.

Cryphocricinae: Usinger, 1947, стр. 333.

Cryphocricinae: China, Miller, 1959, стр. 16.

Описание. Тело более или менее выпуклое, сверху шероховатое, в мелких гранулах; различной величины (6,5—14 мм). Голова с направленным вперед хоботком, сильно втянута в переднеспинку; передний край заметно выступает впереди относительно небольших и выпуклых глаз. Антенны короткие и целиком спрятаны под боковыми краями головы. Верхняя губа хорошо равная, немного вытянутая и слабо округленная на вершине, нависая у переднего края головы; генальные склериты явственно отделены и выдаются впереди головы. Хоботок трехчлениковый, сильно укороченный, конусовидно сужающийся к вершине и направленный вперед и немного вниз. Геналонт длинный со срединным килем по всей длине. Переднеспинка поперечная, боковые края гофрированные, передний край сильно вогнутый; задняя четверть переднеспинки более выпуклая и отделена явственной бороздой: стернит переднегруди полностью открыт сзади или закрыт у основания сросшимися эпимерами; стерниты средне- и заднегруди плоские, не возвышаются в виде килей. Надкрылья часто недоразвитые. Передние ноги хватательные, бедра сильно утолщены, голени изогнуты и слиты с одночлениковыми лапками; средние и задние бедра тонкие, уплощенные, лапки трехчлениковые с необычайно сильно развитыми парными коготками. Латеротергиты брюшка развитые; дыхальца расположены ближе к латеротергитам; парастернальная борозда явственно выражена. Брахицерные формы довольно обычны.

Сравнение. От всех подсемейств отличаются направленным вперед хоботком, явственно выраженными и продвинутыми впереди головы генальными пластинками, гофрированными краями переднеспинки, а также шероховатой в мелких гранулах дорзальной поверхностью тела.

Состав. 2 монотипические трибы — *Cryphocricini* и *Cataractocorini* — в ископаемом состоянии не известны; распространены в Неарктической (Сонорская подобласть) и Неотропической областях.

Замечания. Как показало недавно сделанное предварительное сравнительно-морфологическое изучение внешних структур представителей родов *Ambrysus*, *Cataractocoris* и *Cryphocricos* (Попов, 1970), относимых до сих пор к разным подсемействам (Montandon, 1897a, b; Usinger, 1941, 1947; Poisson, 1951, 1957, и др.), род *Cataractocoris* по целому ряду родственных аноморфных признаков (в основном по строению головы и дорзальной стороны тела), с нашей точки зрения, обнаруживает больше сходства с другим неотропическим родом *Cryphocricos*, нежели с объединявшимся с ним родом *Ambrysus*. Последний род, в свою очередь, проявляет большее родство с родами подсемейства *Nausoginae* и особенно с трибой *Cheigochelini*. В связи с этим было предложено перевести род *Cataractocoris* на бывшего подсемейства *Ambrysiniae* (sensu Usinger) в подсемейство *Cryphocricinae* и одновременно с этим выделить в качестве отдельных монотипических таксонов трибы *Cryphocricini* и *Cataractocorini*. Вместе с тем, род *Ambrysus*, обладающий большими различиями, чем родовые, но проявляющий, с нашей точки зрения, наибольшее родство с *Nausoginae* восточного полушария, включен в состав подсемейства *Nausoginae* (sensu mihi) как самостоятельная триба *Ambrysiini* (Попов, 1970).

- 1(2) Эпимеры переднегруди разросшиеся, прикрывающие основание маленького постстернита. Вентральная поверхность брюшка опушена. Окружающие дыхальца поля гладкие, за каждым дыхальцем имеется поперечный ряд маленьких гладких участков. Всегда полнокрылые Cataractocorini
- 2(1) Эпимеры груди развиты, но не сходятся позади полностью открытого и большого постстернита. Низ брюшка без опушения. Около каждого дыхальца перфорированные дискообразные поля. Резко диморфные, более обычны брахиштерные формы Cryphosicini

Триба Cryphosicini Montandon, 1897

Рис. 99

О п и с а н и е. Тело сильно уплощенное, особенно снизу, овально вытянутое (макроштерные формы) или широко-овальные (брахиштерные формы); средней величины или мелкие (6,5—11,5 мм). Хоботок, направленный вперед, очень короткий; глаза сильно выпуклые; генальные пластинки сильно выдаются вперед, генапонт длинный, килеобразно приподнятый. Переднегрудь с сильно развитым постстернитом; эпимеры плотно прилегают к стернальной части и отделены простыми бороздами; средняя заднегрудь с сильно интегрированной стерно-плевральной областью, сохранилась только лишь плевральная борозда. Надкрылья, как правило, слабо развиты и далеко не достигают вершины брюшка. Вентральная поверхность брюшка не опушенная; латеротергиты развиты слабо;

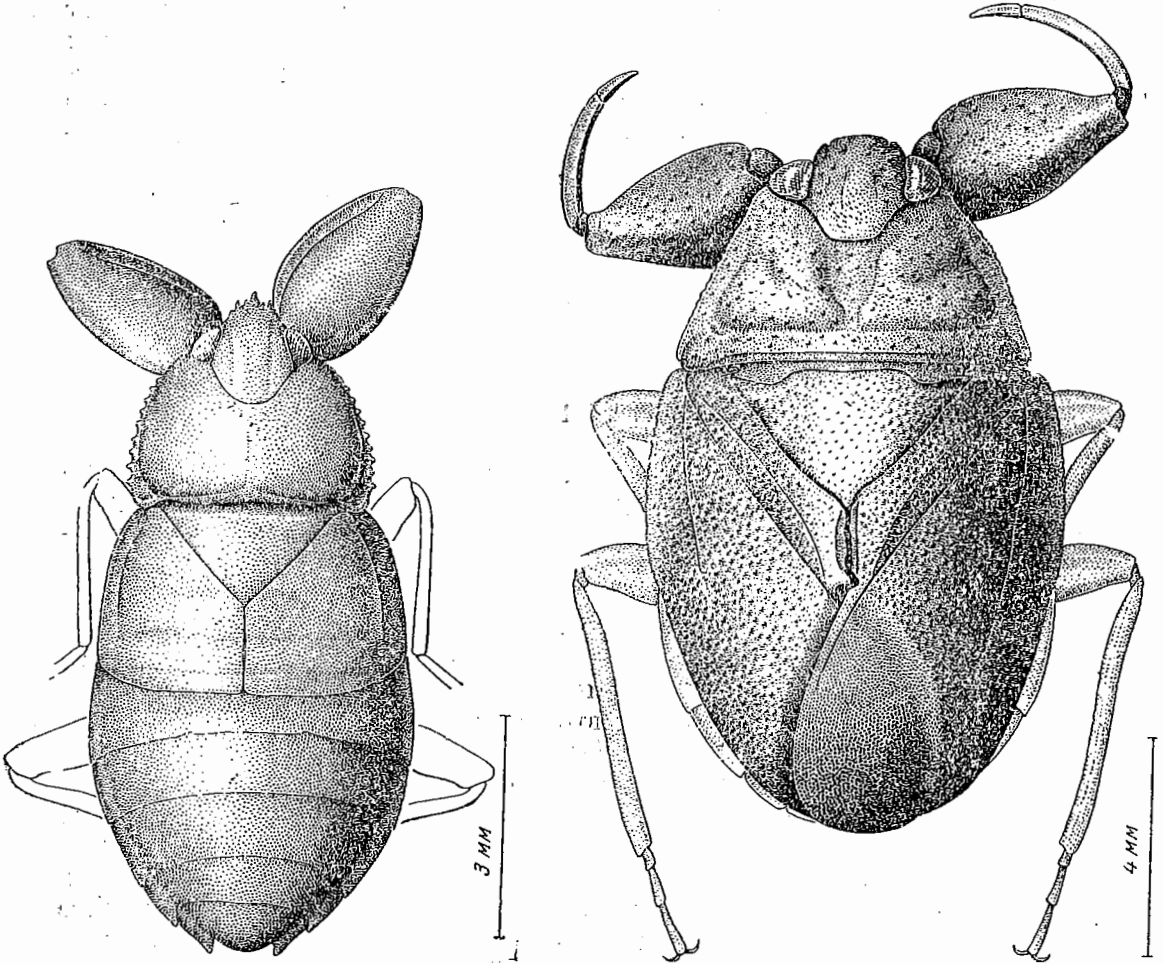


Рис. 99. *Cryphosic barozzi* Sign; соврем. (ориг.)

Рис. 100. *Cataractocoris macrocephalus* Mont.; соврем. (ориг.)

дыхальца расположены вдоль латеротергитов в виде перфорированных дискообразных полей; парастернальная борозда хорошо выражена. Обычно брахиштерные формы.

Сравнение. От представителей второй трибы отличаются строением сильно уплощенной вентральной стороной тела, строением стерно-плевральной областью груди и особой морфологией дыхалец брюшка, а также сильно разавитой брахиштеригией.

Состав. 1 род с 11 видами.

Триба Cataractocorini Y. Popov, trib. nov.

Рис. 100

Cryptocricinae: Montandon, 1897, стр. 125, p.p. excl. *Ambrysus*.

Ambrycinae: Usinger, 1941, стр. 11—12; p.p. quoad *Cataractocoris*.

Cataractocorini: Popov, 1970, стр. 97.

Описание. Тело более или менее уплощенное, широко-овальное, довольно крупное (12—14 мм). Хоботок менее прогнатный и несколько длиннее, чем у представителей типовой трибы; глаза большие, выпуклые; генальные пластинки заметно выдаются вперед; генапонт длинный, сильно приподнят в виде срединного киля. Переднегрудь со слабо развитым постстернитом, прикрытым в основании сильно разросшимися эпимерами; среднегрудь с явственно выраженными стерно-плевральными и эпимеральными бороздами, отделяющими соответственно стернальную область и анэпимеры. Надкрылья хорошо развиты и всегда достигают вершины брюшка. Вентральная поверхность брюшка покрыта волосками; латеротергиты хорошо развиты, более или менее широкие; дыхальца расположены ближе к краю брюшка, обычного строения; парастернальная борозда наиболее явственна на VII—VIII стернитах. Всегда полнокрылые формы.

Сравнение. Отличаются прежде всего строением вентральной стороны тела, менее прогнатным и несколько более длинным хоботком, а также менее продвинутыми пластинками и более крупными глазами.

Состав. Единственный род с 2 видами.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARHELOSNEIRINAE FIEBER, 1860

Рис. 101

Описание. Тело сильно уплощенное, овально-вытянутое (макроштерные формы) или широко-овальное (брахиштерные формы); средней величины (8—10 мм). Голова с опистогнатным хоботком, сферически-треугольная, лоб сверху виден, передний край заметно выступает впереди глаз. Антенны тонкие, довольно длинные, немного выступающие за боковые края головы и поэтому видимые сверху. Верхняя губа поперечная, вершина округлена, расположена на вентральной стороне. Хоботок трехчлениковый, тонкий и очень длинный, достигающий средних тазиков; базальный членик очень короткий, второй членик намного длиннее третьего. Передние ноги слабо приспособлены для хватания; бедра слабо утолщенные, голени прямые, лапки подвижные, двухчлениковые, оканчивающиеся двумя коготками, так же хорошо развитыми, как и на остальных ногах. У брахиштерных форм надкрылья слегка закруглены и не достигают или едва достигают первого видимого брюшного сегмента; у макроштерных форм надкрылья заходят за вершину брюшка, но заметно уже его. Дыхальца видимы и окружены розеткой радиальных ветвей. Генитальные сегменты самцов асимметричны; правые параметры сильно изогнутые и небольшие, левые параметры более изогнутые и массивные. Брахиштерные формы встречаются наиболее часто.

Замечание. Многими авторами (Douglas, Scott, 1865; Handlirsch, 1906—1908, 1925; Melander, Brues, 1932; Кириченко, 1951; Poisson, 1951, 1957; Southwood, Leston, 1959 и др.) род *Aphelocheirus* выделялся в самостоятельное семейство. В то же время другими исследователями (Stål, 1876; Kirkaldy, 1906; Oshanin, 1906—1909; Beier, 1938; Usinger, 1941; Чипа, Miller, 1959 и др.) этот род включался в семейство Naucoridae в качестве отдельного подсемейства. Последние специальные морфологические исследования (Miyamoto, 1961; Parsons, 1966) и систематический анализ современных и ископаемых пластов заставляют нас присоединиться к мнению о принадлежности этого высоко специализированного рода к семейству Naucoridae только в качестве особого подсемейства.

Сравнение. Отличаются от представителей других таксонов (кроме Potamocorinae и Angaropestini) необычайно длинным и тонким хоботком, достигающим средних тазиков, а также видимыми сверху довольно длинными антеннами.

Состав. 1 род *Aphelocheirus* Westw. (см. рис. 100), который в ископаемом состоянии не известен; в современной фауне насчитывается около 30 видов, распространенных в Палеарктической, Эфиопской и Австралийской областях.

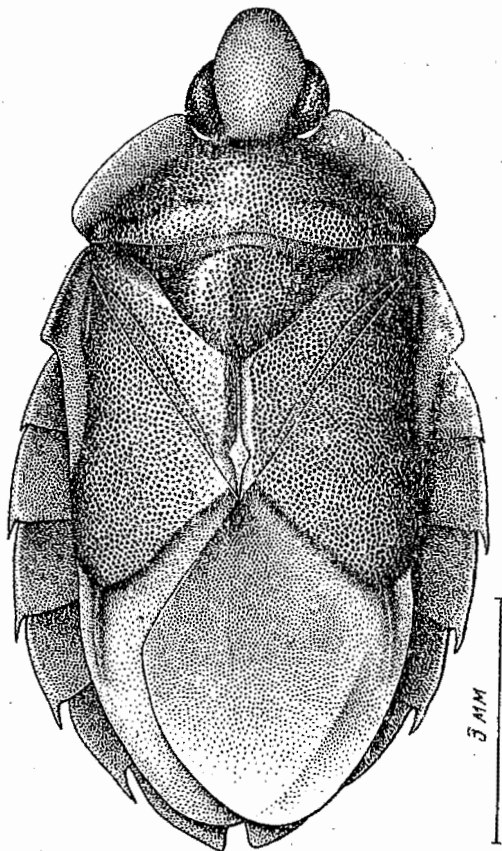


Рис. 101. *Aphelocheirus aestivalis* F.; соврем. (ориг)

ПОДСЕМЕЙСТВО POTAMOCORINAE USINGER, 1941

Описание. Тело умеренно уплощенное, овально-вытянутое, очень мелкие, около 2,7—2,8 мм. Голова с описогнатным хоботком, округленно-треугольная, передний край сильно выступает впереди небольших (особенно у *Coleopterocoris*) глаз. Антенны четырехчлениковые, довольно длинные, тонкие, заметно выступающие за боковые края головы и поэтому видимые сверху. Глаза сильно сдвинуты на вентральную сторону головы, занимая там такую же площадь, как и на дорзальной стороне. Верхняя губа поперечная, на вершине округлая. Хоботок трехчлениковый, тонкий, относительно короткий, достигающий передних тазиков, базальный членик короткий, два последних членика равной длины. Постгенальный мост (генопонт) длинный, без продольного кия (возвышения) или широко приподнят. Переднеспинка сильно поперечная; передний край ее заметно выемчатый, но в средней части прямой, задний край также выемчатый на ширину основания прилегающего щитка. Надкрылья всегда хорошо развитые; эмболиум выражен. Переднегрудь равномерно выпуклая, средняя грудь слегка возвышена. Передние ноги слабо хватательные; бедра более или менее развитые, голени прямые, лапки одчлениковые, снабженные двумя коготками, также хорошо развитыми, как и на остальных ногах. Дыхальца редуцированные. Брюшко без срединного кия снизу; генитальные сегменты самцов симметричные.

Сравнение. Отличается от всех других подсемейств (кроме *Arheloscheiginae*) довольно длинными антеннами, видимыми сверху, а также тонким и более длинным хоботком (кроме *Arheloscheiginae* и *Angaropestini*, у которых хоботок еще более длинный).

Состав. 2 трибы: *Potamosorini* и *Coleopterocorini*, которые в ископаемом состоянии не известны; распространены в Южной Америке.

Определительная таблица триб подсемейства *Potamosorinae*

- 1(2) Глаза, крупные, более или менее сближенные; щиток очень большой; надкрылья явно разграничены на клавус, кориум и мембрану, края параллельные *Potamosorini*
- 2(1) Глаза мелкие, широко расставленные; щиток значительно меньше, надкрылья сильно хитинизированные, в виде элитр, не подразделяются на отдельные участки, боковые края не параллельные *Coleopterocorini*

Триба *Potamosorini* Usinger, 1941

Рис. 102

Описание. Тело вытянутое. Голова с большими более или менее уплощенными глазами; гепалонт несколько укороченный, плоский. Щиток сильно развит, треугольный; надкрылья хорошо развитые, пунктированные, с явно выраженными эмболиумом, клавусом и большой мембраной. Ноги тонкие, задние голени и лапки покрыты лишь тонкими шипиками.

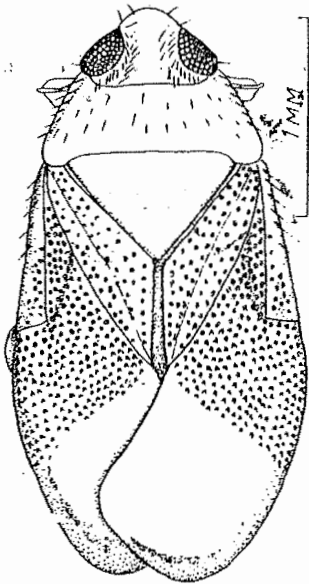


Рис. 102. *Potamoscoris parvus* Hung.; соврем. (Хангерфорд, 1941)

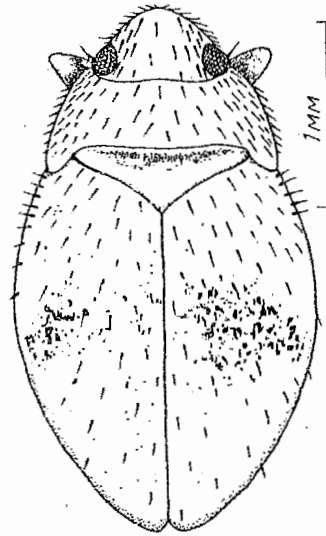


Рис. 103. *Coleopterocoris klerkoperi* Hung.; соврем. (Хангерфорд, 1942)

Сравнение. Отличается от другой трибы крупными глазами, большим треугольным щитком, менее склеротизованными дифференцированными надкрыльями, а также отсутствием плавательных волосков на задних ногах.

Состав. Триба монотипическая с единственным видом из Бразилии.

Описание. Тело овально-вытянутое. Голова с мелкими глазами, расстояние между которыми более чем в 2,5 раза диаметра глаз, генапонт длинный, равномерно выпуклый. Щиток сильно поперечный, более или менее треугольной формы. Надкрылья сильно склеротизованы, не разделенные на отдельные участки. Ноги довольно длинные, задние голени и лапки с плавательными волосками на внутренней стороне.

Сравнение. От типовой трибы отличается мелкими широко расставленными глазами, сильно поперечным и меньшим по размерам щитком, сильно склеротизованными надкрыльями и наличием плавательных волосков на задних ногах.

Состав. Триба монотипическая с единственным видом из Парагвая.

НАДСЕМЕЙСТВО NOTONECTOIDEA LEACH, 1815

Описание. Тело от 2 до 18 мм, плоское снизу и выпуклое сверху, редко только уплощенное (*Idiocorinae*, *Helotrephidae*). Голова гипогнатная или опистогнатная; наружные склериты сильно слитые, предналичник явно не обозначен (кроме мезозойского подсемейства *Clupostemmatinae*, *Notonectidae*). Антенны сильно укорочены и сверху не видны, обычно трех — четырехчлениковые, реже одно- или двухчлениковые. Простые глазки отсутствуют. Щиток треугольный, различной величины. Надкрылья плотные с редуцированным жилкованием. Передние ноги простые, не хватательные; тазики ног сближенные. Водные. У нимф некоторых гладышевых имеется одна непарная пахучая брюшная железа.

Сравнение. От всех надсемейств отличается сильно выпуклой дорзальной стороной тела с крышеобразно складывающимися крыльями (кроме некоторых *Helotrephidae*).

Состав. 5 семейств: *Scaphosoridae* — верхняя юра Южного Казахстана, *Mesotrephidae* — верхний мел Южного Казахстана, *Notonectidae* — известные с лейаса Южной Сибири, верхней юры Западной Европы и Южного Казахстана, нижнего мела Восточной Сибири и палеогена и неогена Северной Америки и Западной Европы; *Pleidae* и *Helotrephidae* в ископаемом состоянии не известны; представители современной фауны широко распространены во всех зоогеографических областях. В мировой фауне насчитывается более 250 видов.

СЕМЕЙСТВО SCAPHOSORIDAE Y. POPOV, 1968

Табл. VIII, фиг. 1, рис. 104

Описание. Тело короткое, ладьеобразной формы, сжато с боков и с крышеобразно сложенными надкрыльями в виде дна лодки. Средней величины (4—6 мм). Голова гипогнатная, сильно поперечная, по-видимому, частично сросшаяся с грудью; глаза сравнительно небольшие и не касаются переднего края переднеспинки, которая сильно развита и прикрывает щиток. Щиток очень маленький. Надкрылья склеротизованы, эмболиум не выражен; полностью прикрывают брюшко, клавальный шов длинный, более чем в три раза превышает длину щитка; мембрана лишена жилок и занимает почти одну треть надкрылий. Задние ноги не очень длинные, веслообразные; лапки одночлениковые и покрыты густыми плавательными волосками.

Сравнение. Отличается от всех семейств надсемейства сильно развитой переднеспинкой, полностью прикрывающей щиток, и одночлениковыми задними лапками, от *Helotrephidae* и *Mesotrephidae* более выпук-

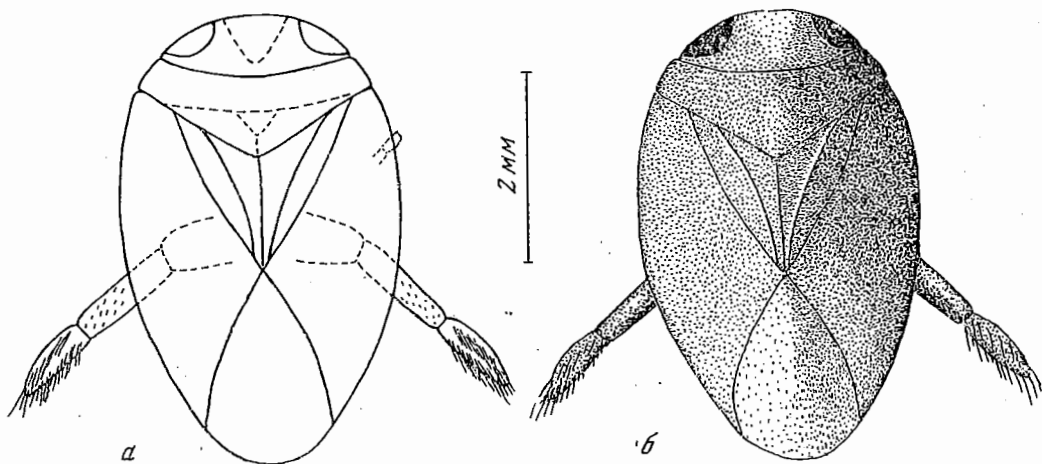


Рис. 104. *Scaphocoris notatus* Y. Pop.

а — голотип; экз. ПИН № 2254/406; Михайловка, Каратау, Южный Казахстан, юра; б — реконструкция

лым, плеидным телом, от Pleidae и Notonectidae — сильно поперечной головой и несколько меньшими глазами.

С о с т а в. Семейство монотипическое — род *Scaphocoris* Y. Popov; из верхней юры Казахстана.

СЕМЕЙСТВО MESOTREPHIDAE Y. POPOV, FAM. NOV.

О п и с а н и е. Мелкие, не более 3 мм в длину; дорзальная сторона крышеобразно приподнятая, вентральная — плоская. Голова сильно поогнута и полностью прикрыта сверху переднеспинкой. Переднеспинка поперечная, выпуклая, эллиптической формы. Щиток маленький, треугольный, не прикрытый переднеспинкой. Надкрылья достигают вершины брюшка; передний край пластинчатообразно расширен; жилкование сильно редуцировано, имеются остатки жилок вдоль внешнего края и анальная жилка на клавусе; последний хорошо развит; мембрана слабо выражена. Ноги не плавательные, задние лапки длиннее голеней, по-видимому, двухчлениковые. Рисунок обычно имеется.

С р а в н е н и е. Описываемое мезозойское полужесткокрылое по форме тела и неплавательными ногами напоминает представителей рецентных семейств Pleidae и Helotrephidae. Переднеспинка, по-видимому, целиком скрадывающая голову, сходна с таковой верхнеюрских Scaphocoridae. Маленький треугольный щиток напоминает современных южноамериканских Neotrepinae (Helotrephidae). По общему плану строения это семейство наиболее сходно с юрскими Scaphocoridae, по-видимому, являясь его потомком. Однако необычная для челночников форма переднеспинки, сильно расширенные наружные края надкрылий, подобно таковым современных — Belostomatidae — и задние лапки явно отличает меловое семейство от всех других.

С о с т а в. 1 монотипический род — *Mesotrepes* gen. nov. — из верхнего мела Казахстана.

Род *Mesotrepes* Y. Popov, gen. nov.¹

Типовой вид — *M. striata* sp. nov.; верхний мел Южного Казахстана.

О п и с а н и е. Переднеспинка сильно поперечная, не шире основания

¹ От греческих слов mesos — средний, trephe — уплотнять.

надкрылий, боковые углы округлые. Щиток очень маленький, более, чем в три раза короче клавального шва. Крышеобразные надкрылья в виде перевернутого дна лодки; передний край их пластинчатообразно расширен с остатком одной жилки вдоль края; клавус сильно развит и занимает значительную часть поверхности надкрылий; анальная жилка идет вдоль всего клавуса. Задние ноги относительно короткие; голени и лапки задних ног значительно тоньше бедер; задние голени короче лапок и бедер. Рисунок на дорзальной стороне тела явственный.

Видовой состав. Род монотипический.

Mesotrepes striata Y. Popov, sp. nov.¹

Табл. VIII, фиг. 2, рис. 105

Голотип — ПИН № 2383/133; прямой и обратный отпечатки тела; Южный Казахстан, Кызыл-Ординская обл., Чилийский район, северо-восточные отроги хр. Каратау; верхний мел (турон — сантон).

Описание. Тело овальное, наиболее широкое в средней своей части на уровне клавального шва. Рисунок в виде явственных продольных темнокоричневых полос на всей дорзальной поверхности тела. Переднеспинка сильно выпуклая, чуть уже основания надкрылий; ширина ее превышает длину почти в два раза; передний край равномерно выгнутый, задний широко округлен и несколько вытянут назад, его боковые стороны слегка выемчатые, боковые углы сильно округлены; три продольные полосы широкие и сближены к середине. Надкрылья длинные, заходят за вершину брюшка; боковые пластинчатые расширения занимают более половины длины надкрылий; жилка (по-видимому, Sc + R) расположена вдоль всего расширения, но не достигает основания надкрылий, где имеется другая слабая жилка; боковые передние углы сильно округлены; клавус широкий, его длина немногим более, чем в три раза больше ширины; вершина надкрылий широко округлена; анальная жилка изогнута и идет вдоль всего клавуса. Треугольный щиток слегка поперечный с острой вершиной; боковые стороны темно-коричневые. Кориум с тремя продольными полосами; наиболее узкая внутренняя заходит лишь немного на слабо выраженную мембрану, а наружная, самая широкая, срединная достигает вершины надкрылий; клавус с двумя полосами: наружной, широкой и короткой, захватывающей часть анальной жилки, и внутренней длинной, идущей вдоль всего клавуса, частично захватывающая боковую сторону щитка. Задние ноги небольшие; бедра слабо утолщенные, равномерной ширины по всей длине; голени короткие, почти в 1,5 раза короче бедер и лапок в отдельности; лапки очень длинные, почти равны по длине бедрам, немного тоньше голеней.

Размеры. Длина тела 2,8 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще два отпечатка тела из Каратау; ПИН № 2383/132 и № 2783/255.

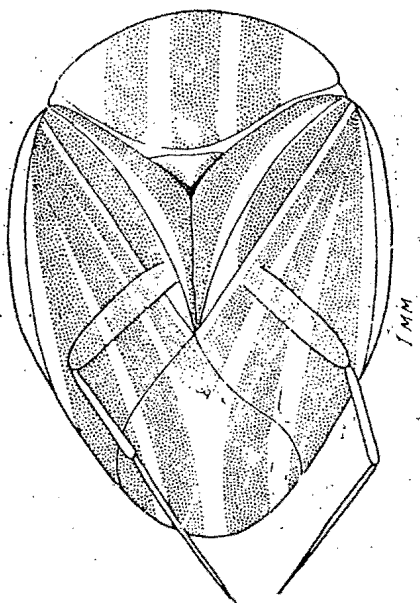


Рис. 105. *Mesotrepes striata* sp. nov.; голотип; экз. ПИН № 2383/133; Кызыл-Джар, Каратау, Южный Казахстан; верхний мел

¹ От латинского слова *striatus* — полосатый.

Описание. Очень мелкие формы (1,3—5 мм). Тело более или менее плоское, особенно у *Idioscorinae* овальное, без волосков. Голова слита с грудью в большей (*Idioscorinae*, *Neotrepinae*) или меньшей (*Helotrepinae*) степени, образуя в отдельных случаях так называемую голову-грудь (*cephalothorax*). Антенны редуцированы (1—2 членика) и укорочены, целиком скрываясь под глазами. Простые глазки отсутствуют. Щиток свободный, треугольный и часто сильно вытянут в длину. Плевральная область хорошо развита, особенно эпимеры; выросты средне- и заднегруди очень небольшие, обычно в виде шипов. Отверстия пахучих желез на заднегруди имеются. Надкрылья сильно склеротизованы, клавус обычно отсутствует, мембрана не выражена. Задние крылья редуцированы. Тазиковые впадины открытые, тазики пагиоподные. Ноги умеренной длины, число члеников лапок сильно варьирует; претарзус снабжен двумя коготками, шиповидными аролиями и перепончатым трубковидным эмподиумом. У нимф на спинной стороне второго сегмента брюшка, подобно *Pleidae* и *Notonectidae* имеется непарная железа. Генитальные сегменты самцов асимметричные и сдвинуты влево. Биология этих клопов почти не известна.

Сравнение. От других семейств отличается слитыми головой и переднеспинкой, от *Scaphosoridae* — не прикрывающей щиток передспинкой и задними одночлениковыми ногами, от *Mesotrepidae* — более плоским телом и формой переднеспинки, а также менее подогнутой вниз головой, от *Pleidae* и *Notonectidae* — сильно редуцированными одно- или двухчлениковыми антеннами и менее выпуклым телом.

Состав. 3 подсемейства в современной фауне: *Helotrepinae*, *Neotrepinae* и *Idioscorinae*, которые в ископаемом состоянии не известны; распространены в тропическом поясе и насчитывают около 20 видов.

Определительная таблица подсемейств семейства *Helotrepidae*

- 1(2) Число члеников лапок 3—3—3; дорзальная поверхность головы отделена от вентральной явственным тонким ребром; щиток у основания шире своей длины; самка с яйцекладом *Neotrepinae*
- 2(1) Число члеников лапок 1—1—2; дорзальная поверхность головы не отделена от вентральной тонким ребром или если отделена, то тогда щиток значительно длиннее ширины; щиток равной ширины и длины; самка без яйцеклада.
- 3(4) Тело уплощенное; шов между головой и переднеспинкой отсутствует; антенны одночлениковые, сильно уплощенные *Idioscorinae*
- 4(3) Тело сильно выпуклое; шов между головой и переднеспинкой явственный; антенны двухчлениковые *Helotrepinae*

ПОДСЕМЕЙСТВО HELOTREPHINAE ESAKI, CHINA, 1927

Рис. 106

Описание. Тело этих мелких клопов очень выпуклое и напоминает *Pleidae*. Шов между головой и переднеспинкой достаточно явственный и, как правило, сильно извилистый. Антенны всегда двухчлениковые. Передние и средние лапки одночлениковые, задние двухчлениковые. Обитают в стоячей воде мелких водоемов и озерах. Это подсемейство, по-видимому, является наиболее примитивным среди двух других подсемейств.

Сравнение. От *Neotrepinae* и *Idioscorinae* отличается полушаровидным телом, от *Neotrepinae* числом члеников лапок (1—1—2) и отсутствием яйцеклада у самок, от *Idioscorinae* явственным швом между головой и переднеспинкой.

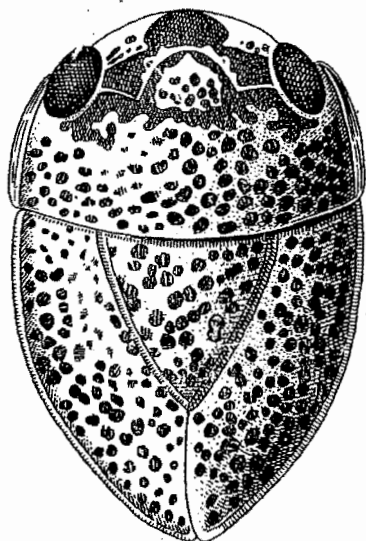


Рис. 106. *Limnotrephes campbelli* Es. et Ch.; соврем. (Пуассон, 1951)

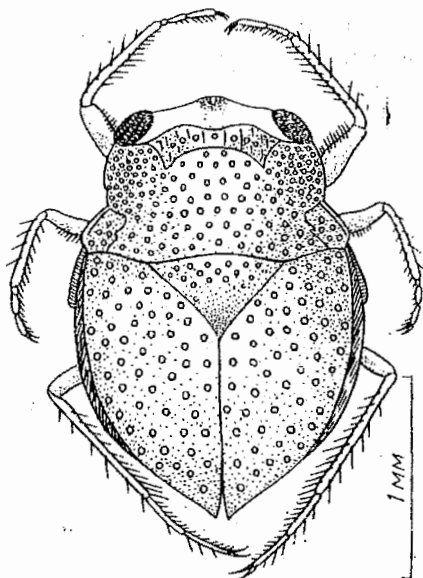


Рис. 107. *Neotrephes usingeri* Ch., соврем. (Пуассон, 1951)

Состав. 8 эндемичных родов — *Helotrephes* Stål, *Esakiella* China, *Tiphotrephes* Esaki et China, *Hydrotrephes* China, *Limnotrephes* Esaki et China, *Idiotrephes* Lundblad, *Paralimnotrephes* Poisson и *Heterotrephes* Esaki et Miyamoto.

ПОДСЕМЕЙСТВО НЕОТРЕФНИНАЕ CHINA, 1940

Рис. 107

Описание. Тело более или менее плоское, сверху в довольно крупных, часто расположенных ямках. Голова поперечная; дорзальная и вентральная поверхности отделены явственным продольным ребром; шов между головой и переднеспинкой слабо выражен и не извилистый. Глаза относительно небольшие и неглубоко вдающиеся. Щиток короткий, слегка поперечный. Надкрылья без какого-либо деления. Ноги тонкие, длинные; лапки всех пар ног трехчлениковые. Самки имеют редуцированный яйцеклад. Обитают в горных ручьях, которые лишены растительности и очень быстротекучи, в углублениях между камнями, на дне которых имеется тонкий слой ила. Очень редки, на 1—2 км в одном из таких углублений живут только 2—3 экз.

Сравнение. От *Helotrefhinae* и *Idiocorinae* отличается трехчлениковыми лапками и наличием яйцеклада.

Состав. 2 рода из Южной Америки — *Neotrephes* China и *Paratrephes* China.

ПОДСЕМЕЙСТВО ИДИОКОРИНАЕ ESAKI, CHINA, 1927

Рис. 108

Описание. Тело довольно сильно уплощено. Имеются брахиптерные формы. Голова и грудь полностью слиты, без каких либо следов шва. Антенны одночлениковые, сильно укорочены, уплощены и скрыты под глазами. Щиток сильно удлинённый. Надкрылья не разделены на клавус, кориум и мембрану. Ноги умеренной длины, передние и средние лапки одночлениковые, задние двухчлениковые. Представители обоих ро-

дов были найдены под небольшими камнями в оз. Танганьика. Генитальные сегменты самцов асимметричны и сдвинуты влево. Наиболее специализированное семейство.

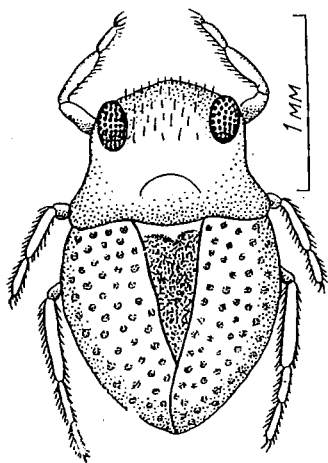


Рис. 108. *Paskia minutissima* Ex., Ch.; соврем. (Есаки, Чайна, 1928)

Сравнение. От Helotrephinae и Neotrephinae отличается полным слиянием головы с грудью.

Состав. 2 рода из Центральной Африки — *Idiocoris* Esaki et China и *Paskia* Esaki.

СЕМЕЙСТВО PLEIDAE FIEBER, 1851—ПЛЕИ

Рис. 109

Описание. Мелкие водные клопы (2—3 мм). Тело сильно укорочено, его длина приблизительно лишь в 2 раза больше ширины, сжато с боков, сверху сильно выпуклое, снизу уплощенное. Голова и передне-спинка частично сросшиеся; голова гипогнатная, широкая, с небольшими

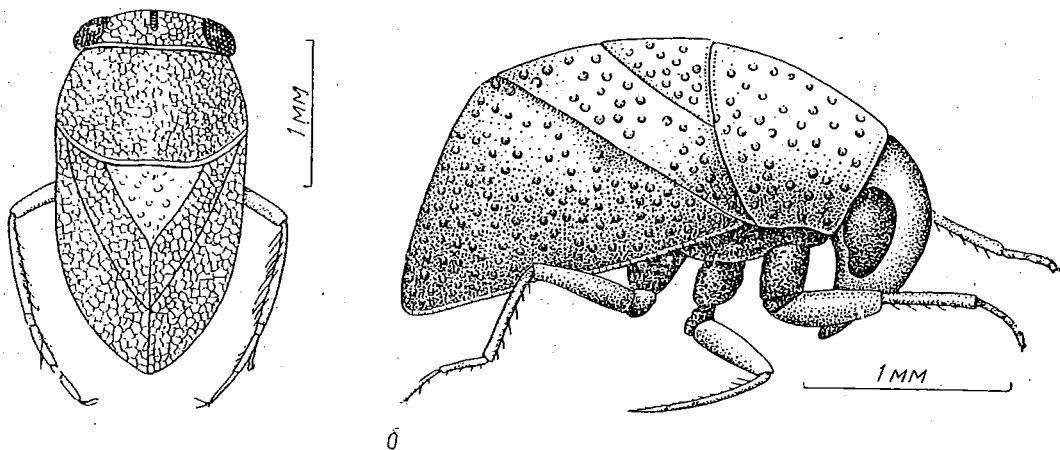


Рис. 109. *Plea minutissima* L.

а — вид сверху; б — вид сбоку; соврем. (Пуассон, 1957)

глазами, склериты сильно слиты. Антенны трехчлениковые, сильно укороченные и целиком скрытые под головой. Хоботок четырехчлениковый, относительно короткий, немного заходит за передние тазики. Щиток небольшой свободный, едва поперечный. Надкрылья лежат на дорзальной стороне крышеобразно, заходят за вершину брюшка; сильно склеротизова-

ны и покрыты густой скульптурой в виде мелких многоугольных ямок; они почти треугольные, делятся на клавус и кориум, мембрана сильно редуцирована и практически отсутствует; надкрылья не заходят друг на друга в задней половине тела, образуя прямой шов. Задние крылья, как правило, сильно редуцированы. Плевральная область груди хорошо развита, особенно эпимеры; стерниты средне- и заднегруди с явственными срединными выростами на заднем крае, особенно развит метаксифус. Тазиковые впадины открытые; тазики пагиоподные. Пахучие железы заднегруди имеются. Ноги не очень длинные, задние умеренно покрыты довольно длинными волосками; лапки всех пар ног трехчлениковые, ходильные, присасывательного типа, снабжены двумя коготками; претарзус с парой шиповидных аролий и срединным перепончатым эмподиумом. Нимфы с непарной срединной железой на спинной поверхности брюшка. Самцы производят звуки при помощи заднего края переднегрудки, имеющего вид пилки, направленной к среднегруди. Плавают на спине, брюшной стороной, вверх. Хищники. Обитают в стоячих водах прудов и озер с обильной растительностью, в том числе, солоноватых. В умеренных широтах зимуют во взрослом состоянии. Самка откладывает яйца в растительную ткань. В некоторых местах, например, *Plea atomaria* Fall. активно поедается кефалеобразными семействами Atherinidae (Tinarelli, 1962).

Сравнение. От Scaphosoridae и Mesotrepidae отличается более узким и выпуклым телом и менее подогнутой вниз головой, а также свободным щитком и редкими волосками на задних ногах (Scaphosoridae); от Helotrepidae — менее редуцированными трехчлениковыми антеннами и формой тела; от Notonectidae — более укороченным телом, трехчлениковыми антеннами и значительно меньшими размерами.

Состав. 1 род *Plea*, содержащий около 20 видов; в ископаемом состоянии не известен, представители современной фауны распространены повсеместно.

СЕМЕЙСТВО NOTONECTIDAE LEACH, 1815—ГЛАДЫШИ

Описание. Мелкие и средней величины (4,2—18 мм). Тело удлиненное, торпедообразное (особенно роды *Anisops* и *Martarega*), длина приблизительно в 2,5—4 раза больше ширины; с боков сжато, спинная сторона сильно выпуклая в виде дна лодки, брюшная — плоская. Голова опистогнатная, склериты головы почти всегда слиты. Темя занимает самую верхнюю часть головы, величина которой сильно зависит от величины глаз. Передний отдел наличника (антеклипеус) слабо выражен и отделен по бокам головы только швами (кроме ископаемого подсемейства Clypostemmatinae, характерного явственным разделением передней и задней части наличника). Антенны четырехчлениковые, редко трехчлениковые (род *Nychia*), очень короткие, короче головы, прикреплены под глазами и скрыты между головой и грудью. Хоботок четырехчлениковый, короткий, доходит лишь до тазиков передних ног; мандибулярный рычажок трехветвистый. Губных щупиков нет. Глаза большие, почковидные, занимают большую часть дорзальной поверхности головы, в некоторых случаях почти смыкаясь своими внутренними сторонами (роды *Anisops* и *Martarega*). Простые глазки отсутствуют. Плевральная область груди хорошо развита, особенно эпистерны заднегруди; стернальный вырост довольно большой и имеется обычно у заднегруди (метаксифус). Тазиковые впадины открытые; тазики пагиоподные. Пахучие железы заднегруди слабо развиты. Щиток большой, треугольный, свободный. Снизу грудь покрыта пучками длинных и густых волосков. Надкрылья гладкие или почти гладкие, делятся на клавус, кориум, эмболиум и мембрану, лишенную жилок. Передние и средние ноги приспособлены для хва-

тания добычи и опоры при помощи сильно развитых коготков; задние ноги длинные, несколько уплощенные, покрытые густыми плавательными волосками; средние бедра имеют гребешок для чистки хоботка, аналогичное приспособление для чистки имеется также на средних и задних голенях; лапки двух-трехчлениковые, иногда одночлениковые (род *Anisops*), снабженные двумя коготками, которые сильно редуцированы на задних ногах; задние ноги снабжены чувствительными сенсиллами; на ногах также открываются железистые протоки, выделяя вещества, которыми гладыши смазывают тело и надкрылья для несмачиваемости. Брюшко снизу со срединным продольным килем, густо покрытым по бокам длинными волосками, образует вместе с волосками на боковых краях две полости — воздушные камеры; вершина брюшка также покрыта густыми волосками; дыхательная трубка отсутствует. Самка с яйцекладом. Генитальные сегменты самцов симметричные или асимметричные. На ногах самцов часто развит стридуляционный аппарат в виде зубчиков или гребней. Плавают на спине, брюшной стороной кверху.

Биология¹. Гладыши живут в пресных водах; заселяют в основном различные лужи, ручьи со слабо проточной водой, пруды, преимущественно в зоне, хорошо прогреваемой солнцем, реже в тени водных растений. Некоторые виды живут в несколько заболоченной воде. Другие виды предпочитают воду, лишенную всякой растительности, например различные цементные резервуары. В отличие от *Anisops*, которые охотно остаются на глубине благодаря наличию длинных щетинок на передних ногах, позволяющих легко им нырять в глубину, *Notonecta* пребывают в основном под углом к поверхности воды, осуществляя контакт с воздухом. В этом положении тело образует угол, при котором средние ноги касаются водной пленки, а задние ноги направлены вперед и допускают в случае опасности совершить мгновенный гребок. Представители рода *Enithares* обычно зацепляются за полупогруженные предметы или передвигаются по стволам водных растений для возобновления запаса воздуха (Hale, 1923). *Anisopinae* предпочитают более проточную воду и обычно балансируют в активном состоянии под поверхностью воды, хотя и отмечены (*Anisops breddini* Kirk.) в огромных количествах в рыбных прудах Сингапура и Малайи (Leong, 1962).

Гладыши являются хищниками и местами приносят ощутимый вред рыбному хозяйству, преследуя мальков в период их выхода из икры, начиная уже с нимфальной стадии пятого возраста (Gorai, Chaudhuri, 1962). Насколько *Notonectidae* могут являться серьезными конкурентами и вредителями молоди рыб, можно судить по данным Н. Березиной (1955), исследования которой показывают, что в нерестовых прудах площадью 0,01 га гладышами (*Notonecta glauca* L.) может быть съедено за один день 2,5—3,5 тыс. мальков. Но в основном они нападают на водных личинок беспозвоночных двукрылых (Diptera), поденок (Ephemeroptera), клопов-гребляков (Corixidae) и различных ракообразных (Ostacoda, Cladocera, Copepoda), которых они ловят при помощи длинных щетинок на передних ногах, образуя ловчую сеть. В свою очередь, гладыши поедаются другими водными хищниками: водяными скорпионами, крупными личинками стрекоз, водными птицами, а также изредка рыбами.

Самцы некоторых гладышей, в частности *Anisops*, издают звуки посредством трения зубцов гребенки голеней о выступы на третьем членике хоботка. Отличаются положительным фототропизмом, что позволяет их ловить на свет.

Яйца откладываются в ткани растений, чаще в листья и стебли, реже приклеиваются; у некоторых видов имеются особые поплавки для

¹ В основном, по данным Пуассона (Poisson, 1951).

прикрепления. Яйцо овальное, продолговатое, несет на переднем полюсе два маленьких отростка. Эмбриональное развитие длится в среднем около двух-трех недель; развитие нимфы около месяца, причем последняя стадия наиболее продолжительная. Зимуют обычно в стадии имаго, реже в стадии яйца среди растительных остатков или же как во взрослой стадии, так и в стадии яйца (Rice, 1954), иногда, если температура не очень низкая, гладышей можно встретить активно плавающими подо льдом.

С р а в н е н и е. От всех семейств надсемейства отличается сильно удлинённым торпедовидным телом и густоволосистыми задними ногами, от Scaphosoridae, Mesotrepthidae и Helotrepthidae (кроме Helotrepthinae) — сильно выпуклым сверху телом, от Pleidae — менее широкой головой, большими глазами и наличием хорошо развитой мембраны.

С о с т а в. 3 подсемейства: Clypostemmatinae — нижний мел Забайкалья, ископаемые Notonectinae из верхней юры Казахстана, кайнозой Северной Америки, Западной Европы и Европейской части СССР, Anisopinae — палеоген Западной Европы, а также неопределимые до подсемейств ископаемые остатки из верхней юры Западной Европы и лейаса азиатской части СССР; представители современной фауны; распространены всесветно. В мировой фауне свыше 200 видов, из которых около 15 вымерших видов.

Определительная таблица подсемейств семейства Notonectidae

- 1(2) Наличник имеет обособленную переднюю часть предналичника (anteclypeus) Clypostemmatinae
 2(1) Наличник цельный, без обособленного предналичника.
 3(4) Надкрылья без ямки у основания клавального шва; средние бедра со шпорой дистальной части; антенны четырехчлениковые; гениталии самцов симметричные Notonectinae
 4(3) Надкрылья с ямкой, усаженной волосками; средние бедра простые; антенны трехчлениковые; гениталии самцов, как правило, асимметричные Anisopinae

ПОДСЕМЕЙСТВО CLYPOSTEMMATINAE Y. POPOV, 1964

Табл. VIII, фиг. 6

К р а т к о е о п и с а н и е. Удлиненные, почти цилиндрические; довольно крупные. Голова сильно поперечная; глаза средней величины, лоб широкий, предналичник отделен явственными швами от окружающих склеритов; хоботок четырехчлениковый, достигающий передних тазиков. Выросты средне- и заднегруди хорошо выражены. Вентральная сторона с продольным срединным возвышением. Лапки всех пар ног двучлениковые.

С р а в н е н и е. Отличается от двух других подсемейств Anisopinae и Notonectinae явственно отделенным предналичником.

С о с т а в. 2 рода: *Clypostemma* Y. Pop. из нижнего мела Забайкалья и *Clematina* Y. Pop. из олигоцена Западной Европы.

Род *Clypostemma* Y. Popov, 1964¹

Clypostemma: Попов, 1964, стр. 64.

Т и п о в о й в и д — *C. xurphiale* Y. Popov, 1964; нижний мел, байсинская свита; Забайкалье, р. Витим.

¹ Нами дается полное переописание мезозойского гладыша в связи с обнаружением имаго с хорошо сохранившимися ногами и генитальным сегментом; первоначально в качестве имаго была ошибочно описана последняя пятая стадия нимфы (Попов, 1964).

Описание. Довольно крупные, 16—18 мм. Низ сильно волосатый, особенно грудь, боковые стороны и средняя линия брюшка снизу менее волосатые. Голова почти в два раза шире своей длины. Передняя часть лба и слитая задняя половина наличника (*postclypeus*) вдаются узким языком в предналичник (*anteclypeus*). Верхняя губа хорошо выражена, треугольная, не меньше длина первого членика хоботка. Глаза крупные, занимают почти половину поверхности головы. Членики хоботка неравной длины. Срединные выступы среднегруди (*мезоксифус*) и заднегруди (*метаксифус*) развиты в одинаковой степени. Вентральная поверхность брюшка с широким срединным возвышением и небольшим килем. Ноги с хорошо развитыми коготками на средних и задних лапках. Генитальный сегмент самцов симметричный.

Видовой состав. Род монотипический.

Clypostemma xuphiale Y. Popov, 1964

Табл. VIII, фиг. 3—5, рис. 110

Clypostemma xuphiale: Попов, 1964, стр. 64—66.

Голотип — ПИН № 1668/1738; позитивный отпечаток тела; Бурятская АССР, Еравнинский район, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байсы; нижний мел, байсинская свита, байсинские слои 19, 31 и 35 (Мартинсон, 1961).

Описание. Тело узкое, цилиндрическое с почти параллельными сторонами, длина превышает ширину в 2,6—2,8 раза. Голова (вместе с глазами) почти одинаковой ширины с передним краем передспинки; задняя половина наличника глубоко вдаётся в предналичник узким выпуклым языком; предналичник широкий, менее выпуклый; верхняя губа со слегка выемчатыми боковыми сторонами, вершина которой немного заходит на первый членик; хоботок постепенно к вершине утоньшается, второй членик самый длинный и почти в два раза превышает остальные членики в отдельности. Срединные выступы заднего края средне- и заднегруди выступают в виде треугольной пластинки. Надкрылья длинные и выступают за вершину брюшка. Брюшко длинное, примерно в 1,5 раза длиннее своей вершины; границы сегментов второго — шестого почти прямые; седьмой стернит наиболее крупный, восьмой стернит с боков сильно сужен кзади, вторые и третьи вальвы в виде узких продольных пластинок, последние прикрыты сверху восьмым тергитом; срединное возвышение продольное, на четвертом — шестом стернитах возвышение широкое и более или менее уплощенное, на седьмом-восьмом заметно сужается и приподнимается, продольный киль на нем более явственный и острый. Передние и средние ноги сходного строения, передние бедра несколько толще средних, членики лапок неравной длины, первый членик передней лапки в два раза длиннее второго, первый членик средней лапки в 1,5 раза длиннее второго. Задние ноги плавательные, намного длиннее других; бедра более толстые и с мелкими шипиками на внутренней стороне снизу, немного длиннее тонких голеней; лапки тонкие, двухчлениковые, первый членик более чем в два раза длиннее второго; голени и лапки задних ног покрыты густыми плавательными волосками, особенно длинными на лапках. Голени передних ног чуть короче бедер и длиннее лапок, голени средних ног короче бедер и длиннее лапок. Нижняя поверхность тела густо покрыта длинными волосками, особенно густыми на груди, почти полностью скрывающие стернально-плевральную область.

Размеры. Длина взрослого клона 17—18 мм, ширина — 6,5 мм.

Материал. Кроме голотипа (нимфа), из того же местонахождения еще 6 отпечатков взрослых гладышей и свыше 40 паратипов нимф всех пяти стадий.

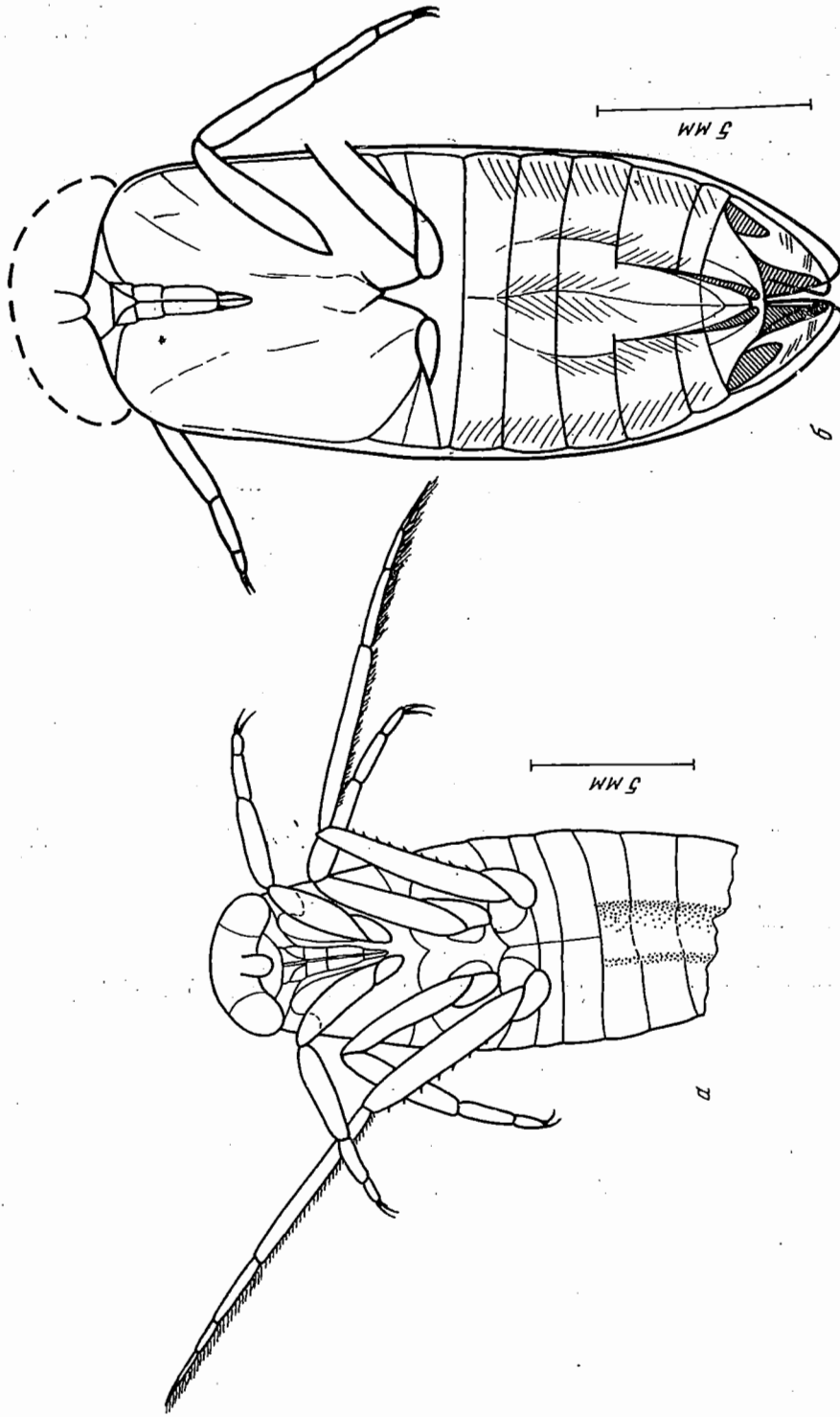


Рис. 110. *Clurostemma xurhiale* Y. Pop.

а — экз. ПИН № 1989/3480; р. Байса, Забайкалье; нижний мел; б — экз. ПИН № 1668/1843; р. Байса, Забайкалье; нижний мел

Описание. Средней величины (8—16 мм), редко мельче. Голова с большими глазами, наиболее сильно развитыми у *Nychia* и *Martarega*, у которых глаза соприкасаются своими внутренними сторонами; лоб выпуклый или немного выемчатый; антенны четырехчлениковые, редко трехчлениковые (*Nychia*). Боковые края переднеспинки желобообразно ямчатые, задний край всегда прямой или немного вогнутый. Щиток большой (*Notonectini*) или слабо развит (*Nychiini*). Клавальный шов у основания без сенсорной ямки. Лапки передних и средних ног двух- или трехчлениковые, средние лапки обычно с двумя хорошо развитыми члениками и одним очень маленьким базальным (*Notonectini*) или только с одним хорошо развитым члеником; среднее бедро часто с явственным зубцом у вершин на наружной поверхности. Генитальный сегмент самцов целый (*Notonectini*) или расщепленный позади; гениталии более или менее асимметричные, особенно у *Nychia*; у *Notonecta* они почти симметричные, довольно сильно варьируют; гонапофизы самок довольно короткие, у *Enithares* слабо развитые.

Сравнение. От *Clypestemmatinae* отличается необособленным антеклипеусом, от *Anisopinae*—отсутствием сенсорной ямки в основании клавального шва и наличием соприкасающихся крупных глаз у представителей некоторых родов (*Nychia*, *Neonychia*, *Martarega*).

Состав. 8 родов: *Asionecta* Y. Попов — верхняя юра Южного Казахстана, *Pelonecta* gen. nov. — верхняя юра Западной Европы, ископаемые представители рода *Notonecta* Linnaeus из палеогена и неогена Северной Америки и Западной Европы; остальные роды в ископаемом состоянии не известны; современные представители распространены всемерно.

Род *Pelonecta* Y. Попов, gen. nov.¹

Типовой вид — *P. solnhofeni*, верхняя юра; Зольнгофен, ФРГ.

Описание. Тело овальное, вытянутое, наибольшая ширина у основания брюшка. Задний край переднеспинки почти прямой. Стернит заднегруди с явственным срединным килем; эпистерны и эзимеры сильно развиты. Задние тазики, соприкасающиеся почти по всей длине; вертлуги сильно удлиненные; длина утолщенных задних ребер в 3,7—3,8 раза превышает их ширину, голени короче бедер и задних лапок. Брюшко приподнято вдоль средней линии и ограничено латеротергальной бороздой, достигающей генитального сегмента; срединный киль проходит вдоль всего брюшка.

Сравнение. Отличается от всех известных родов строением задних ног (мощные бедра, небольшие тонкие голени и очень длинные, превышающие длину голеней, лапки). Очень сходен по сохранившимся остаткам тела с современным родом *Notonecta* Linnaeus.

Видовой состав. Род монотипический.

Замечание. Отпечаток тела в результате растяжения вмещающей его породы вдоль поперечной оси тела принял овально-вытянутую форму тела, характерную для *Naucoridae*.

¹ От греческих слов pelos — ил и nectos — плавающий.

Голотип — колл. Мюнхенского университета, кафедр палеонтологии и исторической геологии, № AS V 8; прямой и обратный отпечатки тела; Зольнгофен, ФРГ, литографские сланцы, кимеридж — титон, верхняя юра.

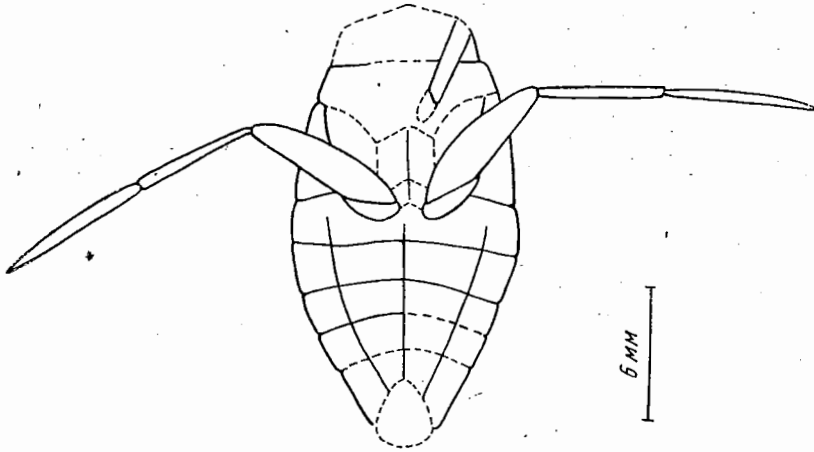


Рис. 111. *Pelonecta solnhofeni* sp. n.; голотип; колл. Мюнхенского университета № AS V 8; Зольнгофен, ФРГ, верхняя юра

Описание. Боковые края переднеспинки прямые, постепенно сужаются кпереди. Базистернит, по-видимому, слит частично с эпистерном; эпимеры сильно развиты, почти одинаковой длины с эпистернами. Внутренний край задних бедер прямой, внешний — заметно выгнутый; голени линейные, тонкие, менее чем в 1,5 раза короче бедер, лишенные волосков; задние лапки, по-видимому, двухчлениковые, в 1,2 раза длиннее голеней, вся их поверхность покрыта густой щеткой плавательных волосков умеренной длины. Брюшко позади третьего сегмента постепенно сужается до самой вершины, второй и третий сегменты наиболее крупные и широкие; латеро-тергальные борозды идут вдоль всего брюшка, почти достигая его основания; средний киль хорошо выражен и также достигает основания брюшка.

Размеры. Длина тела 19,3 мм, ширина 9,6 мм.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANISOPINAE HUTCHINSON, 1929

Табл. IX, фиг. 4, рис. 112

Описание. Средней величины, но не более 12 мм. Голова с большими, но никогда не соприкасающимися глазами; лоб выпуклый, часто у самцов спереди треугольно вытянутый; антенны четырехчлениковые. Задний край переднеспинки иногда выгнутый (*Paranisops*). Щиток, как правило, хорошо развит, кроме форм с редуцированными задними крыльями (*Paranisops*). Клапальный шов у основания с ямкой, в которой расположены сенсорные волоски. Лапки передних и средних ног одно- или двухчлениковые; средние бедра без зубцов у вершины. Брюшко с развитым вентральным продольным килем, достигающим обычно последнего брюшного сегмента, генитальный сегмент самцов, как правило, цельный,

¹ По местонахождению в Баварии — Зольнгофен.

не расщепленный (кроме *Paranisops*); гениталии асимметричные, слабо изменчивые. На ногах самцов развита система стридуляционных гребней (*plectrum*) и полей (*pars stridens*).

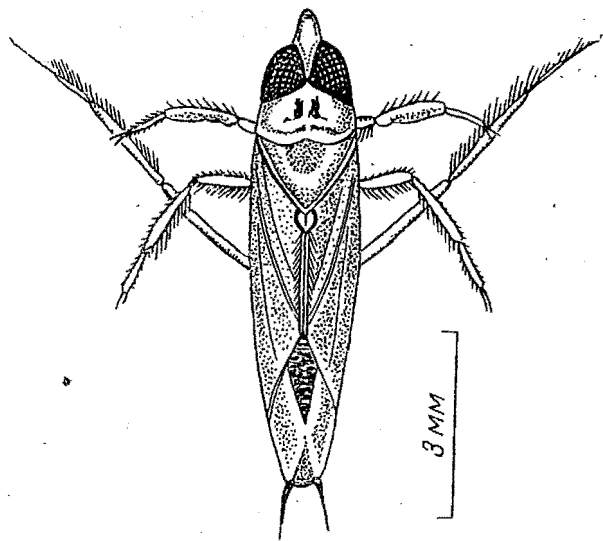


Рис. 112. *Anisops sardea* H.-S.;
соврем. (Пуассон, 1957)

Сравнение. От остальных подсемейств отличается наличием сенсорной ямки в основании клавального шва, системой стридуляторов самцов, а также узким и вытянутым телом.

Состав. 4 рода¹: *Soevenia* Statz — верхний олигоцен Западной Европы, остальные роды — *Anisops* Spinola, *Paranisops* Hale и *Buena* Kirkaldy — в ископаемом состоянии не известны; представители современной фауны распространены всеветно.

NOTONECTIDAE INCERTAE SEDIS

В группу *incertae sedis* нами помещены виды, которые по целому ряду признаков могут быть помещены в несколько известных родов, сближение с которыми представляется недостаточно обоснованным.

Род *Liadonecta* Y. Popov, gen. nov.²

Типовой вид — *L. tomiensis* sp. nov.; нижняя юра (лейас), Сибирь.

Описание. Средней величины, 4—6 мм. Голова немного уже переднеспинки. Переднеспинка сильно поперечная, ширина превышает длину не менее чем в 3,5 раза; не шире основания надкрылий, со срединной поперечной бороздой по всей длине; передний край выгнутый, задний — прямой; срединный продольный киль явственный лишь в задней половине. Крыловой чехол хорошо развит, боковые лопасти не расставленные или слегка расставленные. Задние ноги несколько укороченные в основном за счет голеней, заметно уплощенные, особенно лапки, которые значительно длиннее голеней.

Видовой состав. Род монотипический.

Замечание. Описываемый остаток личиночной формы не очень хорошей сохранности. Однако сам факт находки самого древнего достоверного представителя семейства *Notonectidae* и побудил автора дать его предварительное описание.

¹ К этому подсемейству пока условно можно отнести также *Notonectites elterleini* (Deichm.) из верхнеюрских литографских сланцев Баварии.

² По местонахождению в лейасе и греческого слова *nectos* — плавающий.

Голотип — ПИН № 1068/1; прямой отпечаток тела нимфы; Кемеровская обл., Крапивинский район, левый берег р. Томи, выше с. Черный Этап II; верхний лейас.

Описание. Тело овально-вытянутое, его наибольшая ширина на уровне средне- и заднегруди. Голова (вместе с глазами) поперечная, ширина превышает длину немного более чем в 2 раза; лоб широкий, более менее выпуклый, синглипсис почти вдвое больше диаметра глаз; глаза довольно крупные, внутренние их края почти параллельные или слегка расходящиеся к вершине. Ширина переднеспинки в 3,5 раза превышает длину; передний край слегка вогнут, почти прямой, параллельный заднему, боковые стороны немного изогнутые и сужены спереди; задний край волнообразно изогнутый, срединная часть вогнута; боковые углы острые, слегка выступающие наружу. Крыловой чехлик сильно укорочен, боковые лопасти расходятся кнаружи и не достигают передних брюшных тергитов, их внутренние стороны расходящиеся, срединный выступ между боковыми лопастями явственный и заметно выступающий; длина крылового чехлика (начиная с вершины срединного выступа) по средней линии в 1,3 раза больше длины переднеспинки. Лапка и голени задних ног почти одинаковой толщины по всей длине, бедра более утолщенные, слабо выступают за боковые края брюшка, голени короче лапок в 1,5 раза; лапки густо покрыты несколько укороченными волосками. Брюшко заметно сужено к вершине, длина немного больше ширины; границы сегментов прямые.

Размеры. Длина тела (голотип) 4 мм, ширина 2 мм.

Материал. Голотип (собранный И. В. Лебедевым в 1948 г.).

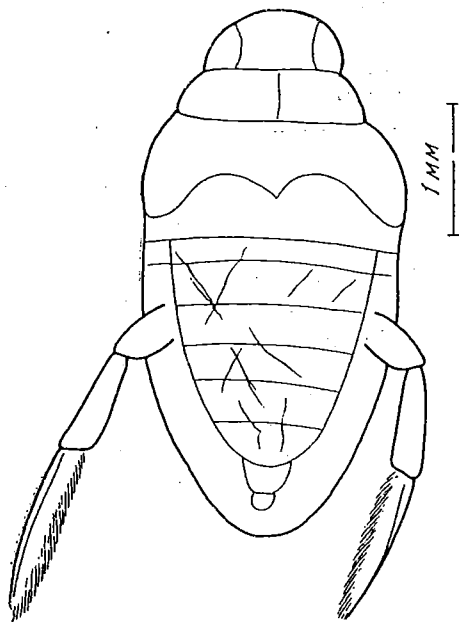


Рис. 113. *Liadonecta tomiensis* sp. nov.; голотип; колл. ПИН № 1068/1; нимфа; р. Томь, Черный Этап; лейас

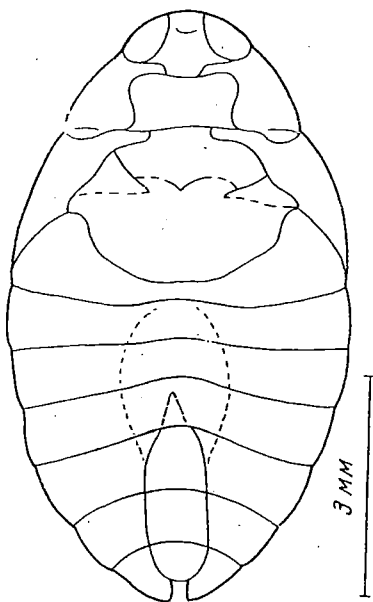


Рис. 114. *Nepidium stolones* Westw.; голотип; колл. Британского Музея, № 12480; Риджуэй, Англия; верхняя юра

¹ От названия р. Томь.

Род *Nepidium* Westwood, 1854, comb. nov.

Nepidium: Westwood, 1854, p. 384, 396; Handlirsch, 1906, p. 639.

Типовой вид — *N. stolones* Westw.; верхняя юра (мальм), Англия.

Описание. Довольно мелкие, около 8—9 мм. Голова поперечная, в 2 раза шире своей длины; задний край головы заметно выступающий; внутренние края глаз не параллельные. Глаза очень большие, занимают большую часть дорзальной поверхности головы. Переднеспинка более или менее трапецевидная, боковые края слабо сужены кпереди. Стергальная область груди хорошо развита. Брюшко не поперечное, постепенно сужающееся к вершине, без продольного срединного кля; края первого стернита достигают боковых краев, границы сегментов различные; срединная часть четвертого — седьмого стернита явственно возвышена; восьмой стернит заходит за седьмой.

Видовой состав. Род монотипический.

Замечание. Переописываемый остаток оригинала несколько искажен растяжением вмещающей его породой вдоль продольной оси тела, придав ему несколько «наукороидную» форму. По-видимому, поэтому Гандлирш (Handlirsch, 1906) поместил этот остаток в семейство *Nausoridae*. Вместе с тем он отмечает наличие на отпечатке следов звукового аппарата, однако нам не удалось его рассмотреть на оригинале. Наличие срединного кля и валикообразных парастернитов на вентральной стороне скорее указывают на принадлежность *Nepidium stolones* Westw. к настоящим гладышам.

Nepidium stolones Westwood, 1854

Табл. VIII, фиг. 4, рис. 114

Nepidium stolones: Westwood, 1854, pp. 384, 396, pl. 18, fig. 9; Handlirsch, 1906, p. 639, pl. 41, fig. 27.

Голотип — Британский Музей (Е. И.), отдел палеонтологии, № 12480; обратный отпечаток тела; Риджуэй, Дорсет, Англия; верхняя юра, нижний пурбек.

Описание. Тело овально-вытянутое, наибольшая ширина его на уровне второго брюшного сегмента; брюшко постепенно сужается к вершине. Голова с полусферическими выпуклыми глазами, занимающими почти две трети головы; внутренние края глаз к основанию расходятся; лоб узкий, меньше диаметра глаз; темя и затылок широкие, в 2—3 раза шире лба; середина заднего края головы выступает в виде короткого и сильно поперечного языка. Переднеспинка поперечная, ширина превышает длину в 2,4 раза; передний край вогнутый, задний прямой, боковые края слегка округлены, почти прямые; передние углы явственно заостренные, задние округленные; плевральная область переднегруди без явственных эпистергальных и эпимеральных швов, левые и правые стороны проплевр слиты спереди тазиковых впадин; боковые крылья проплевр заходят на среднегрудь. Среднегрудь с сильно развитыми эпимерами, частично покрывающими таковые заднегруди и почти достигающие брюшка, внутренняя сторона их изогнутая, внутренние углы в виде языковидных лопастей, вытянутых по переднему краю среднегруди. Эпимеры заднегруди треугольные, значительно меньше предыдущих, задний край которых примыкает к передним латеральным сторонам первого стернита брюшка. Брюшко наиболее широкое в основании, ширина его чуть меньше длины; первый стернит вогнутый в средней части переднего края, задний край почти прямой, средняя часть немного вогнута; четвертый и пятый стерниты слегка вдаются на предыдущие сегменты; восьмой стер-

нит в виде двух изогнутых пластинок, разъединенных седьмым стернитом; и почти смыкающимся под ним; границы пятого — восьмого сегментов равномерно изогнуты по всей длине; срединное возвышение пятого — седьмого стернитов сильно выпуклое и довольно широкое, сужающееся к основанию четвертого сегмента и в виде узкого клина на четвертом сегменте, не достигающего третьего сегмента и переходящего в начале пятого и второго — четвертого сегментов в слабое и более широкое овальное возвышение; латеральные углы сегментов не выдающиеся. Длина тела 8 мм, ширина 4,5 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ИНФРАОТРЯДА NEROMORPHA

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОГЕНЕЗОВ В ЭВОЛЮЦИИ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОТОТИП ИНФРАОТРЯДА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ИНФРАОТРЯДОМ LEPTORODIDOMORPHA

В настоящее время общепринятым является мнение, что настоящие полужесткокрылые, связанные с водой, произошли от наземных предков. Водные полужесткокрылые заселили толщу воды (*Neromorpha*), ее поверхность (*Gerruidea*), прибрежные места у рек, озер и т. п. (литоральные *Ochteridae*, *Gelastocoridae* и *Saldidae*) и в некоторых случаях даже приливную зону морских побережий (*Aerophilinae* из *Saldidae*). В отличие от представителей других отрядов насекомых (*Odonata*, *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*, *Diptera*), у которых личиночные стадии являются водными, а имагинальные — наземными, настоящие водные клопы проходят в воде весь цикл развития, и в этом отношении полужесткокрылых можно сравнивать лишь с водными жуками. Большую часть времени водные клопы проводят в воде, и взрослые покидают воду только для перелетов в другие водоемы или ухода в подстилку на зимовку.

Мало у кого в настоящее время вызывает сомнение, что все водные клопы первично являлись хищниками. Ответ на вопрос о том, почему водные клопы могли развиваться только от хищных форм, пытается дать Пофам (Popham, 1964). Клопы, питающиеся растениями, могут добывать пищевую материал из наземных растений и связаны с наземными биотопами: вряд ли растительноядным формам удалось бы приспособиться к жизни в воде и питаться на водных растениях в связи с большим расходом энергии при таком образе жизни. Наиболее вероятно, что предковые формы водных полужесткокрылых были многоядны (фитозоофагия — это, пожалуй, наиболее распространенный в отряде тип питания), однако, предпочитали животную пищу.

Правда, в этом отношении некоторое исключение представляет мнение Гудчайлда (Goodchild, 1966). На основании данных Миямото (Miyamoto, 1961) по пищеварительной системе полужесткокрылых Гудчайлд пришел к выводу, что предки клопов первично были мезофильными сосущими насекомыми и высасывали растения подобно современным трипсам (!). С этим заключением справедливо не согласился Коббен (Kobben, 1968), указав на наличие среди исходных форм *Heteroptera* всеядных или хищных клопов, часть из которых вторично возвратилась к фитофагии. Действительно, такой возврат имел место (и может быть, неоднократно), но уже на иной морфологической основе: подвижная голова, отсутствие тенториума и т. п., иначе говоря, клопы обязаны своим происхождением в первую очередь именно из-за хищничества. С этой точки зрения, по нашему мнению, предположение Коббена о первичности хищ-

ных насекомых как для Heteroptera, так и для Homoptera (Cobben, 1965, 1968, стр. 376) противоречиво и вряд ли имело место.

С другой стороны, мы можем предположить, что поверхность водоемов посещает или запосится на нее ветром большое количество насекомых, которые представляют богатый источник пищи для полужесткокрылых, заселивших воду. Кроме этого материала, водные клопы смогли использовать большое количество мелких животных, заселявших дно или заросли подводной растительности. Вполне естественно, что нимфы хищных клопов, живших на прибрежной растительности, сначала случайно вошли в воду в поисках дополнительного источника питания животной пищей, а также для защиты от высыхания в засушливые периоды. Большое количество животных организмов, которыми они смогли питаться, дало толчок к продлению пребывания под водой как в личиночной стадии, так и во взрослом состоянии до тех пор, пока в конце концов их жизненный цикл не стал целиком водным.

Однако одна из групп водных клопов (Corixidae) использовала с меньшей, если не с большей, интенсивностью растительную массу водных растений, постепенно переходя к фитофагии. Представители этой группы водных клопов обладают одной особенностью — наличием функционирующих пахучих желез у нимф на третьем — пятом сегментах брюшка (подобно наземным полужесткокрылым). У всех остальных *Nepomorpha* имеется лишь одна пара ларвальных абдоминальных желез. Надо полагать, что наличие этих пахучих желез каким-то образом связано с фитофагией. Так, у наземных хищников семейства Reduviidae брюшные пахучие железы редуцированы, как и у всех хищных водных полужесткокрылых. Поэтому наличие трех пар абдоминальных пахучих желез является, по-видимому, предковым признаком, сохранившимся у современных гребляков (Corixidae).

Приспособление к жизни в воде сопровождалось изменениями строения; этот процесс повлек за собой также изменения в физиологии, экологии и этологии. В первую очередь коренным изменениям подверглась дыхательная система, имеющая наиболее важное приспособительное значение для постоянной жизни в воде. Процесс выработки и усовершенствования дыхания в водной среде проходил различно. В этом отношении среди водных клопов инфраотряда *Nepomorpha* намечаются два основных эволюционных направления: более раннее с образованием дыхательной трубки (сифона) и проводящего воздушного канала (*Nepoidea*) и более позднее, где дыхание происходит при помощи воздушных пузырьков, так называемых «физических жабр» (*Naucoroidea*, *Notonectoidea* и *Corixoidea*).

Одними из важнейших причин, давших толчок к заселению водной среды, явились, с нашей точки зрения, во-первых, погоня за добычей и отыскание новых жертв, заселявших погруженные в воду части растений, т. е. активное хищничество; и во-вторых, уход от чрезмерной засушливости, сначала в прибрежную мезофильную растительность, а затем непосредственно в воду на погруженные растения. Переходу непосредственно в воду, по предположению Пофама (Poham, 1964), способствовала гидрофобность кутикулы насекомых, позволяющая использовать поверхностное натяжение воды, а также препятствующая проникновению воды внутрь организма. У клопов *Nepoidea* выработалась дыхательная трубка, связывающая погруженное в воду тело насекомого воздушным каналом с атмосферным воздухом. У всех других настоящих водных клопов (*Naucoroidea*, *Notonectoidea* и *Corixoidea*) дыхание осуществляется через пузырьки воздуха, удерживаемые специально приспособленными для этого участками тела. В дальнейшем некоторые представители этой группы (реофильные *Aphelocheirinae*) приобрели более специализированное дыхание, позволяющее им использовать для дыхания исключительно раство-

ренный в воде кислород. Обменный запас сохраняется в пространстве между дорзальной поверхностью брюшка и надкрыльями. Газообмен осуществляется через воздушные пузырьки, удерживаемые в основном волосками на поверхности тела и играющие роль «физических жабр», которые поглощают кислород из окружающей воды. Нимфы, особенно на ранних стадиях, имеют тонкие и мягкие покровы и могут вести газообмен всей поверхностью тела и тем самым проще осуществляют дыхание, чем взрослые. Сначала у гребляков (*Corixidae*), а затем у плавтов (*Nauscoridae*) в течение эволюционного процесса произошло дорзо-вентральное уплощение тела, которое позволило заметно увеличить вентральную поверхность, несущую воздушные пузырьки (China, 1955; Porham, 1964), что облегчило газообмен. У гладышевых (*Notonectoidea*) основной запас воздуха сохраняется в пространстве, образуемом плоской дорзальной поверхностью брюшка и крышеобразно сложенными крыльями, а также в полостях, образуемых боковыми и срединными рядами густых волосков на вентральной стороне брюшка (см. рис. 59).

Переход к обитанию в воде происходил у водных полужесткокрылых инфраотряда *Neromorpha*, вероятнее всего, через прибрежную и водную растительность: таким промежуточным образом жизни характеризуются литоральные *Ochteridae* и *Saldidae*. Так, не раз наблюдалось посещение полупогруженных и даже полностью погруженных в воду растений или других предметов представителями современных литоральных семейств, например *Gelastocoridae* (Todd, 1955).

Для всех водных клопов, кроме *Neroidea*, характерен общий процесс срастания наружных головных склеритов, приводящий к полному слиянию обеих частей наличника без каких-либо следов швов, расширение его дистальной части — предналичника, а также появление особой фильтрующей системы в глотке, известной под названием глоточных, или фарингеальных, зубов. Процесс слияния головных склеритов, вероятнее всего, происходил независимо и одновременно у разных групп настоящих водных и литоральных клопов, поскольку обособленный наличник мы еще обнаруживаем у юрских гребляков (*Shurabellidae*) и гладышей (*Clupostemmatinae*) уже после обособления настоящих водных форм от литоральных. У ранее отделившихся *Neroidea* обособленный наличник сохранился до настоящего времени. Развитие упомянутой фильтрующей системы явилось результатом использования, помимо жидкой животной пищи, также и мелких растительных частиц. В результате развилась детритофагия, и, наконец, на ее основе был осуществлен многими современными гребляками (*Corixidae*) почти полный переход к растительной пище.

Появление фитофагии среди водных полужесткокрылых в виде альго- и детритофагии у *Corixidae* не стало каким-то внезапным явлением, а было подготовлено всем ходом исторического развития *Neromorpha*. Постепенное преобразование и усложнение фильтрационного аппарата можно проследить на изучаемом нами инфраотряде. Прежде всего это выразилось в появлении системы небольших ворсинок и бугорков на эпифарингеальной и гипофарингеальной сторонах глотки, образовавших наиболее просто устроенный фильтрационный аппарат (*Neroidea* и, возможно, предковые формы литоральных *Gelastocoroidea*). Следующий этап усложнения фильтрующей системы наблюдается у современных литоральных семейств *Ochteridae* и *Gelastocoridae*, у которых появляется на эпифарингеальной поверхности пищевода поперечно исчерченная хитинизированная пластинка («полосатая» пластинка). Дальнейшее усовершенствование этого аппарата имеет место у *Notonectoidea*, а затем *Nauscoridae*, где он представлен системой «полосатых» пластинок и зубчиков (фарингеальные зубы) на обеих поверхностях глотки, которые выполняют также и функцию размельчения пищевых частиц путем их перетирания. И, нако-

нец, наибольшей сложности фильтрационный аппарат достигает у водных фитозоофагов современного семейства Corixidae. Возникновение и развитие фильтрующей системы у Nepomorpha — явление явно апоморфное, и ее развитие происходит независимо, по крайней мере, дважды (Nepoidea и все остальные группы) или, может быть, даже трижды (Nepoidea, Corixoidea и остальные Nepomorpha), как справедливо утверждает Парсонс (Parsons, 1965).

Представляется, что настоящие водные полужесткокрылые произошли от прибрежных форм, по крайней мере двумя независимыми самостоятельными ветвями. Это, однако, противоречит последней филогенетической схеме водных клопов, предложенной Чайна (China, 1955), которая является по существу смешением типологического и филогенетического принципов построения схемы. Первичная дивергенция главных ветвей инфраотряда — надсемейств (Nepoidea и, возможно, Corixoidea) или комплекса надсемейств (Gelastocoroidea, Naucoroidea и Notonectoidea) — заключалась в упомянутом выше развитии дыхательного аппарата и фильтрационной системы глотки. Первый этап приспособления к водному образу жизни был пройден литоральными предками непоидно-белостоматидной ветви (Nepoidea). Часть из них в новых для них условиях водной среды первоначально приспособилась к плаванию, и в дальнейшем в связи с увеличением скорости передвижения и окончательным переходом к активному хищничеству произошло развитие и распространение плавающих белостоматидных форм (Belostomatidae). С течением времени часть из них стала вести образ жизни подстерегающих хищников, медленно передвигаясь по дну. Для более тесного прилегания к грунту у ряда форм произошла серьезная перестройка стерно-плевральной области груди, заключающаяся в латеральном расхождении тазиков ног и развитии стеральной части груди (Nepidae).

Представители Nepoidea обнаруживают большое морфологическое сходство швов головной капсулы с таковыми у представителей семейства Saldidae, сходство основных слюнных желез с таковыми Ochteridae и имеют слабо развитый фильтрационный аппарат пищевода (по крайней мере, у Nepidae и Belostomatidae), что представляет плезиоморфию в рамках этого подотряда. Аналогичное расхождение тазиков и развитие стерноплевральной области груди мы встречаем в другом близкородственном инфраотряде — Leptopodidomorpha — у представителей водных групп (Gerridae, Veliidae, Hebridae и др.), по здесь эти явления связаны с активным передвижением по водной поверхности. Примеры вторичного расхождения тазиков ног имеются и у других насекомых, например у перепончатокрылых Chalcididae в связи с паразитированием на щитовках и червецах в пазухах листьев или у двукрылых — эктопаразитов Hironosidae для более прочного прикрепления к хозяину; тазики ног сильно раздвинуты у многих насекомых, живущих под корой, например, у клопов семейства Aradidae, жуков семейства Nitidulidae и т. д.

Обособление кориксидоподобных форм от охтероподобных или даже от геластокоридоподобных предков представляет второй этап вхождения литоральных полужесткокрылых в воду. Развитие кориксидной ветви пошло по линии интенсивной специализации целого ряда органов (уплощение тела, особенно последних абдоминальных сегментов, сплюснутая модификация ротовых частей, развитие фильтрационного аппарата глотки, появление разнообразно устроенных стридуляторов и т. п.), с одной стороны, и сохранения плезиоморфных черт для всего инфраотряда (наличие простых глазков у наиболее примитивных форм, присутствие трех пар абдоминальных пахучих желез, широкий просвет основных слюнных желез) — с другой.

Третий этап вхождения полужесткокрылых в воду имел место несколько позже, после обособления литоральных семейств Ochteridae и

Gelastocoridae (или их предков), когда настоящие непидеи и первые кориксидеи уже окончательно оформились. Скорее всего, это были какие-то плавтоподобные клопы. Они активно переходили от заиленных и залитых лужам берегов непосредственно в воду, также используя погруженные водные растения и затонувшие наземные растения в качестве субстрата. Активный подводный образ жизни привел у многих форм к уплощению лапок или даже голеней задних ног и появлению длинных (Notonectidae, часть Naucoridae) густых (Scaphocoridae и большинство рецентных семейств) плавательных волосков.

В дальнейшем часть водных полужесткокрылых наукоридной ветви приобрела вместо плоско складывающихся крыльев крышеобразно складывающиеся, используя образовавшееся пространство как резервуар запаса воздуха (Notonectoidea).

Наиболее вероятным предком всех непоморф, как уже упоминалось выше (см. IV главу), следует считать гипотетическую охтероподобную форму, обладавшую максимальным числом плезиоморфных признаков, мозаично сохранившихся в отдельных семействах (надсемействах) инфраотряда. Последний, согласно правилу девиации в смысле Геннига (Hennig, 1953, стр. 13) и его представлению о «сестринских группах» (Schwestern-Gruppen), является именно тем представителем плезиоморфной сестринской группы, которая остается в точке возникновения другой, апоморфной по отношению к ней, сестринской группы непоморф.

Предлагаемая нами гипотетическая предковая форма должна была обладать следующими в основном плезиоморфными признаками:

1. Тело уплощенное.
2. Голова опистогнатная.
3. Предналичник явно отделен наружными швами.
4. Хоботок опистогнатный, четырехчлениковый, умеренной толщины и достигает, по крайней мере, основания брюшка.
5. Глаза большие, достигают передних углов переднеспинки или выступают за них.
6. Имеются два расставленных простых глазка.
7. Антенны четырехчлениковые, длинные, не скрытые под глазами и видимые сверху.
8. Мандибулярные рычажки четвертого типа, т. е. четырехугольные, непосредственно примыкающие к стилету.
9. Задний край переднеспинки выемчатый, щиток целиком открытый; передние углы листовидно расширены.
10. Надкрылья хорошо разграничены на три участка: кожистый клавус и кориум и более или менее прозрачную перепоночку.
11. Перепоночка с пятью замкнутыми ячейками, не достигающими вершинной части крыла.
12. Грудь с втянутой стернальной (крипостерния) и сильно развитой плевральной областями.
13. Плевральная область средне- и заднегруди расчленены. Заднегрудь с отверстиями пахучих желез.
14. Тазики ног сильно сближенные, часто соприкасающиеся, пагиоподного типа, т. е. двигаются в одной плоскости.
15. Три пары ног гомопомные, ходильные; все лапки трехчлениковые; коготки лапок апикальные, симметричные.
16. Генитальные сегменты и гениталии самцов симметричные; генитальные сегменты самок с яйцекладом.
17. Яйцеклад имеет следующее строение: первый гонапофиз длинный, гладкий; второй гонапофиз длинный, створки не слиты; гоноплак хорошо развит; гонангулум развит в виде треугольной пластинки.
18. Фильтрационный аппарат глотки состоит из системы бугорков и волосков.

19. Пищеварительная система обладает следующими особенностями: пищевод короткий; средняя кишка из трех отделов — желудок, трубчатый и пузыревидный отделы; пилорус очень короткий, малозаметный; задняя кишка из двух отделов — короткий илеум с выстилкой и мешкообразная прямая кишка с ректальной выстилкой; основные слюнные железы двухдольчатые, простые, гладкие, с широким просветом; придаточные — пузыревидные и вытянутые, одинаковой длины с основными долями; мальпигиевы сосуды в виде двух пар более или менее длинных слабо изогнутых трубочек, вершины которых свободны.
20. Репродуктивная система самцов состоит из двухдольчатого, спиралевидного семенника, содержащего не более 4—5 фолликул, общего семяпровода с семенным пузырьком (*vesicula seminalis*) в базальной части и мезодений на вершине общего семяпровода.
21. Репродуктивная система самок состоит из короткого яйцевода, короткой пузыревидной вагины, длинной сперматеки и длинного протока сперматеки.
22. Образ жизни — прибрежный.

Описанная гипотетическая протоохтеридная форма должна была представлять исходную плезиоморфную группу инфраотряда *Neromorpha*, состоящую исключительно из прибрежных представителей полужесткокрылых. Этот предок нами помещается в самое основание филогенетического древа непоморф и должен был непосредственно происходить от другой гипотетической протосальпидной формы, принадлежавшей к той группе, которая, по нашим представлениям, должна, в свою очередь, стоять в самом основании отряда *Heteroptera*.

Таким образом, общим предком всей группы полужесткокрылых инфраотряда *Neromorpha*, или водных клопов, могут считаться гипотетические примитивные протоохтеридные формы охтеридной ветви и соответственно все водные клопы первично были прибрежными хищниками. Предки трех надсемейств — *Nepoidea*, *Corixoidea* и *Naucoroidea*, по-видимому, прошли этот путь независимо.

Первое расщепление протоохтеридного ствола произошло, по-видимому, в раннем триасе в результате появления водных протобелостоматидных форм (*Nepoidea*), обладавших короткой дыхательной трубкой и более или менее ходильными ногами, и их обособления от менее специализированных форм основного литорального ствола. Эта апоморфная невидная ветвь представлена в настоящее время двумя водными семействами — *Nepidae* и *Belostomatidae*.

Второе, более позднее, расщепление произошло, по-видимому, в начале второй половины триаса. В результате его обособилось два надсемейства: литоральные *Gelastocoroidea* и водные *Corixoidea*. Представители первого надсемейства обладают меньшим числом апоморфий, причем современные *Ochteridae* и *Gelastocoridae* сохранили целый ряд плезиоморфных черт (голова с длинным опистогнатным хоботком, простые глазки, четвертый тип мандибулярных рычажков, жилкование надкрылий, строение отдельных внутренних органов и т. д.). Представители второго греблякообразного надсемейства наряду с некоторыми предковыми плезиоморфными признаками (простые глазки у некоторых форм, широкий просвет слюнных желез, наличие абдоминальных пахучих желез у нимф) приобрели черты сильной специализации (многоядность, стридуляционный аппарат как изолирующий механизм и т. д.), что позволило значительно увеличить многообразие (в основном за счет видов) единственного современного семейства *Corixidae*.

Сильно специализированные формы этого семейства представляют наиболее многочисленную группу рецентной фауны инфраотряда (немного более половины всех настоящих водных).

Третье крупное расщепление произошло в оставшемся литоральном стволе вследствие обособления новых водных хищных форм (*Naucoroidea*) от активных литоральных хищников типа представителей современного более или менее специализированного семейства *Gelastocoridae*. Окончательное отхождение наукоридной водной ветви (*Naucoroidea*), которая в настоящую эпоху представлена одним семейством *Naucoridae*, произошло, по-видимому, не позднее триаса.

И, наконец, четвертое, основное расщепление, но уже собственно наукоридного ствола осуществилось при обособлении водных хелотрефоиднообразных форм с сильно выпуклым телом, слабо приспособленными для хватания передними ногами и сильно укороченным толстым хоботком, которые впоследствии превратились в группу водных клопов с гипогнатной головой, сильно выпуклым телом и крышеобразно складывающимися крыльями. Так, возникло надсемейство *Notonectoidea*, эволюционировавшее в направлении совершенствования активного хищничества. Вероятно, связующим звеном между этими надсемейственными группировками являлись какие-то ископаемые водные полужесткокрылые, родственные современному южноамериканскому реликтовому подсемейству *Potamocoridae*, являющемуся наиболее примитивным среди современных плавтов (China, 1936, 1940; Usinger, 1941; Hungerford, 1942). Эти мелкие водные клопы наряду с основными надсемейственными признаками *Naucoroidea* проявляют некоторое сходство с примитивными хелотрефидами (*Helotrepidae*) Нового Света (*Paratrephes* и *Neotrepes*), что послужило причиной отведения Чайна (China, 1955) протохелотрефоидов от наукоридообразных предков. Первые *Notonectoidea* отделились от древних *Naucoroidea*, скорее всего на границе триаса и юры (не позже).

Что касается более точного времени появления вышеуказанных надсемейств, то, к сожалению, оно остается пока не совсем ясным, и в каждом случае приходится делать оговорку, указывая лишь приблизительные сроки возникновения. Это усложняется также тем, что, по-видимому, вышеуказанные расщепления основных ветвей имели относительно небольшие временные гнатысы при учете существующих конвергентных апоморфий этих групп. Судя по имеющимся немногочисленным палеонтологическим находкам, основные процессы дивергенции надсемейственных групп непоморф происходили в раннем мезозое: в промежуток времени между нижним триасом и лейасом (рис. 115).

Охтеридная ветвь, как уже было сказано выше, наиболее вероятно, происходит непосредственно от другой литоральной (протосальдидной) группы, которая, по-видимому, представляла начало иного, основного направления эволюции инфраотряда *Leptopodidomorpha* — приспособление к жизни на поверхности воды (*Gergoidea*). Отсутствие единого мнения в решении вопроса об истинных родственных взаимоотношениях между современными литоральными семействами *Ochteridae* и *Saldidae*, помещаемых соответственно в основании филогенетических древ *Neromorpha* и *Leptopodidomorpha* не позволяет нам иметь общепринятую точку зрения относительно их происхождения. Одной из причин, на наш взгляд, является наиболее плезноморфное состояние обоих указанных литоральных семейств среди групп полужесткокрылых инфраотрядов *Neromorpha* и *Leptopodidomorpha*, а также трудность определения характера приспособительных признаков. Благодаря анализу морфологических черт наиболее генерализованных рецентных литоральных семейств *Ochteridae* и *Saldidae* стало возможным построить вышеупомянутую гипотетическую исходную предковую протоохтеридную форму, характеризующуюся примерно двадцатью плезноморфными признаками.

Исходная для всей группы водных клопов (*Neromorpha* и *Leptopodidomorpha*) отряда *Heteroptera* предковая форма, по нашему мнению, в основном должна отличаться от протоохтеридной формы более явст-

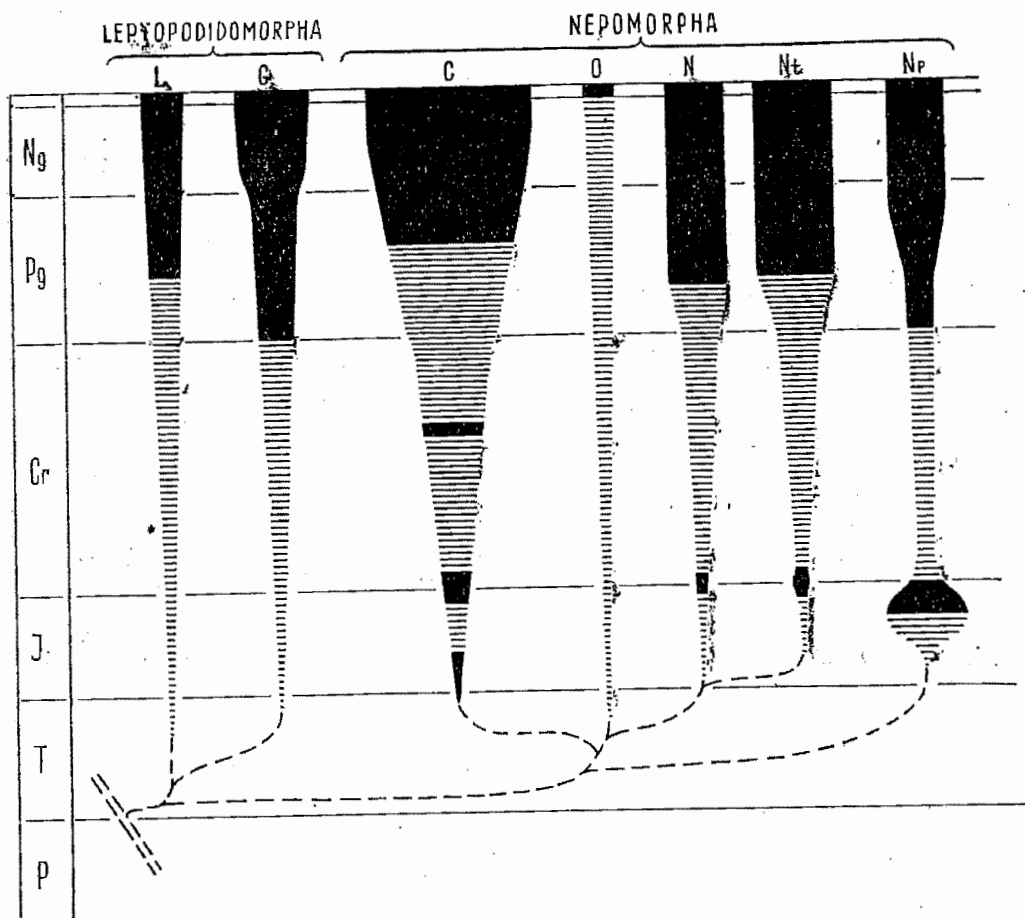


Рис. 115. Геологическое распространение и схема предполагаемых филогенетических отношений водных групп полужесткокрылых инфраотрядов Nepomorpha и Leptorodidomorpha.

Надсемейства: L — Leptopodoidea, G — Gerroidea, C — Corixoidea, O — Ochteroidea, N — Naucoidea, Nt — Notonectoidea, Np — Nepoidea

внешним расчленением внешних склеритов головы, более приближенными простыми глазками, явственно редуцированной перепоночкой и характером строения отдельных структур пищеварительной системы (средняя кишка состоит только из двух отделов, мальпигиевы сосуды из двух или может быть даже из трех пар довольно коротких почти прямых трубочек).

Однако наиболее трудной проблемой остается происхождение амфибиальных Gerroidea и в связи с этим систематическое положение Saldidae. Долгое время существовало мнение (Bueno, 1923; Ekblom, 1929; China, 1965a; Sarayon, 1962; Parsons, 1965, 1966a), что наиболее вероятными предками надводных клопов могут быть гипотетические протосальдидные формы. В последнее время на основании тщательного исследования пищеварительных органов полужесткокрылых такая точка зрения была подвергнута сомнению (Miyamoto, 1961). Это изучение показало, что наибольшее отличие Saldidae от Gerridae заключается в строении основных слюнных желез, являющихся уникальным среди Leptorodidomorpha, а также мальпигиевых сосудов. Постоянство структуры слюнных желез строго выдерживается для каждого установленного нами инфраотряда клопов, на этом основании Миямото указывает на сходство этих групп в строении основных желез (одинаковая ширина просвета желез) и мальпигиевых сосудов (две пары коротких слабо развитых трубочек)

Saldidae с таковыми Cisticomorpha, расценивая это как доказательство, с одной стороны, их родства, а с другой, большой примитивности семейства Saldidae.

Однако, как показал наш анализ, эти признаки никак не являются синапоморфными и, следовательно, вряд ли имеют значение для выяснения степени филогенетического родства литоральных Saldidae и наземных Cisticomorpha. Строение основных слюнных желез (простые двух- или однодольчатые, с широким просветом) у Saldidae (Leptopodidomorpha) и Cisticomorpha (а также, соответственно, у Pentatomomorpha) различно и указывает лишь на плезиоморфное состояние Saldidae и апоморфное состояние последних инфраотрядных групп наземных полужесткокрылых.

Действительно, в течение исторического развития отряда Heteroptera гладкая выстилка основных слюнных желез, состоящая из немногочисленных плоских клеток, стала приобретать иную структуру, представленную крупными высокими клетками, и просвет желез соответственно становился узким. Этот апоморфный процесс произошел как у подавляющего большинства представителей водной группы клопов (Leptopodidomorpha, кроме Saldidae, и Nepomorpha, кроме Corixidae), так и у небольшой части наземных полужесткокрылых (Epicosephalomorpha), т. е. носил определенно конвергентный характер и, таким образом, также не может служить определяющим признаком их филогенетического родства.

У основной массы наземных полужесткокрылых (Cisticomorpha и Pentatomomorpha) развитие структуры основных слюнных желез пошло по линии уменьшения величины клеток и увеличения их числа, что привело к вторичному (аутапоморфному) увеличению просвета желез. Для Cisticomorpha и Pentatomomorpha результат этого процесса явился синапоморфным и, следовательно, не исключает их филогенетическую близость.

В инфраотрядных группах водных клопов (Nepomorpha и Leptopodidomorpha) у рецентных семейств Saldidae и Corixidae сохранилось плезиоморфное состояние структуры этих желез — гладкая выстилка из плоских клеток с широким просветом. Такая симплезиоморфия для этих семейств, конечно, не может служить признаком близкого филогенетического родства. Она лишь указывает на Saldidae как на наиболее примитивную группу полужесткокрылых, а для Corixidae служит признаком наиболее раннего обособления последних от основного ствола непоморф.

Сходство Saldidae и наземных Heteroptera в строении мальпигиевых сосудов, укороченных и слабо изгибающихся в обеих группах, с нашей точки зрения, следует рассматривать как несомненную симплезиоморфию. Исследование строения головной капсулы, проведенное Парсонс (Parsons, 1962), также ставит под сомнение возможность достоверного отведения Gerroidea от Saldidae. Анализ большого числа признаков во внешней и внутренней морфологии Saldidae и Gerroidea, проведенного Гуптой (Gupta, 1963б), привел его к окончательному выводу о невозможности включения Saldidae в Gerroidea (Amphibicorisae s. Gupta). Признавая идентичность Nepomorpha и Cisticomorpha, этот исследователь предлагает на основе сходственного строения ряда структур объединить Saldidae или с Cisticomorpha (верхняя губа, придаточные слюнные железы, дистальное слияние жилок R и M задних крыльев и овального пахучего резервуара пахучего аппарата) или с Pentatomomorpha (структура гениталий самцов и яиц), предлагая соответственно два варианта, иллюстрированных на двух схемах. Гупта, признавая параллелизм в эволюции яиц и гениталий самцов, как наиболее вероятным вариантом в конечном счете склоняется рассматривать Saldidae как димикоморфную линию. По нашему мнению, такое сходство по ряду признаков к основным группам Heteroptera (Cisticomorpha, Nepomorpha, Pentatomomorpha и также соот-

ветственно к *Leptopodidomorpha*) указывает, во-первых, на наиболее примитивное состояние *Saldidae* и необходимость их помещения в основание гетероптерного филогенетического ствола внутри инфраотряда *Leptopodidomorpha*, где *Gerroidea* представляют явно апоморфную ветвь клопов, приспособленных к жизни на водной поверхности и обособившихся, по-видимому, от каких-то сальдидоподобных древних форм. Во-вторых, небольшое сходство по структурам, обладающим большой конвергентностью (яйца и гениталии), характеризуют *Pentatomomorpha* как наиболее изолированную группу клопов, представляющих особую эволюционную ветвь полужесткокрылых. Тем не менее требуется подробный филогенетический анализ приводимых признаков с точным выяснением их апо- и плезиоморфности, и уже на этой основе, исходя из наличия синапоморфии, возможно устанавливать истинное филогенетическое родство.

В самое последнее время Коббеном (Cobben, 1968) вновь было подвергнуто серьезному сомнению существование протосальдидных форм в качестве предполагаемых предков как *Neromorpha*, так и *Leptopodidomorpha*. Коббен рассматривает *Gerroidea* (*Amphibiocorisae* s. Cobben) как исходную примитивную группу полужесткокрылых, обладающих, по его мнению, примитивным типом эмбриогенеза, строением яйца и фаллических структур. Однако он почему-то полностью игнорировал такой морфологический признак явно апоморфного характера, как расставленное положение тазинок и в связи с этим вторичное изменение стерно-плевральной области груди. В связи с переходом к жизни на водной поверхности расставленное положение ног явилось следствием адаптации к новым условиям; это указывает, что все *Gerroidea* произошли от каких-то прибрежных сальдидообразных форм и представляют несомненно вторичную группу. С аналогичной ситуацией мы сталкиваемся в семействах *Neridae*, при наличии многих сохранившихся плезиоморфий существенным приспособлением к бентосному образу жизни служат сильно расставленные тазики. Против понимания *Gerroidea* как исходной группы говорит также сильно специализированное жилкование крыльев. Вряд ли такой вариабельный признак, как структура репродуктивных органов (в данном случае фаллических структур), применяемый большей частью для различения видов и даже родов, может служить критерием таких относительно крупных таксонов, как семейство, и тем более надсемейство или инфраотряд. В этом случае показательны ошибочные филогенетические выводы Кумара (Kumar, 1961) относительно предполагаемых близкородственных связей *Coreidae* и *Notonectidae*, имеющих будто бы общего наземного предка, или *Reduviidae* и *Belostomatidae*, также не связанных общим происхождением, а кроме того, необходимость разъединения *Neridae* и *Belostomatidae* как одной группы. Подобное разрешение филогенетических проблем, основанных только на одном каком-либо морфологическом признаке и особенно на таком поверхностном и ограниченном, как генитальные структуры, вряд ли приемлемо.

Большое значение Коббен придает эмбриональному развитию клопов, рассматривая отношения между особенностями развития эмбрионов как независимые адаптации. Поэтому он считает, что сравнение эмбрионетических типов дает наиболее реальные данные для филогении по сравнению с другими признаками, используемыми для классификации. Определив примитивный тип эмбриогенеза — инвагинация эмбрионов при условии сохранения связи головных долей с серозой и вращение эмбриона на 180° перед основным полным оборотом — Коббен пришел к выводу, что подобный тип эмбриогенеза имеется только у *Gerroidea* (особенно у *Hebridae*) и *Cimicomorpha* и, следовательно, *Gerroidea* можно рассматривать как наиболее примитивную группу. Подкрепляя свое последнее утверждение, Коббен указывает на постепенную потерю такого эмбрионального вращения перед полным оборотом эмбриона у всех *Penta-*

tomomorpha и Reduviidae. Однако, с нашей точки зрения, это обстоятельство вряд ли может служить доказательством действительной примитивности Gerroidea, тем более что у Nepomorpha такое «180° вращение» сохраняется.

Далее Коббен различает два основных типа разрыва (осуществляющиеся четырьмя способами) эмбриональной кутикулы головы как результат эволюционного развития яйцевых структур: поперечные разрывы в области наличника (клипеальные) и продольные в области лба (фронтальные). Причем поперечные разрывы рассматриваются как плезиоморфное состояние, а продольный как апоморфное. У части Gerroidea Коббен рассматривает поперечный тип разрыва как первичный (Hebridae и Veliidae), которые затем заменяются продольным (Gerridae, Hydrometridae, Mesoveliidae). У Saldidae имеется как фронтальный, так и клипеальный разрывы. В этом случае напрашивается вопрос, не является ли наличие одновременно поперечного и продольного разрывов плезиоморфным состоянием, в данном случае у Saldidae. При этом в течение исторического развития у одних полужесткокрылых сохранился поперечный характер эмбриональной фактуры головной капсулы (Leptopodidae, часть Gerroidea), у других продольный (часть Gerroidea и все остальные Heteroptera). Осуществление продольного разрыва у разных групп происходит по-разному. Если все же считать поперечный (клипеальный) разрыв первичным, то его положение у Saldidae (впрочем, как и у Leptopodidae) более «наличниковое», т. е. занимает более низкое положение, чем у Hebridae и Veliidae, или идентично исходному предполагаемому архетипу (Cobben, 1968, рис. 278). В этом факте и сам Коббен усматривает некоторую странность, объясняя это увеличением антиклипеальной области и одновременно укорочением темени.

Что касается откладки и ориентации отложенных яиц, то здесь Коббен также выделяет три основных типа, из которых поверхностное горизонтальное положение яиц (I тип) предполагает как исходный первичный в отличие от II типа (поверхностное вертикальное положение яиц) и III типа (яйца в основном внедренные в растительную ткань). Однако эта схема эволюции яйцекладок указывает, что первичным горизонтальным типом обладают представители всех семейств и что между остальными двумя типами существует ряд переходов. Кроме того, вопросы первичности характера яйцекладки, по-видимому, нельзя считать решенными, поскольку у Homoptera более обычен III тип, т. е. введение яиц в ткань растения. Положение зародышевой полоски также не дает доказательств примитивности для многих групп. Так, кроме Saldidae, имеющих примитивное срединное положение зародыща, мы находим аналогичную ориентацию у Miridae, Cimicidae, Coreidae, довольно близкое состояние у Hebridae, Reduviidae и Nabidae. В то же время у Gerroidea зародыш явно занимает боковое положение подобно большинству.

И, наконец, все схемы близости групп, основанные на сходствах некоторых моментов онтогенетического развития, обычно не совпадают с их реальными родственными связями и эволюционными путями основных крупных таксонов (приблизительно в ранге инфраотряда), установленными по морфологическим и палеонтологическим данным.

Не умаляя большого значения прекрасной эмбриологической книги Коббена, представляющей еще один важный шаг в деле изучения эволюции клопов, мы, однако, никак не можем согласиться с его идеей о Gerroidea (Amphibioscorisae s. Cobben) как исходной группы всех полужесткокрылых и в этом случае возвращаемся к последним мнениям Чайна (China, 1955) и Карайона (Carayona, 1962) о происхождении Gerroidea от сальдидоподобного предка.

Мы рассмотрели несколько более подробно основные моменты эмбриогенеза и яйцевых структур полужесткокрылых, поскольку многие из них

можно трактовать неоднозначно в зависимости от устанавливаемой точки зрения.

В связи с проблемой положения литоральных семейств Ochteridae и Saldidae в системе водных групп полужесткокрылых (Neromorpha и Leptopodidomorpha) как предполагаемых исходных таксонов и связанный с этим вопрос их происхождения небезынтересно также выяснение родственных взаимоотношений надсемейств Gerroidea и Leptopodoidea. В течение последнего времени все больший интерес привлекает амфибиальное семейство Mesoveliidae. Дело в том, что представители этого семейства, помимо основных признаков Gerroidea, обнаруживают также и таковые Leptopodoidea (Scudder, 1959; Gupta, 1963a, b; Kumar, 1961, 1964): ряд сходственных черт головы, брюшка, в меньшей степени груди, дистальное слияние жилок R и M надкрылий, строение женских гениталий — особенно сходство проявляет слабо вогнутый жесткий яйцеклад и коррелятивно связанный с этим способ яйцекладки (III тип по Коббену), а также отдельные моменты эмбриогенеза. Все это вызывало у некоторых авторов сомнение относительно его систематического положения, и даже делались попытки поместить Mesoveliidae в Leptopodoidea (Scudder, 1959). Отсутствие в женских гениталиях Gerroidea гоноплакса и наличие последнего у одного из членов этого надсемейства, Mesoveliidae, послужило основанием, как справедливо указывала Гупта (Gupta, 1963b), рассматривать Mesoveliidae как примитивную группу или отдельную ветвь, которая отделилась перед тем, как была потеряна гоноплакс всеми другими ее членами. Вероятно, что это также послужило одной из причин помещения Коббеном Gerroidea в основание всего гетероптерного ствола. В связи с этим у нас складывается мнение, что ввиду целого ряда таких средств (апоморфных и плезиоморфных) Mesoveliidae проявляют истинное, хотя и может быть отдаленное родство с семейством Saldidae и, по-видимому, являются одним из реальных связующих звеньев между амфибиальными Gerroidea и литоральными Leptopodoidea. Возможно также, что все Gerroidea произошли от какого-то мезовелидного предка, общего для Gerridae + Veliidae и Hebridae (?), обособившегося в свое время непосредственно от основного протосальдидного ствола (не исключено также, что это был общий предок Ochteridae и Saldidae). Поскольку выяснение филогенеза близкородственного инфраотряда Leptopodidomorpha не входит в основную задачу нашего исследования, так же как и ограниченный объем, мы ограничимся лишь только этим предварительным мнением.

Интересен также для Saldidae как наиболее примитивной группы среди современных полужесткокрылых факт существования поперечных жилок m и $m-cu$ на заднем крыле. Это уникальный признак для Heteroptera, и мы находим его лишь в близкородственном отряде Homoptera именно в подотряде Auchenorrhyncha. По-видимому, явление это носит чисто конвергентный характер.

Сам инфраотряд Leptopodidomorpha (вместе с Neromorpha), представляющий одно из четырех¹ главнейших эволюционных направлений отряда настоящих полужесткокрылых (Heteroptera), своими филогенетическими корнями глубоко уходит в триасовое и может быть даже пермское время. Однако пермский период в отношении фауны Heteroptera пока остается для нас абсолютно белым пятном и приходится лишь предполагать, что инфраотряды водных и наземных клопов имели общих предков. Возможно, что ими являются раннемезозойские Actinoscytinidae, по-видимому произошедшие непосредственно от равнокрылых (Homoptera) или даже от общего предка последних и Heteroptera.

¹ Три других эволюционных направления представлены инфраотрядами Encicserhalomorpha + Cimicomorpha, Pentatomorpha и Actinoscytinomorpha.

Предлагаемые нами филогенетические схемы являются в значительной мере предварительными и в дальнейшем, вероятно, будут существенно дополнены и изменены.

ФИЛОГЕНЕЗ НАДСЕМЕЙСТВА NEPOIDEA

Рис. 116

Обособление апоморфной группы непидоподобных клопов от плезиоморфных протохтеридных предков должно было произойти приблизительно в раннем триасе. Вошедшие в воду первые непиидеи в поисках пищи начали постепенно завоевывать прибрежные пространства: береговые или полуводные растения, произраставшие на мелководье различных закрытых бассейнов, типа лиманов, заводей, затопленных лугов и т. п. С развитием дыхательной трубки древние водяные скорпионы начали переходить к постоянному обитанию в воде. В этих новых местообитаниях они перешли на новый источник питания: икру рыб, мальков, мелких ракообразных и моллюсков, а также водных насекомых.

Первые непиидеи были по величине небольшими и, по-видимому, имели еще слабо развитые тазики ног, не сильно отличающиеся от плезиоморфного состояния таковых у протохтеридных предков, а также более или менее явственно развитый дыхательный сифон. Что касается некоторых других признаков, то нам они представляются следующим образом: тело стало целиком плоским, сверху не выпуклым (апоморфия), слабо скульптурированным (плезиоморфия), голова пропнатная, с явственно отделенным предналичником (плезиоморфия) и четырехчлениковым более или менее длинным хоботком, глаза крупные, но меньше, чем у предковый литоральной формы и не выступают за передние углы переднеспинки (апоморфия), глазки отсутствуют (апоморфия), антенны четырехчлениковые, укороченные и почти целиком скрытые на нижней стороне тела (апоморфия), переднеспинка без листовидного расширения у передних углов (апоморфия) и с выемчатым задним краем, оставляющим щиток полностью открытым (плезиоморфия), перепонка надкрыльев более чем с пятью ячейками (апоморфия), передние ноги направлены вперед и более или менее хватательные с неравномерно развитыми члениками лапок, средние и задние ноги стали более уплощенные и несколько длиннее передних (апоморфия), яйцеклад в основном сходен с таковым протохтерид, пищеварительная система с более или менее длинным пищеводом, раздельной средней кишкой (апоморфия), коротким шлорусом, двухраздельной задней кишкой (плезиоморфия), слюнные железы вытянутые, мальпигиевы сосуды из двух пар длинных изогнутых трубочек, вершины которых свободные (апоморфия), репродуктивная система самцов и самок, по-видимому, аналогична таковой протохтерид.

В дальнейшем предковые формы непиидей становились более крупными (до нескольких сантиметров) и вели в основном освоение глубоких вод в результате активизации преследования добычи и появления способности к плаванию, нектонные формы послужили развитию второго основного направления — белостоматидного (Belostomatidae). Становление белостоматидной группы сопровождалось прежде всего приобретением максимальной величины тела для всех непиидей (до 6 см у ископаемых и до 11 см у современных форм), некоторым увеличением выпуклых глаз, приобретших эллипсоидную форму и достигших передних углов переднеспинки; укорочением клавуса (кроме *Stygeonerinae*) и соответственно клавального шва (*commissura clavi*) приблизительно до длины щитка; преобразованием ячеек перепонки надкрылий в параллельные жилки и уплощение средних и задних ног у большинства форм.

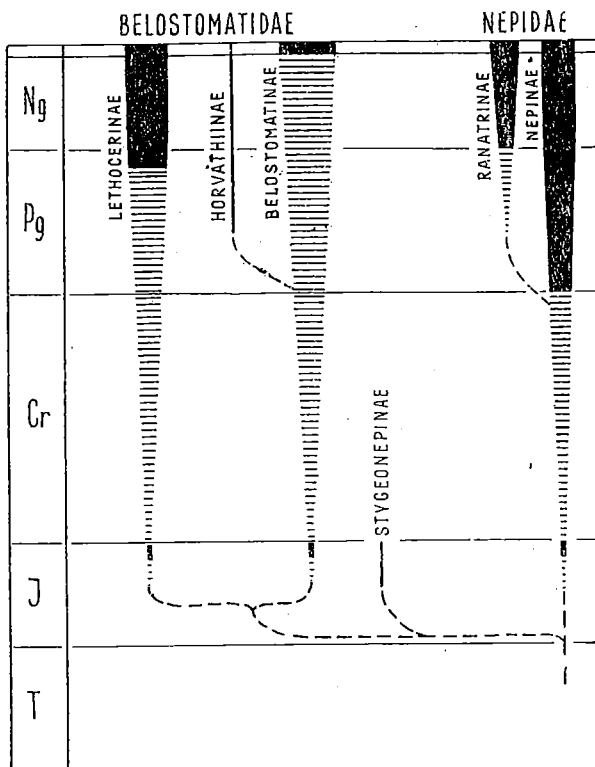


Рис. 116. Геологическое распространение и схема предполагаемых филогенетических отношений надсемейства Nepoidea

Во второй половине юры среди непойдей белостоматидного направления обособились быстроплавающие *Stygeoperinae* с ясно выраженными чертами крайней специализации: сильно уплощенные веслообразные задние ноги, тонкие и длинные средние ноги, приспособленные, вероятно, для прикрепления к субстрату, подобно современным *Corixidae*, а также сильно развитые своеобразные хватательные передние ноги и своеобразное удлинено каплевидное тело. Вместе с тем эта форма сохранила некоторое число плезиоморфий: как длинный клавальный шов и относительно небольшие выпуклые глаза. По-видимому, одной из основных причин вымирания *Stygeoperinae* явилось неразрешение внутреннего противоречия между локомоцией и хищным способом питания; т. е., с одной стороны, возможность относительно быстрого (но кратковременного!) плавания, а с другой — потребность в настигании быстроплавающей (длительной по времени) добычи. Действительно, у *Stygeonepa foersteri* sp. n. длинные задние плавательные ноги с удлинненными бедрами и веслообразными лапками при сильно укороченных голеньях не позволяли работать с большой частотой и тем самым не обеспечивали достаточного поступательного движения по принципу сопротивляемости.

В дальнейшем развитие белостоматидной ветви пошло по линии образования быстроплавающих форм в виде отдельного и обширного семейства *Belostomatidae* при сохранении менее подвижных и медленноплавающих форм морского рода *Mesonepa*, обладавших слабо уплощенными и довольно длинными средними и задними ногами (особенно голеньями), сильно развитыми передними хватательными ногами и менее развитым жилкованием (непидного типа). В связи с быстрым плаванием средние и задние конечности у большинства *Belostomatidae* стали укороченными и более уплощенными, причем в основном за счет появления и развития

продольного ребра по всей длине голени снаружи (которое мы хорошо можем наблюдать у юрских *Mesonera primordialis* Germ. из подсемейства Belostomatinae и непосредственного расширения лапки с образованием плавательных волосков в виде густой короткой щетки на внутренней стороне голени и лапок. Однако в дальнейшем у представителей *Mesobelostomum deperditum* Germ.— другого юрского подсемейства Lethocerinae, обособившихся, по-видимому, от каких-то Belostomatinae, сохранилась сильно шероховатая и местами даже бугристая дорзальная поверхность тела, что, вероятно, сильно затрудняло быстрое плавание, и они вымерли еще в мезозое.

Более успешного развития достигли кайнозойские Belostomatidae (Lethocerinae, Horvathiniinae и Belostomatinae), у которых наряду с постепенным развитием плавательных ног произошла гидродинамически окончательная выработка тела с приобретением гладкой поверхности, удобной для быстрого плавания.

Особый интерес для морфогенеза и филогенеза непоидей представляет срединная борозда на стернитах брюшка, разграничивающая парастерниты и латеротергиты. У многих современных форм на этом месте проходит складка (Nepinae), которая исчезает у наиболее специализированных представителей (Ranatinae) за счет втягивания парастернитом под латеротергиты (рис. 53, б). Иным путем произошло исчезновение упомянутой борозды у современных белостом: в результате постепенного слияния парастернитов с собственно стернитами, с одной стороны, и сильного расширения — с другой.

Рецентные Belostomatidae представлены тремя различными по объему подсемействами: Lethocerinae, Belostomatinae и Horvathiniinae, из которых Lethocerinae признаются исходными, а Horvathiniinae занимают промежуточное положение между ними и Belostomatinae (Menke, Lauck. 1961). Анализ признаков, характеризующих эти подсемейства, показал, что Lethocerinae и Horvathiniinae вместе с Belostomatinae не связаны друг с другом непосредственно и лишь происходят, вероятно, от общего предка, который имел явственно выраженные срединные борозды по всей длине брюшка и довольно узкие латеротергиты.

Действительно, у Lethocerinae и Horvathiniinae практически отсутствуют явственные синапоморфии (кроме единственного апоморфного признака — пальцеобразных выступов на втором и третьем члениках антенн, что, наиболее вероятно, является конвергенцией. В то же время многие из проанализированных признаков являются либо симплезиоморфными (четырёхчлениковые антенны, наличие срединной складки на вентральной стороне брюшка, расположение дыхалец на латеротергитах, длина сифона), либо представляют аутапоморфии как для Lethocerinae (четвертый членик антенн с выростами, задняя голень и лапка уплощены и расширены, складка латеротергита подходит к вершине генитальной пластинки), так и для Horvathiniinae (двухчлениковые лапки, слитые вентральный дивертикул и фаллосома, широкие латеротергиты и т. п.)

Срединная складка на вентральной стороне брюшка, послужившая причиной более тесного сближения Lethocerinae и Horvathiniinae друг с другом, представляет собой плезиоморфию. В то же время имеющиеся синапоморфии связывают Horvathiniinae с Belostomatinae, а не с Lethocerinae. Синапоморфии Belostomatinae и Horvathiniinae явственные и определенные (двухчлениковые лапки, дорзально слитые друг с другом, широкие латеротергиты, выросты восьмого сегмента, образующие дыхательный сифон, сильно укорочены и раздвинуты, вентральный дивертикул и фаллосома слитые). Однако *Horvathinia* по строению передних лапок очень похожа на *Diplonychus* (Belostomatinae), по структуре гениталий самцов — наиболее примитивные африканские роды подсемейства *Limnogeton* и *Hydrocyrius* (Belostomatinae).

Таким образом, от общепредковой формы произошли две основные ветви белостом: собственно белостоматидная (*Lethocerinae*), характеризующаяся частичным слиянием (начиная с первых стернитов) паратергитов и латеротергитов при сохранении узких латеротергитов с погранично расположенными дыхальцами, и общebelостоматидная (*Horvathiinae* + *Belostomatinae*), которая также имеет частично слившиеся пара- и латеротергиты, но со значительным расширением последних (дыхальца занимают прежнее положение — пограничное). В дальнейшем произошло обособление *Belostomatinae* за счет большего расширения латеротергитов и слияния границы последних с частично редуцированной срединной бороздой (*Limnogeton*, *Hydrocyris*) или, возможно, путем ее простой редукции (*Diplonychus*).

Наряду с возникновением и развитием нектонных форм в мезозое происходило также освоение донной поверхности. Эти формы вели в основном бентосный образ жизни в новых более глубоких и часто проточных водах, где требовалось более устойчивое положение тела с надежным прикреплением к субстрату. Это привело у части непеидей к постепенному увеличению вентральной поверхности тела, соприкасающейся с дном водоемов за счет постепенного расхождения тазиков ног и, как следствие этого процесса, выпячивания стернальной области груди наружу. Такая крупная перестройка организма, по-видимому, заняла весь лейас, в течение которого эти древние мезозойские непеидей вели более или менее хищно-подстерегающий образ жизни, нападая главным образом на малоподвижные животные организмы. Они характеризуются уменьшением глаз с преобразованием их в шаровидную форму; у некоторых, кроме того, возникает редукция жилкования надкрылий и образуется ячеистая сетка на перепоночке. Это эволюционное направление дало представителей семейства *Nepidae*, наиболее ранние формы которого появились, вероятно, в лейасе. В юрское время в связи с увеличением водных пространств и развитием водной растительности у непеидей, уже ставших к тому времени целиком бентической группой, появилась возможность осваивать новые, часто значительно более глубокие места. У непеидной группы это привело к дальнейшему удлинению ходильных средних и задних ног, окончательному преобразованию у большинства форм передних ног в хватательные, а также последующему развитию дыхательной системы.

Потомки древних водяных скорпионов дожили до современной эпохи в виде относительно равных по объему подсемейств: апоморфного *Nepinae* и еще более апоморфного *Ranatrinae*. Морфологический процесс перехода от первого ко второму можно наблюдать на современных родах, составляющих эти подсемейства. Развитие водных скорпионов подсемейства *Ranatrinae* пошло по линии сужения тела и приобретения настоящей палочковидной формы, сопровождавшимися дальнейшим процессом слияния стерно-плевральных областей груди, необычайным удлинением и развитием вертлугов и бедер передней пары ног при недифференцированном состоянии брюшных стернитов. В результате такого преобразования передние ноги были далеко вынесены вперед за голову, причем движение ног при схватывании добычи стало подобно движению передних ног богомолов. Начальными формами современного специализированного подсемейства водяных палочников (*Ranatrinae*) следует считать австралийских *Austroperini*, отошедших, несомненно, от наиболее специализированных синапоморфных водяных скорпионов (*Nepinae*) трибы *Curictini*. Эти трибы практически мало отличаются друг от друга, и различия в признаках, разделяющих два подсемейства — соотношение ширины головы и переднего края переднеспинки, длина тазиков ног, строение передних ног, стернальная часть брюшных сегментов и формы тела — наименее резки.

Наиболее древним достоверно известным ископаемым насекомым — представителем настоящих водных скорпионов (*Nepidae*) — следует считать пока верхнеюрского *Laccotrephes incertus* Y. Pop. из зольнгофенских сланцев Западной Европы. Представители другого подсемейства *Rapatrinae* в ископаемом состоянии не известны.

ФИЛОГЕНЕЗ НАДСЕМЕЙСТВА GELASTOCOROIDEA

После отхождения водных непицей от общепредковых протоохтерид от последних отделилась новая близкородственная литоральная группа — надсемейство *Gelastocoroidea*.

В настоящее время эта небольшая группа литоральных клопов известна нам только по двум современным семействам *Ochteridae* и *Gelastocoridae*. Несмотря на их предположительно большую древность, достоверные ископаемые представители охтеридей до сих пор не обнаружены.

Процесс обособления литорального надсемейства *Gelastocoroidea* заключался в появлении следующих апоморфий: частичное слияние антеклипеальных склеритов с другими краниальными участками, уменьшение числа члеников лапок, сначала на передних, а затем на задних ногах до двух, асимметрии генитальных сегментов и гениталий у самцов, уменьшение величины просвета основных слюнных желез, окончательная утрата внутренней выстилки отделов задней кишки, удлинение и большое изгибание мальпигиевых сосудов, утрата семенного пузырька (*vesiculum seminalis*) в репродуктивной системе самцов.

Современное семейство *Ochteridae* в основном сохранило все черты предковых форм этого надсемейства: прогнатная голова, четырехчлениковые хоботок и антенны, свободные антенны, ходильные передние ноги, лапки ног 2—2—3, расставленные глазки, а также почти не изменившуюся основную структуру пищеварительной системы. Редукция антенн частично уже происходила, по-видимому, у древних охтеридных форм и была отмечена для современных представителей еще Ройтером (Reuter, 1910). Однако редукция здесь была незначительной и свелась к укорочению первого и второго члеников. Одновременно места прикрепления антенн переместились под глаза. Древние охтериды продолжали оставаться часто литоральными формами и в дальнейшем не дали каких-либо ветвей, кроме геластокоридной, сохранившись до настоящего времени без существенных изменений в тропических и субтропических областях земли.

Семейство *Gelastocoridae* несомненно родственно *Ochteridae* и представляет специализированную ветвь охтеридей. Их непосредственное происхождение от последних у большинства гемиптерологов не вызывает сомнения (Reuter, 1910; China, 1933, 1955; Miyamoto, 1961; Parsons, 1959, 1966). Первые геластокориды обосновались, по-видимому, в конце триаса — начале юры и были более тесно связаны с водой, посещая очень влажный ил и прибрежные лужи. В связи с этим они приобрели свой характерный внешний облик с сильно бугорчатой структурой. Хищный образ жизни способствовал появлению таких апоморфных признаков, как приобретение более гипогнатного положения хоботка, его сильное и утолщенное укорочение, достигающего лишь передних тазиков, преобразование ходильных передних ног в хватательные со слиянием лапки с голенью. Произошло также сближение простых глазков, некоторые изменения в пищеварительной системе, а также слияние второй пары гонапофизов яйцеклада самок. Редукция антенн, или, точнее, их укорочение, у геластокорид пошла дальше, здесь все четыре членика стали короткими и в спокойном состоянии целиком спрятанными в антенальную ямку

под глазами. Тодд (Todd, 1955) предположил, что причиной такого укорочения и расположения в особой ямке антенн явились или адаптация к закапыванию в ил, или приспособление к водным условиям. Для последнего предположения он указывает на единственный вид *Nerthra, martini* Todd, который был обнаружен как по берегам водоемов, так и непосредственно в воде. Однако подавляющая часть Gelastocoridae предпочитает жить вдоль рек и ручьев и других подобных местах. Пребывание упомянутого вида в воде (*Nerthra*) следует рассматривать как явление случайное, а не постоянное.

В настоящее время семейство Gelastocoridae представлено двумя монотипическими подсемействами, широко распространенными в тропических и субтропических зонах: Gelastocorinae и Nerthrinae. Анализ взятых нами подсемейственных признаков не подтверждает мнения Тодда (Todd, 1955) о большей примитивности подсемейства Gelastocorinae. Один из основных признаков, отличающих подсемейства — строение хоботка, апоморфен для Gelastocorinae (короткий и толстый хоботок), и ближе к предковому у Nerthrinae (более длинный и тонкий, слегка изогнутый кпереди). Это заставляет предположить, что скорее всего существовала общепредковая форма, у которой хоботок был такой же длины и ширины, как у Nerthrinae, но целиком прямой, свободный и направлен кзади. Аутопоморфии имеются как у Gelastocorinae (модифицированные антенны, особенно третий их членик, втянутый девятый стернит брюшка самцов, гениталии самцов асимметричны), так и у Nerthrinae, хотя и несколько в большей степени (передние ноги со слитыми голенью и лапками, снабженных одним коготком, асимметрия в ряде случаев абдоминальных сегментов самок, отдельные структуры пищеварительной системы). По числу видов Nerthrinae более чем вдвое (75 видов) превышают Gelastocorinae (немногим более 30 видов). Современное распространение двух подсемейств не позволяет говорить определенно о первичном распространении Gelastocorinae и Nerthrinae, а также о предположительном географическом обитании предковых форм.

ФИЛОГЕНЕЗ НАДСЕМЕЙСТВА CORIXOIDEA

Рис. 117

Наиболее трудной и практически сейчас еще не решенной задачей является проблема филогенетических отношений кориксидей. Гребляков отводили от Notonectidae (Handlirsch, 1906—1908; Reuter, 1910; China, 1933), от общего гидрокоризного ствола (Esaki, China, 1928; Ekblom, 1929), непосредственно от литорального ствола (Parsons, 1965), от Nepoidea (Parsons, 1959) и даже непосредственно от наземных групп полужесткокрылых (Srooper, 1938); многие гемиптерологи связывали их с наукоридным стволом (Kirkaldy, 1909; Sutton, 1951).

С нашей точки зрения, наиболее приемлемым вариантом является наибольшая филогенетическая близость гребляков с литоральной группой клопов. На это указывает целый ряд плезиоморфных признаков у Corixoidae. Например, как у Nepidae и Belostomatidae, так и у Corixidae гистологическое строение эпителия средней кишки одинаково, на основании чего была даже сделана попытка отвести последних от Nepoidea (Parsons, 1959). Крайне примитивное строение основных слюнных желез (широкий просвет с плоскими выстилающими клетками), кроме Corixidae, имеются только у Saldidae, стоящих в основании филогенетического древа всего подоотряда. Кроме того, наличие трех пар абдоминальных пахучих желез у нимф кориксид присуще только подотряду наземных клопов Cimicoidea. Необычайно специализированное строение отдельных органов Corixoidae (сильно развитая фильтрующая система

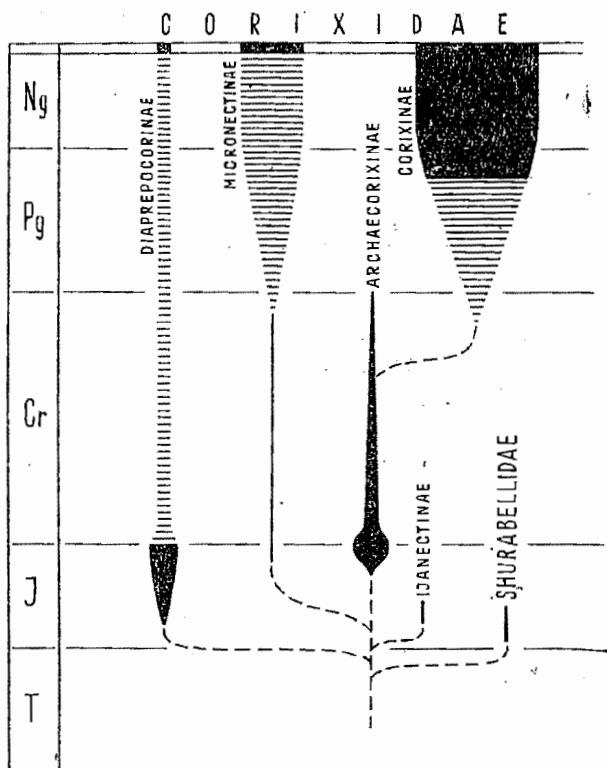


Рис. 117. Геологическое распространение и схема предполагаемых филогенетических отношений надсемейства Corixoidea.

глотки, ротовой аппарат и стридуляционная система) указывают на очень раннее отделение Corixoidea от основной массы водных полужесткокрылых. Наиболее раннее обособление гребляков подтверждается также палеонтологическими находками последних из лейасовых отложений азиатской части СССР (Shurabellidae).

История гребляков семейства Corixidae начинается с древнеюрских представителей семейства Shurabellidae и подсемейства Ijanectinae. Отделившиеся от литоральных протоохтеридных предков первые кориксидеи еще довольно сильно отличались от современных гребляков семейства Corixidae. В этом отношении особый интерес представляют наиболее древние и, по-видимому, примитивные среднеазиатские Shurabellidae из нижней юры. У этих клонов предналичник еще не был слит с окружающими его склеритами и расширен подобно рецентным Corixinae и Micronectinae, жилкование их надкрылий частично сохранилось, а задние ноги не уплощены и покрыты очень длинными плавательными волосками. По внешнему виду они напоминают современных Micronectinae. Однако филогенетические взаимоотношения юрского кориксидного семейства с настоящими гребляками остаются пока проблематичными и подробное их обсуждение в настоящий момент вряд ли имеет смысл. Единственно, что с достоверностью можно указать — это на апоморфное состояние расширенного участка переднего края надкрылий у Shurabellidae при наличии общей плезиоморфной структуры представителей этого семейства.

То же самое можно сказать и о другом раннеюрском кориксидном подсемействе настоящих гребляков (Corixidae) Ijanectinae. Подобно Shurabellidae представители Ijanectinae также имели сильно расширенный передний край надкрылий, но уже с явственной нодальной бороздой. Видимо, такой сильно расширенный и уплощенный передний край крыла у наиболее древних представителей Corixoidea следует рассмат-

ривать как один из прототипов эмболиумного канта более поздних гребляков, в частности *Micronectinae*. Такое строение надкрылий при дальнейшей активизации плавания и соответственном преобразовании совершенно не уплощенных задних гребных ног (*Shurabellidae*) с длинной щеткой плавательных волосков и сильно уплощенные ноги с короткой щеткой волосков, по-видимому, послужило одной из причин их вымирания.

У крайне специализированных современных *Corixidae* предналичник (*anteclypeus*) необычайно сильно расширен и полностью слит с окружающими его склеритами головы, кроме того, у них наблюдается редукция жилкования и развитие стридуляционных органов. В настоящее время кориксидеи представлены только двумя богатыми видами подсемействами *Corixinae* и *Micronectinae*. С ранней юры нам известны древнеюрские представители примитивных подсемейств *Archaeocorixinae* и *Diaprepocorixinae*, немногочисленные формы последнего дожили до наших дней на самом юге Австралийской области в виде единственного рода *Diaprepocoris*. Однако в геологическом прошлом существовало несколько родов, из которых нам известно два: *Gazimuria* из нижней юры Восточного Забайкалья и *Karataviella* из верхней юры Южного Казахстана. Гребляки подсемейства *Archaeocorixinae* существовали только в мезозойскую эру (начиная с верхней юры) и известны нам только по четырем родам: *Archaeocorixa* из верхней юры Южного Казахстана, *Diapherinus* и *Baissocorixa* из нижнего мела Забайкалья и *Mesosigara* из верхнего мела Хабаровского края. Представители собственно кориксид (*Corixinae*) известны только начиная с палеогена.

На основании систематической обработки ископаемых кориксид, морфологического изучения целого ряда современных форм, а также, по литературным данным, мы делаем попытку наметить некоторые основные морфологические процессы, происходившие в течение исторического развития семейства *Corixidae*.

Клопы семейства *Corixidae* занимают несколько изолированное положение среди остальных современных водных клопов инфраотряда *Nerotoptera*. Это связано, в первую очередь, с особым способом питания: альгофагией и детритофагией наряду с хищничеством. Приспособлением к питанию водорослями и детритом (в основном в иле) послужила большая перестройка отдельных частей тела — в первую очередь головы и передней пары ног. Как известно, у полужесткокрылых преобладает прогнатический тип головы, т. е. ротовые органы направлены вперед при горизонтальном или немного опущенном вниз положении головы. Однако в связи с добыванием пищи со дна водоемов в процессе эволюции положение головы приобрело другое направление: рот и хоботок сначала опустились вертикально вниз (гипогнатный тип), а потом в процессе дальнейшего развития указанные части вместе с головой стали обращенными косо назад и вниз, т. е. приобрели опистогнатное положение. При сохранении общего плана строения ротовых органов у *Corixidae* хоботок сильно укоротился и в спокойном состоянии скрыт под верхней губой. В свою очередь, верхняя губа сильно разрослась и покрылась внутри волосками и щетинками, значение которых сводится к фильтрации различных частиц, попавших в глотку. Необычному для водных клопов способу питания соответствовала также модификация передних ног, а именно: слияние члеников лапок в один, развитие на них системы волосков и щетинок и уплощение ног в целом. Во время добывания пищи гребляк прочно закрепляется средними ногами за дно подобно якорям, задними ногами удерживает свое тело в горизонтальном положении, передними ногами быстро совершает вращательные движения, взмучивая тем самым субстрат и подхватывая поднятые частицы и мелкие организмы (Benwitz, 1956).

Первичными для водных клопов, как и для всего отряда клопов, следует считать зоофагию (хищничество) и переход к какому-либо другому способу питания несомненно явление вторичное (апomorphicное). В данном случае переход к питанию водорослями и органическими остатками резко расширил сферу питания по сравнению с облигатным хищничеством и максимально снизил конкуренцию со стороны других хищных водных клопов. Это, в свою очередь, дало толчок мощному развитию и распространению кориксид, захвату новых экологических ниш и появлению новых многочисленных форм. В настоящее время это самая многочисленная и процветающая группа среди современных водных полужесткокрылых, насчитывающая свыше 500 видов; причем отдельные роды по объему являются одними из самых крупных родов среди всех Heteroptera. Например, род *Micronecta* имеет больше 100 видов, а род *Sigara* (sensu lato) — несколько сотен видов.

Наличие такого большого числа видов в одном роде обусловилось появлением особого изолирующего механизма. У ♂♂ гребляков широкое распространение получила характерная система стридуляторов на шестом тергите брюшка (стригили) и на передних ногах, возникших независимо друг от друга. По мнению автора (Попов, 1963), стридуляционный орган на брюшке появился значительно раньше и представляет собой системы двигающихся друг относительно друга гребешков, трение которых создает различной частоты звук. Форма, число и размеры гребешков варьируют очень сильно. Особенно сильно отличается по строению стригилей представители реликтового подсемейства Diapregosorinae, где они состоят лишь из двух простых зазубренных пластинок (рис. 118, б). Гребляки двух других подсемейств Corixinae и Micronectinae имеют сходное между собой строение стригилей на брюшке (рис. 118, а). Представители наиболее многочисленного подсемейства кориксид Corixinae в процессе исторического развития выработали дополнительный стридулирующий механизм на передних бедрах и лапках, состоящий из многочисленных зубчиков. Процесс образования зубчиков на передних лапках, имеющих вид лопаточки (рис. 119), в процессе исторического развития шел через возникновение системы волосков и щетинок, которые постепенно превращались в мелкие стридуляционные зубчики, расположенные в один ряд. Этот единственный ряд зубчиков, в свою очередь, распадался на два ряда путем резкого изгиба в своей средней части на первой стадии и исчезновение зубчиков на месте изгиба. Образовавшиеся два ряда раздвигаются дальше (рис. 119, д, е). Существовал, по-видимому, другой способ образования второго путем удлинения имеющегося ряда стридуляционных зубчиков вдоль дистального края лопаточки (см. рис. 119, ж, з) и потери части зубчиков в ее апикальном конце. Изменчивость величины, количества, формы и расположения стридуляционных зубчиков, даже в случае однородности, на лапках и бедрах практически неисчерпаемы и гораздо выше стригиля на брюшке. Преимущество такого рода стридуляторов перед брюшным стригилем очевидно. При развитии ножных стридуляторов у некоторых современных родов стригиля на брюшке частично редуцированы, как, например, в подроде *Vermicorixa* (*Sigara*) или у рода *Morphocorixa*. Стригиль представлен здесь только лишь в виде так называемой стригильной ножки. В данном случае стригиль полностью отсутствует, как, например, у *Callicorixa*, *Neocorixa* или частично у *Neosigara*. Имеются также случаи отсутствия обоих типов стридуляторов, например, у относительно примитивного среди Corixinae рода *Cymatia*. Не исключено, что в данном случае брюшной стригиль и тем более ножные стридуляторы могли не возникать совсем. Основная масса настоящих современных гребляков еще сохранила тот и другой тип стридуляторов. Обращает на себя также внимание факт возможного участия в стридуляционной деятельности генитального аппарата самцов. Так,

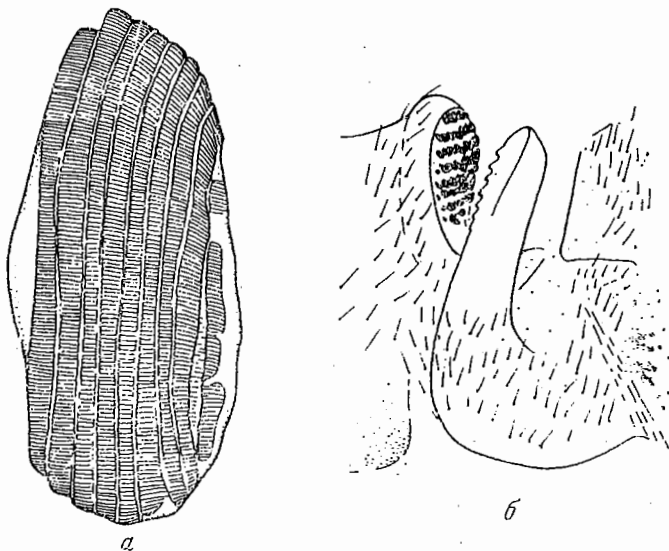


Рис. 118. Стригили Corixoidea, соврем.

а — *Corixa punctata* Ill (Corixinae); б — *Diaprepocorisia zealandiae* Hale (Diaprepocorinae) (а — Пуассон, 1957; б — Янг, 1962)

Митис (Mitis, 1935) указывает, что в стридуляции могут участвовать отдельные части гениталий самцов, в частности парамеры и пеннис, например в родах *Sigara* и *Micronecta*. Причем, у *Sigara* парамеры выступают в роли плектрума, а у *Micronecta* (в связи с большим удалением стригиля от гениталий) парамеры непосредственно несут функцию дополнительного стригиля. Как видно из приведенных рисунков в данной работе, а также по многочисленным наблюдениям проф. А. Врублевского на левом парамере (иногда даже в основании правого парамера) греблячков имеются маленькие поля с мельчайшими хитиновыми зубчиками. Причем, у *Micronecta* такие поля находятся иногда и на стернитах 8-го сегмента. Вся эта система (левый с зубчатым участком парамер, правый крючковидный парамер, отросток 9 сегмента с чешуйчатым вершинным краем и зубчатые поля 8-го сегмента), по-видимому, действительно несет также и функцию стридуляции. Особенно это, видимо, справедливо для очень мелких *Micronectinae* с большим количеством видов в роде и относительно слабо развитой стридуляционной системой.

Таким образом, основной процесс половой изоляции видов в подсемействе *Corixinae* пошел по пути развития и совершенствования стридуляционного аппарата передней пары ног. В другом подсемействе, *Micronectinae*, этот процесс выработки средств изоляции задержался на уровне существования брюшных стригилей, а также, по-видимому, при помощи отдельных частей генитального аппарата самцов. *Micronectinae* состоит из 4 родов: три близких рода распространены в Старом Свете и один изолированный род — в Новом Свете. Главная особенность единственного американского рода *Tenagobia* — отсутствие стридуляционного механизма на брюшке, столь характерного для трех остальных родов (*Micronecta*, *Synaptonecta* и *Micronectella*).

Вероятность вторичного исчезновения стригиля, возникшего уже в качестве изолирующего полового механизма без какой-либо аналогичной компенсации, например стридуляционной системы зубчиков, как это имеет место у вышеупомянутых *Callicorixa*, *Neocorixa* и некоторых других родов в подсемействе *Corixinae*, вряд ли возможны. Поэтому следует признать отсутствие стригиля в качестве плезиоморфного состояния у

американского рода *Tenagobia*. Кроме того, только у этого рода щиток сильно развит и почти совсем не прикрыт переднеспинкой, подобно примитивным современным греблякам из австралийского подсемейства *Diaprerocorinae*, принимаемых за одну из возможных исходных форм всех существующих *Corixidae*. Отсутствие брюшного стригиля у одного из родов *Micronestinae* позволяет сделать весьма существенные выводы для истории развития семейства гребляков. Во-первых, все вышесказанное говорит о том, что обособление представителей *Micronestinae* от анцестральных форм основного ствола *Corixidae* произошло уже очень давно, во время существования в начале мезозоя сухопутной связи с американским континентом, когда расселившиеся предковые формы *Micronestinae* еще не имели никаких стридуляционных механизмов. Во-вторых, представители рода *Tenagobia* являются остатками древних *Micronestinae*, изолированных в течение мезозоя и всего кайнозоя, которые так и не выработали какого-либо стридуляционного аппарата в отличие от микронект Старого Света. Географическое распространение большинства современных видов рода *Tenagobia* на американском континенте (14 видов из 16 в Южной Америке и только 2 в Сонорской подобласти Северной Америки), по-видимому, отражает их анцестральное состояние. Наконец, у третьего реликтового подсемейства *Diaprerocorinae* брюшной стригиль иного строения и состоит из пары движущихся пластинок (см. рис. 1186), способных издавать, вероятно, весьма ограниченные по амплитуде звуки.

Наличие столь характерной для гребляков асимметрии брюшных сегментов у ♂♂, в первую очередь, связано с развитием брюшного стригиля. У австралийских реликтовых гребляков рода *Diaprerocoris* асимметрия брюшка очень незначительная наряду с очень упрощенным строением стригиля.

Определенный интерес представляет также проблема восприятия звуковых волн у полужесткокрылых, в частности у водных клопов, что, несомненно, в дальнейшем поможет выяснению эволюционных путей развития клопов в целом. Так, у гребляков возможным воспринимающим местом звуковых колебаний у обоих полов может служить пространство, наполненное воздухом под эпимерами среднегруди (epm_2). У многих *Corixidae* эта плевральная область наиболее тонкая, часто почти прозрачная и очень гибкая. По-видимому, при волновых колебаниях эпимеры могут вибрировать подобно гибкой мембране. Однако это еще требуется проверить экспериментально.

У многих водных полужесткокрылых жилкование надкрылий сильно редуцировано: особенно сильно у *Corixinae*. При систематической обработке ископаемых гребляков, хранящихся в Палеонтологическом институте, а также просмотре целого ряда современных форм из различных районов Земли автору удалось проследить процесс относительного изменения и редукции основных жилок надкрылий и построить их морфологический ряд, начиная с юрских форм.

Появление и особенно формирование эмболиумного канта и эмболиума надкрылий сопровождалось постепенным исчезновением жилкования путем сдвигания основных жилок R и M вперед к Sc (*Archaeocorixa*) и в дальнейшем эволюционном процессе слияния их с последней, а также в ряде случаев частной редукции. У одних из древнейших юрских ископаемых гребляков настоящей кориксидной ветви — *Archaeocorixa lata* Y. Pop. — (*Archaeocorixinae*) и другой ветви — *Gazimuria scutellata* Y. Pop. (*Diaprerocorinae*), основные жилки расположены веерообразно и не сближены к переднему краю надкрылий. Однако у более поздних мезозойских (меловых) — *Baissocorixa jaczewskii* Y. Pop., *Diapherinus ornatipennis* Y. Pop. и *Mesosigara kryshstofovichii* Y. Pop. (*Archaeocorixinae*) жилкование уже несколько сдвинуто вперед с частичным слиянием и редукцией R и M с Sc. Причем в каждом роде процесс постепенного слияния основных

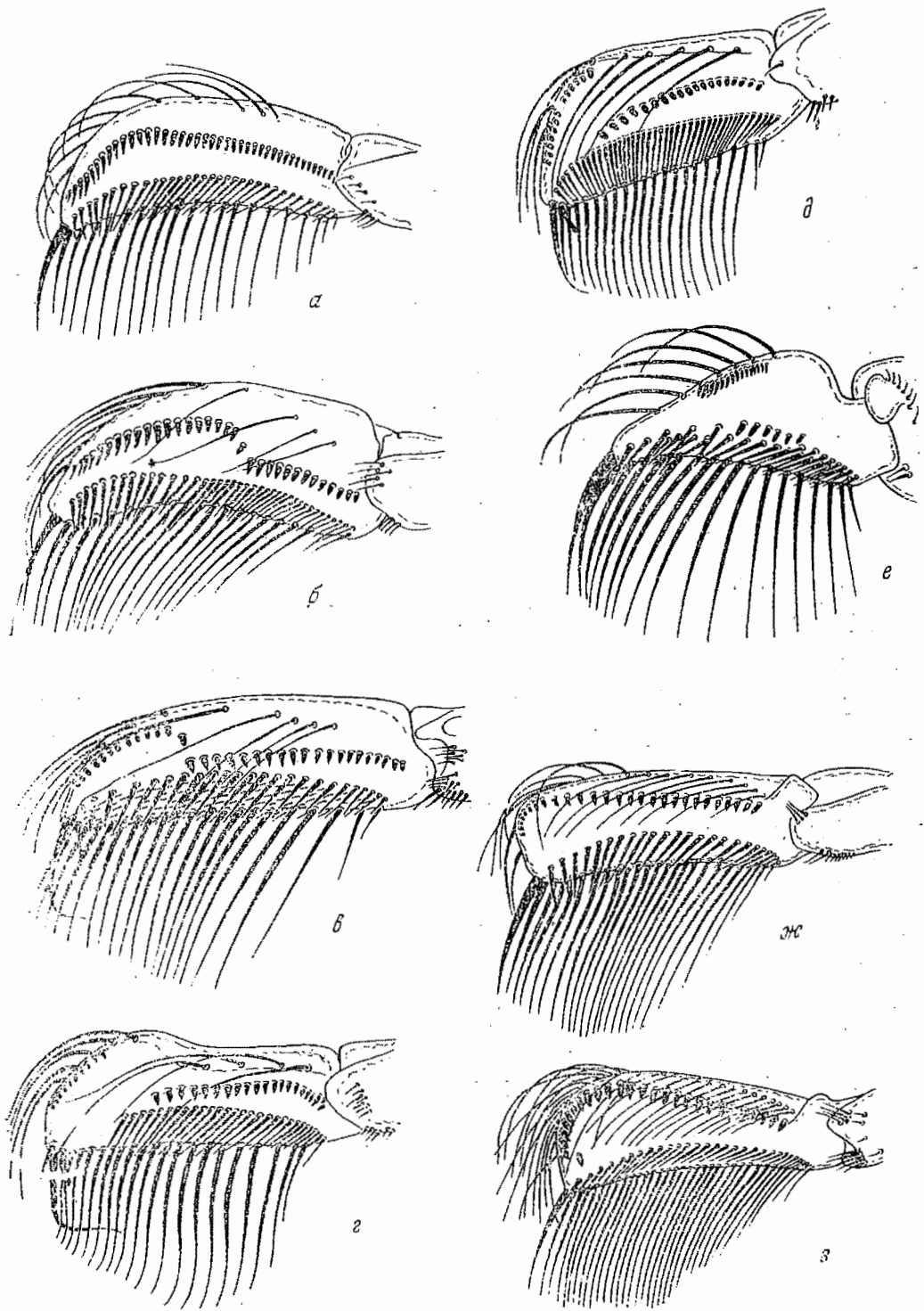


Рис. 119. Передние лапки Corixidae (Corixinae) с системой стридуляционных зубчиков (а—з)

жилок происходил по-своему, так у *Baissocorixa jaczewskii* Y. Pop. (см. рис. 81, б) Sc и R слиты в базальной части надкрылий, M и Cu разделены лишь после отхода единой ветвью от основного ствола Sc + R, а затем M в дистальной половине сливается с R. У *Diapherinus ornatipennis* Y. Pop. (см. рис. 81, а) обособленная жилка, R и M слиты в дистальной половине надкрылий, одновременно M остается еще слитой с Cu в базальной части, переходя в общий ствол у самого основания надкрылий. Что касается анальных жилок A₁ и A₂ у обоих обсуждаемых видов, то они еще полностью сохранились, хотя у *Baissocorixa* эти жилки менее отчетливые. У верхнемелового гребляка *Mesosigara kryshstofovichi* Y. Pop. (рис. 82а) Sc и R слиты на всем протяжении, слияние жилки M аналогично с таковым у *Baissocorixa*, анальные жилки уже полностью отсутствуют. Однако уже в юре существовали специализированные формы с почти полностью редуцированным жилкованием, как, например, *Karataviella brachyptera* В.-М. Эволюция этих гребляков, относимых автором к подсемейству Diapтеросоринае, пошла по пути только редукации жилкования, который исключал появление эмболиумного канта и соответственно развитие эмболиума. Такой способ морфогенеза надкрылий для гребляков, видимо, оказался гидродинамически не совсем выгодным и эти, и аналогичные им формы, лишённые эмболиума, прекратили свое существование.

Итак, у мезозойских кориксид (Archaeocorixinae), начиная с верхней юры происходил процесс сдвигания основных жилок R и M к переднему краю надкрылий почти одновременно по всей группе, с постепенным образованием эмболиумного канта. Однако настоящего эмболиума или эмболиумного канта, еще не было, хотя у *Diapherinus ornatipennis* Y. Pop. уже наметилась продольная борозда в виде слабого поперечного надлома. Таким образом, в основном кориксидном стволе (Archaeocorixinae и Corixinae) эмболиум совсем не был выражен у большинства представителей мезозойских форм (*Baissocorixa*, *Mesosigara*), нодалная борозда появилась первично у *Diapherinus*. Дальнейший процесс формирования эмболиумного канта надкрылий удалось проследить на кайнозойских гребляках *Diacorixa miocaenica* Y. Pop. из Средней Азии и *Sigaretta florissantella* Cock. из Северной Америки. У первой формы жилки R и M уже окончательно слились и вместе с субкостальной принимают участие в образовании эмболиумного канта. Однако нодалная борозда еще отсутствует. Кубитальная жилка выражена слабо и представлена в виде остаточной жилки. У североамериканского гребляка из Флориссанта сдвиг и редукация жилок практически уже окончательно сформировались в хорошо выраженный эмболиумный кант. Посткубитальное поле уже хорошо выражено у мезозойского *Baissocorixa jaczewskii* Y. Pop. Вместе с тем у западноевропейского гребляка *Corixa rhenana* Statz из верхнего олигоцена Ротта эмболиумный кант окончательно сформирован и жилкование максимально редуцировано подобно современным формам. Нодалная борозда также отсутствует, наряду с еще сохранившейся анальной жилкой на клавише.

Таким образом, у водных клопов семейства Corixidae процесс редукации жилкования сводится к образованию эмболиума или эмболиумного канта, возникающего за счет как перемещения основных жилок R и M и с последующим слиянием с Sc в единую жилку (ребро эмболиумного канта), так и частичной редукации. Вследствие этого процесса происходит резкое обособление костального поля и изменение его положения на вертикальное в передней части надкрылий. Появление нодалной борозды (эмболиума) в основном кориксидном стволе было явлением более поздним, т. е. сначала образовался эмболиумный кант, а затем нодалная борозда, которая у разных групп появилась в разное время. В диапрекоридном стволе процесс слияния основных жилок остался незакон-

ченным и сохранил такое состояние еще с мезозойского времени, по-видимому, также из-за очень раннего появления подальной борозды в этот же период. Кубитальная жилка исчезает последней, прекубитальное поле также принимает частично вертикальное положение, причём у основания надкрылий оно наиболее расширено.

Оценка в смысле синапоморфности основных отличительных признаков подсемейств сильно затруднена, так как скорость этих процессов для каждого подсемейства может быть различная, сходное состояние может достигаться не одновременно, и соответственно та или иная синапоморфия может быть конвергентной. Так, если предположить, что в процессе исторического развития скорость образования эмболиумного канта у *Corixinae* и *Micronectinae* различна и разновременна, то этот признак вряд ли может быть полезным для определения филогенетического родства. То же самое может происходить и с прикрытым положением щитка (*scutellum*), появлением стригилей и присутствием явственной перепоночки надкрылий. Трудности вызываются также отсутствием достоверных палеонтологических находок настоящих *Micronectinae*.

Несмотря на это, мы все же попытаемся дать приблизительную картину филогенетического развития семейства *Corixidae*. Эволюция гребляков основана, главным образом, на активизации плавания, а также на появлении и развитии фитофагии. Становление и развитие гребляков пошло по двум основным направлениям, связанным с различным, на наш взгляд, образованием эмболиумного канта.

Первое направление характеризуется значительным расширением переднего края надкрылий с сохранением его уплощенного состояния у ранних форм (*Shurabellidae* и *Ijanectinae*). В дальнейшем часть форм, отделившихся от общего ствола этого направления (*Shurabellidae* + *Ijanectinae*) постепенно преобразовали расширенный участок крыла в более узкий край, принимая более или менее вертикальное положение по отношению ко всей плоскости надкрылий, т. е. образуя настоящий эмболиумный кант. При этом процессе происходила постепенная редукция основных жилок, приведшая в конечном счете к полному их исчезновению. В то же время переднеспинка оставалась сильно поперечной, составляя полностью открытым щиток (*scutellum*). Так появились современные *Micronectinae*. Причем представители Западного полушария (*Tenagogobia*) сохранили в основном такой облик, в то время как микронекты восточного полушария (*Micronecta*) приобрели более измененный вид — обособленный подальной бороздой эмболиума более или менее разросшаяся переднеспинка, развитие особой стридуляционной системы (стригилей) на тергитах брюшка. Все это так же должно подтверждать высказанную выше нашу точку зрения о раннем обособлении *Micronectinae* еще во время существования Гондванского материка, более примитивном состоянии американских членов этого подсемейства и сходства последних с австралийскими представителями реликтовых *Diargrocoringinae*, сохранивших неразвитый эмболиумный кант.

Второе эволюционное направление развивалось по линии образования эмболиумного канта (процесс образования см. выше), а также, по-видимому, брюшного стригиля, при котором часть форм, видимо, в течение юры обособилась в самостоятельные подсемейства *Archaeocorixinae* и *Diargrocoringinae*. При этом одна часть кориксид еще только начинала (*Archaeocorixa*) или продолжала (*Diapherinus*, *Baissocorixa*) этот процесс, который заканчивался, очевидно, в самом конце мелового периода (*Mesosigara*) — начале палеогена. Причем наряду с этим происходил процесс разрастания переднеспинки и прикрытия ее задним концом щитка, а также появление асимметрии брюшка самцов в связи с развитием брюшных стригилей. В палеогене, вероятнее всего, и произошло обособление подсемейства *Corixinae*, одни из первых представителей которого (*Diacori-*

жа) еще имели не сильно развитый эмболиумный кант. Дальнейшее развитие стридуляционной системы на передних лапках в качестве основного изолирующего полового механизма, а также усовершенствование эмболиумного канта (см. выше), определявшее гидродинамическое улучшение поверхности надкрыльев, способствовало быстрому увеличению многообразия этого подсемейства и наряду с выработкой фитозоофагии определившее весь дальнейший бурный расцвет этого подсемейства. В другой части гребляков этого направления сохранилось более или менее анцестральное состояние строения тела: совершенно не развитая переднеспинка и вследствие этого полностью свободный щиток, неполная, хотя и значительная редукция жилкования и соответственно практически совсем не развитый эмболиумный кант в виде очень узкого края, почти симметричное брюшко самцов и, наконец, простые глазки на темени. В то же время представители Diartherosorinae выработали свой, по иному устроенный аппарат на тергитах брюшка (см. выше), что позволило наряду с приспособлением к фитофагии сохраниться до настоящего времени.

ФИЛОГЕНЕЗ НАДСЕМЕЙСТВА NAUCOROIDEA

Рис. 120

Наукоридная ветвь, как показано выше, отделилась от основного охтеридо-наукоридного литорального ствола уже после обособления непидей и кориксидей. Это эволюционное направление водных клопов представлено единственным семейством Nausoridae, ископаемые представители которого известны уже с ранней юры.

По структуре пищеварительных органов наукоройдеи напоминают современные литоральные семейства непоморф и в особенности Gelastocoridae. Однако строение основных слюнных желез Aphelocheirinae указывает на промежуточное положение последнего между Ochteridae, с одной стороны, и Gelastocoridae — с другой.

Система семейства Nausoridae, современные представители которого в основном распространены в тропических областях, разработана слабо и палеонтологический материал по ним настолько скуден и отрывочен, что сейчас очень трудно достоверно оценить сходство и различие между некоторыми подсемействами. Апоморфные и плезиоморфные признаки распределены неравномерно и крайне мозаично и обычно характерны лишь для одного подсемейства. Например, для Aphelocheirinae характерен сильно разросшийся предналичник (апоморфия) и длинный, опистогнатный хоботок (плезиоморфия). У Stryphocricinae, наоборот, предналичник небольшой, плезиоморфный, а хоботок апоморфный, сильно укороченный и утолщенный. Поэтому наше описание их филогенеза неизбежно оказывается предварительным и неполным. Однако автором делается предварительная попытка создать приблизительную картину взаимоотношений и хода развития отдельных групп в ранге подсемейства и трибы.

По числу выделенных подсемейств — это одно из больших по объему семейств инфраотряда непоморф, по предложенной выше классификации насчитывается 5 подсемейств, которые различаются в основном строением головной капсулы и степенью развития хоботка. Одно из них — Sphaerodemopsinae, представлено только ископаемыми формами и четыре — современными, причем подсемейство Nausorinae известно, начиная с нижней юры.

Все Nausoridae образуют один более или менее единый конгломерат водных клопов, в котором можно предварительно выделить четыре группы генетически близких форм: наукоройдный, крифокрикоидный, потамокоройдный и афелохеироидный стволы. К первому относятся подсемейства Nausorinae и мезозойские Sphaerodemopsinae, ко второму — Stryphocri-

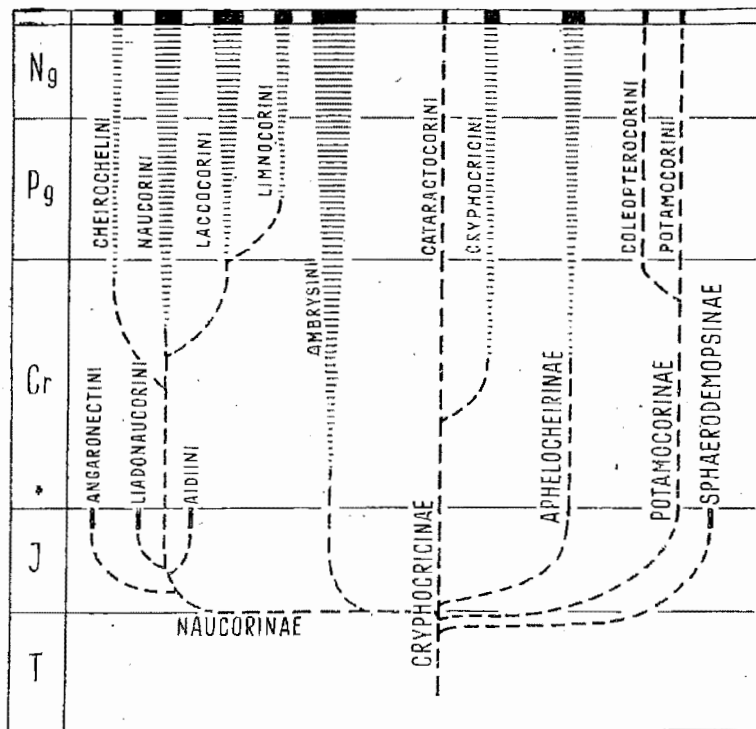


Рис. 120. Геологическое распространение и схема предполагаемых филогенетических отношений надсемейства Naucoroidea

синае, к третьему — Potamosorinae и к четвертому несколько обособленно стоящих Aphelocheirinae. Имеющиеся в настоящее время крайне отрывочные палеонтологические данные, к сожалению, не позволяют достоверно предполагать их предковую группу. Тем более что один из основных признаков — головная капсула, у ископаемых форм в подавляющих случаях не сохраняется. Основные направления филогенетического развития определялись, в первую очередь, развитием головной капсулы, степенью развития хоботка, а также стерно-плевральной области груди и брюшка в связи с приспособлением к разным типам дыхания.

Наиболее ясно выраженными плезиоморфными признаками обладают мезозойские Aidiini и Angaronectini в подсемействе Naucorinae, а также современные южноамериканские Potamosorinae, распространенные в восточном полушарии, Aphelocheirinae. Эти подсемейства обладают опистгонатным длинным хоботком, который достигает наибольшей длины у Angaronectini (Naucorinae) и Aphelocheirinae. Между тем непосредственной синапоморфной связи между этими группами нам обнаружить не удалось и надо полагать, что они не образуют монофилетической группы. Каждому из этих подсемейств свойственны свои апоморфии: у Aidiini (Naucorinae) — необычайно сильно расширены эпимеры заднегруди, у Angaronectini (Naucorinae) сильно утолщен и удлиннен хоботок, укорочены хватательные передние ноги с утолщенными бедрами и одночлениковой слитой с голенью лапкой, значительно уплощены задние плавательные ноги, у Potamosorinae — длинный хоботок, относительно слабо развитые, но уже приспособленные для хватания передние ноги с одночлениковыми лапками, щиток очень большой (Potamosorini), надкрылья сильно хитинизированы, в виде элитр (Coleopterocorini), а у Aphelocheirinae необычайно длинный хоботок, отсутствие явно дифференцированного эмболиума, асимметричные генитальные сегменты, сильно развитая брахиптерия и специфичное пластронное дыхание. Особым типом транспи-

рации, напоминающим несколько пластронный у *Aphelocheirinae*, обладают некоторые члены (*Cryphoscricini*) подсемейства *Cryphoscricinae*.

Древние ископаемые *Naucoroidea* довольно разнообразны, представители их относятся, по крайней мере, к двум подсемействам и трибам: *Sphaerodemopsinae* и *Naucoridae* — *Liadonaucorini*, *Aidiini*, и *Angaronectini* и *Naucorini*. В основном эти группы, обособившиеся еще в мезозое, характеризуются определенным числом плезиоморфных признаков (довольно длинный хоботок, достигающий, по крайней мере, передних тазиков, слабо приспособленные для хватания передние ноги и т. п. Они, однако, уже выработали целый ряд апоморфных черт, упомянутых частично выше.

Между ископаемыми и современными подсемействами по известным отличительным признакам имеется определенный разрыв вследствие их аутапоморфии. По характеру расчлененности плевральной области груди современные *Aphelocheirinae* несколько напоминают верхнеюрских *Aidiini* (*Naucorinae*), а также *Cryphoscricinae*. С другой стороны, между ними существуют некоторые общие черты, — например, у *Liadonaucorinae*, также как и у *Aphelocheirinae*, отсутствует эмболиум, широкая и плоская голова мезозойских *Angaronectini* сходна с таковой всех современных *Naucorinae*. Однако мезозойские плавты известны нам настолько отрывочно, что в настоящее время трудно достоверно определить их сходство и различие.

С развитием приспособлений к хищничеству изменение морфологии головной капсулы заключалось в разрастании снаружи предналичника, укорочении и утолщении хоботка и приобретении гипогнатного положения у большинства современных *Naucorinae*, *Lassocorini*, *Limnocorini*, *Ambrysinae* и *Naucorini*. У *Cheirocheilini* частичное укорочение хоботка сопровождалось своеобразным изгибанием. У специализированных *Cryphoscricinae* хоботок принял крайне прогнатное положение (повлекшее редукцию верхней губы), направляясь вперед и немного вниз подобно современным непидам *Ranatinae* (*Nepidae*). Однако разрастание предналичника среди современных плавтов наименьшее. У большинства представителей подсемейств, обладающих коротким хоботком, генопонт приобрел срединный киль (*Naucorini*, *Limnocorini* и *Cryphoscricinae*) или преобразовался в сильно выпуклое возвышение (*Ambrysini*). У *Lassocorini* генопонт очень короткий и без ребра, что является, по-видимому, крайней степенью специализации.

Совершенствование передних ног, приспособленных для схватывания и удерживания добычи, шло постепенно и, по-видимому, не одновременно в разных подсемействах. Преобразование ходильных передних ног в хватательные сопровождалось утолщением бедер и сохранением двучлениковой лапки (*Lassocorini*); затем лапка у большинства наукорид редуцировалась до одного членика и слилась с голенью. По-видимому, существовали другие пути преобразования передних ног в хищный тип, начинавшиеся с редукции лапок (*Potamocorinae*).

Naucoridae являются единственным настоящим водным семейством, некоторые представители которого имеют свободные антенны, видимые сверху (*Potamocorinae* и *Aphelocheirinae*). По-видимому, предковые формы, а также представители некоторых вымерших подсемейств имели длинные антенны, которые в течение эволюции семейства укоротились и стали вкладываться в особые углубления на голове под глазами и частично на переднегрудь. Хотя не исключена возможность вторичного удлинения антенн у *Aphelocheirinae*.

У плавтов имеется также тенденция к слиянию жестких частей надкрылий (клавуса и кориума), которую мы наблюдаем у *Coleopterocoris* Hung. (*Potamocorinae*), *Melloiella* De Carlo (*Naucorinae*), а также у ископаемого *Sphaerodemopsis* Handl. (*Sphaerodemopsinae*). Кроме того,

широко распространена тенденция к брахиинтерии, связанная, вероятней всего, с особым «пластронным» типом дыхания, столь характерным для *Aphelocheirinae* и частично для *Cryphoscricinae* (*Cryphoscricini*).

По степени расчленения головной капсулы клопов этого семейства можно выделить две группы. Первая группа, к которой относится подсемейство *Cryphoscricinae* с двумя трибами *Cryphoscricini* и *Cataractosorini*, обладает наибольшей расчлененностью головной капсулы на склериты с сильно развитыми выпуклыми глазами и явственно дифференцированными и продвинутыми вперед генальными пластинками. С этим признаком коррелируется также шероховатая в виде мелких гранул поверхность дорзальной стороны тела. Ко второй группе с сильно интегрированной головной капсулой принадлежат все остальные наукориды. Последние, в свою очередь, по степени развития хоботка распадаются еще на две группы: с длинным опистогнатным хоботком — *Aphelocheirinae*, *Potamosorinae* и мезозойские *Angaronectini* (*Nausorinae*), и коротким, направленным вниз — большинство остальных плавцов. Причем в подсемействе *Nausorinae* мы находим практически непрерывный переход изменения положения хоботка от опистогнатного — *Lassosorini*, *Limnosorini*, через гипогнатный — *Cheirochelini*, до слегка прогнатного состояния — *Nausorini*, *Ambrysini*. Положение хоботка, а также степень развития лба и верхней губы в подсемействе *Nausorinae* хорошо показывает филогенетические направления развития групп родов в ранге упомянутых триб.

Большую изменчивость проявляет также строение вентральной стороны тела вместе с расположением абдоминальных дыхалец на стернитах брюшка. Здесь мы имеем также серию переходов в строении стерно-плевральных областей груди. Среди этих признаков, с точки зрения филогенетических связей, для нас представляют интерес данные структуры в трибах подсемейства *Cryphoscricinae* и трибе *Ambrysini* в подсемействе *Nausorinae*. Варианты сходного строения стерно-плевральной области груди у *Ambrysini* (например, не загнутый на вентральную сторону боковой край переднеспинки, сильно развитая стерральная область переднегруди и степень развития эпимер среднегруди) мы обнаруживаем как у *Cryphoscricini*, так и у *Cataractosorini*. По-видимому, только представители *Ambrysini* из настоящих *Nausorinae* проявляют истинное родство с представителями подсемейства *Cryphoscricinae* через общего гипотетического предка, один из потомков которого стал явно специализированным (*Cryphoscricos*). В свою очередь, *Ambrysini*, видимо, связаны с остальными членами подсемейства *Nausorinae* через представителей трибы *Cheirochelini* — их некоторое сходство, например, проявляется общим строением головы. Все же данные сведения еще не достаточны, чтобы их обоснованно классифицировать и позволяют пока лишь высказывать некоторые соображения об их филогенезе.

Эти группы водных клопов, по-видимому, были широко распространены еще в мезозое (начиная с юры), о чем свидетельствуют их палеонтологические находки в самых различных и удаленных друг от друга местонахождениях. Они активно завоевали различные пресноводные водоемы благодаря хорошему полету и плаванию, относительно крупным размерам и быстро совершенствовавшемуся хищничеству. Однако в настоящее время только некоторые роды имеют большое количество видов, широко распространенных в географических областях, например в роде *Ambrysus* их насчитывается около 70, в роде *Limnocoris* — около 35, в роде *Aphelocheirus* около 30.

Развитие этой ветви водных клопов, как показало изучение морфологии рецентных семейств и ископаемых представителей, шло по двум основным направлениям: собственно нотонектидному и хелотрефоидному.

Обособление этих двух ветвей, отражающее вышеуказанные направления эволюции Notonectoidea, произошло не позднее второй половины юрского времени, на которых первое — нотонектидное направление, более специализированное и прогрессивное, достигло в современную эпоху настоящего расцвета. Исходными для полужесткокрылых этого надсемейства следует считать слабоплавающих хелотрефоидов с довольно широким телом, обладавших следующими характерными признаками: голова гипогнатная с относительно маленькими глазами, четырехчлениковым хоботком и антеннами, переднеспинка средней величины, не прикрывающая умеренно развитый щиток (scutellum), надкрылья со слабо развитыми жилками, делящиеся на клавус, кориум, эмболиум и хорошо развитую перепоночку, передние ноги хватательные, но мало совершенные, лапки у всех пар ног трехчлениковые, гениталии самцов симметричные, пахучие железы у взрослой формы хорошо развиты на заднегруди и на втором третие брюшка у нимфы.

Первое направление в настоящее время представлено единственным семейством Notonectoidea, первые представители которого известны из нижней (*Liadonecta*) и верхней (*Asionecta*) юры азиатской части СССР; клопы этого семейства в процессе эволюции приобрели сильно вытянутую торпедообразную форму тела, сильно сжатую с боков, и плавательные задние ноги, густо покрытые волосками, а также стридуляционную систему. Строение яйцеклада и его придатков указывает на еще слабо специализированное их состояние, за исключением появления зазубренности на вершине первых гонапофизов и хорошо развитого гонангулума. Состояние пищеварительной системы современных Notonectidae также наименее апоморфно среди нотонектид и обнаруживает лишь две явные апоморфии: слабо развитый пузыревидный отдел средней кишки и соприкасающиеся вершины мальпигиевых сосудов. В современной фауне это одна из самых многочисленных групп водных клопов, уступающая лишь Corixidae.

Первые Notonectidae еще обладали расчлененным снаружи предналичником (anteclypeus) и составляли самостоятельное подсемейство Clypostemmatinae, отдельные представители которого существовали в мелу (*Clypostemma*) и палеогене (*Clematina*). Однако у основной массы нотонектид, или гладышей, довольно рано произошло расширение предналичника и его слияние с граничащими с ним склеритами (лоральные, максиллярные, мандибулярные, щеки), а также уменьшение в ряде случаев числа члеников антенн, непомерное увеличение глаз и интеграция частей генитального сегмента у современных форм.

Уже с поздней юры в Казахстане (*Asionecta*) нам достоверно известны представители подсемейства настоящих Notonectinae. В палеогене и неогене Notonectinae занимают господствующее положение и большинство известных палеонтологических находок кайнозойских нотонектид (см. гл. II) принадлежат именно к данному подсемейству.

Утрата некоторых плезиоморфных признаков (сенсорной ямки у вершины клавуса, некоторых деталей пищеварительной системы) и приобретение новых апоморфий (редукция числа члеников лапок до одного, дальнейшее распространение среди членов семейства интеграции генитальных сегментов и их симметрии, а также образование стридуляционной системы) обусловило обособление более апоморфного подсемейства Anisorpinae. Наиболее замечательным адаптивным приобретением этой

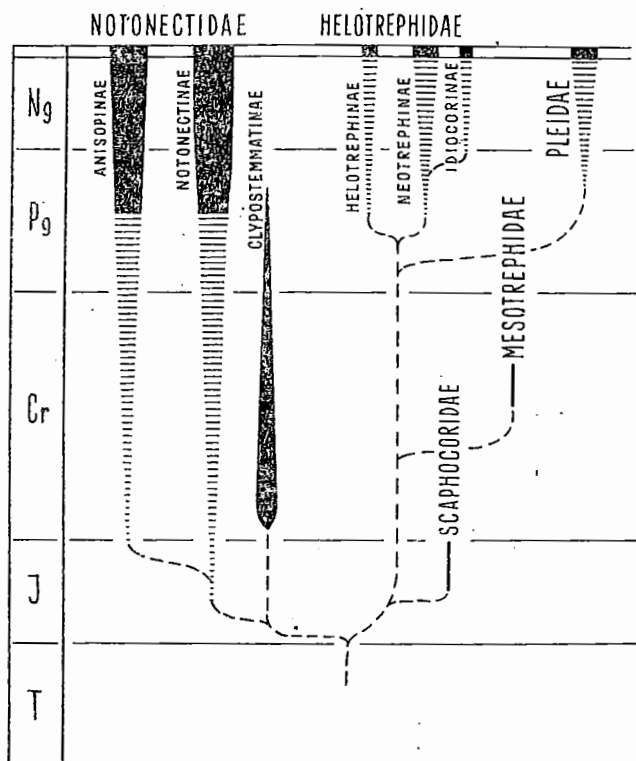


Рис. 121. Геологическое распространение и схема предполагаемых филогенетических отношений надсемейства Notonectoidea

группы нотонектид следует считать систему стридуляционных гребней (plectrum) и полей (pars stridens) на ногах самцов (см. рис. 51, e), позволяющей подобно современным *Corixidae* изолировать большее число близкородственных видов (свыше 120 видов в роде *Anisops*). В связи с этим интересно отметить, что в подсемействе *Notonectinae* изоляция многочисленных видов рода *Notonecta* (около 100 видов) происходит в основном за счет необычайно большой изменчивости гениталий самцов и в особенности их параметров. Второе направление развития нотонектид характеризуется более широким и в некоторых случаях даже несколько уплощенным телом (у *Idiocorinae* в семействе *Helotrephidae* уплощение несомненно вторичного характера) с неутолщенными тонкими задними ногами, часто покрытым плавательными волосками, а также утратой ясно выраженного эмболиума. Первые хелотрефоиды произошли, вероятно, от упомянутого выше хелотрефоиднообразного предка, некоторые из *Helotrephidae* сохранили до настоящего времени более или менее уплощенное тело, не крышеобразно приподнятое сверху (*Neotrepinae* и *Idiocorinae*, *Helotrephidae*).

Наиболее ранние хелотрефоиды известны из верхней юры Казахстана в виде самостоятельного апоморфного семейства *Scaphosoridae*, стоящего несколько особняком среди нотонектид этого направления (сильно развитая переднеспинка, полностью прикрывающая очень маленький щиток и укороченные плавательные ноги с одночлениковыми лапками). В позднем мелу существует еще одно специализированное вымершее семейство *Mesotrepidae*, которое также не обнаруживает отчетливой связи с современными формами, но несколько напоминает вышеупомянутое юрское семейство (сильно развитая переднеспинка и маленький щиток). Меловые *Mesotrepidae* существенно отличаются от *Scaphosoridae* менее крышеоб-

разным телом, свободным щитком и необычайно длинными тонкими задними ногами. Отсутствие явственных синапоморфий не позволяет непосредственно связывать эти мезозойские семейства, причем по одним признакам (полностью редуцированное жилкование надкрылий, свободный щиток) меловые Mesotrephidae оказываются более плезиоморфными, чем юрские Scaphosoridae, а по другим признакам более апоморфными (сильно опистогнатная голова, которая сверху не видна, слабо выраженная склеротизованная перепоночка надкрылий).

Далее следует длительный перерыв в палеонтологической летописи Notonectoidea и вплоть до настоящего времени не обнаружено никаких находок этих клопов. Два современных семейства этого направления — Helotrephidae и Pleidae — по внешним признакам (морфологическим) также мало связаны друг с другом. Helotrephidae по многим признакам (слияние головной капсулы с переднегрудью, слияние клавуса и корнума надкрылий, редукция в ряде случаев члеников лапок до одного, строение яйцеклада и его придатков) несомненно более специализированы, нежели Pleidae, причем специализации Helotrephidae аутапоморфны. По строению пищеварительной системы также обнаруживается большая апоморфия Helotrephidae (длинный пищевод, разделение средней кишки только на два отдела и необычного строения основные слюнные железы), чем Pleidae (прямая кишка с дивертикулом и несколько своеобразного строения основные слюнные железы).

Pleidae — монотипическое семейство, виды которого (около 20) широко распространены во всех зоогеографических областях. Семейство Helotrephidae состоит из трех подсемейств: Helotrepinae, Neotrepinae и Idiosaginae. Последнее из них явно наиболее апоморфное (сильно уплощенное тело, полное слияние головы с переднегрудью, одночлениковые и сильно укороченные антенны, не дифференцированные на участки надкрылья и т. д.). Из двух остальных подсемейств первое, по-видимому, несколько плезиоморфное (наличие яйцеклада, наименьшая слитость головы с переднегрудью), однако редуцированные аналогично Idiosaginae лапки ног (1—1—2) и крышеобразное тело, а также отсутствие других данных, общих для всех трех подсемейств, затрудняет дать более или менее окончательную оценку филогенетического состояния Helotrepinae и Neotrepinae. Возможно, что Helotrephidae представляют собой гетерогенную группу водных клопов, где Idiosaginae, по-видимому, являются самостоятельным семейством и подразделяются только на два подсемейства: Neotrepinae и Helotrepinae.

ЛИТЕРАТУРА

- Абузярова Р. Я. 1954. Третичные спорово-пыльцевые комплексы Тургай и Павлодарского Прииртышья.— Автореф. канд. дисс. Алма-Ата.
- Байковская Т. Н. 1956. Верхнемеловые флоры Северной Азии.— Труды Бот. ин-та АН СССР. Палеоботаника, серия 8, вып. 2. Л., изд-во АН СССР.
- Бей-Биенко Г. Я. 1967. Общая энтомология. М., изд-во «Высшая школа».
- Беккер Э. Г. 1929. К строению головы *Rhynchota*. I. Строение головы *Naucoris citicoides* L.— Русск. зоол. журн., 9, вып. 2: 3—96.
- Беккер-Мигдисова Е. Э. 1949. Мезозойские Homoptera Средней Азии.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 20: 1—68.
- Беккер-Мигдисова Е. Э. 1962. Отряд Heteroptera. Разнокрылые, или клопы. В кн. «Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые». М., изд-во АН СССР: 208—224.
- Беккер-Мигдисова Е. Э., Мартынова О. М. 1951. Местонахождение миоценовых насекомых в Центральном Тянь-Шане и описание нового вида цикадки.— Докл. АН СССР, 78, № 4: 761—763.
- Беккер-Мигдисова Е. Э., Попов Ю. А. 1963. Некоторые новые представители Heteroptera из юры Каратау.— Палеонт. журн., № 2: 74—82.
- Березина Н. А. 1955. О питании некоторых водных клопов как конкурентов и вредителей молоди рыб.— Труды Моск. Технол. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, № 7: 142—148.
- Братцева Г. М. 1966. Возраст цагайской флоры Азии (по данным спорово-пыльцевого анализа).— В сб. «Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики». М., изд-во «Наука»: 136—141.
- Братцева Г. М. 1969. Палинологические исследования верхнего мела и палеогена Дальнего Востока.— Труды ГИН АН СССР, вып. 207: 1—57.
- Вахрамеев В. А. 1952. Стратиграфия и ископаемая флора континентальных меловых отложений Западного Казахстана. В кн. «Региональная стратиграфия СССР», т. 1. М., изд-во АН СССР.
- Вахрамеев В. А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени.— Труды ГИН АН СССР, вып. 102. М., изд-во «Наука».
- Галицкий В. В., Геккер Р. Ф., Костенко Н. Н., Сакулина Г. В. 1968. Каратаусское юрское озеро. Алма-Ата.
- Геккер Р. Ф. 1948. Каратаусское местонахождение фауны и флоры юрского возраста.— Труды ПИН АН СССР, 15, вып. 1.
- Кержнер И. М. 1965. Хищные полужесткокрылые семейства Nabidae фауны СССР и сопредельных стран.— Автореф. канд. дисс. Л.
- Кержнер И. М., Ячевский Т. Л. 1964. Отряд Hemiptera — полужесткокрылые или клопы.— В кн. «Определитель насекомых европейской части СССР». М.— Л., изд-во «Наука»: 655—845.
- Кириченко А. Н. 1930. Водные полужесткокрылые (Hemiptera — Hydrobiotica и Saldaliogghuncha), собранные Д. А. Тарноградским в с.-з. Персии и на Кавказе.— Работы Сев.-Кавк. гидробиол. станции. Владикавказ, 3, вып. 1—3: 45—61.
- Кириченко А. Н. 1940. Настоящие полужесткокрылые (клопы).— В кн. «Жизнь пресных вод СССР», I. М.— Л., изд-во АН СССР: 144—157.
- Кириченко А. Н. 1951. Настоящие полужесткокрылые европейской части СССР (Hemiptera). М.— Л., изд-во АН СССР.
- Колесников Ч. М. 1964. Стратиграфия континентального мезозоя Забайкалья.— В сб. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и кайнозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока». М.— Л., изд-во «Наука»: 5—138.
- Корнилова В. С. 1962. Изучение кайнозойских флор в Казахстане.— Рефераты научн. работ, вып. 1. Алма-Ата, изд-во Каз. гос. ун-та.
- Корнилова В. С. 1966. Очерк истории флоры и растительности Казахстана.— В сб. «Растительный покров Казахстана», т. 1. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР: 37—137.

- Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. 1966. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области.— Избр. труды, 3: 184—320.
- Крымгольц Г. Я., Вахрамеев В. А., Михайлов Н. П., Сазонов Н. Т. 1964. К разработке единой шкалы юрской системы.— Докл. сов. геол. Межд. геол. конгр. 22 сессия: 119—129.
- Кузичкина Ю. М., Репман Е. А., Сикстель Т. А. 1958. Схема стратиграфии юрских отложений Средней Азии. Тезисы докл. к совещ. по унификации стратигр. схем Средней Азии. М., Гостеолтехиздат: 112—121.
- Липин А. Н. 1950. Пресные воды и их жизнь. Hemiptera (Rhynchota) — клопы и их личинки. М., Учпедгиз: 256—259.
- Лебедев И. В. 1950. Ископаемые насекомые из юрских отложений центрального района Кузбасса.— Изв. Томск. политехн. ин-та, 15, вып. 2: 141—143.
- Мартинсон Г. Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии.— Труды Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, 19. М., изд-во АН СССР.
- Маргындов А. В. 1925а. О некоторых результатах изучения насекомых юрских сланцев Туркестана.— Докл. АН СССР: 105—108.
- Маргындов А. В. 1925б. Предварительная заметка об ископаемых юрских сланцах Кара-Тау.— Труды Среднеаз. геол. ком-та, № 1: 193—199.
- Маргындов В. А. 1937. Лясовые насекомые Шураба и Кызыл-Кии.— Труды ПИН АН СССР, 7, вып. 1.
- Маргындов А. В. 1938. Местонахождения ископаемых насекомых в пределах СССР.— Труды ПИН АН СССР, 7, вып. 3: 6—28.
- Маргындова О. М. 1949. Мезозойские сетчатокрылые (Neuroptera) и их значение для понимания филогении и систематики отряда.— Труды ПИН АН СССР, 20: 150—170.
- Маргындова О. М. 1961. Современные и вымершие верблюдки (Insecta, Raphidioptera).— Палеонт. журн., № 3: 73—78.
- Мураховская Е. И. 1968. Спорово-пыльцевые комплексы верхнеюрских отложений Восточного Казахстана.— Труды Ин-та геологии им. Сатпаева. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, 23.
- Мушников А. Ф., Анашкина К. К., Олексин Б. И. 1966. Стратиграфия юрских отложений Восточного Забайкалья.— В сб. «Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской обл.», вып. 2. М., изд-во «Недра»: 57—99.
- Никифорова К. В. 1960. Кайнозой Голодной степи Центрального Казахстана.— Труды ГИН АН СССР, вып. 45.
- Новожилов Н. И. 1954. Листоногие ракообразные верхней юры и мела Монголии.— Труды ПИН АН СССР, 48.
- Новожилов Н. И. 1963. О геологическом возрасте тургунского горизонта Забайкалья.— В сб. «Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской обл.», вып. 1. М., Гостеолтехиздат: 65—73.
- Павловский Е. Н., Лепнева С. Г. 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. М., изд-во «Сов. Наука».
- Панфилов Д. В. 1968. Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау.— В сб. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука»: 7—22.
- Петрушевский Б. А. 1948. Строение третичных отложений Тянь-Шаня.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 23.
- Попов Ю. А. 1961. Новое подсемейство наземных полужесткокрылых из верхнеюрских отложений хребта Каратау (Hemiptera — Gymnocerata, Lygaeidae).— Докл. АН СССР, 141, № 5: 1211—1213.
- Попов Ю. А. 1962. К систематическому положению и познанию юрских представителей водных полужесткокрылых рода *Karataviella* — Палеонт. журн., № 1: 105—110.
- Попов Ю. А. 1963. О состоянии изученности ископаемых полужесткокрылых (Heteroptera).— Бюлл. МОИП, отд. геол., 38, вып. 5: 147—148.
- Попов Ю. А. 1964. Новое подсемейство водных клопов (Heteroptera) из мезозоя Забайкалья.— Палеонт. журн., № 2: 63—71.
- Попов Ю. А. 1966а. Новые мезозойские гребляки (Heteroptera, Corixidae) из Забайкалья.— Палеонт. журн., № 4: 97—101.
- Попов Ю. А. 1966б. Особенности исторического развития водных клопов семейства Corixidae).— Бюлл. МОИП, отд. геол., 41, вып. 6: 137—138.
- Попов Ю. А. 1968. Настоящие полужесткокрылые юрской фауны Каратау.— В сб. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука»: 99—143.
- Пономаренко А. Г. 1969. Историческое развитие жесткокрылых архостемат.— Труды ПИН АН СССР, 125. М., изд-во «Наука».
- Пучкова Л. В. 1962. Особенности зимовки Nepidae (Hemiptera — Heteroptera).— В сб. «Вопросы экологии», 7. Киев, изд-во «Высшая школа»: 147—149.
- Пучкова Л. В. 1964. Деякі обособливості морфології вусиків водних напівтвердокрилик.— В сб. «Екологія та географічне поширення членистоногих». Київ, изд-во «Наукова думка»: 217—224.

- Пучкова Л. В. 1965. Максиллярные железы полужесткокрылых, их функция и происхождение.— Зоол. журн., 44, № 12: 1801—1808.
- Расницын А. П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых.— Труды ПИН АН СССР, 123.
- Родендорф Б. Б. 1957. Палеоэнтомологические исследования в СССР.— Труды ПИН АН СССР, 66.
- Родендорф Б. Б. 1962. Класс Insecta. Насекомые. Общая часть.— В кн. «Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые». М., изд-во АН СССР: 29—44.
- Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых.— Труды ПИН АН СССР, 100.
- Самсонов С. К. 1966. Новые данные по верхнемеловой флоре северо-востока Средней Азии. М., изд-во «Наука».
- Сакулина Г. В. 1968. Споро-пыльцевые комплексы верхнеюрских отложений Южного Казахстана.— Труды Ин-та геологии им. Сатпаева. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, 23.
- Сикстель Т. А. 1939. Растительные остатки из третичных отложений Северной Киргизии.— Комитет наук Узб. ССР.
- Синицын В. М. 1962. Палеогеография Азии. М.— Л., изд-во АН СССР.
- Синицын В. М. 1966. Древние климаты Евразии. Ч. II. Мезозой. Л., изд-во Ленингр. ун-та.
- Сирогинина О. Н. 1921. Материалы по фауне и биологии водных клопов (*Rynchota*) бассейна реки Волги.— Работы Волжск. биол. станции, 5, № 4—5. Губполиграфотдел. Саратов: 3—39.
- Сукачева И. Д. 1968. Мезозойские ручейники (*Trichoptera*) Забайкалья.— Палеонт. журн., № 2: 59—75.
- Тарасов С. А. 1968. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Кочкорской впадины (Киргизия) на основе изучения ископаемых позвоночных.— Автореф. канд. дисс. Фрунзе.
- Чернова О. А. 1961. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeroopsis* Eichw. (*Ephemeroptera*, *Hexagenitidae*).— Энтотомол. обзор, 40, № 4: 358—369.
- Яковлев В. Н. 1959. Рыбы из миоценовых отложений Киргизии.— Палеонтол. журн., № 3: 107—111.
- Яковлев В. Н. 1962. Рыбы отряда *Pholidophoriformes* из юры Каратау.— Палеонт. журн., № 3: 90—101.
- Яковлев В. Н. 1965а. Систематика семейства *Lycoperidae*.— Палеонт. журн., № 2: 80—92.
- Яковлев В. Н. 1965б. Геологическое распространение рода *Lycoptera* и вопрос о границе юры и мела в Восточной Азии.— Изв. АН СССР, № 8: 110—115.
- Яковлев В. Н. 1967. Пресноводные рыбы мезозоя и кайнозоя и их стратиграфическое значение.— В сб. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР». Л., изд-во «Наука»: 92—96.
- Яншин А. Л. 1953. Геология северного Приаралья.— М., изд-во МОИП.
- Ярмоленко А. В. 1935. Верхнемеловая флора Северо-Западного Кара-Тау.— Труды Среднеаз. гос. ун-та, серия VIIIв, вып. 28. Ташкент.
- Abbott J. F. 1912. An unusual symbiotic relation between a water bug and a crayfish.— *Ann. natur.*, 46: 553—556.
- Abel O. 1924. *Lehrbuch der Paläozoologie*. 2 Aufl., Jena.
- Aldrovandi U. 1618. *De animabilis insectis*.
- Alten C. O. 1958. A revision of some types of Jurassic insects in the Teyler museum, Haarlem.— *Tijdschr. Entomol.*, 101, N 2: 89—91.
- Assmann A. 1877. Über die von Germar beschriebenen und im palaeontologischen Museum zu München befindlichen Insekten aus dem lithographischen Schiefer in Bayern.— *Amtl. Bericht der 50 Versamml. deutsch. Naturforsch. und Ärzte*, 1. München: 191—192.
- Barthel K. W. 1964. Zur Entstehung der Solnhofener Plattenkalke.— *Mitt. Bayer. Staattsslg. Paläontol. Hist. Geol.*, 4. München: 37—69.
- Beier M. 1937. 28. Heteroptera-Wanzen. Heteroptera.— In Kukenthal. *Handbuch der Zool.*, 4, N 2. Berlin: 2041—2204.
- Benwitz G. 1956. Der Kopf von *Corixa punctata* Ill. (*geoffroyi* Leach.) (*Hemiptera*—*Heteroptera*).— *Zool. Jahrb. (Abt. Anat.)*, 75: 311—378.
- Berendt G. C. 1830. Die Insekten im Bernstein, ein Beitrag zur Tiergeschichte der Vorwelt. Danzig, N 4: 1—38.
- Bobb M. L. 1951. Life history of *Ochterus banksi* Barb. (*Hemiptera*: *Ochteridae*).— *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 46, N 4: 92—100.
- Bode A. 1953. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias.— *Palaeontographica*. Abt. A, 103: 1—375.
- Bordas M. L. 1905. Les glandes salivaires des *Nepidae* (*Nepa cinerea* L.).— *Anat. Anz.*, 26: 401—406.

- Börner C. 1904. Zur Systematik der Hexapoden.— Zool. Anz., 27: 511—533.
- Börner C. 1934. Über System und Stammesgeschichte der Schnabelkorfe.— Entomol. Beih., 1: 138—144.
- Bowden J. 1964. The relation of activity of two species of Belostomatidae to rainfall and moonlight in Ghana (Hemiptera: Heteroptera).— J. Entomol. Soc. S. Africa, 26, N 2: 293—301.
- Brocher F. 1909. Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. La Notonecte, etude biologique d'un insecte aquatique, avec un appendice sur la respiration des Naucorides et des Corixides.— Ann. biol. lacustre, 4: 9—36.
- Brooks A. R., Kelton L. A. 1967. Aquatic and semiaquatic Heteroptera of Alberta, Saskatchewan and Manitoba (Hemiptera).— Mem. Entomol. Soc. Canada, 51: 1—92.
- Brooks G. T. 1948. New species of Enithares (Hemiptera, Notonectidae).— J. Kansas Entomol. Soc., 21, N 2: 37—54.
- Brooks G. T. 1951. A revision of the genus Anisops (Notonectidae, Hemiptera).— Univ. Kansas Sci. Bull., 34, pt. 1, N 8: 301—519.
- Brown E. S. 1951. Aquatic and semiaquatic Hemiptera: Expedition to South West Arabia 1937—1938.— Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1, N 17: 221—274.
- Brues Ch., Melander A. L. 1932. Classification of insects.— Bull. Mus. Compar. Zool., 73: 61—65.
- Brues C. T., Melander A. L., Carpenter F. M. 1954. Classification of insects.— Bull. Mus. Compar. Zool., 108: 1—917.
- Bueno J. R. de la Torre 1902a. Notonectidae of New York.— J. N. Y. Entomol. Soc., 10: 230—236.
- Bueno J. R. de la Torre 1902b. Some preliminary notes on the early Stages of *Notonecta*.— Proc. N. Y. Entomol. Soc., 10: 250.
- Bueno J. R. de la Torre 1905. The genus *Notonecta* in America North of Mexico.— J. N.-Y. Entomol. Soc., 13: 143—167.
- Bueno J. R. de la Torre 1908. Concerning the Notonectidae and some recent writings on Hemipterology.— Canad. Entomol., 40: 211.
- Bueno J. R. de la Torre 1925. On some aquatic Hemiptera from Ceylon with descriptions of new forms.— Spolia Zelan, 13, N 2: 223—234.
- Buresch Iw. (Бурешъ Ив.) 1940. Das tropische Riesen—Wasserinsekt *Belostoma niloticum* Stål (*Lethocerus cordofanus* Mayr), gefunden in Bulgarien.— Bulg. Entomol. Ges. Sofia, 11: 138—160.
- Butler E. A. 1923. A biology of the British Hemiptera—Heteroptera. Witherby. London.
- Butt F. H. 1943. Comparative study of mouth part of representative Hemiptera—Heteroptera.— Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat., N 254: 1—20.
- Carayon J. 1950. Nombre et disposition des ovarioles dans ovaires des Hémiptères.— Bull. Mus. nat. hist. natur., ser. 2d, 22: 470—475.
- Carayon J. 1954. Organes assumant les fonctions de la spermatheque chez divers Hémiptères.— Bull. Soc. zool. France, 79: 191.
- Carayon J. 1962. Observations sur l'appareil odorifique des Hémiptères, particulièrement celui des Tingidae, Vianaididae et Piesmatidae.— Cahiers naturalistes, 18: 1—16.
- Carpenter F. M. 1932. VIII. Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology.— Ann. Carnegie Mus., 31, N 3: 97—129.
- Chen S. H., Young B. 1943. Further remarks on the carriage of eggs on the elytra by the males of *Sphaerodema rusticum*.— Sinesia, 14: 49—53.
- China W. E. 1929. A reconsideration of the classification of the Cimicoid families, with the description of two new spider-web bugs.— Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 10, 3: 97—125.
- China W. E. 1932. Notes on the African Helotrephidae.— Entomologist, 45: 270—273.
- China W. E. 1933. A new family of Hemiptera—Heteroptera with notes on the phylogeny of the suborder.— Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 10, 12: 180—196.
- China W. E. 1935. New and little known Helotrephidae.— Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 10, 15: 593—614.
- China W. E. 1936. The first genus and species of Helotrephidae from the New World.— Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 10, 17: 527—538.
- China W. E. 1940. New South American Helotrephidae.— Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 11, 5: 124—126.
- China W. E. 1943. Some remarks on Walton's natural classification of the British Corixidae.— Entomol. Monthly Mag., 79: 109—111.
- China W. E. 1955a. The evolution of the water bugs. Bull. Symposium on organic evolution.— Nat. Inst. Sci. India, New Delhi, N 7: 91—103.
- China W. E. 1955b. A reconsideration of the systematic position of the family Joppeicidae Reuter (Hemiptera—Heteroptera), with notes on the phylogeny of the suborder.— Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 12, 8: 353—370.
- China W. E., Miller N. C. E. 1959. Check-list and keys to the families and subfamilies of the Hemiptera—Heteroptera.— Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Entomol., 8, 1—45.
- Cobben R. H. 1965. The functional morphology of the leptopodoid phallus: a case of rectilinear evolution in Saldidae (Hem.—Heteroptera).— Proc. XII Int. Congr. Entomol. London, 1964: 162—163.

- Cobben R. H.* 1968. Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion.—Centre Agric. Publ. Docum. Wageningen.
- Cobben R. H., Pillot H. M.* 1960. The larvae of Corixidae and an attempt to key the last larval instar of the Dutch species (Hem., Heteroptera).—*Hydrobiology*, 16: 323—356.
- Cockerell T. D. A.* 1906. A fossil Cicada from Florissant Colorado.—*Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 22: 457—458.
- Cockerell T. D. A.* 1908. Description of Tertiary insects.—*Amer. J. Sci.*, 25: 227—232.
- De Carlo J. A.* 1930. Familia Belostomatidae. Generos y especies para la Argentina.—*Rev. Soc. entomol. Argent.*, N 13: 101—194.
- De Carlo J. A.* 1931. Una nueva especie del genero *Lethocerus* y el alotipo de *Lethocerus* del Pontei (Hem. Belostomatidae).—*Rev. Soc. entomol. Argent.*, N 4: 217—218.
- De Carlo J. A.* 1932. Nuevas especies de Belostomidos (Hemiptera).—*Rev. Soc. entomol. Argent.*, N 22: 124—126.
- De Carlo J. A.* 1934. Descripcion de especies nuevas de Belostomidos. Hemiptera.—*Bol. Mus. Nat.*, 10: 109—111.
- De Carlo J. A.* 1935. Catalogo con la bibliografia mas importante de los Hemipteros acuaticos y semi-acuaticos de Chile.—*Extr. Rev. Chilena Hist. Nat.*, 39: 105—111.
- De Carlo J. A.* 1938. Los Belostomidos Americanos (Hemiptera).—*Anal. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, 39, N 155: 189—253.
- De Carlo J. A.* 1951. Nepidos de America (Hemiptera—Nepidae).—*Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, 1, N 9: 385—421.
- De Carlo J. A.* 1964. Los «Ranatrídae» de America (Hemiptera).—*Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, 1, N 2: 133—215.
- Dashman T.* 1953. The unguitactor plate as a taxonomic tool in the Hemiptera.—*Ann. Entomol. Soc. America*, 46: 561—578.
- Davis Ch. C.* 1965. Notes on the ecology and reproduction of *Trichocorixa reticulata* in a Jamaican salt-water pool.—*Ecology*, 47, N 5: 850—852; *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 84, N 1: 60—65.
- Davis N. T.* 1961. Morphology and phylogeny of the Reduvidioidea (Hemiptera: Heteroptera). Pt II. Wing Venation.—*Ann. Entomol. Soc. America*, 54: 340—354.
- Day H. O.* 1935. The genus *Tenagobia* Bergroth (Corixidae, Hemiptera).—*Bull. Univ. Kansas*, 36, N 8: 403—477.
- Deichmüller J.* 1881. Fossile Insekten aus den Diatomenschifer von Kutschlin bei Bilin.—*Nova Acta Leopold. Carol.*, 42, N 6: 293—331.
- Deichmüller J.* 1886. Die Insekten aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum.—*Mitt. Kgl. Mineral-geol. und praehist. Mus. Dresden*, N 7: 1—84.
- Dimmock G.* 1887. Belostomatidae and other fishdestroying bugs.—*Zoologist*, 11: 101—105.
- Dohrn F. A.* 1859. *Catalogus Hemipterorum*. Stettin, Herrcke: 1—112.
- Douglas J. W., Scott J.* 1865. *The British Hemiptera*, 1. Hemiptera—Heteroptera. London.
- Drake C. J., Ruhoff F. A.* 1965. *Lacebugs of the World: a Catalog* (Hemiptera: Tingidae).—*U. S. Nat. Mus., Bull.*, 243, Washington.
- Dufour M. L.* 1833. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères.—*Mem. savants Etrangée Acad. sci. Paris*, 4: 129—462.
- Ekblom T.* 1926. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera—Heteroptera. Pt I.—*Zool. Bidrag. Uppsala*, 10: 31—179.
- Ekblom T.* 1929. New contributions to the systematic classification of Hemiptera—Heteroptera.—*Entomol. Tidskr.*, 50: 169—180.
- Ekblom T.* 1930. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera—Heteroptera. Pt III.—*Zool. Bidrag Uppsala*, 12: 113—150.
- Elson J. A.* 1937. A comparative study of Hemiptera.—*Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 30: 579—597.
- Esaki T.* 1915. On the Notonectidae of Japan, Loochoo (Okinawa) and Formosa.—*Entomol. Mag., Kyoto*, 1, N 1: 27—34.
- Esaki T.* 1926a. Verzeichniss der Hemiptera—Heteroptera der Insel Formosa.—*Ann. Mus. Nat. Hung.*, 24: 136—189.
- Esaki T.* 1926b. Remarks on the Linnean species of *Nepa* and *Laccotrephes* (Hemiptera: Nepidae).—*Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 21: 177—181.
- Esaki T.* 1928. Contribution to the knowledge of the genus *Nepa* (Hemiptera: Nepidae).—*Ann. and Mag. Natur. Hist. ser.*, 10, N 4: 434—441.
- Esaki T.* 1932. *Corixidae in Nippon Konchu Zukan, Iconographia Insectorum Japonicorum*. Tokio: 1694—1696.
- Esaki T.* 1959. *Illustrated insect larvae of Japan*.
- Esaki T., China W. E.* 1927. A new family of aquatic Heteroptera.—*Trans. Entomol. Soc. London*, pt II, 75: 279—295.

- Esaki T., China W. E.* 1928. A monograph of the Helotrephidae subfamily Helotrephinae.—Eos, 4, N 2: 129—172.
- Evans J. W.* 1941. New Australian leaf-hoppers.—Trans. Roy. Soc. S. Austral., 65, N 1: 36—44.
- Fabricius J. C.* 1803. Systema Rhyngotorum. Brunsvigae: 1—314.
- Fernando C. H.* 1965. A preliminary account of the water bugs of family Corixidae in Ceylon.—J. Bombay Natur. Hist. Soc., 61, N 3: 603—613.
- Ferrari E.* 1888. Die Hemipteren-Gattung *Nepa* Latr. (sens. natur.).—Ann. K. K. Naturhist. Hofmus. Wien, 3, N 2: 161—194.
- Ferriere C.* 1914. L'organe tracheo-parenchymateux de quelques hemipteres aquatiques.—Rev. Suisse zool., 22, N 5: 121—145.
- Fieber F. X.* 1848. Synopsis aller bisher in Europa entdeckten Arten der Gattung *Corixa*.—Bull. Soc. Natur. Moscou, 21, N 1: 505—539.
- Fieber F. X.* 1852 (1851). Rhynchotographiceen.—Abh. K. Bohm. Ges. Wiss., 5, N 7: 469—486.
- Fieber F. X.* 1861. Die europäischen Hemiptera.—Halbflügler. (Rhynchota Heteroptera). Wien: 1—144.
- Flor G.* 1860. Die Rhynchoten Livlands in systematischer Folge beschrieben.—Arch. Naturk. Liv.—Ehst u. Kurl. 2, Dorpat.
- Frisch J. L.* 1727—1728. Beschreibung von aller by Insecten in Deutschland. Berlin: 6—7.
- Geise O.* 1883. Die Mundteile der Rhynchoten. Nach Untersuchungen an einigen Wasserwanzen. Bonn, Universität.—Buchdruckerei Carl Georgi.
- Germar E. F.* 1837. Fauna Insectorum Europae, 19.—Insectorum Protogaeae Specimen systems insecta carbonum fossilium. Halle: 1—25.
- Germar E. F.* 1839. Die vesteinerten Insekten Solenhofens.—Nova Acta Leopold. Carolinae Akad., 19: 187—222.
- Germar E. F.* 1842. Beschreibung einiger neue fossilen Insekten in dem lithographischen Schiefer Baierns I.—Münst. Beitr., 5: 79—94.
- Giebel C. C.* 1856. Die Insekten und Spinnen der Vorwelt.—Fauna der Vorwelt, 2: 1—511.
- Goodchild A. J. P.* 1966. Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera.—Biol. Rev., 41: 97—140.
- Gorai A. K., Chaudhuri D. N. R.* 1962 (1964). Food and feeding habits of *Anisops bouveri* Kirk. (Heteroptera: Notonectidae).—J. Asiat. Soc., 4, N 3—4: 135—139.
- Grassi B.* 1887. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull'organizzazione deglie Insetti.—R. C. Acad. Lincei, 4: 543—606.
- Griffith M. E.* 1945. The environment, life history and structure of the water boatman, *Rhamphocorixa acuminata* (Uhler) (Hemiptera, Corixidae).—Kansas Univ. Sci. Bull., 30: 241—366.
- Gupta A. P.* 1963a. A consideration of the systematic position of the Saldidae and Mesoveliidae.—Proc. Entomol. Soc. Wash., 65: 31—38.
- Gupta A. P.* 1963b. Comparative morphology of the Saldidae and Mesoveliidae.—Tijdschr. entomol., 106: 169—196.
- Haase E.* 1890. Bemerkungen zur Palaeontologie der Insekten.—Neues Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol., 2: 1—33.
- Hagen H. A.* 1862. Über die Neuroptera aus dem litographischen Schiefer in Bayern.—Palaeontographica, 10: 96—145.
- Hale H. M.* 1922. Studies in Australian aquatic Hemiptera, I.—Rec. S. Austral. Mus., 2, N 2: 309—330.
- Hale H. M.* 1923a. The breeding habits and migration of some Australian aquatic bugs (Corixidae and Notonectidae).—S. Austral. Naturalist, 4, N 3: 124—128.
- Hale H. M.* 1923b. Studies in Australian aquatic Hemiptera, II. Families Notonectidae.—Rec. S. Austral. Mus., 2, N 3: 397—424.
- Hale H. M.* 1924a. Notes on eggs, habits and migration of some Australian aquatic bugs (Corixidae and Notonectidae).—S. Austral. Naturalist, 5, N 4: 133—135.
- Hale H. M.* 1924b. Studies in Australian aquatic Hemiptera, III.—Rec. S. Austral. Mus., 2, N 4: 503—520.
- Hale H. M.* 1924c. Studies in Australian aquatic Hemiptera IV. The Corixid genus *Diaprepocoris*.—Trans. Proc. Roy. Soc. S. Austral., 48: 7—9.
- Hale H. M.* 1924d. Two new Hemiptera from New South Wales.—Proc. Linnean Soc. N. S. Wales, 49, pt 4: 461—467.
- Hale H. M.* 1935. Some aquatic Hemiptera from Western Australia.—Trans. Roy. Soc. Austral. Mus.: 249—251.
- Hamilton M. A.* 1931. The morphology of the water-scorpion, *Nepa cinerea* Linn. (Rhynchota, Heteroptera).—Proc. Zool. Soc. London: 1067—1136.
- Handlirsch A.* 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: 1—1433.
- Handlirsch A.* 1925. Palaeontologie. Systematische Übersicht. In: Schröder's Handbuch der Entomologie: 117—299, 377—1140.

- Handlirsch A.* 1939. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken und phylogenetische, palaeogeographische und allgemein—biologische Probleme II.—Ann. Naturhist. Mus. Wien, 49: 1—240.
- Heer O.* 1853. Die Insektenfauna der Tertiärgelände von Oeningen und von Radoboj in Croatien. III Teil. Rhynchoten. VII. Ordnung: Rhynchoten. Schnabelinsekten. Hemiptera L., Leipzig: 1—140.
- Heer O.* 1865. Urvwelt der Schweiz. Zürich: 1—622.
- Hennig W.* 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System.—Beitr. Entomol., 3: 1—85.
- Heyden C. H. G.* 1859. Gliedtiere aus der Braunkohle des Neiderrheins.—Palaeontographica, 8.
- Heymons R.* 1915. In: Brehms—Tierleben, Allgemeine Kunde des Tierreichs Insekten und Spinnenkerfe. Leipzig und Wien.
- Hoberlandt L.* 1948a. Results of the Zoological Scientific Expedition of the National Museum in Praha to Turkey. 2. Hemiptera—Heteroptera I. The Aquatic and Semiaquatic Heteroptera of Turkey.—Acta Entomol. Mus. Natur. Pragae, 26: 352—374.
- Hoberlandt L.* 1948b. First Apterous Aradidae from Africa.—Acta Entomol. Mus. Natur. Pragae, 26: 354—357.
- Hoffmann W. E.* 1925. The life history of *Sphaerodema rusticum* Fabr. (Hemiptera, Belostomatidae).—Lignan Agric. Rev., Canton, 3, N 2: 167—176.
- Hoffmann W. E.* 1927. Biological notes on *Laccotrephes* (Hemiptera, Nepidae).—Lignan Agric. Rev., Canton, 4, N 1: 1—17.
- Hoffmann W. E.* 1930a. Notes on the life history of *Ranatra chinensis* Mayr.—Proc. Nat. Hist. Soc. Fuk. Christ. Univ., 3: 31—37.
- Hoffmann W. E.* 1930b. Life history notes on *Enithares sinica* Stål (Hemiptera, Notonectidae).—Lignan Sci. J., Canton, 9, N 4: 432.
- Hoffmann W. E.* 1930—1931. Studies on the bionomics of the waterbugs, *Lethocerus indicus* (Hemiptera, Belostomatidae) in China.—Verh. Internat. Vereinig. theoret. und angew. Limnol., Budapest, 5: 661—667.
- Hoffmann W. E.* 1933a. A preliminary list of the aquatic and semiaquatic Hemiptera of China, Chosen (Korea) and Indo-China.—Lignan Sci. J., Canton, 12: 243—258.
- Hoffmann W. E.* 1933b. The life history of a second species of *Laccotrephes* (Hemiptera, Nepidae).—Lignan Sci. J., Canton, 12: 245—256.
- Hoffmann W. E.* 1941. Catalogue of aquatic Hemiptera of China, Indo-China, Formosa and Korea.—Lignan Sci. J., Canton, 20: 1—78.
- Hoke S.* 1926. Preliminary paper on the wingvenation of the Hemiptera (Heteroptera).—Ann. Entomol. Soc. America, 19: 13—34.
- Holway R. T.* 1935. Preliminary note on the structure of the pretarsus and its possible phylogenetic significance.—Psyche, 42: 1—24.
- Hope F. W.* 1847. Observation on the fossil insects of Aix in Provence, with descriptions and figures of three species.—Trans. Entomol. Soc. London, 4: 250—255.
- Horegott H., Jordan K. H. C.* 1954. Bestimmungstabelle der Weibchen deutscher Corixiden (Heteroptera: Corixidae).—Beitr. Entomol., 4, N 5—6: 578—594.
- Horvath G.* 1879. Hemiptera—Heteroptera a Dom. Joanne Xantus in China et in Japonia collecta.—Term. Füz., Budapest, 3: 141—152.
- Horvath G.* 1904. *Hydrocorisae tres novae*.—Ann. Mus. Nat. Hung., 2: 594—595.
- Horvath G.* 1905. *Hemipteres nouveaux de Japon*.—Ann. Mus. Nat. Hung., Budapest, 3: 413—423.
- Horvath G.* 1911. Nomenclature des familles des Hemipteres.—Ann. Mus. Nat. Hung., 9: 1—34.
- Horvath G.* 1926. Zoological results of the Swedish Expedition to Central Africa 1921. 25. Aquatic and semi-aquatic Hemiptera.—Arkiv. Zool., 18A, N 31: 1—5.
- Hungerford H. B.* 1919. The biology and ecology of aquatic and semi-aquatic Hemiptera.—Kansas Univ. Sci. Bull., 11: 1—328.
- Hungerford H. B.* 1922. The life history of the toad bug, *Gelastocoris oculatus* Fabr. (Heteroptera).—Kansas Univ. Sci. Bull., 14: 145—171.
- Hungerford H. B.* 1932. Concerning a fossil water bug from the Florissant (Nepidae).—Kansas Univ. Sci. Bull., 20: 327—331.
- Hungerford H. B.* 1933. Concerning some aquatic and semiaquatic Hemiptera from Australia.—Bull. Brooklyn Entomol. Soc., 29, N 2: 68—73.
- Hungerford H. B.* 1941. A remarkable new Naucorid water bug.—Ann. Entomol. Soc. America, 34: 1—4.
- Hungerford H. B.* 1942. *Coleopterocoris*, an interesting new genus of the subfamily Potamocorinae.—Ann. Entomol. Soc. America, 35, N 2: 135—139.
- Hungerford H. B.* 1947. A new species of *Cymatia* from Australia (Hemiptera, Corixidae).—J. Kansas Entomol. Soc., 20, N 4: 154—157.
- Hungerford H. B.* 1948. The Corixidae of the Western Hemisphere (Hemiptera).—Kansas Univ. Sci. Bull., 32: 1—827.
- Hungerford H. B.* 1953. A new *Agraptocorixa* from Australia.—J. Kansas Entomol. Soc., 26: 43—44.

- Hutchinson G. E.* 1929. A revision of the Notonectidae and Corixidae of South Africa.—*Ann. S. Afric. Mus.*, 25: 360—474.
- Hutchinson G. E.* 1930. Report on Notonectidae, Pleidae and Corixidae (Hemiptera), Mr. Omer-Cooper's Investigation of the Abyssinian fresh waters.—*Proc. Zool. Soc. London*, pt 2, N 29: 437—466.
- Hutchinson G. E.* 1932. Supplementary report on Notonectidae, Pleidae and Corixidae (Hemiptera), Mr. Omer-Cooper's investigation of the Abyssinian fresh waters (Dr. Hugh Scott's Expedition).—*Proc. Zool. Soc. London*: 125—130.
- Hutchinson G. E.* 1933. The zoo-geography of the African aquatic Hemiptera in relation to post-climatic change.—*Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, 28: 436—468.
- Hutchinson G. E.* 1940. A revision Corixidae of India and adjacent regions.—*Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci.*, 33: 339—476.
- Hutchinson G. E.* 1942. Note on the occurrence of *Buenoa elegans* (Notonectidae) in the early postglacial sediment of Lyd—Hyt Pond.—*Amer. J. Sci.*, N 240: 335—336.
- Hutton F. W.* 1904. Index Fauna Novae Zealandiae. London.
- Hynes H. B.* 1948. Notes on the aquatic Hemiptera-Heteroptera of Trinidad and Tobago, B. W. I., with a description of a new species of *Martarega* B. White (Notonectidae).—*Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 99, N 10: 341—360.
- Jaczewski T. L.* 1923. Über die fossilen Corixiden aus Boryslaw in Polen.—*Rozpr. i Wiad. z Muz. im. Dzied., Lemberg*: 7—8.
- Jaczewski T. L.* 1924. Revision of the Polish Corixidae.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 3: 1—98.
- Jaczewski T. L.* 1925. Contributions to the Knowledge of some West-European Heteroptera, chiefly Corixidae.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 4: 126—140.
- Jaczewski T. L.* 1926a. Notes on some West-African Heteroptera.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 5: 62—106.
- Jaczewski T. L.* 1926b. Notes on Corixidae. I—II.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 5: 15—21.
- Jaczewski T. L.* 1928. Notes on Corixidae. III—VII.—*Ann. Mus. Hung. Budapest*, 25: 204—214.
- Jaczewski T. L.* 1929a. Further redescription of Palaearctic Corixidae.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 26: 23—34.
- Jaczewski T. L.* 1929b. On the fossil Corixidae (Heteroptera) from Boryslaw in Poland.—X Congr. Internat. zool., Pt 2, Budapest: 1276—1281.
- Jaczewski T. L.* 1931a. Notes on Corixidae. VIII—XI.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 9, N 10: 147—154.
- Jaczewski T. L.* 1931b. Studies on Mexican Corixidae.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 9, N 15: 187—230.
- Jaczewski T. L.* 1933. Notes on some South and Central American Corixidae.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 9, N 21: 329—339.
- Jaczewski T. L.* 1934. Notes on some Palaearctic aquatic and semi-aquatic Heteroptera, chiefly from South Eastern Europe.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 10, N 14: 267—288.
- Jaczewski T. L.* 1936a. Notes on Corixidae. XII—XIV.—*Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, 5: 34—43.
- Jaczewski T. L.* 1936b. Contribution to the knowledge aquatic Heteroptera of Egypt.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 11, N 10: 171—211.
- Jaczewski T. L.* 1949. Notes on Corixidae XXIV—XXVIII. On some Pleistocene Corixidae described by A. M. Lomnicki.—*Polsk. Pismo Entomol.*, 3—4, N 19: 103—113.
- Jaczewski T. L.* 1939. Notes on Corixidae. XV—XXIII.—*Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Natur.*, 13, N 23: 269—302.
- Jaczewski T. L.* 1960a. Contribution to the knowledge of aquatic Heteroptera of the Asiatic territories of the USSR.—*Ann. zool., Warszawa*, 18, N 16: 277—295.
- Jaczewski T. L.* 1960b. Corixidae (Heteroptera) from the Mongolian People's Republic and some Adjacent Regions.—*Fragm. faunist.*, 8, N 20: 305—314.
- Jaczewski T. L.* 1960c. On some Japanese Corixidae (Heteroptera).—*Ann. zool., Warszawa*, 18, N 25: 459—469.
- Jaczewski T. L.* 1961. Notatki z biologii wioskow (Corixidae, Heteroptera).—*Polsk. Pismo Entomol.*, 31, N 20: 295—300.
- Jaczewski T. L.* 1962. Notes on some Corixidae (Heteroptera) from Viet-Nam.—*Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol.*, 10, N 1: 23—28.
- Jaczewski T. L.* 1962b. Notes on some Corixidae (Heteroptera) from Indonesia.—*Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol.*, 10, N 11: 467—468.
- Jaczewski T. L.* 1963a. Two species of Corixidae (Heteroptera) from the USSR.—*Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol.*, 11, N 4: 181—186.
- Jaczewski T. L.* 1963b. Notes on some aquatica Heteroptera from North Korea.—*Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol.*, 11, N 5: 241—245.
- Jaczewski T. L.* 1964. Notes on some aquatic and semi-aquatic Heteroptera from Iraq.—*Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol.*, 12, N 6: 263—268.
- Jaczewski T. L.* 1968. Notes concerning taxonomy and nomenclature of some Corixidae (Heteroptera).—*Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol.*, 16, N 5: 299—301.

- Jordan K. H. C. 1935. Aquatile Rhynchoten.— In: J. Gulde. Die Wanzen Mitteleuropas, 12. Frankfurt a/M.: 1—105.
- Jordan K. H. C. 1937. Lebensweise und Entwicklung von *Micronecta minutissima* L.— Entomol. Jahrg.: 173—177.
- Jordan K. H. C. 1950. Wasserwanzen N. Brehm.— Büch. Leipzig: 1—37.
- Jordan K. H. C. 1953. Eine weitere fossile Notonectidae (Hem., Het.) von Rott. im Siebengebirge.— Zool. Anz., 150, N 9—10: 245—249.
- Junqua C. 1955. Reproduction et développement de l'*Hydrocyrius columbiae* Spin.— Bull. Soc. zool. France, 80, N 5—6: 359—362.
- Karny H. 1834. Biologie der Wasserinsekten. Ein Lehr- und Nachschlagbuch über die wichtigsten Ergebnisse der Hydro-Entomologie. Wien.
- Kevan B., Mc Keith E. 1942. Some observations on *Mononyx nepaeformis* (Fabricius 1775), a toad-bug (Mononichidae, Hemipt.—Heteropt.).— Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 17: 109—110.
- Khanna S. 1964. The maxillary glands of *Dysdercus Koenigii* (Fabr.) (Hemiptera: Pyrrhocoridae).— Naturwissenschaften, 51, N 5: 119—120.
- Kirkaldy G. W. 1897. Aquatic Rhynchota: descriptions and notes, N 1.— Ann. and Mag. Natur. Hist., 20.
- Kirkaldy G., W. 1898. Nota sopra alcuni rincoti acquatici africani del museo civico di storia naturale de Genova I.— Ann. Mus. Civ., Genova, 29.
- Kirkaldy G. W. 1904. Über Notonectiden.— Wien Entomol. Z., 23: 93—135.
- Kirkaldy G. W. 1906. List of the genera of the pagiopodous Hemiptera-Heteroptera, with their type species, from 1758 to 1904 and also of the aquatic and semi-aquatic Trochalopoda.— Trans. Amer. Entomol. Soc., 32: 117—156.
- Kirkaldy G. W. 1907. Biological notes on the Hemiptera of the Hawaiian Isles. I.— Proc. Hawaiian Entomol. Soc., 1: 135—138.
- Kirkaldy G. W. 1909. Catalogue of the Hemiptera (Heteroptera). I. Cimicidae: 21—22.
- Kirkaldy G. W., Bueno J. R. 1909. A catalogue of American aquatic and semiaquatic Hemiptera.— Proc. Entomol. Soc. Wash., 10: 173—215.
- Krajewski S. 1966. Biologia i rozwój pluskwiaka *Aphelocheirus aestivalis* (Fabr.) w rzece Grabi.— Zesz. nauk. Univ. łódz. ser. 2, N 21: 63—73.
- Kühn O. 1957. Das Solnhofenbuch. Entstehung und Lebewelt der fränkischen lithographienschiefer, Bamberg: 1—46.
- Kühn O. 1961. Die Tier- und Pflanzenwelt des Solnhofener Schiefers.— Geologica bavarica, 48: 1—68.
- Kumar R. 1961. Studies on the genitalia of some aquatic and semi-aquatic Heteroptera.— Entomol. Tidskr., 82: 163—179.
- Kumar R. 1964. On some internal organs in *Enicocephalidae*, *Leptopodidae* and *Ochteridae* (Hemiptera).— Proc. Roy. Soc. Queensland, 75: 39—44.
- Lansbury J. 1955. Distributional records of North American *Corixidae* (Hemiptera: Heteroptera).— Canad. Entomol., 47: 474—481.
- Lansbury J. 1960. The *Corixidae* (Hemiptera — Heteroptera) of British Columbia.— Proc. Entomol. Soc. Brit. Columbia, 57: 34—43.
- Lansbury J. 1962. Notes of the genus *Anisops* in Bishop Museum (Hem.: Notonectidae).— Pacif. Insects, 4, N 1: 141—151.
- Lansbury J. 1963. Notes on the water-bug of Solomon islands and New Hebrides.— Pacif. Insects, 5, N 1: 5—10.
- Lansbury J. 1964a. A revision of the genus *Paranisops* Hale (Heteroptera: Notonectidae).— Proc. Roy. Entomol. London, (B), 33, N 11—12: 181—188.
- Lansbury J. 1964b. Some observations on the Notonectidae (Hemiptera-Heteroptera) of Viet-Nam and adjacent regions.— Ann. zool. PAN, 22, N 10: 203—219.
- Lansbury J. 1965a. Notes on the species of the genus *Anisops* Spin. (Hemiptera-Heteroptera, Notonectidae) of Java.— Ann. zool. PAN, 23, N 5: 57—68.
- Lansbury J. 1965b. A new tribe and genus of Notonectidae (Heteroptera: Notonectidae) from Borneo.— Pacif. Insects, 7, N 2: 327—332.
- Lansbury J. 1966. Notes on the genus *Aphelonecta* (Hemiptera-Heteroptera: Notonectidae).— Pacif. Insects, 8, N 3: 629—632.
- Lansbury J. 1968. The *Enithares* (Hemiptera-Heteroptera: Notonectidae) of the Oriental region.— Pacif. Insects, 10, N 2: 353—442.
- La Rivers Ira 1950. A new Naucorid genus and species from Nevada (Hemiptera).— Ann. Entomol. Soc. America, 43: 368—373.
- La Rivers Ira 1951. A revision of the genus *Ambrysus* in the United States (Hemiptera: Naucoridae).— Univ. Calif. Publ. Entomol., 8, N 7: 277—338.
- La Rivers Ira 1953. The *Ambrysus* of Mexico (Hemiptera, Naucoridae).— Univ. Kansas Sci. Bull., 35, N 10: 1279—1349.
- La Rivers Ira 1956. A new genus and species of Naucorid from South America (Hemiptera).— Entomol. News, 67, N 9: 237—245.
- Larsen O. 1938. Untersuchungen über den Geschlechtsapparat der aquatilen Wanzen.— Opusc. entomol. Suppl., 1: 388.
- Larsen O. 1945a. Der Thorax der Heteropteren Skelett und Muskulatur.— Acta Univ. lund, N. F., Avd. 2, 41, N 3: 1—96.

- Larsen O. 1945b. Das thorakale Skelettmuskelsystem der Heteropteren. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenthorax.—Acta Univ. lund, N. F., Avd. 2, 41, N 11: 1—83.
- Larsen O. 1954. Atembewegungen bei den Corixiden.—Entomol. tidskr., 75, N 1—4: 104—110.
- Latreille P. A. 1802. Histoire naturelle générale et particulare des crustacés et des insectes. 3. Paris.
- Latreille P. A. 1825a. Entomologie, ou histoire naturelle des crustacés, des arachnides et des insectes, 2. Paris.
- Latreille P. A. 1825b. Familles naturelles du regne animal. Paris.
- Lauck D. R. 1958. A new species of *Horvathinia* from Bolivia (Belostomatidae: Hemiptera).—J. Kansas Entomol. Soc., 31, N 3: 237—239.
- Lauck D. R. 1959. Three new species of *Belostoma* from Mexico and Central America (Hemiptera: Belostomatidae), with a list of North American species.—Bull. Chicago Acad. Sci., 11, N 1: 1—9.
- Lauck D. R. 1960. A new species of *Notonecta* from the Florissant (Hemiptera, Notonectidae).—J. Kansas Entomol. Soc., 33, N 2: 69—71.
- Lauck D. R. 1962. A monograph of the genus *Belostoma* (Hemiptera). Part I. Introduction and *B. dentatum* and *subspinosum* groups.—Bull. Chicago Acad. Sci., 11, N 3: 34—81.
- Lauck D. R. 1963. A monograph of the genus *Belostoma* (Hemiptera). Part II. *B. aurivillianum*, *stoliii*, *testaceopallidum*, *dilatatum*, and *discretum* groups.—Bull. Chicago Acad. Sci., 11, N 4: 82—101.
- Lauck D. R., Menke A. S. 1961. The higher classification of the Belostomatidae (Hemiptera).—Ann. Entomol. Soc. America, 54, N 5: 644—657.
- Leach W. E. 1815. Brewster the Edinburgh encyclopedia.—Edinburgh. J. M. Baldwin, C. J. M. Richardson, London, 9: 57—172.
- Leach W. E. 1818. On the classification of the natural tribe of insects Notonectides, with description of the British species.—Trans. Linnean Soc. London, 12: 10—18.
- Lefeuve J.-Cl. 1967. A propos des déplacements d'insectes aquatiques dans l'ouest de la France.—Compt. rend. 91^e Congr. nat. Soc. savant. Rennes, 1966. Sec. sci., 3. Paris: 41—47.
- Leong C. Y. 1962. The life-history of *Anisops breddini* Kik. (Hemiptera, Notonectidae).—Ann. and Mag. Natur. Hist., 5, Ser. 13: 377—383.
- Leston D. 1955a. Taxonomy of the British Corixidae.—Entomol. Monthly Mag., 91: 57—59.
- Leston D. 1955b. Miscellaneous biological notes on British Corixidae and Notonectidae.—Entomol. Monthly Mag., 91: 92—95.
- Lindberg H. 1922. Neue Micronecta — Arten (Hem.-Het.) — Notul. Entomol., 2: 114—117.
- Linnaeus C. 1758. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, ed. X, 1.
- Łomnicki A. M. 1894. Pleistocenské owady z Boryslawia (Fauna pleistocénica Insectorum Boryslaviensium).—Muzeum im. Dzieduszyckich, Łwów.
- Lundblad O. 1925a. Studien über Schwedische Corixiden. I. Zur näheren Kenntnis der beiden nahverwandten Arten *Arctocoris carinata* (C. Sahlb.) und *A. germari* (Fieb.).—Entomol. tidskr., 46: 127—142.
- Lundblad O. 1925b. Studien über schwedische Corixiden. II—III.—Entomol. tidskr., 46: 182—201.
- Lundblad O. 1926. Studien über schwedische Corixiden. IV—V.—Entomol. tidskr., 47: 221—234.
- Lundblad O. 1927. Studien über schwedische Corixiden. VI.—Entomol. tidskr., 48: 57—97.
- Lundblad O. 1928a. Studien über schwedische Corixiden. VII.—Entomol. tidskr., 49: 9—17.
- Lundblad O. 1928b. Monographie der bis jetzt bekannten Arten der neotropischen Corixidengattung *Heterocoris*. B. White.—Entomol. tidskr., 49: 65—83.
- Lundblad O. 1928c. Beitrag zur Kenntnis Corixidae.—Entomol. tidskr., 48: 219—243.
- Lundblad O. 1929. Neue und wenig bekannte Corixiden.—Entomol. Medd., 16: 277—309.
- Lundblad O. 1933a. Zur Kenntnis der aquatilen und semi-aquatilen Hemipteren von Sumatra, Java und Bali.—Arch. Hydrobiol., suppl., 12: 1—194, 263—489.
- Lundblad O. 1933b. Wasserhemipteren, während der Kolthoffschen Expedition nach China gesammelt.—Entomol. tidskr., 54: 247—276.
- Lundblad O. 1934. Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den Nordwestlichen Provinzen Chinas. 28. Hemiptera. 1 Wasserhemipteren.—Arkiv zool., 27A, N 14: 1—31.
- Lundblad O. 1936. Eine neue Micronecta-Art aus Schweden.—Entomol. tidskr., 57: 23—28.
- Mac Gillivray A. D. 1923. The subcostal vein in the wings of insects.—Amer. Naturalist, 57: 1—371.
- Macan T. T. 1939. A key to the British species of Corixidae (Hemiptera-Heteroptera) with notes on their distribution.—Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ., Ambliside, 1: 1—27.

- Macan T. T.* 1956. A revised key to the British water bugs (Hemiptera-Heteroptera) with notes on their ecology.—*Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ., Ambliside*, 16: 1—74.
- Marks E. P.* 1958. A comparative study of the foregut of several aquatic Hemiptera.—*J. Kansas Entomol. Soc.*, 31: 138—153.
- Marks E. P.* 1959. The food pump of studies on other aquatic Hemiptera.—*Psyche*, 64: 123—134.
- Martin Ch. H.* 1928. An axplanatory survey of characters of specific value in the genus *Gelastocoris* Kirkaldy, and some new species.—*Kansas Univ. Sci. Bull.*, 18, N 4: 351—369.
- Matsuda R.* 1962. Morphology and evolution of the pleusternal region of the pterothorax in Notonectidae and related families.—*J. Kansas Entomol. Soc.*, 35, N 2: 235—242.
- Matsuda R.* 1965. Morphology and evolution of the insect head.—*Mem. Amer. Entomol. Inst.*, N 4: 1—328.
- Matsumura S.* 1905. Die Wasser-Hemipteren Japons.—*J. Supporo Agric. Coll.*, 2; pt II: 53—66.
- Matsumura S.* 1915. Uebersicht der Wasser-Hemipteren von Japon und Formosa.—*Entomol. Mag., Kyoto*, 1, pt III: 103—119.
- Mayr F. X.* 1967. Paläobiologie und Strationomie der Plattenkalke der Altmühlalb.—*Erlanger geol. Abh.*, 67: 3—40.
- McAtee W. L.* 1924. Some annectant bugs of the superfamily Cimicoideae.—*Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 19: 69—82.
- McAtee W. L.* 1925. Another annectant genus (Hemiptera, Cimicoideae).—*Proc. Biol. Soc. Wash.*, 38: 145—148.
- McAtee W. L.* 1926. Further on annectant bugs.—*Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 21: 43—47.
- McAtee W. L., Malloch J. R.* 1933. Revision of the subfamily Thyreocorinae of the Pentatomidae (Hemiptera-Heteroptera).—*Ann. Carnegie Mus.*, 21: 191—412.
- McGintie H. D.* 1953. Fossil plants of the Florissant Geds. Colorado.—*Carnegie Inst. Wash. Publ. N 599. Contribution to Palaeontology. Washington*: 1—198.
- Melin D.* 1928. Hemiptera from South and Central America. I.—*Zool. Bidrag Uppsala*. 12: 151—198.
- Menke A.* 1958. A synopsis of the genus *Belostoma* Latreille, of America North of Mexico, with the description of a new species (Hemiptera; Belostomatidae).—*Bull. So. Calif. Acad. Sci.*, 57, N 3: 154—174.
- Menke A.* 1959. A new giant water bug from Mexico (Hemiptera: Belostomatidae).—*Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.*, N 34: 1—4.
- Menke A.* 1960. A taxonomic study of the genus *Abedus* Stål (Hemiptera, Belostomatidae).—*Univ. Calif. Publ. Entomol.*, 16, N 8: 393—440.
- Menke A.* 1962. Notes on species of *Lethocerus* Mayr and *Hydrocyrius* Spinola described by Guerin-Meneville, L. Dufour, A. L. Montandon, and G. A. W. Herrich — Schäffer (Belostomatidae; Hemiptera).—*Proc. Biol. Soc. Wash.*, 75: 61—66.
- Menke A.* 1963a. An overlooked Old World species of *Lethocerus* (Hemiptera: Belostomatidae).—*J. Kansas Entomol. Soc.*, 36, N 4: 258—259.
- Menke A.* 1963b. Lectotype designation for *Ranatra quadridentata* Stål (Hemiptera: Nepidae).—*Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 58, N 4: 112—113.
- Menke A.* 1963c. A review of the genus *Lethocerus* in North and Central America, including the West Indies (Hemiptera: Belostomatidae).—*Ann. Entomol. Soc. America*, 56, N 3: 261—267.
- Menke A.* 1965. A new South American toe biter (Hemiptera, Belostomatidae).—*Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.*, N 89: 2—4.
- Menke A.* 1966. A new toe biter from Mexico (Belostomatidae, Hemiptera).—*Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.*, N 118: 1—6.
- Menke A., Lauck D.* 1962. The Machris Brazilian expedition Entomology: Belostomatidae (Hemiptera).—*Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.*, N 55: 1—8.
- Menke A., Stange L. A.* 1964. A new genus of Nepidae from Australia with notes on the higher classification of the family.—*Proc. Roy. Soc. Queensland*, 75, N 9: 67—72.
- Menke A., Truxal F.* 1966. New distribution data for *Martarega*, *Buena* and *Abedus*, including the first record of the genus *Martarega* in the United States (Hemiptera: Notonectidae, Belostomatidae).—*Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.*, N 106: 1—6.
- Meunier F.* 1896. Les *Belostoma* fossiles des Musées de Munich et de Haarlem.—*Mem. Soc. zool. France*, 1.
- Meunier F.* 1897. Revue critique de quelques insectes fossiles du Musée Teyler.—*Arch. Mus. Teyler*, ser. 11, 5 3: 221—231.
- Meunier F.* 1898. Les insectes des temps secondaires.—*Arch. Mus. Teyler, Paris — Leipzig*, ser. 2, 4: 89—148.
- Meunier F.* 1900. Sur quelques prétendus *Naucoris* fossiles.—*Misc. Entomol.*, 8, N 1: 12—13.
- Mittis H.* 1935. Zur Biologie der Corixiden. Stridulation.—*Z. Morphol. Okol. Tiere*, 30, N 4: 379—495.

- Poisson R.* 1950. Sur quelques espèces nouvelles d'Hydrocorises des collections du Musée du Congo belge.— *Rev. zool. bot. afric.*, 43, N 1—2: 67—91.
- Poisson R.* 1951. Ordre des Hétero-ptères.— In: *Traité de zoologie*, 10, P. P. Grasse (Ed.): 1657—1803.
- Poisson R.* 1955. Contribution à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urandi (Mission P. Basilewsky 1953). XLV. Hétero-ptères aquatiques.— *Ann. Mus. Congo, Tervuren, Zool.*, 36: 394—409.
- Poisson R.* 1957. Hétero-ptères aquatiques.— *Faune France*, 61.
- Poisson R.* 1963. Mission de M. H. Bertrand (1958—1959 et 1960) en Afrique éthiopienne et à Madagascar. Hydrocorises.— *Bull. J. F. A. N.*, 25, ser. A, N 4: 1170—1207.
- Poisson R., Jaczewski T. L.* 1928. Additional notes on the morphology of *Stenocorixa protrusa* Horvath (Heteroptera, Corixidae).— *Ann. Mus. zool. Polon.*, 7: 115—120.
- Popham E.* 1964. The migration of aquatic bugs with special reference to the Corixidae (Hemiptera-Heteroptera).— *Arch. Hydrobiol.*, 60, N 4: 450—496.
- Popov Y. A.* 1970. (Попов Ю. А.). Notes on the classification of the recent Naucoridae (Heteroptera, Nepomorpha).— *Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., Warszawa*, 18, N 2: 93—98.
- Puton A.* 1880. Synopsis des Hétero-ptères de France: 1—217.
- Qadri M. A. H.* 1951. On the anatomy of the mouth parts and the mode of feeding in the aquatic bugs (Cryptocerata).— *Proc. Zool. Soc. Bengal.*, 4: 117—128.
- Quenstedt F. A.* 1852. *Handbuch der Petrefactenkunde*. 1, Aufl., Tübingen.
- Rankin K.* 1935. Life history of *Lethocerus americanus* (Leidy).— *Kansas. Univ. Sci. Bull.*, 36: 479—491.
- Rawat B. L.* 1939. Notes on the anatomy of *Naucoris cimicoides* L. (Hemiptera-Heteroptera).— *Zool. Jahrb. (Abt. Anat.)*, 65: 535—600.
- Reuter O. M.* 1910. Neue Beiträge zur Phylogenie und Systematik der Miriden nebst einleitenden Bemerkungen über die Phylogenie der Heteropteren-Familien.— *Acta. Soc. Sci. Fennicae*, 37, N 3: 1—172.
- Reuter O. M.* 1912. Bemerkungen über mein neues Heteropteren-system.— *Öf. Finska Vet. Soc. Förh.*, 54 A, N 6: 1—62.
- Rice L. A.* 1954. Observations on the biology of ten notonectoid species found in the Douglas lake, Michigan region.— *Amer. Midland Naturalist*, N 1: 105—132.
- Řiha P., Kukulová J.* 1967. Eine neue Tertiäre Wasserwanze aus dem Bechlejovicer Diatomit (Heteroptera, Belostomatidae).— *Acta entomol. bohem.*, 64, N 4: 259—260.
- Rothpletz A.* 1909. Über die Einbettung der Ammoniten in den Solnhofener Schichten.— *Abh. K. Bayer. Acad. Wiss.*, 24, N 2, München: 313—337.
- Roubal J.* 1957. Monografie ceskych klestanek (Corixidae).— *Rozpr. CSAV, Rada MPV, Praha*, 67, N 9: 1—66.
- Sahlberg C.* 1819. Observationes quasdam Historiam Notonectidum imprimis Fennicarum illustrantes.— *Aboae*: 1—15.
- Sahlberg J.* 1875. Synopsis Amphibicorissarum et Hydrocorissarum Fenniae.— *Not. Sällsk. pro Faun. et Fl. fenn.*, 14: 243—301.
- Schell D. V.* 1943. The Ochteridae (Hemiptera) of the Western Hemisphere.— *J. Kansas. Entomol. Soc.*, 16, N 1—2: 29—47.
- Schenke G.* 1965. Die Ruderbewegungen bei *Corixa punctata* Illig (Cryptocerata).— *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 50, N 1: 73—84.
- Schlechtendal D. H. R.* 1892. Über das Vorkommen fossilen «Rückenschwimmer» (Notonecten) in Braunkohlengebirge von Rott.— *Z. Naturforsch.*, 65: 141—143.
- Schlechtendal D. H. R.* 1894. Beiträge zur Kenntnis fossilen Insekten aus dem Braunkohlengebirge von Rott am Siebengebirge.— *Abh. Naturforsch. Ges.*, 20: 197—228.
- Schlechtendal D. H. R.* 1898. Eine fossile *Naucoris*-Art von Rott.— *Z. Naturwiss.*, 71: 417—424.
- Schöberlin E.* 1888. Der Oeniger Stinkschiefer und seine Insektenreste.— *Soc. Entomol.*, 3: 1—61.
- Schumacher F.* 1917. *Belostoma (Lethocerus) cordofanus* Mayr ein reisenhaftes tropisches Wasserinsekt und seine Verbreitung auf der Balkan-Halbinsel.— *Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, Jahrg.*, N 8: 516—518.
- Schwertschläger J.* 1925. Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Fauna der lithographischen Schiefer.— *Paleontol. Z.*, 7: 147—160.
- Scudder G. G. E.* 1957. The systematic position of *Dicranocephalus* Hahn, 1826 and its allies (Hemiptera: Heteroptera).— *Proc. Roy. Entomol. Soc. London A*, 32: 147—158.
- Scudder G. G. E.* 1959. The female genitalia of the Heteroptera: morphology and bearing on classification.— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 111, N 14: 405—467.
- Scudder G. G. E.* 1961a. The comparative morphology of the insect ovipositor.— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 113, N 2: 25—40.
- Scudder G. G. E.* 1961b. The functional morphology and interpretation of the insect ovipositor.— *Canad. Entomologist*, 93: 267—272.
- Scudder S. H.* 1881. The tertiary Lake Basin at Florissant, Colorado between South and Hayden Parks.— *Bull. U. S. Geol. Surv.*, 4: 279—300.
- Scudder S. H.* 1885. New genera and species of fossil Cockroaches from Older American Rocks.— *Proc. Acad. Sci. Philadelphia*: 34—49.

- Miyamoto S.* 1961. Comparative morphology of alimentary organs of Heteroptera, with the phylogenetic consideration.— *Sieboldia*, 2, N 4: 197—259.
- Miyamoto S.* 1965. Notes on Formosan Corixidae (Hemiptera).— *Kontyû*, 33, N 4: 483—492.
- Montandon A. L.* 1895. Hémiptères.— *Bull. Mus. Zool. Anatomia compar. R. Univ. Torino*, 10, 219: 1—10.
- Montandon A. L.* 1897a. Hemiptera cryptocerata. Fam. Naucoridae.— Sous-fam., Cryptocricinae.— *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 47: 6—23.
- Montandon A. L.* 1897b. Hémiptères nouveaux des collections de Museum de Paris.— *Bull. Mus. Hist. Natur.*, 4: 124—131.
- Montandon A. L.* 1898. Hémiptères Hétéroptères Nouveaux des Collections du Museum de Paris.— *Bull. Mus. Hist. Natur.*, 2: 72—75.
- Mouffet T.* 1634. *Insectorum sive Minimorum animalium theatrum*. London: 1—326.
- Myers J. G.* 1922. The order Hemiptera in New Zealand.— *N. Z. J. Sci. and Technol.*, 5: 1—12.
- Myers J. G.* 1924. The Hemiptera of the Chatham Islands.— *Rec. Canterbury Mus.*, 2: 171—185.
- Myers J. G.* 1926. Biological notes on New Zealand Heteroptera.— *Trans. N. Z. Inst.*, 56: 449—511.
- Myers J. G., China W. E.* 1928. A list of New Zealand Heteroptera with the description of a remarkable Green Aphid representing a new genus.— *Ann. and Mag. Natur. Hist.*, ser 10, N 1: 377—394.
- Obenberger J.* 1958. *Entomologie*, 4, xx rad Hemiptera — Ploštice, Praha: 8—215.
- Oppenheim P.* 1888. Die Insektenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern.— *Palaeontographie*, 34: 1—234.
- Oshanin V.* 1906—1909. Verzeichnis der palaearktischen Hemipteren mit besonderer Berücksichtigung ihrer Verteilung in russischen Reiche, St. Petersburg., 1: 1—392.
- Oshanin V.* 1910. Verzeichnis der Palaearktischen Hemipteren, St. Petersburg., 3: 1—218.
- Oshanin V.* 1912. Katalog der paläarktischen Hemipteren (Heteroptera, Homoptera — Auchenorrhyncha und Psylloidea). Berlin: 1—187.
- Paiva C. A.* 1918. Aquatic Rhynchota from the Southern Shan States.— *Rec. Indian Mus. Calcutta*, 14: 19—32.
- Palman A.* 1967. Los Hemipteros Acuaticos de Cuba. Catalogo de la Fauna de Cuba XVI.— *Trab. Divulg.*, 38: 1—68.
- Parsons M. C.* 1958. Cephalic glands in *Gelastocoris* (Hemiptera-Heteroptera).— *Psyche*, 65, N 4: 99—107.
- Parsons M. C.* 1959. Skeleton and musculature of the head of *Gelastocoris oculatus* (Fabricius) (Hemiptera-Heteroptera).— *Bull. Mus. Compar. Zool.*, 122: 1—53.
- Parsons M. C.* 1960. The nervous system of *Gelastocoris oculatus* (Fabricius) (Hemiptera-Heteroptera).— *Bull. Mus. Compar. Zool.*, 122: 299—357.
- Parsons M. C.* 1962. Skeleton and musculature of the head of *Saldula pallipes* (F) (Heteroptera: Saldidae).— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 114: 97—130.
- Parsons M. C.* 1963. The endoskeletal pumping apparatus in representative Belostomatidae (Heteroptera).— *Canad. J. Zool.* 41: 1017—1024.
- Parsons M. C.* 1964 The origin and development of the hemipteran cranium.— *Canad. J. Zool.*, 42: 409—432.
- Parsons M. C.* 1965. Clypeal modification in some littoral and aquatic Heteroptera.— *Canad. J. Zool.*, 43: 161—166.
- Parsons M. C.* 1966a. Modifications of the food pumps of Hydrocorisae (Heteroptera).— *Canad. J. Zool.*, 44, N 4: 585—620.
- Parsons M. C.* 1966b. Studies on the cephalic anatomy of Naucoridae (Heteroptera).— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 118, N 5: 119—151.
- Parsons M. C.* 1967. Modifications of the prothoracic pleuron in Hydrocorisae (Heteroptera).— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 119: 215—234.
- Pendergrast J. G.* 1957. Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing on classification.— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 109: 1—63.
- Pierce W. D.* 1948. Fossil arthropods of California. 15. Some Hemiptera from the Mc Kitrick Asphalt Field.— *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.*, 47: 21—23.
- Ping C.* 1928. Study of the cretaceous insects of China.— *Paleontol. sinica Peking*, ser. B, 13, fasc. 1: 1—47.
- Piton L. E., Theobald N.* 1935. La faune entomologique des gisements mio-pliocenes du Massif Central.— *Rev. Sci. natur. d'Auvergne*, 1, Clermont-Ferrand: 65—104.
- Piton L. E.* 1942. Un nouvel Hémiptère fossile du Lac Chambon.— *Rev. Sci. natur. d'Auvergne*, 8, N 1.
- Poisson R.* 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques.— *Bull. biol. France et Belgique*, 58: 49—305.
- Poisson R.* 1938. Les Hémiptères aquatiques Sanduliarrhyncha Börn de la faune française. II. Micronectinae. Etude systématique et biologique: principales espèces paléarctiques.— *Ann. Soc. entomol. France*, 107: 81—120.
- Poisson R.* 1949. Hémiptera aquatiques.— *Inst. Parcs Nat. Congo — Belge*, 58: 1—94.

- Scudder S. H. 1890. The Tertiary insects of North America.—Rept. U. S. Geol. Surv., 8: 1—667.
- Sdzuy K. 1962. Über Entzerren von Fossilien (mit Beispielen aus der unterkambischen Saukiande — Fauna).—Paläontol. Z., 36, N 3—4: 275—284.
- Serres P. M. T. 1829. Geognosie des terrains tertiaires du midi de France, on tableau des principaux animaux invertebres des terrains marins tertiaires de la France.—Montpellier Durville. Ferruss, Bull., 17: 14—17.
- Singh-Pruthi H. 1925. The morphology of the male genitalia in Rhynchota.—Trans. Roy. Entomol. Soc. London: 127—267.
- Snodgrass R. E. 1933. Morphology of the insect abdomen. Pt II. The genital ducts and the ovipositor.—Smithsonian Misc. Collect., 89, N 8: 1—148.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of insect morphology. Mc Graw-Hill. N. Y. a. London.
- Snodgrass R. E. 1938. The loral plates and the hypopharynx of Hemiptera.—Proc. Entomol. Soc. Wash., 40: 228—236.
- Snodgrass R. E. 1960. Fact and theories concerning the insect head.—Smithsonian Misc. Collect., 142, N 4: 1—61.
- Soós A. 1961. Synopsis of the Palaearctic species of *Callicorixa* B. White s. 1. (Heteroptera: Corixidae).—Acta zool. Acad. sci. Hung., 7: 467—476.
- Sounders E. 1892. The Hemiptera — Heteroptera of the British Islands. London.
- Southwood T. R. E. 1955. The morphology of the salivary glands of terrestrial Heteroptera (Geocorisae) and its bearing on classification.—Tijdschr. Entomol., 98, N 2: 77—84.
- Southwood T. R. E. 1956. The structure of the eggs of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group.—Trans. Roy. Entomol. Soc., London, 108, N 6: 163—224.
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. Land and water bugs of the British isles, London, N. Y.
- Spinola M. 1837. Essais sur les genres d'Insectes appartenants à l'ordre des Hémiptères Linn. ou Rhyngotes Fabr à la section des Héteroptyères Dufour, 8 vo. Genes.
- Spinola M. 1840. Essai sur les Insectes Hémiptères Rhyngotes ou Héteroptyères, 8 vo. Paris.
- Spinola M. 1850a. Tavola sinottica dei generi spettanti alla classe degli insetti arthrodignati Hemiptera, Linn., Latr.—Rhyngota Fabr.—Rhynchota Burm., Modena: 1—60.
- Spinola M. 1850b. Di alcuni generi d'insetti arthrodignati nuovamente proposti. Modena: 61—138.
- Spooner D. 1938. The phylogeny of the Hemiptera.—Illinois Biol. Monogr., 16, N 3: 1—102.
- Sprague J. B. 1956. The biology of *Hydrometra martini* Kirkaldy.—Kansas Univ. Sci. Bull., 38: 579—693.
- Staddon B. W., Griffiths D. 1967. Some observations on the food of *Aeschna juncea* (L.) nymphs (Odonata) with particular reference to Corixidae (Hemiptera).—Entomol. Monthly Mag., 103, N 1241—1243: 226—230.
- Stål C. 1865. Hemiptera Africana II, Stockholm: 1—200.
- Stål C. 1870. Hemiptera insularum Philippinarum.—Öfv. Vet. Akad. Förh., 27, N 7: 607—776.
- Stål C. 1876. 5. Enumeratio Hemipterum. Bidrag till en förteckning öfver ulla hittills kända Hemiptera, jemte systematiska-medd.—Svenska Vetenskaps Akad. Handl., 19, N 4: 141—147.
- Statz G. 1950. Alte und neue Hydrocorisae (Wasserwanzen) aus dem Oberoligocän von Rott.—Palaeontographica, Abt. A, 98, Lief. 1—4: 46—96.
- Statz G., Wagner E. 1950. Geocorisae (Landwanzen) aus den oberoligocänen Ablagerungen von Rott.—Palaeontographica, Abt. A, 98, Lief. 5—6: 97—136.
- Stichel W. 1925—1938. Illustrierte Bestimmungstabellen der deutschen Wanzen. Bd. I—II. Berlin: 1—499.
- Stichel W. 1955. Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen, II. Europa., 1, Berlin — Hermsdorf.
- Sutton M. F. 1951. On the food, feeding mechanism and alimentary canal of Corixidae (Hemiptera, Heteroptera).—Proc. Zool. Soc. London, 121: 465—499.
- Swammerdam J. 1737—1738. Biblia naturae; sive historia insectorum, t. I—II, Legdae: 550—910.
- Takai F. A. 1943. A monograph on the Lycoperid fishes from the Mesozoic of Eastern Asia.—J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, sect., 2, 4: 207—270.
- Tanaka T. 1926. Homologies of the wing veins of the Hemiptera.—Annot. zool. japon., 11: 33—57.
- Taylor L. H. 1918. The thoracic sclerites of Hemiptera and Heteroptera. With notes on the relationships indicated.—Ann. Entomol. Soc. America, 11: 225—254.
- Thomson D'Arsty. 1942. On growth and form. N. Y., Macmillan.
- Thomson C. G. 1869. Öfversigh av Sveriges Coriser.—Opuscula entomol., fasc. 1.
- Thorpe W. H. 1965 (1966). The habitat of *Aphelocheirus aestivalis* (F.) (Hem.—Het., Aphelocheiridae).—Entomol. Monthly Mag., 101, N 1217—1219: 251—253.
- Tillyard R. J. 1926. The Insects of Australia and New Zealand.—Sydney.

- Tinarelli A. M.* 1962. Distribuzione e «habital» di alcune specie di emitteri acquatici nel l. Trasimeno.— Riv. idrobiol., 2, N 1: 75—111.
- Todd E. L.* 1955. A taxonomic revision of the family Gelastocoridae (Hemiptera).— Kansas Univ. Sci. Bull., 37: 277—275.
- Todd E. L.* 1961. A checklist of the Gelastocoridae (Hemiptera).— Proc. Hawaiian Entomol. Soc., 17, N 3: 461—467.
- Truxal F. S.* 1953. A revision of the genus *Buenoa* (Hemiptera-Notonectidae).— Kansas Univ. Sci. Bull., 35: 1351—1523.
- Tuxen S. L.* 1956. Taxonomist's Glossary of genitalia in Insects. Copenhagen.
- Uhler P. R.* 1896—1897. Summary of the Hemiptera of Japan, presented to the United States National Museum by Professor Mitzukuri.— Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., 19: 255—297.
- Usinger R. L.* 1938. The Naucoridae of the Philippine islands (Hemiptera).— Philip. J. Sci., 64, N 3: 299—309.
- Usinger R. L.* 1941. Key to the subfamilies of Naucoridae with a generic synopsis of the new subfamily Ambryinae.— Ann. Entomol. Soc. America, 34, N 1: 5—16.
- Usinger R. L.* 1946. Notes and descriptions of *Ambryus* Stål with an account of the life history of *Ambryus mormon* Mont. (Hemiptera, Naucoridae).— Kansas Univ. Sci. Bull., 31, N 10: 185—210.
- Usinger R. L.* 1947. Classification of the Cryphocricinae.— Ann. Entomol. Soc. America, 40, N 2: 329—343.
- Usinger R. L.* 1956. Aquatic Insects of California.— Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles.
- Verhoeff C.* 1893. Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und Homoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie derselben.— Verh. naturhist. Vereins Rheinlande, Westfallens Reg.— Bez. Osnabrück, 50: 307—374.
- Voelker J.* 1966. Wasserwanzen als obligatorische Schneckenfresser im Nildelta (Limnogeiton fieberi Mayr: Belostomatidae, Hemiptera).— Z. Tropenmed. und Parasitol., 17, N 2: 155—165.
- Wagner E.* 1947. *Sigara selecta* Fieb. neu für Deutschland. Hamburg, Bombus, 33: 145.
- Wagner E.* 1952. *Micronecta cornuta* nov. sp. eine neue deutsche Corixiden — Art (Hem.— Heteropt.).— Nachr. Naturwiss. Mus. Stadt. Aschaf., Heft 37: 25.
- Wallengren C.* 1894. Revision af släktet *Corixa* Latr.— Entomol. tidskr., 15: 129—164.
- Walther J.* 1904. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet.— Jenaische Denkschr., 11 (Haeckel — Festschrift): 133—214.
- Walton G. A.* 1936. A new species of Corixidae, *Sigara pearcei* (Hemipt.) from Ireland together with descriptions of its closely related species.— Trans. Soc. Brit. Entomologists, Southampton, 3: 33—47.
- Walton G. A.* 1943. The water bugs (Rhynchotha — Hemiptera) of North Somerset.— Trans. Soc. Brit. Entomologists, Bournemouth, 8: 231—290.
- Weber H.* 1930. Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. Berlin, Springer: 1—543.
- Wefelscheid G.* 1912. Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* Leach.— Zool. Jahrb. (Abt. Syst.), 32: 389—474.
- Westwood J. O.* 1840. Introduction to the modern classification of insects, v. 2. London: 5—17.
- Westwood G. O.* 1854. Contribution to fossil entomology.— Quart. J. Geol. Soc. London, 10: 378—396.
- Weyenbergh H.* 1869. Sur les insectes fossiles du calcaire lithographique de la Baviere qui se trouvent au Musée Teyler.— Arch. Mus. Teyler, 2, fasc. 4: 247—294.
- Weyenbergh H.* 1873. Notes sur quelques insectes du calcaire jurassique de la Baviere.— Arch., Mus. Teyler, 3, fasc. 3: 234—240.
- Weyenbergh H.* 1874. Enumeration systématique des especes que forment la faune entomologique de la periode mesozoique de la Baviere.— Periodico zool., N 1: 87—106.
- White F. B.* 1873. *Corixa*. The male has a strigil or strigiliform process, situate on the posterior margin of the upper side abdominal segment.— Entomol. Monthly Mag., 10: 60—63, 75—80.
- White F. B.* 1878. List of the Hemiptera in the New Zealand.— Entomol. Monthly Mag., 15: 31—34, 73—76.
- Wilson C. A.* 1958. Aquatic and semiaquatic Hemiptera of Mississippi.— Tulane Studies Zool., 6: 115—170.
- Wróblewski A.* 1958. The polish species of the genus *Micronecta* Kirk. (Heteroptera, Corixidae).— Ann. zool., Warszawa, 17, N 10: 247—382.
- Wróblewski A.* 1960a. Micronectinae (Heteroptera, Corixidae) of Hungary and some adjacent countries.— Acta zool. Acad. scient. Hung., 6, N 3—4: 439—458.
- Wróblewski A.* 1960b. Notes on some Asiatic species of the genus *Micronecta* Kirk. (Heteroptera, Corixidae) I.— Ann. Zool., Warszawa, 18, N 17: 301—331.
- Wróblewski A.* 1962a. Notes on some Asiatic species of the genus *Micronecta* Kirk. (Heteroptera, Corixidae) II—III.— Bull. Acad. polon. Sci., Cl. II, 10, N 1, 11: 29—32; III: 35—39.

- Wróblewski A.* 1962b. Notes on Micronectinae from Viet — Nam (Heteroptera, Corixidae).— Bull. Acad. Polon. Sci., Cl. II, 10: 175—180.
- Wróblewski A.* 1963a. Notes on Micronectinae from the USSR (Heteroptera, Corixidae).— Ann. Zool., Warszawa, 21, N 18: 463—484.
- Wróblewski A.* 1963b. Notes on some Asiatic species of the genus *Micronecta* Kirk. (Heteroptera, Corixidae) IV.— Bull. Acad. polon. Sci., ser. sci. biol., 11: 283—287.
- Wróblewski A.* 1964a. Notes on Micronectinae from Ceylon (Heteroptera, Corixidae).— Bull. Acad. Polon. Sci., Cl. II, 12, N 4: 165—170.
- Wróblewski A.* 1964b. Notes on Micronectinae (Heteroptera, Corixidae).— Comm. Biolog. Soc. Sci. Fenn., Helsinki, 26, N 9: 1—15.
- Wróblewski A.* 1967. Further notes on Micronectinae from Viet-Nam (Heteroptera, Corixidae).— Polsk. Pismo Entomol., 37, N 2: 229—251.
- Wróblewski A.* 1968. Notes on oriental Micronectinae (Heteroptera, Corixidae).— Polsk. Pismo Entomol., 38, N 4: 753—779.
- Young E. C.* 1962. The Corixidae and Notonectidae (Hemiptera-Heteroptera) of New Zealand.— Rec. Canterbury Mus., N 7, 5: 327—374.

СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ К РИСУНКАМ

- A, A₁, A₂* — аанальные жилки
acl — антекклипеус (предналичник)
ae — эдеагус
aerm — анэспимер
ag — придаточная слюнная железа
Ax₁, Ax₂, Ax₃ — аксиллярные пластинки
bc — буккула
bl — пузыревидный отдел средней кишки
bst₁, bst₂, bst₃ — бавистерниты передне-, средне- и заднегруди
cb — утолщения на гребнях поперечной пластинки эпифаринкса
cg — гребень генопонта
CL — клавиус
cl — налчник
cler — продольный гребень эпифаринкса
CR — кориум
CuA — передняя кубитальная жилка
CuP — задняя кубитальная жилка
cs — секреторные клетки
cx — тазик
d — диск ножки яйца
ds — стридуляционные зубцы
EM — эмболиум
ep — эпифаринкс
epd — зубцеобразные выросты эпифаринкса
erm₁, erm₂, erm₃ — эпимеры передне-, средне- и заднегруди
eps₁, eps₂, eps₃ — эпистерны передне-, средне- и заднегруди
epso — эпифарингеальный чувствительный орган
f — бедро
fc — пищевой канал
flb — мясистая часть нижней губы
fo — затылочное отверстие
fp — пищевой насос
fr — лоб
fst — фуркастернит
fta — передние тенториальные ямки
ftp — задние тенториальные ямки
g — генопонт
ga — гонагулум
gpl — гоноплак
gro₁, gro₂ — первые и вторые гонапофизы (первые и вторые вальвулы)
gx₁, gx₂ — первые и вторые гонакоксы (первые и вторые вальвиферы)
hml — надкрылья
hyp — гипофаринкс
hypd — зубцеобразные выросты гипофаринкса
il — илеум
is — вставочный склерит
J — югальная жилка
kerp — катэспимер
kr — респираторные каналы вентральной стороны брюшка
la — латеральная аподема
lap — вершинная пластинка
lb — нижняя губа
lbs — базальная пластинка генитальной капсулы
lbg — верхнегубной желобок
lbr — верхняя губа
lep — эпифарингеальная пластинка
lepa — передняя часть эпифаринкса
lha — задняя часть гипофаринкса
lhp — задняя часть гипофаринкса
lhst — гипостомальная пластинка
lhyp — гипофарингеальная лопасть
llor — лоральная пластинка
lmx — аксиллярная пластинка
lor — лора
ls — суспензорная пластинка
lt — поперечная пластинка эпифаринкса
lt I, lt II, lt III, lt IV — зоны поперечной пластинки
lla — передняя доля поперечной пластинки
lllp — задняя доля поперечной пластинки
llst — поперечная борозда поперечной пластинки
lv — вентральная пластинка генитальной капсулы
m — мышца
M — медиальная жилка
Mb — мембрана
mdfp — дилаторная мышца пищевого насоса
mdm — мандибулярные рычажки
Med₁ — внутренняя первая медиальная пластинка
Med₂ — вторая медиальная пластинка
mg — аксиллярные железы
mlb — нижнегубная мембрана
mt — мальпигиевы сосуды
mx — максиллы
mxm — аксиллярные рычажки
o — сложный глаз
oc — затылочный мышцелок
ocl — глазки
oe — пищевой
p — глотка
pa — анальная складка
pa_a — преданальная складка
pcl — постклипеус

pd — ножка яйца
pg — основная слюнная железа
ph — гипофарингеальные крылья
pj — югальная складка
pl — пилорус
po — постокципут
pr — парамеры
prst — парастерниты (латеростерниты)
pri — паратергиты (латеротергиты)
ps — стридуляционное поле
pst — простердум
R — радиальная жилка
r — прямая кишка
rt — дыхательная трубка
s — шов
sb — связка
sc — копулятивная сумка
scll — клипеолоральный шов
sd — сперматекальный проток
slb — нижнегубной шов
slg — лорогенальный шов

smx — максиллярный шов
sn — нодалный шов
sp — слюнный насос
spl — плевральный шов
spt — сперматека
sstpl — стерноплевральный шов
st — стернит
stg — стигма (дыхальце)
stl — боковой семепроток
stm — желудок
stmd — медиальный семепроток
str — стридуляционный гребешок
t — тергит
tb — голень
tg — место прикрепления мышц эпифа-
ринкса
tr — лапка
ts — семенник
vs — семенной пузырек
vx — темя
I—IX — стерниты брюшка

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

- Фиг. 1. *Shurabella lepyroniopsis* Becker-Migdisova (стр. 22). Экз. ПИН, № 1724/182, × 4,5. Шураб, Таджикская ССР; лейас. Отчетливо видно продольное растяжение тела.
- Фиг. 2. *Shurabella lepyroniopsis* Becker-Migdisova (стр. 22, 186). Экз. ПИН, № 2032/161, × 4,5. То же местонахождение. Отчетливо видно поперечное растяжение тела
- Фиг. 3. *Laccotrephes incertus* sp. nov. Голотип (стр. 151). Экз. Мюнхенского университета, № 1964 XXIII 98, × 1,5. Эйхштетт, ФРГ, верхняя юра
- Фиг. 4. *Mesonera primordialis* (Germar). Паратип (стр. 173). Экз. Мюнхенского университета, № AS VI 9, × 2. То же местонахождение

Таблица II

- Фиг. 1. *Mesobelostomum deperditum* (Germar) стр. 164). Экз. Мюнхенского университета, № 1961 III 100, × 1. Эйхштетт, ФРГ, верхняя юра
- Фиг. 2. *Mesobelostomum deperditum* (Germar). Оригинал Оппенгейма (Oppenheim, 1888), (стр. 164). Колл. Мюнхенского университета, № AS I 583, × 1. Эйхштетт; ФРГ, верхняя юра
а — прямой отпечаток; б — обратный отпечаток
- Фиг. 3. *Mesobelostomum deperditum* (Germar). (стр. 164). Колл. Британского музея, № 44297, × 1. Зольнгофен, ФРГ; верхняя юра
- Фиг. 4. *Shurabella lepyroniopsis* Becker-Migdisova (стр. 185, 186). Экз. ПИН, № 2938/256, × Шураб, Таджикская ССР, лейас. Крыло

Таблица III

- Фиг. 1. *Stygeonera foersteri* sp. nov. Голотип (стр. 156). Колл. Мюнхенского Университета, № 1952/183, × 1,5. Лангенальтгейм; ФРГ, верхняя юра
- Фиг. 2. *Leihocerus turgaicus* sp. nov. Голотип (стр. 168). Экз. ПИН, № 1096/9, × 2. Тары, Западная Сибирь; миоцен
- Фиг. 3. *Shurabella lepyroniopsis* Becker-Migdisova (стр. 185). Экз. ПИН, № 2032/255, × 4,5. Шураб, Таджикская ССР; лейас
- Фиг. 4. *Shurabella lepyroniopsis* Becker-Migdisova (стр. 186). Экз. ПИН, № 2032/244, × 14. Нимфа. То же местонахождение

Таблица IV

- Фиг. 1. *Baissocorixa jaszewskii* Y. Роров. Паратип (стр. 187). Экз. ПИН, № 1668/1694, × 6. Байса, Забайкалье; нижний мел
- Фиг. 2. *Baissocorixa jaszewskii* Y. Роров. Голотип (стр. 187). Экз. ПИН, № 1989/3358, × 5. То же местонахождение
- Фиг. 3. *Archaeocorixa lata* Y. Роров. Голотип (стр. 187). Экз. ПИН, № 2384/377, × 6. Каратау, Южный Казахстан; юра
- Фиг. 4. *Mesosigara kryshstofovichii* sp. nov. Голотип (стр. 190). Экз. ПИН, № 324/2а. Цагаян, Приамурье; в. мел. Отпечаток тела насекомого, лежащего на боку
- Фиг. 5. *Diapherinus ornatipennis* Y. Роров. Голотип (стр. 187). Экз. ПИН, № 1989/3438, × 6. Надкрылье. Байса, Забайкалье; нижний мел.

Таблица V

- Фиг. 1. *Diapreocoris zealandiae* Hale. (стр. 191). Соврем. Новая Зеландия
 Фиг. 2. *Gazimuria scutellata* sp. nov. Голотип (стр. 193). Экз. ПИН, № 1328/4, × 6. Боровское, Забайкалье, лейас
 Фиг. 3. *Karataviella brachyptera* Becker-Migdisova. (стр. 194). Экз. ПИН, № 1789/153, × 6. Каратау, Южный Казахстан, юра
 Фиг. 4. *Karataviella brachyptera* Becker-Migdisova. (стр. 194). Экз. ПИН, № 124/12, × 8. Нимфа. То же местонахождение
 Фиг. 5. *Ijanecta angarica* sp. nov. Голотип (стр. 196). Экз. ПИН, № 1437/111, × 10. Владимировка, Восточная Сибирь
 Фиг. 6. *Ijanecta angarica* sp. nov. (стр. 196). Экз. ПИН № 1669/365, × 10. Нимфа. То же местонахождение

Таблица VI

- Фиг. 1. *Sigaretta florissantella* (Cockerell) (стр. 201). Колл. Британского музея, № 8424a, × 9. Флориссант, США; олигоцен
 Фиг. 2. *Sigaretta florissantella* (Cockerell) (стр. 291). Колл. Британского музея, № 8425, × 9. То же местонахождение
 Фиг. 3. *Diacorixa miocaenica* sp. nov. Паратип (стр. 203). Экз. ПИН, № 372/16, × 6. Чоп-Туз, Тянь-Шань; миоцен
 Фиг. 4. *Diacorixa miocaenica* sp. nov. Голотип (стр. 203). Экз. ПИН, № 372/19, × 6. То же местонахождение

Таблица VII

- Фиг. 1. *Liadonacoris rohdendorfi* sp. nov. Голотип (стр. 215). Экз. ПИН, № 166/2, × 9. Кызыл-Кня, Киргизская ССР; лейас
 Фиг. 2. *Nectonacoris lariversi* Y. Pоров. Голотип (стр. 218). Экз. ПИН, № 2066/3755, × 10. Каратау, Южный Казахстан; юра
 Фиг. 3. *Sphaerodempsis jurassica* (Germar). Голотип (стр. 217). Колл. Мюнхенского университета, № AS V 2V, × 2,2. Эйхштетт; верхняя юра
 Фиг. 4. *Sphaerodempsis jurassica* (Germar). Паратип (стр. 217). Колл. Мюнхенского университета, № AS 1 728, × 2,2. То же местонахождение
 Фиг. 5. *Angaronecta longirostris* sp. nov. Голотип (стр. 201) Экз. ПИН, № 1668/1742, × 4. Байса, Забайкалье; нижний мел
 Фиг. 6. *Heleonacoris maculipennis* sp. nov. Голотип (стр. 149). Экз. ПИН, № 2066/3680. Каратау, Южный Казахстан; юра

Таблица VIII

- Фиг. 1. *Scaphocoris notatus* Y. Pоров. Голотип (стр. 235). Экз. ПИН, № 2254/406, × 9. Каратау, Южный Казахстан; юра
 Фиг. 2. *Mesotrephes striata* sp. nov. Голотип (стр. 237). Экз. ПИН, № 2383/133, × 18. Кызыл-Джар, Каратау; верхний мел
 Фиг. 3. *Clypeostemma xurhiale* Y. Pоров (стр. 250). Экз. ПИН, № 1989/3480, × 2,5. Байса, Забайкалье; нижний мел
 Фиг. 4. *Nepidium stolones* Westwood. Голотип (стр. 259). Колл. Британского музея, № 12480, × 6. Риджуэй, Англия; верхняя юра
 Фиг. 5. *Clypeostemma xurhiale* Y. Pоров. (стр. 250). Экз. ПИН, № 1668/1843, × 2,5. То же местонахождение
 Фиг. 6. *Ctemalina primaeva* (Nyeden). (стр. 249). Ротт, ФРГ; олигоцен (Statz, 1950)

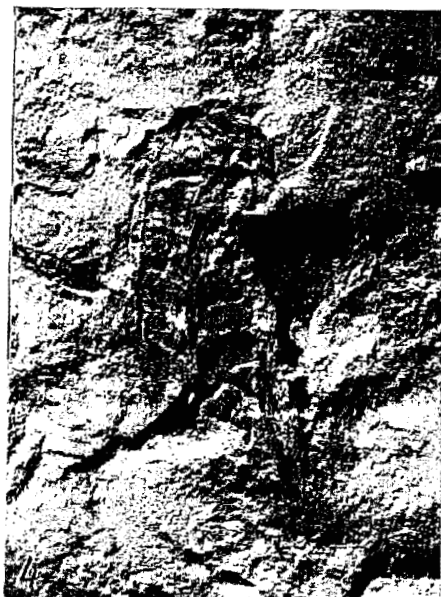
Таблица IX

- Фиг. 1. *Astonecta curtipes* Y. Pоров. (стр. 252). Экз. ПИН, № 1668/1718, × 5. Каратау, Южный Казахстан; юра
 Фиг. 2. *Astonecta curtipes* Y. Pоров. (стр. 252). Экз. ПИН, № 1668/1692, × 5. То же местонахождение
 Фиг. 3. *Pelonecta solnhofeni* sp. nov. Голотип (стр. 254). Колл. Мюнхенского университета, № AS V 8, × 1,8. Зольнгофен, ФРГ; верхняя юра
 Фиг. 4. *Soevenia heydeni* (Deichmüller) (стр. 256). Ротт, ФРГ, олигоцен (Statz, 1950)
 Фиг. 5. *Liadonecta tomiensis* sp. nov. Голотип (стр. 257). Экз. ПИН, № 1068/1, р. Томь, Черный Этат, Западная Сибирь; лейас



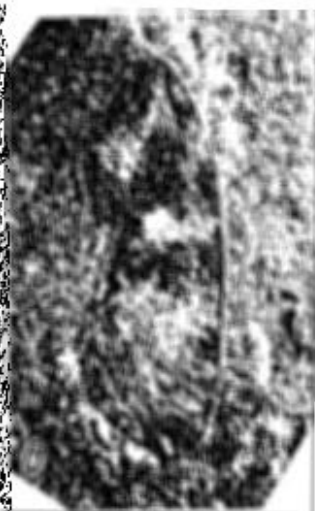
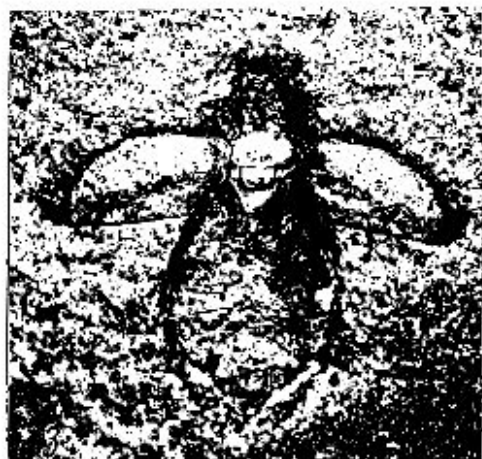


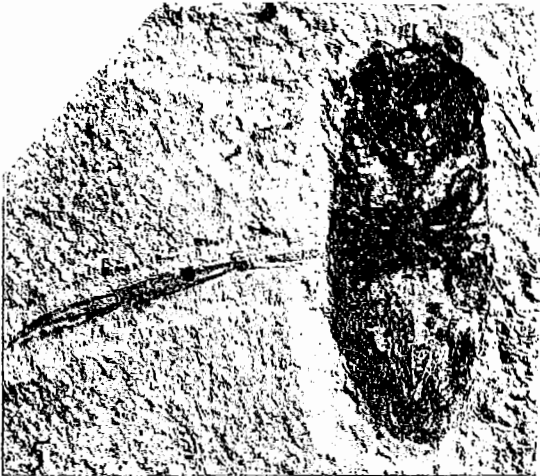
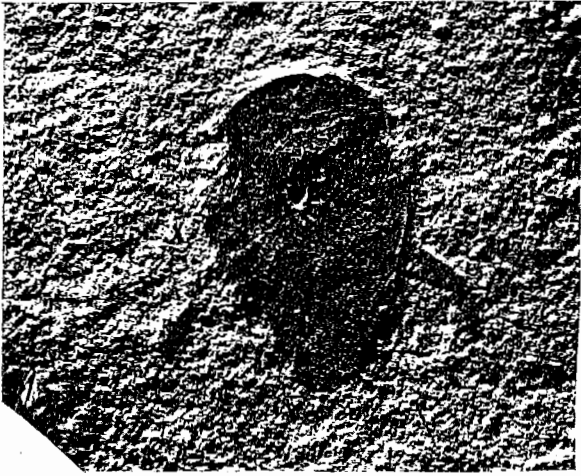


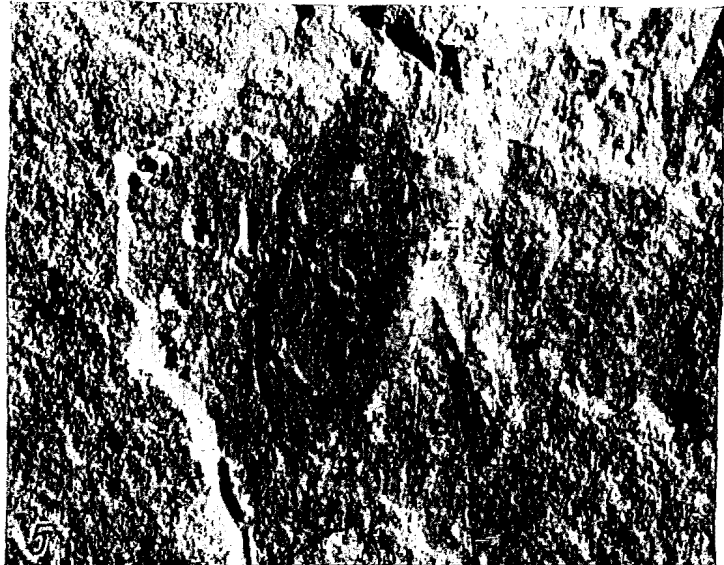












ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Глава I. История изучения	9
Глава II. Геологическое и географическое распространение вымерших <i>Neromorpha</i>	14
Мезозойские <i>Neromorpha</i>	15
Кайнозойские <i>Neromorpha</i>	23
Основные местонахождения мезозойских <i>Neromorpha</i>	25
Основные местонахождения кайнозойских <i>Neromorpha</i>	26
Глава III. Общий морфологический обзор <i>Neromorpha</i>	29
Общая характеристика строения	29
Строение тела имаго	30
Строение преимагинальных фаз	79
Глава IV. Система инфраотряда <i>Neromorpha</i> и некоторые вопросы общей классификации <i>Heteroptera</i>	84
Глава V. Систематическая часть	98
Инфраотряд <i>Neromorpha</i>	98
Надсемейство <i>Gelastocoroidea</i>	98
Семейство <i>Ochteridae</i>	99
Семейство <i>Gelastocoridae</i>	100
Надсемейство <i>Nepoidea</i>	103
Семейство <i>Nepidae</i>	103
Семейство <i>Belostomatidae</i>	107
Надсемейство <i>Corixoidea</i>	121
Семейство <i>Shurabellidae</i>	121
Семейство <i>Corixidae</i>	124
Надсемейство <i>Naucoroidea</i>	138
Семейство <i>Naucoridae</i>	138
Надсемейство <i>Notonectoidea</i>	159
Семейство <i>Scaphocoridae</i>	159
Семейство <i>Mesotrephidae</i>	160
Семейство <i>Helotrephidae</i>	162
Семейство <i>Pleidae</i>	164
Семейство <i>Notonectidae</i>	165

Глава VI. Происхождение и основные направления эволюции инфраотряда <i>Nepomorpha</i>	176
Основные направления морфогенезов в эволюции, морфологический прототип инфраотряда и филогенетические взаимоотношения с инфраотрядом <i>Leptopodidomorpha</i>	176
Филогенез надсемейства <i>Nepoidea</i>	188
Филогенез надсемейства <i>Gelastocoroidea</i>	192
Филогенез надсемейства <i>Corixoidea</i>	193
Филогенез надсемейства <i>Naucoroidea</i>	202
Филогенез надсемейства <i>Notonectoidea</i>	206
Литература	209
Список условных обозначений к рисункам	225
Объяснение таблиц	227

Юрий Александрович Попов

**Историческое развитие полужесткокрылых
инфраотряда *Neromorpha* (Heteroptera)**

Труды ПИН, том 129

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Д. В. Петрова*
Технический редактор *В. Д. Прилепская*

Сдано в набор 9/IV-71 г. Подписано к печати 30/IX-71 г.

Формат 70×108¹/₁₆. Печ. л. 14,25+0,75 на мел. бум.

Усл. печ. л. 21,0. Уч.-изд. л. 20,7. Тираж 1000 экз.

Бумага № 1. Тип. зак. 2417. Т-14482
Цена 2 р. 30 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография издательства «Наука»
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10