

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ
(HETEROPTERA, MIRIDAE): ПОДСЕМ. PHYLIINAE,
ТРИБЫ PILOPHORINI, HALLODAPINI И PHYLINI**

© 2022 г. Д. Л. Мусолин, ^{1*}А. Х. Саулич ^{2**}

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, литер «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 05.10.2021 г.

После доработки 14.02.2022 г.

Принята к публикации 14.02.2022 г.

Проанализированы литературные данные о сезонном развитии клопов-слепняков подсем. Phylinae, населяющих Голарктику. Рассмотрены сведения о 39 видах, входящих в три трибы (Pilophorini, Hallodapini и Phylini). Триба Pilophorini представлена в обзоре пятью видами, три из которых завершают одно поколение в году и зимуют на стадии яйца, однако нет оснований считать их годовые циклы облигатно моновольтинными, поскольку они изучены лишь в регионах с относительно прохладным климатом. Два других вида этой трибы (*Pilophorus confusus* и *P. typicus*) в регионах с более теплым климатом (Испания и Япония соответственно) поливольтинны, но зимуют также на стадии яйца. Данные для трех видов, входящих в трибу Hallodapini, свидетельствуют об их однотипном сезонном цикле с реализацией одно поколения в году и зимовкой на эмбриональной стадии. Наибольшее разнообразие сезонных циклов свойственно клопам трибы Phylini. Так, из пяти обсуждаемых в обзоре видов рода *Chlamydatus* два зимуют на стадии имаго, хотя в целом для сем. Miridae более характерна зимовка яиц. Поливольтинный сезонный цикл у трех видов этого рода, а у двух других (*Ch. allii* и *Ch. wilkinsoni*) число реализуемых поколений и зимующая стадия пока неизвестны. Из оставшихся 26 видов трибы Phylini у шести видов сезонный цикл поливольтинный, и они завершают в разных климатических поясах от двух до четырех поколений в год. К этой же трибе относится и бивольтинный *Campylomma verbasci*, который имеет редкую для полужесткокрылых сезонную адаптацию – смену кормовых растений в течение года, реализуемую разными поколениями (переход после зимовки с древесных растений на травянистые). Подсем. Phylinae характеризуется очень высоким разнообразием как видового состава, так и экофизиологических особенностей (таких, как пищевая специализация, вольтинизм, зимующая стадия, сезонная смена кормовых растений, проявление крылового полиморфизма и т. п.).

Ключевые слова: биологический метод контроля вредителей, вольгинизм, диапауза, длина дня, защита растений, личиночное развитие, полужесткокрылые, сезонная смена кормовых пород, сезонное развитие, сезонный полиморфизм, фотопериодическая реакция.

DOI: 10.31857/S0367144522010026

Настоящая статья продолжает серию публикаций о сезонных адаптациях полужесткокрылых семейства слепняков (Heteroptera: Miridae) (Саулич, Мусолин, 2019, 2020, 2021). Обзор посвящен видам одного из крупнейших в семействе подсем. Phylinae. Входящие в это подсемейство 6 всеветно распространенных триб объединяют более 440 родов. Наибольшее видовое разнообразие выявлено в областях со средиземноморским типом климата, пустынях и полупустынях. Помимо собственно Средиземноморья, Малой и Средней Азии в Палеарктике, это климатически соответствующие им юг северной Америки в Неарктике, Южная Африка, южная и центральная Австралия. Фауна умеренного пояса образована в основном представителями трех триб: Pilophorini (16 родов), Hallodapini (56 родов) и Phylini (более 230 родов) (Schuh, Schwartz, 1988; Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Основой для обзора послужила собственная база данных о публикациях по сезонным адаптациям полужесткокрылых, он-лайн базы данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» (Schuh, 2012, 2021; Konstantinov, Namyatova, 2019) с информацией о распространении, пищевой специализации и экземплярах клопов, депонированных в музейных коллекциях (данные по состоянию на май 2021 г.). В обзор включены 39 видов, для которых есть хотя бы базовые сведения по фенологии и вольгинизму.

Триба **PILOPHORINI** Douglas et Scott, 1876

Триба Pilophorini представлена в Голарктике примерно 150 видами из 16 родов. Все изученные виды – хищники с дополнительным питанием на растениях, т. е. зоофитофаги. Они нередко связаны с определенными видами растений или типом растительности (Schuh, 1991; Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Род **PILOPHORUS** Hahn, 1826

Род *Pilophorus* объединяет около 130 видов, обитающих в разных зоогеографических областях, преимущественно в Голарктике и Ориентальной области. Клопы часто похожи на муравьев (мирмекоморфия), зоофитофаги, питаются тлями и другими мелкими насекомыми (Southwood, Leston, 1959; Cassis, Schuh, 2012; Yasunaga et al., 2021).

Pilophorus cinnamopterus (Kirschbaum, 1856).

Ареал европейско-сибирский. Вид широко распространен в Палеарктике (Винокуров и др., 2010), непреднамеренно завезен в Северную Америку (Ньюфаундленд) (Wheeler, Henry, 1992).

Обитает на соснах (*Pinus* spp.) и лиственницах (*Larix* spp.) (Southwood, Leston, 1959; Wheeler et al., 2006; Schuh, 2021). Зоофитофаг. Питается тлями (в основном из трибы Cinarini), незрелыми шишками, хвоей и смолистыми выделениями деревьев (Kullenberg, 1944; Southwood, Leston, 1959; Wheeler, 2001). Клопы не только похожи на муравьев внешне, но имитируют и их поведение, что характерно для истинной мимикрии (Wheeler et al., 2006).

Вид моновольтинный. Зимуют яйца. В Швеции, Англии и Франции имаго окрыляются во второй половине июля и обычно доживают до начала октября (Kullenberg, 1944; Southwood, Leston, 1959; Ehanno, 1987). По данным этикеток музейных коллекций, имаго массово регистрируют в природе с июня по сентябрь (табл. 1; Schuh, 2021).

Pilophorus clavatus (Linnaeus, 1767).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010).

Как в европейской части, так и на Дальнем Востоке России, вид отмечен на большом числе видов широколиственных пород деревьев и на кустарниках, особенно часто встречаясь на ивах (*Salix* spp.) (Кержнер, 1988). В Канаде и США вид известен на ивах (Kelton, 1980; Wheeler et al., 2006), дубах (*Quercus* spp.) и кизиле (*Cornus* spp.) (Schuh, Schwartz, 1988).

Дает одно поколение в году. Зимуют яйца. В Англии личинки встречаются в июне–июле, имаго – с июля по сентябрь (Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021). Такие же сроки сезонного развития указаны и для Дальнего Востока России (Кержнер, 1988). Имаго массово регистрируют с июля по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Pilophorus confusus (Kirschbaum, 1856).

Ареал европейско-сибирский; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010).

Обычно живут на лиственных деревьях и кустарниках (Schuh, 2021).

Диапаузирующие яйца переживают зиму в молодых ветвях различных древесных пород. В Англии имаго обычны в июле–августе (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Сезонный цикл *P. confusus* исследован на юге Европы (Ramirez-Soria et al., 2018, 2019; как *P. gallicus* Remane, 1954), где он играет важную роль в регулировании численности грушевой медяницы *Cacopsylla pyri* (L.) (Homoptera: Psyllidae) и других мелких членистоногих, вредящих грушам (Rosaceae: *Pyrus communis* L.). В Испании (провинция Мурсия (Murcia): 38,4° с. ш., 1,1° з. д.) *Pilophorus confusus* завершает три перекрывающихся поколения в году. Активные стадии этого вида встречаются на грушевых деревьях с марта по начало ноября (Sanchez, Ortin-Angulo, 2012). Зимовка протекает на стадии яйца. На основании трехлетних наблюдений было установлено, что первые личинки появляются с конца марта по конец апреля, имаго первого поколения окрыляются в середине мая. При умеренной температуре и удлиняющемся световом дне они образуют первый (весенний) пик численности клопа. Второй (летний) и максимально выраженный в году пик численности имаго приходится на период наиболее высоких температуры воздуха и продолжительности дня. Третий (осенний) пик численности сопряжен с убыванием температуры и продолжительности дня. С середины октября клопы постепенно исчезают из поля зрения (Ramirez-Soria et al., 2018).

В лабораторных условиях установлено, что при содержании клопов в длиннодневных (ДД) условиях 16 ч света и 8 ч темноты в сутки идет активное развитие всех стадий, а в короткодневных (КД) условиях 9 ч света и 15 ч темноты формируется эмбриональная диапауза. В отличие от многих других насекомых, также зимующих на

Таблица 1. Основные характеристики сезонного развития клопов-слепняков подсем. Phylinae

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
PILOPHORINI					
<i>Pilophorus</i> <i>stigmatorterus</i>	Англия	1	Июль – начало октября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Швеция	1	– **	Яйцо	Kullenberg, 1944
	Франция	1	–	Яйцо	Ehanno, 1987
<i>P. clavatus</i>	Европа, Северная Америка	1	М. к.: июнь–сентябрь (февраль – 1)	–	Schuh, 2021 (115 записей)
	Англия	1	Июль–сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>P. confusus</i>	Европа, Северная Америка	1	М. к.: июнь–сентябрь (январь – 1)	–	Schuh, 2021 (336 записей)
	Англия	1	Июль–август	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>P. perplexus</i>	Испания, Франция	3	До середины октября	Яйцо	Sanchez, Ortin-Angulo, 2012
	Европа, Северная Америка	–	М. к.: июнь–август (январь–июнь по 1–6; сентябрь – 6)	–	Schuh, 2021 (265 записей)
	Англия	1	Июль–октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>P. typticus</i>	Европа, Северная Америка	–	М. к.: июнь–сентябрь (январь – 4, май – 2)	–	Schuh, 2021 (549 записей)
	Япония Азия	до 4 –	Активен почти круглогодично М. к.: май–декабрь	Нет –	Yasunaga et al., 2021 Schuh, 2021 (29 записей)

NALLODAPINI

<i>Hailodapus montandoni</i>	Англия	1	Конец июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	1	М. к.: май–август (сентябрь – 3, октябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (198 записей)
<i>H. rufescens</i>	Англия	1	Начало июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	1	М. к.: июль (июнь – 6, август – 6)	–	Schuh, 2021 (25 записей)
<i>Systellonotus triguttatus</i>	Англия	1	Конец мая – август	Яйцо	Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959
	Евразия	1	М. к.: май–август (сентябрь – 4)	–	Schuh, 2021 (231 запись)

PHYLINI

<i>Atomoscelis onusta</i>	Казахстан	3	–	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Евразия, Северная Африка, Северная Америка	–	М. к.: март–октябрь (январь – 2, декабрь – 5)	–	Schuh, 2021 (2313 записей)
<i>Atractotomus magnicornis</i>	Англия	1	Конец июня – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Европа, Северная Америка	–	М. к.: июнь–август	–	Schuh, 2021 (733 записи)
<i>A. mali</i>	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Швеция	1	–	Яйцо	Kullenberg, 1944
	Норвегия	1	Июль – середина августа	Яйцо	Jonsson, 1985
	Канада	1	–	Яйцо	Ehanno, 1987
	Европа, Северная Америка, Средняя Азия	–	М. к.: июнь–август (январь – 3, май – 6, сентябрь – 2)	–	Schuh, 2021 (180 записей)

Таблица 1 (продолжение)

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
<i>Samydomma verbasci</i>	Норвегия	1	Июль–октябрь	Яйцо	Jonsson, 1985
	Англия	2	Июнь–июль и август–октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Испания	2	Июнь–июль и август–ноябрь	Яйцо	Torres et al., 1999
	Иран	3	–	–	Pourhadji, 2001
	Канада	2–4	Сентябрь–октябрь (последнее поколение)	Яйцо	Thistlewood, Smith, 1996
<i>Chlamydatus allii</i>	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: май–сентябрь (январь – 5, апрель – 3, октябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (764 записи)
	Казахстан	–	–	Имаго	Асанова, Искаков, 1977
	Россия	–	М. к.: июль и сентябрь (апрель – 1, июнь – 7, август – 4)	–	Schuh, 2021 (46 записей)
<i>Ch. evanescens</i>	Англия	2	Июнь–июль; конец августа – октябрь	Имаго	Southwood, Leston, 1959
	Швеция	2	–	Имаго	Kullenberg, 1944
	Евразия (юго-восток)	–	М. к.: август (апрель – 1, июль – 9, сентябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (38 записей)
<i>Ch. pulicarius</i>	Казахстан	2	Май–ноябрь	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Голарктика	–	М. к.: июнь–август (январь – 1, май – 2, сентябрь – 3)	–	Schuh, 2021 (445 записей)
<i>Ch. pullus</i>	Англия	2	Май – начало июля и конец июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Казахстан	2–3	Конец мая – ноябрь	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Голарктика	–	М. к.: май–август (январь – 1, сентябрь – 8)	–	Schuh, 2021 (309 записей)

<i>Chlamydatus wilkinsoni</i>	Англия	–	Май–август	–	Southwood, Leston, 1959
<i>Compsidolon salicellum</i>	Голарктика	–	М. к.: июль–август (июнь – 4, сентябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (106 записей)
	Англия	1	Конец июля – октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959; Butler, 1923
	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: июль–август (апрель – 1, июнь – 4, сентябрь – 7)	–	Schuh, 2021 (102 записи)
<i>Europiella artemisiae</i>	Казахстан	1–4	–	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Англии	2	Конец июня – июль и конец августа – октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Eu. decolor</i>	Голарктика	–	М. к.: апрель–октябрь (январь – 7, февраль – 6, март – 1, ноябрь – 4, декабрь – 2)	–	Schuh, 2021 (2230 записей)
	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Megalocoleus molliculus</i>	Голарктика	–	М. к.: февраль–октябрь (январь – 9, ноябрь – 4, декабрь – 3)	–	Schuh, 2021 (1397 записей)
	Англия	1	Начало июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>M. tanacetii</i>	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: май–август (январь – 12, март – 1, апрель – 1, сентябрь – 2, октябрь – 2)	–	Schuh, 2021 (933 записей)
	Англия	1	Середина июля – начало сентября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Monosynamma bohemanni</i>	Евразия	–	М. к.: июль–август (январь – 9)	–	Schuh, 2021 (144 записей)
	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: июль–сентябрь (январь – 2, апрель – 3, май – 2)	–	Schuh, 2021 (861 запись)

Таблица 1 (продолжение)

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
<i>Parapsallus vitellinus</i>	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Phoenicocoris obscurellus</i>	Англия	1	Середина июня – конец августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	–	М. к.: июнь–август	–	Schuh, 2021 (181 запись)
<i>Phylus coruli</i>	Англия	1	Конец июня – начало сентября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: июнь–август (январь – 2, май – 1)	–	Schuh, 2021 (156 записей)
<i>Ph. melanocephalus</i>	Англия	1	Июнь – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Европа	–	М. к.: июнь–июль (январь – 1, март – 1, май – 4, август – 5)	–	Schuh, 2021 (109 записей)
<i>Plagiognathus arbustorum</i>	Англия	1	Июль–сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Казахстан	1	Июнь–октябрь	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Голарктика	–	М. к.: май–сентябрь (январь – 20, февраль – 4)	–	Schuh, 2021 (1313 записей)
<i>P. chrysanthemii</i>	Англия	1	Конец июня – октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Канада	1	Конец июня – начало сентября	Яйцо	Curry, 1963

<i>Plesiodema pinetella</i>	Англия	–	Середина июня – конец июля	–	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	–	М. к.: май–июль (апрель – 2, август – 5)	–	Schuh, 2021 (144 записи)
<i>P. stlaniki</i>	Япония	1	Июнь–июль	Яйцо	Yasunaga, 2003
	Азия	–	М. к.: июнь	–	Schuh, 2021 (42 записи)
<i>Psallus ambiguus</i>	Англия	1	Конец мая – август	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Норвегия	1	Середина июня – середина июля	Яйцо	Jonsson, 1985
	Евразия	–	М. к.: июнь–июль (май – 6, август – 4)	–	Schuh, 2021 (163 записи)
<i>Ps. betuleti</i>	Англия	1	Конец мая – август	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: май–сентябрь (январь – 1)	–	Schuh, 2021 (318 записей)
<i>Ps. falleni</i>	Англия	–	Конец июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: июль–август (июнь – 4, сентябрь – 6, октябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (206 записей)
<i>Ps. lepidus</i>	Англия	2	Июнь – начало сентября	–	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: июль (январь – 1, март – 1, май – 4, июнь – 4, август – 7)	–	Schuh, 2021 (29 записей)
<i>Ps. luridus</i>	Англия	1	Середина июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	–	М. к.: июль–август (июнь – 4, сентябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (77 записей)

Таблица 1 (продолжение)

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
<i>Pseudatomoscelis seriatus</i>	США (Техас)	4-5	Май-ноябрь	Яйцо	Gaylor, Sterling, 1977
<i>Solenoxiphus artemisiae</i>	Северная Америка	–	М. к.: март-октябрь (январь – 1, февраль – 2, декабрь – 1)	–	Schuh, 2021 (1126 записей)
	Туркмения	2	Май (?), июнь – начало июля	–	Каплин, 1993
	Азия	–	М. к.: май	–	Schuh, 2021 (6 записей)
<i>Tythus rugmaeus</i>	Англия	1	Середина июля – начало сентября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: июнь-август (январь – 2, апрель – 1, май – 1, сентябрь – 2)	–	Schuh, 2021 (149 записей)

Примечание. * – сведения о регистрации имаго по данным этикеток в музейных коллекциях приведены в строке после обозначения «М. к.» и даны по онлайн базе данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» (Schuh, 2021) по состоянию на 08.05.2021 в следующем формате: период указан для месяцев, в течение которых зарегистрировано 10 и более экземпляров (в каждом), а далее в скобках приведены сведения по месяцам, в течение которых зарегистрировано менее 10 экз. (в каждом). 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 вводятся технические дагу 01.01. В графе «Источник данных» указано общее количество записей в базе данных по этому виду (на 08.05.2021). ** «←» – нет данных.

эмбриональной стадии, влияние температуры (18 и 23 °С) на индукцию эмбриональной диапаузы у *P. confusus* в условиях эксперимента проявилось слабо. Самки откладывают две категории яиц: недиапаузирующие и диапаузирующие. Из недиапаузирующих яиц при температуре 25 °С и ДД через 15 дней отрождаются личинки. Из диапаузирующих яиц после их реактивации (90 дней в пониженной температуре 6 °С и ДД) в условиях инкубации (25 °С и ДД) личинки начинают отрождаться в среднем через 22.3 ± 0.5 дня (Ramirez-Soria et al., 2019).

Проявилась эта закономерность и в природных условиях юго-востока Испании. Количество активно развивающихся (т. е. недиапаузирующих) яиц было наибольшим в первом поколении *P. confusus*, наименьшим – в третьем поколении, тогда как количество диапаузирующих яиц наоборот возрастало в последнем поколении. При этом было обнаружено три категории самок. Самки первой категории откладывали только активно развивающиеся (недиапаузирующие) яйца, второй категории – только диапаузирующие яйца. Самки третьей категории откладывали как те, так и другие яйца одновременно. Доля самок, откладывающих смешанные кладки, мало различалась в разных поколениях (от 14.3 до 25.0 %). В отличие от этого доли самок, откладывающих активно развивающиеся яйца и диапаузирующие яйца, сильно различались в разных поколениях: самки первой категории преобладали в весеннем поколении (66.7 %), и их доля сильно сокращалась в осеннем, а самок второй категории, наоборот, было мало в весеннем поколении и их доля возрастала в осеннем (85.7 %; рис. 1; Ramirez-Soria et al., 2018).

***Pilophorus perplexus* Douglas et Scott, 1875.**

Распространен в Европе, Северной Африке (о. Мадейра, Алжир, Марокко, Тунис) и Азии (Грузия, Армения, Азербайджан, Иран). Вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, 2021).

Обычно живет на лиственных деревьях и кустарниках (Schuh, 2021).

Изучен на юге Англии, где обычен на дубах (*Quercus* spp.). Имаго встречаются с июля по октябрь, питаются тлями (особенно из подсем. Lachninae), уничтожают яйца и гусениц младших возрастов яблонной плодовой гусеницы, паутиных клещиков и других мелких беспозвоночных. Зимующие яйца откладывают в молодые веточки растений-хозяев. Личинки отрождаются в мае–июне следующего года. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

***Pilophorus typicus* (Distant, 1909).**

Распространен в Юго-Восточной Азии (Kerzhner, Josifov, 1999; Yasunaga et al., 2014, 2021; Schuh, 2021).

Питается на различных травянистых растениях, в том числе овощных культурах – поражает огурцы, баклажаны, красный перец, тыквы и др. Нередко вредит в теплицах. Личинки встречаются на растениях семейств Acanthaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Rutaceae, Solanaceae, Urticaceae. Зоофитофаг, нападает на трипсов, белокрылок, цикадок и паутиных клещей, экологически тесно связан с муравьями (Yasunaga et al., 2021).

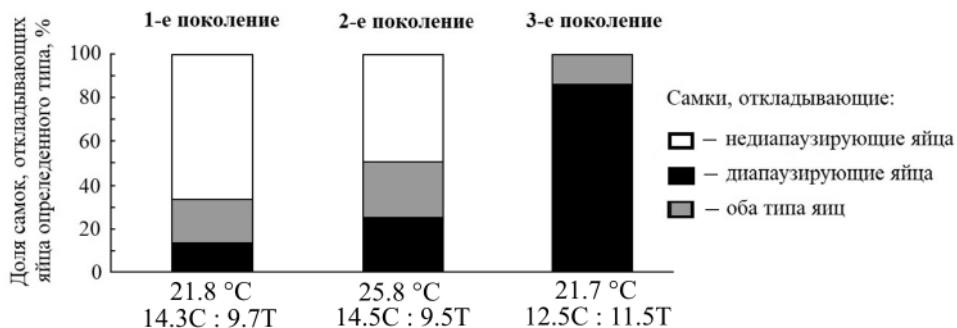


Рис. 1. Доли самок *Pilophorus gallicus* Remane, откладывающих диапаузирующие, недиапаузирующие яйца и оба типа яиц вместе (в одной кладке) в природных условиях в провинции Мурсия (Испания, 38.4° с. ш., 1.1° з. д.; по: Ramirez-Soria et al., 2018).

Под гистограммой приведены усредненные данные о температуре (°C) и длине дня (фотофаза : скотофаза; C : T) в течение недели, предшествующей датам сбора самок в природе).

На юге Японии (острова Кюсю и Рюкю) *P. typicus* активен почти круглогодично, и в течение года встречаются все стадии развития. В г. Нагасаки (Nagasaki; 32.8° с. ш., 129.9° в. д.), по многолетним наблюдениям, завершает 4 поколения за год (Yasunaga et al., 2021). Имаго в основном регистрируют с мая по декабрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

В связи с перспективностью применения этого вида против *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae), основного вредителя табака в странах Юго-Восточной Азии, *P. typicus* исследован в Японии (г. Нанкоку (Nankoku), о. Сикоку, префектура Коти (Кочи) (Kochi Prefecture), 33.6° с. ш., 133.6° в. д.). В лабораторных условиях с использованием в качестве корма листьев очитка *Sedum rubrotinctum* (Saxifragales: Crassulaceae) и замороженных яиц *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) изучены показатели развития всех стадий от яйца до имаго в широком диапазоне температур от 17.5 до 30.0 °C (Nishikawa et al., 2010). Обнаружено, что длительность развития отдельных стадий сильно зависит от температуры (72.0 ± 4.5 дня от яйца до имаго при 17.5 °C и 20.7 ± 1.1 при 30.0 °C; средние ± SD), но мало различается у особей разных полов (Nishikawa et al., 2010).

В пределах интервала температур 17.5–30.0 °C установлены уравнения регрессии скорости развития (для самок: $1/Y = -0.0337 + 0.0028T$, $r^2 = 0.9953$; и самцов: $1/Y = -0.0340 + 0.0028T$, $r^2 = 0.9854$, где Y – длительность развития, T – температура). Определены нижние температурные пороги и суммы эффективных температур для завершения развития от яйца до имаго (для самок: 12.0 °C и 357.1 гр.-дн.; для самцов: 12.1 °C и 357.1 гр.-дн. соответственно). В результате исследований был сделан вывод о том, что наиболее благоприятны для разведения *P. typicus* температуры, близкие к диапазону 25.0–27.5 °C, однако корм, использованный для разведения клопов в данных экспериментальных условиях, слишком дорог, и для экономической эффективности применения этого вида в качестве агента биометода необходим поиск

альтернативного кормового ресурса для поддержания культуры (Nishikawa et al., 2010).

Триба HALLODAPINI Van Duzee, 1916

Эта сравнительно небольшая всеветно распространенная триба объединяет 64 рода (Cassis, Schuh, 2012). Большинство видов этой трибы связано с муравьями, на которых многие виды похожи.

Род HALLODAPUS Fieber, 1858

Halodapus montandoni Reuter, 1895.

Распространен в Европе, на Кавказе и в Средней Азии, на восток до Монголии и Северо-Западного Китая (Kerzhner, Josifov, 1999; Konstantinov, Vinokurov, 2011).

В Англии встречается на лугах, обычно на голой земле между дерновинами злаков. Клопы этого вида нападают на рыжих лесных муравьев *Myrmica scabrinodis* Nylander (Hymenoptera: Formicidae), с которыми обычно обитают совместно. Полнокрылые особи крайне редки.

Одно поколение в году. Зимуют яйца. Личинки появляются в начале июня, имаго окрыляются в конце июля и обычно доживают до сентября (Southwood, Leston, 1959). Судя по материалам музейных коллекций, имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Halodapus rufescens (Burmeister, 1835).

Ареал европейско-сибирский (Винокуров и др., 2010).

Типичный обитатель поверхности почвы. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые биотопы; в частности, в Сибири обычен на лугах (Винокуров, Канюкова, 1995). По наблюдениям в Англии, это обитатель вересковых пустошей. Большая часть популяций представлена короткокрылой формой, длинокрылые особи редки (Southwood, Leston, 1959).

В году одно поколение. В Англии имаго окрыляются в начале июля и доживают до сентября. Зимуют яйца (Southwood, Leston, 1959). Имаго регистрировали с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род SYSTELLONOTUS Fieber, 1858

Systellonotus triguttatus (Linnaeus, 1767).

Распространен в Европе, в Азии обнаружен в Армении, Казахстане и Тюменской обл. России (Винокуров, Канюкова, 1995; Kerzhner, Josifov, 1999; Konstantinov, Namyatova, 2008).

В Англии заселяет открытые песчаные участки, заросшие вереском, обычно по соседству с внешне сходными с ними муравьями *Formica fusca* L. или *Lasius niger* (L.). Зоофитофаги. На всех стадиях развития питаются и растительной, и животной пищей, при этом замечено, что клопы никогда не нападают на живых муравьев. В качестве растительной пищи используют сок бутонов, молодых побегов и незрелых плодов ве-

реска и овсяницы овечьей (*Festuca ovina*), сосут также «медвяную росу», могут питаться на галлах на ивах. Животную пищу в основном составляют тли. Самцы всегда полнокрылые, самки, внешне напоминающие муравьев, обычно короткокрылые (Southwood, Leston, 1959).

Зимуют яйца, отложенные в трещины коры (например, ивы ползучей *Salix repens*). Личинки отрождаются весной следующего года. Имаго встречаются с конца мая до середины августа. Одно поколение в году. Имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Триба PHYLINI Douglas et Scott, 1865

Одна из крупнейших триб подсем. Phylinae, объединяющая более 136 палеарктических родов и более 100 родов из Неарктики (Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Род ATOMOSCELIS Reuter, 1875

Atomoscelis onusta (Fieber, 1861) (пятнистый слепняк).

Ареал западно-центральнопалеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010).

Трофически связан с дикорастущими маревыми (амарантовыми), повреждает многие сельскохозяйственные культуры – свеклу, кукурузу, тыкву, дыни (Асанова, Искаков, 1977; Винокуров, Канюкова, 1995; Schuh, 2021).

Зимуют яйца. В Казахстане развиваются три поколения в году. Длительность преимагинального развития составляет около одного месяца (Асанова, Искаков, 1977). Имаго обычны с марта по октябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род ATRACTOTOMUS Fieber, 1858

Atractotomus magnicornis (Fallén, 1807).

Ареал европейский; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999).

По наблюдениям в Англии, обычно живет на елях (*Picea* spp.), редко селится на других хвойных породах (Southwood, Leston, 1959), известен с многих видов сосен (*Pinus* spp.) (Schuh, 2021).

Зимуют яйца. Личинки достигают имагинальной стадии в конце июня – начале июля. Имаго доживают до сентября. Яйца откладывают на кормовые растения, личинки отрождаются весной следующего года. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (табл. 1; Schuh, 2021).

Atractotomus mali (Meyer-Dür, 1843).

Ареал палеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999).

Фитозоофаг. Питается паутиными клещами, тлями и их сладкими выделениями, гусеницами и куколками чешуекрылых и другими мелкими насекомыми. В Казахстане

известен как хищник, уничтожающий гусениц яблонной моли в их гнездах (Асанова, Исакаов, 1977). Склонен к каннибализму (Collyer, 1953). Основные кормовые растения – деревья и кустарники сем. розоцветных (Rosaceae), хотя находили и на растениях многих других семейств, в том числе хвойных (Schuh, 2021).

В Европе и на севере Северной Америки (в Канаде) сезонный цикл моновольтинный (Kullenberg, 1944; Jonsson, 1985; Ehanno, 1987). По наблюдениям в Англии, зимуют яйца, имаго встречаются с конца июня по начало августа. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род *CAMPYLOMMA* Reuter, 1878

Campylomma verbasci (Meyer-Dür, 1843) (слепняк коровяковый, mullein plant bug).

Ареал западнопалеарктический: вся Северная Африка, Европа, Закавказье, Турция, Средняя Азия и северо-восток Китая (Konstantinov, Vinokurov, 2011). Только в 1930-х годах обнаружен на Британских островах (Wheeler, Henry, 1992). В Северной Америке – адвентивный вид (Kerzhner, Josifov, 1999).

В Европе коровяковый слепняк рассматривался как нейтральный для сельского хозяйства вид, однако в 1990 г. отмечен его значительный вред в яблонево-садах в Нидерландах, Бельгии и Болгарии (Wheeler, 2000a, 2000b). Фитозоофаг, питается мелкими насекомыми (трипсами, белокрылками, тлями, мелкими гусеницами). В Казахстане в массе размножается на хлопке, где питается паутиными клещиками (Асанова, Исакаов, 1977). Был найден на многих листовных породах деревьев (Schuh, 2021).

На большей части европейского ареала клопы завершают два поколения за год (Southwood, Leston, 1959; Niemczyk, 1978; Torres et al., 1999), в Норвегии (60° с. ш.) – одно поколение (Skanland, 1980; Jonsson, 1983, 1985), в Иране – три (Pourhadji, 2001). Зимуют яйца в состоянии диапаузы (Thistlewood, Smith, 1996). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Для клопов этого вида характерна смена кормовых растений в течение года. Личинки первого (перезимовавшего) поколения питаются на древесной растительности. Окрыляющиеся имаго этого поколения в июне–июле перелетают на травянистые растения, чаще на коровяк (*Verbascum thapsus*), где дают начало второму поколению, полностью развивающемуся на травах. Имаго второго поколения в августе–октябре возвращаются с трав на древесные растения, преимущественно на яблони и груши, где откладывают зимующие яйца в стебли молодых побегов (Southwood, Leston, 1959).

Сезонное развитие *C. verbasci* подробно исследовано в Канаде, поскольку после натурализации этого вида на североамериканском континенте обнаружилась его существенная вредоносная деятельность на плодовых деревьях. Личинки младших возрастов, питаясь на завязывающихся плодах яблонь и груш, наносят уколы, которые впоследствии проявляются в виде темных корковых рубцов. Это снижает качество плодов и их коммерческую стоимость. В то же время, будучи хищниками, личинки *C. verbasci* уничтожают мелких насекомых, однако в общем экономическом балансе вред, причиняемый личинками при питании на яблонях, превосходит их полезность как хищников. В противоположность этому, на грушевых деревьях *C. verbasci* является важнейшим хищником, уничтожающим грушевую медяницу (*Psylla pyri* L.),

поэтому сохранение этого хищного клопа на грушах считается оправданным (Thistlewood, Smith, 1996).

В Канаде (Ричмонд, Британская Колумбия [49.2° с. ш., 123.1° з. д.] и Онтарио, Квебек [46.8° с. ш., 71.2° з. д.]) обычно вид дает два или три поколения за сезон, в редкие годы – даже четыре. Личинки первого поколения выходят из перезимовавших яиц в начале мая, одновременно с началом цветения яблонь и груш. В некоторые годы в течение 3–4 дней отрождается до 50 % личинок. Они живут в соцветиях или в паутинных гнездах, образованных гусеницами. В начале июня большая часть окрыляющихся имаго перелетают на травянистые растения и образуют здесь несколько поколений, из которых имаго последнего в сентябре–октябре возвращаются на фруктовые деревья и откладывают зимующие яйца (Thistlewood et al., 1990; Thistlewood, Smith, 1996).

В лабораторных условиях разными авторами установлена длительность развития личинок *C. verbasci*. Завершение этой стадии требует 23 дня при температуре 21 °С (McMullen, Jong, 1970), 21 день при 22 °С (Smith, Borden, 1991) и 16 дней при температуре 23 °С (Niemczyk, 1978). Питание животной пищей при этом обязательно, хотя пыльца цветущих растений может частично возмещать недостаток белковой пищи (Bartlett, 1996).

На основе результатов лабораторных исследований, полученных при разных константных температурах, предложена модель, позволяющая прогнозировать сроки отрождения личинок из перезимовавших яиц в природных условиях (Judd, McBrien, 1994).

Род CHLAMYDATUS Curtis, 1833

Chlamydatus allii V. G. Putshkov, 1959 (луковый прыгающий клопик).

Ареал евразийский степной (Винокуров и др., 2010).

В европейской части России отмечен на диких видах чеснока (*Allium* spp.), вредит луку-порею (*Allium porrum* L.) (Винокуров и др., 2010).

Зимуют имаго (Асанова, Искаков, 1977). В России имаго регистрировали в июле и сентябре, в остальные месяцы – единично (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus evanescens (Boheman, 1852).

Ареал евразийский (Kerzhner, Josifov, 1999).

Питается на перечнике (*Lepidium* spp.) и реже – на очитке (*Sedum* spp.) (Southwood, Leston, 1959).

В Англии завершает два поколения в году. Имаго летнего поколения окрыляются в июне – начале июля, осеннего – в конце августа – сентябре и даже в октябре. Имаго второго поколения зимуют и активизируются в мае следующего года. Яйца откладывают на листья кормового растения, с цветом молодых листьев которого гармонирует окраска отрождающихся личинок (Southwood, Leston, 1959). Зимовка *Ch. evanescens* на стадии имаго отмечена также в Швеции (Kullenberg, 1944). Имаго обычны в августе (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus pulicarius (Fallén, 1807).

Ареал голарктический (Schuh, Schwartz, 2005; Schuh, 2021).

В Сибири чаще встречается на лугах (Винокуров, Канюкова, 1995). Подобно *Ch. pullus*, *Ch. pulicarius* – многоядный вид (Пучков, 1972; Schuh, 2021). В Казахстане обнаруживается также на кукурузе, свекле, гречихе.

Зимуют яйца. Дает два поколения в году (Асанова, Исакаев, 1977). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus pullus (Reuter, 1870) (черный слепняк).

Ареал голарктический (Schuh, Schwartz, 2005; Винокуров и др., 2010).

Вредит многим полевым и огородным культурам, но более обычен на люцерне, эспарцете и клевере.

В Казахстане большей частью дает два поколения в год, на юге – три поколения. Имаго встречаются с конца мая до поздней осени. Зимуют яйца (Асанова, Исакаев, 1977).

Исследован в Англии, где клопы часто попадают на щавеле (*Rumex* spp.) и горце птичьим (*Polygonum aviculare* L.), но основными кормовыми растениями для них служат клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) и люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina* L.). В год завершают два поколения. Имаго первого поколения появляются в конце мая – начале июня, второго – в конце июля, и отдельные его особи доживают до конца сентября. Зимуют яйца. Имаго обоих полов всегда полнокрылые (Southwood, Leston, 1959).

Имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus wilkinsoni (Douglas et Scott, 1866).

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

В Сибири обитает на марях, часто на болотах, в горных тундрах (Винокуров, Канюкова, 1995).

В Англии имаго встречаются с мая до августа. Обычно короткокрылые; длиннокрылые особи обоих полов очень редки (Southwood, Leston, 1959). В разных частях ареала имаго наиболее обычны в июле и августе (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род **COMPSIDOLON** Reuter, 1899

Compsidolon salicellum (Herrich-Schaeffer, 1841).

Ареал европейско-сибирский; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010).

Живет на ежевике и других травянистых и древесных растениях, в частности на орешнике (*Corylus avellana* (L.) H. Karst.), ивах (*Salix* spp.), ольхе (*Alnus* spp.), яблонях (*Malus* spp.) (Schuh, 2021). Зоофитофаг. Нападает на мелких насекомых и клещей.

В Англии встречается с конца июля по октябрь. Зимуют яйца (Southwood, Leston, 1959).

Род EUROPIELLA Reuter, 1909

Europiella artemisiae (Becker, 1864) (полынный слепняк).

Ареал голарктический (Schuh, 2004; Винокуров и др., 2010).

Вредитель огородных и полевых культур. В дикой природе трофически связан только с разными видами полыни (*Artemisia* spp.) (Асанова, Исакаев, 1977).

Зимуют яйца. Поливольтинный вид. В северных областях Казахстана дает одно или два поколения в году, на юге – три или четыре поколения (Асанова, Исакаев, 1977). Исследован в Англии, где тоже дает два поколения за сезон. Имаго первого поколения появляются в конце июня – июле, второго – с конца августа по октябрь (Southwood, Leston, 1959). В разных частях ареала имаго массово регистрируют с апреля по октябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Europiella decolor (Uhler, 1893).

Ареал голарктический (Schuh, 2004; Винокуров и др., 2010).

Основные кормовые растения относятся к родам *Artemisia* и *Chrysothamnus* (Asteraceae), в Палеарктике питается и на растениях сем. Lamiaceae. В отличие от большинства видов подсем. Phylinae, обычен на еще не цветущих растениях (Schuh, 2004).

В Англии имаго окрыляются в конце июня – начале июля и уже в начале августа встречаются редко. Зимуют яйца, личинки отрождаются в мае следующего года. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Данные этикеток музейных коллекций не вполне сочетаются с этими наблюдениями: имаго массово регистрируют с февраля по октябрь, пик встречаемости приходится на июнь–август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род MEGALOCOLEUS Reuter, 1890

Megalocoleus molliculus (Fallén, 1807).

Ареал транспалеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010). Обычен на тысячелистнике (*Achillea* spp.) и других сложноцветных (Southwood, Leston, 1959; Винокуров, Канюкова, 1995; Matocq, 2004).

Сезонный цикл исследован в Англии, где зимуют яйца, личинки отрождаются в начале июня, а имаго окрыляются в начале июля и встречаются до сентября. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Megalocoleus tanacetii (Fallén, 1807).

Ареал европейско-сибирский (Matocq, 2004; Винокуров и др., 2010).

В Англии обычен на почках, цветках и незрелых плодах пижмы (*Tanacetum* spp.; Asteraceae).

Имаго встречаются с середины июля до начала сентября. Самки откладывают зимующие яйца в стебли цветущих растений, обычно вблизи основания щитка из корзинок. Личинки отрождаются летом следующего года. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род MONOSYNAMMA Scott, 1864

Monosynamma bohemanni (Fallén, 1829).

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

В Сибири живет на ивах (*Salix* spp.) (Винокуров, Канюкова, 1995), в Англии также заселяет ивы, но растущие исключительно на береговых песчаных дюнах. Известен также с бобовых, сложноцветных и других травянистых и некоторых древесных растений (Schuh, 2021).

Имаго встречаются с конца июня по начало августа. Зимуют яйца. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PARAPSALLUS Wagner, 1952

Parapsallus vitellinus (Scholtz, 1847).

Ареал трансевразийский; вид преднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010). Обычен на хвойных, часто на лиственницах (*Larix* spp.).

В Англии имаго обнаруживаются с конца июня по начало августа. Зимуют яйца. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959).

Род PHOENICOCORIS Reuter, 1875

Phoenicocoris obscurellus (Fallén, 1829).

Ареал европейско-сибирский: вид широко распространен от запада Европы, включая Британские острова, Португалию и Италию, до Дальнего Востока России (Kerzhner, Josifov, 1999; Schwartz, Stonedahl, 2004; Винокуров и др., 2010).

Обычен на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), во Франции часто встречается также на можжевельнике обыкновенном (*Juniperus communis* L.) (Schwartz, Stonedahl, 2004).

В Англии первые имаго появляются в середине июня и встречаются до конца августа. Зимуют яйца. В году одно поколение (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PHYLUS Hahn, 1831

Phylus coryli (Linnaeus, 1758).

Вид широко распространен в Европе, обнаружен в Закавказье и Турции, непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013).

Обычно живет на орешнике и питается тлями, листоблошками (Psyllidae) и другими мелкими насекомыми (Southwood, Leston, 1959).

Яйца откладывают в молодые побеги растений вблизи прилистников. Личинки отрождаются в конце мая – начале июня. Первые имаго появляются в конце июня, и лишь немногие из них доживают до середины августа – начала сентября. В году одно поколение (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (табл. 1; Schuh, 2021).

Phylus melanocephalus (Linnaeus 1767).

Европейский вид, в Азии отмечен в Грузии, Армении и Турции (Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013).

Обычен на дубах (*Quercus* spp.). Фитозоофаг, питается тлями и другими мелкими насекомыми.

Имаго появляются в первой половине июня и живут до начала августа. Зимующие яйца откладывают вблизи почек на молодых дубах. Личинки отрождаются в середине мая. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют в июне и июле (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PLAGIOGNATHUS Fieber, 1858

Plagiognathus arbustorum (Fabricius, 1794).

Ареал голарктический (Schuh, 2001; Винокуров и др., 2010). В Англии один из самых распространенных видов сем. Miridae.

Обитает на разных травянистых растениях, особенно часто встречается на крапивах (*Urtica* spp.) (Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021). В Казахстане предпочитает влажные местообитания. Фитозоофаг (Southwood, Leston, 1959). Полифаг. Повреждает посевы гороха, люцерны (Асанова, Исакаев, 1977).

По наблюдениям в Англии, личинки отрождаются в мае, первые имаго окрыляются в начале июля, в Казахстане – с середины июня, к концу сентября они уже погибают. Зимуют яйца. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959; Асанова, Исакаев, 1977). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (табл. 1; Schuh, 2021).

Plagiognathus chrysanthemi (Wolff, 1804) (малый люцерновый слепняк).

Ареал транспалеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Schuh, 2001; Винокуров и др., 2010).

При большой численности повреждает посевы люцерны, клевера, эспарцета; второстепенный вредитель бобовых трав (Пучков, 1972; Асанова, Исакаев, 1977). В Канаде сильно вредит бобовым, особенно лядвенцу (*Lotus corniculatus* L.), который обычно

выращивают на семена (Guppy, 1963). В Англии обитает на сухих пустошах, заселяя такие растения, как крестовник (*Senecio* spp.), пупавка (*Anthemis* spp.), тысячелистник (*Achillea* spp.) и другие сложноцветные (Southwood, Leston, 1959).

По наблюдениям в Англии, личинки отрождаются в конце мая. Первые имаго окрыляются в конце июня, отдельные особи доживают до октября. В июле–августе откладывают яйца, которые зимуют. Личинки отрождаются весной следующего года. Моновольтинный вид: и в Англии (Southwood, Leston, 1959), и на севере Северной Америки (Канада: Guppy, 1963) завершает только одно поколение в год.

Род PLESIODEMA Reuter, 1875

Plesiodema pinetella (Zetterstedt, 1828).

Ареал западно-центральнопалеарктический (Schwartz, 2006; Винокуров и др., 2010).

Взрослые клопы встречаются на разнообразных хвойных породах (соснах *Pinus* spp., елях *Picea* spp., лиственницах *Larix* spp.; Schwartz, 2006) с середины июня до конца июля (Southwood, Leston, 1959).

О зимующей стадии точных сведений нет. Для других видов этого рода в качестве зимующей указана стадия яйца (Yasunaga, 2003). Имаго массово регистрируют с мая по июль (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Plesiodema stlaniki Kerzhner, 1979.

Распространен в Сибири и на Дальнем Востоке России (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010), в Японии (острова Хоккайдо и Хонсю: Yasunaga, 2003).

В Японии обнаружен в альпийском поясе на *Pinus pumila* Regel (Кержнер, 1978, 1979).

Завершает одно поколение в год. Зимуют яйца. Личинки встречаются в июне и июле (см. табл. 1; Yasunaga, 2003; Schuh, 2021).

Род PSALLUS Fieber, 1858

Psallus ambiguus Fallén, 1807.

Ареал европейско-восточномедиземноморский; вид помимо Европы известен также из Грузии, Азербайджана, Турции и Ирана (Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013).

Подробно исследован в Англии, где этот вид широко распространен. Обычен на яблонях (*Malus* spp.), боярышнике (*Crataegus* spp.), ивах (*Salix* spp.) и других преимущественно древесных породах. Фитозоофаг. Помимо растительного корма и личинки, и имаго питаются тлями и другими мелкими насекомыми (Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

В Англии имаго встречаются с конца мая по август, в Норвегии – с середины июня до середины июля. Яйца откладывают в молодые веточки деревьев, личинки отрождаются в мае следующего года. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959; Jonsson, 1985). Имаго массово регистрируют в июне и июле (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus betuleti (Fallén, 1826).

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

Найден на березовых (Betulaceae), главным образом на березах (*Betula* spp.) и ольхе (*Alnus* spp.) (Кержнер, 1978; Schuh, 2021).

Фитозоофаг, нападает на мелких насекомых, в том числе тлей (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

В Англии личинки отрождаются в конце апреля – начале мая. Имаго окрыляются в конце мая – первой половине июня и встречаются до августа (Southwood, Leston, 1959). Близкие сроки появления имаго отмечены и в Нидерландах (Aukema, 2008). Зимуют яйца, отложенные в молодые побеги берез. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus falleni Reuter, 1883.

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010).

Встречается на березах (Betulaceae) (Кержнер, 1978; Yasunaga, Vinokurov, 2000; Schuh, 2021).

В Англии имаго особенно многочисленны с конца июля по сентябрь; отдельные личинки встречаются даже в начале августа. Зимуют, вероятно, яйца (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus lepidus Fieber, 1858.

Ареал: Европа, Северная Африка; в Азии известен из Армении и Азербайджана. Непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999).

В Англии имаго этого вида встречаются на ясенях (*Fraxinus* spp.) с середины июня до начала сентября, личинки попадают даже в августе. По мнению исследователей (Southwood, Leston, 1959), в году, возможно, завершаются два поколения. Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus luridus Reuter, 1878.

Ареал европейско-сибирский (Винокуров и др., 2010).

В Англии клопы заселяют молодые деревья лиственницы (*Larix decidua*). Зимуют яйца. Имаго встречаются с середины июня до начала августа. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют в июле и августе (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PSEUDATOMOSCELIS Poppius, 1911

Pseudatomoscelis seriatus (Reuter, 1876) (cotton fleahopper).

Ареал неарктический (Schuh, 2021).

Вредитель хлопка в США. Полифаг, питается более чем на 35 видах растений, предпочитая виды рода *Croton* (Snodgrass et al., 1984).

Поливольтинный вид (Gaylor, Sterling, 1977). Исследовано сезонное развитие популяции клопа в Техасе, США (30.6° с. ш., 96.3° з. д.). С сентября по ноябрь самки концентрируются на цветущих растениях кротона опушенного (*C. capitatus* Michx.) и откладывают диапаузирующие яйца в их стебли. Личинки отрождаются весной – в марте и апреле. Молодые имаго первого поколения мигрируют на разные виды ранневесенних эфемероидов. По мере того, как эти растения теряют привлекательность для клопов, имаго мигрируют на хлопковые поля, где дают несколько поколений. Осенью клопы возвращаются на кротон (Gaylor, Sterling, 1977; Breene et al., 1989).

Наступление факультативной эмбриональной диапаузы *Ps. seriatus* определяется условиями содержания личинок материнского поколения. Наибольшую чувствительность к длине дня проявили личинки младших (до III) возрастов. Фотопериодическая реакция, определяющая откладку диапаузирующих яиц, относится к длиннодневному типу и имеет порог между 12 и 13 ч при 26.7 °С. Когда личинки младших возрастов развивались на фоне дня с фотофазой короче критической, самки откладывали диапаузирующие яйца (рис. 2; Gaylor, Sterling, 1977).

Терминация эмбриональной диапаузы происходит под действием пониженных температур. Наибольшее количество личинок отродилось после хранения диапаузирующих яиц в температуре около +4 °С (Gaylor, Sterling, 1977).

Имаго массово регистрируют с марта по октябрь (табл. 1; Schuh, 2021).

Род SOLENOXYPHUS Reuter, 1875

Solenoxyphus artemisiae Putshkov, 1978.

Распространен в Туркмении и Узбекистане (Konstantinov, 2008).

Вид исходно собран и описан В. Г. Пучковым (1978) с *Artemisia badghysi* Krasch. et Lincz. ex Poljakov (Asteraceae). По наблюдениям в восточной части пустыни Кара-Кумы (Каплин, 1993), основными кормовыми растениями являются *Kochia odontoptera* Schrenk, *Londesia eriantha* Fisch. et C. A. Mey., *Salsola sclerantha* (C. A. Mey.) Akhani et Roalson и *S. carinata* C. A. Mey. (Chenopodiaceae).

Развивается в двух поколениях; личинки второго поколения встречаются до конца июня, а имаго этого поколения – в начале июля (Каплин, 1993). Имеющиеся в музейных коллекциях немногочисленные имаго были собраны в мае (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род TYTTTHUS Fieber, 1864

Tytthus pygmaeus (Zetterstedt, 1838).

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

В Сибири клопы этого вида обитают на осоках в сырых местах (Винокуров, Канюкова, 1995). Такие же сведения приводят для Канады (Kelton, 1980).

Имаго появляются с середины июля и живут обычно до начала сентября. Зимуют яйца. Имаго всегда полнокрылые. Личинки и имаго хищники, питаются яйцами и мел-

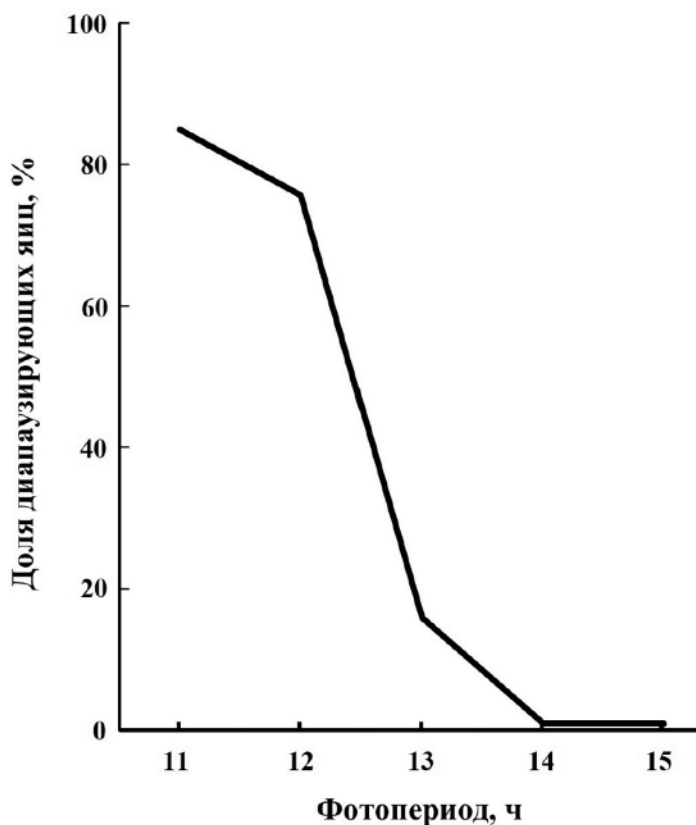


Рис. 2. Фотопериодическая индукция эмбриональной диапаузы у *Pseudatomoscelis seriatus* (Reuter) при 26.7 °С (Техас, США, 30.6° с. ш., 96.3° з. д.; по: Gaylor, Sterling, 1977).

Клопов родительского поколения содержали в условиях константных длины дня и температуры.

кими личинками цикадок (Cicadellidae) (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

ОБСУЖДЕНИЕ

Накопленные к настоящему времени данные о вольтинизме и фенологии 39 наиболее изученных видов подсем. Phylinae фауны Голарктики показывают, что объектами исследований в основном оказываются виды, имеющие хозяйственное значение – либо полезные в качестве агентов биометода, либо вредители экономически значимых культивируемых растений. Практически не исследованы экофизиологические реакции, контролирующие сезонное развитие клопов (например, скорость преимагинального развития, индукцию и терминацию диапаузы, крыловой диморфизм) даже такого богатого видами подсемейства, как Phylinae.

Из трибы *Pilophorini* изучены пять голарктических видов, три из них – обитатели умеренного пояса. Эти виды завершают в год одно поколение. Они зимуют на стадии яйца, что четко подтверждается фенологическими данными: последними в сезоне появляются взрослые клопы, а первыми весной следующего года отмечаются только личинки, но не имаго. Считать их годичный цикл облигатно моновольтинным пока нет оснований, поскольку облигатность диапаузы не доказана экспериментально и нет данных о сохранении моновольтинности в климатических условиях, допускающих завершение более чем одного поколения в году. Характер сезонного цикла этих видов изучен лишь в регионах с бореальным климатом, где сумма эффективных температур выше порога развития, вероятно, обеспечивает реализацию только одного поколения за летний сезон.

В более теплом климате исследованы сезонные циклы *Pilophorus confusus* (Испания) и *P. typicus* (Япония), характеризующихся поливольтинизмом. В зависимости от внешних условий они завершают большее число поколений (*P. confusus*) или проявляют круглогодичную активность (гомодинамное развитие; *P. typicus*).

Три изученных вида трибы *Halodapini* имеют однотипный сезонный цикл – одно поколение в год также с зимовкой на эмбриональной стадии, однако имеющихся данных пока недостаточно для того, чтобы однозначно характеризовать экофизиологическую основу моновольтинизма для представителей трибы в целом.

Наибольшее видовое богатство свойственно крупнейшей в подсем. *Phylinae* трибе *Phylini*, отдельные роды которой, например, *Psallus* и *Campylomma*, объединяют до 140 видов (Duwal et al., 2012; Konstantinov et al., 2015). Ей присуще и более выраженное разнообразие типов сезонных циклов. Хотя для клопов сем. *Miridae* в целом характерна зимовка на стадии яйца, для двух видов рода *Chlamydatus* трибы *Phylini* указана зимовка имаго; это *Ch. allii* в Казахстане (Асанова, Искаков, 1977) и *Ch. evanescens* в Англии (Southwood, Leston, 1959) и Швеции (Kullenberg, 1944). Среди пяти рассмотренных видов рода *Chlamydatus* у трех сезонный цикл поливольтинный, а для двух других (*Ch. allii* и *Ch. wilkinsoni*) данных о числе поколений и зимующей стадии пока нет.

Из оставшихся 26 видов, приведенных в табл. 1, шесть обладают поливольтинным сезонным циклом и завершают в разных климатических поясах от двух до четырех поколений за год.

У видов этой же трибы мы видим и пример достаточно редкой для полужесткокрылых сезонной адаптации, а именно смены кормовых растений в течение года. Как было отмечено, личинки первого (перезимовавшего на стадии яйца) поколения *Campylomma verbasici* питаются на древесной растительности, а окрыляющиеся имаго этого поколения перелетают на травянистые растения, на которых полностью развивается второе поколение. Имаго второго поколения в конце лета или в начале осени возвращаются с травянистых на древесные растения, где откладывают зимующие яйца в стебли молодых побегов (Southwood, Leston, 1959). Такой цикл развития скорее свойствен равнокрылым хоботным (Homoptera), чем клопам (хотя и известен также у *Lygocoris pabulinus* из трибы *Mirini* подсем. *Mirinae*; Саулич, Мусолин, 2020).

В заключение необходимо отметить, что очень богатое видами подсем. *Phylinae* отличается и значительным разнообразием экофизиологических особенностей (таких, как пищевая специализация, сезонная смена кормовых растений, количество поко-

лений в году, зимующая стадия). Среди филин немало вредителей сельского хозяйства и в том числе видов, чей хозяйственный статус и инвазионный потенциал могут измениться при потеплении климата и трансформации сельскохозяйственных практик.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Ф. В. Константинову (Санкт-Петербургский государственный университет и Зоологический институт РАН, С.-Петербург) и А. А. Намятовой (Всероссийский институт защиты растений и Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за внимательное прочтение рукописи и критические замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Создание базы данных по сезонным адаптациям полужесткокрылых частично поддержано благотворительным «Фондом Инессы» (А. Х. С.). 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., Исаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 238 с.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.
- Каплин В. Г. 1993. Открытоживущие членистоногие семенных растений Гарагумов. Ашгабат: Ылым, 444 с.
- Кержнер И. М. 1978. Полужесткокрылые (Heteroptera) Сахалина и Курильских островов. В кн.: Новые данные о насекомых Сахалина и Курильских островов. Владивосток, с. 31–57. (Труды Биолого-почвенного института, новая серия, т. 50 (153)).
- Кержнер И. М. 1979. Новые полужесткокрылые (Heteroptera) с Дальнего Востока СССР. Ленинград: Зоологический институт АН СССР, с. 14–65. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 81).
- Кержнер И. М. 1988. 21. Сем. Miridae. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 2. Равнокрылые и полужесткокрылые. Л.: Наука, с. 778–857.
- Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Hemiptera) – полужесткокрылые. В кн.: О. Л. Крыжановский, Е. М. Данциг (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука, с. 222–262.
- Пучков В. Г. 1978. Виды рода *Solenoxyphus* Reuter, 1874 (Heteroptera, Miridae) фауны СССР. Доклады Академии наук УССР, сер. Б. 5: 470–473.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2019. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Вrucosorinae. Энтомологическое обозрение 98 (2): 281–301. <http://dx.doi.org/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. <http://dx.doi.org/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. <http://dx.doi.org/10.31857/S0367144521010020>
- Aukema B. 2008. *Psallus (Apocremnus) montanus* Josifov, 1973 in The Netherlands (Heteroptera, Miridae). In: S. Grozeva, N. Simov (eds). Advances in Heteroptera Research (Festschrift in Honour of 80th Anniversary of Michail Josifov). Sofia: Pensoft Publishers, p. 9–54.
- Aukema B., Rieger Ch., Rabitsch W. 2013. Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 6. Supplement. Amsterdam: The Netherlands Entomology Society, 629 p.
- Bartlett D. 1996. Feeding and Egg Laying Behaviour in *Campylomma verbasci* Meyer (Hemiptera: Miridae). M. Sc. Thesis. Burnaby, British Columbia, Canada: Simon Fraser University, 100 p. (доступна онлайн: <https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=&ved=2ahUKewjRueGyqP31AhXrllsKHtQmBUkQFnoECAUQAQ&url=http%3A%2F%2Fsummit.sfu.ca%2Fsystem%2Ffiles%2Fitems%2F6905%2Fb17825969.pdf&usq=AOvVaw0kVv4wnkLmHjYpMV7wD2-6>)

- Breene R. G., Martin W. R., Jr., Dean D. A., Sterling W. L. 1989. Rearing methods for the cotton fleahopper. *Southwestern Entomologist* **14** (3): 249–253.
- Butler E. A. 1923. *A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera*. London, Great Britain: Witherby, 682 p.
- 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.
- Collyer E. 1953. Biology of some predatory insects and mites associated with the fruit tree red spider mite (*Metatetranychus ulmi* (Koch)) in south-eastern England III. Further predators of the mite. *Journal of Horticultural Sciences* **28**: 98–113.
- Duwal R. K., Yasunaga T., Jung S., Lee S. 2012. The plant bug genus *Psallus* (Heteroptera: Miridae) in the Korean Peninsula with descriptions of three new species. *European Journal of Entomology* **109** (4): 603–632. <http://dx.doi.org/10.14411/eje.2012.074>
- Ehanno B. 1987. *Les Hétéroptères Mirides de France: Tome II A: Inventaire et synthèses écologiques*. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 648 p. (Inventaires de faune et flore; 40).
- Gaylor M. J., Sterling W. L. 1977. Photoperiodic induction and seasonal incidence of embryonic diapause in the cotton fleahopper, *Pseudatomoscelis seriatus*. *Annals of the Entomological Society of America* **70** (6): 893–897. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.6.893>
- Guppy J. C. 1963. Observation on the biology of *Plagiognathus chrysanthemi* (Hemiptera: Miridae), a pest of birdsfoot trefoil in Ontario. *Annals of the Entomological Society of America* **56**: 804–809.
- Jonsson N. 1983. The bug fauna (Hem. Heteroptera) on apple trees in south-eastern Norway. *Fauna Norvegica. Ser. B* **30**: 9–13.
- Jonsson N. 1985. Ecological segregation of sympatric heteropterans on apple trees. *Fauna Norvegica. Ser. B* **32**: 7–11.
- Judd G. J. R., McBrien H. L. 1994. Modeling temperature-dependent development and hatch of overwintered eggs of *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* **23** (5): 1224–1234. <https://doi.org/10.1093/ee/23.5.1224>
- Kelton L. A. 1980. The plant bugs of the prairie provinces of Canada. Heteroptera: Miridae. Part 8. In: *The Insects and Arachnids of Canada*. Hull, Quebec, Canada: Agriculture Canada Research Branch. Publication 1703, 408 p.
- 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*. Amsterdam, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 577 p.
- Konstantinov F. V. 2008. Review of *Solenoxyphus* Reuter, 1875 (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *American Museum Novitates* **3607**: 1–44.
- Konstantinov F. V., Namyatova A. A. 2008. New records of Phylinae (Hemiptera: Heteroptera: Miridae) from the Palaearctic Region. *Zootaxa* **1870**: 24–42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1870.1.2>
- Konstantinov F. V., Namyatova A. A. 2019. Taxonomic revisions and specimen database in the internet age: dealing with a species rich insect taxon. *Entomological Review* **99** (3): 340–361. <https://doi.org/10.1134/S0013873819030072>
- Konstantinov F. V., Neimorovets V. V., Korzeev A. I. 2015. The genus *Campylomma* Reuter, 1878 (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae): two new synonyms and discussion of the diagnosis. *Zootaxa* **3974** (2): 203–216. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3974.2.5>
- Konstantinov F. V., Vinokurov N. N. 2011. New species and new records of plant bugs (Hemiptera: Heteroptera) from Northwestern China. *Zootaxa* **2836**: 27–43. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2836.1.2>
- Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* **23**: 1–522.
- Matocq A. 2004. Revue des espèces attribuées au genre *Megalocoleus* Reuter, 1890 (Heteroptera: Miridae). *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* **40** (1): 69–101. <https://doi.org/10.1080/00379271.2004.10697407>
- McMullen R. D., Jong C. 1970. The biology and influence of pesticides on *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* **102**: 1390–1394.
- Niemczyk E. 1978. *Campylomma verbasci* Meyer-Dür (Heteroptera, Miridae) as a predator of aphids and mites in apple orchards. *Polskie Pismo Entomologiczne* **48**: 221–235.
- Nishikawa H., Shimada T., Nakahira K., Arakawa R. 2010. Thermal effect on the development and reproduction of an indigenous mirid bug, *Pilophorus typicus* Distant (Heteroptera: Miridae), a potential biological control agent in Japan. *Applied Entomology and Zoology* **45** (2): 313–318. <https://doi.org/10.1303/aez.2010.313>
- Pourhadji A. 2001. Biology of *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae) and its injury in apple orchards of West Azerbaijan. *Journal of Entomological Society of Iran* **20** (2): 47–55.

- Ramirez-Soria M. J., López-Gallego E., La-Spina M., Sanchez J. A. 2018. Population dynamics and seasonal variation in the embryonic dormancy of *Pilophorus gallicus* (Hemiptera: Miridae): 'don't put all your eggs in one basket'. *Agricultural and Forest Entomology* **20** (2): 191–200.
<https://doi.org/10.1111/afe.12243>
- Ramirez-Soria M. J., Wäckers F., Sanchez J. A. 2019. When natural enemies go to sleep: diapause induction and termination in the pear psyllid predator *Pilophorus gallicus* (Hemiptera: Miridae). *Pest Management Science* **75** (12): 3293–3301.
<https://doi.org/10.1002/ps.5451>
- Sanchez J. A., Ortin-Angulo M. C. 2012. Abundance and population dynamics of *Cacopsylla pyri* (Hemiptera: Psyllidae) and its potential natural enemies in pear orchards in southern Spain. *Crop Protection* **32**: 24–29.
- Schuh R. T. 1991. Phylogenetic, host and biogeographic analyses of the Pilophorini (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Cladistics* **7**: 157–189.
- Schuh R. T. 2001. Revision of New World *Plagiognathus* Fieber, with comments on the Palearctic fauna and the description of a new genus (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **266**: 1–267.
[https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2001\)266%3C0001:RONWPF%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)266%3C0001:RONWPF%3E2.0.CO;2)
- Schuh R. T. 2004. Revision of *Europiella* Reuter in North America, with the description of a new genus (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *American Museum Novitates* **3463**: 1–58.
- Schuh R. T. 2012. Integrating specimen database and revisionary systematics. *ZooKeys* **209**: 255–267.
- Schuh R. T. [Интернет-ресурс] 2021. On-line Species Pages of Heteroptera (Insecta). [URL: <http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/>] (Дата обращения: 03 октября 2021 г.)
- Schuh R. T., Schwartz M. D. 1988. A revision of the New World Pilophorini (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **187** (2): 101–201.
- Schuh R. T., Schwartz M. D. 2005. Review of North American *Chlamydatus* Curtis species, with new synonymy and the description of two new species (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *American Museum Novitates* **3471**: 1–55.
- 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).
- Schwartz M. D. 2006. Review of *Plesiodema* Reuter and a description of a new genus to accommodate *Psallus sericeus* Heidemann (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Russian Entomological Journal* **15** (2): 211–220.
- Schwartz M. D., Stonedahl G. M. 2004. Revision of *Phoenicocoris* Reuter with descriptions of three new species from North America and a new genus from Japan (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *American Museum Novitates* **3464**: 1–55.
[http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082\(2004\)464%3C0001:ROPWD%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082(2004)464%3C0001:ROPWD%3E2.0.CO;2)
- Skandland H. T. 1980. Studies on the arthropod fauna of a Norwegian apple orchard. *Fauna Norvegica. Ser. B* **28**: 25–34.
- Smith R. F., Borden J. H. 1991. Fecundity and development of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* **123**: 595–600.
<https://doi.org/10.4039/Ent123595-3>
- Snodgrass G. L., Scott W. P., Smith J. W. 1984. A survey of the host plants and seasonal distribution of the cotton fleahopper (Hemiptera: Miridae) in the delta of Arkansas, Louisiana, and Mississippi. *Journal of the Georgia Entomological Society* **19**: 34–41.
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. London, Great Britain: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Thistlewood H. M. A., Borden J. H., McMullen R. D. 1990. Seasonal abundance of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae), on apple and mullein in the Okanagan Valley. *The Canadian Entomologist* **122** (11–12): 1045–1058.
- Thistlewood H. M. A., Smith R. F. 1996. Management of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae), in pome fruit orchards of Canada. In: O. Alomar, R. N. Wiedenmann (eds). *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Lanham, Maryland, U. S. A.: Proceedings of Entomological Society of America, p. 119–140. (Thomas Say Publications in Entomology).
- Torres X., Sarasua M. J., Avilla J. 1999. The role of *Campylomma verbasci* (Herrich-Schäffer) in pear and apple orchards. *Bulletin of Organisation Internationale de Lutte Biologique et Intégrée contre les Animaux et les Plantes Nuisibles, Dijon (France). Section Régionale Ouest Paléarctique, Groupe de Travail* **22** (7): 139–143.
- 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, pp. 657–693.
- Wheeler A. G., Jr. 2001. *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists*. Ithaca, NY, 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).
- Wheeler A. G., Jr., Henry T. J., Hoebeke E. R. 2006. Palearctic pant bugs (Hemiptera, Miridae) in Newfoundland, Canada: First North American records for *Phytocoris longipennis* Flor and *Pilophorus cinnamopterus* (Kirschbaum), new records of eight other species, and review of previously reported species. *Denisia* **19**, *Zugleich Kataloge der ÖO. Landesmuseen Neue Serie* 50: 997–1014.
https://www.zobodat.at/pdf/DENISIA_0019_0997-1014.pdf
- Yasunaga T. 2003. A review of Japanese species of the genus *Plesiodesma* Reuter (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Tijdschrift voor Entomologie* **146**: 371–375.
- Yasunaga T., Duwal R. K., Nakatani Y. 2021. Reclassification of the plant bug genus *Pilophorus* in Japan and key to the genera and species of Japanese Pilophorini (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Zootaxa* **4942** (1): 1–40.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4942.1.1>
- Yasunaga T., Vinokurov N. N. 2000. The phylinae plant bug genus *Psallus* Fieber in Japan (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Entomological Science* **3** (4): 653–668.
- Yasunaga T., Yamada K., Artchawakom T. 2014. Additional records and descriptions of the ant-mimetic plant bug genus *Pilophorus* from Thailand (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae: Pilophorini). *Zootaxa* **3795** (1): 1–15.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3795.1.1>

SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE):
 SUBFAMILY PHYLINAE, TRIBES PILOPHORINI,
 HALLODAPINI AND PHYLINI

D. L. Musolin, A. Kh. Saulich

Key words: biological control, day length, diapause, nymphal development, seasonal change of food plants, seasonal development, seasonal polymorphism, photoperiodic response, plant protection, true bugs, voltinism.

S U M M A R Y

The review analyses available literature data characterizing the seasonal development of plant bugs of the subfamily Phylinae distributed in the Holarctic Region. The data set concerns 39 species from three tribes (Pilophorini, Hallodapini, and Phylini). The tribe Pilophorini is represented by five species, three of which complete one generation per year and hibernate at the egg stage. However, there is no reason to believe that their annual cycles are obligatory univoltine, since they have been studied only in regions with a relatively cold climate. Two other species of this tribe (*Pilophorus confusus* and *P. typicus*) are multivoltine in regions with a warmer climate (Spain and Japan, respectively), where they overwinter at the egg stage. The data for 3 species of the tribe Hallodapini suggest they have similar seasonal cycles with 1 generation per year and overwintering at the embryonic stage. The greatest variety of seasonal patterns is known in the tribe Phylini. Thus, out of 5 *Chlamydatus* species included into the review, 2 species overwinter as adults, although overwintering at the egg stage is characteristic of the family Miridae. Three species of this genus have a multivoltine seasonal cycle, and for the other two species (*Ch. allii* and *Cgh. wilkinsoni*), data on voltinism and overwintering stage are not available. Of the remaining 26 species of the tribe Phylini, 3 species have a multivoltine seasonal cycle and complete from 2 to 4 generations per year in different climatic zones. The bivoltine *Campylomma verbasci* from the same tribe has a seasonal adaptation unusual for true bugs – a shift of food plants during the year realized by different generations (after overwintering, the bugs leave woody plants and move to herbaceous ones). In general, the subfamily Phylinae is very species-rich and diverse in their ecological characteristics (such as trophic specialization, voltinism, overwintering stage, seasonal switch of host plants, wing polymorphism, etc.).