

РЫЖКОВА
Ольга Владимировна

МЕЗОЗОЙСКИЙ ЭТАП ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ КЛОПОВ
ИНФРАОТРЯДА LEPTORODOMORPHA
(INSECTA, HEMIPTERA, HETEROPTERA)
СИБИРИ И МОНГОЛИИ

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 2013

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка
Российской академии наук

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Попов Юрий Александрович (ПИН РАН)

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Пономаренко Александр Георгиевич (ПИН РАН)

доктор биологических наук
Голуб Виктор Борисович (Воронежский
государственный университет)

Ведущая организация: Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург)

Защита состоится 5 июня 2013 г. в 15:00
на заседании диссертационного совета Д 002.212.01
при Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу:
117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, конференц-зал

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, д. 33)

Отзывы на автореферат высылать в двух экземплярах по адресу:
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Профсоюзная ул., д. 123, 117997, Москва, Россия
Ученому секретарю диссертационного совета
Факс (495) 339 1266

Автореферат разослан апреля 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат геолого-минералогических наук

Ю.Е. Демиденко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Инфраотряд *Leptopodomorpha* — относительно небольшая (около 350 видов) обособленная группа хищных полужесткокрылых. По современным представлениям, инфраотряд включает четыре ныне живущих (*Saldidae*, *Omaniidae*, *Aerophilidae* и *Leptopodidae*) и одно вымершее мезозойское семейство *Archegosimicidae*. Представители *Leptopodomorpha* ведут в основном прибрежный образ жизни, некоторые (*Aerophilidae*) обитают в приливной зоне морей и океанов, где регулярно подвергаются затоплению. Другие группы (в особенности *Leptopodidae*) тяготеют к наземным ксеротермическим условиям. Наиболее многочисленное семейство *Saldidae* широко распространено в бореальной и умеренной зоне обоих полушарий, остальные семейства — в тропических и субтропических регионах. Все виды питаются малоподвижной или мертвой добычей, обнаруживаемой в почве при зондировании ее хоботком. Образ жизни представителей инфраотряда *Leptopodomorpha* считается исходным для клопов (*Rieger, 1976; Попов, 1980; Кержнер, 1981*). Несмотря на ряд опубликованных работ, биология современных лептоподоморфных клопов пока изучена недостаточно подробно, а классификация и структура инфраотряда до сих пор вызывает споры среди специалистов.

Ископаемые лептоподоморфные клопы встречаются преимущественно в мезозойских отложениях Азии, однако известны также находки из мезозоя и кайнозоя Европы и Северной Америки. По нашему мнению, рассмотрение и подробное изучение ископаемых представителей *Leptopodomorpha* способно внести определенную ясность в таксономическую структуру этой группы настоящих полужесткокрылых и выявить их родственные связи с другими инфраотрядами.

Отдельные группы лептоподоморфных клопов перспективны для использования в биостратиграфии. Например, широко распространенное в раннем мелу подсемейство *Epicosoginae* семейства *Saldidae* появляется в палеонтологической летописи не позднее базального мела, встречается во многих местонахождениях Сибири, Монголии и Китая и может использоваться для выделения фаунистических комплексов и корреляции соответствующих континентальных отложений. В частности, китайские палеоэнтомологи используют для этих целей относящегося к этому подсемейству *Mesolygaeus laiyangensis* Ping, 1928 из нижнего мела Китая (*Zhang, 1991*). Ископаемые лептоподоморфные клопы представляют интерес также и для палеоэкологических построений. Обилие *Epicosoginae* в ряде нижнемеловых местонахождений насекомых свидетельствует о том, что они вели образ жизни, несколько отличный от современных *Saldidae*, и, скорее всего, обитали на плавающих растительных матах, характерных для мезозойских озер.

До сих пор было известно около 40 вымерших видов лептоподоморфных клопов, в том числе для Сибири и Монголии — 10 видов из семейств *Archegosimicidae* и *Saldidae*. В ходе ревизии коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН было обнаружено и описано несколько ранее неизвестных форм.

Цель и задачи исследования. Цель работы — изучение мезозойского этапа исторического развития лептоподоморфных клопов на территории Сибири и Монголии. В связи с этим поставлены следующие задачи:

— Изучение состава мезозойских фаун лептоподоморфных клопов Сибири и Монголии, описание новых таксонов и переизучение описанных ранее.

— Уточнение систематического положения и состава таксонов на основании полученных данных.

— Установление основных этапов эволюции клопов инфраотряда *Leptopodomorpha* в мезозое Сибири и Монголии.

Научная новизна. Приведен список всех ископаемых *Leptopodomorpha*. Впервые проведено обобщение материала по ископаемым *Leptopodomorpha* Сибири и Монголии, полностью изучен их таксономический состав. Описано четыре рода и 6 видов *Archegocimicidae*, а также 5 родов и 8 видов *Saldidae*. Проведена ревизия типового материала 10 видов из 5 родов, описанных Ю.А. Поповым (1973, 1980, 1985, 1988). Предложены новые морфологические признаки, позволяющие различать таксоны видового и родового уровня. В результате для *Saldonia ignota* Popov, 1988 выделен новый род *Quacsa* gen. nov. Виды рода *Saldonia* Popov, 1973 разделены на три группы, каждая из которых, возможно, заслуживает статуса отдельного рода. Для *Enicocoris tibialis* Popov, 1986 предложен новый род *Mongolocoris* Ryzhkova, 2012. Род *Eosaldina* Popov, 1988 перенесен из семейства *Archegocimicidae* в подсемейство *Enicosoginae* семейства *Saldidae*.

Анализ качественного и количественного состава фаун лептоподоморфных клопов позволил выделить два юрских и два нижнемеловых фаунистических комплекса *Leptopodomorpha*. Впервые высказано обоснованное предположение о плавающих матах как основной экологической нише, способствовавшей мощной диверсификации раннемеловых сальдид подсемейства *Enicosoginae*. С помощью изученного материала реконструированы некоторые морфологические преобразования на юрском и раннемеловом этапах эволюции *Archegocimicidae* и *Saldidae*–*Enicosorinae*.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные результаты могут быть использованы в работах по систематике и эволюции инфраотряда *Leptopodomorpha* и должны стать основой для более широкого изучения этой группы полужесткокрылых, в частности, сопоставления азиатских ископаемых фаун с европейскими и американскими. Данные по экологии подсемейства *Enicosoginae* интересны для дальнейшего изучения уникальных мезозойских экосистем, связанных с плавающими растительными матами. Кроме того, выделенные фаунистические комплексы лептоподоморфных клопов в перспективе могут быть применены в биостратиграфии для корреляции континентальных отложений.

Основные защищаемые положения.

— Мезозойские клопы инфраотряда *Leptopodomorpha* на территории Сибири и Монголии представлены семействами *Archegocimicidae* и *Saldidae*.

— Образ жизни *Archegocimicidae* был сходен с образом жизни современных *Saldidae*.

— Подсемейство *Enicosoginae* представляло собой экологически обособленную группу сальдид.

— Юра и нижний мел Сибири и Монголии охарактеризованы четырьмя комплексами видов лептоподоморфных клопов.

— Характерной чертой эволюции семейства Archegosimicidae было укорочение базальной ячейки надкрылья.

— Эволюция подсемейства Episcoginae шла по пути уменьшения длины задней лапки относительно задней голени.

— В эволюции инфраотряда Leptopodomorpha неоднократно и независимо происходила редукция жилкования надкрылий.

Публикации и апробация работы. Материалы диссертации опубликованы в четырех статьях, три из которых — в журналах из списка ВАК, а также тезисах четырех докладов. Предварительные результаты исследования докладывались на VII–IX Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2010–2012) и XIV съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012).

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем диссертации составляет 175 страниц, включая 3 таблицы и 51 рисунок в тексте, а также 7 фототаблиц. Список литературы включает 192 источника, в том числе 154 на иностранных языках.

Работа выполнена в 2009–2013 годах в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН под руководством к.б.н. Ю.А. Попова, которому автор выражает большую признательность. Неоценимую помощь в работе над диссертацией оказали д.б.н., проф. А.П. Расницын, д.б.н. А.Г. Пономаренко, к.б.н. Д.Е. Щербаков, к.б.н. И.Д. Сукачева, к.б.н. Д.В. Василенко, к.б.н. Е.В. Ян и к.б.н. Д.С. Копылов. За поддержку и ценные советы автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам Лаборатории артропод ПИН РАН.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. История изучения ископаемых клопов инфраотряда *Leptopodomorpha*

История изучения ископаемых *Leptopodomorpha* насчитывает более 150 лет. К началу нашей работы было известно 39 видов из 21 рода инфраотряда, в том числе 18 родов и 36 видов из семейств Archegosimicidae и Saldidae. Из них 5 родов с 10 видами были обнаружены на территории Сибири и Монголии. Первое описание представителя мезозойского семейства Archegosimicidae (=Eonabidae Handlirsch, 1925, Diatillidae Handlirsch, 1925) из ранней юры Германии было опубликовано в 1906 г. А. Гандлиршем. Долгое время семейство Archegosimicidae рассматривалось в качестве семейства неясного систематического положения (Handlirsch, 1939; Vode, 1953; Беккер-Мигдисова, 1962; Popov, Wooton, 1977); сближалось с Pentatomidae (Handlirsch, 1906) или с Pentatomomorpha, Cimicomorpha и Dipsosogomorpha (Popov, Wooton, 1977), предположительно включалось в Pentatomomorpha (Попов, 1980а; Попов, 1981) и в Cimicomorpha (Whalley, 1985). Однако работы Ю.А. Попова (1973, 1985) подтвердили отмеченное еще Гандлиршем (1925) сходство семейств Archegosimicidae и Saldidae и позволили сблизить их, включив архегоцимидид в состав инфраотряда *Leptopodomorpha*. По нашему мнению, семейство Archegosimicidae может быть предковым не только для семей-

ства Saldidae, но и для всего инфраотряда Leptopodomorpha в целом (Protosaldidae sensu China, 1955).

Другая полностью вымершая группа лептоподоморфных клопов, а именно подсемейство Enicocorinae (=Xishanidae Hong, 1981, Mesolygaeidae Hong et Wang, 1990) семейства Saldidae, было установлено Поповым (1980) как семейство Enicocoridae по материалам из раннего мела Монголии и первоначально с определенным сомнением было отнесено к инфраотряду Enicoserphalomorpha. Последующее изучение больших серий раннемеловых отпечатков клопов позволило с большей уверенностью включить эникокорид в состав инфраотряда Leptopodomorpha (Попов, 1986). В последнее время Enicocoridae стали рассматривать как подсемейство в составе семейства Saldidae (Shcherbakov, Popov, 2002; Zhang et al., 2005). В настоящей работе мы придерживаемся именно такого мнения. Синонимичные эникокоринам семейства Xishanidae Hong, 1981 и Mesolygaeidae Hong et Wang, 1990 из раннего мела Китая ранее сближались с семейством Lygaeidae (Hong, 1981, 1984a; Hong, Wang, 1976; Lin, 1976, 1982a, b), рассматривались в качестве семейств неясного систематического положения (Hong, Ren, 1992; Hong, 1995), или, наконец, включались в надсемейство Saldoidea (Hong, Wang, 1990; Zhang, 1991, 1993).

Помимо представителей вымершего подсемейства Enicocorinae, в составе семейства Saldidae известны три ископаемых кайнозойских представителя подсемейства Saldinae, относящихся к современным родам, и представители трех вымерших мезозойских родов, а также трех вымерших и одного ныне живущего кайнозойских родов подсемейства Chiloxanthinae. Все эти ископаемые клопы обнаружены за пределами Сибири и Монголии. Кроме того, известны три ископаемых представителя семейства Leptopodidae, в том числе Palaeoleptus burmanicus Poinar, 2009 из нижнемелового бирманского янтаря, выделенный его авторами в отдельное семейство Palaeoleptidae (Poinar, Buckley, 2009). Наконец, из средней юры США описано монотипное семейство Leptaphelocheiridae (Polhemus, 2000), возможно, являющееся синонимом Archegosimicidae либо Enicocorinae.

2. Морфология клопов инфраотряда Leptopodomorpha

В данном разделе диссертационной работы морфология представителей инфраотряда рассмотрена преимущественно на примере семейств Saldidae и Archegosimicidae, поскольку ископаемые находки семейства Leptopodidae чрезвычайно редки и не обнаружены на территории Сибири и Монголии, а представители семейств Aerophilidae и Omaniidae не найдены в ископаемом состоянии. Для систематики Leptopodomorpha, в частности, для различения подсемейств Saldidae, широко применяется длина костального и медиального надломов надкрылья, а также форма субгенитальной пластинки (VII стернита самок). В систематике современных лептоподоморфных клопов используются некоторые особенности жилкования, например, число и взаимное расположение ячеек на мембране, хотя они и недостаточно стабильны для различения видов. Тем не менее, многие ископаемые виды описаны исключительно на основании жилкования. Система жилкования, принятая в данной работе, приведена на рис. 1. Кроме того, систематика ископаемых Leptopodomorpha базируется на степени развития гипокостальной

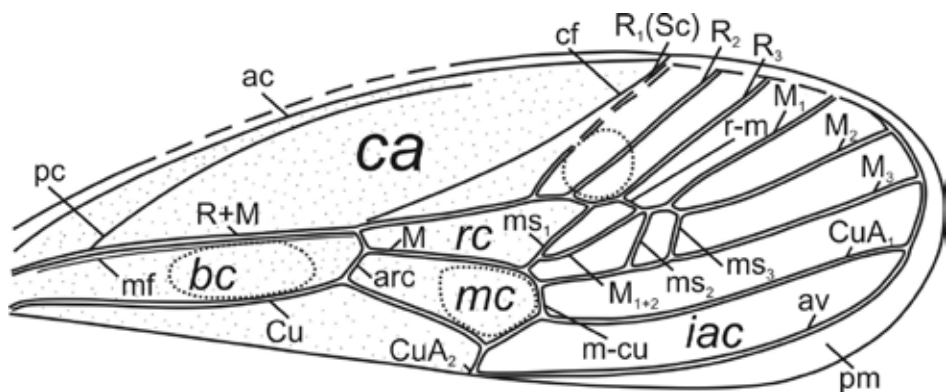


Рис. 1. Жилкование крыльев Archegosimicidae (по Попову, 1985, с некоторыми изменениями по Щербакову (Shcherbakov, 1996)); точечным пунктиром обведены светлые пятна. Условные обозначения: R+M — общий ствол радиальной и медиальной жилок; R_1 (Sc) — субкостальная жилка, сливающаяся с первой ветвью R; $R_{2,3}$ — вторая и третья ветви радиальной жилки; M — медиальная жилка; M_{1-3} — ветви медиальной жилки; r-m — поперечная радиомедиальная жилка; CuA — передняя ветвь кубитальной жилки; CuA₁, CuA₂ — ветви CuA; m-cu — поперечная медиокубитальная жилка; ms_{1,2,3} — дополнительные поперечные жилки; arc — дужка; av — краевая жилка; ac — передний киль (прекостальный); pc — задний киль (гипокостальный); cf — костальный надлом; mf — медиальный надлом; ca — костальное поле; bc — базальная ячейка; rc — радиальная ячейка; mc — медиальная ячейка; iac — внутренняя апикальная ячейка; pm — периферическая мембрана.

области надкрылья, а также пропорций и формы передне- и среднеспинки, относительной длины антенн и их отдельных члеников, длины хоботка, задних лапок, голеней и щетки на задней голени. Некоторые из этих признаков в нашей работе применяются впервые. Для систематики современных видов Saldidae используются различия в окраске, рельефе, степени и цвете опушения надкрылий, а также в опушении члеников антенн, однако для ископаемых представителей эти признаки в большинстве случаев недоступны.

3. Материалы и методы

3.1. Местонахождения. Материалом для настоящей работы послужили коллекции Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН (ПИН). Лептоподоморфные клопы известны из 43 местонахождений, 27 из них находятся в Монголии и южной части Сибири (рис. 2). Представители семейства Archegosimicidae обнаружены в 12 сибирских и двух монгольских местонахождениях. Saldidae, в свою очередь, известны из 11 местонахождений в Монголии и двух местонахождений в Сибири. Из этих местонахождений изучено более 1000 образцов. Из четырех сибирских и шести монгольских местонахождений описаны новые таксоны. Приведен список всех юрских и нижнемеловых местонахождений Leptopodomorpha в Сибири и Монголии с их краткой характеристикой и перечнем описанных таксонов для каждого местонахождения.

3.2. Методика сбора и лабораторного изучения материала. Для изучения материала применялись различные методики микроскопии, в том числе поляризационная и SEM без напыления. Фотографии выполнены фотоаппаратом Leica DFC-420 на микроскопе Leica MZ-9.5 с объективом Planapo 1.6x и фотоаппаратом Leica DFC-425 на микроскопе Leica M-165C с объективом Planapo 1.0x. Для улучшения качества снимков применялся метод послынного фотографирования с последующим совмещением оптических срезов в программе Helicon Focus 5.1. Рисунки выполнены с помощью программ CorelDraw 12, X3, X4, X5 и Adobe Photoshop CS2, CS3.

4. Система и филогения инфраотряда *Leptopodomorpha*

Современная систематическая концепция *Leptopodomorpha* основана на серии работ Коббена (Cobben, 1957, 1970, 1971, 1978). Филогенетическая классификация семейств и надсемейств инфраотряда была предложена Шу и Польхемусом (Schuh, Polhemus, 1980b) и частично модифицирована Поповым (Попов, 1985; Попов, 1989). Шу и Польхемус разбили семейства инфраотряда на два сестринских надсемейства: *Saldoidea*, куда вошли *Aerophilidae* и *Saldidae*, и *Leptopodoidea* с семействами *Omaniidae* и *Leptopodidae*. Мы включаем в инфраотряд также вымершее мезозойское семейство *Archegosimicidae*, относимое нами к надсемейству *Saldoidea*. Семейство *Leptopodidae* подразделяется на два подсемейства: *Leptosaldinae* и *Leptopodinae* (Schuh, Polhemus, 1980b; Polhemus, 1981). Семейство *Saldidae*, в свою очередь, разделяется на три подсемейства: живущие ныне *Saldinae* и *Chiloxanthinae* (Cobben, 1959) и вымершие *Enicosorinae* (Shcherbakov, Попов, 2002; Zhang et al., 2005; Рыжкова, 2012).

Инфраотряд *Leptopodomorpha* сочетает в себе черты сходства с различными инфраотрядами наземных (*Pentatomomorpha*, *Dipsocoromorpha*), водных (*Nepero-*



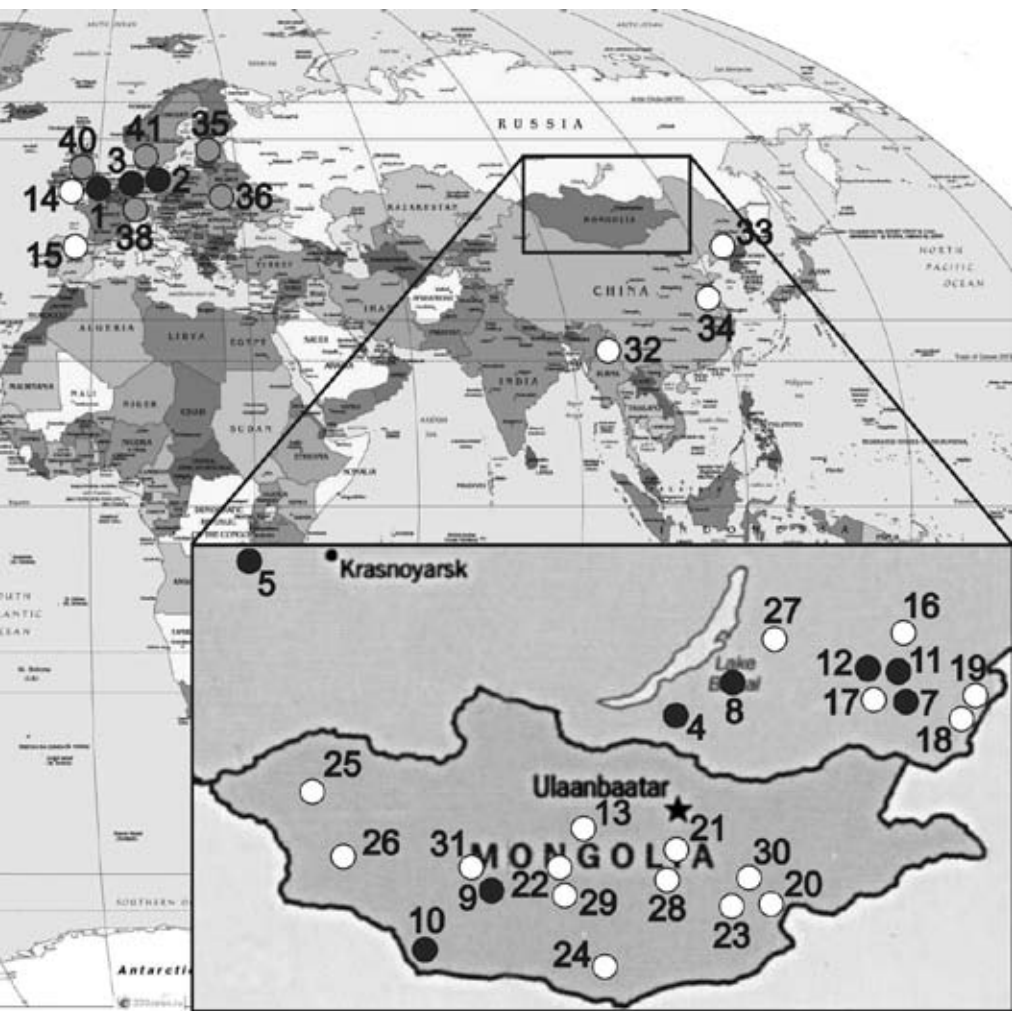


Рис. 2. Местонахождения ископаемых клопов инфраотряда Leptopodomorpha. 1 — Апперли, 2 — Доббертин, 3 — Хатторф, 4 — Новоспасское, 5 — Кубеково, 6 — Тодилто, 7 — Ильдикан, 8 — Уда, 9 — Бахар, 10 — Шар-Тэг, 11 — Казаковка, Дая, Онохово, 12 — Шевья, 13 — Хотонт, 14 — Пурбек, 15 — испанский янтарь, 16 — Такша, 17 — Малая Березовая, 18 — Онохой, 19 — Карабон, 20 — Цаган-Субурга, 21 — Улан-Тологой, 22 — Гер-Обо, 23 — Манлай, 24 — Барун-Суж, 25 — Мянгад, 26 — Гурван-Эрэний-Нуру, 27 — Байса, 28 — Анда-Худук, 29 — Ховур, 30 — Шин-Худук, 31 — Бон-Цаган, 32 — бирманский янтарь, 33 — Исянь, 34 — Лайан, 35 — балтийский янтарь, 36 — ровенский янтарь, 37 — Северный Айдахо, 38 — Ротг, 39 — мексиканский янтарь, 40 — Черч Стреттон, 41 — Рунгстед.

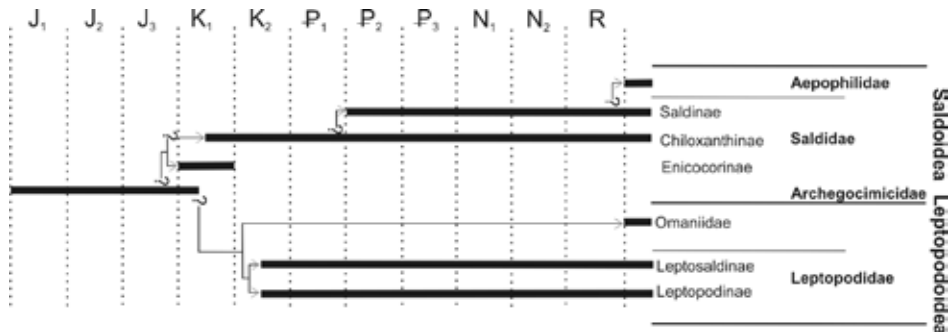


Рис. 3. Схема филогенетических отношений семейств инфраотряда Leptopodomorpha (по Попову, 1985, с исправлениями по Schuh, Polhemus, 1980b).

morpha) и амфибиотических (Gerromorpha) клопов, но, возможно, занимает обособленное положение в системе отряда (Cobben, 1968; Polhemus, 1985). По мнению некоторых исследователей (например, Osborn, 1895; Ekblom, 1929), семейство Saldidae является одним из наиболее примитивных полужесткокрылых. Различные исследователи причисляли его к наземным («Geocorisae», устаревшее название), амфибиотическим («Amphibicorisae») и водным («Hydrocorisae») группам клопов. В некоторых работах также высказывались предположения, что все амфибиотические клопы происходят от гипотетических Protosaldidae (Ekblom, 1929; China, 1933, 1955a, b), на роль которых, возможно, наиболее подходит мезозойское семейство Archegocimicidae. Схема филогенетических отношений семейств инфраотряда Leptopodomorpha, принятая нами в настоящей работе, приведена на рис. 3.

5. Систематическая часть

В настоящем разделе дано подробное описание родов и видов инфраотряда Leptopodomorpha из Сибири и Монголии с иллюстрациями. Приведен также краткий список таксонов, обнаруженных в других регионах. Для них дана синонимика названий и распространение.

5.1. Семейство Archegocimicidae. На сегодняшний день известно 28 видов из 9 родов Archegocimicidae, в том числе 13 видов и 7 родов из юры и раннего мела Сибири и Монголии, из которых четыре рода и 6 видов описано в ходе нашей работы.

Переописан род *Saldonia*, в его составе описано два новых вида: *S. formosa* Ryzhkova, 2011 и *S. insolita* Ryzhkova, 2011 из поздней юры Монголии. На основании новых данных для *Saldonia ignota* Popov, 1988 выделен род *Quacsa* gen. nov.

Виды рода *Saldonia* разделены на три группы, каждая из которых, возможно, в дальнейшем получит статус отдельного рода. В первую группу входят *S. rasnitsyni* Popov, 1973 и *S. maculata* Popov, 1985, во вторую — *S. sibirica* Popov, 1985 и *S. formosa*, в третью — *S. insolita*.

Из поздней юры Монголии описан род *Shartegocimex* Ryzhkova, 2011, включающий два вида: *Sh. rasnitsyni* Ryzhkova, 2011 и *Sh. distans* Ryzhkova, 2011,

а также род *Shartegocorpus* Ryzhkova, 2011 с единственным видом *Sh. paranotalis* Ryzhkova, 2011.

Из средней юры Восточной Сибири описан род *Kubecora* Ryzhkova, 2013 с одним видом *K. ignamica* Ryzhkova, 2013.

Переописаны роды *Sondalia* Popov, 1988 и *Saldomortalia* Popov, 1988; выдвинуто предположение об их возможной близости с семейством *Saldidae*.

Род *Eosaldina* Popov, 1988 переописан и перенесен в семейство *Saldidae*.

Приведен список видов родов *Archegocimex* Handlirsch, 1906 (ранняя юра Германии) и *Britannicola* Popov, Dolling et Walley, 1994 (ранняя юра Великобритании) с синонимикой и указаниями местонахождения и возраста.

5.2. Семейство *Saldidae*. На настоящий момент известно 18 родов с 22 видами ископаемых представителей семейства *Saldidae*. Из них 8 родов и 12 видов принадлежат к подсемейству *Enicosoginae*, в том числе 7 родов и 11 видов из Сибири и Монголии. 5 родов с 8 видами описано в ходе настоящей работы.

Переописан род *Enicoscoris* Popov, 1980. Для *Enicoscoris tibialis* Popov, 1980 выделен род *Mongolocoris* Ryzhkova, 2012.

Из раннего мела Сибири описаны виды *Baissotea infanta* gen. et sp. nov. и *Mediocretis carabonensis* gen. et sp. nov. Из раннего мела Монголии описаны виды *Ulanocoris femoralis* Ryzhkova, 2012 и *U. grandis* Ryzhkova, 2012; *Baissotea peregrina* gen. et sp. nov. и *B. popovi* gen. et sp. nov.; а также *Mongolocoris polhemi* sp. nov. и *Tzaganocoris priscus* gen. et sp. nov.

Приведена синонимика для *Mesolygaeus laiyangensis* Ping, 1928 (ранний мел Китая).

Приведен список ископаемых видов с местонахождением и возрастом для родов подсемейства *Chiloxanthinae*: *Brevimatus* Zhang, Yao et Ren, 2011; *Venustsalda* Zhang, Yao et Ren, 2012; *Luculentsalda* Zhang, Yao et Ren, in press (ранний мел Китая); *Pentacora* Reuter, 1912 (ровенский янтарь); *Oligosaldina* Statz, 1950 (ранний неоген Германии); *Lygaeites* Meunier, 1919 (ранний неоген Германии) и *Propentacora* Polhemus, 1985 (ранний неоген США), а также подсемейства *Saldinae*: *Salda* Fabricius, 1803 (ровенский янтарь и антропоген Дании), *Chartoscirta* Stål, 1868 и *Saldula* Van Duzee, 1914 (антропоген Великобритании).

5.3. Семейство *Leptopodidae*. Приведен список ископаемых видов с указанием возраста и местонахождения для родов *Leptosalda* Cobben, 1971 (мексиканский янтарь) и *Leptotingoides* Popov, in prep. (доминиканский янтарь).

5.4. Семейство *Palaeoleptidae*. Приведены данные по возрасту и местонахождению единственного ископаемого представителя данного семейства: *Palaeoleptus burmanicus* Poinar, 2009 (бирманский янтарь).

5.5. Семейство *Leptaphelocheiridae*. Приведены данные по возрасту и местонахождению единственного ископаемого представителя данного семейства: *Leptaphelocheirus lenticulus* Polhemus, 2000 (средняя юра США).

5.6. Таксоны, ошибочно отнесенные к *Leptopodomorpha*. Приведен список видов рода *Ensphingocoris* Bode, 1953 (ранняя юра Германии), вероятно, относящегося к семейству *Pachumeridiidae*, и рода *Schizopteryx* Hong, 1984 (ранний мел Китая), скорее всего, принадлежащего к надсемейству *Notonectoidea* инфраотряда *Nepomorpha*.

5.7. Определительная таблица родов и видов семейства Archegocimicidae.

Дан дихотомический ключ для определения всех родов Archegocimicidae и видов этого семейства, обнаруженных на территории Сибири и Монголии.

5.8. Определительная таблица родов и видов семейства Saldidae, подсемейства Enicosorinae. Дан дихотомический ключ для определения всех представителей подсемейства Enicosorinae.

6. Результаты и обсуждение

Семейство Archegocimicidae, известное с ранней юры, является предковой группой для всех лептоподоморфных клопов. Находки этих клопов достаточно редки, число отпечатков в каждом местонахождении не превышает 5–7. Такая низкая численность находок может быть объяснена тафономически в связи с особенностями образа жизни представителей семейства. Вероятно, они обитали в прибрежной зоне, подобно Saldidae, которые часто встречаются по берегам современных водоемов, но довольно редки в палеонтологической летописи даже в неогене (Statz, Wagner, 1950; Polhemus, 1985). К примитивным чертам морфологии архегоцимцид относится прямой или выпуклый задний край передне-спинки, а также меньшая выраженность перепоночки надкрылий и более богатое жилкование, чем у остальных семейств. Поскольку в палеонтологической летописи они сохраняются в основном в виде изолированных надкрылий, различие родов и видов производится главным образом по жилкованию. Выделение из рода Saldonia нового рода Quacsa и разделение оставшихся видов Saldonia на три группы стало возможным с использованием таких признаков, как число апикальных ячеек, положение точки разветвления M_{1+2} и M_3 относительно поперечной $m-cu$, а также относительная длина ячейки, образованной развилком M_1+M_2 , и радиальной ячейки, которые сравнивались с длиной внутренней апикальной ячейки. Новые роды семейства выделялись на основании формы радиальной ячейки, числа и взаимного расположения ветвей R, а также формы передне-спинки. Род Eosaldina перенесен нами в состав Saldidae–Enicosorinae на основании наличия 5 апикальных ячеек, расходящихся веером ветвей R и M_1 , а также анастомоза между M и CuA на месте дужки.

Семейство Saldidae впервые появляется в палеонтологической летописи в начале мела, причем подсемейство Enicosorinae, по-видимому, возникает практически одновременно с современным подсемейством Chiloxanthinae, древнейшие представители которого известны из нижнего мела Китая (Zhang et al., 2011–2012). Отличительными особенностями эникокорин являются очень длинные задние лапки, составляющие не менее половины длины задней голени, и наличие на вершине задней голени щетки из коротких темных щетинок. Вероятнее всего, большая длина задних лапок этих клопов связана с их предполагаемым обитанием на плавающих растительных матах, характерных для мезозойских водоемов (Пономаренко, 2007, 2010; Ponomarenko, 1996). В палеонтологической летописи Enicosorinae встречаются в основном в виде тел с плохо различимым жилкованием надкрылий. Изучение немногочисленных изолированных надкрылий этих клопов показало, что их жилкование достаточно характерно и однообразно и при этом обладает изменчивостью некоторых признаков, не

позволяющей надежно различать по ним роды и виды. Поэтому для выделения и различения таксонов эникокорин мы предлагаем такие признаки, как относительная длина задней голени, задней лапки, антенны и щетки на задней голени. Изучение многочисленного ископаемого материала показало, что для большинства *Enicosoginae* характерна задняя лапка, составляющая 0.85–1 длины передне- и среднеспинки. Исключение составляет *Mesolygaeus laiyangensis* (Китай, Лайан), задняя лапка которого в 1.3 раза длиннее передне- и среднеспинки, а также *Tzaganocoris griscus* (Монголия, Цаган-Субурга), у которого длина лапок не превышает 0.6 длины передне- и среднеспинки. Длина задней голени *Enicosoginae* варьирует в пределах 1.2–1.8 длины передне- и среднеспинки, которая также различается у разных представителей подсемейства. Тем не менее, соотношение длин задней лапки и задней голени достаточно стабильно в пределах рода и позволяет хорошо различать таксоны эникокорин. Изучение приведенных выше признаков заставило нас отказаться от синонимизации рода *Enicosoris* с родом *Mesolygaeus*, которой ранее придерживались некоторые авторы (Hong, Wang, 1990; Zhang, 1991; Hong, Ren, 1992; Hong, 1995; Рыжкова, 2012). Возможно также различение некоторых таксонов по степени развития гипокостальной области надкрылья, однако использование этого признака часто затруднено из-за плохой сохранности образцов.

Анализ фаун лептоподоморфных клопов мезозоя Сибири и Монголии позволяет выделить четыре комплекса — два юрских и два меловых, приведенных в таблице 1. Характерные роды этих комплексов достаточно четко обособлены друг от друга, что позволяет нам рассматривать их как отдельные эволюционные этапы.

Фауны местонахождений Новоспасское, Ильдикан, Уда и Шар-Тэг объединены присутствием в них рода *Saldonia* и представляют собой наиболее древний из сибирско-монгольских этапов эволюции *Leptopodomorpha*. Он охватывает стратиграфический диапазон от ранней до поздней юры и встречается на территории как Забайкалья, так и Монголии. Представители этих фаун являются типичными *Archegosimicidae* со слабо склеротизованными крыльями без обособленной перепоночки и двумя хорошо различимыми киями в костальном поле. В ряду видов рода *Saldonia* наблюдается укорочение относительной длины базальной ячейки от 0.95 до 0.7 длины внутренней апикальной ячейки (то есть сдвиг развилка R и M вперед) у более молодых форм. Исключение из этой последовательности представляет *S. insolita*, у которой длина базальной ячейки даже превышает таковую у самого древнего вида — *S. gasnitsyni*.

Как следующий этап развития можно рассматривать фауну верхнеюрских отложений ундино-даинской серии в местонахождениях Казаковка, Дая, Онохово (глушковская свита) и Шевья (укурейская свита). Данный этап выделяется на основании присутствия рода *Saldomortalia*, обнаруженного в местонахождениях Дая и Шевья, что свидетельствует в пользу близкого возраста глушковской и укурейской свит (Попов, 1988). *Quasca ignota* из Казаковки значительно отличается от рода *Saldomortalia*, но отнесена к этому же этапу вследствие обнаружения ее также в глушковской свите. Клопы данного этапа, фактически ограниченного двумя разновозрастными свитами верхней юры, четко изолированы от остальных

Таблица 1. Комплексы мезозойских Leptopodomorpha Сибири и Монголии.

Возраст	Местонахождение	Роды	Семейство
K ₁	Бон-Цаган	Baissotea	Saldidae
	Шин-Худук		
	Анда-Худук		
	Байса		
	Мянгад	Mongolocoris, Enicocoris, Ulanocoris, Tzaganocoris	
	Гурван-Эрэний-Нуру		
	Манлай		
	Улан-Тологой		
	Цаган-Субурга		
J ₃	Шевья	Saldomortalia, Quacsa	Archegocimicidae
	Дая		
	Онохово		
	Казаковка		
J ₁₋₃	Шар-Тэг	Saldonia, Shartegocimex, Shartegocorpus	
	Уда		
	Ильдикан		
	Новоспасское		

Жирным шрифтом выделены характерные роды.

представителей инфраотряда. Род *Saldomortalia* отличается слиянием медиальной и кубитальной жилок на месте дужки, а также практически прозрачными крыльями со склеротизованным узким и длинным костальным полем. Длина базальной ячейки *Saldomortalia* примерно соответствует ее длине у наиболее молодых (т. е. верхнеюрских) видов рода *Saldonia*. Отмеченное нами сходство рода *Saldomortalia* и неописанных Archegocimicidae из пурбека Англии (Coram et al., 1995; Coram, Jernson, 2012) можно объяснить тем, что возраст глушковской свиты достаточно близок к возрасту отложений пурбека, которые датируются берриасом-валанжином (Rasnitsyn et al., 1998). К этому же этапу с некоторым сомнением отнесена фауна местонахождения Бахар.

В отличие от Archegocimicidae, ископаемые мезозойские сальдиды, представленные вымершим подсемейством Enicosoginae, достаточно обильны в палеонтологической летописи: к примеру, 635 из 700 отпечатков насекомых, собранных в монгольском местонахождении Улан-Тологой, представлены эникокоринами рода *Ulanocoris*. Такая многочисленность в сочетании с неводным обликом клопов позволила нам предположить, что их образ жизни отличался от такового современных Saldidae. Мы считаем, что эникокорины представляли собой узкоспециализированную группу клопов, приспособленную к обитанию на плавающих

растительных матах, появившуюся в самом начале мелового периода и исчезнувшую синхронно с исчезновением плавающих агрегатов в середине мела.

В раннем мелу Сибири и Монголии выделяются два эволюционных этапа лептоподоморфных клопов, представленных подсемейством *Enicosorinae* семейства *Saldidae*. Более древний этап охватывает клопов из монгольских местонахождений Цаган-Субурга, Улан-Тологой, Манлай, Гурван-Эрэний-Нуру и Мянгад (цаганцабская, моготуинская, гурванэрэнская свиты). Характерными для данного этапа родами являются *Enicosoris*, общий для местонахождений Гурван-Эрэний-Нуру и Манлай, а также *Mongolocoris*, обнаруженный в Гурван-Эрэний-Нуру и Цаган-Субурге. Эти роды сходны между собой задними голеними средней длины и задними лапками, составляющими больше половины длины задней голени, а также слабо развитым рельефом гипокостальной области надкрылья. Обнаруженный в Цаган-Субурге *Tzaganocoris priscus* gen. et sp. nov. отличается более короткими задними лапками, однако единичность и плохая сохранность находки этого вида затрудняют ее определение.

Наиболее молодой комплекс лептоподоморфных клопов изученной территории обнаружен как в Сибири, так и в Монголии и включает фауны местонахождений Байса, Анда-Худук, Шин-Худук и Бон-Цаган. В один комплекс их объединяет наличие общего рода *Baissotea*, отличающегося задними лапками, составляющими не более половины длины очень длинных задних голеней, а также достаточно хорошо развитым рельефом гипокостальной области надкрылья.

Отдельно следует отметить несколько находок лептоподоморфных клопов, пока не выделенных в отдельные комплексы и не включенные в таблицу ввиду своей немногочисленности и значительного отличия от других ископаемых *Leptopodomorpha* Сибири и Монголии. Прежде всего это *Kubecora ignamica* (*Archegosimicidae*) из среднеюрского местонахождения Кубеково (итатская свита) в Восточной Сибири. Жилкование надкрыльев этого клопа больше всего напоминает жилкование видов рода *Archegosimex* из нижней юры Германии, а длинная базальная ячейка сближает его как с представителями рода *Archegosimex*, так и с наиболее древними видами рода *Saldonia*. Это не противоречит последним данным, согласно которым возраст итатской свиты Кубеково (аален–бат) достаточно близок к возрасту отложений Доббертина и других раннеюрских местонахождений Нижней Саксонии и Мекленбурга – Передней Померании, датированных нижним тоаром (Rasnitsyn, Zherikhin, 2002). Также в таблицу не вошла *Sondalia kovalevi* из нижнемелового местонахождения Онохой (годымбойская свита) в Забайкалье, которая, вероятно, является наиболее поздней *Archegosimicidae* и значительно отличается от других представителей семейства. Базальная ячейка этого вида, составляющая всего 0.6 от длины внутренней апикальной ячейки, является самой короткой среди архегоцимид. Кроме того, весьма неопределенным остается положение *Mediocretis carabonensis* gen. et sp. nov. (*Enicosorinae*), который отличается достаточно короткими задними голеними, сближающими его с представителями комплекса *Mongolocoris*–*Enicosoris*, но в то же время обладает короткими задними лапками, что свидетельствует скорее в пользу его принадлежности к комплексу *Baissotea*, и двумя развитыми килями в коротком

и широком костальном поле, что более свойственно представителям семейства Archegocimicidae.

Eosaldina apomorpha Popov, 1988 из нижнемелового местонахождения Малая Березовая в Забайкалье, описанная по остатку надкрылья, пока не может быть отнесена к какому-либо из выделенных комплексов, поскольку на данном этапе исследований нам не удастся различать таксоны эникокорин только по жилкованию. Кроме того, достаточно широкое и короткое костальное поле обособляет ее от большинства *Enicosorinae*.

Выделение перечисленных выше фаунистических комплексов довольно хорошо согласуется с данными по другим группам насекомых. В частности, комплекс рода *Saldonia* примерно соответствует характерной фауне Каратау и близковозрастных местонахождений (Rasnitsyn et al., 1998), а описанные нами два нижнемеловых комплекса *Leptorodomorpha*, по-видимому, соответствуют «манлайскому» и «шинхудукскому» комплексам насекомых, выделенным А.Г. Пономаренко (1990). Исключением является фауна Бон-Цагана, которая по другим насекомым четко отделена от более древней фауны Байсы и Анда-Худука (Притыкина, 1990; Rasnitsyn et al., 1998). Можно предположить, что эникокорины, занимавшие специфическую экологическую нишу (плавающие растительные и цианобактериальные маты на поверхности древних озер) могли просто «не заметить» изменений обстановки, вызвавших смену состава других насекомых в Бон-Цагане и других местонахождений этого уровня.

Пока не представляется возможным сопоставить какие-то из комплексов сальдид Монголии с комплексом *Mesolygaeus laiyangensis*, широко распространенным на территории Китая, так как этот род клопов обладает особенно длинными задними лапками, заметно превышающими длину передне- и среднеспинки. Отметим, однако, что по соотношению длин задней лапки и задней голени, составляющему около 0.8, этот вид наиболее близок к роду *Ulanosogis*, который в то же время является самым многочисленным в Монголии. Возможно, именно такое строение ног наиболее эффективно при перемещении по поверхности плавающих матов.

Нам удалось установить, что в процессе эволюции семейства Archegocimicidae и инфраотряда *Leptorodomorpha* в целом неоднократно и независимо происходило уменьшение числа ячеек в центральной части крыла и апикальных ячеек. В частности, наименьшее число апикальных ячеек, равное 5, характерно для древнейшей раннеюрской архегоцимициды *Britannicola senilis* и среднеюрской *Kubecoga ignamica*, и такое же число апикальных ячеек характерно для представителей сальдидных подсемейств *Enicosorinae* и *Chiloxanthinae*. Дополнительные поперечные жилки отсутствуют у верхнеюрских и раннемеловых *Saldomortalia zherikhini*, *S. hyalina* и *Sondalia kovalevi*, а также у представителей семейства *Saldidae*. В то же время наибольшее число дополнительных поперечных жилок свойственно средне- и верхнеюрским архегоцимицидам (*Saldonia*, *Shartegocimex*). Кроме того, часть средне- и позднеюрских Archegocimicidae (*Saldomortalia*) пошла по пути слияния ветвей R и образования анастомоза между M и CuA, более свойственного *Enicosorinae*. Не исключено, что именно эта форма путем

дальнейшего слияния ветвей радиальной жилки привела к появлению типа жилкования, свойственного эникокоринам. В пользу этого предположения может также говорить сосуществование в английском пурбеке видов как с жилкованием типа *Saldomortalia*, так и с характерным сальдидным жилкованием, включающим 5 апикальных ячеек (Coram et al., 1995; Coram, Jepson, 2012).

По-видимому, в самом начале раннего мела *Archegocimicidae* и *Saldidae* существовали одновременно. Однако проследить непрерывную эволюционную последовательность лептоподоморф в юре и мелу, к сожалению, пока невозможно, поскольку тела архегоцимицид в отличие от эникокорин редки и по этой причине недостаточно изучены. Тем не менее, веерообразное расхождение ветвей R и M₁ у *Enicosoginae* может свидетельствовать в пользу их происхождения непосредственно от *Archegocimicidae*. В то же время тенденция к уменьшению относительной длины задней лапки сближает поздних эникокорин с представителями современных *Saldidae*.

ВЫВОДЫ

1. На территории Сибири и Монголии обнаружены представители семейств *Archegocimicidae* и *Saldidae*. На указанной территории установлено существование 14 родов и 24 вида ископаемых *Leptopodomorpha*. В ходе исследования описано 14 видов из 9 родов.

2. Образ жизни *Archegocimicidae* был сходен с образом жизни современных *Saldidae*.

3. Подсемейство *Enicosoginae* представляло собой обособленную группу сальдид, обитавшую на плавающих растительных матах.

4. В Сибири и Монголии выделяются 4 последовательных фаунистических комплекса лептоподоморфных клопов, по два в юре и раннем мелу.

5. Для эволюции семейства *Archegocimicidae* характерно постепенное укорочение базальной ячейки надкрылья.

6. В процессе эволюции подсемейства *Enicosoginae* происходило увеличение относительной длины задней голени, сопровождавшееся постепенным уменьшением соотношения длин задней лапки и голени.

7. В процессе эволюции инфраотряда неоднократно и независимо происходила редукция жилкования, выраженная в уменьшении числа ячеек на мембране и в центральной части надкрылья.

Публикации по теме диссертации

1. Рыжкова О.В. Новые полужесткокрылые семейства *Archegocimicidae* (Hemiptera, Heteroptera) из верхней юры Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 5. С. 69–75.
2. Рыжкова О.В. Новые представители сальдидных полужесткокрылых семейства *Enicosogidae* (Hemiptera: Heteroptera: *Leptopodomorpha*) из нижнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 2012. № 5. С. 41–48.
3. Рыжкова О.В. Клопы семейства *Enicosoridae* (Heteroptera, *Leptopodomorpha*) в нижнемеловых местонахождениях Монголии // Современная палеонтология: классические и новейшие методы–2012. Материалы VIII Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов 2012. М.: ПИН РАН. С. 55–59.

4. Рыжкова О.В. Новый представитель сальдоидного семейства Archegosimicidae (Hemiptera: Heteroptera: Leptopodomorpha) из средней юры Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2013. № 2. С. 51–54.

Тезисы докладов

1. О.В. Рыжкова. Морфогенез жилкования надкрылий клопов семейства Archegosimicidae (Heteroptera: Leptopodomorpha) в мезозое // VII Всероссийская школа молодых ученых-палеонтологов. Москва. 2010. С. 32–33.
2. О.В. Рыжкова. Новые данные о мезозойских клопах рода *Enicoscoris* (Heteroptera: Enicosoridae) // VIII Всероссийская школа молодых ученых-палеонтологов. Москва. 2011. С. 39.
3. О.В. Рыжкова. Систематика мезозойского рода *Saldonia* Popov, 1973 (Heteroptera: Archegosimicidae) // IX Всероссийская школа молодых ученых-палеонтологов. Москва. 2012. С. 38–39.
4. О.В. Рыжкова. О систематике мезозойского сальдоидного семейства Enicosoridae (Heteroptera: Leptopodomorpha) // XIV Конгресс Русского Энтомологического общества. Санкт-Петербург. 2012. С. 381.

Тираж 100 экз.
Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 123

