

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ (НЕТЕРОПТЕРА,
MIRIDAE): ПОДСЕМ. ORTHOTYLINAE,
ТРИБЫ HALTICINI И ORTHOTYLINI**

© 2021 г. Д. Л. Мусолин,^{1*} А. Х. Саулич^{2**}

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, литера «У», С.-Петербург, 194021 Россия
*e-mail: musolin@gmail.com

² Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
**e-mail: 325mik40@gmail.com

Поступила в редакцию 01.05.2021 г.

После доработки 23.07.2021 г.

Принята к публикации 23.07.2021 г.

Рассмотрены особенности сезонного развития наиболее изученных видов клопов подсем. Orthotylinae, населяющих Палеарктическую и Неарктическую области и входящих в две из шести триб этого подсемейства. Все изученные виды трибы Halticini – фитофаги с широким спектром кормовых растений. Всем 12 включенным в обзор видам свойствен крыловой полиморфизм (самцы – полнокрылые; самки, как правило, короткокрылые). Из них 11 видов характеризуются моновольтинизмом с зимовкой на эмбриональной стадии. Когда виды с подобным сезонным циклом проникают за пределы своего первичного ареала, их сезонное развитие остается близким к исходному, адаптированному к прежним условиям существования вида. *Microtechnites bractatus* представляет единственный род из этой трибы, все виды которого населяют только Западное полушарие, имеют поливольтинный сезонный цикл и являются зоофитофагами. В трибе Orthotylini почти все виды в пределах всего своего ареала имеют моновольтинный сезонный цикл и питаются как растительной, так и животной пищей. Исключение составляет *Orthotylus flavosparsus*, имеющий поливольтинный сезонный цикл и питающийся только растениями, предпочитая подсем. маревые (Chenopodioideae) на протяжении большей части своего голарктического ареала. Проведенный анализ данных свидетельствует о слабой изученности сезонного развития клопов подсем. Orthotylinae, хотя среди них много видов, имеющих большое экономическое значение и инвазионный потенциал.

Ключевые слова: биологический метод контроля вредителей, вольтинизм, диапауза, длина дня, защита растений, личиночное развитие, полужесткокрылые, сезонное развитие, сезонный полиморфизм.

DOI: 10.31857/S0367144521030023

Слепняки (Miridae) – это самое большое семейство в отряде настоящих полужесткокрылых (Heteroptera). Многие из них – серьезные вредители сельского хозяйства, хотя

есть и целый ряд видов, которые используют как агенты биологического метода защиты растений. В семействе выделяют 7 или 8 подсемейств, 46 триб, свыше 1500 родов и более 11 300 видов (Cassis, Schuh, 2012; Namyatova et al., 2016; Henry, 2017; Konstantinov et al., 2018; Schuh, Weirauch, 2020).

В предыдущих публикациях (Саулич, Мусолин, 2019, 2020, 2021) проанализированы сезонные адаптации и сформированные на их основе фенологические схемы развития слепняков подсемейств *Bryocorinae* и *Mirinae* (трибы *Mirini* и *Stenodemini*). Данная статья посвящена таким адаптациям, свойственным клопам другого подсемейства – *Orthotylinae* Van Duzee, 1914, которое наравне с подсемействами *Phylynae* Douglas et Scott, 1865 и *Mirinae* Hahn, 1833 относится к числу крупнейших в сем. *Miridae*. Согласно современным представлениям, подсем. *Orthotylinae* включает 6 триб, из которых только две (*Halticini* и *Orthotylini*) представлены в голарктической фауне (Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Основой для обзора послужили собственная база данных о публикациях по сезонным адаптациям полужесткокрылых и онлайн-база данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» с информацией о распространении, пищевой специализации и экземплярах клопов, депонированных в музейных коллекциях (Schuh, 2021; данные по состоянию на 01.05.2021).

Триба HALTICINI Costa, 1853

Триба *Halticini* включает около 25 родов, из которых 18 состоят из палеарктических видов и только 5 – из неарктических. Наибольшее видовое разнообразие хальтицинов отмечается в Средиземноморье (Cassis, Schuh, 2012; Tatarinic, Cassis, 2012; Schuh, Weirauch, 2020). Подавляющее большинство видов – фитофаги, питающиеся в основном на травянистых растениях (Schuh, Slater, 1995; Wheeler, 2001).

Род HALTICUS Hahn, 1832

Halticus apterus (Linnaeus, 1758) (летний листовой слепняк).

Ареал голарктический. Непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку (Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, 2021).

Питается в основном на *Vicia striata* (Fabaceae) (Tatarinic, Cassis, 2012), но известен и с целого ряда других растений (Schuh, 2021). Второстепенный вредитель бобовых трав (Fabaceae) (Пучков, 1972).

Фенология вида изучена в Англии. Сезонный цикл моновольтинный. Зимуют диапаузирующие яйца. Личинки развиваются около двух месяцев, начиная с середины весны. В конце июня и в июле окрыляются имаго. Они встречаются до конца августа, затем, отложив диапаузирующие яйца, постепенно отмирают (Southwood, Leston, 1959). Такой сезонный цикл подтверждается и сведениями из музейных коллекций о датах сбора имаго (табл. 1; Schuh, 2021).

Крыловой диморфизм свойствен и самцам, и самкам, но среди последних более обычны короткокрылые особи (Southwood, Leston, 1959).

Подобный сезонный цикл свойствен большинству видов хальтицинов, в том числе *Halticus saltator* (Geoffroy, 1785) и *H. luteicollis* (Panzer, 1804) (см. табл. 1). Все они

Таблица 1. Основные характеристики сезонного развития мирид подсем. Orthotyulinae

Вид	Зимующая стадия	Число поколений в год	Число имаго, собранных в отдельные месяцы в разных частях ареала (по данным этикеток коллекционных экземпляров в музейных коллекциях)*												Всего, экз.	
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Триба Naltecini																
<i>Naltecus arterius</i>	Яйцо	1	46	0	0	0	0	19	313	1044	630	16	1	0	0	2096
<i>N. saltator</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	2	20	20	20	0	0	0	0	0	42
<i>N. luteicollis</i>	Яйцо	1	6	0	0	0	2	2	30	29	9	0	0	0	0	76
<i>Microtechnites bractatus</i>	Яйцо	3–6 или гомодинамное развитие	2	7	21	26	15	15	131	186	216	89	28	3	4	728
<i>Labops burmeisteri</i>	Яйцо	1	0	0	7	0	3	3	177	415	37	1	0	0	0	640
<i>L. hesperius</i>	Яйцо	1	0	0	0	3	117	496	237	42	2	0	0	0	0	897
<i>L. sahbergi</i>	Яйцо	1	9	0	0	0	6	206	179	53	27	0	0	0	0	480
<i>Orthosephalus bivittatus</i>	Яйцо	1	12	0	0	1	265	999	70	17	1	0	0	0	0	1365
<i>O. coriaceus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	2	164	133	12	0	0	0	0	0	311
<i>O. saltator</i>	Яйцо	1	6	0	0	15	57	265	372	64	2	0	0	0	0	781
<i>Strongylocoris leucosephalus</i>	Яйцо	1	24	0	0	3	81	460	422	23	0	0	1	0	0	1014
<i>S. luridus</i>	Яйцо	1	1	0	0	0	0	9	2	0	0	0	0	0	0	12

Триба Orthotylini

<i>Vlepharidopterus angulatus</i>	Яйцо	1	4	0	0	0	0	0	1	11	218	780	12	3	1	0	1030
<i>Cylloceria histronius</i>	Яйцо	1	3	0	1	1	28	99	18	18	0	0	0	0	0	0	150
<i>Cyrtorhinus caricis</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	28	22	102	138	3	21	0	37	0	0	348
<i>Excetricrus planicornis</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	5	27	53	3	0	0	0	0	0	0	88
<i>Globiceps flavomaculatus</i>	Яйцо	1	17	0	0	1	3	144	324	81	1	0	0	0	0	0	571
<i>Heterotoma meriopera</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	2	6	17	8	0	0	0	0	0	0	33
<i>H. planicornis</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	0	7	268	136	3	1	0	0	0	0	415
<i>Mesomma ambulans</i>	Яйцо	1	3	0	0	0	0	97	204	81	0	1	0	0	0	0	386
<i>M. dispar</i>	Яйцо	1	2	0	0	0	0	1	21	34	0	0	0	0	0	0	58
<i>Orthotyplus bilineatus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	0	6	40	47	3	0	0	0	0	0	96
<i>O. flavosparsus</i>	Яйцо	1-5	13	1	0	33	126	515	919	640	189	24	1	0	0	0	2461
<i>O. interpositus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	1	17	80	11	0	0	0	0	0	0	109
<i>O. marginalis</i>	Яйцо	1	1	0	0	0	4	168	160	48	0	0	0	0	0	0	381
<i>O. pallens</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	0	3	69	17	0	0	0	0	0	0	89
<i>O. parvulus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	1	18	6	103	13	4	0	0	0	0	145

П р и м е ч а н и е. * – Сведения о регистрации имаго в музейных коллекциях даны из онлайн-базы данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» (Schuh, 2021) по состоянию на 01.05.2021 за каждый месяц и суммарно за год. Следует учитывать, что данные за январь могут быть менее точными, чем за остальные месяцы, так как, если дата сбора имаго не указана на этикетке, а графа «Collection date» – обязательна для заполнения в базе данных, то нередко при внесении сведений в базу вводят техническую дату 01.01.

Для удобства восприятия **полужирным шрифтом** выделены данные за летние месяцы (июнь–август).

фитофаги, имеют моновольтинный сезонный цикл и зимуют в состоянии эмбриональной диапаузы (Southwood, Leston, 1959; Tarnic, Cassis, 2012).

Род **MICROTECHNITES** Berg, 1883

Microtechnites bractatus (Say, 1832) (garden flea hopper).

Вид широко распространен в США, Канаде, Мексике, а также в Центральной и Южной Америке до Аргентины (Henry, Wheeler, 1988; Tarnic, Cassis, 2012; Schuh, 2021).

Широкий полифаг, повреждает сельскохозяйственные культуры из многих семейств, включая тыквенные (Cucurbitaceae), пасленовые (Solanaceae), бобовые (Fabaceae) и капустные (Brassicaceae). Вредит разнообразным древесным и декоративным породам (Schuh, 2021). Не исключена и зоофитофагия (Carinera, 2001).

Microtechnites bractatus – один из немногих видов трибы Halticini, имеющий поливольтинный сезонный цикл. Так, в Южной Каролине (США) клопы этого вида образуют 5 или 6 поколений за год, в Вирджинии – 5, в Нью-Джерси – 3 (Day, Saunders, 1990; Wheeler, 2000a). Обычно поколения перекрываются, а имаго и личинок разных возрастов, относящихся к разным поколениям, можно встретить одновременно в течение всего теплого сезона. Продолжительность развития одного поколения в Вирджинии составляет около месяца, при этом температура выше 32 °C неблагоприятна для всех стадий развития *M. bractatus*. Зимуют яйца. Личинки отрождаются в апреле. Во Флориде взрослые клопы встречаются в течение всего года, отсутствуя лишь в декабре. Теплые зимы этого региона благоприятствуют круглогодичной активности клопов (Day, Saunders, 1990; Carinera, 2001). Такой сезонный цикл подтверждают и данные этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род **LABOPS** Burmeister, 1835

Labops burmeisteri Stål, 1858.

Голарктический вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Якутии – потенциальный вредитель злаковых трав (Poaceae) (Винокуров и др., 2010). Заселяет сухие луга, степи, горные тундры (Винокуров, Канюкова, 1995).

Сведений о сезонном развитии нет, хотя данные этикеток музейных коллекций дают основания полагать, что, как и у большинства представителей трибы, у *L. burmeisteri* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Labops hesperius Uhler, 1872.

Аборигенный североамериканский вид, распространен от Британской Колумбии, Онтарио и Квебека (Канада) на севере до Калифорнии и Нью-Мексико (США) на юге (Wheeler, 2000a; Schuh, 2021).

Вид собирали как на разных злаках (Poaceae), так и на древесных породах (ивы *Salix* sp., можжевельник *Juniperus* sp.) (Schuh, 2021).

Подробно исследован в штате Орегон (Корваллис, 44° с. ш., 123° з. д.). Сезонный цикл моновольтинный (см. табл. 1; Schuh, 2021). В конце марта из перезимовавших

яиц отрождаются личинки (Todd, Kamm, 1974), их развитие продолжается около 4 недель (Higgins et al., 1977). Прокальвая ткани растений при питании, личинки вызывают пожелтение листьев, что типично для хальтицид (Ling et al., 1985). Первые имаго окрыляются в конце апреля, массово это происходит на две недели позже. Преовипозиционный период занимает около двух недель. Яйца зимуют в состоянии диапаузы, формирующейся на поздних стадиях эмбриогенеза. В году всегда завершается только одно поколение. Таким образом, активная жизнедеятельность клопов занимает около трех летних месяцев, тогда как диапауза продолжается более 9 месяцев. В экспериментальных условиях показано, что для терминации эмбриональной диапаузы необходимо воздействие низких положительных температур (от 3 до 9 °С) в течение не менее чем 60 дней с последующей двухнедельной инкубацией яиц при температуре 15 °С. Влияние длины дня на фоне пониженной температуры незначительно проявляется в ускорении процесса прекращения диапаузы (Fuxa, Kamm, 1976b).

Labops hesperius свойствен крыловой полиморфизм. Самцы исследованной популяции из Орегона в основном длиннокрылые, самки в большинстве короткокрылые (доля длиннокрылых особей среди них не превышает 4 %). Длиннокрылые самки созревают позже короткокрылых в среднем на 3 недели, что, вероятно, связано с морфологической и физиологической подготовкой к их будущей миграционной активности (Fuxa, Kamm, 1976a).

Labops sahlbergi (Fallén, 1829).

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Потенциальный вредитель культурных и злаковых (Poaceae) трав. Обычен на тимофеевке (*Phleum* sp.).

Сведений о сезонном развитии нет, но, судя по данным этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что, как и у большинства представителей трибы, у *L. sahlbergi* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется только одно поколение в год.

Самцы полнокрылые, самки могут быть как полнокрылыми, так и короткокрылыми (Асанова, Исакаев, 1977).

Род ORTHOCEPHALUS Fieber, 1858

Orthocephalus bivittatus Fieber, 1864.

Ареал западно-центральнопалеарктический (Винокуров и др., 2010; Namyatova, 2020; Schuh, 2021).

Клопы питаются на полынях (*Artemisia* spp.) и других астровых (Asteraceae) (Винокуров, Канюкова, 1995; Schuh, 2021).

Сезонный цикл изучен в Казахстане. Зимуют яйца. Клопы массово окрыляются в июне и встречаются на житняке (*Agropyron* sp.), костре (*Bromus* sp.) и люцерне (*Medicago* sp.), в августе обычно исчезают. В году развивается только одно поколение (Асанова, Исакаев, 1977). Такой сезонный цикл подтверждается и сведениями из музейных коллекций о сборе имаго (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Самцы полнокрылые, самки короткокрылые, редко полнокрылые (Namyatova, Konstantinov, 2009).

Orthocephalus coriaceus (Fabricius, 1777).

Распространен в Западной и Центральной Европе (Schuh, 2021), Киргизии; недавно был найден в Тунисе (Namyatova, Konstantinov, 2009; Namyatova, 2020). Непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку (Wheeler, 1985).

Населяет открытые сухие песчаные ландшафты. Питается растениями из семейства астровых (Asteraceae). В Швеции обычен на *Achillea millefolium* и *Tanacetum vulgare* (Kullenberg, 1944). Южнее круг кормовых растений значительно расширяется (Namyatova, Konstantinov, 2009; Schuh, 2021). В Северной Америке часто заселяют рудеральную растительность (Wheeler, 1985).

Зимуют диапаузирующие яйца, отложенные самками в среднюю и нижнюю части стеблей растений. В Англии и Швеции имаго окрыляются во второй половине июня и встречаются вплоть до августа (Kullenberg, 1944; Southwood, Leston, 1959). В Пенсильвании (США) личинки начинают отрождаться в конце апреля, имаго появляются в конце мая и обычно встречаются до конца июня. Самцы отмирают обычно раньше самок (Wheeler, 1985). Таким образом, вид сохраняет моновольтинный сезонный цикл и в нативном, и во вторичном ареалах (см. табл. 1; Schuh, 2021). Различия в сроках появления в природе отдельных стадий развития определяются особенностями местного климата.

Крыловой диморфизм проявляется у особей обоих полов (Southwood, Leston, 1959).

Orthocephalus saltator (Hahn, 1835).

Ареал западно-центральнопалеарктический. Завезен в Северную Америку (Wheeler, 1985; Henry, Kelton, 1986; Винокуров и др., 2010; Namyatova, 2020; Schuh, 2021).

Широкий полифаг, встречается на растениях семейств Asteraceae, Fabaceae, Lamiaceae, Poaceae, Rosaceae и Salicaceae (Namyatova, Konstantinov, 2009; Schuh, 2021).

Сезонное развитие исследовано в Англии. Зимуют яйца. В начале июля окрыляются имаго, которые обычно доживают до начала сентября. Завершает одно поколение в году. Судя по материалам музейных коллекций (см. табл. 1; Schuh, 2021), имаго в более южных регионах находили и в апреле–мае, но, вероятно, и там реализуется только одно поколение в год.

Самцы всегда полнокрылые, самки короткокрылые, редко длиннокрылые (Southwood, Leston, 1959).

Род **STRONGYLOCORIS** Blanchard, 1840

Strongylocoris leucocephalus (Linnaeus, 1758).

Ареал транспалеарктический (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Клопы обычны на травянистых растениях (*Galium*, *Vicia*, *Urtica*, *Campanula* и многих других) из разных семейств.

В Англии личинок находили с начала мая, имаго обычны с начала июня до августа. Отложив зимующие яйца, имаго постепенно отмирают. Всегда развивается одно поколение в год (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Подобный сезонный цикл свойствен и другому виду рода *Strongylocoris* – *S. luridus* (Fallén, 1807) (см. табл. 1; Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

Триба ORTHOTYLINI Van Duzee, 1916 (1865)

Триба Orthotylini, по современным представлениям, включает около 260 видов, считающихся примерно 37 родов в фауне Палеарктики и 57 родов в неарктической фауне (Cassis, Schuh, 2012).

Род BLEPHARIDOPTERUS Kolenati, 1845

Blepharidopterus angulatus (Fallén, 1807) (black-kneed capsid).

Ареал транспалеарктический. Завезен в Северную Африку (Драполюк, 2017) и Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Blepharidopterus angulatus – зоофитофаг, широкий полифаг. Нападает на мелких насекомых, в основном из отряда Homoptera, питается также яйцами и гусеницами чешуекрылых (Lepidoptera), охотится на паутиных клещей (Tetranychidae). Считается основным истребителем красного плодового клещика *Panonychus ulmi* (Huffaker et al., 1970; Austreng, Sømme, 1980; Wheeler, 2000b). Обнаружено, что каждый самец *B. angulatus* в течение личиночного развития уничтожает до 1500 особей паутиных клещей, самки – вдвое больше. Клещи широко распространены не только в яблоневых садах, но встречаются и на многих дикорастущих древесных породах (вязе, ольхе, березе, липе), редко – на разнотравье (Southwood, Leston, 1959; Драполюк, 2017; Schuh, 2021).

Моновольгинный сезонный цикл *B. angulatus* исследован в Англии (Southwood, Leston, 1959; Muir, 1966) и Швеции (Austreng, Sømme, 1980). Самки откладывают яйца поодиночке в тонкие одногодичные или двухгодичные ветви, что причиняет вред растению, вызывая образование характерных наростов. В Англии сезон откладки яиц продолжается с конца июля по октябрь. Яйца зимуют. Отрождение личинок происходит с середины мая следующего года до конца июля или начала августа. Личинки линяют на имаго примерно через 5 недель. Имаго встречаются с конца июня по октябрь. Самцы живут 3–4 недели, самки – вдвое дольше. Такой сезонный цикл подтверждается и сведениями из музейных коллекций для разных регионов (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Результаты лабораторных исследований (Muir, 1966) показали, что терминация зимней эмбриональной диапаузы происходит в течение 14–16 недель при низких температурах (+4.4 и +7.2 °C). Расчетное значение нижнего температурного порога отрождения личинок в этом случае составило 4.7 °C, и при достижении суммы эффективных температур в 409 гр.-дн. выше этого порога в лабораторных условиях отрождались первые личинки. В другом эксперименте 50 % личинок вылуплялось из яиц при накоплении суммы эффективных температур в 727 гр.-дн., а расчетное значение нижнего температурного порога отрождения личинок оказалось близким к 3.4 °C.

Для проверки возможности использования лабораторных данных для прогноза фенологии *B. angulatus* в течение 7 лет фиксировали сроки появления первых личинок в полевых экспериментах в Англии (Кент, 51°12' с. ш., 0°42' в. д.). Результаты наблюдений подтвердили более высокую вероятность оправдания прогноза на основе значения нижнего температурного порога 4.7 °С, полученного в лабораторных экспериментах (Muir, 1966).

Самцы представлены двумя морфологическими формами. Более распространенная из них – *angulatus*, особи которой отличаются удлинненными антеннами и задними голениами. У особой формы *brevicornis* антенны и задние голени короче, встречается эта форма реже и только в больших выборках *B. angulatus* (Southwood, Leston, 1959).

Род CYLLECORIS Hahn, 1834

Cyllecoris histrionius (Linnaeus, 1767).

Европейский вид; завезен в Сибирь (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Обитает на различных видах дубов (*Quercus* spp.) (Southwood, Leston, 1959). Личинки и взрослые клопы питаются на нераспустившихся сережках и молодых желудях. Для имаго характерна фитоцоофагия. Клопы охотятся на мелких насекомых, в основном из отряда Homoptera, активно уничтожают гусениц зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* (L.)), а также различных обитателей галлов, развивающихся на листьях дуба (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959; Драполок, 2017).

По наблюдениям в Англии, зимуют яйца. Личинки отрождаются в середине мая. Первые имаго окрыляются в начале июня. Отдельные особи доживают до сентября, но встречаются редко уже в конце июля (см. табл. 1; Schuh, 2021). Клопы завершают одно поколение в год (Southwood, Leston, 1959). Моновольгинизм отмечен и в Азербайджане (Драполок, 2017).

Род CYRTORRHINUS Fieber, 1858

Cyrtorrhinus caricis (Fallén, 1807).

Голарктический вид, на Кавказе известен только из Азербайджана (Винокуров и др., 2010; Драполок, 2017; Schuh, 2021).

Обитает на болотных растениях семейства осоковых (Cyperaceae) (Винокуров, Каныкова, 1995), хотя отмечен и на других растениях (Schuh, 2021). Хищники, основная добыча – яйца разных видов Homoptera (Southwood, Leston, 1959).

В Англии личинки отрождаются в конце мая или в начале июня. Имаго окрыляются в июле и встречаются до октября; таким образом, реализуется одно поколение в год (см. табл. 1; Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

Род EXCENTRICUS Reuter, 1878

Excentricus planicornis (Herrich-Schäffer, 1836).

Транспалеарктический вид (Винокуров и др., 2010; Драполок, 2017; Schuh, 2021).

Фитофаг. Обитает на розоцветных (*Rosa acicularis*, *R. myriacantha* и др.), в том числе на боярышнике (*Crataegus* sp.). В Иране отмечен на раkitнике (*Cytisus* sp.) (Linnavuori, 2007).

На Кавказе личинки встречаются в июне (Драполюк, 2017). Подробных сведений о сезонном развитии вида нет, но, судя по данным этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что, как и у большинства представителей трибы, у *E. planicornis* зимовка проходит на стадии яйца. Таким образом, завершается одно поколение в год.

Род **GLOBICEPS** Lepelletier et Serville, 1825

Globiceps flavomaculatus (Fabricius, 1794).

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири тяготеет к влажным биотопам, часто под пологом леса (Винокуров, Канюкова, 1995). На Кавказе отмечен на розоцветных, часто на боярышнике (*Crataegus* sp.), мушмуле японской *Eriobotrya japonica*, алыче *Prunus cerasifera* (Гидаятв, 1965). Фитозоофаг. Личинки младших возрастов питаются на растениях, предпочитая бобовые; личинки старших возрастов и имаго охотятся на тлей.

В Англии дает одно поколение в год. Имаго встречаются с июня по сентябрь. Самки откладывают яйца в трещины коры старых деревьев и кустарников (слива, терн) (Southwood, Leston, 1959). Такой сезонный цикл с наиболее вероятной зимовкой на эмбриональной стадии подтверждается и сведениями из музейных коллекций о сборе имаго в разных регионах (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Самцы всегда полнокрылые, самки обычно короткокрылые, редко полнокрылые.

Род **НЕТЕРОТОМА** Lepelletier et Serville, 1825

Heterotoma merioptera (Scopoli, 1763).

Распространен в Европе, отмечен также в Турции, Израиле и Ираке (Kerzhner, Josifov, 1999; Kment, Bryja, 2006; Schuh, 2021).

Вид – широкий полифаг. Встречается на крапиве (*Urtica* sp.), различных кустарниках и деревьях. Часто высасывает сок из почек и незрелых плодов. В Чехии отмечен на 19 видах растений 12 семейств (Kment, Bryja, 2006). И личинки, и имаго питаются тлями и другими мелкими насекомыми.

Моновольгинный вид, всегда дает только одно поколение в год. Зимуют яйца (см. табл. 1; Schuh, 2021). В Англии личинки отрождаются в конце мая или начале июня. Имаго окрыляются во второй половине июля; отдельные особи встречаются до октября (Southwood, Leston, 1959).

Heterotoma planicornis (Pallas, 1772).

Распространен в Европе, непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку и на Гавайские острова (Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, 2021).

Зоофитофаг. Широкий полифаг. Личинки питаются на растениях 11 видов из 7 семейств и потребляют в пищу мелких насекомых и их яйца, а также незрелые плоды различных растений (Kment, Bryja, 2006).

По наблюдениям в Чехии, первые имаго появляются в третьей декаде июня, первый пик численности имаго приурочен ко второй декаде июля, следующий – ко второй декаде августа, после чего численность взрослых особей начинает постепенно сокращаться, и к концу сентября имаго полностью исчезают (Kment, Bryja, 2006). Несмотря на это указание о пиках численности имаго, сезонный цикл, вероятно, моновольтинный с зимовкой на эмбриональной стадии (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род *Mecomma* Fieber, 1858

Mecomma ambulans (Fallén, 1807).

Транспалеарктический вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири обычен на сырых лугах и под пологом леса на тростнике (*Phragmites australis*), камыше (*Scirpus* sp.) и рогозе (*Typha* sp.) (Винокуров, Канюкова, 1995), а в Англии чаще по опушкам леса и на полянах (Southwood, Leston, 1959).

Зимуют яйца. Личинки отрождаются во второй половине мая и обычно держатся на нижней части кормовых растений. Имаго встречаются с конца июня до начала сентября. В год, вероятно, реализуется одно поколение (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Самцы всегда полнокрылые, самки обычно короткокрылые, но в более северных и горных регионах иногда встречаются особи с крыльями промежуточной длины (Southwood, Leston, 1959).

Mecomma dispar (Boheman, 1852).

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Полифаг (Драполок, 2017). Встречается преимущественно в лесной зоне на болотах между дерновинами злаков (Poaceae) и осок (*Carex* sp.) и в горах на лугах (Азербайджан, с. Истису, 2225 м над ур. м.) (Гидаятв, 1971).

Имаго часто отмечали в больших количествах, особенно в июне и июле (Гидаятв, 1971). Других сведений о сезонном развитии вида нет, но, судя по данным музейных коллекций (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что у *M. dispar* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год.

Самцы полнокрылые; самки обычно короткокрылые, но изредка встречаются и полнокрылые особи (Southwood, Leston, 1959).

Род *Orthotylus* Fieber, 1858

Orthotylus bilineatus (Fallén, 1807).

Транспалеарктический вид, обитает главным образом в лесной зоне (Yasunaga, 1999; Schuh, 2021).

Питается преимущественно на осинах, ивах и тополях (Salicaceae) (Southwood, Leston, 1959; Yasunaga, 1999; Драполок, 2017).

Сезонное развитие изучено на Кавказе и в Англии, и фенологические сроки во многом совпадают. Зимуют яйца. Личинки отрождаются с конца июня, имаго окрыляются со второй половины июля и встречаются до середины или конца августа. По всему ареалу реализуется одно поколение в год (см. табл. 1; Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1972; Драполок, 2017; Schuh, 2021).

***Orthotylus flavosparsus* C. R. Sahlberg, 1841** (зеленый свекловичный клопик).

Голарктический вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Зарегистрирован на многих видах растений (Schuh, 2021). Вредитель и переносчик вируса мозаичной болезни свеклы (Пучков, 1972). На Кавказе цикл развития связан только с дикорастущими маревыми (*Chenopodioideae: Chenopodium* sp., *Atriplex* sp. и др.) (Драполок, 2017).

В разных регионах за год завершается до 4 или 5 поколений (Пучков, 1972). Личинки появляются в конце апреля или начале мая и встречаются до сентября (Пучков, 1972; Драполок, 2017). В Англии отмечено развитие только двух поколений в год; имаго первого окрыляются в середине–конце июня, второго – в конце августа, хотя личинки часто встречаются и в сентябре (Southwood, Leston, 1959). На о. Хоккайдо в Японии также дает 2 поколения в год. Имаго первого поколения появляются в июне, второго – в сентябре (Yasunaga, 1999). Зимующие яйца, как и все клопы-слепняки, *O. flavosparsus* откладывает в стебли растений. В Казахстане дает 3 поколения в год (Асанова, Исакаев, 1977). В разных частях ареала имаго регистрировали практически в течение всего года (см. табл. 1; Schuh, 2021).

***Orthotylus interpositus* Schmidt, 1938.**

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Питается на ивах (*Salix* spp.), иногда прилетает на светолушшки (Yasunaga, 1999; Schuh, 2021).

Сведений о сезонном развитии практически нет кроме сообщения о том, что в Японии личинки старших возрастов появляются в середине июля (Yasunaga, 1999). Данные этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021) дают основание предположить, что у *O. interpositus* зимовка проходит на стадии яйца и по всему ареалу реализуется одно поколение в год.

***Orthotylus marginalis* Reuter, 1883.**

Европейско-сибирский вид; завезен в Северную Америку (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Зоофитофаг, питается листоблошками, тлями и другими насекомыми, а также паутинными клещами. Дендробионт, обычен на ивах, ольхе, липе, березе и других древесных породах (Пучков, 1972). В Англии встречается на яблонях, реже – на смородине и терне.

Зимуют яйца. Личинки отрождаются в конце апреля или в начале мая. Имаго окрыляются с середины июня, и отдельные взрослые особи доживают даже до конца августа. Завершается одно поколение в год (см. табл. 1; Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

В Швейцарии *O. marginalis* обитает в основном на яблонях. Зимуют яйца. Весной отрождаются личинки и как все травяные клопы проходят 5 личиночных возрастов. В лабораторных условиях установлены нижние температурные пороги развития (\pm S.E.) для яиц (9.2 ± 0.13 °C) и личинок разных возрастов (L_2 : 11.0 ± 0.66 °C; L_3 : 10.7 ± 0.17 °C; L_4 : 10.8 ± 0.20 °C и L_5 : 10.7 ± 0.17 °C), рассчитаны суммы эффективных температур с учетом нижнего температурного порога каждой стадии развития и многие другие показатели. На основе этих данных проанализирована фенология развития популяции в природных условиях (Schaub, Baumgartner, 1989).

***Orthotylus pallens* (Matsumura, 1911).**

Распространен на юге Дальнего Востока России (Сахалин, Курильские острова) и в Японии (Yasunaga, 1999; Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Имаго и личинки старшего возраста нападают на личинок чешуекрылых (Lepidoptera) и двукрылых (Diptera) (Yasunaga, 1999).

Моновольтинный вид. Имаго окрыляются в конце июня и откладывают яйца в молодые побеги ив (*Salix* spp.), где и протекает их зимовка (см. табл. 1; Schuh, 2021).

***Orthotylus parvulus* Reuter, 1879.**

Евразийский степной вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Живет на солончаках на маревых (Chenopodiaceae) (Кержнер, 1988; Винокуров, Каныкова, 1995).

Сведений о сезонном развитии вида нет, но, судя по данным музейных коллекций (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что у *O. parvulus* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все изученные виды трибы Halticini – фитофаги с широким спектром кормовых растений, всем им свойствен крыловой полиморфизм: самцы – полнокрылые, самки, как правило, короткокрылые. Анализ литературы и онлайн-базы данных (см. табл. 1; Schuh, 2021) свидетельствует о большом сходстве моделей сезонного развития представителей трибы Halticini. Из 12 видов, проанализированных в данном обзоре, 11 имеют моновольтинный сезонный цикл с зимовкой на эмбриональной стадии. В любой точке ареала популяции этих видов всегда завершают только одно поколение в год. Характер сезонного развития сохраняется и при проникновении клопов за пределы своего первичного ареала. Преодолевая географические барьеры (например, в процессе инвазии – естественным путем либо будучи непреднамеренно или в результате интродукции занесены человеком), клопы попадают в новые для них климатические условия, но это не сопровождается принципиальной трансформацией сезонного цикла, который по структуре остается исходным, адаптированным к прежним условиям существования вида. В качестве примеров такой стабильности сезонного цикла могут служить *Halticus apterus* и *Orthocephalus coriaceus* (оба вида непреднамеренно интродуцированы из Евразии в Северную Америку). В подобных случаях моновольтинизм можно рассматривать как видовой признак и считать облигатным.

Особняком в трибе Halticini стоит распространенный от Канады до Аргентины *Microtechnites bractatus* – представитель единственного рода, все виды которого населяют только Западное полушарие. Географические популяции *M. bractatus* в зависимости от климатических условий способны завершать разное число поколений за год. Кроме того, в отличие от всех видов рода *Halticus*, характеризующихся исключительной фитофагией, *M. bractatus* – зоофитофаг.

О сезонном развитии видов рода *Labops* сведений пока очень мало, хотя данные этикеток имаго в музейных коллекциях дают основания полагать, что, как и у большинства представителей трибы, у видов рода *Labops* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год.

Виды второй трибы (Orthotylini), так же как виды трибы Halticini, в большинстве случаев имеют сходную модель сезонного развития. Все изученные представители этой трибы, за исключением одного (*Orthotylus flavosparsus*), независимо от географического распространения имеют моновольгинный сезонный цикл. Даже в регионах с теплым и продолжительным летним сезоном, где сумма эффективных температур достаточна для развития нескольких поколений в год, они всегда завершают только одно поколение. В отличие от видов трибы Halticini, все виды Orthotylini зоофитофаги и, таким образом, представляют несомненный интерес как потенциальные агенты биологического контроля численности вредных видов.

Так же, как и у хальтицин, среди ортотилин один вид резко отличается по экологическим характеристикам от остальных: *Orthotylus flavosparsus* – фитофаг с поливольгинным сезонным циклом. В разных регионах клопы этого вида завершают от 1 до 5 поколений с зимовкой на эмбриональной стадии, как это свойственно большинству видов сем. Miridae, и на всех стадиях онтогенеза предпочитают растения подсем. маревых (Chenopodioideae) на протяжении большей части своего обширного ареала, простирающегося от Англии до Японии.

В целом сезонное развитие клопов подсем. Orthotylinae изучено очень слабо, хотя среди них много видов, имеющих большое экономическое значение и инвазионный потенциал. Большинство публикаций по данному таксону посвящено систематике, таксономии, распространению и кормовым связям входящих в него видов. При этом крайне мало работ, в которых анализируют сезонное развитие ортотилин и экспериментально исследуют экологические реакции, управляющие годичным циклом.

Проведенный нами ранее анализ сезонных адаптаций представителей семейства щитников (Heteroptera: Pentatomidae) (Saulich, Musolin, 2018) показал, что даже в пределах этого хорошо изученного таксона реконструкция филогенетических связей с использованием только морфологических признаков не дает оснований предсказывать особенности сезонного развития того или иного вида и тем более его популяции. Лишь в пределах отдельных родов, небольших триб или даже подсемейств у разных видов проявляются сходные комплексы сезонных адаптаций. Тем не менее, знание особенностей экологии вида и его годичного цикла может, вероятно, уточнить и его систематическое положение. Например, *Dybowskyia reticulata* (Dallas, 1851) одни авторы (Винокуров и др., 2010) относят к трибе Tarsini, другие (Гапон, 2008) – к Graphosomatini. По экологическим признакам *D. reticulata* явно ближе к видам, включенным в трибу Graphosomatini. Весьма вероятно, что экологические особенности *O. flavosparsus* станут предпосылкой таксономической ревизии рода *Orthotylus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны А. А. Намятовой (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за внимательное прочтение рукописи и критические замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Создание базы данных по сезонным адаптациям полужесткокрылых частично подержано благотворительным «Фондом Инессы» (А. Х. Саулич). Исследование (анализ данных и подготовка статьи) выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 21-16-00050, <https://rscf.ru/project/21-16-00050/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асанова Р. Б., Искаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 238 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.
- Гапон Д. А. 2008. Таксономический обзор мировой фауны клопов-щитников (Heteroptera: Pentatomidae) подсемейств Asopinae и Podopinae. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 27 с.
- Гидаятов Д. А. 1965. К познанию фауны полужесткокрылых слепняков (Miridae, Hemiptera) Большого Кавказа Азербайджана. Материалы научной сессии энтомологов Азербайджанской ССР. Баку: Издательство АН АзССР, с. 3.
- Гидаятов Д. А. 1971. Новые для фауны Азербайджана виды полужесткокрылых (Hemiptera) районов Малого Кавказа. Известия АН Азербайджанской ССР. Серия биологических наук 4: 85–90.
- Драполок И. С. 2017. Клопы-слепняки трибы Orthotylini (Heteroptera: Miridae: Orthotylinae) Кавказа. Кавказский энтомологический бюллетень 13 (1): 23–31. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29752093>
- Кержнер И. М. 1988. 21. Сем. Miridae. В кн.: А. С. Лелей (отв. ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 2. Равнокрылые и полужесткокрылые. Л.: Наука, с. 778–857.
- Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – Полужесткокрылые. В кн.: Крыжановский О. Л., Данциг Е. М. (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука, с. 222–262.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2019. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Вгусогинае. Энтомологическое обозрение. 98 (2): 281–301. doi: 10.1134/S0367144519020047
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2020. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Mirini. Энтомологическое обозрение 99 (1): 7–38. doi: 10.31857/S0367144520010013
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2021. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Stenodemini. Энтомологическое обозрение 100 (1): 14–33. doi: 10.31857/S0367144521010020
- Austreng M. P., Sømme L. 1980. The fauna of predatory bugs (Heteroptera, Miridae and Anthocoridae) in Norwegian apple orchards. Fauna Norvegica, Ser. B (Norwegian Journal of Entomology) 27 (1/2): 3–8.
- Butler E. A. 1923. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London, Great Britain: Witherby, 682 p.
- Capinera J. 2001. Handbook of Vegetable Pests. New York, New York, U. S. A.: Academic Press, 729 p.
- Cassisi 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. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-121510-133533>
- Day W. H., Saunders L. B. 1990. Abundance of the garden fleahopper (Hemiptera: Miridae) on alfalfa and parasitism by *Leiophron uniformis* (Gahan) (Hymenoptera: Braconidae). Journal of Economic Entomology 83 (1): 101–106. <https://doi.org/10.1093/jee/83.1.101>
- Fuxa J. R., Kamm J. A. 1976a. Dispersal of *Labops hesperius* on Rangeland. Annals of the Entomological Society of America 69 (5): 891–893.
- Fuxa J. R., Kamm J. A. 1976b. Effects of temperature and photoperiod on the egg diapause of *Labops hesperius* Uhler. Environmental Entomology 5 (3): 505–507.
- Henry T. J. 2017. Biodiversity of Heteroptera. In: R. G. Foottit, P. H. Adler (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. 2nd Edn. Oxford, U. K.: Wiley-Blackwell, p. 279–335.

- Henry T. J., Kelton L. A. 1986. *Orthocephalus saltator* (Hahn) (Heteroptera: Miridae): corrections of misidentifications and the first authentic report for North America. *Journal of the New York Entomological Society* **94**: 51–55.
- Henry T. J., Wheeler A. G. Jr. 1988. Family Miridae Hahn, 1833. The plant bugs. In: T. J. Henry, R. C. Froeschner (eds). *Catalogue of the Heteroptera, or True Bugs, of Canada and the Continental United States*. Leiden, The Netherlands: E. J. Brill, p. 251–507.
- Higgins K. M., Bowns J. E., Haws B. A. 1977. The black grass bug (*Labops hesperius* Uhler): its effect on several native and introduced grasses. *Journal of Range Management* **30**: 380–384.
- Huffaker C. B., van de Vrie M., McMurtry J. A. 1970. Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: a review II. Tetranychid populations and their possible control by predators: an evaluation. *Hilgardia* **40** (11): 391–458.
- Kerzhner I. M., Josifov M. 1999. Family Miridae Hahn, 1833. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 3. Cimicomorpha II*. Amsterdam, The Netherlands: The Netherlands Entomology Society, 577 p.
- Kment P., Bryja J. 2006. Revised occurrence of *Heterotoma* species (Heteroptera: Miridae) in the Czech Republic and Slovakia with remarks on nomenclature, diagnostic characters and ecology. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae (Brno)* **91** (7): 7–52.
- Konstantinov F. V., Namyatova A. B., Cassis G. 2018. A synopsis of the bryocorine tribes (Heteroptera: Miridae: Bryocorinae): key, diagnoses, hosts and distributional patterns. *Invertebrate Systematics* **32** (4): 866–891. <https://doi.org/10.1071/IS17087>
- Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zoologiska bidrag fran Uppsala* **23**: 1–522.
- Ling Y. H., Campbell W. F., Haws B. A., Asay K. H. 1985. Scanning electron microscope (SEM) studies of morphology of range grasses in relation to feeding by *Labops hesperius*. *Crop Science* **25**: 327–332.
- Linnavuori R. E. 2007. Studies on the Miridae (Heteroptera) of Gilan and the adjacent provinces in northern Iran. II. List of species. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **47**: 17–56.
- Muir R. C. 1966. The effect of temperature on development and hatching of the egg of *Blepharidopterus angulatus* (Fall.) (Heteroptera, Miridae). *Bulletin of Entomological Research* **57**: 61–67.
- Namyatova A. A. 2020. Climatic niche comparison between closely related trans-Palaearctic species of the genus *Orthocephalus* (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae). *PeerJ* **8**: e10517. <http://doi.org/10.7717/peerj.10517>
- Namyatova A., Konstantinov F. 2009. Revision of the genus *Orthocephalus* Fieber, 1858 (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae). *Zootaxa* **2316**: 1–118.
- Namyatova A. A., Konstantinov F. V., Cassis G. 2016. Phylogeny and systematics of the subfamily Bryocorinae based on morphology with emphasis on the tribe Dicyphini sensu Schuh. *Systematic Entomology* **41** (1): 3–40. <https://doi.org/10.1111/syen.12140>
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. 2018. Seasonal cycles of Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (ed.). *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 565–607.
- Schaub L. P., Baumgartner J. U. 1989. Significance of mortality and temperature on the phenology of *Orthotylinus marginalis* (Heteroptera: Miridae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **62** (3–4): 235–245.
- Schuh R. T. 2021. On-line Species Pages of Heteroptera (Insecta). [URL: <http://research.amnh.org/pbi/species>] (дата обращения: 08 мая 2021 г.).
- Schuh R. T., Slater J. A. 1995. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History*. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, 338 p.
- Schuh R. T., Weirauch C. 2020. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History*. 2nd edn. Manchester, U. K.: Siri Scientific Press, 768 p. + 32 pl. (Monographs Series, vol. 8).
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. London, Great Britain: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Tatarnic N. J., Cassis G. 2012. The Halticini of the world (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae): generic reclassification, phylogeny, and host plant associations. *Zoological Journal of the Linnean Society* **164** (3): 558–658. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00770.x>
- Todd O. G., Kamm J. A. 1974. Biology and impact of a grass bug *Labops hesperius* Uhler in Oregon rangeland. *Journal of Range Management* **27** (6): 453–458.
- Wheeler A. G. 1985. Seasonal history, host plants, and nymphal descriptions of *Orthocephalus coriaceus*, a plant bug pest of herb garden composites (Hemiptera: Miridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **87**: 85–93.
- Wheeler A. G. Jr. 2000a. Plant bugs (Miridae) as plant pests. In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 37–83.

- Wheeler A. G. Jr. 2000b. Predacious plant bugs (Miridae). In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). Heteroptera of Economic Importance. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 657–693.
- Wheeler A. G. Jr. 2001. Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, 507 p.
- Wheeler A. G. Jr., Henry T. J. 1992. A Synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): Distribution, Biology and Origin, with Emphasis on North America. Lanham, Maryland, U. S. A.: Entomological Society of America, 282 p. (Thomas Say Foundation Monographs, vol. 15).
- Yasunaga T. 1999. The plant bug tribe Orthotylini in Japan (Heteroptera: Miridae: Orthotylinae). Tijdschrift voor Entomologie **142**: 143–183.

SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE): SUBFAMILY ORTHOTYLINAE, TRIBES HALTICINI AND ORTHOTYLINI

D. L. Musolin, A. Kh. Saulich

Key words: biological control, day length, diapause, nymphal development, seasonal development, photoperiod, seasonal polymorphism, plant protection, true bugs, voltinism.

S U M M A R Y

The paper reviews the available data on seasonal development of the most studied species of subfamily Orthotylinae inhabiting the Palaearctic and Nearctic regions and included into two (Halticini and Orthotylini) of the six tribes of this subfamily. All 12 species of the tribe Halticini studied to date and included into this review are phytophagous with a wide range of food plants; all of them are characterized by wing polymorphism (males are long-winged; females, as a rule, are short-winged). Of these 12 species, 11 have a univoltine seasonal cycle and overwinter at the embryonic stage. When species with a univoltine seasonal cycle penetrate beyond their native range, their pattern of seasonal development remains close to the original one adapted to the environmental conditions of the species' native range. *Microtechnites bractatus* stands apart in the tribe Halticini because it represents the only genus in this tribe, all species of which inhabit only the Western Hemisphere, have a multivoltine seasonal cycle and are zoophytophagous. Almost all species of the tribe Orthotylini, regardless of their geographical distribution, have a univoltine seasonal cycle and are zoophytophagous. The exception is *Orthotylus flavosparsus*, which has a multivoltine seasonal cycle and is phytophagous preferring plants of the subfamily Chenopodioidae throughout most of its Holarctic range. The analysis of the data indicates that the seasonal development of Orthotylinae is poorly understood, although among them there are many species that have great economic importance and invasive potential.