

Санкт-Петербургский Государственный Университет

Биологический факультет

Кафедра Энтомологии

Давлетшин Шамиль Зуфарович

Таксономическая ревизия рода *Anarus* (Heteroptera: Miridae)

Выпускная квалификационная работа

по основной образовательной программе бакалавриата

Работа выполнена на кафедре энтомологии

Санкт-Петербургского государственного университета

и. о. зав. к.б.н., доц. Иванов В. Д.

Научный руководитель:

к.б.н., доц. Константинов Фёдор Владимирович

г. Санкт-Петербург

2021 г.

Содержание

Оглавление

Содержание	2
Введение	3
Литературный обзор.....	5
Материалы и методы.....	7
Материал.....	7
Препарирование	7
Микроскопия и иллюстрации	7
Измерения.....	7
Сканирующая электронная микроскопия.....	8
Конфокальная микроскопия	8
Результаты.....	9
Морфологические признаки, значимые для таксономии рода <i>Anapus</i>	9
Таксономия.....	11
<i>Anapus</i> Stål, 1858.....	11
Ключ для определения видов рода <i>Anapus</i>	14
<i>Anapus dorsalis</i> (Reuter, 1890).....	15
<i>Anapus freyi</i> (Fieber, 1864).....	17
<i>Anapus kirschbaumi</i> Stål, 1858.....	19
<i>Anapus pachymerus</i> (Reuter, 1881)	21
<i>Anapus rugicollis</i> (Jakovlev, 1877).....	23
<i>Murmecophyes americanus</i> (Knight, 1959) comb. nov.	25
Применение конфокальной микроскопии при изучении эдеагусов.	25
Выводы	27
Иллюстрации и таблица.....	28
Благодарности.....	43
Список литературы.....	44

Введение

Представленная работа посвящена полной таксономической ревизии клопов-слепняков рода *Anapus* Stål, 1858. Семейство Miridae или клопы-слепняки – самое крупное по числу видов среди отряда клопов (Heteroptera). В нем уже описано более 11 000 видов (Cassis & Schuh, 2012), что составляет около ¼ всего разнообразия полужесткокрылых (Henry, 2009). При этом многие виды остаются неизвестными, а уже описанные плохо изученными. Мирид можно встретить в любой биогеографической зоне, на любом материке кроме Антарктиды и на большинстве островов (Schuh, 1995). Обитая практически в любых биоценозах, они часто играют ключевую роль в экосистемах. Большинство из них фитофаги, причем некоторые виды, например, *Lygus lineolaris*, встречаются на более чем трехстах видах растений (Wheeler, 2000), а многие, наоборот, питаются на единственном виде растения. Представители трибы Gryosorinae относятся к немногим животным, которые могут питаться на различных папоротниках и мхах. Однако фитофагией рацион мирид не ограничивается. Часть видов из подсемейства Cydarinae питаются на грибах (Wheeler & Wheeler, 1994), а для некоторых других триб отмечено хищничество (Wheeler, 2000). Встречаются виды и со смешанным питанием (Кержнер, 1964), например, *Myrmecoris gracilis* (Sahlberg, 1848). Отдельные виды относятся к экономически значимым, являясь сельскохозяйственными вредителями, или используясь в биоконтроле (Wheeler, 2000).

Обилие видов в сочетании со значительным внутривидовым полиморфизмом и морфологической монотонностью многих таксонов, делают клопов-слепняков таксономически сложной группой. Система слепняков активно развивалась с начала выделения мирид как отдельного семейства (Hahn, 1833), однако первые ее варианты основывались на строении переднегруди, крыльев и головы, а поэтому содержали в основном искусственные группы. Вскоре была показана важность строения претарзальных структур (Thompson, 1871) на основании которых была построена первая общая система мирид (Reuter, 1910). Через некоторое время активно начали использовать также особенности строения гениталий самцов и самок (Kelton, 1959; Slater, 1950). Шу в серии работ документирует число и расположение трихоботрий на средних и задних бедрах, которые являются возможной апоморфией мирид и исследует разнообразие претарзальных структур под сканирующим электронным микроскопом (Shuh, 1975, 1976). В последнем обзоре системы мирид к этим признакам прибавились строение пахучей железы и среднегрудного дыхальца, а также молекулярные маркеры (Cassis & Schuh, 2012). На данный момент обнаружено большое количество признаков, важных для систематики надродовых групп. Однако многие виды, а иногда и роды возможно определить лишь по особенностям строения гениталий. Большое количество видов известно лишь по немногочисленным, часто типовым сериям, что так же затрудняет работу с ними.

Род *Anapus* относится к трибе Halticini из подсемейства Orthotylinae, сравнительно небольшой группе мирид, включающей более 25 преимущественно палеарктических родов. Все хальтицины питаются цветковыми растениями, преимущественно травами. Большинство из них имеет округлое тело и темную окраску. Ареал многих видов ограничен небольшой площадью, особенно это характерно для обитателей горных систем. Такой эндемизм связывают с короткокрылостью, обычной для одного или обоих полов (Tatarnic & Cassis, 2012). Несмотря на распространение в относительно хорошо изученной Палеарктике и ряде характерных морфологических черт, объем трибы менялся на протяжении всего периода исследований.

Диагностика видов этой группы в значительной степени основана на особенностях строения гениталий самцов. При этом важные для систематики структуры, такие как спиккулы и зубчатые зоны, находятся внутри туго свернутого мембранозного мешка эдеагуса, развернуть который не представляется возможным из-за его большой хрупкости. Чаще всего эту проблему решают разрушением гениталий и рассмотриванием отдельных частей. Данный метод не позволяет сохранить информацию о взаимном расположении различных частей эдеагуса, а фотографирование и зарисовка часто производится только в одном ракурсе, что затрудняет определение видов другими исследователями.

До начала представленных в данной работе исследований, род *Anapus* включал семь видов, обитающих в Голарктике. Они имеют достаточно типичную для хальтицин внешность: характерно модифицированную и вытянутую вниз голову, темную окраску и короткое с тело. Большинство видов представлено короткокрылыми и полнокрылыми особями обоих полов, кроме исключительно короткокрылого *Anapus dorsalis* (Reuter, 1890). Несмотря на то, что виды рода были описаны довольно давно, они остаются малоизученными. Разделение видов было основано преимущественно на окраске, при этом ее полиморфизм не учитывался, строение гениталий самцов было изучено весьма поверхностно и не для всех видов (Кержнер, 1964), а гениталии самок исследованы лишь у двух видов исключительно для диагноза рода (Tatarnic & Cassis, 2012). *Anapus pachymerus* (Reuter, 1890) известен лишь по двум типовым экземплярам, не исследованным с момента описания. Единственный неарктический вид *Anapus americanus* Knight, 1959 так же известен преимущественно по типовой серии, и его принадлежность к роду никем не проверялась. В связи с отсутствием общего определительного ключа и диагнозов видов, определение клопов в коллекции и литературе может быть неточным, из чего следует что истинный ареал этих видов может быть отличен от известного. Биология клопов этого рода также изучена слабо. По-видимому, все представители питаются травами, при этом информация о конкретных видах кормовых растений весьма отрывочна. Один из видов рода, *Anapus freyi* (Fieber, 1864), известен как потенциальный вредитель и может составлять значительную часть герпетофауны полей яровой пшеницы. Питаясь преимущественно пыреем, в период кушения пшеницы, имаго и личинки могут переходить на пшеницу, нанося ущерб посевам (Сахаров, 1947).

Упомянутые трудности определяют актуальность определения состава рода и нахождения признаков, позволяющих надежно отличать виды друг от друга. Таким образом, цель работы заключается в выполнении полной таксономической ревизии рода *Anapus*.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить признаки, позволяющие надежно различать виды.
2. Изучить доступный материал и документировать размах полиморфизма для признаков, традиционно используемых для разделения видов.
3. На основе полученных данных точно определить видовой состав рода, создать иллюстрированные дифференциальные диагнозы для каждого вида и рода в целом.
4. Создать ключ для определения всех видов рода по самкам и самцам.
5. Обобщить и уточнить данные по распространению видов рода *Anapus*.

Выполнение работы создаст основу для дальнейшего более детального исследования биологии видов, филогенетических взаимоотношений как внутри рода, так и относительно других родов, и биогеографических исследований.

Литературный обзор

Слепняки или *Miridae* впервые были выделены как отдельный таксон в 1833 году (Hahn, 1833), однако долгое время взаимоотношения внутри данной группы были слабо изучены. Первый крупный шаг в разработке общей системы мирид был сделан Рейтером (Reuter, 1910). Основываясь на строении претарзуса, переднегруди и ряде других признаков он выделил девять надродовых групп: *Mirina*, *Bothynotina*, *Ambraciina*, *Cylarina*, *Bryocorina*, *Macrolophina*, *Heterotomina*, *Phylina* и *Lygaeoscytina*. После этого последовал ряд работ других авторов, не изменявших систему Рейтера глобально, а затрагивающих лишь отдельные ее части (Van Duzee, 1917; Knight, 1923, 1941). Важным этапом в исследовании систематики *Miridae* стала работа Карвалью (Carvalho, 1952), который, полагаясь преимущественно на особенности строения претарзуса, определил положение более 100 родов, которые были неизвестны или недоступны Рейтеру, или положение которых он подвергал сомнению. В обновленном виде семейство делилось на шесть подсемейств: *Mirinae*, *Deraeocorinae*, *Orthotylinae*, *Phylinae*, *Bryocorinae* и *Cylarinae*. В дальнейшем, значительные изменения системы были проведены в серии работ Шу (Schuh, 1974, 1975, 1976), где он исследовал новый, присущий только слепнякам признак: положение и количество трихоботрий и впервые изучил претарзальные структуры под сканирующим электронным микроскопом. На основе полученных данных он включил в семейство мирид *Isometopinae*, которое ранее рассматривалось в качестве самостоятельного семейства, и выделил род *Psallops* в отдельное подсемейство. Последняя система слепняков (Cassis & Schuh, 2012), основанная на комбинации молекулярных и морфологических признаков, включала в себя восемь подсемейств (*Bryocorinae*, *Cylarinae*, *Deraeocorinae*, *Isometopinae*, *Mirinae*, *Orthotylinae*, *Phylinae*, *Psallopinae*).

Подсемейство *Orthotylinae* впервые было выделено Рейтером как надродовая группа под именем *Cyllocoraria* (Reuter, 1875) и было сборным, включавшим многих представителей из других подсемейств. Имя *Orthotylini* и статус трибы оно получило в работе 1916 года (Van Duzee, 1916), где, основываясь на строении претарзальных структур, в нее включили восемь надродовых групп: *Laboparia*, *Halticaria*, *Pilophararia*, *Ceratocapsaria*, *Lopidearia* и *Orthotylaria*. В общей системе Карвалью (Carvalho, 1952) оно впервые получило статус подсемейства и название *Orthotylinae*. При этом в нем осталось всего три трибы: *Halticini*, *Pilophorini* и *Orthotylini*. Затем, в таксономической ревизии мирид запада США, надродовая группа *Ceratocapsaria*, которая долгое время была частью трибы *Orthotylini*, была повышена до трибы *Ceratocapsini* (Knight, 1968). Следующим шагом в разработке системы *Orthotylinae* стала серия работ Шу, где он описал важные с точки зрения систематики признаки, а также выделил новую трибу *Nichomachini* и перенёс *Pilophorini* в подсемейство *Phylinae* (Schuh, 1974, 1975, 1976). Предпосылкой для переноса было исследование строения мужских гениталий мирид, где был обнаружен ряд сходных черт этой трибы и подсемейства *Phylinae* (Kelton, 1959). Примерно в это же время Карвалью выделил трибу *Austromirini* и отнес её к *Orthotylinae* (Carvalho, 1976). Еще одна триба *Coridromiini* была выделена из *Halticini* в результате ее ревизии (Tatarnic & Cassis, 2012). В статье того же года, которая представляет собой последнюю общую систему *Miridae*, подсемейство *Orthotylinae* включало в себя шесть триб: *Austromirini*, *Ceratocapsini*, *Coridromiini*, *Halticini*, *Nichomachini* и *Orthotylini* (Cassis & Schuh, 2012).

Трибу *Halticini* впервые выделил Коста по небольшому ряду морфологических признаков как надродовую группу “B” в семействе слепняков (Costa, 1853). Рейтер в третьем издании своей книги о наземных клопах Европы отнес представителей трибы к двум группам: *Diplacaria*, с одним муравьевидным родом *Myrmecophyes*, и *Laboparia*, включавшем большинство

остальных известных на тот момент родов (Reuter, 1883), никак не объединяя их. В следующем издании книги он переименовал *Diplacaria* в *Myrmecopharia* (Reuter, 1891). Исследуя гавайскую фауну, Киркальди выделил *Halticaria*, полностью синонимичный рейторовскому *Laboraria* (Kirkaldy, 1902), а в 1906-ом впервые дал им современное название *Halticini* (Kirkaldy, 1906b) и переименовал *Myrmecopharia* в *Myrmecophyini* (Kirkaldy, 1906a). В своей системе, Карвалью сохранил трибу *Halticini*, а *Myrmecophyini* отнёс к *Pilophorini* на основании муравьевидности (Carvalho, 1952). Однако уже в 1955-ом году Вагнер перенёс её в трибу *Halticini* на основании строения гениталий (Wagner, 1955). В одной из следующих работ он (Wagner, 1973) разделил трибу халтицин на три подтрибы: *Myrmecophyaria* Reuter, 1891 с одним родом *Myrmecophyes*, *Halticaria* Kirkaldy, 1902, который включал рода *Halticus* и *Barbarosia*, и *Laboraria* Reuter, 1883, включавший все остальные роды этой трибы. Однако такое дробное и неравномерное деление не пользовалось большой популярностью. Например, в серии работ Шу, халтицины не имеют никаких надродовых групп (Schuh, 1974, 1975, 1976). Последняя ревизия трибы была проведена в 2012 году (Tatarnic & Cassis, 2012), где указывалось 25 родов, принадлежащих халтицинам.

Род *Anapus* был описан как монотипический (Stål, 1858), с единственным видом *Anapus kirschbaumi* Stål, 1858. Вторым по счету видом этого рода стал *Anapus longicornis* Jakovlev, 1882. В 1890 году Рейтер значительно расширил состав рода (Reuter, 1890), включив в его состав виды из рода *Pachytoma*: *Anapus pachymerus* (Reuter, 1881), *Anapus rugicollis* (Jakovlev, 1877), *Anapus sibiricus* (Sahlberg, 1878) и *Anapus nigrinus* (Jakovlev, 1882). Спустя год подрод *Labops* (*Merotrichea*) Reuter, 1875, включавший единственный вид *L. freyi* (Fieber, 1864), был синонимизирован с родом *Anapus* (Reuter, 1891). В таком составе род просуществовал до 1959-го года, когда был описан новый вид *Anapus americanus* Knight, 1959 из США (Knight, 1959). Дальнейшие изменения в состав рода внес Кержнер (1962), который свел в синонимы виды *Anapus sibiricus* и *Anapus nigrinus* к *Anapus rugicollis*. Пятьдесят лет спустя монотипический род *Platyporus* Reuter, 1890 с одним видом *Platyporus dorsalis* Reuter, 1890, в результате ревизии трибы халтицин был синонимизирован с родом *Anapus* (Tatarnic & Cassis, 2012), так как соответствовал новому диагнозу рода. Таким образом, к началу нашей работы род *Anapus* включал семь видов: *A. americanus*, *A. dorsalis*, *A. freyi*, *A. kirschbaumi*, *A. pachymerus*, *A. longicornis* и *A. rugicollis*.

Как не сложно заметить, несмотря на активное развитие таксономии клопов-слепняков и трибы халтицин в частности, основной состав рода *Anapus* был в значительной мере сформирован еще в 19 веке на основании признаков внешнего строения и с тех пор значительно не менялся. При этом исследования, касающиеся таксономического статуса видов, практически не проводились.

Материалы и методы

Материал

Было исследовано более 2000 экземпляров видов рода *Anapus* и близких к нему родов из трибы Halticini, таких как *Myrmecophyes*, *Labops*, *Europicoris*, *Barbarosia*, *Scirtetellus*. Большая часть исследованных экземпляров хранится в коллекции Зоологического института РАН (ЗИН), дополнительно были исследованы несколько серий *Anapus dorsalis* и *Anapus kirschbaumi* из Национального музея Чехии в Праге (NMPC), экземпляры *Anapus americanus* из Канадской национальной коллекции насекомых в Оттаве (CNC), типовая серия *Anapus pachymerus* из Музея естествознания в Хельсинки (MZH) и вероятные синтипы *Anapus freyi* из Французского национального музея естественной истории в Париже (MHNH). Все исследованные клопы снабжены уникальными этикетками с баркодами, позволяющими идентифицировать каждый экземпляр. Вся доступная информация по каждому экземпляру введена в базу данных «Arthropod Easy Capture Specimen database». Полные этикеточные данные исследованных при подготовке работы экземпляров не приведены в тексте, но доступны по поисковому запросу через интерфейс сайта <http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/>.

Препарирование

Для исследования гениталий была использована следующая методика (Kerzhner & Konstantinov, 1999): брюшко клопа отделяли и варили в 10% растворе КОН несколько минут, отмывали от мягких тканей и остатков щелочи в холодной воде и переносили в глицерин. Далее помещенное в глицерин брюшко препарировали. Готовые препараты гениталий хранили в глицерине. Фотографирование проводили в глицерине, иногда используя глицерин-желатин для надежной фиксации препарата в нужном положении. Для изучения строения генитальных структур было сделано более 130 препаратов.

Микроскопия и иллюстрации

Исследование и препарирование проводили под стереомикроскопом Nikon SMZ 1500. Фотографии внешнего вида делали на рельсовую фотоустановку, с фотоаппаратом Canon EOS 5D Mark IV, объективом Laowa 100mm f/2.8 2X Ultra Macro APO и вспышкой Twin-Lite MT-26EX-RT при помощи программы Helicon Remote 7.7. Перед фотографированием клопов очищали от пыли. Гениталии изучали и фотографировали на микроскопе Leica DM2500, с сухими объективами x10, x20 и x40. Фотографирование производили камерой Leica DFC450. При этом для получения более четких фотографий в обоих случаях делали стек фотографий в программе Helicon Focus. Финальную обработку изображений проводили в Adobe Photoshop 2021.

Измерения

Измерения проводили при помощи окуляра-микрометра на стереоскопическом микроскопе МСП-2, вариант 2, который калибровали при помощи объект-микрометра. Для измерения использовались по пять особей короткокрылых и полнокрылых форм обоих полов в максимальной сохранности. В случае нехватки экземпляров измерялось максимально

возможное число особей. Измерению подвергались признаки, важные для определения рода и видов (таблица 1).

Сканирующая электронная микроскопия

Фотографии таксономически важных структур были сделаны на сканирующем электронном микроскопе Quanta 250 в ЦКП «Таксон» ЗИН РАН. Все образцы были покрыты платиной толщиной в 28 нм.

Конфокальная микроскопия

Съемку проводили в РЦ «РМиКТ» СПбГУ на инвертированном микроскопе Leica TCS SP 5, с объективом 20x HСХ PL APO CS и глицериновой иммерсией. Во время съемки эдеагусы находились в глицерине для уменьшения аберраций. Возбуждение производилось 405 нм лазером при мощности около 80%, детектировался диапазон 415 нм – 600 нм, gain \approx 300 V, offset \approx 15, такой режим съемки позволяет минимизировать шум и повысить контрастность изображения. После съемки стеки сегментировали в программе Fiji с плагином TrakEM. Трехмерные реконструкции проводили в программе ICY, фотографии и GIF-анимации моделей делали при помощи внутренних средств программы (рис. 107-111), GIF-анимации доступны по ссылке

<https://drive.google.com/drive/folders/1c5xbsohNyfybjUJqyiEGL4ScK7IVgatF?usp=sharing>.

Результаты

Морфологические признаки, значимые для таксономии рода *Anarus*

Диагностика видов рода традиционно основана на нескольких признаках внешнего строения. Это прежде всего окраска, размеры и пропорции тела; форма и особенности опушения первого членика антенн. Работа с объемной фондовой коллекцией Зоологического института РАН и материалом из других музеев позволила выявить значительный внутривидовой полиморфизм в окраске и размерах частей тела (Таблица 1). В результате детального исследования внешнего вида было обнаружено несколько новых признаков, позволяющих разграничивать виды, например, форма чешуек и особенности их расположения. Применение сканирующей электронной микроскопии выявило новые признаки, характерные для рода, такие как форма испарительной площадки пахучей железы и микроскульптура стеноторакального дыхальца.

Терминология, использованная при описании внешнего вида, традиционна для гемиптерологии (Cassis & Schuh, 2012) и не требует дополнительного обсуждения. Основные признаки, используемые в тексте работы, приведены на рис. 1 и 2. В силу сложного строения, генитальный аппарат самцов и самок ранее практически не использовался в диагностике видов рода *Anarus*. Ниже дано краткое описание основных структур гениталий, использованных при разработке диагнозов.

Важным, а зачастую единственным надежным признаком для определения видов мирид является строение гениталий самцов. Гениталии самцов халтицин располагаются внутри генитальной капсулы. Генитальная капсула представляет собой полностью склеротизованный девятый сегмент брюшка, не разделенный на склериты. Из-за более хорошо развитой вентральной стенки, она имеет лодковидную форму. Сам генитальный аппарат состоит из двух парамеров и эдеагуса. Парамеры (рис. 27–36) представляют собой парные, нечленистые, сильно склеротизованные отростки, которые располагаются латерально от эдеагуса. Их строение ассиметрично: правый парамер хорошо развит и имеет ложковидную форму, левый более тонкий, устроен сложнее, имеет апикальные выросты. Эдеагус сформирован из межсегментной мембраны, погруженной внутрь генитальной капсулы. Он подразделяется на три части – фаллобазу, фаллотеку и эндосому (рис. 38). Фаллобаза находится в основании эдеагуса и имеет форму сильно склеротизованного подковообразного склерита, прикрепленного к стенкам генитального сегмента при помощи суспензорных аподем. Фаллотека представляет собой внешнюю стенку эдеагуса и обычно имеет мембранозную вентральную часть и склеротизованную верхнюю. Эндосома – это мембранозный мешок, который в покое свернут внутрь фаллотеки. У халтицин эндосома хорошо развита, часто имеет разнообразные спикулы и зубчатые зоны, а также большое количество складок и лопастей, плотно упакованных и занимающих большую часть фаллотеки. Внутри эдеагуса находится семяпроводный канал, представляющий собой трубку, склеротизованную и расширенную в основании, мембранозную, с склеротизованными кольцами и сильно изогнутую в средней части и различно склеротизованную дистальную часть. Своим основанием семяпроводный канал открывается первичным гонопором в мезодермальный семявыводящий проток, а своей вершиной в вторичный гонопор, обрамленный склеритом, и находящийся на дне эндосомального мешка. Большое количество складок мембраны значительно затрудняет изучение и фотографирование структур, так как преломление проходящего света плотно расположенными складками сильно снижает четкость

изображения. В моей работе данная проблема была решена за счет создания трехмерных реконструкций эдеагуса с помощью конфокальной микроскопии (рис. 107–111). Высокое разрешение такого микроскопа позволяет разделять отдельные мембраны и тем самым различать форму склеритов и их положение внутри эдеагуса. Способность хитина к автофлюоресценции позволяет использовать обычные препараты без какой-либо дополнительной подготовки и препарат при этом не подвергается порче, что делает данный метод весьма привлекательным для использования в изучении генитальных структур, в частности, строения дистальной части семяпроводного канала.

Детальное описание строения гениталий слепняков в целом дано в работе Константинова (Konstantinov, 2003). Сравнение генитальных структур всех представителей рода *Anarus* показало, что форма спикеры эдеагуса и строение дистальной части семяпроводного канала позволяют надежно различать виды, дистальная часть семяпроводного канала также важна для выделения рода.

Строение гениталий самок мирид реже используют при определении видов, так как они различаются далеко не всегда. Нами впервые были исследованы гениталии самок всех видов и обнаружены видоспецифичные признаки в их строении. Гениталии самок хальтицин устроены следующим образом: половое отверстие, или вульва (рис. 56) располагается между восьмым и девятым брюшным сегментом и окружено двумя симметричными склеритами. Мембранозный канал, идущий от полового отверстия, оканчивается в копулятивной сумке, расположенной в основании яйцевода. Рабочая часть яйцевода состоит из двух пар створок, именуемых первыми и вторыми гонапофизами. Первые гонапофизы (рис. 88–92) хорошо склеротизованы, имеют стреловидную вершину и закрывают с боков вторые. Основания первых гонапофизов сильно удлинены и вдаются внутрь тела в виде склеротизованных полос, именуемых ветвями (рис. 70) Они расположены латеральнее копулятивной сумки, изогнуты, а своими вершинами направлены вверх и назад. Вторые гонапофизы (рис. 83–87) плотно сцеплены с первыми, склеротизованы слабее, вершины их не стреловидные и имеют на нижнем крае ряд зубчиков. Их основания сильно изогнутые и короткие. В сложно устроенной копулятивной сумке принято выделять заднюю, переднюю и дорзальную стенки. Задняя стенка несет симметричные склериты разнообразной формы, которые имеют ключевое значение в различении видов по самкам (рис. 73–82). Передняя стенка как правило мембранозная, иногда имеет непарный склерит простой формы над вульвой. Дорзальная стенка устроена куда сложнее: передняя ее часть носит название дорзальной лабиальной пластинки и имеет вид уплощенной, склеротизованной пластинки, на заднем крае которой располагаются симметричные склеротизованные кольца (рис. 68). Задняя часть стенки как правило мембранозная, иногда имеет различные склериты, и над ней располагается дорзальный мешок (рис. 64–65). От мешка отходят боковые яйцеводы, поэтому он иногда называется общим яйцеводом, и длинная извитая трубка – червеобразная железа (рис. 69). Спереди от дорзальной стенки располагается крупный мембранозный семенной резервуар (рис. 62), который из-за тонкости стенок может быть не виден на препаратах. Подробное описание гениталий самок дано в статье Дэвиса (Davis, 1955). Генитальные структуры самок рода *Anarus* весьма разнообразны, что позволяет отличать виды. Видоспецифичными признаками являются, в частности, склериты задней стенки копулятивной сумки и дорзальная лабиальная пластинка.

Критический анализ использовавшихся ранее признаков и привлечение новых, таких как форма чешуек и детали строения генитального аппарата самцов и самок, позволили сформулировать диагноз всех видов рода и разработать иллюстрированный ключ для

определения самцов и самок всех видов, приведенные ниже. Сравнительный анализ внешнего вида и строения гениталий обоих полов представителей рода *Anapus* с представителями других близких родов, таких как *Labops sahlbergi* (Fallen, 1829), *Labops burmeisteri* Stål, 1858, *Myrmecophyes alboornatus* Stål, 1858, *Europicoris nitidus* (Meyer-Dur, 1843) и *Barbarosia decalvata* (Seidenstucker, 1962) позволил создать дифференциальный диагноз рода в новом понимании, обосновывающий его монофилию.

Помимо морфологических признаков, в работе проанализированы разрозненные литературные данные и информация с этикеток о кормовых связях всех видов. К сожалению, степень изученности кормовых связей видов рода остается недостаточной для каких-либо обобщений. Питание видов на небольшом списке растений из различных семейств может свидетельствовать как о недостоверных наблюдениях, так и о недостаточной изученности спектра питания. Переопределение части исследованных экземпляров позволило уточнить распространение видов. Полученные данные по распространению суммированы на рис. 105 и 106.

Таксономия

Anapus Stål, 1858

Anapus Stål, 1858: 188.

Labops (Merotrichea) Reuter 1875: 24 (синонимизирован Reuter, 1891: 79).

Platyporus Reuter 1890: 246 (синонимизирован Tatarnic & Cassis, 2012: 573).

Типовой вид: *Anapus kirschbaumi* Stål, 1858.

Диагноз: тело покрыто плотными, белыми чешуйками; дорзальная поверхность не пунктирована, слабо морщинистая; глаза слегка стебельчатые (рис. 98); первый членик антенн с большим количеством шиповидных сет (рис. 94–98); первый членик задней лапки значительно короче второго; дистальная часть семяпроводного канала без колец, длинная, не расширена, с мембранозной средней частью и склеротизованным основанием и вершиной (рис. 38, 40, 48, 50, 53). Трудноотличим от *Labops* по внешнему виду, однако этот род характеризуется сильно стебельчатыми глазами (рис. 97), длинным первым члеником лапки, равным по длине второму и клювовидной, сравнительно короткой и равномерно склеротизованной дистальной частью семяпроводного канала (44–45). Филогенетический анализ хальтицин (Tatarnic & Cassis, 2012) показывает сестринские взаимоотношения *Anapus* с *Europicoris* и *Barbarosia*. Оба рода похожи на короткокрылых *Anapus* spp. в многих отношениях, включая пропорции тела, слабовыпуклую голову и хетотаксию первого членика антенн. Оба рода хорошо отличаются от короткокрылых *Anapus* длинными гэмизелитрами, достигающими, или практически достигающими генитального сегмента (рис. 23–24).

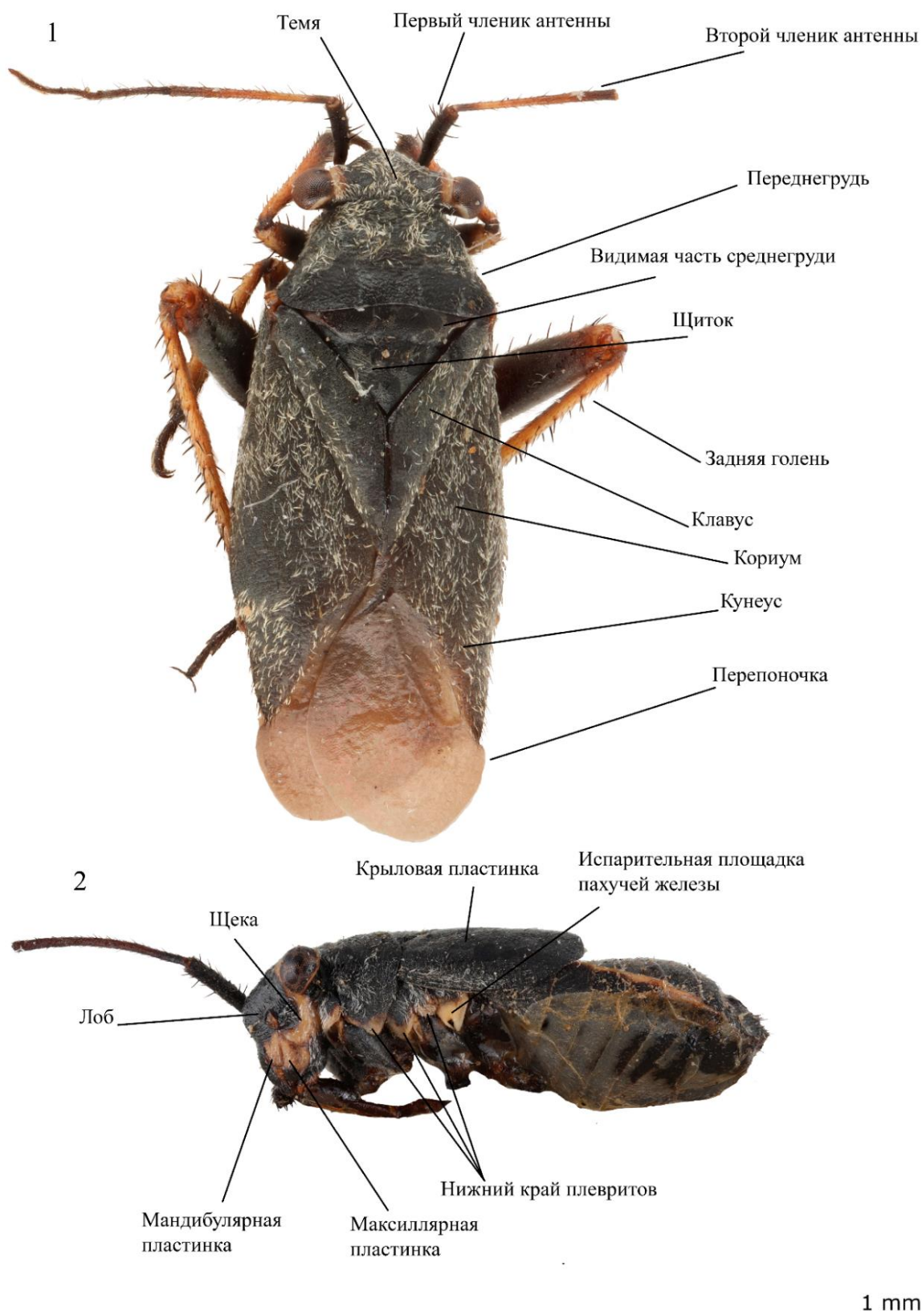


Рис. 1–2. Схема внешнего строения. Рис. 1. *A. rugicollis*, самка, вид сверху. Рис. 2. *A. freyi*, самка, вид сбоку.

Переописание.

САМЦЫ. ОКРАСКА: дорзальная поверхность черная, темя обычно с широкой или узкой полоской грязно-оранжевого или желтого цвета вдоль каждого глаза, которая обычно сужается или заканчивается на лбу; щеки с изогнутой или прямой полоской вдоль заднего края головы, которая обычно соединяется с полоской на темени; задний край глаза обычно желтый или оранжевый; мандибулярные и максиллярные пластинки обычно полностью или частично желтые, реже полностью черные; первый членик антенн черный, членики с второго по четвертый от черного до желтого, обычно светлее первого членика, членики с третьего по четвертый обычно темнее второго. Грудные плейриты черные, плейриты передне- и среднегруды обычно с желтым нижним краем, реже равномерно черные; испарительная площадка пахучей железы обычно светло-жёлтая, черная с желтым задним краем у *A. dorsalis*; тазики от черных до темно-бурых, иногда со светло-желтыми пятнами в основании, или светлыми основаниями и вершинами; вертлуги обычно равномерно черные или темно-бурые, реже со светлыми вершинами; бедра обычно черные, со светлыми вершинами, реже равномерно черные; голени обычно с желтым внешним краем, реже полностью черные или полностью желтые, с зачерненными основаниями и вершинами; лапки равномерно черные; надкрылья всегда черные у короткокрылых форм, черные или бурые, с бурой или белой перепонкой и темными ячейками у полнокрылых форм. Брюшко черное или бурое, коннексива от белого до черного. **ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** дорзальная поверхность слабо морщинистая или гладкая, задняя часть переднегруды обычно с глубокими поперечными морщинами, реже гладкая; голова блестящая или матовая с двумя блестящими пятнами на темени, лоб гладкий или с поперечными морщинами около глаз, основания мандибулярной пластинки и наличника; переднеспинка, щиток, надкрылья и брюшко обычно матовые, реже блестящие; всё тело покрыто плотными, умеренно уплощенными чешуйками и короткими, прилегающими, бледно желтыми сетями; дорзальная поверхность дополнительно бывает покрыта редкими, длинными, черными, торчащими щетинковидными сетями, лучше выраженными на темени, боках и задней части переднеспинки и боковых краях надкрылий; первый членик антенн с большим количеством черных, щетинковидных сет. **СТРУКТУРА:** голова: вертикальная, ее высота в два раза больше высоты переднегруды при виде сбоку; глаза сравнительно маленькие, слабо стебельчатые, хорошо выступающие по бокам головы при виде сверху, слегка выше темени при виде спереди; лоб плоский; антеннальные ямки расположены под передними краями глаз, на расстоянии больше диаметра глаза; первый членик антенн короткий, широкий или длинный, обратноконический; второй членик слегка изогнутый, цилиндрический, длиннее любого другого членика и равный по длине третьему и четвертому вместе взятым; нижняя губа толстая, обычно достигает средних тазиков, у *A. kirschbaumi* достигает задних. Грудь: переднегрудь квадратная у короткокрылых форм, трапециевидная у полнокрылых, с слегка вогнутым или прямым передним краем, маленькими ямками на мозолистых возвышениях, слегка выступающими и округлыми боковыми краями, прямым или слегка вогнутым задним краем, невыраженным мозолистыми возвышениями; среднегрудь скрыта в переднегруды у короткокрылых форм, слабо выступает у полнокрылых форм, хорошо видна у *A. freyi*; надкрылья полнокрылых форм покрывают вершину брюшка, ячейки перепонки удлиненные, округлые на вершине, достигающие вершины кунеуса; R+M жилка короткая, составляет четверть от длины кориума; вырезка кунеуса не выражена, редко слабо выражена; надкрылья короткокрылых форм без перепонки и деления на кунеус и клавиус; крыловые пластинки с округлыми задне-боковыми углами и прямыми, слегка закругленными к середине задними краями; заднегрудное дыхальце сверху с ярко выраженной микроскульптурой (рис. 99); испарительная площадка треугольная, с плоской перитремой (рис. 96); задние голени увеличенные и уплощенные; претарзус с гладкими, изогнутыми

коготками и пластинчатыми, сходящимися вершинами паремподиями (рис. 100–102). Брюшко слегка сужено в основании и слегка расширено в середине. ГЕНИТАЛИИ: генитальная капсула сравнительно небольшая, широкая, хорошо склеротизованная, частично втянута в прегенитальные сегменты, без ярко выраженной скульптуры или выростов; левый парамер равномерно изогнутый, заканчивающийся т-образным или гарпуновидным отростком; тело парамера с апикальным выростом; правый парамер больше левого, уплощенный и вогнутый в апикальной части, с зубцом на внутреннем крае; фаллотка эдегуса объемная, с равномерно склеротизованной верхней стенкой, вогнутой в основании, мембранозной нижней стенкой и обычно с небольшими боковыми выростами; базальная часть семяпроводного канала изогнутая, мембранозная, с хорошо склеротизованными кольцами, апикальная часть частично склеротизованная, вторичный гонопор окружен характерной скульптурой; эндосома мембранозная, морщинистая, иногда с зубчатыми зонами, обычно с одной спиколой, у *A. dorsalis* с дополнительной маленькой спиколой. **САМКИ.** ОКРАСКА ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ: как у самцов. СТРУКТУРА: схожи с самцами, но брюшко более крупное и округлое. ГЕНИТАЛИИ: дорзальная лабиальная пластинка короткая и широкая, мембранозная или слабо склеротизованная, обычно с крупными склеритами по бокам; склеротизованные кольца удлиненно-овальные, расположены вдоль заднего края этих склеритов; иногда дорзальная лабиальная пластинка с дополнительными склеритами под дорзальным мешком; передняя стенка иногда с хорошо развитым склеритом над вульвой; вульва с двумя симметричными длинными и тонкими склеритами; склериты задней стенки симметричные, с вогнутым медиальным краем; вершины первых гонапофизов сужаются на вершине и обычно с зазубренным нижним краем, вершины вторых гонапофизов гарпуновидные.

Ключ для определения видов рода *Anapus*

1. Только короткокрылые; надкрылья полностью покрывают только третий сегмент брюшка; чешуйки редкие, узкие и заостренные на вершине; ноги без чешуек; первый членик антенн цилиндрический, длинный; задние голени полностью желтые, за исключением вершины и основания (рис. 21–22). Эдегус с двумя спиколой (рис. 52–53, 55). Склериты задней стенки копулятивной сумки большие, длинные, с тремя крупными зубцами (рис. 73). *A. dorsalis* – Полнокрылые и короткокрылые; надкрылья короткокрылых полностью покрывают четвертый сегмент брюшка; чешуйки всегда широкие (рис. 103–104). Эдегус с одной спиколой. Склериты задней стенки копулятивной сумки треугольные или варежковидные. ...2
2. Второй членик антенн и задние голени равномерно черные или бурые, без чешуек; первый членик антенн длинный, цилиндрический, отношение его длины к ширине темени больше 0.8 у самок и 1.1 у самцов (рис. 3–6). Спиколой эдегуса длинная, прямая или слегка изогнутая на конце; фаллотка равномерно сужается к вершине (рис. 37–38). Склеротизованные кольца дорзальной лабиальной пластинки сильно суженные; дорзальный мешок хорошо развит, морщинистый (рис. 65); склериты задней стенки копулятивной сумки варежковидные, с рядом зубцов на переднем крае (рис. 74). *A. freyi* – Второй членик антенн и задние голени обычно частично желтые, реже полностью черные; первый членик антенн короткий и вздутый посередине, если цилиндрический, то его отношение к ширине темени короче 0.7 у самок и 0.9 у самцов. Спиколой эдегуса маленькая, а если большая, то сильно изогнута по всей длине. Склеротизованные кольца дорзальной

лабиальной пластинки удлинённое-овальные; дорзальный мешок не выражен; склериты задней стенки копулятивной сумки либо треугольные, либо имеют не более 6 зубцов на переднем крае.3

3. Задние ноги без чешуек; чешуйки не расширены на конце (рис. 104); первый членик антенн цилиндрический или короткий и вздутый посередине (рис. 11–14). Спикула эдеагуса длинная и изогнута по всей длине (рис. 47–48). Склериты задней стенки копулятивной сумки варежковидные, с 6 зубцами на переднем крае (рис. 77).*A. rugicollis* – Задние ноги с чешуйками; чешуйки расширены на конце (рис. 102); первый членик короткий и вздутый посередине (рис. 95). Спикула эдеагуса маленькая; эндосома с зубчатыми зонами. Склериты задней стенки копулятивной сумки треугольные (рис. 75–76).....4

4. Задние голени всегда черные, с желтым внешним краем; наличник с длинными, белыми, сетами (рис. 15–20). Спикула эдеагуса прямая и округленная на конце; эндосома с тремя зубчатыми зонами (рис. 49–51). Склериты задней стенки копулятивной сумки грубо-треугольные, с примерно равными по длине краями (рис. 76). Редок.*A. longicornis* – Задние голени от желтых, с зачерненными вершинами и основаниями до черных, с желтым пятном на вершине; наличник без длинных, белых сет (рис. 7–10). Спикула эдеагуса изогнутая и суженная к вершине; эндосома с двумя зубчатыми зонами (рис. 39–40). Склериты задней стенки копулятивной сумки длинные, длина их медиального края намного больше длины заднего (рис. 75). *A. kirschbaumi*

Anapus dorsalis (Reuter, 1890)

Рис. 21–22, 27, 32, 52–53, 55–56, 64, 73, 83, 88, 94, 96, 98–100, 106.

Platyporus dorsalis Reuter, 1890: 247 (синонимизирован Tatarnic & Cassis, 2012: 577).

Диагноз: голени оранжевые, за исключением темных основания и вершины (рис. 21–22); чешуйки на задних голени отсутствуют; надкрылья покрывают лишь третий сегмент брюшка (рис. 21–22); чешуйки узкие и заострены на вершине; первый членик антенн цилиндрический, отношение его длины к ширине темени 0.8–1.0 у самок и 0.9–1.2 у самцов; эдеагус самцов (рис. 107) с двумя спикулами, одна из которых среднего размера, изогнута латерально и с зубцами на верхней части, а вторая маленькая и полностью покрыта зубцами (рис. 52–53); задняя стенка копулятивной сумки самки с большими, длинными склеритами, на которых находится по три крупных зубца (рис. 73).

Отличим от других видов рода по полностью, за исключением основания и вершины, оранжевым голени; заостренным на вершине чешуйкам; длинному и цилиндрическому первому членику антенн (рис. 94); надкрыльям, покрывающим лишь третий сегмент брюшка; двум спикулам в эдеагусе у самцов; крупным, длинным склеритам с тремя зубцами на задней стенке копулятивной сумки самок.

Переописание.

САМЦЫ. Длина тела короткокрылых 3.0–3.1. Полнокрылые формы неизвестны (рис. 22). **ОКРАСКА:** полоска на темени обычно желтая и широкая; задний край глаз обычно с узкой темно-оранжевой полоской; мандибулярная пластинка обычно черная, иногда частично оранжевая или желтая; максиллярная пластинка всегда с темной вершиной, обычно черная, со

светлым основанием; антенны равномерно черные. Испарительная площадка пахучей железы черная, со светло-желтым задним краем; ноги черные, голени оранжевые с черными основанием и вершиной. **ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** спинная поверхность гладкая, умеренно блестящая; голова и брюшко гладкие. Ноги без чешуек. **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.5-2.8. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 2.1–2.5; первый членик антенны длинный и тонкий, иногда изогнутый, отношение его длины к ширине темени равно 1.1–1.2; к ширине основания переднеспинки равно 1.0–1.2. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.1–2.2, ширины переднеспинки к ширине головы равно 0.9–1.0; надкрылья покрывают третий абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** левый параметер с узким и длинным апикальным выростом тела параметера и тонким, почти прямым апикальным отростком с т-образной вершиной (рис. 32); правый параметер как на рис. 27; фаллотека с сильно выступающей мембранозной базальной частью и зазубренным окончанием, без выростов на боках; эндосома эдеагуса с двумя спикулами, одна из которых изогнута горизонтально, с зубцами на дорзальной сторону и идущей от вторичного гонопора до середины эндосомы и маленькой прямой, расширенной на конце и зазубренной; базальная часть семяпроводного канала расположена в выступе фаллотеки, дистальная часть семяпроводного канала с очень длинной и склеротизированной по бокам частью и короткой мембранозной частью, которая заканчивается склеритом вокруг вторичного гонопора (рис. 52–53, 107).

САМКИ. Тело крупное, общая длина 3.2–3.9 (рис. 21)

ОКРАСКА, ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ: как у самцов. **СТРУКТУРА:** отношения длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.8-3.3. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 2.3–2.9; первый членик антенны длинный и тонкий, иногда изогнутый, отношение его длины к ширине темени равно 0.8–0.9; отношение длины второго членика к ширине головы равно 0.8–0.9, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 1.0–1.2. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.0–2.3, ширины переднеспинки к ширине головы равно 0.8–0.9; надкрылья покрывают третий абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** дорзальная лабиальная пластинка короткая и широкая, слабо склеротизованная; склеротизованные кольца расположенные вдоль ее заднего края большие, удлиненно-овальные, со слабо склеротизованной передней часть и суженной задней частью с маленьким выростом; дорзальный мешок хорошо развит, слабо склеротизован, без склеритов под собой (рис. 64); передняя стенка копулятивной сумки без склеритов выше вульвы; задняя стенка копулятивной сумки самки с большими, длинными склеритами, на которых находится по три крупных зубца, мембрана между склеритами сетчатая (рис. 73); концы первых и вторых гонапофизов как на рис. 88 и 83.

Кормовое растение: *Alyssum calycinum* (Brassicaceae) (Seidenstücker, 1959).

Распространение: Армения; Азербайджан; Турция (рис. 106).

Исследованный материал: Армения, 41 экземпляров; Азербайджан, 12 экземпляров; Турция, 85 экземпляров.

<http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/speciesdetails.php?fromall=fromall&speciesid=2312&genusid=6135>.

Anapus freyi (Fieber, 1864)

Рис. 2–6, 28, 33, 37–38, 57, 65, 74, 84, 89, 105.

Orthocephalus freyi Fieber, 1864: 223.

Anapus freyi (Fieber, 1864): Reuter, 1890: 253

Pachytoma jakovleffi Reuter, 1879: 36 (синонимизирован Reuter, 1881: 180).

Диагноз: задние голени всегда равномерно черные или бурые (рис. 3–6); первый членик антенн длинный, цилиндрический, его отношение к ширине темени равно 0.9–1.0 у самок и 1.1–1.4 у самцов; эдеагус самцов сужается к вершине, с одной длинной и прямой спиколой (рис. 37–38, 108); склеротизованные кольца копулятивной сумки самок сильно сужены; дорзальный мешок самок плотный и морщинистый (рис. 65); склериты задней стенки копулятивной сумки самок врезковидные, с большим количеством зубцов на переднем краю (рис. 74).

Отличим от других видов рода по полностью черным или бурым голениям, однако такая окраска характерна также для *A. rugicollis*; длинному первому членику антенн, но неотличим по данному признаку от *A. rugicollis* и *A. dorsalis*. Хорошо отличается от других видов рода по строению генитального аппарата, в частности длинной и прямой спиколой эдеагуса самцов и сильно суженным кольцам дорзальной стенки копулятивной сумки самок.

Переописание.

САМЦЫ. Длина тела полнокрылых равна 4.5–4.9, короткокрылых 3.1–3.6 (рис. 5–6). **ОКРАСКА:** членики антенн темно-бурые или черные; темя и щеки всегда с полоской; максиллярные пластинки всегда с темными вершинами или светлым пятном у основания. Ноги равномерно черные или темно-бурые. Перепоночка равномерно бурая у полнокрылых форм. **ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** спинная поверхность морщинистая, умеренно блестящая; щиток морщинистый, с гладкой и блестящей видимой частью среднегруди; надкрылья и брюшко умеренно блестящие. Ноги без чешуек. Спинная часть без

щетинковидных сет. **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 3.2–3.7 у полнокрылых и 3.2–3.4 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 1.9–2.3 у полнокрылых и 1.9–2.3 у короткокрылых; первый членик антенн длинный и тонкий, иногда изогнутый, отношение его длины к ширине темени равно 1.1–1.4 у полнокрылых и 1.3–1.4 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 1.3–1.4 у полнокрылых и 1.3–1.6 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 1.1–1.3 у полнокрылых и 1.5–1.9 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 1.8–2.1 у полнокрылых и 1.6–1.7 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.1–1.2 у полнокрылых и 0.8–0.9 у короткокрылых; надкрылья покрывают четвертый абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** левый параметер с высоким и узким апикальным выростом тела параметера и узким, практически прямым гарпуновидным апикальным отростком, который заканчивается направленным назад зубцом (рис. 33); правый параметер как на рис. 28; фаллотка с расширенным основанием, резко сужающейся вершиной и хорошо развитыми выростами по краям; эндосома эдеагуса с одной большой, практически прямой или изогнутой на конце, сужающейся к вершине спиколой, в покое идущей из вторичного

гонопора до отверстия фаллотеки; дистальная часть семяпроводного канала с маленьким кольцевидным склеритом, за которой следует длинная мембранозная часть и склерит вокруг вторичного гонопора (рис. 37–38, 108).

САМКИ. Длина тела равна 4.9–5.5 у полнокрылых и 3.4–4.3 у короткокрылых. **ОКРАСКА ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** как у самцов. **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 3.2–3.5 у полнокрылых и 2.9–3.7 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 2.3–2.7 у полнокрылых и 2.6–2.8 у короткокрылых; первый членик антенны длинный и тонкий, иногда изогнутый, отношение его длины к ширине темени равно 0.9–1.0 у полнокрылых и 1.0–1.2 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 1.1–1.1 у полнокрылых и 1.0–1.2 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.8–0.9 у полнокрылых и 1.1–1.3 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.1–2.5 у полнокрылых и 1.6–1.9 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.2–1.3 у полнокрылых и 0.8–1.0 у короткокрылых; надкрылья покрывают четвертый абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** дорзальная лабиальная пластинка короткая и широкая, мембранозная, с двумя большими, сильно вогнутыми склеритами по краям от дорзальной стенки и сильно суженными склеротизованными кольцами, расположенными вдоль заднего края эти склеритов; дорзальный мешок хорошо развитый, выступающий, с морщинистыми, полупрозрачными стенками; склериты под мешком отсутствуют (рис. 65); передняя стенка копулятивной сумки с бобовидным склеритом над вульвой; склериты задней стенки варежковидные, удлиненные, узкие, с сильно вогнутым медиальным краем и с рядом крупных зубцов на переднем крае (рис. 74); вершины первых и вторых гонапофизов как на рис. 89 и 84.

Кормовые растения: *Agropyron* sp. (Poaceae) (Кержнер, 1964).

Распространение: Казахстан; Россия: Астраханская, Волгоградская, Омская, Оренбургская, Саратовская, Воронежская области; Украина и Узбекистан (рис. 106).

Исследованный материал: Типовой материал: предположительно синтипы – самец, 3 самки; этикеточные данные отсутствуют. Голотип *Pachytoma jakovleffi* Reuter, 1879 – самец, Россия, Астрахань, дата неизвестна, В.Е. Яковлев.

Дополнительно были исследованы: Россия, Астраханская, Волгоградская, Омская, Оренбургская, Саратовская, Воронежская области, всего 122 экземпляра; Казахстан, 58 экземпляров.

<http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/speciesdetails.php?family=Miridae&genusid=5729&speciesid=601>.

Комментарий: Синтипы хранятся в Музее Естественной Истории Франции и вероятнее всего относятся к исторической коллекции Фибера. Однако, все экземпляры лишены этикеток, в связи с чем их принадлежность к типовой серии остается под вопросом.

Anapus kirschbaumi Stål, 1858

Рис. 7–10, 29, 34, 39–40, 58, 66, 75, 85, 90, 95, 101–103, 105.

Anapus kirschbaumi Stål, 1858: 189.

Orthocephalus opacus Яковлев, 1875: 170 (синонимизирован Яковлев, 1877: 276).

Anapus pectoralis Horvath, 1904: 584 (синонимизирован Kerzhner, 1996: 101).

Диагноз: чешуйки с расширенной и зубчатой вершиной, густо покрывают все тело (рис. 103), включая ноги; на голеньях темных особей всегда присутствуют желтое пятно; эдеагус самцов с одной маленькой и суженной на вершине спиколой и двумя зубчатыми зонами (рис. 39–40, 109); склериты задней стенки копулятивной сумки сильно удлинненные, длина их медиального края сильно больше заднего (рис. 75).

По внешнему виду может быть спутан с *A. rugicollis*, однако у него нет чешуек на задних ногах; светлых особей невозможно отличить по внешнему виду от *A. longicornis*, однако их легко отличить по округленной на конце спиколе эдеагуса у самцов и склеритам задней стенки копулятивной сумки с примерно равными по длине краями у самок этого вида.

Переописание.

САМЦЫ. Длина тела равна 3.4–3.9 у полнокрылых форм и 1.9–2.5 у короткокрылых (рис. 9–10). **ОКРАСКА:** членики антенн со второго по четвертый от темно-бурых до желтых. Испарительная площадка пахучей железы обычно со светлым задним краем, реже равномерно желтая или белая, тазики обычно со светло-желтыми основанием и вершиной, реже полностью черные; голени желтые с темным основанием и вершиной или равномерно черные кроме темно-оранжевых пятен на вершине задних голеней и середины средних и передних. **ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** переднегрудь умеренно блестящая, реже матовая, щиток, надкрылья и брюшко матовые. Ноги с чешуйками. Чешуйки с расширенной и зубчатой вершиной (рис. 103). **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.6–2.9 у полнокрылых и 2.1–2.7 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 3.0–3.5 у полнокрылых и 2.7–3.7 у короткокрылых; первый членик антенн короткий и толстый, отношение его длины к ширине темени равно 0.7–0.9 у полнокрылых и 0.8–0.9 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 0.8–1.2 у полнокрылых и 0.8–1.1 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.7–0.8 у полнокрылых и 0.8–1.2 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.0–2.3 у полнокрылых и 1.9–2.3 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.2–1.3 у полнокрылых и 0.9–1.0 у короткокрылых; надкрылья покрывают пятый абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** левый парамер с коротким выростом тела парамера и тонким, почти прямым, гарпуновидным апикальным отростком, который заканчивается направленным назад зубцом (рис. 34); правый парамер как на рис. 29; фаллотека в базальной части большая, выросты по бокам гладкие и слабо выступающие; эндосома эдеагуса с двумя зубчатыми областями и одной, маленькой, изогнутой и суженной на вершине спиколой, идущей из вторичного гонопора; дистальная часть семяпроводного канала с большим и длинным цилиндрическим склеритом, за которым следует короткая мембранозная часть и склерит вокруг вторичного гонопора (рис. 39–40, 109). **САМКИ.** Длина тела полнокрылых равна 3.2–4.0, короткокрылых 2.7–3.6 (рис. 7–8). **ОКРАСКА ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** как у самцов. **СТРУКТУРА:** отношение длины

тела к ширине основания переднеспинки равно 2.5–2.8 у полнокрылых и 2.5–2.9 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 3.2–3.9 у полнокрылых и 3.0–4.1 у короткокрылых; первый членик антенны короткий и толстый, отношение его длины к ширине темени равно 1.2–1.5 у полнокрылых и 1.3–1.5 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 0.8–0.9 у полнокрылых и 0.7–1.1 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.6–0.7 у полнокрылых и 0.7–1.1 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.1–2.6 у полнокрылых и 2.0–2.4 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.2–1.3 у полнокрылых и 0.9–1.1 у короткокрылых; надкрылья покрывают пятый абдоминальный тергит. ГЕНИТАЛИИ: дорзальная лабиальная пластинка короткая и широкая, мембранозная, с маленькими, умеренно склеротизованными, сильно вогнутыми и слегка сужающимися к вершине склеритами вдоль дорзальной стенки; склеротизованные кольца, расположенные вдоль заднего края этих склеритов, большие, удлинённо-овальные, с слабо склеротизованными передними краями и суженными задними; дорзальный мешок хорошо развит, с двумя треугольными склеритами под ним (рис. 66); передняя стенка копулятивной сумки без склеритов над вульвой; склериты задней стенки копулятивной сумки длинные, длина их медиального края намного больше длины заднего (рис. 75); вершины первых и вторых гонапофизов как на рис. 90 и 85.

Кормовые растения: *Artemisia* sp. (*Seriphidium*) (Asteraceae) (Кержнер, 1964).

Распространение: Армения; Азербайджан; Казахстан; Киргизия; Монголия; Россия: Алтайская республика, Астраханская область, Республика Бурятия, Республика Хакасия, Краснодарский край, Саратовская область, Волгоградская область, Забайкалье, 113 экземпляров; Турция; Туркменистан; Узбекистан (рис. 105).

Исследованный материал: Типовой материал: Лектотип *Orthocephalus opacus* – самец, Россия, Волгоград, Красноармейский район (бывшая Сарепта), дата неизвестна, В. Е. Яковлев. Паралектотипы *Orthocephalus opacus*– 1 самец, 2 самки, Россия, Астраханская область, гора Большое Богдо, дата неизвестна, В. Е. Яковлев; самка, Россия, Волгоград, Красноармейский район (бывшая Сарепта), дата неизвестна, В. Е. Яковлев.

Дополнительно были исследованы: Армения, 4 экземпляра; Азербайджан, 1 экземпляр; Казахстан, 34 экземпляра; Киргизстан, 1 экземпляр; Монголия, 60 экземпляров; Россия: Алтайская республика, Астраханская область, Республика Бурятия, Республика Хакасия, Краснодарский край, Саратовская область, Волгоградская область, Забайкалье, 113 экземпляров; Турция, 6 экземпляров; Туркменистан, 1 экземпляр; Узбекистан, 11 экземпляров.

<http://research.amnh.org/pbi/heteropterasespeciespage/speciesdetails.php?family=Miridae&genusid=5729&speciesid=603>

Anapus pachymerus (Reuter, 1881)

Рис. 15–20, 30, 35, 49–51, 59, 67, 76, 86, 91.

Labops (Pachytoma) pachymerus Reuter 1881: 159 (перенесен Reuter 1890: 253).

Labops (Pachytoma) arenarius Horvath 1884:14 (синонимизирован с *A. longicornis* Reuter, 1890: 254).

Anapus flavicornis Reuter 1904: 5 (синонимизирован с *A. longicornis* Кержнер, 1970: 644)

Anapus longicornis Jakovlev, 1882:361 – **новый синоним.**

Диагноз: задние голени всегда черные, с желтым внешним краем (рис. 15–20); чешуйки на задних ногах есть; лоб и наличник густо покрыт длинными, тонкими, белыми сетами; эдеагус самцов с маленькой и округлой на конце спиколой и тремя зубчатыми зонами (рис. 49–51, 110); склериты задней стенки копулятивной сумки самок треугольные, с примерно равными по длине краями (рис. 76).

Может быть спутан по внешнему виду с *A. rugicollis*, однако отличается от него наличием чешуек на задних ногах; трудноотличим по внешнему виду от *A. kirschbaumi*, однако у этого вида не бывает длинных и тонких сет на лбу и наличнике. *Anapus pachymerus* так же хорошо отличается от любого другого вида суженной на конце спиколой эдеагуса и примерно равными по длине краями склеритов задней стенки копулятивной сумки.

Переописание.

САМЦЫ. Длина тела полнокрылых равна 3.1–3.6, короткокрылых 2.2–2.8 (рис. 17–18, 20). **ОКРАСКА:** полоса на темени всегда заканчивается на лбу; максиллярные пластинки обычно с желтым основанием; членики антенн с второго по четвертый грязно-оранжевые. Тазики бурые или черные, иногда с бело-желтой вершиной; вертлуги бурые с белой вершиной; голени черные, с желтым внешним краем. **ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** дорзальная поверхность морщинистая и матовая, голова всегда матовая, с двумя блестящими пятнами на темени, иногда с длинными, тонкими и белыми сетами; переднеспинка, надкрылья и брюшко матовые. Ноги с чешуйками **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.5–2.7 у полнокрылых и 2.0–2.4 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 3.8–4.0 у полнокрылых и 3.5–4.1 у короткокрылых; первый членик антенны короткий и толстый, отношение его длины к ширине темени равно 0.6–0.7 у полнокрылых и 0.7–0.8 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 0.8–0.9 у полнокрылых и 0.8–0.9 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.6–0.7 у полнокрылых и 0.8–0.9 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.1–2.3 у полнокрылых и 2.0–2.3 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.1–1.3 у полнокрылых и 0.9–1.0 у короткокрылых; надкрылья покрывают пятый абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** левый параметер с широким и высоким выростом тела параметера и тонким, практически прямым, гарпуновидным отростком с направленным назад зубцом на вершине (рис. 35); правый параметер как на рис. 30; фаллотека в основании большая, выросты на боках гладкие и слабо выступающие; эндосома эдеагуса с двумя большими и одной маленькой зубчатыми зонами, с одной маленькой, прямой, закругленной на конце спиколой, идущей от вторичного гонопора;

дистальная часть семяпроводного канала с длинным цилиндрическим склеритом, за которым следует длинная мембранозная часть и склерит вокруг вторичного гонопора (рис. 49–51, 110).

САМКИ. Длина тела полнокрылых равна 3.5–4.0, короткокрылых 2.9–3.1 (рис. 15–16, 19). **ОКРАСКА ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** как у самцов. **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.5–2.9 у полнокрылых и 2.4–2.8 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 3.4–4.0 у полнокрылых и 3.9–4.5 у короткокрылых; первый членик антенны короткий и толстый, отношение его длины к ширине темени равно 0.6–0.7 у полнокрылых и 0.7–0.8 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 1.1–1.2 у полнокрылых и 1.1–1.1 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.8–0.9 у полнокрылых и 1.1–1.3 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 2.2–2.4 у полнокрылых и 2.1–2.5 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.2–1.3 у полнокрылых и 0.9–1.0 у короткокрылых; надкрылья покрывают пятый абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** дорзальная лабиальная пластинка короткая и широкая, мембранозная, с маленькими, умеренно склеротизованными, сильно вогнутыми и слегка сужающимися к вершине склеритами вдоль дорзальной стенки; склеротизованные кольца, расположенные вдоль заднего края этих склеритов, большие, удлинённо-овальные, с слабо склеротизованными передними краями и суженными задними; дорзальный мешок хорошо развит, без склеритов под ним (рис. 67); передняя стенка копулятивной сумки с длинным и тонким поперечным склеритом над вульвой; склериты задней стенки копулятивной сумки грубо-треугольные, с примерно равными по длине краями и без выреза на медиальном крае (рис. 76); вершины первых и вторых гонапофизов как на рис. 91 и 86.

Кормовые растения: *Seseli* sp. (Apiaceae) (Кержнер, 1964).

Распространение: Венгрия; Грузия; Испания; Казахстан; Россия: Волгоградская область, Воронежская область, Кемеровская область, Республика Хакасия, Омская область, Оренбургская область, Челябинская область; Чехия, Украина (рис. 105).

Исследованный материал: Типовой материал. Лектотип *Anapus pachymerus* (обозначен в данной работе) – самец, Испания, Мадрид, город Вильяльба, дата неизвестна, Боливар. Паралектотип *Anapus pachymerus* – самка, Испания, Мадрид, город Вильяльба, дата неизвестна, Боливар. Лектотип *Anapus longicornis* – самец, Россия, Оренбургская область, недалеко от Оренбурга, дата неизвестна, В. Е. Яковлев. Лектотип *Anapus flavicornis* – самка, Грузия, Боржоми, дата неизвестна, В. Е. Яковлев. Дополнительно были исследованы: Венгрия, 1 экземпляр; Казахстан, 29 экземпляров; Россия, 17 экземпляров; Чехия, 5 экземпляров; Украина, 52 экземпляра.

<http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/speciesdetails.php?family=Miridae&genusid=5729&speciesid=604>

Комментарий: *Anapus pachymerus* был известен лишь по типовой серии из Испании и не изучался после своего описания. Сравнение внешнего вида (рис. 15–20), и препаратов мужских гениталий (рис. 49–51) лектотипа и большого числа экземпляров, определенных как *A. longicornis*, позволило обнаружить полную идентичность в строении гениталий и схожесть в окраске и пропорциях тела, наличие у обоих видов длинных белых сет на наличнике, на основании чего *Anapus longicornis* Jakovlev, 1882 был сведен в младшие синонимы к *Anapus pachymerus* (Reuter, 1881). Из синтипов *A. pachymerus* был выделен лектотип – самец.

***Anapus rugicollis* (Jakovlev, 1877)**

Рис. 1, 11–14, 31, 36, 47–48, 60, 68, 77, 87, 92–93, 104, 106.

Pachytoma rugicollis Яковлев, 1877: 292.

***Anapus rugicollis* (Jakovlev, 1877)** Reuter, 1890: 253.

Pachytoma sibirica Sahlberg, J., 1878: 28 (синонимизирован Кержнер, 1962:386).

Pachytoma nigrita Яковлев, 1882: 360 (синонимизирован Кержнер, 1962:386).

Диагноз: голени без чешуек; чешуйки не утолщаются к вершине и не имеют зубцов (рис. 104); эдеагус самцов с одной длинной, изогнутой вертикально спиколой (рис. 47–48, 111); склериты задней стенки копулятивной сумки самок варежковидные, не более чем с шестью зубцами на переднем крае (рис. 77).

Крайне полиморфный вид, светлые особи внешне могут быть спутаны с *A. kirschbaumi* и *A. longicornis*, однако чешуйки этих видов утолщены на вершине и с зубцами, и они есть на задних ногах; темные особи могут быть спутаны с *A. freyi*, однако отношение первого членика антенн к темени у *A. freyi* как правило больше 0.9 у самок и 1.1 у самцов. *Anapus rugicollis* легко отличить от всех видов по длинной и изогнутой по всей длине спиколе эдеагуса и по варежковидным склеритам не более чем с шестью зубцами на задней стенке копулятивной сумки.

Переописание.

САМЦЫ. Длина тела полнокрылых особей 3.3–4.5, у короткокрылых 2.3–2.8 (рис. 13–14). **ОКРАСКА:** второй антеннальный членик обычно равномерно черный или темно-бурый, реже с желтой срединной частью, членики с третьего по четвертый темно-бурые; мандибулярные и максиллярные пластинки всегда с темными вершинами. Испарительная площадка пахучей железы светло-желтая; тазики обычно с светло-желтыми пятнами в основании, реже равномерно черные или темно-бурые, вертлуги равномерно черные, задние голени от черных до желтых с зачерненной вершиной, передние и средние всегда с зачерненными вершинами и основаниями. **ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** дорзальная часть слабо морщинистая. Переднеспинка, щиток и надкрылья всегда умеренно блестящие. Ноги без чешуек. **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.6–2.9 у полнокрылых и 2.2–2.4 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 2.5–3.0 у полнокрылых и 2.6–2.8 у короткокрылых; первый членик антенны короткий и толстый, отношение его длины к ширине темени равно 0.6–0.9 у полнокрылых и 0.7–0.9 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 0.8–1.1 у полнокрылых и 1.0–1.1 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.7–1.1 у полнокрылых и 1.1–1.2 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 1.9–2.3 у полнокрылых и 1.7–2.1 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.1–1.3 у полнокрылых и 0.9–1.0 у короткокрылых; надкрылья покрывают пятый абдоминальный тергит. **ГЕНИТАЛИИ:** левый парамер серповидный, с маленьким выростом из тела парамера и длинным, тонким, изогнутым, гарпуновидным отростком с направленным назад зубцом на вершине (рис. 36); правый парамер как на рис. 31; дорзальная стенка фаллотеки сильно вогнута в базальной

части; выросты на краях фаллотеки хорошо развиты; эндосома эдеагуса с одной большой, изогнутой вертикально спикулой, идущей от вторичного гонопора до отверстия фаллотеки; дистальная часть семяпроводного канала с длинно склеротизованной частью, за которой следует короткая мембранозная и склерит вокруг вторичного гонопора (рис. 47–48, 111). **САМКИ.** Длина тела полнокрылых особей 4.2–4.7, у короткокрылых 3.4–3.8 (рис. 11–12). **ОКРАСКА ПОВЕРХНОСТЬ И ОПУШЕНИЕ:** как у самцов. **СТРУКТУРА:** отношение длины тела к ширине основания переднеспинки равно 2.6–2.9 у полнокрылых и 2.2–2.4 у короткокрылых. Голова: отношение ширины темени к ширине глаз равно 2.7–3.3 у полнокрылых и 2.7–3.6 у короткокрылых; первый членик антенны короткий и толстый, отношение его длины к ширине темени равно 0.6–0.7 у полнокрылых и 0.7–0.9 у короткокрылых; отношение длины второго членика к ширине головы равно 0.8–1.1 у полнокрылых и 0.9–1.0 у короткокрылых, отношение длины к ширине основания переднеспинки равно 0.7–0.9 у полнокрылых и 0.8–1.0 у короткокрылых. Грудь: отношение ширины переднеспинки к длине равно 1.9–2.2 у полнокрылых и 1.8–2.2 у короткокрылых, ширины переднеспинки к ширине головы равно 1.1–1.2 у полнокрылых и 0.9–1.1 у короткокрылых; надкрылья покрывают пятый абдоминальный тергит.

ГЕНИТАЛИИ: дорзальная лабиальная пластинка копулятивной сумки с большой, равномерно склеротизованной, вогнутой в центре пластинкой, занимающей большую часть дорзальной стенки за исключением зоны с склеротизованными кольцами; задний край этих пластинок сильно возвышенный и формирует по сторонам две глубокие складки, сходящиеся к центральной линии; склеротизованные кольца маленькие, овальные, округлые спереди, немного сужающиеся сзади, с сильно выступающими, треугольными задне-боковыми выростами; дорзальный мешок маленький, трудно различимый (рис. 68); передняя стенка копулятивной сумки с сильно склеротизованным поперечным склеритом над вульвой; склериты задней стенки варежковидные, удлиненные, узкие, с сильно вогнутым медиальным краем и пятью или шестью зубчиками вдоль переднего края (рис. 77).

Кормовые растения: *Medicago* sp. (Fabaceae) (Кержнер, 1964), *Trifolium* sp. (Fabaceae) (данные с этикеток).

Распространение: Казахстан; Монголия; Россия: Алтайская край, Республика Бурятия, Республика Башкортостан, Иркутская область, Челябинская область, Кемеровская область, Республика Хакасия, Краснодарский край, Красноярский край, Омская область, Оренбургская область, Самарская область, Тамбовская область, Республика Тыва, Воронежская область, Забайкалье; Украина.

Исследованный материал: Типовой материал. Голотип *Pachytoma rugicollis* Jakovlev, 1877 – Россия, Волгоград, Красноармейский район (бывшая Сарепта), дата неизвестна, В. Е. Яковлев. Лектотип *Pachytoma nigrita* Jakovlev, 1882 – самец, Россия, недалеко от Оренбурга, дата неизвестна, Баласогло.

Дополнительно был исследованы: Казахстан, 80 экземпляров; Монголия, 4 экземпляра; Россия: Алтайская край, Республика Бурятия, Республика Башкортостан, Иркутская область, Челябинская область, Кемеровская область, Республика Хакасия, Краснодарский край, Красноярский край, Омская область, Оренбургская область, Самарская область, Тамбовская область, Республика Тыва, Воронежская область, Забайкалье, 621 экземпляр; Украина, 1 экземпляр.

<http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/speciesdetails.php?family=Miridae&genusid=5729&speciesid=609>

***Myrmecophyes americanus* (Knight, 1959) comb. nov.**

Рис. 21–22, 43, 57, 65.

Anapus americanus Knight, 1959: 421

Исследованный материал: Паратип – самец; США, Юта, Логан, 30.07.1904, сборщик неизвестен. Дополнительно исследованы самец и две самки из типового местонахождения и штата Вайоминг, США.

Комментарий: *Anapus americanus*, описанный в 1959 году из штата Юта (Knight, 1959), – единственный экстрапалеарктический вид рода. Детальное исследование экземпляров этого вида показало, что он не соответствует диагнозу рода *Anapus*, приведенному в данной работе. Характерное строение головы (рис. 21–22), первый членик антенн без большого числа щетинковидных сет, сильно редуцированные надкрылья, сильно суженое в основании брюшко, придающее особям муравьевидный вид и другие характерные признаки внешнего строения, сильно отличают *A. americanus* от палеарктических видов рода. Строение генитального аппарата самцов, прежде всего равномерная склеротизация дистальной части семяпроводного канала и отсутствие мембранозного участка посередине (рис. 41–43) так же однозначно свидетельствует о принадлежности *A. americanus* другому роду. Совокупность упомянутых выше признаков соответствует диагнозу Голарктического рода *Myrmecophyes*, куда *A. americanus* и будет перенесен в таксономической статье, подготовленной по результатам этой работы.

Применение конфокальной микроскопии при изучении эдеагусов

Впервые для изучения особенностей строения гениталий полужесткокрылых была использована конфокальная лазерная сканирующая микроскопия и последующая трехмерная реконструкция. Данный метод был выбран в связи с большим количеством складок в эндосоме, которые затрудняют рассматривание препаратов под обычным светлопольным микроскопом.

В связи со способностью хитина в эдеагусах к автофлюоресценции в ультрафиолете, которое характеризуется высокой интенсивностью и низким уровнем выцветания, данный метод весьма удобен, так как он не требует дополнительной подготовки материала и для него вполне подходят препараты, приготовленные для классических исследований. При этом они выдерживают многократные съемки, не подвергаясь заметному фотовыцветанию и не изменяясь внешне. В случае, если детали строения имеют недостаточную яркость флюоресценции, то возможно использовать специфические к хитину красители, однако у нас такой необходимости не возникало.

Высокое, в первую очередь вертикальное, разрешение конфокальных микроскопов позволяет рассматривать тонкие детали строения, включая их взаимное расположение, прямо сквозь мембраны, которые становятся визуально легко отделимы. При этом исчезает необходимость

разрушения эдеагуса во время изучения, что дает возможность сохранить информацию о пространственном расположении частей, и использовать препарат для дальнейших исследований.

Одной из проблем во время съемок является низкая прозрачность склеротизованных частей, что затрудняет изучение структур, находящихся за ними. Один из вариантов решения этой проблемы – сильное вываривание препаратов для большей прозрачности, но это сильно затруднит использование препарата для световой микроскопии. Другой важной проблемой является необходимость ручной сегментации стеков для трехмерной реконструкции, так как склериты и мембраны имеют схожие уровни флюоресценции и диапазона испускания. Построение трехмерных моделей позволяет изучать строение эдеагуса под любыми ракурсами, что исключает неверные интерпретации строения структур, связанные с малым количеством углов съемок, которые используются в традиционных методах (рис. 107–111), <https://drive.google.com/drive/folders/1c5xbsohNyfybjUJqyiEGL4ScK7IVgatF?usp=sharing>.

Выводы

1. Изучение строения гениталий самцов и самок показало, что форма спикеры и строение дистальной части семяпроводного канала у самцов; форма склеритов задней стенки копулятивной сумки и дорзальной лабиальной пластинки у самок позволяют надежно различать виды.
2. Исследование большого количества экземпляров показало, что многие считавшиеся важными признаки, такие как форма первого членика антенн, окраска головы, второго членика антенн и задних голеней, непригодны для достоверного различения видов.
3. Отсутствие различий во внешнем виде, включая окраску задних голеней и белых сет на наличнике, а также идентичное строение гениталий самцов, позволяют заключить, что *Anapus longicornis* Jakovlev, 1882 является младшим синонимом вида *Anapus pachymerus* (Reuter, 1881).
4. Особенности строения головной капсулы, первого членика антенн, переднеспинки, основания брюшка и генитальных структур самцов и самок однозначно свидетельствуют о том, что *Anapus americanus* Knight, 1959 относится к роду *Myrmecophyes* Fieber, 1870.
5. Конфокальная микроскопия является весьма перспективным методом исследования строения эдегусов мирид.

Иллюстрации и таблица

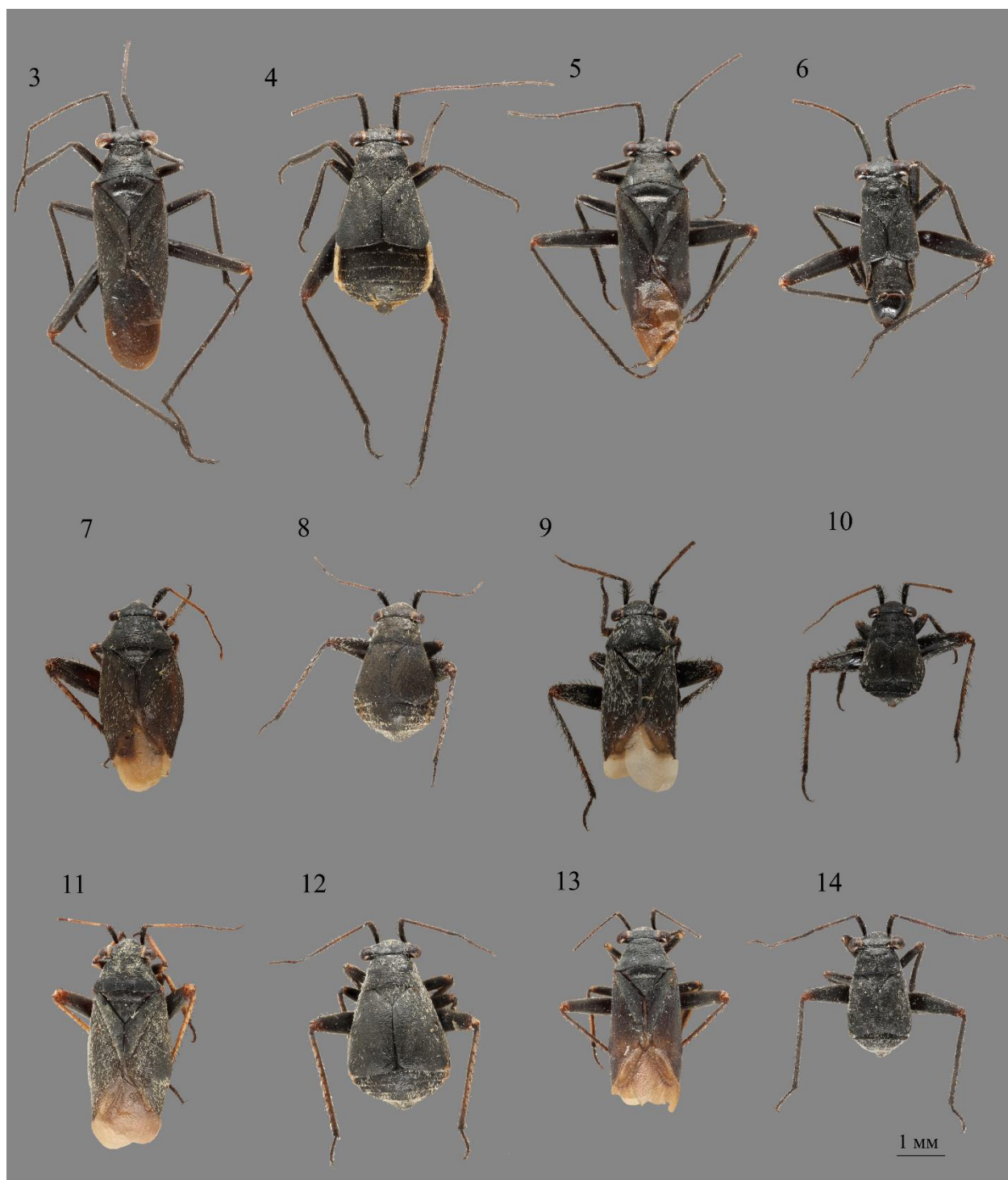


Рис. 3–14. Внешний вид представителей рода *Anapus*. Рис. 3–6. *A. freyi*. Рис. 3–4. Самки. Рис. 5–6. Самцы. Рис. 7–10. *A. kirschbaumi*. Рис. 7–8. Самки. Рис. 9–10. Самцы. Рис. 11–14. *A. rugicollis*. Рис. 11–12. Самки. Рис. 13–14. Самцы.

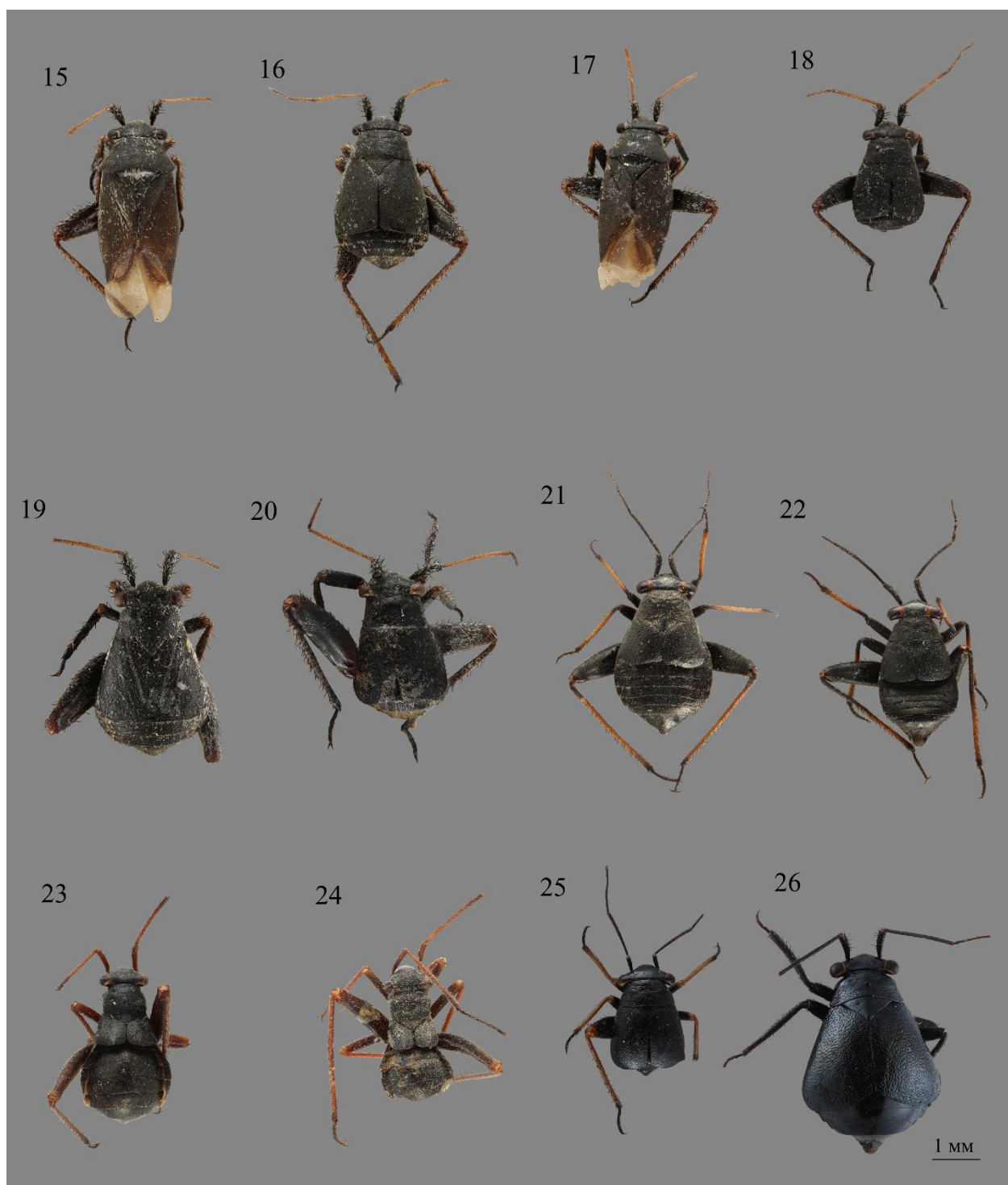


Рис. 15–26. Внешний вид представителей рода *Anapus*, *Barbarosia*, *Myrmecophyes* и *Europicoris*. Рис. 15–20. *A. pachymerus*. Рис. 15–16. Самки. Рис. 17–18. Самцы. Рис. 19. Паралектотип, самка. Рис. 20. Лектотип, самец. Рис. 21–22. *A. dorsalis*. Рис. 21. самка. Рис. 22. самец. Рис. 21–22. *M. americanus*. Рис. 21. Самка. Рис. 22. Самец, паратип. Рис. 23. *B. decalvata*; самец. Рис. 24. *E. nitidus*; самец.

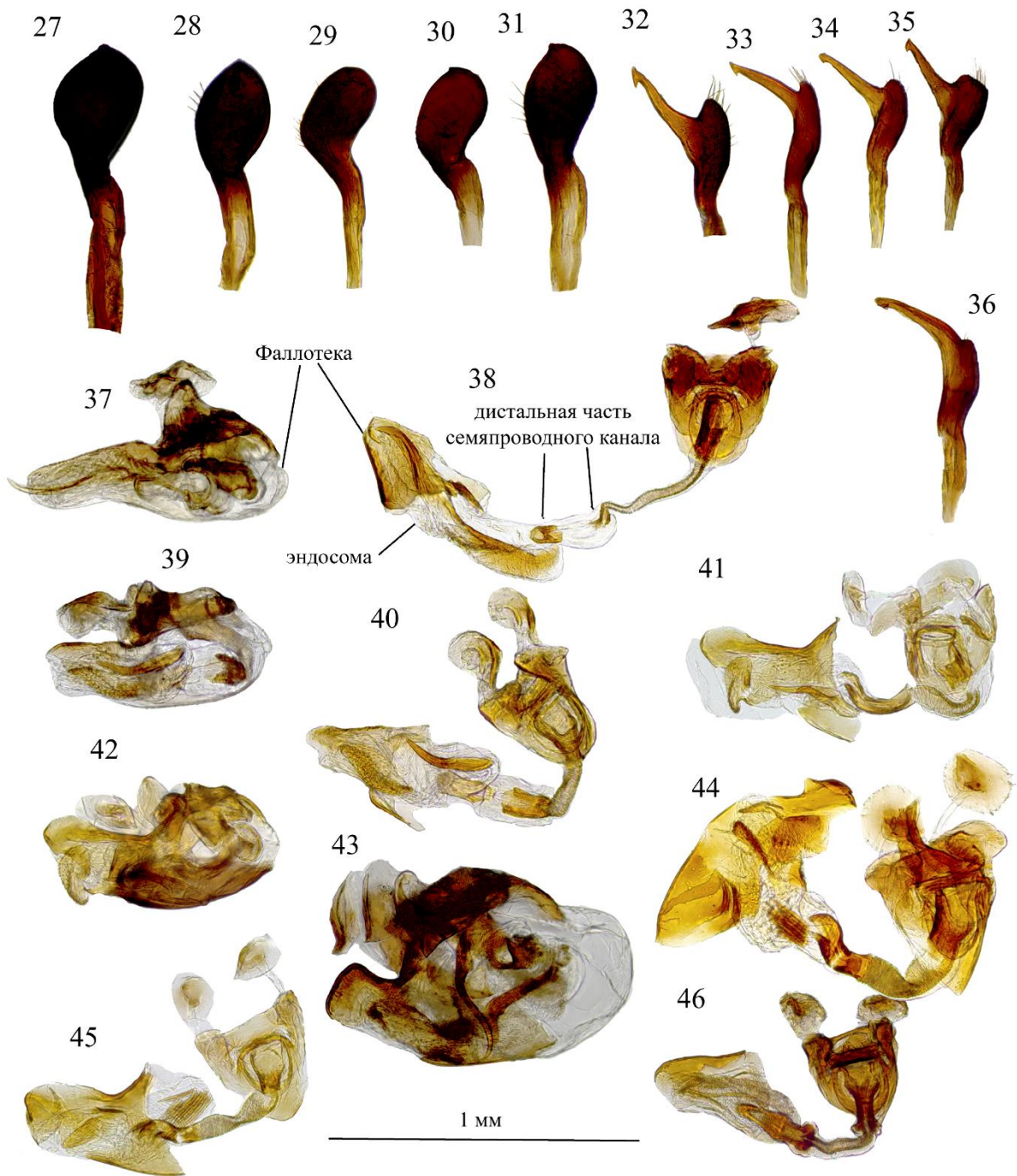


Рис. 27–46. Мужские гениталии представителей рода *Anapus*, *Myrmecophyes* и *Barbarosia*.
 Рис. 27–31. Правые парамеры. Рис. 27. *A. dorsalis*. Рис. 28. *A. freyi*. Рис. 29. *A. kirschbaumi*.
 Рис. 30. *A. pachymerus*. Рис. 31. *A. rugicollis*. Рис. 32–36. Левые парамеры. Рис. 32. *A. dorsalis*.
 Рис. 33. *A. freyi*. Рис. 34. *A. kirschbaumi*. Рис. 35. *A. pachymerus*. Рис. 36. *A. rugicollis*. Рис. 37–
 46. Эдеагусы. Рис. 37–38. *A. freyi*. Рис. 37. Интактный. Рис. 38. С отделенной фаллотекой. Рис. 39–40. *A. kirschbaumi*. Рис. 39. Интактный. Рис. 40. С отделенной фаллотекой. Рис. 41–42. *M. alboornatus*. Рис. 41. С отделенной фаллотекой. Рис. 42. Интактный. Рис. 43. *M. americanus*; интактный. Рис. 44. *L. sahlbergi*; с отделенной фаллотекой. Рис. 45. *L. burmeisteri*; с отделенной фаллотекой. Рис. 46. *B. decalvata*; с отделенной фаллотекой.

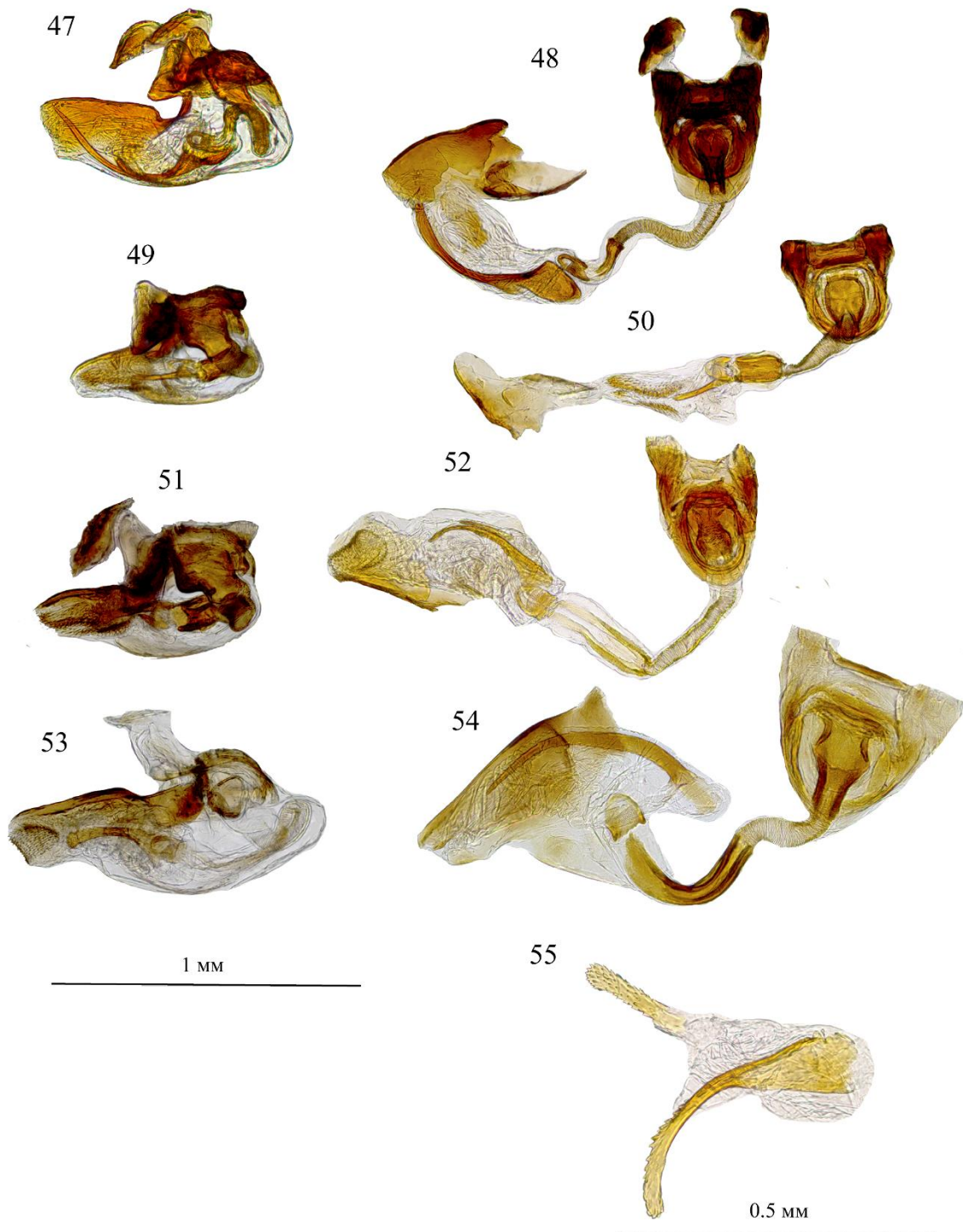


Рис. 47–55. Эдеагусы представителей *Anarus* и *Europicoris*. Рис. 47–48. *A. rugicollis*. Рис. 47. Интактный. Рис. 48. С отделенной фаллотекой. Рис. 49–51. *A. pachymerus*. Рис. 49. Интактный. Рис. 50. С отделенной фаллотекой. Рис. 51. Интактный, лектотип. Рис. 52–53. *A. dorsalis*. Рис. 52. С отделенной фаллотекой. Рис. 53. Интактный. Рис. 54. *E. nitidus*; с отделенной фаллотекой. Рис. 55. *A. dorsalis*; спикеры отдельно, под большим увеличением.

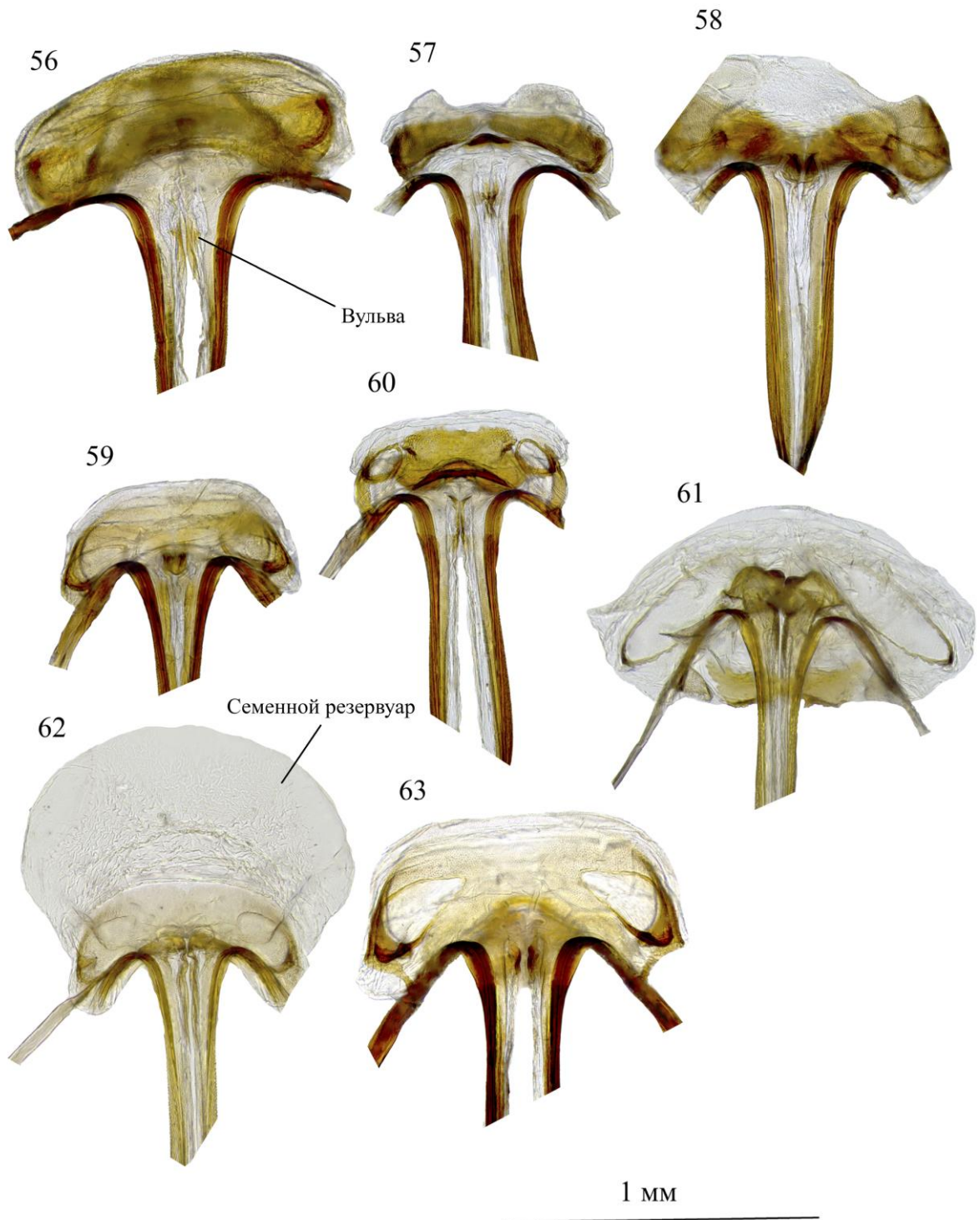


Рис. 56–63. Копулятивная сумка представителей родов *Anarus*, *Labops*, *Barbarosia*, *Myrmecophyes*, *Europicoris*, вид снизу. Рис. 56. *A. dorsalis*. Рис. 57. *A. freyi*. Рис. 58. *A. kirschbaumi*. Рис. 59. *A. pachymerus*. Рис. 60. *A. rugicollis*. Рис. 61. *L. sahlbergi*. Рис. 62. *M. alboornatus*. Рис. 63. *E. nitidus*.

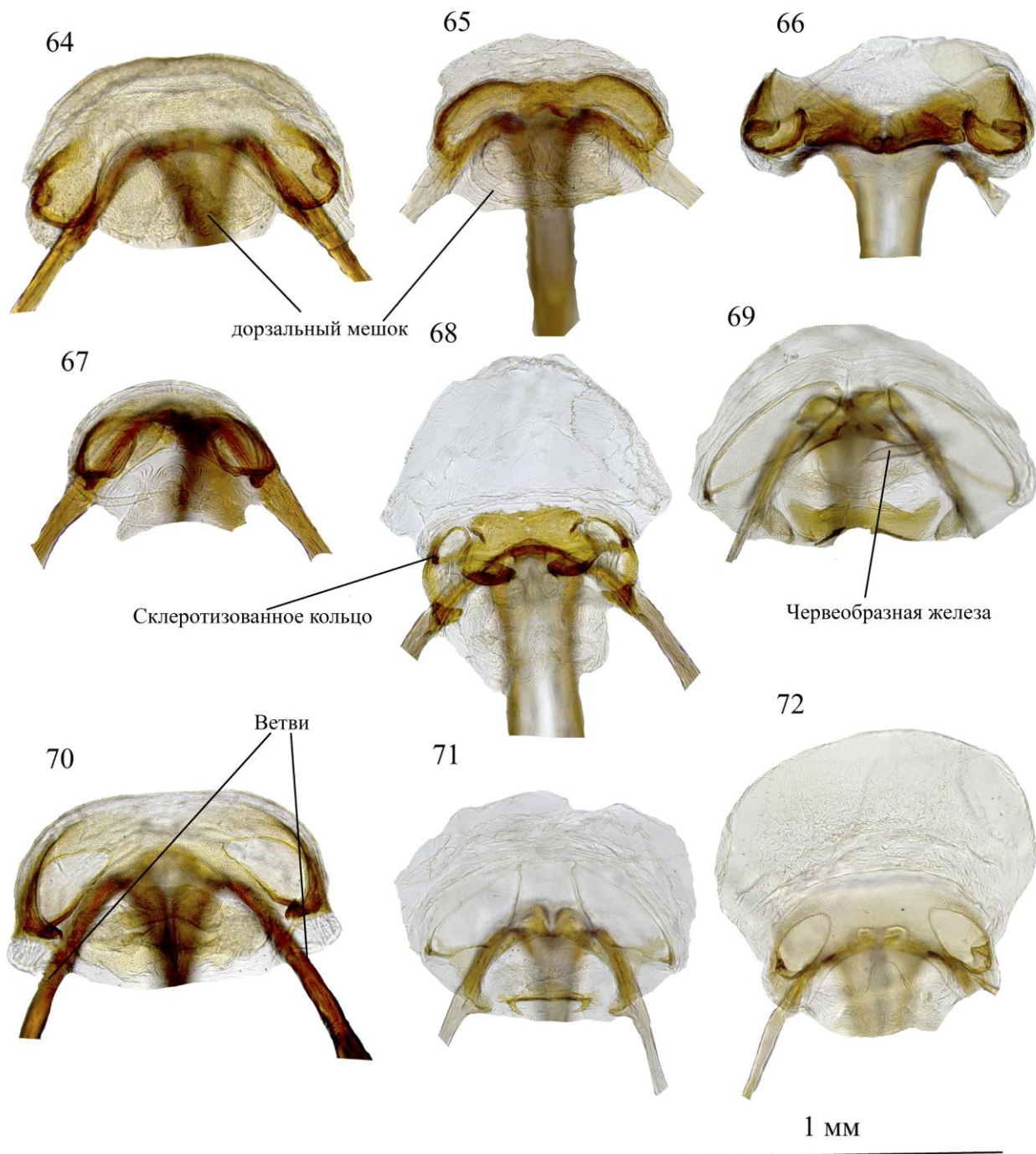


Рис. 64–72. Дорзальная лабиальная пластинка представителей *Anarus*, *Myrmecophyes*, *Europicoris*, *Labops*, вид сверху. Рис. 64. *A. dorsalis*. Рис. 65. *A. freyi*. Рис. 66. *A. kirschbaumi*. Рис. 67. *A. pachymerus*. Рис. 68. *A. rugicollis*. Рис. 69. *L. sahlbergi*. Рис. 70. *E. nitidus*. Рис. 71. *L. burmeisteri*. Рис. 72. *M. alboornatus*.

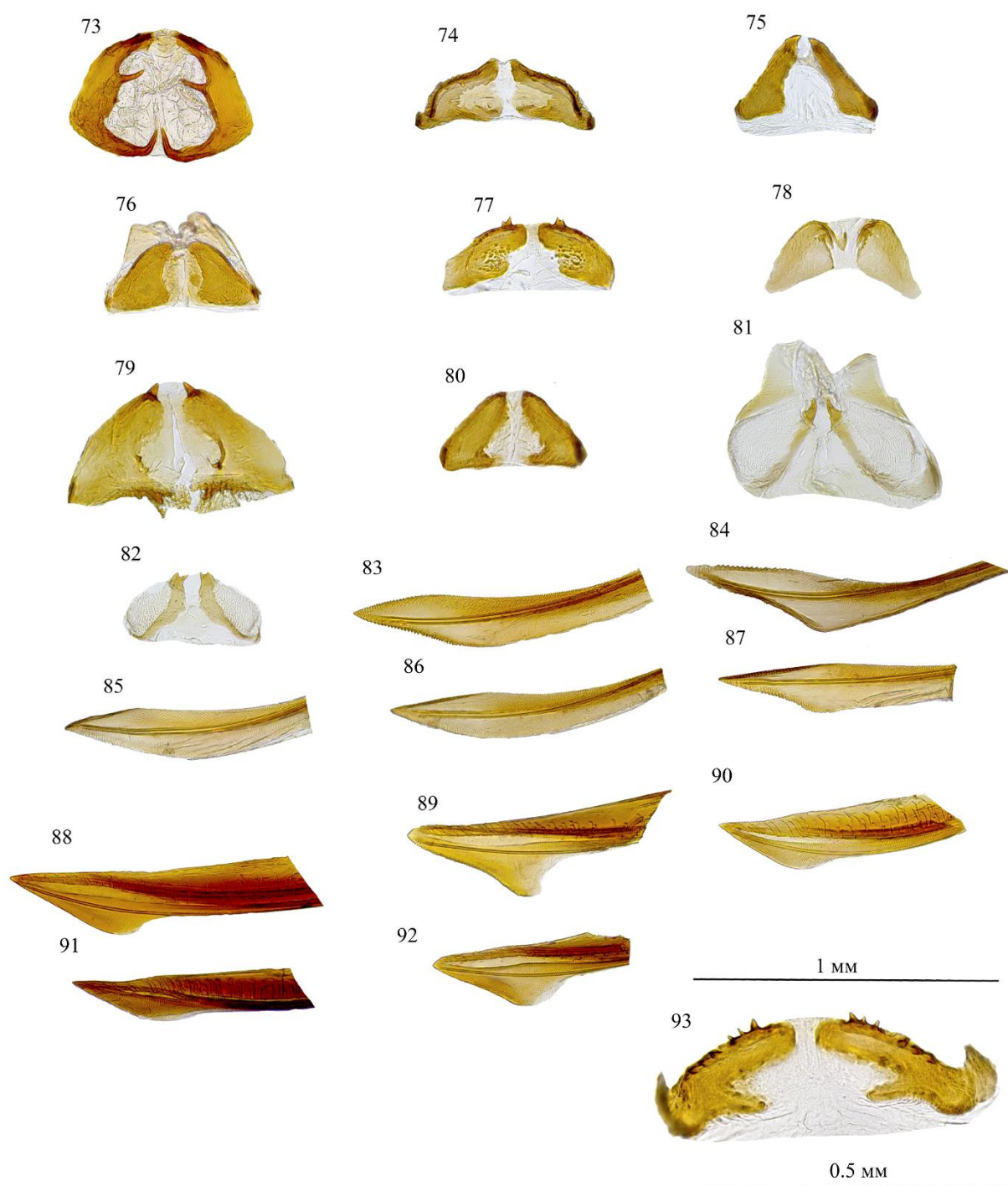


Рис. 73–93. Гениталии самок представителей *Anarus*, *Labops*, *Barbarosia*, *Myrmecophyes*.
 Рис. 73–82. Склериты задней стенки копулятивной сумки. Рис. 73. *A. dorsalis*. Рис. 74. *A. freyi*. Рис. 75. *A. kirschbaumi*. Рис. 76. *A. pachymerus*. Рис. 77. *A. rugicollis*. Рис. 78. *M. alboornatus*. Рис. 79. *E. nitidus*. Рис. 80. *B. decalvata*. Рис. 81. *L. sahlbergi*. Рис. 82. *L. burmeisteri*. Рис. 83–87. Вторые гонапофизы, вершины. Рис. 83. *A. dorsalis*. Рис. 84. *A. freyi*.
 Рис. 85. *A. kirschbaumi*. Рис. 86. *A. pachymerus*. Рис. 87. *A. rugicollis*. Рис. 88–92. Первые гонапофизы, вершины. Рис. 88. *A. dorsalis*. Рис. 89. *A. freyi*. Рис. 90. *A. kirschbaumi*. Рис. 91. *A. pachymerus*. Рис. 92. *A. rugicollis*. Рис. 93. *A. rugicollis*; склериты задней стенки копулятивной сумки под большим увеличением.

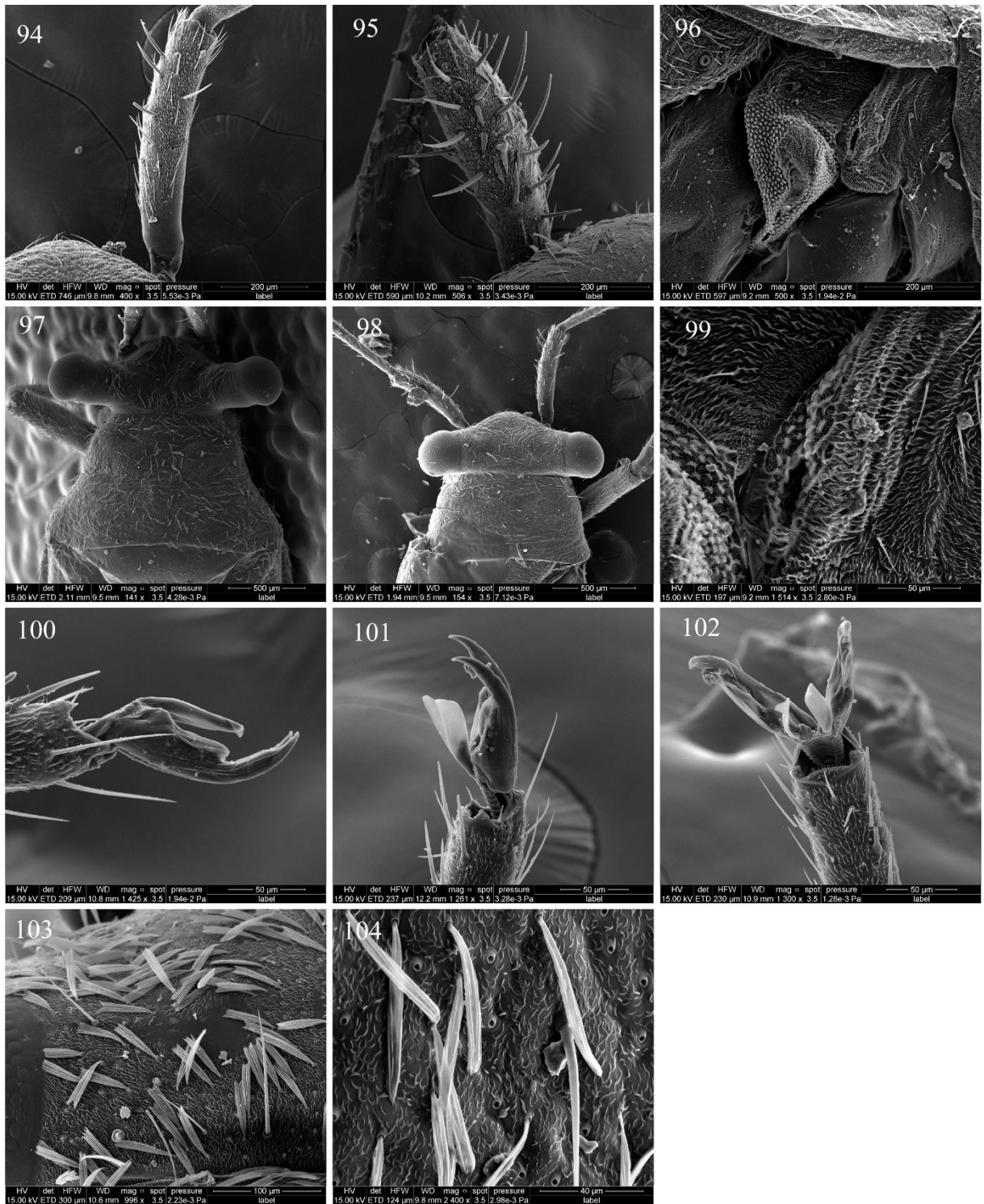


Рис. 94–104. СЭМ фотографии представителей *Anarus* и *Labops*. Рис. 94. *A. dorsalis*; первый членок антенн. Рис. 95. *A. kirschbaumi*; первый членок антенн. Рис. 96. *A. dorsalis*; испарительная площадка пахучей железы. Рис. 97. *L. sahlbergi*; голова, вид сверху. Рис. 98. *A. dorsalis*; голова, вид сверху. Рис. 99. *A. dorsalis*; стенторакальное дыхальце. Рис. 100. *A. dorsalis*; претарзус, вид сбоку. Рис. 101. *A. kirschbaumi*; претарзус вид сбоку. Рис. 102. *A. kirschbaumi*; претарзус, вид снизу. Рис. 103. *A. kirschbaumi*; форма чешуек. Рис. 104. *A. rugicollis*; форма чешуек.



Рис. 105. Карта распространения *A. kirschbaumi* и *A. pachymerus*.

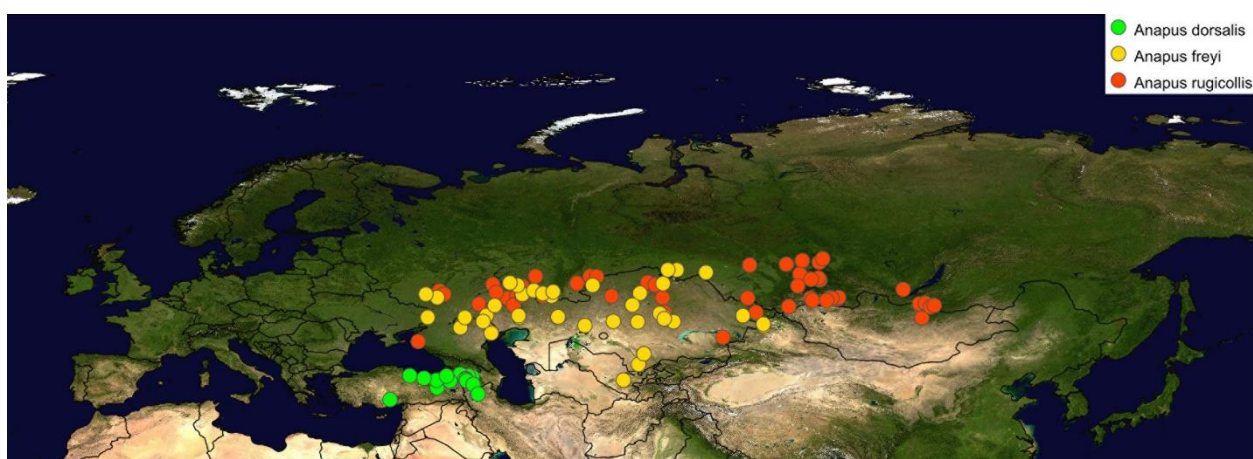


Рис. 106. Карта распространения *A. dorsalis*, *A. freyi*, *A. rugicollis*.

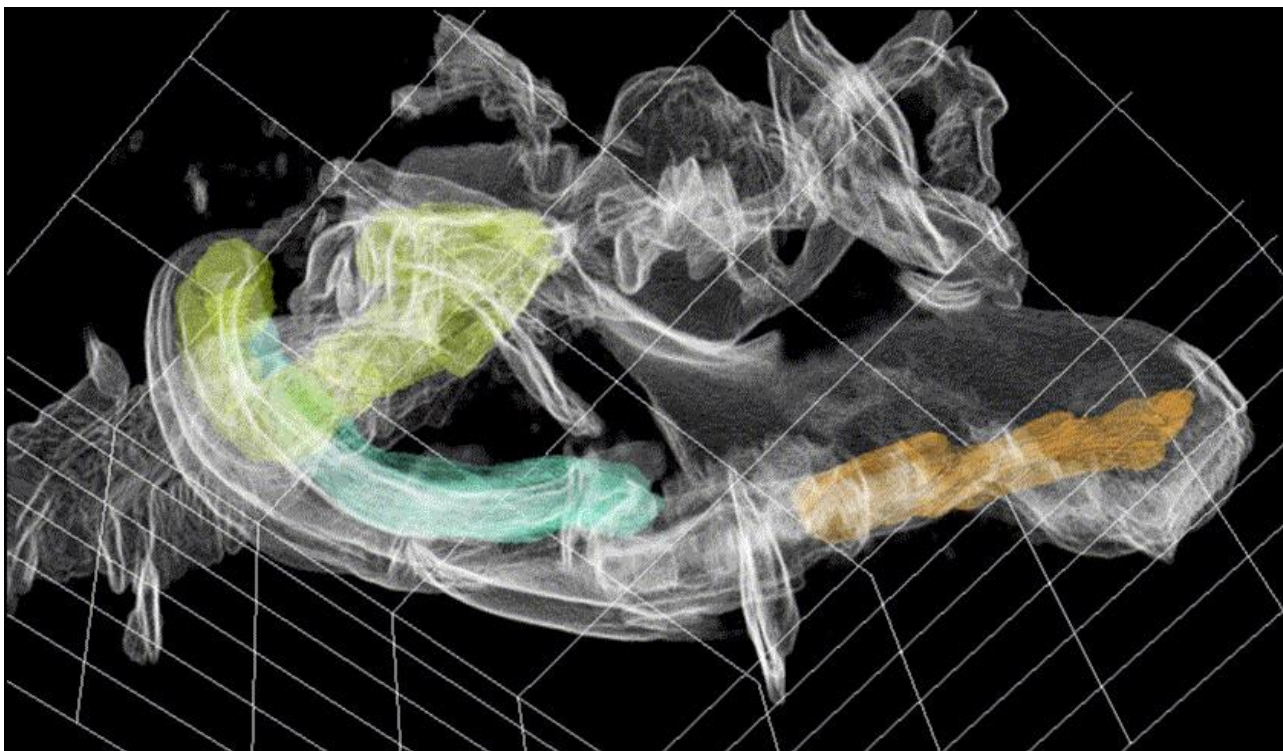


Рис. 107. *Anapus dorsalis*, фотография трехмерной реконструкции, голубым выделена дистальная часть семяпроводного канала, желто-зеленым – остальная часть канала, оранжевым показаны спиккулы.

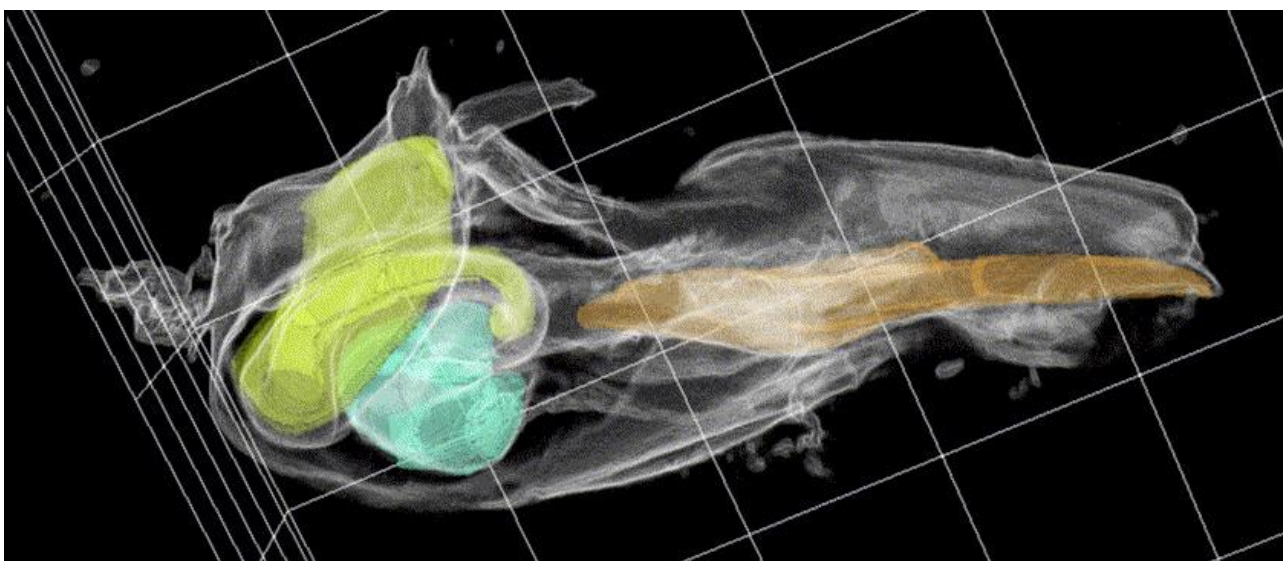


Рис. 108. *Anapus freyi*, фотография трехмерной реконструкции, голубым выделена дистальная часть семяпроводного канала, желто-зеленым – остальная часть канала, оранжевым показана спиккула.

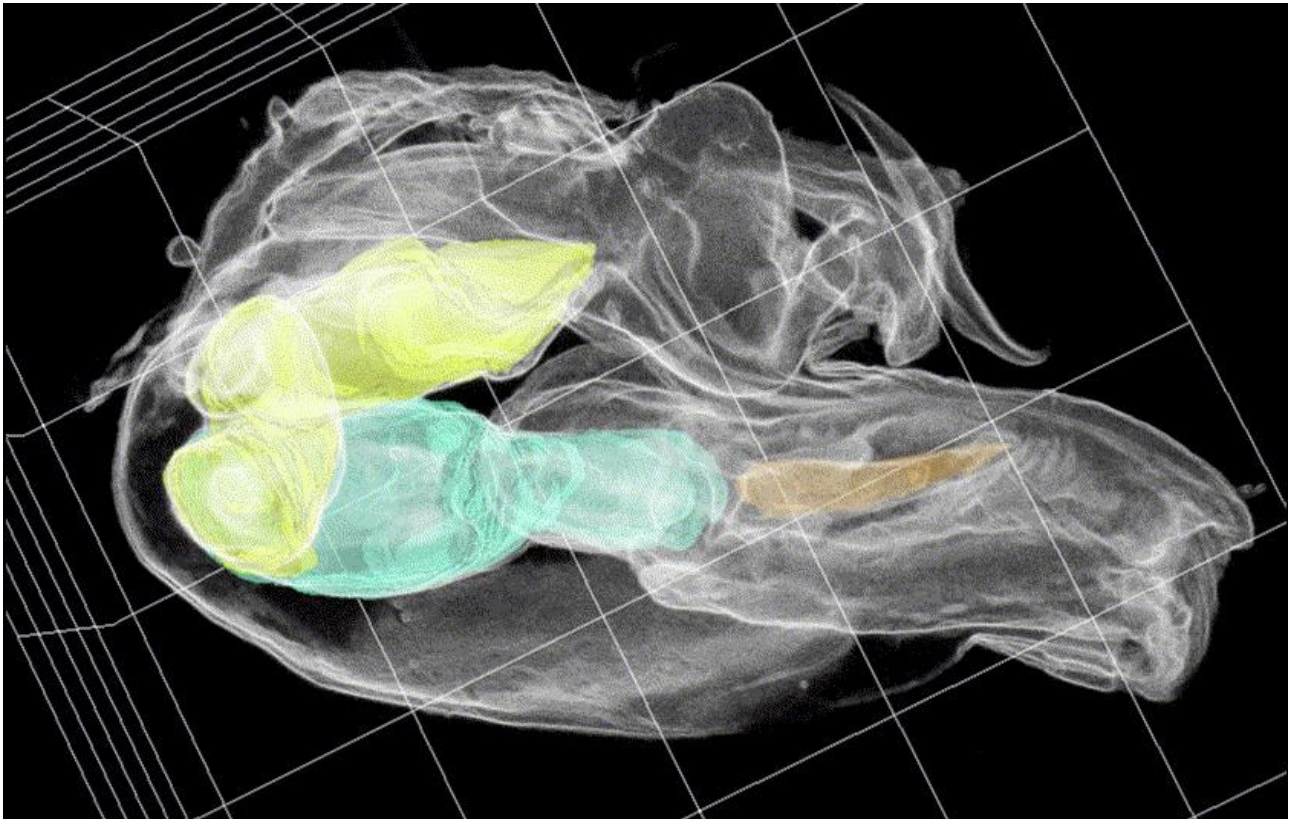


Рис. 109. *Anapus kirschbaumi*, фотография трехмерной реконструкции, голубым выделена дистальная часть семяпроводного канала, желто-зеленым – остальная часть канала, оранжевым показана спикула.

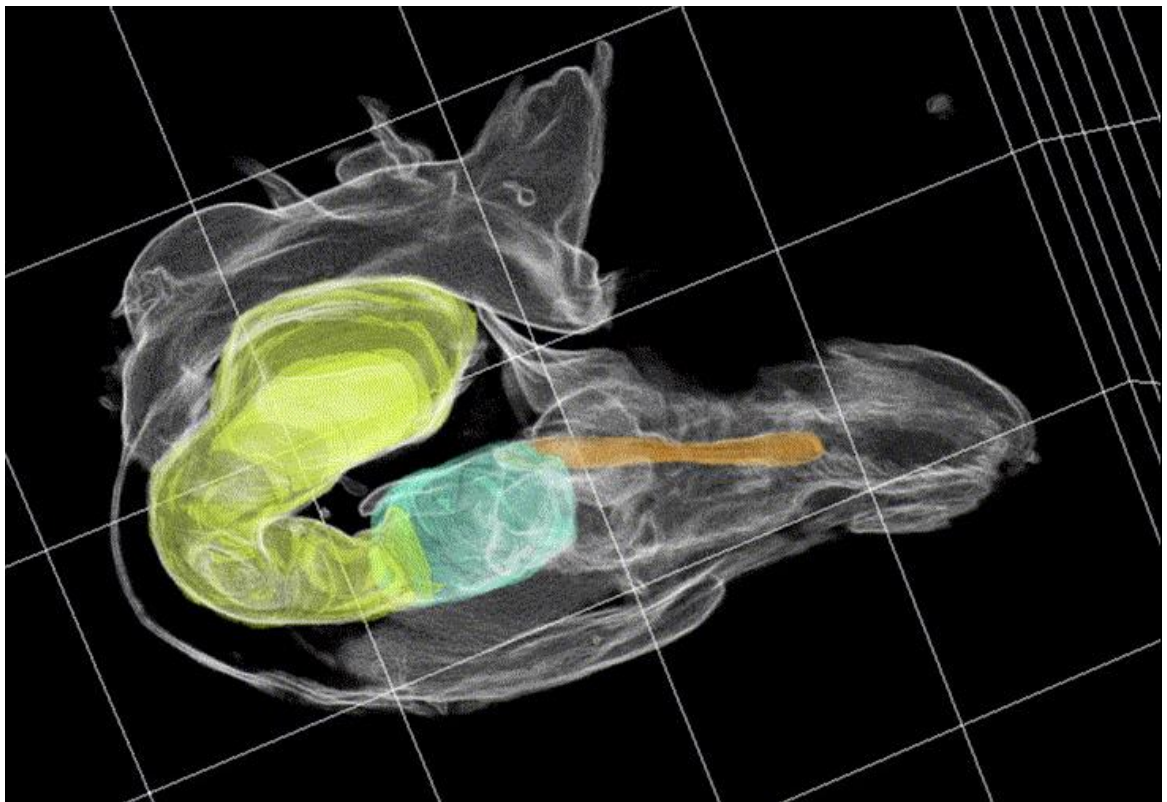


Рис. 110. *Anapus pachymerus*, фотография трехмерной реконструкции, голубым выделена дистальная часть семяпроводного канала, желто-зеленым – остальная часть канала, оранжевым показана спикула.

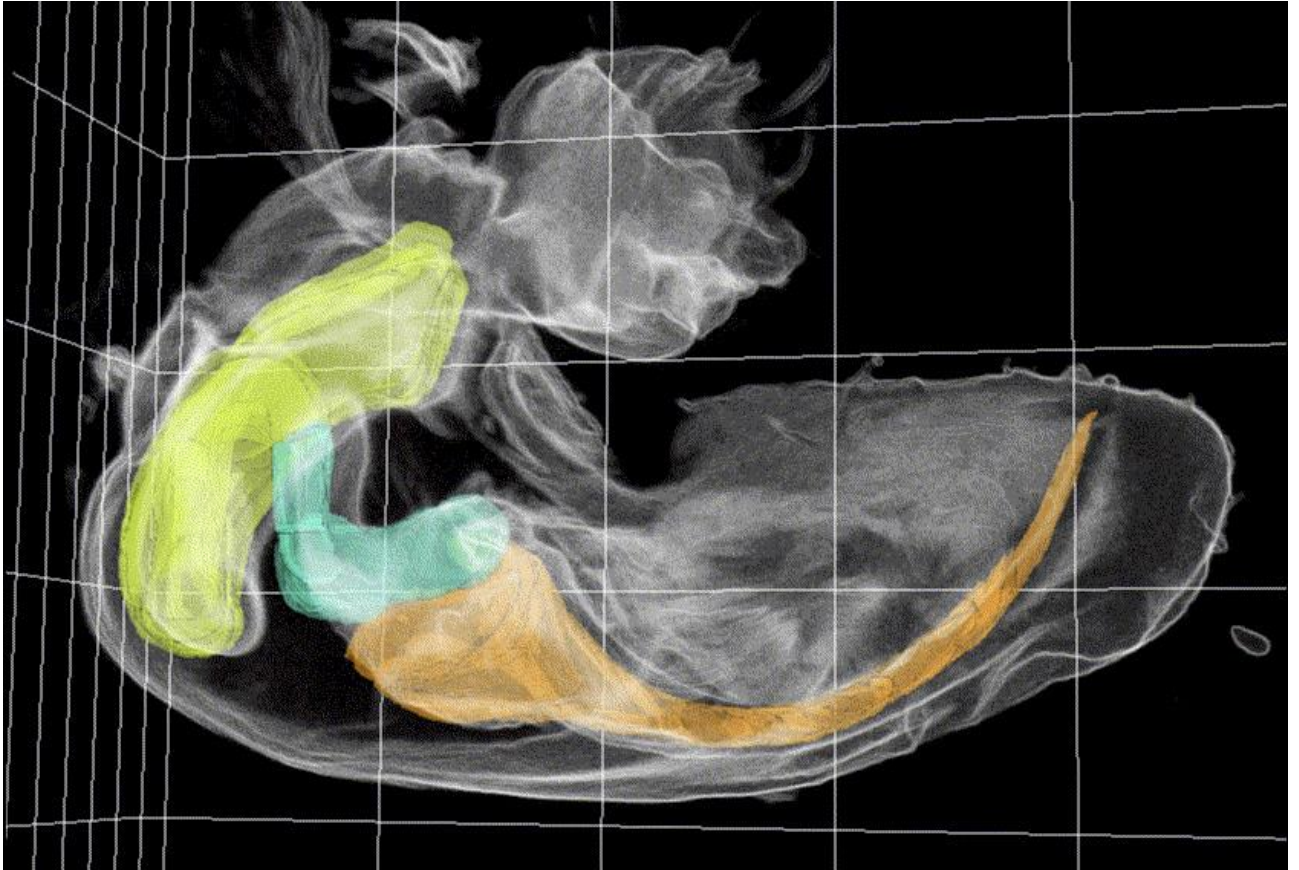


Рис. 111. *Anapus rugicollis*, фотография трехмерной реконструкции, голубым выделена дистальная часть семяпроводного канала, желто-зеленым – остальная часть канала, оранжевым показана спикула.

Таблица 1. Промеры (мм). Сокращения: Кун–Нал – расстояние между вершиной наличника и кунеуса при виде сверху (дорсально), АнтЧленик1 – АнтЧленик2 – первые и вторые антеннальные членики соответственно, SD – Стандартное отклонение, кор. – короткокрылая форма, длин. – длиннокрылая форма.

Вид		Длина					Ширина		
		Тело	Кун-Нал	Переднеспи-нка	Ант.Членик 1	Ант.Членик 2	Голова	Темя	Переднеспи-нка
<i>Anapus dorsalis</i>									
♀, кор. (n=5)	Среднее	3.5	1.9	0.6	0.6	1.0	1.0	0.7	1.2
	SD	0.2	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0
	Макс.	3.9	2.0	0.6	0.6	1.1	1.1	0.8	1.3
	Мин.	3.2	1.8	0.5	0.5	0.9	0.9	0.7	1.1
	Размах	0.7	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	0.1	0.1
♂, кор. (n=5)	Среднее	2.9	1.7	0.5	0.7	1.2	1.2	0.6	1.1
	SD	0.1	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0
	Макс.	3.0	1.9	0.5	0.8	1.3	1.3	0.6	1.1
	Мин.	2.8	1.6	0.5	0.6	1.1	1.1	0.6	1.0
	Размах	0.2	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
<i>Anapus freyi</i>									
♀, длин. (n=5)	Среднее	5.2	4.2	0.7	0.7	1.4	1.4	0.7	1.6
	SD	0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Макс.	5.5	4.4	0.8	0.8	1.5	1.5	0.8	1.7
	Мин.	4.9	4.0	0.7	0.7	1.4	1.4	0.7	1.5
	Размах	0.6	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
♂, длин. (n=5)	Среднее	3.7	0.7	0.8	1.6	1.6	0.6	1.3	0.1
	SD	0.2	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1	0.0
	Макс.	3.9	0.8	0.9	1.8	1.8	0.7	1.5	0.1
	Мин.	3.4	0.7	0.8	1.5	1.5	0.6	1.2	0.1
	Размах	0.5	0.1	0.2	0.3	0.3	0.1	0.2	0.0
♀, кор. (n=5)	Среднее	3.9	2.6	0.7	0.8	1.4	1.4	0.8	1.2
	SD	0.3	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1
	Макс.	4.3	2.9	0.8	1.0	1.6	1.6	0.8	1.4
	Мин.	3.4	2.3	0.6	0.7	1.2	1.2	0.7	1.1
	Размах	0.9	0.6	0.2	0.3	0.5	0.5	0.1	0.3
♂, кор. (n=5)	Среднее	3.4	2.1	0.6	0.8	1.7	1.7	0.6	1.0
	SD	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0
	Макс.	3.6	2.3	0.7	0.9	1.9	1.9	0.7	1.1
	Мин.	3.1	2.0	0.6	0.7	1.6	1.6	0.6	1.0

	Размах	0.5	0.3	0.1	0.2	0.4	0.4	0.1	0.1
<i>Anapus kirschbaumi</i>									
♀, длин. (n=5)	Среднее	3.6	3.1	0.6	0.5	0.9	0.9	0.7	1.4
	SD	0.4	0.5	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1
	Макс.	4.0	3.5	0.7	0.5	1.0	1.0	0.8	1.6
	Мин.	3.2	2.2	0.5	0.5	0.8	0.8	0.6	1.2
	Размах	0.8	1.3	0.2	0.0	0.2	0.2	0.2	0.4
♂, длин. (n=5)	Среднее	3.6	3.0	0.6	0.5	1.0	1.0	0.7	1.3
	SD	0.2	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1
	Макс.	3.9	3.3	0.6	0.6	1.2	1.2	0.8	1.4
	Мин.	3.4	2.6	0.6	0.5	0.9	0.9	0.6	1.2
	Размах	0.5	0.7	0.1	0.1	0.3	0.3	0.2	0.2
♀, кор. (n=5)	Среднее	3.0	2.0	0.5	0.5	0.8	0.8	0.7	1.1
	SD	0.3	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
	Макс.	3.4	2.2	0.5	0.5	0.9	0.9	0.8	1.3
	Мин.	2.7	1.9	0.5	0.5	0.8	0.8	0.7	1.0
	Размах	0.7	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	0.3
♂, кор. (n=5)	Среднее	2.2	1.6	0.5	0.5	0.9	0.9	0.6	1.0
	SD	0.2	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1
	Макс.	2.5	1.9	0.5	0.5	1.0	1.0	0.7	1.1
	Мин.	1.9	1.4	0.4	0.4	0.9	0.9	0.5	0.8
	Размах	0.6	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3
<i>Anapus pachymerus</i>									
♀, длин. (n=5)	Среднее	3.9	3.4	0.6	0.5	1.0	1.0	0.8	1.5
	SD	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1
	Макс.	4.0	3.5	0.7	0.7	1.1	1.1	0.8	1.6
	Мин.	3.5	3.2	0.6	0.5	0.9	0.9	0.8	1.4
	Размах	0.5	0.3	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2
♂, длин. (n=5)	Среднее	3.4	3.1	0.6	0.5	1.1	1.1	0.7	1.3
	SD	0.2	0.2	0.0	0.0	0.5	0.5	0.0	0.1
	Макс.	3.6	3.2	0.6	0.5	1.1	1.1	0.8	1.4
	Мин.	3.1	2.8	0.6	0.4	1.0	1.0	0.7	1.2
	Размах	0.5	0.4	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2
♀, кор. (n=5)	Среднее	3.0	2.4	0.5	0.5	1.0	1.0	0.8	1.2
	SD	1.4	0.6	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1
	Макс.	3.1	3.5	0.7	0.6	1.1	1.1	0.9	1.4
	Мин.	2.9	2.1	0.5	0.5	1.0	1.0	0.7	1.1
	Размах	0.2	1.4	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3

♂, кор. (n=5)	Среднее	2.6	2.0	0.5	0.5	1.1	1.1	0.8	1.1
	SD	0.3	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0
	Макс.	3.1	2.3	0.6	0.6	1.2	1.2	0.9	1.2
	Мин.	2.2	1.7	0.5	0.5	1.0	1.0	0.7	1.1
	Размах	0.9	0.6	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1
<i>Anapus rugicollis</i>									
♀, длин. (n=5)	Среднее	4.4	3.6	0.7	0.5	1.1	1.1	0.7	1.5
	SD	0.2	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.1
	Макс.	4.7	3.9	0.8	0.6	1.4	1.4	0.8	1.6
	Мин.	4.2	3.2	0.7	0.5	1.0	1.0	0.7	1.4
	Размах	0.5	0.7	0.1	0.1	0.4	0.4	0.0	0.1
♂, длин. (n=5)	Среднее	3.8	3.2	0.7	0.5	1.1	1.1	0.7	1.4
	SD	0.5	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1
	Макс.	4.5	3.8	0.7	0.6	1.3	1.3	0.8	1.6
	Мин.	3.3	2.9	0.6	0.5	0.9	0.9	0.6	1.3
	Размах	1.2	0.9	0.1	0.2	0.4	0.4	0.1	0.3
♀, кор. (n=5)	Среднее	3.5	2.8	0.7	0.6	1.2	1.2	0.8	1.3
	SD	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1
	Макс.	3.8	2.8	0.7	0.7	1.4	1.4	0.9	1.4
	Мин.	3.4	2.7	0.6	0.5	1.1	1.1	0.8	1.2
	Размах	0.4	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2
♂, кор. (n=5)	Среднее	2.4	2.0	0.5	0.5	1.2	1.2	0.7	1.0
	SD	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0
	Макс.	2.4	2.1	0.6	0.6	1.3	1.3	0.7	1.1
	Мин.	2.3	1.9	0.5	0.5	1.1	1.1	0.7	1.0
	Размах	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1
<i>Myrmecophyes americanus</i>									
♀, кор. (n=2)	Среднее	3.3	1.5	0.6	0.7	1.5	1.5	0.6	0.9
	SD	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0
	Макс.	3.3	1.5	0.6	0.7	1.6	1.6	0.6	0.9
	Мин.	3.2	1.5	0.5	0.6	1.4	1.4	0.6	0.9
	Размах	0.1	0.0	0.1	0.1	0.2	0.2	0.0	0.0
♂, кор. (n=2)	Среднее	3.1	1.8	0.5	0.7	1.7	1.7	0.6	0.8
	SD	0.2	0.2	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1
	Макс.	3.1	1.8	0.5	0.7	1.7	1.7	0.6	0.8
	Мин.	3.1	1.7	0.5	0.7	1.6	1.6	0.5	0.8
	Размах	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Константинову Федору Владимировичу за всестороннюю помощь в проведении исследовательской работы и советы. Автор благодарит всех людей, внесших неоценимый вклад в освоении лазерной конфокальной сканирующей микроскопии: К. А. Бенкину, П. А. Зыкину, Н. А. Костину. Также автор выражает признательность специалисту по СЭМ А. А. Миролубову.

В ходе этого исследования было использовано оборудование ресурсных центров «Микроскопии и микроанализа», «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и «Хромас» Научного парка СПбГУ, а также центра коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН.

Данная работа была проведена при поддержке гранта РФФИ №19-04-00662. «Эволюция Miridae (Insecta: Hemiptera): от филогенетических реконструкций к анализу сопряженной эволюции с растениями» (руководитель Ф. В. Константинов).

Список литературы

- Кержнер, И. М. 1964. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые, или клопы. Определитель насекомых европейской части СССР т. 1: 655–845.
- Кержнер, И. М. 1962. Материалы по систематике слепняков (Hemiptera, Miridae) фауны СССР. Энтомологическое обозрение 41: 372–387.
- Кержнер, И. М. 1970. Новые и малоизвестные слепняки из СССР и Монголии. Энтомологическое обозрение 49: 634–635.
- Сахаров, Н. Л. 1947. Вредные насекомые Нижнего Поволжья. Саратов: ОГИЗ, – 424 с
- Яковлев, В. Е. 1875. Hemiptera Heteroptera Астраханского края. Bulletin de la Societe des Naturalistes de Moscou 49(3): 145–174.
- Яковлев, В. Е. 1877. Новые клопы Hemiptera Heteroptera астраханской фауны. Второе дополнение. Bulletin de la Societe des Naturalistes de Moscou 52(2): 269–300.
- Яковлев, В. Е. 1882. Распространение фауны полужесткокрылых в России и прилежащих странах. IX. Bulletin de la Societe des Naturalistes de Moscou 56(4): 345–371.
- Carvalho, J. C. M. 1952. On the major classification of the Miridae (Hemiptera). (With keys to subfamilies and tribes and a catalogue of the world genera). Anais da Academia Brasileira de Ciências 24: 31–110.
- Carvalho, J. C. M. 1976. Analecta Miridologica: Concerning changes of taxonomic positions of some genera and species (Hemiptera). Revista Brasileira de Biologia 36: 49–59.
- Cassis, G. & Schuh R. T. 2012. Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). Annual Review of Entomology 57: 377–404.
- Costa, A. 1853. Cimicum Regni Neapolitani Centuria tertia et quartae fragmentum. Napoli. 77 (73) pp., 2 pls. (Preprint from 1855, Atti R. Inst. Incorrag. Sci. Nat. Napoli 8: 225–299)
- Davis, N. T. 1955. Morphology of the female organs of reproduction in the Miridae (Hemiptera). Annals of the Entomological Society of America 48(3), 132–150.
- Fieber, F. X. 1864. Neuere Entdeckungen in europäischen Hemipteren. Wiener entomologische Monatschrift 8: 65–86, 205–236, 321–336.
- Hahn, C. W. 1833. Die wanzenartigen Insecten, 1: 119-236. C. H. Zeh. Nürnberg.
- Henry, T. J. 2009. Biodiversity of Heteroptera, pp, 223–254 pp In: Foottit R, Adler P (Eds) Insect Biodiversity: Science and Society.
- Horvath, G. 1884. Diagnoses Hemipterorum. Termeszetráji Füzetek 8: 9–15, 315–320.
- Horvath, G. 1904. Insecta Heptapotamica a D. D. Almasy et Stummer-Traunfels collecta. I. Hemiptera. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici.

- Kelton, L. A. 1959. Male genitalia as taxonomic characters in the Miridae (Hemiptera). *Canadian Entomologist*, suppl. 11: 72 pp.
- Kerzhner, I. M. 1996. On type specimens of some Palaearctic Miridae in the Hungarian Museum of Natural History (Heteroptera). *Zoosystematica Rossica* 5: 99–102.
- Kerzhner, I. M. & Konstantinov, F.V. (1999) Structure of the aedeagus in Miridae (Heteroptera) and its bearing to suprageneric classification. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 63, 117–137
- Kirkaldy, G. W. 1902. Hemiptera. Fauna Hawaiiensis. Vol. III, Part II. Cambridge University Press. pp. 93–174, pls. 4, 5.
- Kirkaldy, G. W. 1906a. List of the genera of the pagiopodous Hemiptera-Heteroptera, with their type species from 1758 to 1904 and also of the aquatic and semi-aquatic Trochalopoda. *Transactions of the American Entomological Society* 32: 117–156, 156a–156b.
- Kirkaldy, G. W. 1906b. Notes on the classification and nomenclature of the hemipterous superfamily Miroidea. *Canadian Entomologist* 38: 369–376.
- Knight, H. H. 1923. The Miridae. In: Britton, W. The Hemiptera, or sucking insects of Connecticut. *Bulletin Connecticut Geol & Natural History Survey* 34: 422–658.
- Knight, H. H. 1941. The plant bugs, or Miridae of Illinois. *Bull. Ill. Nat. Hist. Surv.*, 22: 1–234.
- Knight, H. H. 1959. New genera and species of North American Miridae (Hemiptera). *Iowa State College Journal of Science* 33: 421–426.
- Knight, H. H. 1968. Taxonomic review: Miridae of the Nevada test site and the western United States. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 9: 282pp.
- Konstantinov, F. V. 2003. Male genitalia in Miridae (Heteroptera) and their significance for suprageneric classification of the family. Part I: general review, Isometopinae and Psallopinae. *Belgian Journal of Entomology* 5, 3–36.
- Reuter, O. M. 1875. Genera Cimicidarum Europae. Bihang till Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Forhandlingar 3(1): 1–66.
- Reuter, O. M. 1879. Diagnoses Hemipterorum novorum. Öfversigt af Finska Vetenskaps societetens Förhandlingar 21: 30–41.
- Reuter, O. M. 1881. *Analecta Hemipterologica*. Zur Artenkenntnis, Synonymie und geographischen Verbreitung der palaerktischen Heteropteren. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 25: 155–196.
- Reuter, O. M. 1883. Hemiptera Gymnocerata Europae. Hémiptères Gymnocérates d'Europe, du bassin de la Méditerranée et de l'Asie Russe. III. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae* 13: 313–496, 5 pls. (1884).
- Reuter, O. M. 1890. Adnotationes Hemipterologicae. *Revue d'Entomologie*, Caen 9: 248–254. *Corrigenda* 10: 27 (1891).
- Reuter, O. M. 1891. Hemiptera Gymnocerata Europae. Hémiptères Gymnocérates d'Europe du bassin de la Méditerranée et de l'Asie Russe. Tome IV. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae* 23(1): 1–179, 6 pls.
- Reuter, O. M. 1904. Capsidae palaearticae novae et minus cognitae descriptae. Öfversigt af Finska Vetenskaps societetens Förhandlingar 46(14): 18 pp.

- Reuter, O. M. 1910. Neue Beiträge zur Phylogenie und Systematik der Miriden nebst einleitenden Bemerkungen über die Phylogenie der Heteropteren-Familien. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae*, vol. 37.
- Sahlberg, J. 1878. Bidrag till Nordvestra Sibiriens Insektfauna, Hemiptera-Heteroptera. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 16: 1–39.
- Schuh, R. T. 1995a. Plant Bugs of the World (Insecta: Heteroptera: Miridae). Systematic Catalog, Distributions, Host List, and Bibliography. New York: New York Entomology Society 1329 pp.56
- Schuh, R. T. 1975b. The structure, distribution, and taxonomic importance of trichobothria in the Miridae (Hemiptera). *American Museum Novitates* 2585: 26 p.
- Schuh, R. T. 1976. Pretarsal structure in the Miridae (Hemiptera) with a cladistic analysis of relationships within the family. *American Museum Novitates* 2601: 39 p.
- Seidenstucker, G. 1959. Heteroptera aus Anatolien II. *Revue de la Faculte des Sciences de l'Universite d'Istanbul (B)* 23: 119–129.
- Slater JAS. 1950. An Investigation of the female genitalia as taxonomic characters in the Miridae (Heteroptera). *Iowa State College Journal of Science* 25: 1–81.
- Stål, C. 1858. Beitrag zur Hemipteren-Fauna Sibiriens und des Russischen Nord-Amerika. *Stettiner Entomologische Zeitung* 19: 175–198.
- Thomson, C. G. 1871. Sverige fauna arter af gruppen Capsina. *Opuscula Entomology*, 4: 410–452.
- Van Duzee, E. P. 1916. Synoptical keys to the genera of North American Miridae. *University California Publications in Entomology, Technical Bulletin* 1: 199–216.
- Van Duzee, E. P. 1917. Catalogue of the Hemiptera of America north of Mexico excepting the Aphidiinae, Coccinae and Aleurodinae. *California University Publication Entomology*, 2, 902 p.
- Wagner, E., 1955. Bemerkungen zum System der Miridae (Hem. Het.). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N. F. 2: 230–242
- Wagner, E. 1961. Unterordnung: Ungleichflugler, Wanzen, Heteroptera (Hemiptera). *Die Tierwelt Mitteleuropas* 4: 1–173.
- Wagner, E. 1974. Die Miridae Hahn, 1831, des Mittelmeerraumes und der Makaronesischen Inseln (Hemiptera, Heteroptera). Teil 2. *Entomologische Abhandlungen* 39 Suppl. ii+421 pp.
- Wagner, E. and Weber H. H. 1964. Héteroptères Miridae. *Faune de France* 67: 1–592.
- Wheeler, A. G. 2000. Plant bugs (Miridae) as plant pests. *Heteroptera of Economic Importance*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 37–83.
- Wheeler, Q. D. & Wheeler, A. G. 1994. Mycophagous Miridae? Associations of Cylapinae (Heteroptera) with pyrenomycete fungi (Euscomycetes: Xylariaceae). *Journal of the New York Entomological Society*, 102(1), 114–117.