

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Константинов
Федор Владимирович

СТРОЕНИЕ ГЕНИТАЛЬНОГО АППАРАТА САМЦОВ КЛОПОВ-
СЛЕПНЯКОВ (НЕТЕРОПТЕРА: MIRIDAE) И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ
НАДРОДОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

03.00.09 - энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2000

Работа выполнена на кафедре энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор

А.А. Стекольников

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

В. Б. Голуб

кандидат биологических наук

О. Г. Овчинникова

Ведущее учреждение – Палеонтологический институт РАН

Защита состоится **7** декабря 2000г. в 16⁰⁰ на заседании диссертационного совета К.063.57.14. по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук в Санкт-Петербургском Государственном Университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им. А. М. Горького Санкт-Петербургского Государственного Университета.

Автореферат разослан **3 ноября** 2000 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

 С. И. Сухарева

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Общеизвестно, насколько широко в систематике насекомых используются признаки генитальных структур. К настоящему времени серьезные таксономические исследования полужесткокрылых и многих других групп насекомых уже немислимы без детального изучения скелета гениталий самцов. Исследование генитального аппарата клопов, помимо решения частных таксономических вопросов, позволяет ближе подойти к расшифровке филогении группы. Сказанное в полной мере относится и к слепнякам (Miridae) – самому крупному и в то же время одному из самых трудных для систематика семейств полужесткокрылых.

Семейство Miridae насчитывает около 10000 описанных видов, относящихся к 1200 родам. С конца XIX века и до наших дней основным комплексом признаков, использующихся для построения макросистемы слепняков, остается строение претарзуса. В то же время ряд групп высокого ранга, например, подсемейство Phylinae или триба Halticini, могут быть надежно диагностированы лишь на основе строения гениталий самцов. Использование именно этого комплекса признаков позволило выявить истинные родственные связи и положение в системе групп Dicyphini и Pilophorini. Тем не менее, строение генитального аппарата самцов в подавляющем большинстве случаев привлекается только при различении близких видов, причем для этих целей нередко исследуются лишь параметры или отдельные склериты эдеагуса. Немногочисленные сравнительно-анатомические работы, касающиеся строения генитального аппарата Miridae, основаны на изучении обычных европейских видов (Singh-Pruthi, 1925; Kullenberg, 1947), носят обзорный характер (Dupuis, 1955) или отличаются упрощенным подходом в трактовке строения этих структур, затрудняя понимание истинного строения (Kelton, 1959). Определенные трудности создает и существующая терминологическая путаница, связанная с использованием различных терминов для одних и тех же структур и наоборот.

Генитальный аппарат распространенных преимущественно в тропиках представителей примитивных подсемейств Isometopinae, Cyllarinae, Palaeocorinae и Vuosocorinae до сих пор практически не затрагивался в сравнительно-анатомических исследованиях.

Цели и задачи исследования. Целью данной работы является сравнительно-анатомическое исследование генитального аппарата слепняков. Для ее достижения ставились следующие основные задачи: 1) подробное описание строения эктодермальных генитальных структур Miridae и выделение основных планов их строения; 2) последовательное применение единой номенклатуры частей генитального аппарата ко всем группам слепняков; 3) выявление групп признаков, имеющих таксономическое значение и выяснение возможности их применения для обоснования

7

надродовой классификации семейства; 4) реконструкция эволюционных преобразований генитального аппарата Miridae.

Научная новизна. Получены новые данные по строению генитального аппарата клопов-слепняков. Впервые проведено сравнительно-анатомическое исследование генитального аппарата в группах Isometopinae, Cyllaripinae, Odoniellini, Monaloniini, Eccritotarsini, Dicyphini (Bryocorinae), Palaeocorinae. Представленные данные позволяют провести сквозные гомологии для основных компонентов генитального аппарата как внутри семейства, так и для инфраотряда Cimicomorpha в целом. Выявлены комплексы признаков, которые могут быть использованы для диагностирования большинства триб или подсемейств, а также при обосновании системы семейства. Показана необходимость изменения ранга или текущей систематической принадлежности для ряда групп. Прослежены основные направления эволюции структур генитального аппарата.

Теоретическая и практическая ценность. Полученные данные, касающиеся строения генитального аппарата Miridae, могут найти применение при подготовке лекционных курсов и глав учебников в разделах по морфологии и филогении Heteroptera. Изученные комплексы признаков, кроме того, могут быть эффективно использованы при составлении ключей для определения слепняков.

Апробация результатов и публикации. Материалы диссертации докладывались на первом международном съезде гемиптерологов (Нью-Йорк, 1998), Чтениях памяти А.С. Данилевского (Санкт-Петербург, 1999) и семинарах кафедры энтомологии (1998, 1999). По материалам диссертации опубликовано 4 работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав и выводов, изложена на 179 страницах машинописного текста (из них 122 – основного текста), содержит 347 рисунков. Список литературы включает 151 работу, из них 146 – на иностранных языках.

Автор выражает глубокую и искреннюю признательность Изыславу Монсеевичу Кержнеру (ЗИН РАН) за неоценимую помощь и участие на всех стадиях написания работы, Я. Горчице (Dr. Jacek Gorczyca, Silesian University, Poland) и Р.Т. Шу (Dr. Randall T. Schuh, American Museum of Natural History, USA), любезно предоставившим для исследования труднодоступный материал. Анатолию Александровичу Стекольникову (СПбГУ) за общее руководство работой, Алексею Константиновичу Загуляеву (ЗИН РАН), указавшему путь в энтомологию, а также всему коллективу кафедры энтомологии СПбГУ.

Содержание работы

Глава 1. История вопроса

1.1. ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА MIRIDAE В СИСТЕМЕ НЕТЕРОПТЕРА

В разделе кратко освещается история формирования системы инфраотряда *Cimicomorpha* и изложены современные представления о филогении этого таксона. Монофилия инфраотряда не вызывает сомнений, тогда как родственные отношения входящих в его состав семейств остаются предметом дискуссий (Carayon, 1970; Кержнер, 1981; Schuh & Štys, 1991).

1.2. ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМЫ MIRIDAE

Данный раздел посвящен описанию развития системы семейства и анализу проведенных филогенетических реконструкций. В представленном исследовании в основном используется система Шу (Schuh, 1995). При этом все подтрибы *Vgucosipinae* рассматриваются в качестве самостоятельных триб, в соответствии с принятой в каталоге палеарктических *Miridae* системой подсемейства (Kerzhner & Josifov, 1999), а группа *Palaeosipinae* считается самостоятельным подсемейством в установленном Горчицей (Gorzycza, 1997) объеме.

1.3. ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕНИТАЛЬНОГО АППАРАТА MIRIDAE

В разделе анализируются работы, затрагивающие строение генитального аппарата *Miridae*.

Глава 2. Материал и методика

Работа основана на изучении более 150 видов слепняков, относящихся к 28 трибам, и охватывает все подсемейства за исключением *Psalloripinae*. В качестве материала для исследования в основном была использована обширная фондовая коллекция *Miridae* Зоологического института РАН. Всего было исследовано более 700 экземпляров сухих (наколотых на булавки) слепняков. В ходе исследования были также использованы слепняки, фиксированные в 70% водном растворе этанола. Дано подробное описание методов препарирования генитального аппарата.

Глава 3. Строение и функционирование генитального аппарата самцов семейства *Miridae*

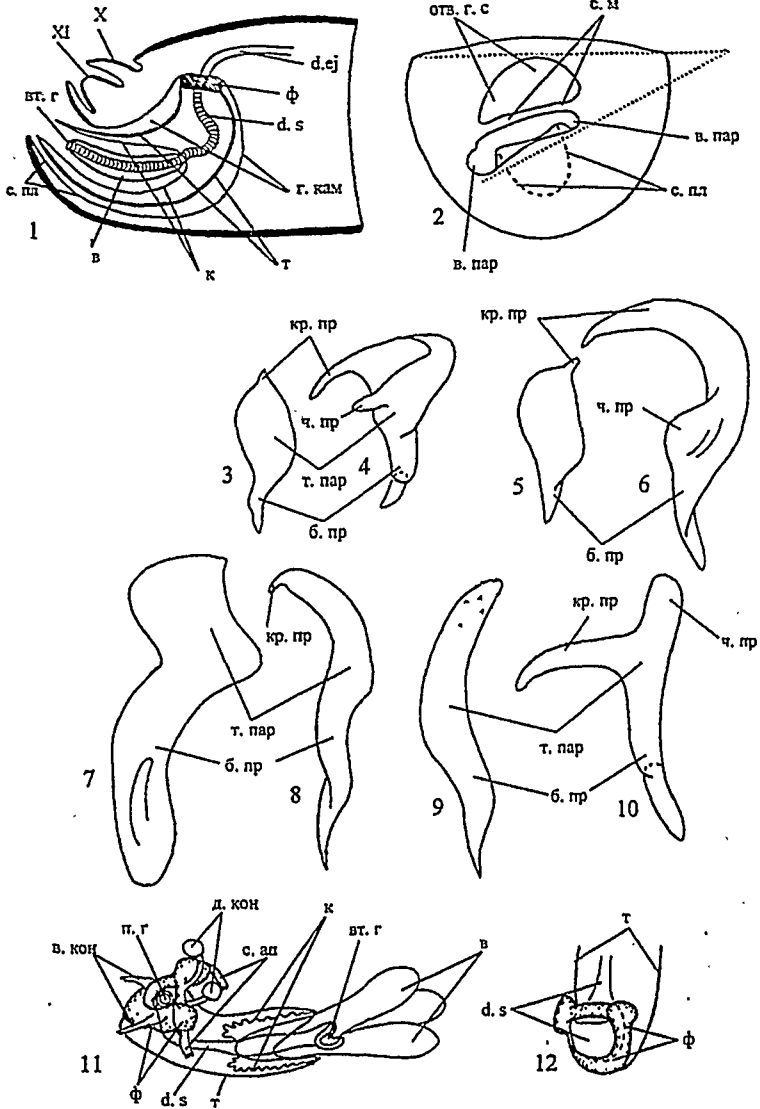
3.1. СТРОЕНИЕ ГЕНИТАЛЬНОГО АППАРАТА

Генитальный сегмент (рис. 1, 2) исходно цельный, без следов деления на тергит и стернит. Мембрана между вентральной стенкой генитальной капсулы и вентральной стенкой анальной трубки (представлена 10-м сегментом, в который телескопически втянут 11-й, настоящий анальный сегмент) очень хорошо развита и

погружена глубоко внутрь генитальной капсулы, образуя *генитальную камеру* (г. кам). Дорсально на ее дне закреплен эдеагус, а латерально с каждой стороны отверстия генитальной камеры расположены подвижные парамеры. Нижняя стенка генитальной камеры в той или иной степени склеротизована в вершинной части. Этот склеротизованный участок мембраны генитальной камеры носит название *субгенитальная пластинка* (с. пл.). У большинства *Вгусосогнае* и *Суларинае* место прикрепления мембраны генитальной камеры к анальному конусу укреплено поперечным склеротизованным мостом (*супрагенитальный мост*, с.м.). Копулятивный аппарат самцов и в том числе генитальный сегмент всех *Miridae* в той или иной степени асимметричен. Эта асимметрия, помимо различного строения правого и левого парамеров, проявляется в смещении плоскости фаллических структур относительно дорсовентральной плоскости тела. Под плоскостью фаллических структур понимается плоскость, проходящая через основания парамеров и перпендикулярная направлению эдеагуса при осмотре генитального сегмента сзади (рис. 2). У всех слепняков эдеагус смещен от срединной линии и направлен в левую сторону.

Парамеры (рис. 3-10) являются парными нечленистыми придатками, расположенными латерально, по одному с каждой стороны отверстия генитальной камеры в *выемках парамеров* (в. пар). По-видимому, парамеры исходно являются сильно склеротизованными выростами межсегментной мембраны. Правый и левый парамеры во всех группах имеют различное строение, причем в большинстве случаев левый парамер развит лучше (обычно значительно) правого. Оба парамера слепняков могут состоять из следующих нечетко отграниченных друг от друга частей: тело парамера (т. пар), крюковидный придаток (кр. пр), чувствительный придаток (ч. пр) и базальный придаток (б. пр). Можно выделить 3 устойчивых типа строения парамеров: свойственный *Phylinae Plagiognathus*-тип (рис. 3-4), характерный для *Halticini Halticus*-тип (рис. 7-8) и широко распространенный *Lygus*-тип (рис. 5-6). Парамеры триб *Orthotylini* (рис. 9-10) и *Ecscritarsini* очень вариабельны, что делает невозможным выделение одного или нескольких морфологических типов.

Эдеагус (фаллус или пенис в терминологии некоторых авторов, рис. 11) исходно представляет собой двустенный трубковидный вырост мембраны генитальной камеры вокруг полового отверстия (*первичного гонопора*, п. г). В его основании расположен подковообразный склерит, называемый *фаллобазой* (ф, рис. 11-12). Направленные вверх руки подковообразного склерита дорсально объединены склеротизованным мостом. Вершины рук фаллобазы соединены внешними поверхностями с идущими от генитального сегмента (внешней части субгенитальной пластинки) суспензорными аподемами, которые фиксируют эдеагус в мембране генитальной камеры. От внутренних сторон рук фаллобазы отходят аподемы мышц протракторов эдеагуса (*дорсальные коннективы*, д. кон), *Вентральные коннективы* (в. кон), или аподемы



1. Схема строения генитального сегмента *Miridae*, вид сбоку; 2. Схема строения генитального сегмента *Miridae* с удаленными анальной трубкой, парамерами и эдегусом, вид сзади, пунктиром показан угол смещения плоскости фаллических структур относительно дорсовентральной плоскости тела; 3-4. Парамеры *Plagiognathus*-типа (3 - правый парамер, 4 - левый парамер); 5-6. Парамеры *Lygus*-типа (5 - правый парамер, 6 - левый парамер); 7-8. Парамеры *Nalticus*-типа (7 - правый парамер, 8 - левый парамер); 9-10. Парамеры представителя *Orthotylini* (9 - правый парамер, 10 - левый парамер); 11. Схематическое изображение эдегуса *Miridae* с мембранозной везикой; 12. Основание эдегуса с шелевидным вторичным гонопором.

ретракторов эдеагуса, крепятся к фаллобазе с боков. Внутри эдеагуса семенная жидкость проходит от первичного гонопора по каналу, носящему название *ductus seminis* (d.s.). По происхождению он является внутренней стенкой трубковидного выпячивания вокруг первичного гонопора, которым исходно являлся эдеагус. Его внутренние стенки обычно оснащены склеротизованными утолщениями, аналогичными по строению и функции тениям в трахеях насекомых. *Ductus seminis* оканчивается вторичным гонопором (вт. г) — отверстием, края которого часто имеют характерную скульптуру из прижатых друг к другу и расположенных по кругу полуколец.

Эдеагус практически у всех клопов состоит из двух отделов: внешнего (проксимального в расправленном эдеагусе) — *филлотеки*, которую принято называть просто текой (т) и внутреннего (дистального) — *эндосомы* (э). Более или менее трубковидная тека плотно закреплена на фаллобазе и обладает склеротизованными стенками. Мешковидная эндосома, напротив, мембранозная и в состоянии покоя полностью свернута в теку. Ее разворачивание происходит через апикально или субапикально расположенное отверстие — *устье теки*, к которому причленяются дистальные края эндосомы. У подавляющего большинства слепняков, однако, эндосома в свою очередь подразделяется на два отдела: *конъюнктиву* (к) и *везику* (в). Последняя формируется из проксимального (в состоянии покоя, то есть дистального в расправленном состоянии) отдела эндосомы и содержит дистальный отрезок *ductus seminis*. Стенки формирующего везику участка эндосомы в основании плотно срастаются со стенками *ductus seminis*. Везика, таким образом, является хорошо обособленным, несущим вторичный гонопор и дистальным в расправленном состоянии отделом эндосомы. Она всегда имеет узкое основание, соединенное с соответствующей частью *ductus seminis* и не может выворачиваться подобно недифференцированной эндосоме. Формирующаяся из дистального отдела эндосомы конъюнктива представляет собой мембрану, обычно очень тонкую, которая сминается при выведении везики из устья теки. Детальное строение везики слепняков варьирует в очень широких пределах. Это разнообразие представляется возможным подразделить на три основных типа, которые не совпадают или совпадают не полностью с выделенными другими авторами (Carvalho & Leston, 1952; Wagner, 1952; Dupuis, 1955) типами:

1. *Orthotylini*-тип. Характерен только для представителей трибы *Orthotylini*. Отличается небольшой, просто устроенной везикой, состоящей из склеротизованного дистального участка *ductus seminis*, к которому прирастает проксимальная часть тонкой, мембранозной эндосомы. Везика этого типа лишена мембранозных лопастей или склеротизованных придатков. Вторичный гонопор расположен на вершине отчетливый, с характерной скульптурой.

2. Phylini-тип. Развита у представителей Phylinae. Везика этого типа обычно сравнительно тонкая и длинная, сильно склеротизованная и имеет вид желоба за счет того что одна из стенок мембранозная, реже стенки полностью склеротизованы. Она имеет S- или C-образную форму и лишена мембранозных лопастей. Стенки проходящей в везике части ductus seminis очень тонкие, мембранозные. Вторичный гонопор расположен в вершинной трети, обычно (но далеко не всегда) с хорошо развитой скульптурой. Тека в этом подсемействе с мембранозным основанием и склеротизованной вершиной, которая плотно срастается с генитальным сегментом.

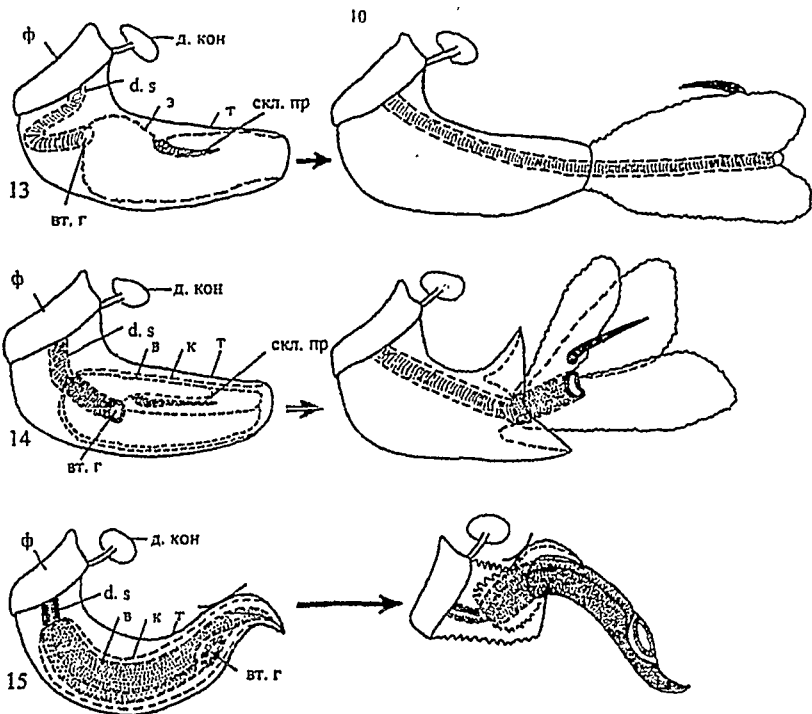
3. Mirinae-тип. Везика этого, наиболее гетерогенного типа встречается у Fulviini, Vanniini, Dicyphini (кроме *Cyrtopeltis*), Deraeocerinae (кроме *Termatophylini*), Mirinae. Она имеет в той или иной степени склеротизованное основание и состоит из нескольких (реже одной) мембранозных набухающих лопастей, вооруженных различными склеротизованными придатками. Часть проходящего внутри везики ductus seminis различного строения; у многих представителей (особенно среди Fulviini) она слегка склеротизована, а у Dicyphini, напротив, едва различима. Форма, размер и особенности скульптуры вторичного гонопора также сильно варьируют.

Большинство представителей трибы Escritotarsini также обладает мембранозной везикой, состоящей из двух лопастей. При этом стенки одной из них плотно прирастают к очень длинному и сильно склеротизованному ductus seminis, так что он отходит в сторону от единственной мембранозной лопасти. Представители трибы Bothriomirini также обладают особым и отчасти сходным с предыдущим типом везики, с сильно склеротизованными стенками длинного ductus seminis и слабо развитой мембранозной лопастью.

3.2. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ГЕНИТАЛЬНОГО АППАРАТА

Генитальная капсула вместе с анальной трубкой образует защиту внутренних частей генитального аппарата. Парамеры слепняков при копуляции выполняют осязательную функцию, закрепляются на генитальном сегменте самки и направляют эдеагус при его введении в bursa copulatrix; степень развития парамеров и, соответственно, особенности их функционирования сильно варьируют в разных группах. Функция эдеагуса заключается во введении спермы в половые пути самки и фиксации в них во время копуляции.

Выдвижение эдеагуса из генитальной капсулы в начале копуляции происходит за счет сокращения протракторов эдеагуса. У не имеющих везики групп разворачивание эндосомы происходит за счет давления гемолимфы. При сокращении брюшных мышц гемолимфа нагнетается в эдеагус через тонкие поры в мембране базального отверстия; под ее давлением эндосома выворачивается из теки как палец перчатки и вводится в bursa copulatrix (рис. 13). Закрепление в половых путях самки



13-15. Схема строения идегуса в состоянии покоя (слева) и в эрегированном состоянии (справа) (13 – с недифференцированной эндосомой, 14 – с везикой *Mirinae*-типа, 15 – с везикой *Phylinae*-типа).

может осуществляться за счет склеротизованных придатков эндосомы (скл. пр), расположенных в состоянии покоя на ее внутренних стенках и карманов эндосомы, которые, выворачиваясь, образуют несколько направленных в разные стороны лопастей.

Выдвижение мембранозной везики *Mirinae*-типа (рис. 14) также происходит под действием нагнетаемой в идегус гемолимфы. При этом конъюнктивa сминается в основании везики и частично выворачивается. Гемолимфа проникает в везику через поровидные каналы в ее основании, в результате чего мембранозные лопасти везики набухают и расправляются.

Везика *Orthotylini*-типа выводится из устья теки под давлением гемолимфы. При этом хорошо развитая конъюнктивa полностью выворачивается и короткая везика полностью выдвигается из теки. Заякоривание в половых путях самки происходит за счет длинных, разветвляющихся и зазубренных придатков конъюнктивы. По крайней мере один из них занимает перпендикулярное положение в *bursa copulatrix*.

Выведение из теки везики *Phylinae*-типа (рис. 15), в отличие от всех остальных, лишь в незначительной степени сопровождается нагнетанием гемолимфы в идегус. Во

время копуляции фаллобаза выдвигается вперед, в результате чего сминается мембранозная проксимальная часть теки. Везика при этом практически полностью выводится через неподвижно прикрепленную к генитальному сегменту склеротизованную вершину теки и проникает в bursa copulatrix. Заякоривание эдеагуса Phylinae-типа в половых путях самки достигается за счет С- или S-образной формы изогнутой и несколько закрученной везики. В некоторых родах везика очень длинная и многократно изгибается. Большинство Pilophorini имеют разветвленный придаток в средней части везики, который занимает перпендикулярное положение по отношению к ней под действием гемолимфы во время копуляции. Вершина везики многих Phylini снабжена двумя или тремя изогнутыми склеротизованными придатками, которые соединены мембранозными участками и имеют приблизительно параллельное положение в состоянии покоя. Во время копуляции придатки расходятся под давлением гемолимфы, образуя подобие якоря с двумя или тремя ветвями.

После копуляции давление гемолимфы спадает, мембранозные лопасти съеживаются, а склеротизованные придатки принимают параллельное везике или эндосоме положение. Растянутый ductus seminis сжимается и втягивает везику или эндосому внутрь теки. Параллельно со втягиванием эндосомы, фаллобаза движется назад за счет сокращения крепящихся к вентральным коннективам ретракторов, пряха эдеагус вглубь генитальной камеры.

Глава 4. Строение гениталий самцов и таксономическая структура семейства Miridae

4.1. ПОДСЕМЕЙСТВО ISOMETOPINAE FIEBER, 1860

В отличие от большинства других групп слепняков, генитальные структуры Isometopinae практически не использовались как при разграничении отдельных видов, так и при построении надродовой классификации. Все изученные представители семейства обладают параметрами Lugus-типа и эдеагусом с недифференцированной, лишенной вооружения эндосомой. Ряд особенностей их строения может служить для обоснования монофилии триб подсемейства. В частности, склеротизация дистальной части ductus seminis характерна для всех представителей трибы Isometopini, в отличие от Myiommatini. Строение параметров, особенно крюковидных придатков, также может быть использовано при обосновании этих двух триб, а характерное для всех изученных видов подразделение генитальной капсулы на дорсальную и вентральную стенки может являться апоморфией Isometopinae в целом.

4.2. ПОДСЕМЕЙСТВО CYLAPINAE KIRKALDY, 1903

В состав подсемейства Cylapinae (Carvalho, 1957), входят трибы Cylapini, Fulviini и Bothriomirini, однако их естественность вызывает сомнения у ряда исследователей

(Schuh, 1976; Schuh & Slater, 1995). Генитальный аппарат видов подсемейства ранее специально не исследовался. В целом его строение подтверждает обоснованность выделения триб *Cylarinae*. Так, представители трибы *Bothriomirini* отличаются сравнительно просто устроенной везикулой, практически лишенной мембранозных лопасти и армированной склеротизованным *ductus seminis* в сочетании с сильно развитой конъюнктивой, которая, по-видимому, участвует в закоривании везикулы в половых путях самки при копуляции. Подобный тип строения эдеагуса не встречается в других трибах подсемейства. Строение правого параметра *Bothriomirini* также своеобразно. Правый параметр у двух других триб большой, незначительно меньше левого параметра (за исключением видов рода *Fulvius* с сильным смещением плоскости фаллических структур).

Представители трибы *Cylarini* характеризуются, прежде всего, отсутствием дифференциации эндосомы на конъюнктиву и везику. Эндосома исследованных видов *Cylarus*, относящихся к выделенной Горчицей (Gorzysa, 2000) подтрибе *Cylarina*, при этом оснащена длинными, раздвигающимися в стороны при копуляции придатками. Строение и вооружение эндосомы *Cylapomorpha*, из подтрибы *Phyllocylarina* значительно сложнее и сильно отличается от такового *Cylarini*. Строение дистального участка *ductus seminis* и частично срастающейся с его проксимальной частью фаллобазы (рис. 12), характерное для всех изученных видов трибы, также, по-видимому, свидетельствует о монофилии входящих в ее состав родов.

Наиболее богатая видами триба *Fulviini* характеризуется максимальным разнообразием строения генитальных структур. Однако, в отличие от *Cylarini*, все исследованные представители имеют хорошо развитую мембранозную везику. Эдеагус *Rhinomiris* и *Rhinomiridius* значительно отличается от характерного для трибы плана строения. Эти отличия, прежде всего, касаются строения фаллобазы, склеротизации теки, расположения и скульптуры вторичного гонопора. Параметры этих родов также отличаются от параметров других *Fulviini*. Данные об особом строении эдеагуса согласуются с выделением родов *Rhinomiris*, *Rhinomiridius* и монотипического рода *Lundbladiola* (группа родов *Rhinomiris*) в отдельную трибу *Rhinomirini* (Gorzysa, 2000). Следует отметить однако, что строение генитальных структур рода *Rhinocylapidius*, входящего в группу родов *Rhinocylarus*, также включенную Горчицей в трибу *Rhinomirini*, сильно отличается от такового *Rhinomiris* и близких родов. Представители этого рода имеют aberrantное строение генитального сегмента, имеющее значительное сходство с таковым *Isometopus*, и везику *Fulviini*-типа.

4.3. ПОДСЕМЕЙСТВО PALAUCORINAE CARVALHO, 1956

Подсемейство *Palaucorinae* было установлено Карвалью (Carvalho, 1956) как монотипическое. В результате подробного изучения претарзуса и других признаков

Горчица перенес в подсемейство *Palaeocorinae* роды комплекса *Vannius* в качестве отдельной трибы *Vanniini* (Gorzysa, 1997). Ввиду небольшого количества исследованного материала, преждевременно использовать полученные данные при обосновании системы подсемейства. Тем не менее, обращают на себя внимание сильнейшие отличия в строении эдеагуса исследованных видов, особенно наличие везикулы у *Vanniusoides* и отсутствие дифференциации эндосомы у *Palaeocoris*. Судя по опубликованным иллюстрациям, эдеагус и параметры других видов этих групп имеют сходное с изученными видами строение.

4.4. ПОДСЕМЕЙСТВО *BRYOCORINAE* BAERENSPRUNG, 1860

Несмотря на то что группу в ее современном понимании принято считать монофилетической, не существует признака, которым бы обладали все ее члены. Строение параметров и эдеагуса обширного подсемейства *Bryocorinae* практически не использовалось для целей надродовой систематики. Анализ строения эдеагуса, проведенный при подготовке данной работы, позволяет сделать ряд выводов таксономического характера.

1. Представители трибы *Bryocorini* обладают единым, и в тоже время не встречающимся в других группах строением генитального аппарата: в равной степени развитыми дорсальной и вентральной стенками генитального сегмента, редуцированными грибовидными пластинками, полностью мембранозной текой, недифференцированной, лишенной вооружения эндосомой и склеротизованным на всем протяжении *ductus seminis*, вершина которого в состоянии покоя расположена на уровне устья теки. Указанный комплекс признаков свидетельствует в пользу монофилии данной группы.

2. Генитальный аппарат представителей триб *Monaloniini* и *Odoniellini* устроен по единому плану, отличаясь лишь степенью смещения плоскости фаллических структур относительно плоскости тела, которое значительно лучше выражено у первой трибы. Это различие, возможно, будет теряться при изучении большего материала. Генитальный аппарат рода *Felisacus* коренным образом отличается от других *Monaloniini*, прежде всего отсутствием супрагенитального моста, особым строением параметров и дифференциацией эндосомы на конъюнктиву и везикулу. При этом правый параметр, подобно таковому большинства *Escritotarsini*, развит сильнее левого, а везикула характерного для большинства *Escritotarsini* типа, с длинным и склеротизованным *ductus seminis*, проходящим в одной из мембранозных лопастей. Из сказанного выше очевидно, что принадлежность этого рода к трибе *Monaloniini* следует пересмотреть.

Генитальный аппарат группы *Dicyphini*, сближаемой с двумя предыдущими трибами, отличается отсутствием супрагенитального моста и дифференцированной, обычно однолопастной мембранозной везикулой. Последняя отсутствует у рода

◦ *Cyrtopeltis*, эндосома которого имеет сложное многолопастное строение.

3. Огромная триба *Escritotarsini*, исходя из строения генитального аппарата, является сборной. По крайней мере три группы могут быть выделены в ее составе. К первой и наибольшей относятся роды с дифференцированной мембранозной везикулой, содержащей длинный и склеротизованный на всем протяжении *ductus seminis*. Вторая группа характеризуется сильно редуцированным эдеагусом с мембранозной текой, поддерживаемой выростами генитальной капсулы и недифференцированной, однолопастной и лишенной вооружения эндосомой. Парамеры представителей этой группы имеют характерную форму. К третьей группе относятся два единственных палеарктических рода трибы — *Michailocoris* и *Sinevia*. Генитальный аппарат этих слепняков по строению генитальной капсулы, эдеагуса и парамеров относится к характерному для *Odoniellini* и *Monaloniini* типу. Очевидно, что данная группа нуждается в ревизии.

4.5. ПОДСЕМЕЙСТВО ORTHOTYLINAE VAN DUZEE, 1916

Строение генитального аппарата *Orthotylinae* анализировалось в работах Синг-Прути (*Singh-Pruthi*, 1925), Кулленберга (*Kullenberg*, 1947), Вагнера (*Wagner*, 1955; *Wagner & Weber*, 1964) и Келтона (*Kelton*, 1959). Указанные авторы полагали, что везикула дифференцирована у всех представителей подсемейства (в исследовании Кулленберга *Halticini* не были затронуты), а характерные для *Orthotylinae* склеротизованные придатки являются частью везикулы, а не выростами конъюнктивы. С точки зрения Вагнера все *Halticini* обладают везикулой *Mirinae*-типа, а Синг-Прути отмечал в строении их эдеагуса черты сходства как с *Mirinae*, так и с *Orthotylini*. Шу (*Schuh*, 1974), характеризуя выделенные им группировки родов трибы *Orthotylini*, использовал в качестве одного из основных признаков наличие или отсутствие склеротизованных придатков конъюнктивы (везикулы, с его точки зрения). Этот признак, по-видимому, не следует использовать в надродовой классификации, так как по крайней мере в нескольких родах склеротизованные придатки у разных видов хорошо развиты или полностью отсутствуют.

Существующая классификация подсемейства согласуется в общих чертах с полученными данными о строении генитального аппарата. *Orthotylini* и *Halticini* имеют сходное строение генитального сегмента, особенно субгенитальной пластинки. Дистальный отрезок *ductus seminis* практически всех представителей склеротизован, а овальное отверстие вторичного гонопора располагается латерально на его вершине. При этом *Orthotylini* во всех случаях имеют дифференцированную везикулу, а обычно и хорошо развитые придатки конъюнктивы, *Halticini* же (за исключением *Anapus*) имеют недифференцированную эндосому. Основание *ductus seminis* *Orthotylini*, в отличие от *Halticini*, закрывает большую часть базального отверстия и имеет щелевидный

первичный гонопор (рис. 12). Парамеры Halticini, особенно правый, имеют устойчивый план строения, позволяющий надежно отличать представителей этой трибы. Необычайно полиморфные парамеры Orthotylini почти невозможно использовать для диагноза группы.

Гениталии рода *Coridromius*, входящего в состав Halticini на основании утолщенных задних бедер, сильнейшим образом отличаются от остальных Orthotylinae. Строение как генитальной капсулы, так и эдеагуса с парамерами уникально и не встречается в пределах семейства. По-видимому, этот состоящий из восьми видов род вместе с неисследованными, но близкими по внешнему строению родами *Coridromoides* и *Nesidorchestes* подобно Nichomachini образует группу, рано отделившуюся от общего с Halticini ствола и нуждающуюся в выделении в качестве отдельной трибы.

4.6. ПОДСЕМЕЙСТВО PHYLIINAE DOUGLAS & SCOTT, 1865

Особенности строения гениталий Phylinae (в первую очередь везики, в меньшей степени парамеров и вершины теки) – один из наиболее важных признаков, используемых при различении видов. Уникальное строение эдеагуса и парамеров служит комплексной апоморфией подсемейства в целом (Schuh, 1974). Тем не менее, использование структур генитального аппарата при диагностировании триб не представляется возможным, так как они имеют единый план строения и варьируют во второстепенных деталях. Исключение составляет хорошо очерченная и, по-видимому, самая примитивная триба Pisorhagini, представителей которой отличает простое строение вторичного гонопора и С-образная везика. Характерные для большинства представителей трибы придаток срединной части везики и щетинки над отверстием вторичного гонопора не встречаются в других группах Phylinae.

4.7. ПОДСЕМЕЙСТВО DERAEOCORINAE DOUGLAS & SCOTT, 1865

Строение генитального аппарата Deraeocorinae недостаточно привлекало внимание исследователей. Келтон (Kelton, 1959), изучивший представителей Deraeocorini, Clivinemini и Hyaliadini, считал, что везики всех Deraeocorinae отличаются особым строением вторичного гонопора, склеритов мембранозных лопастей и гибким ductus seminis. Он отметил значительное разнообразие в строении гениталий и сходство эдеагуса и парамеров данного подсемейства и Mirinae. Основное различие между везиками двух подсемейств заключалось, по его мнению, в отсутствии кольчатой скульптуры вторичного гонопора у Deraeocorinae. Сходной точки зрения придерживался Шварц (Schwartz, 1987), считая строение вторичного гонопора Deraeocorinae примитивным состоянием, а Mirinae – продвинутым. Парамеры и эдеагус Deraeocorinae (кроме Termatophylini) и Mirinae, действительно, имеют очень сходное

строение. Следует отметить, однако, что эдеагусы сходного типа встречаются и в других подсемействах (*Dicyphini*, *Fulvini*). Скульптура вокруг отверстия вторичного гонопора не характерна для подсемейства, но, тем не менее, встречается у некоторых *Deraeocoris*.

Гениталии исследованных *Deraeocorini*, *Hyaliodini* и *Clivinemini* имеют единый план строения, от которого отклоняется эдеагус рода *Annona*, с очень маленьким и расположенным на вершине вторичным гонопором, к которому через всю однолопастную везику подходит склеротизованный *ductus seminis*. Следует принять во внимание эдеагус представителей трибы *Tegmatophylini*. Его особое, не характерное для подсемейства строение (эндосома не дифференцирована на конъюнктиву и везику), наряду с рядом необычных габитуальных черт, может служить основанием для изменения статуса данной трибы. Возможная гетерогенность подсемейства, объединяемого лишь на основании строения коготков, неоднократно подчеркивалась различными авторами (Schuh, 1976; Akingbohunge, 1974; Stonedahl & Cassis, 1991).

4.8. ПОДСЕМЕЙСТВО *MIRINAE* HANN, 1833

Строение генитальных структур, прежде всего параметров и, в меньшей степени, эдеагуса, служат лишь для различения видов и, значительно реже, родов данной группы. Это во многом объясняется единым планом строения гениталий, характерным для самых разных представителей подсемейства. Попытка использовать генитальный аппарат, в первую очередь эдеагус *Mirinae*, в надродовой классификации была предпринята Келтоном (Kelton, 1959). На основании изученного материала автор пришел к выводу об особом типе строения эдеагуса *Mirinae*, с мембранозной вооруженной везикулой и отчетливой скульптурой вокруг широкого отверстия вторичного гонопора в виде набора плотно прижатых друг к другу полуколец. Строению вторичного гонопора Келтон придавал большое значение, считая его уникальной особенностью подсемейства. Рассматривая строение везикулы в целом, он справедливо отмечал близость строения везикулы *Mirinae* и *Deraeocorinae* и полагал, что вторичный гонопор *Deraeocorinae*-типа имеет примитивное строение, исходное для формирования гонопора *Mirinae*-типа. На основании строения дистального участка *ductus seminis* Келтон выделил две группы внутри *Mirinae*: к первой, с цилиндрическим, не имеющим расширений *ductus seminis* он отнес представителей *Stenodemini*, а ко второй, с расширением *ductus seminis* перед вторичным гонопором, — *Mirini*, *Restheniini* и *Herdoniini*.

Следует отметить, что предвершинный резервуар хорошо развит лишь в пределах триб *Mirini* и *Restheniini*, причем не у всех представителей, в ряде случаев он едва намечен или вовсе отсутствует. Все изученные представители триб *Hyaloperplini* и *Herdoniini* имеют лишь едва заметное расширение стенок *ductus seminis* перед

вторичным гонопором. Анализ иллюстраций эдеагуса в таксономических статьях также свидетельствует о существовании в пределах этих четырех триб значительного числа видов, не имеющих расширения ductus seminis. Возможность использования формы и скульптуры самого вторичного гонопора в качестве апоморфии подсемейства в целом также вызывает значительные сомнения, так как сходная скульптура в виде плотно сомкнутых между собой колец встречается в пределах всех подсемейств за исключением Isometopinae. Тем не менее, Mirinae по сравнению с другими подсемействами (за исключением некоторых Degeocorini) действительно отличаются значительно большими относительными размерами вторичного гонопора.

Глава 5. Эволюция генитального аппарата

5.1. СТРОЕНИЕ ГЕНИТАЛЬНОГО АППАРАТА CIMICOMORPHA

Ряд особенностей строения, таких как наличие единой, не разделенной на тергалный и стернальный щиты генитальной капсулы, строение сочленовного аппарата эдеагуса, склеротизация вентральной стенки генитальной камеры (субгенитальной пластинки), наличие склеротизованных колец на внутренних стенках ductus seminis и грибовидных пластинок дорсальных коннектив характерны для всех Heteroptera и, в том числе, Cimicomorpha. Соответственно, их модификации рассматриваются как вторичные.

Нет единого мнения относительно того, какое семейство является сестринским для Miridae. В этом качестве указывались Microphysidae (Кержнер, 1981) и Tingidae (Schuh & Štys, 1991). Сравнительно близкими считаются также Thaumastocoridae и Jorpeicidae. Первые два семейства обладают симметричной генитальной капсулой с направленным вверх отверстием, симметричными, направленными назад параметрами и недифференцированной на отделы эндосомой с расположенным на самом дне (в расправленном состоянии – на вершине) вторичным гонопором. Характерная скульптура вокруг отверстия вторичного гонопора, часто встречающаяся во многих группах Miridae, отсутствует. Она не описана и для других семейств инфраотряда. Тека обоих семейств мембранозная, со склеротизованным основанием дорсальной стенки, у Microphysidae, кроме того, со склеротизованной вершиной. Гениталии Thaumastocoridae и Jorpeicidae сильно специализированы и не могут считаться исходными для Miridae.

5.2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГЕНИТАЛЬНЫХ СТРУКТУР СЛЕПНЯКОВ

Становление семейства Miridae сопровождалось смещением плоскости фаллических структур в левую сторону относительно дорсовентральной плоскости тела и соответствующей перестройкой вершины генитальной капсулы. В этом отношении генитальная капсула довольно пластична. Степень поворота ее отверстия влево сильно

варьирует, в исключительных случаях (*Fulvius*) – в пределах рода, чаще она относительно постоянна в пределах трибы. В остальном строение генитального сегмента довольно мало меняется от группы к группе. Характерное для всех видов семейства различное строение правого и левого парамеров очевидно, является исходной чертой.

Предковая группа *Miridae* имела *Lygus*-тип строения парамеров. Редукция правого парамера независимо происходила в группах *Bryosorinae* (кроме *Ecscritotarsini*) и *Detaeosorinae*, а также в отдельных родах *Cylarinae* и *Mirinae*. В названных группах можно найти все промежуточные варианты, а у *Termtophylini*, *Cyrtopeltis* и части *Fulvius* правый парамер редуцирован настолько, что едва различим. Более значительные изменения исходного типа строения происходили (по-видимому, независимо) в эволюции групп *Phylinae*, *Orthotylini*, *Halticini* и *Ecscritotarsini*.

Формирование левого парамера в подсемействе *Phylinae* сопровождалось развитием мощного и широкого тела парамера с вогнутой внутренней стороной и смещением крюковидного придатка на одну высоту с чувствительным, так что оба они направлены внутрь и почти параллельны друг другу. Тело уступающего по размерам и степени склеротизации правого парамера уплощается и приобретает ложковидную форму. Правые парамеры сходной, ложковидной формы формируются также у некоторых *Fulvini* и части *Mirinae*, но в названных группах они более крупные и с лучше развитым крюковидным отростком. Свойственный *Phylinae* *Plagiognathus*-тип строения парамеров отличается наибольшей стабильностью и сравнительно мало варьирует в пределах подсемейства.

Наибольшим разнообразием в строении парамеров характеризуется триба *Orthotylini*. Можно отметить две тенденции (не реализованные у части видов) в развитии парамеров этой группы – формирование зубцов в вершинной части парамеров и хорошее развитие как чувствительного, так и крюковидного придатков, во многих случаях разветвленных или снабженных дополнительными отростками. Становление трибы *Halticini*, напротив, сопровождалось формированием устойчивого и особого варианта строения парамеров. Крюковидный и чувствительный придатки правого парамера редуцированы, в то время как базальный придаток очень длинный. Левый парамер менее видоизменен по сравнению с предковым *Lygus*-типом. Исключением составляет род *Coridromius*, левый парамер которого развит значительно лучше правого и сильно модифицирован, имея вид желоба, в котором находится эдеагус.

Парамеры представителей трибы *Ecscritotarsini*, в отличие от остальных триб *Bryosorinae*, имеют значительные отличия от исходного *Lygus*-типа и характеризуются значительным развитием правого парамера. Разнообразие вариантов их строения, по-видимому, является еще одним доводом в пользу представления о неестественности этой группы.

Очевидно, что недифференцированная эндосома также является плезиоморфным состоянием для семейства. В пределах *Cimicomorpha* везика особого типа формируется лишь у неродственных слепнякам *Plokiophilidae* и *Lycocorinae*. Можно предположить, что исходно эндосома имела вид однолопастного мешка с расположенным на самом дне отверстием вторичного гонопора и не склеротизованным *ductus seminis* (как у *Tingidae*, *Microphysidae* или *Nabidae*).

Описанное строение эндосомы найдено лишь у исследованных представителей *Myommatini*. Практически во всех остальных группах, имеющих недифференцированную эндосому (*Isometopini*, *Cylapini*, *Palaucorini*, *Bryocorini*, *Odoniellini*, *Monaloniini*, *Halticini*, *Termtophylini*) отверстие вторичного гонопора смещается на боковую стенку и занимает субапикальное или латеральное положение. У *Odoniellini*, *Monaloniini* и *Termtophylini* *ductus seminis* мембранозный (армированный склеротизованными кольцами), в то время как у других перечисленных триб его прилегающий ко вторичному гонопору дистальный отрезок на том или ином протяжении склеротизован. У *Bryocorini* *ductus seminis* склеротизован на всем протяжении, так что лишенная вооружения эндосома образует складку вокруг него, а вторичный гонопор в состоянии покоя располагается практически у устья теки.

Строение везики *Ecscritarsini* может трактоваться как дальнейшее развитие обнаруженного у *Bryocorini* состояния: проксимальная часть эндосомы срастается в основании со стенками *ductus seminis*, образуя везику с мембранозными лопастями и проходящим внутри нее длинным и склеротизованным *ductus seminis*. Везика с проходящим внутри длинным и склеротизованным на всем протяжении *ductus seminis* формируется также у *Bothriomirini*. По-видимому, сходным образом эдеагус *Orthotylini*-типа возникает от такового *Halticini*. Обе группы объединяет субапикальное положение вторичного гонопора на дистальном отрезке *ductus seminis*, однако у *Orthotylini* последний окружен прирастающей к нему мембраной проксимальной части эндосомы, образуя очень простую везику, лишенную склеротизованного вооружения или мембранозных лопастей. Сходные тенденции прослеживаются и в пределах самих *Halticini*, где проксимальная часть эндосомы у некоторых видов срастается с вершиной склеротизованного участка *ductus seminis*. Можно также предположить, что эдеагус *Phylinae* возникает из характерного для *Orthotylini* состояния за счет удлинения и склеротизации везики, сильного укорочения лежащей вне везики части *ductus seminis*, утоньшения стенок проксимальной части теки и сращения ее склеротизованной вершины с субгенитальной пластинкой.

Формирование везики *Mirinae*-типа, очевидно, происходит сходным с описанным для *Ecscritarsini* способом путем приращения мембранозных стенок эндосомы к стенкам *ductus seminis*. Из пяти групп, имеющих везику этого типа, *Dearaeocorinae* (кроме *Termtophylini*) и *Mirinae* считаются родственными, в то время

как Fulvini, Dicyphini и Vanniini, очевидно, не являются филогенетически близкими. При этом, хотя формально все перечисленные подсемейства имеют везику одного типа, они надежно различаются по количеству и степени развития мембранозных лопастей, характеру вооружения, положению и скульптуре вторичного гонопора, особенностям строения ductus seminis и др. По характеру строения перечисленных структур везики Mirinae и Deraeocerinae наиболее сходны. Принимая во внимание строение эдеагуса Termatophylini, возможно выдвижение двух альтернативных гипотез о родственных связях между группами: а) независимое формирование везики в обоих подсемействах или б) везика формируется до расхождения этих групп. Termatophylini в этом случае трактуется как самостоятельная группа, с появившимся независимо от Deraeocerinae зубцом в основании коготков.

Очевидно, что в процессе эволюции семейства везика формировалась многократно. Это сильно ограничивает возможности использования строения эдеагуса для реконструкции филогенетических связей. Сказанное справедливо и для всего генитального аппарата самцов в целом. Тем не менее, особенности строения эдеагуса, такие как наличие или отсутствие везики и характер ее устройства, особенности строения и вооружения эндосомы, строение ductus seminis и фаллобазы, характер склеротизации теки и др., а также строение параметров и, в меньшей степени, генитального сегмента и субгенитальной пластинки достаточно консервативны для доказательства монофилии отдельных триб или подсемейств.

Выводы

1. Изучено строение генитального аппарата самцов более 150 видов из 28 триб семейства Miridae. Проведенное сравнительно-анатомическое исследование генитальных структур позволило дополнить и последовательно применить в описаниях единую номенклатуру его частей. Для групп Isometopinae, Cyfarinae, Palaocerinae, Eccritotarsini, Odoniellini и Monaloniini (Bryocerinae) подобное исследование проведено впервые.

2. Генитальная капсула имеет наиболее устойчивый план строения, варьирующий лишь в деталях. Тем не менее, такие признаки как наличие или отсутствие супрагенитального моста, степень смещения плоскости фаллических структур относительно дорсовентральной плоскости тела и направление отверстия генитальной камеры могут быть использованы при диагностировании ряда триб (Bryocerini, Odoniellini, Monaloniini, Hyaliodini, Termatophylini).

3. Представляется возможным выделение трех основных морфологических типов параметров, при этом Lygus-тип является исходным для семейства и характерен для большинства входящих в него таксонов, в то время как два других типа строения возникли в ходе эволюции групп Phyllinae (Plagiognathus-тип) и Halticini (Halticus-тип).

В пределах триб *Orthotylini* и *Ecclitotarsini* формируется большое разнообразие вариантов строения параметров, что делает невозможным выделение одного или нескольких морфологических типов параметров для данных групп.

4. Все разнообразие планов строения эдеагуса можно свести к четырем основным планам строения: эдеагус с недифференцированной эндосомой (*Isometopini*, *Cylarini*, *Palaucorini*, *Bryocorini*, *Odoniellini*, *Monaloniini*, часть *Ecclitotarsini*, *Halticini*, *Termatophylini*) и эдеагус с дифференцированной везикой *Phylinae*-типа (*Phylinae*), *Orthotylini*-типа (*Orthotylini*) и *Mirinae*-типа (*Mirinae*, *Deraeocorinae* кроме *Termatophylini*, *Fulviini*, *Dicyphini* и *Vanniini*). Особый, но сходный с *Mirinae*-типом, план строения имеет везика *Bothriomirini* и большей части *Ecclitotarsini*. Недифференцированная эндосома является плезноморфным состоянием признака. Везика *Phylinae* и, по-видимому, *Orthotylini* однократно формировалась в процессе эволюции семейства, в то время как мембранозная везика *Mirinae* типа возникла несколько раз.

5. Копулятивный аппарат самцов слепняков отличается наибольшим разнообразием планов строения по сравнению с другими семействами *Cimicomorpha* и может быть эффективно использован при обосновании монофилии многих триб и подсемейств.

6. Характерное для *Isometopinae* подразделение генитальной капсулы на дорсальную и вентральную стенки может являться апоморфией подсемейства в целом.

7. Строение генитального аппарата подтверждает в общих чертах обоснованность выделения триб *Cylarinae*. Установлено также, что группы родов *Rhinomiris* и *Rhinocylapus* обладают особым строением гениталий по сравнению как с другими *Cylarinae*, так и друг с другом.

8. Отличия в строении эдеагуса исследованных видов *Palaucorinae* могут быть использованы при диагностике составляющих его триб *Palaucorini* и *Vanniini*.

9. Анализ строения копулятивного аппарата *Bryocorinae* подтверждает монофилию трибы *Bryocorini* и близость триб *Monaloniini* и *Odoniellini*. Генитальный аппарат группы *Dicyphini*, также сближаемой с двумя предыдущими трибами, отличается отсутствием супрагенитального моста и дифференцированной, обычно однолопастной мембранозной везикой. Огромная триба *Ecclitotarsini*, исходя из строения генитального аппарата, является сборной. В ее составе могут быть выделены, по крайней мере три группы. Очевидно также, что следует пересмотреть принадлежность рода *Felisacus* к трибе *Monaloniini*.

10. Существующая классификация подсемейства *Orthotylini* согласуется в общих чертах с полученными данными о строении генитального аппарата. Исключение составляет род *Coridromius*, который вместе с неисследованными, но близкими по внешнему строению родами *Coridromoides* и *Nesidorchestes* образует группу, рано

отделившуюся от общего с *Nalticini* ствола и нуждающуюся в выделении в качестве отдельной трибы.

11. Уникальное строение эдеагуса и параметров *Phylinae* служит комплексной апоморфией подсемейства в целом. Тем не менее, использование структур генитального аппарата при диагностировании триб (за исключением *Pilophorini*) не представляется возможным, так как они имеют единый план строения и варьируют на видовом уровне во второстепенных деталях.

12. Гениталии исследованных *Degaesocorinae* имеют единый план строения, от которого отклоняется эдеагус рода *Antona*. Особое, не характерное для подсемейства строение эдеагуса трибы *Termtorphylini*, наряду с рядом необычных габитуальных черт, может служить основанием для изменения статуса данной трибы.

13. Генитальный аппарат всех триб *Mirinae* также устроен по единому плану и его строение практически невозможно использовать для установления надродовых связей семейства.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

- Konstantinov, F.V. 1997. A revision of the genus *Psallopsis* (Heteroptera: Miridae). *Zoosyst. Rossica*, 6(1/2): 171-190.
- Konstantinov, F.V. 1999. Revision of the genus *Camptotyliidea* (Heteroptera: Miridae). *Zoosyst. Rossica*, 8(1): 89-119.
- Kerzhner, I.M. & Konstantinov, F.V. 1999. Structure of the aedeagus in Miridae (Heteroptera) and its bearing to suprageneric classification. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 63: 117-137.
- Константинов Ф.В. 2000. Клпы-слепняки рода *Atomophora* Reut. (Heteroptera, Miridae) фауны России и сопредельных стран. *Энт. Обзор.* 79(1): 35-44.

Подписано в печать 31.10.2000. Формат 60×84 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 1,16. Тираж 100 экз. Заказ № 356.

ЦОП типографии Издательства СПбГУ.
199034, С.-Петербург, наб. Макарова, 6.

РНБ Русский фонд

2007-4

15215



13 НОЯ 2000