

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ (НЕТЕРОПТЕРА, MIRIDAE): ПОДСЕМ. BRYOCORINAE**© 2019 г. А. Х. Саулич,<sup>1\*</sup> Д. Л. Мусолин<sup>2\*\*</sup><sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: 325mik40@gmail.com<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный лесотехнический  
университет им. С. М. Кирова  
Институтский пер., 5, лит. «У», С.-Петербург, 194021 Россия  
\*\*e-mail: musolin@gmail.com

Поступила в редакцию 24.11.2018 г.

После доработки 26.05.2019 г.

Принята к публикации 26.05.2019 г.

В обзоре проанализированы данные по сезонным адаптациям клопов-слепняков (Miridae) подсем. Bryocorinae. Все бриокорины, у которых изучен контроль сезонного развития, относятся к трибе Dicyphini; это связано с экономическим значением видов этой трибы как агентов биологического контроля вредных членистоногих в закрытом грунте. *Macrolophus melanotoma*, *M. pygmaeus* и *Nesidiocoris tenuis* гомотинамны. Обладая нижним температурным порогом развития около 8–9 °С, эти виды при наличии пищи активны круглогодично и в зависимости от температурных условий в разных регионах завершают различное количество поколений в течение года. Они могут зимовать на разных стадиях онтогенеза, используя всевозможные природные убежища для защиты от негативного воздействия низких зимних температур. Два других изученных вида – *Dicyphus errans* и *D. hesperus* – гетеродинамны и переживают зимний период в состоянии имагинальной диапаузы, индукция которой контролируется фотопериодической реакцией длиннодневного типа. Кроме того, у *D. errans* обнаружена фотопериодическая регуляция скорости роста личинок, способствующая своевременному достижению диапаузирующей стадии, необходимой для успешной зимовки. У *D. hesperus* выявлена географическая изменчивость порога фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы и определено, что чувствительностью к длине дня обладает только личиночная стадия. Предварительное экспериментальное изучение запланированных для ввоза агентов биометода должно уменьшить риск обоснования нежелательных пришельцев. В период приспособления вида к новым условиям наиболее важны именно сезонные адаптации, регулирующие развитие вида и отдельных его популяций в естественной природной среде. Более высокая эффективность энтомофагов может достигаться при использовании в закрытом грунте южных поливольгинных популяций гомотинамных видов, имеющих как высокую скорость роста преимагинальных стадий, так и высокую скорость размножения имаго, а также легко переходящих на новые виды жертв. В природных условиях успешнее натурализуются гетеродинамные моновольгинные виды и популяции с прочной облигатной диапаузой и широкой полифагией.

**Ключевые слова:** биологический метод контроля вредителей, вредные членистоногие, диапауза, мириды, сезонное развитие, сезонные циклы, сезонный покой, скорость развития, фотопериодизм, фотопериодическая реакция.

DOI: 10.1134/S0367144519020047

Сезонное развитие насекомых характеризуется чрезвычайным разнообразием. Каждый вид имеет уникальный сезонный цикл, отличный от такового у других видов (в том числе систематически близких или совместно обитающих). Нередко даже отдельные популяции одного вида имеют значительные специфические черты в наборе своих сезонных адаптаций (Saulich, Musolin, 2018). Изучение многообразия форм сезонного развития насекомых, – вероятно, одно из старейших направлений энтомологии. Однако лишь развитие исследований по фотопериодизму насекомых в середине XX в., начало которым в значительной степени было положено профессором Ленинградского государственного университета (ЛГУ) А. С. Данилевским и его учениками, дало энтомологам научно обоснованный метод, позволяющий проводить причинно-следственный анализ фенологического развития популяций насекомых. В основу этого эколого-физиологического метода наравне с теорией температурного контроля скорости развития пойкилотермных животных легло учение о ведущей роли фотопериодических реакций (ФПР) в контроле сезонного развития насекомых и других живых организмов. На начальных этапах исследований фотопериодизма основное внимание было уделено чешуекрылым (Данилевский, 1961), двукрылым, в частности кровососущим комарам (Виноградова, 1960), и равнокрылым хоботным (Lees, 1955). Позже интерес к проблеме фотопериодизма и сезонного развития насекомых резко возрос, что вызвало расширение круга исследованных таксонов и появление фундаментальных обобщающих монографий (Masaki, 1980; Tauber et al., 1986; Danks, 1987, и др.). Результаты разработки этой проблемы убеждают в ее большом общебиологическом и прикладном значении.

К настоящему времени накоплен огромный материал, включающий как фенологические наблюдения за отдельными популяциями насекомых в природе, так и экспериментальные данные, расширяющие наши представления о регуляторных механизмах, лежащих в основе реализации конкретных фенологических схем, строго адаптированных к местным условиям среды, об их пластичности и консерватизме, препятствующих или способствующих перемещениям насекомых на дальние расстояния, натурализации их на новых территориях и изменению ареалов. Однако этот ценный материал разбросан в многочисленных и порой труднодоступных публикациях, тогда как специализированные обобщения касаются проблемы в целом, а материалы по конкретным видам служат лишь в качестве иллюстраций.

Впервые мысль о необходимости упорядочить знания о разнообразии сезонных циклов насекомых высказал профессор ЛГУ В. П. Тыщенко, предложив создать «Энциклопедию сезонных адаптаций насекомых». Фундаментальный проект был начат под его руководством и при непосредственном участии в 1985–1986 гг. и основывался на экспериментальных данных по чешуекрылым, значительная часть которых была получена сотрудниками Лаборатории энтомологии Биологического института ЛГУ. К сожалению, «Энциклопедия» не была завершена.

Данной статьей авторы начинают серию публикаций по сезонным адаптациям полужесткокрылых сем. слепняков (Miridae). В статье содержатся материалы, характеризующие сезонное развитие видов подсемейства *Brucosaginae*. Этот небольшой обзор продолжает серию ранее опубликованных обобщений по отдельным семействам отряда полужесткокрылых (Heteroptera): водных клопов (Саулич, Мусолин, 2007), сем. антокорид (*Anthocoridae*; Саулич, Мусолин, 2009), сем. полушаровидных щитников (*Plataspidae*; Мусолин, Саулич, 2014), сем. щитников (*Pentatomidae*; Саулич, Мусолин, 2014; Musolin, Saulich, 2018; Saulich, Musolin, 2018), которые можно рассматривать как вклад в развитие идей А. С. Данилевского и В. П. Тыщенко.

Слепняки – самое большое семейство настоящих полужесткокрылых (Heteroptera), включающее более 11 000 видов (Cassis, Schuh, 2012; Henry, 2017). Семейство разделяют на 8 подсемейств, примерно 50 триб и более 1500 родов (Cassis, Schuh, 2012; Namyatova et al., 2016; Henry, 2017; Konstantinov et al., 2018). Слепняки – преимущественно растительноядные насекомые с узкой или широкой пищевой специализацией, однако есть немало специализированных хищников, зоофитофагов и фитозоофагов. Многие виды относят к вредителям сельского хозяйства, некоторых используют в биологическом контроле численности вредных насекомых (Schaefer, Panizzi, 2000; Wheeler, 2001; Perez-Hedo, Urbaneja, 2015; Namyatova et al., 2016).

Bryocorinae – одно из крупных подсемейств слепняков. Оно включает более 1000 в основном тропических и субтропических видов из 200 родов, объединенных в 5 триб – Bryocorini, Dicyphini, Ecritotarsini, Felisacini и Monaloniini (Namyatova et al., 2016; Konstantinov et al., 2018), однако экспериментально исследованных в отношении сезонных адаптаций среди видов бриокорин немного, в основном это представители трибы Dicyphini, используемые в биологическом контроле численности вредителей сельскохозяйственных культур. Анализ данных по контролю сезонного развития этих видов приведен ниже.

*Dicyphus errans* (Wolff, 1804), дицифус странствующий, широко распространен в Европе от юга Скандинавии до Средиземного моря, отмечен также в Закавказье и Турции (Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema, Hermes, 2014). Этот слепняк – хищник, питается трипсами, тлями, клещами, но предпочитает белокрылок. В качестве источника влаги он использует более 150 видов растений (Voigt, 2005; Ingegno et al., 2017). Благодаря своим длинным конечностям и ряду морфологических и поведенческих адаптаций *D. errans* способен успешно заселять растения с сильно опушенной поверхностью, что делает его уникальным агентом биометода, поскольку многие другие хищные насекомые избегают растения с опушенной поверхностью (Southwood, 1986; Voigt, 2005; Voigt et al., 2007). Вид эффективно применяют в теплицах против тлей в Италии (Schaefer, Panizzi, 2000). Во Франции при защите томатов от равнокрылых хоботных успешно комбинировали применение *D. errans* с выпуском паразитоидов тлей, обходясь при этом без пестицидов (Lyon, 1986; Malausa, Trottin-Caudal, 1996). Дицифуса рекомендуют также использовать против опасного инвазивного вредителя – томатной минирующей моли *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera, Gelechiidae) (Ingegno et al., 2017).

В Краснодарском крае России *D. errans* используется в теплицах для защиты от вредителей кабачков и огурцов. Развитие одной генерации продолжается 30–40 дней. Клопы легко разводятся на свежих и криоконсервированных яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Olivier, 1789) (Ижевский и др., 1999).

На Британских островах *D. errans* завершает два поколения в год с зимовкой на стадии имаго. Клопы живут на различных растениях и этим отличаются от других видов-монофагов рода *Dicyphus*. Имаго обычно полнокрылые (forma *macroptera*), встречаются с июня по октябрь. Короткокрылые (forma *brachyptera*) самки очень редки; их находили только в сентябре. В Германии отмечали находки клопов зимой в теплицах, где они, вероятно, зимовали, а весной откладывали яйца в черешки листьев красной герани (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

В лабораторных условиях (Пазюк и др., 2018) изучено влияние длины дня и температуры на длительность преимагинального развития и индукцию факультатив-

ной зимней имагинальной диапаузы у *D. errans*. Лабораторная линия происходит от двух десятков особей, собранных в 2013 г. в окрестностях Рима (Тиволи: 41°58' с. ш., 12°48' в. д. и Остия-Антика: 41°45' с. ш., 12°18' в. д.). Экспериментальную культуру содержали при температуре 22...25 °С и длине дня 16 ч света в сутки (8 ч темноты) в садках на растениях табака *Nicotiana tabacum* (сорт Вирджиния). В качестве корма использовали яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae) и цветочную пыльцу в избытке.

Продолжительность преимагинального развития *D. errans* при 20 °С статистически значимо зависела от фотопериода (рис. 1). Самки в среднем развивались на 1.3 дня дольше самцов, но при этом длина дня одинаково влияла на продолжительность преимагинального развития представителей обоих полов. Преимагинальный период у самцов и самок был минимальным в условиях короткого дня (10–12 ч света в сутки), при 14 ч достигал максимума, но уже при 15 ч снижался, а при самом длинном из использованных фотопериодов (16 ч света в сутки) был таким же, как и при коротком дне.

Кроме того, у самок *D. errans* обнаружена четкая длиннодневная ФПР индукции имагинальной диапаузы: в короткодневных режимах (от 10 до 14 ч света в сутки) практически все самки сформировали диапаузу, тогда как в длиннодневных условиях (15 и 16 ч света в сутки) около 90 % самок созревали и приступали к откладке яиц. Порог этой реакции был близок к 14 ч 30 мин (рис. 2). Количество диапаузирующих самок в околопороговой зоне при 20 и 25 °С практически совпало, что характеризует ФПР как термостабильную.

В эксперименте обнаружено сочетание двух фотопериодических реакций: одна регулирует скорость развития личинок, а вторая – индукцию имагинальной диапаузы. Наличие двух ФПР имеет явный адаптивный смысл. Известно, что в Центральной Европе популяции *D. errans* поливольтинны, дают два–три поколения за сезон (Voigt, 2005) и зимуют на стадии имаго (при этом, вероятно, пережить зиму могут только оплодотворенные самки, а самцы погибают еще осенью: Wachmann et al., 2004). Из-за термостабильности ФПР индукции имагинальной диапаузы зимний покой формируется всегда в одни и те же календарные сроки вне зависимости от погодных условий конкретного года (в первую очередь – температуры). Однако в природных условиях репродукция и преимагинальное развитие насекомых часто растянуты по срокам, и если особи из ранних кладок обычно имеют достаточно времени для питания и подготовки к зимовке, то личинки из более поздних кладок могут не успеть вовремя перелинять на имаго и полноценно сформировать прочную зимнюю диапаузу. Благодаря фотопериодической регуляции скорости развития личинок в короткодневных условиях осени (10–12 ч света в сутки) даже при сезонном снижении температуры шансы личинок из более поздних яиц перелинять на имаго и успеть сформировать зимнюю имагинальную диапаузу возрастают.

Экспериментальные данные необходимо учитывать как при анализе сезонного развития *D. errans*, так и при разработке технологий его разведения в искусственных условиях. При содержании культуры клопа в длинном дне (например, 16 ч света в сутки) самки будут репродуктивно активными, в коротком дне (12 ч света в сутки) практически все самки сформируют диапаузу, но преимагинальное развитие будет существенно ускоряться. В околопороговых режимах (например, 14 и 15 ч света в сутки) преимагинальное развитие займет больше времени, чем в коротком дне, а имагинальная диапауза сформируется не у всех особей и может быть менее прочной. При этом следует

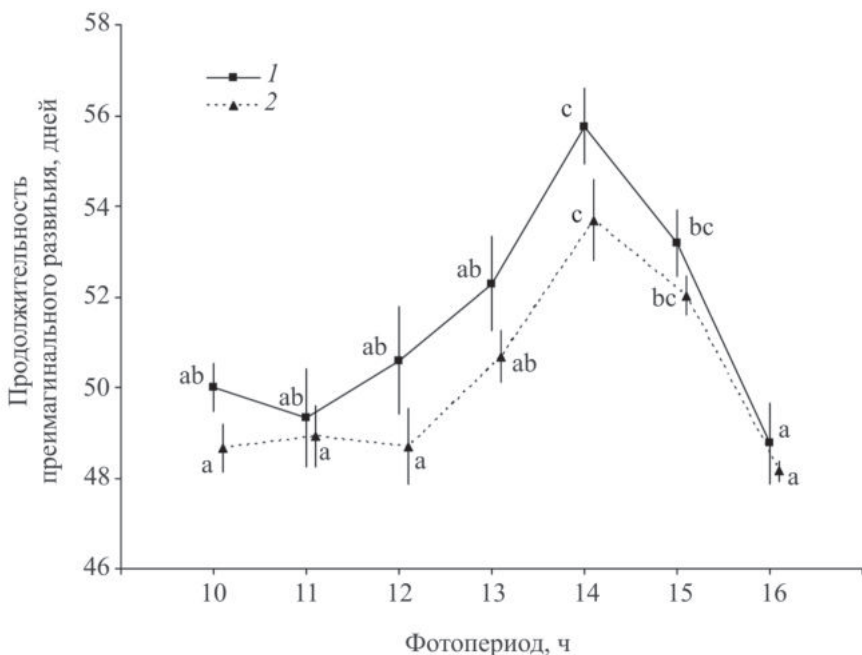


Рис. 1. Влияние длины дня на продолжительность преимагинального развития *Dicyphus errans* (Wolff) при температуре 20 °С (по: Пазюк и др., 2018).

Продолжительность преимагинального развития: 1 – самки, 2 – самцы (средние арифметические  $\pm$  S. E.). Средние арифметические, помеченные разными буквами на одной линии, достоверно различаются ( $P < 0.05$ ; тест Тьюки). Общее количество особей в эксперименте  $n = 774$  самок и 952 самцов (не менее 99 особей каждого пола в каждом фототермическом режиме).

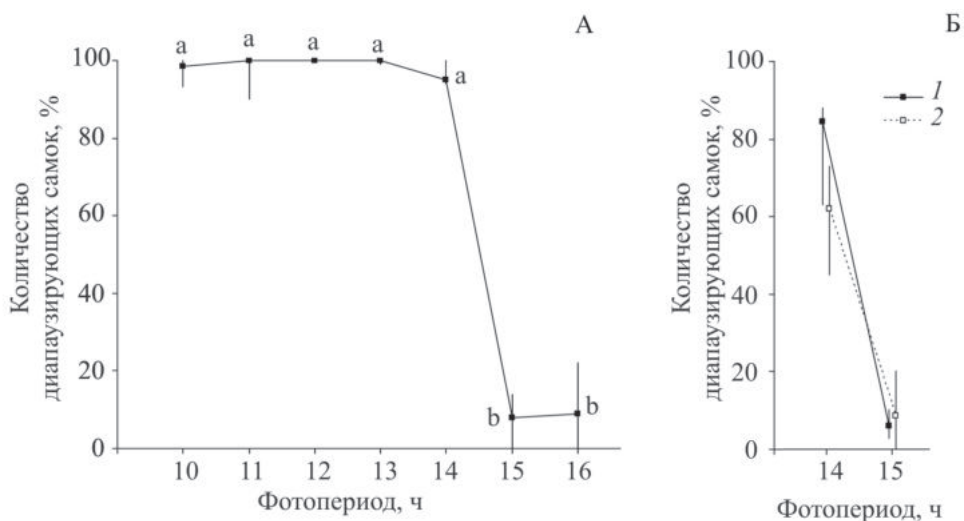


Рис. 2. Влияние длины дня и температуры на индукцию имагинальной диапаузы у самок *Dicyphus errans* (Wolff) (по: Пазюк и др., 2018).

Количество диапаузирующих самок представлено как медианы и квантили в серии повторностей. А – при температуре 20 °С, Б: 1 – при 20 °С, 2 – при 25 °С. Количество когорт  $n = 42$  (А, Б, линия 1) и  $n = 20$  (Б, линия 2); количество самок  $n = 651$  (А, Б, линия 1) и  $n = 352$  (Б, линия 2).

иметь в виду, что экофизиологические характеристики других географических популяций *D. errans* могут различаться.

***Dicyphus hesperus* Knight, 1943** – хищник и полифаг, неарктический слепняк, заселивший запад Северной Америки от Канады до штата Нью-Мексико (Henry, Wheeler, 1988). Перспективный агент биологического контроля вредителей в теплицах и оранжереях (van Lenteren, 2000), которого эффективно применяют совместно с паразитоидами *Encarsia formosa* Gahan, 1924 (Hymenoptera, Aphelinidae) и *Eretmocerus eremicus* (Rose et Zolnerowich, 1997) (Hymenoptera, Aphelinidae) для защиты томатов (Lambert et al., 2003). Разрабатываются также приемы высаживания растений-накопителей (banker plants) для ускорения колонизации овощных культур в теплицах этим хищником (Lambert et al., 2003; Sanchez et al., 2003). В Нидерландах этот слепняк широко используется против белокрылки на баклажанах (Hatherly et al., 2008).

*Dicyphus hesperus* – поливольтинный вид. Достаточно подробно исследованы его популяции из Канады (Британская Колумбия, 49°36' с. ш., 119°40' з. д.) и США (Калифорния, 35°43' с. ш., 116°49' з. д.) (Gillespie et al., 2000, 2004; Gillespie, Quiring, 2005). Зимуют имаго в состоянии диапаузы; при этом диапаузирующие самки продолжают питаться. Внешне они отличаются от яйцекладущих самок тем, что имеют брюшко зеленого цвета, тогда как у репродуктивно активных самок оно черное (Gillespie, Quiring, 2005).

Температурные нормы развития разных стадий названных популяций *D. hesperus* различаются незначительно. Об этом свидетельствуют и данные табл. 1, в которой приведены результаты исследования продолжительности развития личинок *D. hesperus* от момента отрождения до окрыления имаго (Gillespie et al., 2004).

Нижний температурный порог (НТП) развития личинок у названных популяций не различается и близок к 8 °С. Такое сравнительно низкое значение температурного порога позволяет особям *D. hesperus* круглый год сохранять активность во многих районах Калифорнии, где многолетняя средняя температура даже зимой не опускается ниже порогового значения для данного вида. В этом регионе уже в январе встречаются активные самки, питающиеся тлями и готовые к размножению (Gillespie et al., 2004). Непродолжительная репродуктивная диапауза у *D. hesperus*, как и у некоторых других слепняков, например рода *Lygus* (Beards, Strong, 1966), выполняет, видимо, скорее синхронизирующую функцию, способствуя выравниванию популяции по возрастному составу, чем функцию обеспечения выживания в холодный период года.

**Таблица 1.** Продолжительность развития личинок двух популяций *Dicyphus hesperus* Knight при разных температурах (по: Gillespie et al., 2004).

Температура, °С	Продолжительность развития личинок, дни (средние арифметические ± S. E.; в скобках – число особей)			
	Самцы		Самки	
	Популяция из Британской Колумбии	Популяция из Калифорнии	Популяция из Британской Колумбии	Популяция из Калифорнии
14	51.0 ± 0.82 (23)	49.5 ± 0.69 (25)	48.3 ± 0.85 (24)	47.7 ± 0.52 (23)
19	29.0 ± 0.58 (17)	27.8 ± 0.43 (18)	29.4 ± 0.29 (27)	27.6 ± 0.32 (29)
22	21.5 ± 0.30 (26)	19.8 ± 0.17 (24)	20.3 ± 0.33 (21)	20.1 ± 0.25 (23)
27	16.3 ± 0.34 (18)	15.3 ± 0.10 (23)	16.2 ± 0.21 (24)	15.9 ± 0.17 (26)
35	14.9 ± 0.45 (15)	14.0 ± 0.38 (7)	13.3 ± 0.42 (16)	15.7 ± 0.47 (10)

Порог ФПР, контролирующей наступление зимней имагинальной диапаузы у особей канадской популяции, составляет 15.5 ч при температуре 23 °С и имеет близкое значение при терморитме 23 °С (день) : 18 °С (ночь). Порог ФПР для популяции из Калифорнии установлен только в условиях терморитма с теми же параметрами, и он равен примерно 13.5 ч (Gillespie, Quiring, 2005). Формирование имагинальной диапаузы возможно лишь в том случае, когда все личиночное развитие проходит в коротком дне. При этом установлено, что личинки проявляют очень высокую чувствительность к уровню освещенности, воспринимая гражданские сумерки как светлую часть суток. Содержание в коротком дне личинок только отдельных возрастов, так же как яиц или имаго, не индуцирует имагинальную диапаузу (Gillespie et al., 2000).

Для того чтобы оценить, какая из исследованных популяций более перспективна для использования в биологическом контроле вредителей в закрытом грунте на фоне естественных условий в Канаде на широте 49° с. ш. без включения дополнительного освещения, в теплицы выставлялись пробы (группы особей), различающиеся сроками отрождения личинок. В ходе эксперимента в этих пробах отмечали сроки окрыления имаго и количество диапаузирующих особей в каждом варианте. При этом точно фиксировались продолжительность дня (абсолютная и с учетом гражданских сумерек) и температура от момента отрождения личинок до окрыления имаго (Gillespie, Quiring, 2005).

Изменение количества диапаузирующих самок в теплице в Британской Колумбии в условиях, близких к естественным, происходило в соответствии с экспериментально установленными порогами ФПР каждой популяции. У канадской популяции подавляющее большинство самок (96 %) формировало диапаузу в пробе, в которой их окрыление происходило после 25 августа. Длина дня с учетом гражданских сумерек от момента отрождения личинок до дня окрыления имаго в этом варианте уменьшалась от 16.5 до 14.9 ч при средней температуре 21.9 °С. Максимальное количество диапаузирующих самок у калифорнийской популяции было отмечено среди особей, окрылившись после 26 сентября. За время развития личинок в этом варианте день сократился от 14.3 до 13 ч при средней температуре 20.6 °С. Таким образом, у самок калифорнийской популяции формирование диапаузы задерживалось по сравнению с особями канадской популяции почти на целый месяц, что вполне согласуется с географической изменчивостью порога ФПР, установленной в экспериментальных условиях.

Однако несмотря на то, что в экспериментах количество диапаузирующих особей осенью достигало почти 100 % у самок канадской популяции и более 60 % у самок калифорнийской популяции, в более поздних пробах их количество сокращалось. Так, половина самок канадской популяции начинала откладывать яйца через 6 недель, а калифорнийской популяции – уже через 2 недели (рис. 3).

В целом полученные результаты свидетельствуют о большей перспективности применения в качестве агента биологического контроля вредителей в теплицах *D. hesperus* калифорнийской популяции, так как в условиях, близких к естественным, у этой южной популяции меньшая доля самок и в более поздние сроки формирует диапаузу, а также самки существенно раньше начинают откладывать яйца после ее завершения (Gillespie, Quiring, 2005).

На примере 3 популяций из Калифорнии было также показано, что высота места обитания популяции слабо влияет на долю диапаузирующих особей. Кланы, собран-

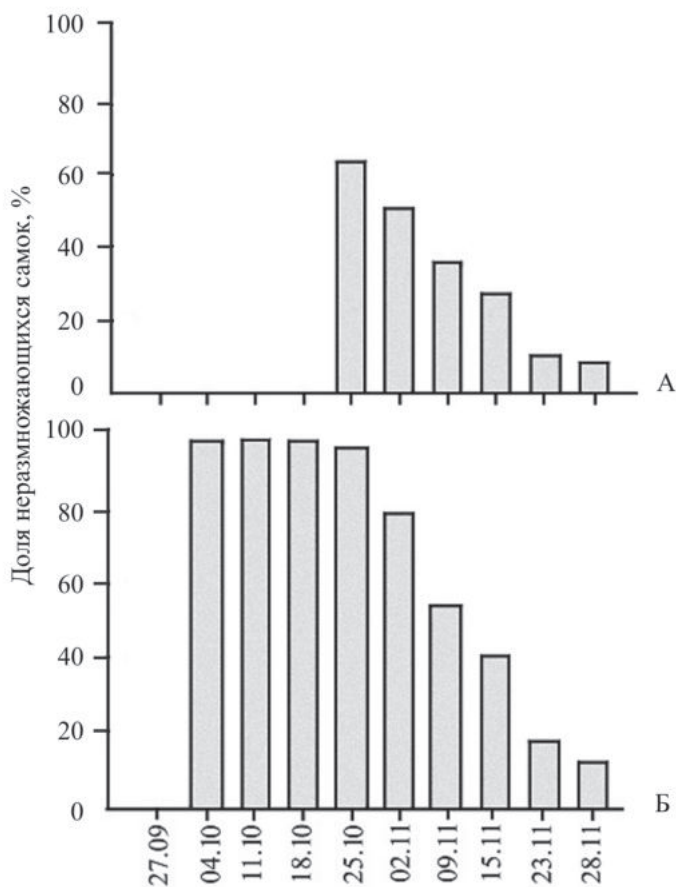


Рис. 3. Доля диапаузирующих (неразмножающихся) самок *Dicyphus hesperus* Knight в эксперименте с популяциями из Калифорнии (А) и Британской Колумбии (Б) среди особей, окрылившихся после 18 октября и 27 сентября (ось абсцисс), соответственно (по: Gillespie, Quiring, 2005).

Количество особей в эксперименте  $n = 34$  самки (А) и 46 самок (Б).

ные на разных высотах (более 2000 м над ур. м., около 500 м над ур. м. и у подножия гор), проявили ФПР с пороговым значением между 13 и 14 ч (Gillespie et al., 2000).

Результаты исследований североамериканских популяций *D. hesperus* и успешное применение их в оранжереях Канады (Британская Колумбия, Онтарио и Квебек) свидетельствуют о возможности применения этого хищника и на территориях других стран и континентов. В связи с этим была оценена способность выживания разных стадий *D. hesperus* в климатических условиях севера Европы (Бирмингем, Великобритания, 52°29' с. ш., 1°54' з. д.). Для этого измеряли температуру переохлаждения разных стадий *D. hesperus* и регистрировали смертность клопов при длительном хранении при разных температурах. В экспериментах использовали клопов из Калифорнии (Hatherly et al., 2008).

Температура переохлаждения личинок и имаго (недиапаузирующих и диапаузирующих) была близка к  $-20$  °С. Нижняя летальная температура, при которой погибает



10, 50 или 90 % испытуемых особей (ЛТ<sub>10%</sub>, ЛТ<sub>50%</sub> и ЛТ<sub>90%</sub>), составила –15.0, –17.6 и –21.0 °С для личинок *D. hesperus*, –15.0, –17.6 и –20.7 °С для диапаузирующих имаго соответственно. Результаты определения летального времени, в течение которого погибают 10, 50 или 90 % испытуемых особей (ЛВ<sub>10%</sub>, ЛВ<sub>50%</sub> и ЛВ<sub>90%</sub>), показаны на рис. 4 (Hatherly et al., 2008).

Параллельно были проведены опыты в Бирмингеме в природных условиях, близких к естественным (Hatherly et al., 2008). В том случае, когда личинки I возраста *D. hesperus* были помещены в зимние условия, не имевшие доступа к пище особи погибли через 70 дней, тогда как 5 % личинок, имевших доступ к пище, выжили до конца зимы (140 дней) и окрылились после возвращения в лабораторные условия.

В подобном эксперименте, но на взрослых *D. hesperus*, после экспозиции в течение 140 дней 50 % питавшихся диапаузирующих имаго и 15 % питавшихся, но не диапаузирующих имаго были живы, тогда как все не имевшие доступа к пище диапаузирующие особи погибли. После возвращения через 5 месяцев из полевых условий в лабораторию и диапаузирующие, и недиапаузирующие питавшиеся имаго спаривались и самки откладывали яйца, формируя жизнеспособное потомство.

Таким образом, полевые и лабораторные опыты свидетельствуют о том, что зимние температуры умеренного климата не являются непреодолимым препятствием для обоснования *D. hesperus* даже южной популяции (из Калифорнии) на большей части европейского континента, и вселяют надежду на возможность круглогодичного использования этого хищника в биологическом контроле вредных насекомых (Hatherly et al., 2008).

***Macrolophus melanotoma* (A. Costa, 1853)** (= *M. caliginosus* Wagner, 1951) – евразийский вид (Schaefer, Panizzi, 2000), распространенный на юге Европы, в Передней Азии (Турция, Ирак, Иран, Кипр, Израиль, Йемен), на севере Африки (Алжир, Тунис, Канарские острова, Ливия, Марокко) (Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013). Фитозоофаг, питается мелкими насекомыми и клещами. В природных условиях чаще встречается на растениях из семейств сложноцветных (Asteraceae) и пасленовых (Solanaceae), в частности на томатах (Schaefer, Panizzi, 2000). Вид обычен в странах Средиземноморья (Malausa, Trottin-Caudal, 1996), где его широко используют в теплицах против вредных членистоногих.

Для поддержания в теплицах популяции фитозоофага в те периоды, когда плотность его основных жертв низкая, рекомендуется прибегать к его искусственной подкормке яйцами зерновой моли (*S. cerealella*) или мельничной огневки (*Ephestia kuehniella* Zeller, 1879) (Lepidoptera: Pyralidae). При высокой численности макролофус начинает питаться соком растений, нанося им ощутимый вред. Именно по этой причине не рекомендуется использовать этого слепняка для защиты растений герберы (Ижевский и др., 1999).

Зимуют личинки *M. melanotoma* разных возрастов. В природных условиях западного Пелопоннеса (Греция) в зимний период (январь и февраль) наиболее многочисленны личинки младших возрастов, тогда как имаго *M. melanotoma* в массе появляются только в июне и июле (Perdikis et al., 2007). В Испании имаго появляются после середины марта (Alomar et al., 1994).

Известно, что во Франции (Карпантра, 44°03'21" с. ш., 5°02'56" в. д.) *M. melanotoma* завершает два поколения за год и при наличии пищи успешно перезимовывает на вечнозеленой растительности. При этом самки содержат зрелые яйца, и яйцекладка была

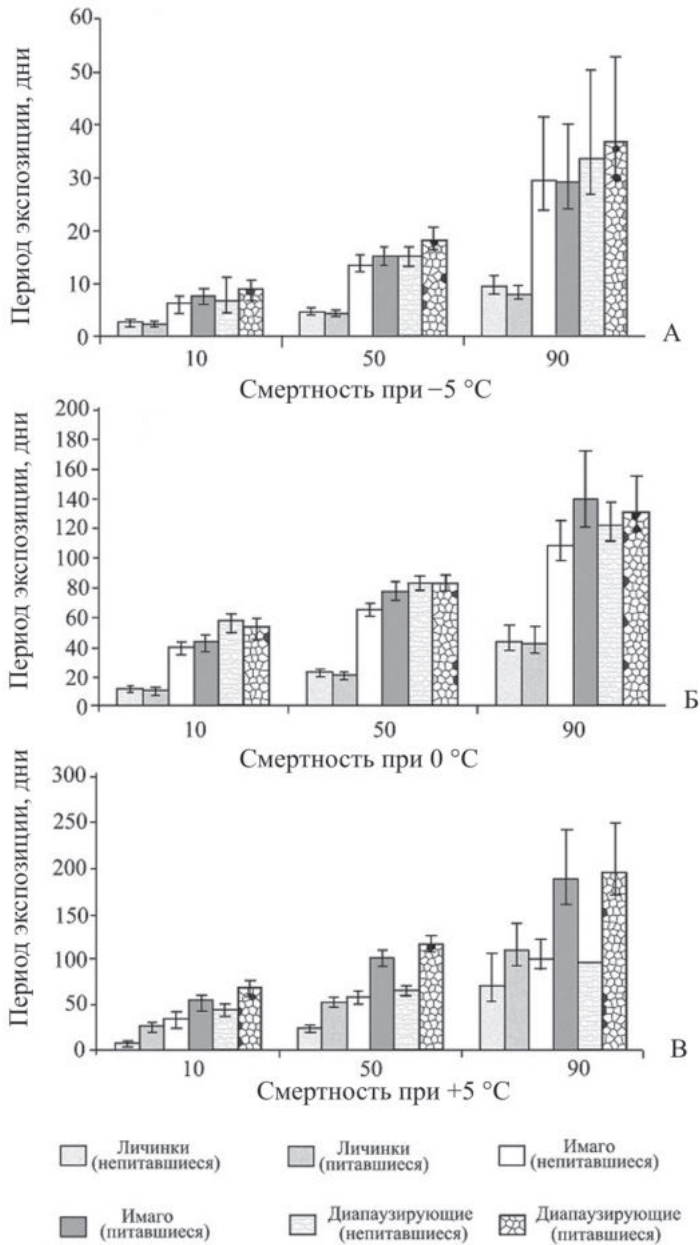


Рис. 4. Летальное время  $ЛВ_{10\%}$ ,  $ЛВ_{50\%}$  и  $ЛВ_{90\%}$  (в днях; с доверительным интервалом  $\pm 95\%$ ) у питавшихся и непитавшихся личинок, недиапаузирующих и диапаузирующих имаго *Dicyphus hesperus* Knight при температуре -5 (А), 0 (Б) и +5 °C (В) (по: Hatherly et al., 2008).

Количество повторностей в эксперименте  $n = 4$  по 10 особей в каждой.

отмечена даже в середине зимы (Carayon, 1986), что предполагает отсутствие диапаузы.

Относительно недавно *M. melanotoma* был ввезен на Британские острова для использования в теплицах против белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westwood, 1856 (Homoptera: Aleyrodidae), тли *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera: Aphididae) и паутинного клещика *Tetranychus urticae* C. L. Koch, 1836 (Trombidiformes: Tetranychidae) (Foglar et al., 1990). Однако вскоре клопы были обнаружены и вне теплиц и оранжерей. Оставалось выяснить, каковы возможности и последствия натурализации этого фито-зоофага в природных условиях Британии.

Экспериментально исследована популяция *M. melanotoma*, полученная от коммерческой биофабрики «Syngents Biolline» (Little Clacton, Essex, U. K.). У особей из этой линии определена длительность развития всех преимагинальных стадий при температурах от 11 до 26 °С, вычислены коэффициенты регрессии скорости развития в пределах изученного интервала температур, получены значения для взвешенной линии регрессии зависимости скорости роста от температуры, установлены НТП развития и суммы эффективных температур (СЭТ) для яиц, личинок и всего преимагинального развития (Hart et al., 2002; табл. 2).

Расчет возможного количества ежегодно реализуемых поколений, проведенный на основе полученных результатов (СЭТ и НТП), показал, что в Великобритании *M. melanotoma* способен завершать два поколения за летний сезон (Hart et al., 2002).

Возможности выживания *M. melanotoma* в зимний период в природных условиях Великобритании оценивали на основе собранных в лаборатории данных по холодоустойчивости разных стадий развития, а также результатов, полученных в полевых экспериментах, проведенных в двух географических пунктах – Бирмингеме (52°28'53" с. ш., 1°53'59" з. д.) и Йорке (53°57'27" с. ш., 1°4'57" з. д.).

Температура переохлаждения, измеренная термoeлектрическим методом, была одинаковой для личинок и имаго *M. melanotoma* независимо от того, были ли они предварительно акклимированы при низких температурах (–5, 0 или +5 °С), и составила около –20 °С. Ни на одной стадии развития клопы не выдерживали заморозания (Hart et al., 2002).

Температура переохлаждения часто используется в качестве критерия холодоустойчивости насекомых, однако она отражает лишь способность переносить кратковременное воздействие отрицательных температур. Для оценки реальной устойчивости к холоду был использован метод длительного воздействия низких температур. Эта

**Таблица 2.** Нижний температурный порог развития (НТП) и сумма эффективных температур (СЭТ) разных стадий развития *Macrolophus melanotoma* (A. Costa), определенные разными методами\* (по: Hart et al., 2002).

Стадия развития	Метод расчета			
	Простая линейная регрессия		Взвешенная линейная регрессия	
	НТП, °С	СЭТ, гр.-дн.	НТП, °С	СЭТ, гр.-дн.
Яйцо	9.5	175.4	8.7	184.8
Личинки	8.1	279.3	7.2	270.3
Полное преимагинальное развитие	8.4	472.0	7.7	495.0

Примечание.\* Количество особей каждого пола  $n = 5...29$  при каждой из пяти изученных температур.

часть исследования проведена и в лабораторных, и в полевых экспериментах (рис. 5). В различных вариантах опытов было показано, что большое значение для повышения устойчивости и личинок, и имаго *M. melanotoma* к холоду имеет наличие корма (Hart et al., 2002).

Наибольшую устойчивость к низкой температуре проявили обеспеченные пищей имаго *M. melanotoma* независимо от того, были ли они предварительно акклимированы при низких температурах. Через 25 дней нахождения в 5 °С 90 % имаго сохраняли жизнеспособность, а 10 % имаго оставались живыми даже после трехмесячного нахождения в холоде (рис. 5; Hart et al., 2002).

Эксперименты в полевых условиях также продемонстрировали возможность переживания зимнего периода и личинками, и имаго *M. melanotoma*, при этом также проявлялась важная роль доступности корма. В полевых условиях личинки этого фитофага оказались более устойчивыми: небольшая их доля (около 3 %) сохраняла жизнеспособность в течение почти 200 дней (по: Hart et al., 2002).

С учетом того, что изменяющиеся в течение суток внешние условия (в частности, дневные повышения температуры) и бóльшая свобода выбора благоприятных микро-стадий способствуют повышению адаптивного потенциала насекомых, было сделано предположение о возможности натурализации *M. melanotoma* в природных условиях Великобритании (Hart et al., 2002). Интродуцент, не имеющий специальных эко-физиологических адаптаций в виде диапаузы или иной формы глубокого покоя для переживания зимнего периода, на практике оказался способным натурализоваться благодаря своим поведенческим, экологическим и физиологическим особенностям. Этот пример свидетельствует о том, насколько важно учитывать возможные последствия искусственного внедрения чужеродных видов в новые регионы даже для ограниченного применения в закрытом грунте теплиц и оранжерей.

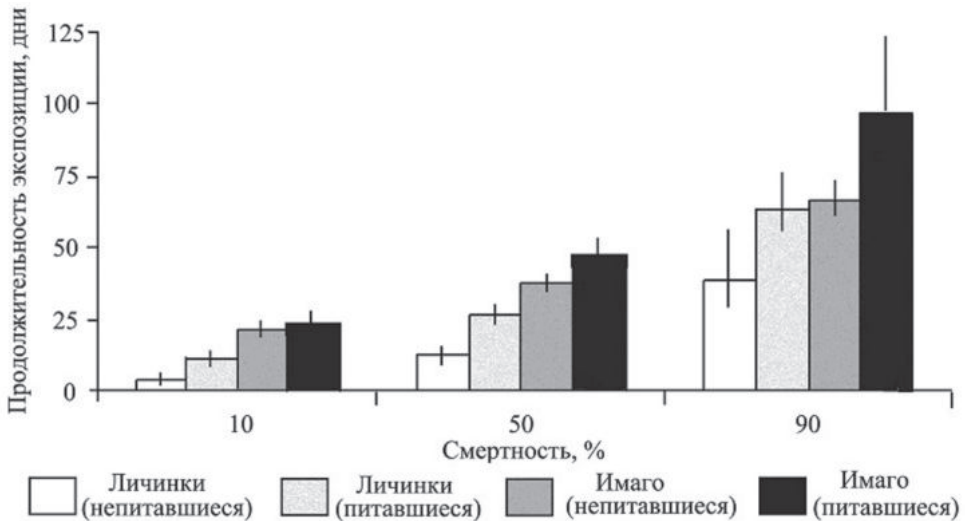


Рис. 5. Летальное время ЛВ<sub>10%</sub>, ЛВ<sub>50%</sub> и ЛВ<sub>90%</sub> (в днях; с доверительным интервалом ± 95 %) акклимированных и неакклимированных личинок и имаго *Macrolophus melanotoma* различных категорий при содержании в 5 °С и фотопериоде 18 ч света в сутки (по: Hart et al., 2002).

Количество повторностей в эксперименте  $n = 5$  по 10 особей в каждой.

*Macrolophus pygmaeus* (Rambur, 1839) широко распространен в Палеарктике от Финляндии до Алжира и от Азорских островов до Туркмении и Таджикистана (Пучков, 1978; Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema, Hermes, 2014), хотя некоторые современные авторы полагают, что данные о находках этого вида в Средней Азии основаны на ошибочных определениях (Martinez-Cascales et al., 2006; Sanchez et al., 2012). В 2007 г. *M. pygmaeus* впервые был отмечен в Новой Зеландии (Eyles et al., 2008).

Будучи зоофитофагом, *M. pygmaeus* может питаться не только животной, но и растительной пищей (Perdikis, Lykouressis, 2000), иногда повреждая культивируемые растения. Однако положительный эффект от присутствия этих мирид в агроценозах заметно превышает наносимый ими обычно незначительный вред, поэтому *M. pygmaeus* успешно используется для борьбы с белокрылками, трипсами, тлями, паутинными клещами и некоторыми другими вредителями как в теплицах, так и в открытом грунте (Боярин, 2000; Красавина и др., 2010; Messelink, Janssen, 2014; Messelink et al., 2014). Отличительной особенностью этого зоофитофага являются не только полифагия, но и способность завершать развитие при полном отсутствии животной пищи, хотя продолжительность онтогенеза в этом случае увеличивается (Perdikis, Lykouressis, 2002). Вид кормового растения существенно не влияет на показатели развития (Perdikis, Lykouressis, 2004).

По имеющимся сведениям, в естественных условиях у *M. pygmaeus* зимуют личинки разных возрастов (Пучков, 1978), чаще последнего (V) возраста (Cobben, 1968).

Исследовано влияние длины дня на развитие личинок и созревание самок двух линий *M. pygmaeus*, происходящих от особей, собранных в окрестностях Сочи (Краснодарский край, 43°54' с. ш., 39°18' в. д.) и в окрестностях Рима (Италия, 41°45' с. ш., 12°18' в. д. и 41°57' с. ш., 12°48' в. д.) (Пазюк, Резник, 2016).

Насекомых содержали при постоянной температуре 20 °С и при двух фотопериодах (10 и 16 ч света в сутки). Личинок и имаго кормили яйцами зерновой моли *S. cerealella*. Развитие яиц продолжалось 18–20, развитие личинок – 25–30, репродуктивное созревание самок – 4–6 дней. При коротком дне (10 ч света в сутки) развитие личинок самцов и самок обеих линий *M. pygmaeus* длилось на 0.7–2.8 дня (т. е., на 2–8 %) дольше, чем при длинном дне (16 ч), созревание самок также замедлялось, а продолжительность развития яиц не зависела от длины дня. При обоих фотопериодах самцы развивались быстрее самок. При коротком дне самки линии из Рима созревали заметно быстрее, чем самки из сочинской линии. Более быстрое развитие при низких температурах и более выраженная тенденция к задержке репродуктивного созревания при коротком дне, свойственные особям из сочинской линии, авторы связывают с более быстрым (по сравнению с Римом) осенним понижением температуры (Пазюк, Резник, 2016).

Хорошо известно, что короткий день часто индуцирует зимнюю диапаузу (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). У имаго *M. pygmaeus* эффект короткого дня (по крайней мере при температуре 20 °С) проявился только в кратковременной задержке созревания самок, поскольку к десятому дню созревали практически все особи (Пазюк, Резник, 2016).

*Nesidiocoris tenuis* (Reuter, 1895) – космополит (Винокуров и др., 2010), аборигенный для Старого Света, воздушным путем распространившийся по островам Палеарктики и широко заселивший Палеотропическое царство (Schaefer, Panizzi, 2000).

Одни авторы считают этого слепняка вредителем сельскохозяйственных культур, особенно томатов (El-Dessouki et al., 1976; Raman, Sanjayan, 1984; Raman et al., 1984;

Sanchez, 2009), другие считают, что активность *N. tenuis* как хищника многократно превышает его вред (Vacante, Tropea-Garzia, 1994; Carnero et al., 2000; Arnó et al., 2006). В настоящее время *N. tenuis* успешно применяют для биологического контроля многих минирующих листьев насекомых, а также открытоживущих трипсов, белокрылок и растительноядных клещей в открытом грунте и в теплицах умеренного климатического пояса Европы и Азии (Wheeler, 2001; Urbaneja et al., 2005; Sanchez, Lacasa, 2008; Molla et al., 2011; Calvo et al., 2012; Xu et al., 2012; Perdakis et al., 2015; Shaltiel-Harpaz et al., 2016). Некоторые авторы отмечают свойственный хищным насекомым каннибализм, проявляющийся в питании личинок и имаго *N. tenuis* особями своего вида, ослабленными по каким-то причинам или находящимися в состоянии линьки (El-Dessouki et al., 1976).

Полевые наблюдения за развитием *N. tenuis* в естественных условиях разных регионов, а также результаты лабораторных исследований свидетельствуют об отсутствии явно выраженной диапаузы у популяций из Марокко (Hughes et al., 2009), Испании (Sanchez et al., 2009), Армении (Manukyan, Terlemezyan, 1984), Японии и Кореи (Pazyuk et al., 2014). Эти данные позволяют предполагать, что клопы переживают зимний период либо в физиологически активном состоянии, используя для этого разнообразные убежища, защищающие их от низких температур, либо в состоянии оцепенения.

В Египте (Каир, 30°04' с. ш., 31°15' в. д.), где средняя температура воздуха зимой составляет около +17 °С и разные стадии *N. tenuis* встречаются круглогодично, завершается 6 генераций в летний период и 2 – в зимний (El-Dessouki et al., 1976). В Ираке (Багдад, 33°20' с. ш., 44°24' в. д.) отмечают три поколения за летний сезон (Al-Azawi, Al-Azawi, 1988).

Чтобы оценить возможности более широкого использования этого полезного зоофитофага вне его естественного ареала, экспериментально в разные годы были исследованы популяции *N. tenuis* из Средиземноморья – Марокко (Hughes et al., 2009; Hughes et al., 2010) и Ирана (остан Тегеран, 35°19'27" с. ш., 51°38'45" в. д.; Mirhosseini et al., 2018) – и с юга Дальнего Востока – из Кореи (Сувон, 37°16' с. ш., 126°59' в. д.) и Японии (Миядзак, 31°55' с. ш., 131°25' в. д.) (Пазюк, 2010; Pazyuk et al., 2014).

Популяция *N. tenuis* из Марокко. Подробно исследованы температурные нормы развития всех онтогенетических стадий *N. tenuis* этой популяции (Hughes, 2010; рис. 6).

Нижний температурный порог развития у клопов составляет 12.9 °С, для завершения преимагинального развития необходима СЭТ 278 гр.-дн. (Hughes et al., 2009). Согласно расчетным данным за 1993–2007 гг., в Бирмингеме (Великобритания, 52°29' с. ш., 1°54' з. д.), где проводились исследования, тепловые ресурсы обеспечивают завершение только одного полного поколения в год; лишь в отдельные теплые годы возможно развитие частичного второго поколения. Однако, как свидетельствуют экспериментальные данные, в природных условиях с наступлением холодов все личинки погибают уже в начале ноября (Hughes, 2010).

Определенная термоэлектрическим методом температура переохлаждения акклиматизированных и неакклиматизированных имаго и личинок *N. tenuis* колеблется в пределах от –17.6 до –21.5 °С, показатель  $LTemp_{50}$  в 5 °С варьировал от 6.1 дня у личинок до 8.9 дня у имаго. В полевых условиях в зимний период смертность 100 % особей отмечена менее чем через 4 недели. При отсутствии диапаузы активные особи теряли подвижность при 4 °С и впадали в оцепенение при температуре 0.3 °С (Hughes et al., 2009).

Популяция *N. tenuis* из Ирана. Исследована скорость развития всех стадий *N. tenuis* при температурах от 14 до 34 °С (длина дня 16 ч света в сутки). При использовании широкого диапазона температур установлены НПР развития (10.94 °С) и СЭТ, необходимая для завершения преимагинального развития (318.37 гр.-дн.: Mirhosseini et al., 2018), которые оказались близкими к параметрам развития, полученным для популяции из Японии (10.28 °С и 339.57 гр.-дн. соответственно: Ikemoto, Takai, 2000).

Популяции *N. tenuis* с юга Дальнего Востока. Так же, как у марокканской популяции, у азиатских линий *N. tenuis* не было обнаружено диапаузного состояния. Температурные нормы развития у особей из этих популяций также оказались близкими (Pazyuk et al., 2014). Сравнение температурных констант для популяций с юга Дальнего Востока и из Испании показало их сходство (табл. 3).

Однако сравнительное изучение влияния температуры на биологические показатели (выживаемость и скорости личиночного развития и созревания имаго) двух азиатских линий *N. tenuis* (более северной линии из Кореи и южной из субтропиков Японии) показало, что, несмотря на длительное лабораторное культивирование, клопы сохраняют особенности температурных реакций, свойственных материнской популяции. Южные клопы лучше адаптированы к высоким температурам, а северные – к более низким (например, выживаемость личинок северной популяции *N. tenuis* при низкой температуре 15 °С была вдвое выше, чем у южной популяции). В соответствии с этим рекомендуется применять клопов из более северных популяций в теплицах, функционирующих при пониженных температурах (Pazyuk et al., 2014).

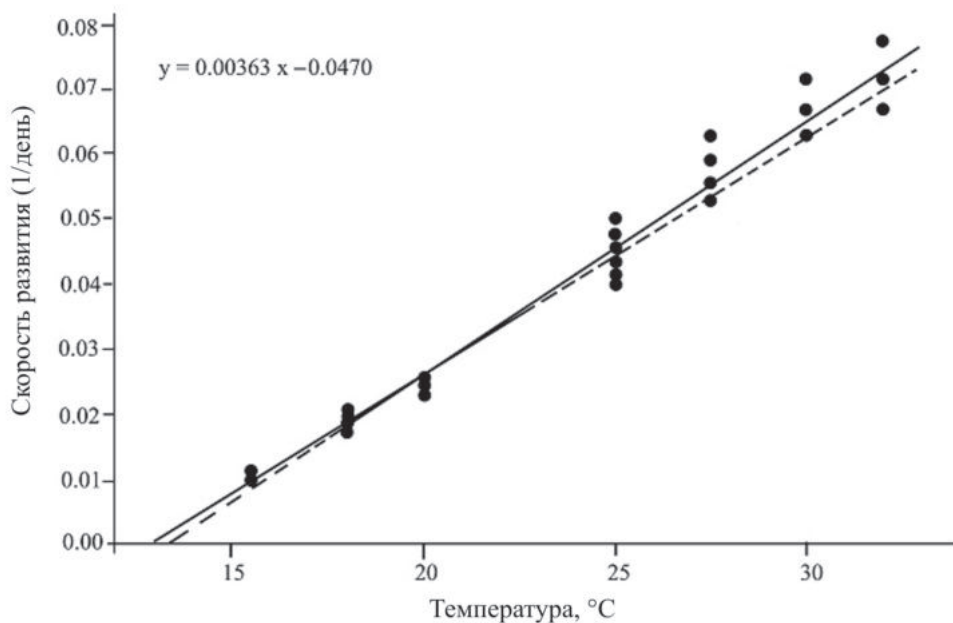


Рис. 6. Зависимость скорости преимагинального развития *Nesidiocoris tenuis* от температуры при фотопериоде 16 ч света в сутки (по: Hughes et al., 2009; Hughes, 2010).

Сплошная линия построена по уравнению простой линейной регрессии, пунктирная линия – по уравнению взвешенной линейной регрессии. Точка пересечения линии взвешенной линейной регрессии с осью температуры – значение нижнего температурного порога развития (12.9 °С).

Количество особей в эксперименте  $n = 32 \dots 72$ .

**Таблица 3.** Температурные константы преимагинального развития особей из разных популяций *Nesidiocoris tenuis* (Reuter).

Популяция	СЭТ личиночной стадии, гр.-дн.	СЭТ преимагинального развития, гр.-дн.	Нижний температурный порог развития, °С	Источник
Марокко	–	278	12.9	Huges et al., 2009
Испания	182.3	–	11.7	Martinez-Garcia et al., 2016
Иран	–	318.37	10.94	Mirhosseini et al., 2018
Япония, Корея	174–189	–	12.8–13.0	Pazyuk et al., 2014
Япония	–	339.57	10.28–10.94	Ikemoto, Takai, 2000 (цит. по: Mirhosseini et al., 2018)

В целом результаты, полученные в разных регионах, свидетельствуют о том, что из-за отсутствия особого зимовочного состояния *N. tenuis* не способен натурализоваться даже в Центральной Европе и потенциально перспективен как агент биологического контроля вредителей в закрытом грунте.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Из обширного подсем. *Bryocorinae* (около 1000 видов) в настоящей статье приведены данные только по 5 видам – *Dicyphus errans*, *D. hesperus*, *Macrolophus melanotoma*, *M. pygmaeus* и *Nesidiocoris tenuis*. Все они относятся к трибе *Dicyphini* и наиболее подробно исследованы в связи с их нынешним или потенциальным экономическим значением при использовании для биологического контроля вредных членистоногих в закрытом грунте. Этим, вероятно, объясняется и тот факт, что при их изучении основное внимание уделено температурным нормам развития и пищевым предпочтениям, а не иным особенностям сезонного развития.

Однако даже ограниченные материалы, приведенные в данном обзоре, свидетельствуют о разнообразии сезонных адаптаций, свойственных слепнякам-бриокоринам. Так, три из них – *Macrolophus melanotoma*, *M. pygmaeus* и *N. tenuis* – имеют гомодинамный сезонный цикл как минимум в части своего ареала. При благоприятных внешних условиях и наличии пищи, обладая НТП развития около 8–9 °С, они круглогодично активно развиваются. В разных климатических поясах в зависимости от температуры эти клопы образуют от 2 до 6 и большего числа поколений в течение лета (как *N. tenuis* в Египте), а зимний период переживают на разных стадиях развития либо в физиологически активном состоянии, используя для этого разнообразные убежища, защищающие их от низких температур, либо в состоянии оцепенения. При этом личинки и имаго активно питаются, а самки содержат зрелые яйца. Такая возможность показана для многих насекомых, в том числе для клопов, обитающих в регионах с мягкими зимами (Richman, Mead, 1980; De Clercq, Degheele, 1993; Panizzi, Hirose, 1995; Wheeler, 2001).

Два других вида – *Dicyphus errans* и *D. hesperus* – имеют гетеродинамный сезонный цикл, переживая зимний период в состоянии имагинальной диапаузы, наступление которой контролируется ФПР длиннодневного типа. Кроме того, у *D. errans* обнаружена фотопериодическая регуляция скорости роста личинок, способствующая своевременному достижению диапаузирующей (в данном случае – имагинальной) стадии, необходимой для успешной зимовки. У *D. hesperus* выявлена географическая изменчивость порога ФПР и определено, что чувствительностью к длине дня обладает только личиночная стадия.



Обнаружены у бриокоцин и такие сезонные адаптации, как крыловой полиморфизм (полифенизм; у *D. errans*) и изменения окраски тела, связанные с состоянием диапаузы (у *D. hesperus*). Механизмы, контролирующие эти адаптации, и их распространенность среди слепняков нуждаются в дальнейшем изучении. Дополнительный анализ требуется также для понимания того, насколько сезонные адаптации, выявленные у бриокоцин, типичны для семейства слепняков в целом.

Использование гетеродинамных энтомофагов-интродуцентов в закрытом грунте может иметь негативные экономические и экологические последствия. Во-первых, наступление диапаузы сокращает сезон активной деятельности энтомофагов, так как у большинства исследованных видов диапаузирующие стадии обычно не питаются. В этом случае требуется дополнительное освещение, увеличивающее продолжительность светлой части суток и препятствующее формированию диапаузы и таким образом способствующее продлению сезона активной жизнедеятельности хищников. При этом, однако, дополнительное освещение может стимулировать бездиапаузное развитие (в первую очередь – питание) также вредных фитофагов. Во-вторых, наличие в жизненном цикле длительного периода физиологического покоя определяет большую возможность нежелательного обоснования интродуцента на новой территории вне зон закрытого грунта. Так случилось, например, с *Macrolophus melanotoma* на Британских островах (Hart et al., 2002) или с *Dicyphus hesperus* в Нидерландах, когда небольшое количество клопов было обнаружено за пределами теплиц (Hartherly et al., 2008). Впоследствии выяснилось, что они круглогодично выживали в достаточно суровых и непривычных для себя условиях северных широт. Подобных примеров должно быть немало, но они редко упоминаются в публикациях.

Предварительное экспериментальное изучение особенностей развития запланированных для ввоза видов энтомофагов должно уменьшить риск обоснования нежелательных вселенцев. При этом наиболее важны адаптации, определяющие именно сезонное развитие вида и отдельных его популяций в естественной природной среде. Большая эффективность энтомофагов достигается при использовании южных поливольтинных популяций гомодинамных видов с высокой скоростью роста преимагинальных стадий и скоростью размножения имаго, требующих в целом относительно небольших значений СЭТ для завершения одного поколения, а также легко переходящих на новые виды жертв. В природных условиях, наоборот, успешнее натурализуются гетеродинамные моновольтинные виды, которые характеризуются прочной облигатной диапаузой и широкой полифагией.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны И. М. Пазюк (Всероссийский институт защиты растений РАН, Санкт-Петербург) за внимательное прочтение рукописи и высказанные замечания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование частично поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований (№ 17-04-01486) и Благотворительного «Фонда Инессы».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боярин В. В. 2000. Применение макролофуса в закрытом грунте. Защита и карантин растений 11: 20.  
Виноградова Е. Б. 1960. Диапауза у кровососущих комаров и ее регуляция. Л.: Наука, Ленинградское отделение, 148 с.  
Винокуров Н. Н., Каниюкова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.

- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 243 с.
- Ижевский С. С., Ахатов А. К., Олейник К. Н., Миронова М. К., Борисов Б. А. 1999. Защита тепличных и оранжерейных растений от вредителей (определение видов, методы выявления и учета, биология и морфология, вредоносность, борьба). Справочник. М.: КМК Scientific Press Ltd., 399 с.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Красавина Л. П., Козлова Е. Г., Бородавко Н. Б. 2010. Применение хищного клопа макролофуса *Macrolophus nubilis* (Hemiptera, Miridae) на декоративных культурах в защищенном грунте. Гавриш 3: 28–30.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. 2014. Сезонное развитие полушаровидных щитников (Heteroptera: Pentatomoidea: Plataspidae). Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник 18 (6): 193–201.
- Пазюк И. М. 2010. Биологическое обоснование применения *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Heteroptera, Miridae) в качестве энтомофага вредителей овощных культур в защищенном грунте. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: ВНИИ защиты растений, 19 с.
- Пазюк И. М., Долговская М. Ю., Резник С. Я., Мусолин Д. Л. 2018. Фотопериодическая регуляция преимагинального развития и индукции имагинальной диапаузы у клопа-зоофитофага *Dicyphus errans* (Wolff) (Heteroptera, Miridae). Энтомологическое обозрение 97 (4): 609–619.
- Пазюк И. М., Резник С. Я. 2016. Влияние фотопериода на развитие и созревание клопа *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera, Miridae). Зоологический журнал 95 (4): 429–434.
- Пучков В. Г. 1978. Виды рода *Macrolophus* Fieber, 1858 (Heteroptera, Miridae) фауны СССР. Доклады Академии наук Украинской ССР. Серия Б. Геологические, химические и биологические науки 9: 854–857.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2006. Сезонное развитие водных и околородных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 205 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2009. Сезонное развитие и экология антокорид (Heteroptera: Anthocoridae). Энтомологическое обозрение 88 (2): 257–291.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2014. Сезонные циклы щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса: разнообразие и регуляция. Энтомологическое обозрение 93 (2): 263–302.
- Al-Azawi B. M., Al-Azawi A. F. 1988. Some observations on the tomato bug *Engytatus tenuis* Reut. (Miridae, Hemiptera) in Baghdad. Iraqi Journal of Agricultural Sciences (ZANCO) 6 (3): 85–88.
- Alomar O., Goula M., Albajes R. 1994. Mirid bugs for biological control: identification, survey in non-cultivated winter plants, and colonization of tomato fields. IOBC/WPRS Bulletin 17 (5): 217–223.
- Arnó J., Castañé C., Riudavets J., Roig J., Gabarra R. 2006. Characterization of damage to tomato plants produced by the zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis*. IOBC/WPRS Bulletin 29 (4): 239–244.
- Aukema B., Hermes D. J. 2014. Verspreidingsatlas Nederlandse Wantsen (Hemiptera: Heteroptera). Deel II: Cimicomorpha II. Leiden: EIS Kenniscentrum Insecten, 296 p.
- Aukema B., Rieger Ch., Rabitsch W. 2013. Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 6. Amsterdam, the Netherlands: Entomology Society, 629 p.
- Beards G. W., Strong F. E. 1966. Photoperiod in relation to diapause in *Lygus hesperus* Knight. Hilgardia 37 (10): 345–362.
- Butler E. A. 1923. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London, U. K.: H. F. & G. Witherby, 682 p.
- Calvo F. J., Bolckmans K., Belda J. E. 2012. Release rate for a pre-plant application of *Nesidiocoris tenuis* for *Bemisia tabaci* control in tomato. BioControl 57: 809–817.
- Carayon J. 1986. *Macrolophus caliginosus*, Hémiptère Miridae, à reproduction hivernale. Entomologiste 42 (5): 257–262.
- Carnero A., Díaz S., Amador S., Hernández M., Hernández E. 2000. Impact of *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera, Miridae) on whitefly populations in protected tomato crops. IOBC/WPRS Bulletin 23 (1): 259.
- Cassisi J., Schuh R. T. 2012. Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). Annual Review of Entomology 57: 377–404.
- Cobben R. H. 1968. Evolutionary Trends in Heteroptera. Part I. Eggs, Architecture of the Shell, Gross Embryology and Ecdysis. Wageningen, the Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 376 p.
- Danks H. V. 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Ottawa, Canada: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 439 p.
- De Clercq P., Degheele D. 1993. Cold storage of the predatory bugs *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus sagitta* (Fabricius) (Heteroptera: Pentatomidae). Parasitica 1–2: 27–41.
- El-Dessouki S. A., El-Kifl A. H., Helal H. A. 1976. Life cycle, host plants and symptoms of damage of the tomato bug, *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae), in Egypt. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 83: 204–220.
- Eyles A. C., Marais T., George S. 2008. First New Zealand record of the genus *Macrolophus* Fieber, 1858 (Hemiptera: Miridae: Bryocorinae: Dicyphini): *Macrolophus pygmaeus* (Rambur, 1839), a beneficial predaceous insect. Zootaxa 1779: 33–37.

- Foglar H., Malausa J. C., Wajnberg E. 1990. The functional response and preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) for two of its prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*. *Entomophaga* **35**: 465–474.
- Gillespie D. R., Quiring D. M. 2005. Diapause induction under greenhouse conditions in two populations of *Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology* **15** (6): 571–583.
- Gillespie D. R., Quiring D. M., McGregor R. R. 2000. Diapause in the Summerland BC strain of *Dicyphus hesperus*. Pacific Agri-Food Research Centre, Agassiz. Technical Report 161, pp. 1–4.
- Gillespie D. R., Sanchez Sanchez J. A., McGregor R. R. 2004. Cumulative temperature requirements and development thresholds in two populations of *Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* **136**: 675–683.
- Hart A. J., Tulleit A. G., Bale J. S., Walters K. F. A. 2002. Effect of temperature on the establishment potential in the U. K. of the non-native glasshouse biocontrol agent *Macrolophus caliginosus*. *Physiological Entomology* **27**: 112–123.
- Hatherly I. S., Pedersen B. P., Bale J. S. 2008. Establishment potential of the predatory mirid *Dicyphus hesperus* in northern Europe. *BioControl* **53**: 589–601.
- Henry T. J. 2017. Biodiversity of Heteroptera. In: R. G. Footitt, P. H. Adler (eds). *Insect Biodiversity: Science and Society*. 2nd Edn. Oxford, U. K.: Wiley-Blackwell, pp. 279–335.
- Henry T. J., Wheeler Jr. A. G. 1988. Family Miridae Hahn, 1833. The plant bugs. In: Henry T. J., Froeschner R. C. (eds). *Catalogue of the Heteroptera, or True Bugs, of Canada and the Continental United States*. New York: St. Lucie Press, pp. 251–507.
- Hughes G. E. 2010. Thermal biology and establishment potential of two non-native candidate biological control agents, *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) and *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae), in the U. K. A thesis for the degree of Doctor of Philosophy. The University of Birmingham, 141 p.
- Hughes G. E., Alford L., Sterk G., Bale J. S. 2010. Thermal activity thresholds of the predatory mirid *Nesidiocoris tenuis*: implications for its efficacy as a biological control agent. *BioControl* **55** (4): 493–501.
- Hughes G. E., Bale J. S., Sterk G. 2009. Thermal biology and establishment potential in temperate climates of the predatory mirid *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl* **54** (6): 785–795.
- Ikemoto T., Takai K. 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environmental Entomology* **29** (4): 671–682.
- Ingegno B. L., Candian V., Psomadeli I., Bodino N., Tavella L. 2017. The potential of host plants for biological control of *Tuta absoluta* by the predator *Dicyphus errans*. *Bulletin of Entomological Research* **107** (3): 340–348.
- 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 Entomology Society, 577 p.
- Konstantinov F. V., Namyatova A. A., Cassis G. 2018. A synopsis of the bryocorine tribes (Heteroptera: Miridae: Bryocorinae): key, diagnoses, hosts and distributional patterns. *Invertebrate Systematics* **32**: 866–891.
- Lambert L., Chouffot T., Turcotte G., Lemieux M., Moreau J. 2003. Contrôle de l'aleurode (*Trialeurodes vaporariorum*) avec *Dicyphus hesperus* pour la tomate de serre sous éclairage d'appoint et en contre-plantation au Québec (Canada). In: L. Roche, M. Edin, V. Mathieu, F. Laurens (eds). *Colloque international tomate sous abri, protection intégrée – agriculture biologique* (Avignon, France, 17–18 et 19 septembre 2003). Paris: Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes, pp. 203–207.
- Lees A. D. 1955. *The Physiology of Diapause in Arthropods*. Cambridge Monographs in Experimental Biology. Cambridge University Press, Vol. 4, 151 p.
- Lenteren J. C. van. 2000. A greenhouse without pesticide: fact or fantasy? *Crop Protection* **19** (6): 375–384.
- Lyon J. P. 1986. Use of aphidophagous and polyphagous beneficial insects for biological control of aphids in greenhouse. In: I. Hodek (ed.). *Ecology of Aphidophaga*. Proceedings of the 2nd Symposium at Zvikovské Podhradí, Sept. 2–8, 1984. Dordrecht, the Netherlands: Junk, pp. 471–474.
- Malausa J. C., Trottin-Caudal Y. 1996. Advances in the strategy of use of the predaceous bug *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) in glasshouse crops. In: O. Alomar, R. N. Wiedenmann (eds.). *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings of the Entomological Society of America, pp. 178–189.
- Manukyan Z. S., Terlemezyan G. L. 1984. *Cyrtopeltis* bug on tomato and its control. *News of Agricultural Science* (Yerevan, the USSR) **6**: 40–44 (in Armenian, with Russian summary). [Манукян З. С., Терлемезян Г. Л. 1984. Клоп циртопелтус на помидоре и борьба с ним. *Известия сельскохозяйственных наук* (Ереван, СССР) **6**: 40–44 (на армянском языке с резюме на русском языке)].
- Martinez-Cascales J. I., Cenis J. L., Cassis G., Sanchez J. A. 2006. Species identity of *Macrolophus melanotoma* (Costa 1853) and *Macrolophus pygmaeus* (Rambur 1839) (Insecta: Heteroptera: Miridae) based on morphological and molecular data and bionomic implications. *Insect Systematics and Evolution* **37** (4): 385–404.
- Martinez-Garcia H., Roman-Fernandez L. R., Saenz-Romo M. G., Perez-Moreno I., Marco-Mancebon V. S. 2016. Optimizing *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) as a biological control agent: mathematical models for predicting its development as a function of temperature. *Bulletin of Entomological Research* **106**: 215–224.

- Masaki S. 1980. Summer diapause. *Annual Review of Entomology* **18**: 1–25.
- Messelink G. J., Bennisson J., Alomar O., Ingegno B. L., Tavella L., Shipp L., Palevsky E., Wäckers F. L. 2014. Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *BioControl* **59** (4): 377–393.
- Messelink G. J., Janssen A. 2014. Increased control of thrips and aphids in greenhouses with two species of generalist predatory bugs involved in intraguild predation. *Biological Control* **79** (1): 1–7.
- Mirhosseini M. A., Fathipour Y., Soufbaf M., Reddy G. V. P. 2018. Thermal requirements and development response to constant temperatures by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae), and implications for biological control. *Environmental Entomology* **20** (10): 1–10.
- Molla O., Gonzalez-Cabrera J., Urbaneja A. 2011. The combined use of *Bacillus thuringiensis* and *Nesidiocoris tenuis* against the tomato borer *Tuta absoluta*. *BioControl* **56**: 883–891.
- Musolin D. L., Saulich A. Kh. 2018. Diapause in Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (ed.). *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. Boca Raton, FL, U. S. A.: CRC Press, pp. 497–564.
- 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**: 3–40.
- Panizzi A. R., Hirose E. 1995. Seasonal body weight, lipid content, and impact of starvation and water stress on adult survivorship and longevity of *Nezara viridula* and *Euschistus heros*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **76**: 247–253.
- Pazyuk I. M., Musolin D. L., Reznik S. Ya. 2014. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology* **138** (1): 36–44.
- Perdikis D. Ch., Arvaniti K. A., Paraskevopoulos A., Grigoriou A. 2015. Pre-plant release enhanced the earlier establishment of *Nesidiocoris tenuis* in open field tomato. *Entomologia Hellenica* **24**: 11–21.
- Perdikis D., Favas C., Lykouressis D., Fantinou A. 2007. Ecological relationships between non-cultivated plants and insect predators in agroecosystems: the case of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae) and *Macrolophus melanotoma* (Hemiptera: Miridae). *Acta Oecologica* **31**: 299–306.
- Perdikis D., Lykouressis D., 2000. Effects of various items, host plants, and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biological Control* **17** (1): 55–60.
- Perdikis D. Ch., Lykouressis D. P. 2002. Thermal requirements for development of the polyphagous predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Environmental Entomology* **31** (4): 661–667.
- Perdikis D. Ch., Lykouressis D. P. 2004. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *Journal of Economic Entomology* **97** (4): 1291–1298.
- Perez-Hedo M., Urbaneja A. 2015. Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol agents of aphids in sweet peppers. *Journal of Pest Science* **88**: 65–73.
- Raman K., Sanjayan K. P. 1984. Histology and histopathology of the feeding lesions by *Cyrtopeltis tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae) on *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Sciences)* **93** (6): 543–547.
- Raman K., Sanjayan K. P., Suresh G. 1984. Impact of feeding injury of *Cyrtopeltis tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae) on some biochemical changes in *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). *Current Science (India)* **53** (20): 1092–1093.
- Richman D. V., Mead F. W. 1980. Stages in the life cycle of a predatory stink bug, *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae). Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Entomology Circular 216, pp. 1–2.
- Sanchez J. A. 2009. Density thresholds for *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) in tomato crops. *Biological Control* **51**: 493–498.
- Sanchez J. A., Gillespie D. R., McGregor R. R. 2003. The effects of mullein plants (*Verbascum thapsus*) on the population dynamics of *Dicyphus hesperus* (Heteroptera: Miridae) in tomato greenhouses. *Biological Control* **28** (3): 313–319.
- Sanchez J. A., Lacasa A. 2008. Impact of the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on tomato yield. *Journal of Economic Entomology* **101**: 1864–1870.
- Sanchez J. A., Lacasa A., Arno J., Castane C., Alomar O. 2009. Life history parameters for *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Heteroptera: Miridae) under different temperature regimes. *Journal of Applied Entomology* **133**: 125–132.
- Sanchez J. A., Spina M. L., Perera O. P. 2012. Analysis of the population structure of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) in the Palaearctic region using microsatellite markers. *Ecology and Evolution* **2** (12): 3145–3159.
- 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, FL, U. S. A.: CRC Press, pp. 565–607.
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks* (3rd edn). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 560 p.
- Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds.) 2000. *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, 828 p.

- Shaltiel-Harpaz L., Gerling D., Graph S., Kedoshim H., Azolay L., Rozenberg T., Nachache Y., Steinberg S., Allouche A., Alon T. 2016. Control of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae), in open-field tomatoes by indigenous natural enemies occurring in Israel. *Journal of Economic Entomology* **109** (1): 120–131.
- Southwood T. R. E. 1986. Plant surfaces and insects – an overview. In: B. Juniper, T. R. E. Southwood (eds). *Insects and the Plant Surface*. London, U. K.: Edward Arnold Publishers, pp. 1–22.
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. London: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. N. Y.: Oxford University Press, 411 p.
- Urbaneja A., Tapia G., Stansly P. 2005. Influence of host plant and prey availability on developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Het.: Miridae). *Biocontrol Science and Technology* **15**: 513–518.
- Vacante V., Tropea-Garzia G. 1994. *Nesidiocoris tenuis*: antagonista naturale di aleurodidi. *Informatore Fitopatologico* **4**: 23–28.
- Voigt D. 2005. Investigations of the Morphology, Biology and Ecology of the Predatory Mirid Bug *Dicyphus errans* Wolff (Heteroptera, Miridae, Bryocorinae). Dresden: Dissertation for achieving the academic degree of Doctor rerum naturalium of the Faculty of Forestry, Geo and Hydro Sciences of the Technical University of Dresden, 171 p.
- Voigt D., Gorb E., Gorb S. 2007. Plant surface – bug interactions: *Dicyphus errans* stalking along trichomes. *Arthropod–Plant Interactions* **1** (4): 221–243.
- Wachmann E., Melber A., Deckert J. 2004. Cimicomorpha: Microphysidae (Flechtenwanzen), Miridae (Weichwanzen). Neubearbeitung der Wanzen Deutschlands, Österreichs und der deutschsprachigen Schweiz. Die Tierwelt Deutschlands. Wanzen. Band 2. Keltern, Germany: Goecke & Evers, 288 p.
- Wheeler A. G., Jr. 2001. *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists*. Ithaca; N. Y., U. S. A.: Cornell University Press, xvi + 508 p.
- Xu J. Y., Gu X. S., Xu W. H., Bay Y. C., Chen J. R. 2012. Predation of 5-instar *Nesidiocoris tenuis* on *Tetranychus cinnabarinus*. *Shandong Agricultural Sciences* 2012–05 [in Chinese, with English summary].

## SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE): SUBFAMILY BRYOCORINAE

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin

*Key words*: adult diapause, biological control, day length, development, photoperiod, photoperiodic response, plant protection, temperature, true bugs, voltinism.

### SUMMARY

Data on seasonal development of plant bugs of the subfamily Bryocorinae (Miridae) are reviewed and analyzed. All species of bryocorines studied so far in respect of their seasonal development belong to the tribe Dicyphini, likely due to their economic importance as agents of biological control in greenhouses. *Macrolophus melanotoma*, *M. pygmaeus*, and *Nesidiocoris tenuis* have homodynamic seasonal development and the lower developmental threshold of about 8–9 °C. If food is available, they can remain active all the year round and produce annually varying number of generations depending on the local climatic conditions. To survive adverse low temperature winter conditions, these species use various natural protected microhabitats and can overwinter at different developmental stages. Two other studied bryocorines (*Dicyphus errans* and *D. hesperus*) have heterodynamic seasonal development and overwinter in the state of winter adult diapause. Induction of this diapause is controlled by the long-day type photoperiodic response. Also, nymphal growth rate of *D. errans* is controlled by day length and this quantitative photoperiodic response ensures that nymphs of this species reach the diapausing stage (i. e., the adult one) in appropriate time, what is crucially important for successful overwintering. The threshold of the photoperiodic response of the winter adult diapause varies with latitude in *D. hesperus*, only nymphs being sensitive to day length in this species. Pilot focused experimental studies should precede any prearranged introduction of biocontrol agents, which may reduce risk of invasions. During the early stages of establishing in a new area, adaptations that control seasonal development of the species or its populations are most important. Higher efficiency of biological control agents can be achieved in greenhouses if southern multivoltine populations of homodynamic species are used, especially if such populations have high rates of pre-adult development and high reproduction rate of adults, as well as if they easily switch to new preys. Under natural environmental conditions, polyphagous heterodynamic univoltine species and populations with deep obligate diapause have higher chances of successful naturalization.

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

## СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ (НЕТЕРОПТЕРА, MIRIDAE): ПОДСЕМ. MIRINAE, ТРИБА MIRINI

© 2020 г. А. Х. Саулич,<sup>1\*</sup> Д. Л. Мусолин<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: 325mik40@gmail.com

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический  
университет им. С. М. Кирова  
Институтский пер., 5, литер «У», С.-Петербург, 194021 Россия  
\*\*e-mail: musolin@gmail.com

Поступила в редакцию 19.06.2019 г.

После доработки 30.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

В обзоре представлены сведения, позволяющие охарактеризовать сезонное развитие клопов-слепняков трибы *Mirini* (подсем. *Mirinae*) и оценить степень изученности сезонных адаптаций в этом таксоне. Рассмотрены экологические реакции, участвующие в контроле сезонного развития 14 видов из 5 родов (*Adelphocoris*, *Apolygus*, *Lygus*, *Lygocoris* и *Stenotus*). Все исследованные виды мирин – широкие полифаги, образующие разное число поколений в разных климатических поясах. Изученные представители 4 родов (*Adelphocoris*, *Apolygus*, *Lygocoris* и *Stenotus*) зимуют на эмбриональной стадии, а клопы рода *Lygus* – на стадии имаго. Ярко выраженная способность к перелетам на дальние расстояния, развившаяся в связи с необходимостью поиска цветущих растений для питания и размножения, выявлена у некоторых видов родов *Adelphocoris* и *Lygus*, в частности у *Lygus pratensis*. Однако в отличие от многих других насекомых, которые совершают дальние миграции в состоянии имагинальной диапаузы, мигрирующие самки слепняков рода *Adelphocoris* содержат в яйцеводах уже зрелые яйца. Эта особенность вида способствует успешной колонизации самками новых территорий независимо от присутствия самцов, так как им не требуется дополнительного оплодотворения после миграции. Для большинства экспериментально исследованных видов трибы *Mirini* в лабораторных условиях определены температурные параметры развития и суммы эффективных температур, необходимые для завершения полной генерации, а в совокупности с наблюдениями в природных условиях для некоторых видов также определено количество завершаемых за год поколений. На примере 3 видов рода *Adelphocoris* (*A. triannulatus*, *A. suturalis* и *A. lineolatus*) детально проанализирована роль длины дня в регуляции сезонного развития. Условия формирования и окончания имагинальной диапаузы подробно изучены у *Lygus hesperus* на юге США. Сезонное развитие *Lygocoris pabulinus* – пример необычной облигатной смены растения-хозяина в течение года. У этого слепняка за зимовкой диапаузирующих яиц в тканях древесных растений следуют переход личинок на травянистые растения и развитие летних поколений на них – сезонная стратегия, характерная скорее для равнокрылых хоботных (Homoptera), чем для клопов (Heteroptera). В целом проведенный анализ свидетельствует о слабой изученности экологии представителей подсем. *Mirinae*, несмотря на их хозяйственную важность. Большинство публикаций касается лишь немногих экспериментально

изученных видов и ограничивается данными по температурным нормам развития отдельных географических популяций. Лишь на примере отдельных популяций некоторых видов детально проанализирована и показана определяющая роль фотопериодических адаптаций в регуляции годового цикла (например, как у *Adelphocoris triannulatus*), хотя именно такие данные необходимы для прогноза сезонного развития и распространения опасных и полезных насекомых, поскольку сезонный цикл каждой географической популяции вида строго синхронизирован с локальными условиями ее существования.

*Ключевые слова:* биологический метод контроля вредителей, вольгинизм, длина дня, защита растений, имагинальная диапауза, полужесткокрылые, сезонное развитие, сезонный покой, фотопериод, фотопериодическая реакция.

**DOI:** 10.31857/S0367144520010013

Сезонное развитие насекомых характеризуется чрезвычайным разнообразием, трудно поддающимся строгой классификации. В его основе лежат адаптации, повышающие способность локальных популяций выживать, максимально эффективно использовать ресурсы среды и формировать специфический тип годового цикла в условиях выраженной сезонности климата. В ранее опубликованных работах (Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007; Saulich, Musolin, 2018) мы предложили выделить 4 основные категории явлений, определяющие сезонный цикл насекомых:

– *активное состояние* и реакции, управляющие активным развитием, преимущественно его скоростью;

– *диапауза* и реакции, управляющие формированием, протеканием и прекращением состояний физиологического покоя разной глубины;

– *миграции* и реакции, обеспечивающие активное избегание неблагоприятных условий путем активного перемещения, и

– *сезонный полифенизм* и реакции, контролируемые морфологические и физиологические признаки (окраску, форму, размеры и пропорции частей тела, степень развития крыльев и др.), часто тесно связанные с состоянием диапаузы или иной формой сезонного покоя.

Именно на основе комбинации этих сезонных адаптаций в большинстве случаев и реализуется существующее разнообразие сезонных схем у насекомых, которое принято сводить к нескольким основным типам (Саулич, Мусолин, 2014; Saulich, Musolin, 2018).

Согласно современным представлениям, слепняки (Miridae) – это самое большое семейство в отряде настоящих полужесткокрылых (Heteroptera). В него входят 8 подсемейств, примерно 50 триб, свыше 1500 родов и более 11 100 видов (Cassis, Schuh, 2012; Namyatova et al., 2016; Henry, 2017; Konstantinov et al., 2018).

В предыдущей публикации (Саулич, Мусолин, 2019) проанализированы сезонные адаптации и образованные на их основе фенологические схемы представителей одного из подсемейств слепняков – Bryocorinae. Из примерно 1000 видов этого большого таксона доступны данные о сезонных адаптациях только 5 видов – *Dicyphus errans* (Wolff), *D. hesperus* Knight, *Macrolophus melanotoma* (A. Costa), *M. pygmaeus* (Rambur) и *Nesidiocoris tenuis* (Reuter). Все они относятся к одной трибе – Dicyphini. Однако даже ограниченные материалы, приведенные в предыдущем обзоре, свидетельствуют о разнообразии сезонных адаптаций, свойственных слепнякам-бриокоринам. Так,

из 5 перечисленных видов 3 (*M. melanotoma*, *M. pygmaeus* и *N. tenuis*) имеют гомодинамный сезонный цикл если не на всем, то как минимум на части ареала. В разных климатических поясах в зависимости от температуры эти клопы образуют от 2 до 6 и большего числа поколений в течение лета (как *N. tenuis* в Египте), а зимний период переживают на разных стадиях развития либо в состоянии оцепенения, либо в физиологически активном состоянии, используя для этого разнообразные убежища, защищающие их от низких температур. При этом личинки и имаго активно питаются, а у самок созревают яйца. Два других вида – *D. errans* и *D. hesperus* – имеют гетеродинамный сезонный цикл, формируя имагинальную диапаузу, наступление которой контролируется фотопериодической реакцией (ФПР) длиннодневного типа. Кроме того, у *D. errans* обнаружена фотопериодическая регуляция скорости роста личинок, способствующая своевременному достижению диапаузирующей (в данном случае – имагинальной) стадии, необходимой для успешной зимовки. У *D. hesperus* выявлена географическая изменчивость порога ФПР и установлено, что чувствительностью к длине дня особи обладают только на личиночной стадии. Обнаружены у бриокорин и такие сезонные адаптации, как крыловой полиморфизм, или полифенизм (у *D. errans*), и изменения окраски тела, связанные с состоянием диапаузы (у *D. hesperus*) (Саулич, Мусолин, 2019).

Данная статья посвящена сезонным адаптациям, свойственным клопам другого подсемейства – Mirinae Hahn, 1833, включающего более 300 родов из 6 триб: Herdoniini, Hyalopeplini, Mecistoscelidini, Mirini, Restheniini и Stenodemini. Только 2 из этих триб – Mirini Hahn, 1833 (около 250 родов) и Stenodemini China, 1943 (примерно 35 родов) – имеют всесветное распространение, представители остальных 4 триб – обитатели тропиков и субтропиков (Schuh, Slater, 1995; Schuh, Weirauch, 2020). Палеарктическая фауна подсем. Mirinae представлена примерно 950 видами из 126 родов (Kerzhner, Josifov, 1999). Настоящий обзор содержит материалы, характеризующие сезонные адаптации клопов трибы Mirini.

#### Род ADELPHOCORIS Reuter, 1896

##### **Adelphocoris triannulatus** (Stål, 1858).

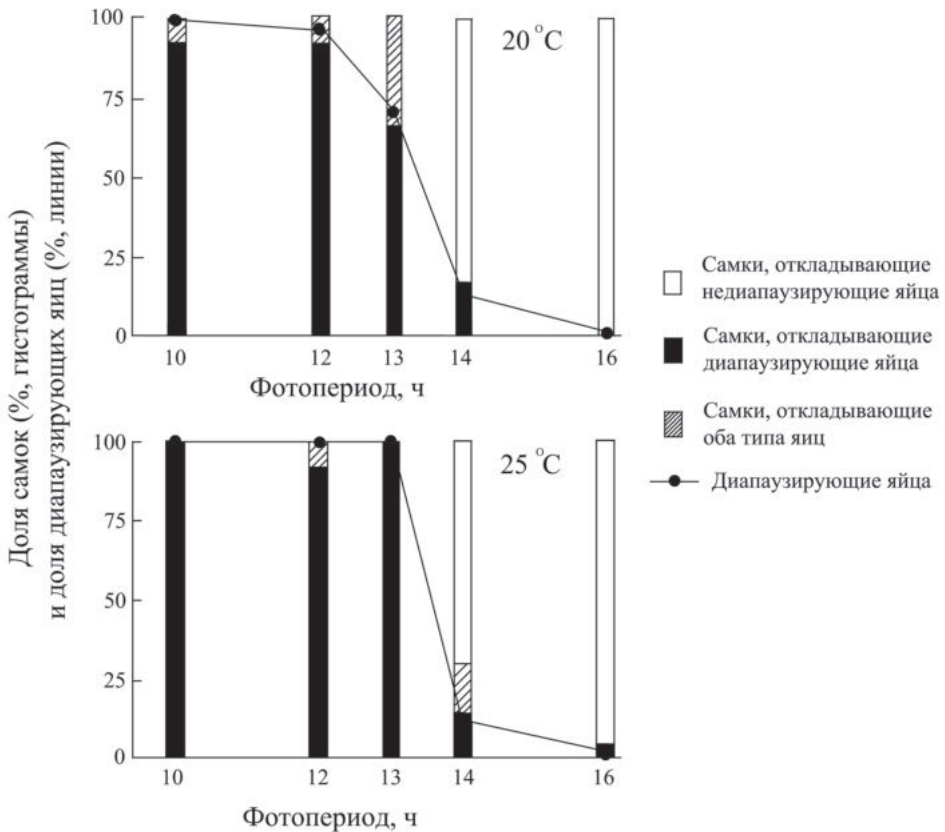
Распространен на юге Сибири и Дальнего Востока России, в Китае, Корее и Японии (Винокуров и др., 2010). Заселяет травянистые сообщества и сельскохозяйственные угодья. Вредит в основном растениям семейства бобовых, что характерно для многих видов рода *Adelphocoris* (Винокуров, Канюкова, 1995).

Сезонное развитие *A. triannulatus* экспериментально исследовано в Таканабе (Япония; 32.1° с. ш., 131.5° в. д.), где он в массе обнаружен на полях батата, или сладкого картофеля, и впервые отмечен как фитозоофаг, хотя питание животной пищей для видов рода *Adelphocoris* до сих пор считалось не характерным. В опытах, проведенных в лабораторных условиях, определены температурные параметры развития при разных температурах от 15 до 30 °С, на основе которых установлены нижние температурные пороги (НТП) развития яиц (10.0 °С), личинок (12.7 °С) и созревания самок (13.5 °С). Сумма эффективных температур (СЭТ), необходимая для завершения этих стадий развития, составила 186.3, 184.8 и 67.5 гр.-дн. соответственно, что в сумме приближается к 440 гр.-дн. (Tajima et al., 2018).

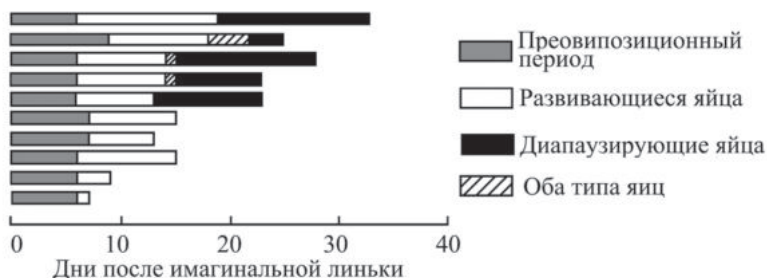


Зимовка клопов происходит на стадии яйца. В лабораторных экспериментах было показано, что наступление зимней эмбриональной диапаузы контролируется условиями содержания самок материнского поколения. В длинном дне (16 ч света в сутки) самки откладывают активно развивающиеся яйца, тогда как в короткодневных условиях (10 и 12 ч света) подавляющее число отложенных яиц детерминировано на диапаузу. Порог ФПР индукции эмбриональной диапаузы практически не зависит от температуры: он составил 13.4 ч при 20 °С и 13.7 ч при 25 °С (Tajima et al., 2018; рис. 1).

У самок *A. triannulatus* обнаружена способность изменять физиологический статус откладываемых яиц в случае изменения внешних фотопериодических условий, действующих непосредственно на самих самок. Так, в эксперименте 10 самок, выращенные в длинном дне (16 ч), в день окрыления были перенесены в короткий день (12 ч; рис. 2). После периода созревания все самки начинали откладывать активно развивающиеся (т. е. недиапазирующие) яйца. Пять из этих самок вскоре погибли (нижняя часть рисунка), а оставшиеся 5 вскоре после переноса их в короткий день постепенно начали откладывать диапазирующие яйца (Tajima et al., 2018).



**Рис. 1.** Доля диапазирующих яиц, отложенных самками *Adelphocoris triannulatus* (Stål) при содержании в разных фотопериодах при температурах 20 °С или 25 °С, и доля самок, отложивших недиапазирующие яйца, диапазирующие яйца или оба типа яиц в тех же условиях. Популяция из Таканабе (Япония; 32.1° с. ш., 131.5° в. д.) (по: Tajima et al., 2018).



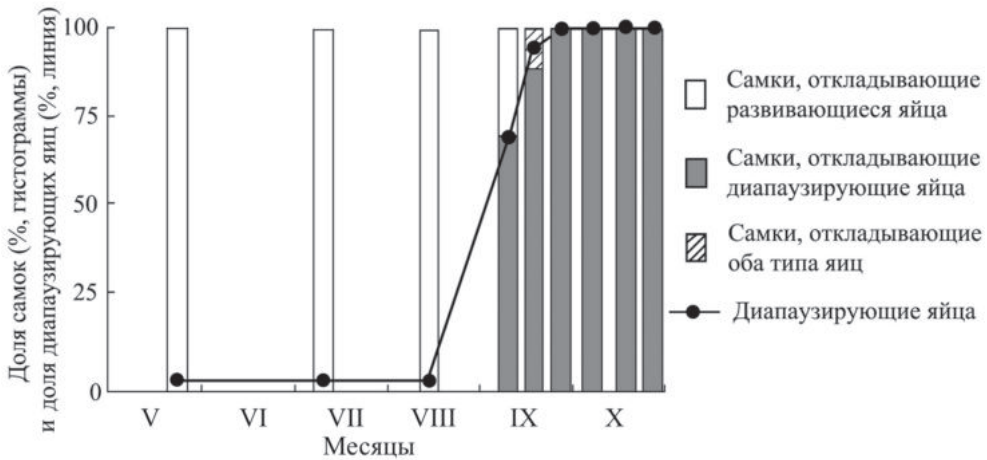
**Рис. 2.** Влияние изменения фотопериода на физиологический статус откладываемых самкой яиц при переносе самок *Adelphocoris triannulatus* (Stål) из длиннодневных условий (16 ч света в сутки) в короткодневные (12 ч света в сутки). Популяция из Таканабе (Япония; 32.1° с. ш., 131.5° в. д.) (по: Tajima et al., 2018).

Каждый прямоугольник представляет данные по отдельной самке (с характеристикой яиц, которые она откладывала; обозначения справа). Температура 25 °С. По горизонтальной оси – период после имагинальной линьки и переноса в короткодневные условия.

Наблюдения в природных условиях показывают, что первые диапаузирующие яйца самки начинают откладывать в начале сентября (рис. 3), когда температура воздуха еще достаточно высокая, а длина дня соответствует пороговому значению ФПР *A. triannulatus*, установленному в лабораторных условиях (см. рис. 1).

Основываясь на результатах лабораторных экспериментов и наблюдений в поле, авторы предполагают, что в природных условиях окрыление имаго перезимовавшего поколения *A. triannulatus* происходит с конца апреля по начало июня. С конца июня и в июле активны имаго I летнего поколения, а в августе–сентябре – имаго II летнего поколения. Рано окрыляющиеся самки II поколения откладывают сначала развивающиеся яйца (из которых появится еще одно – III – поколение), а при дальнейшем уменьшении длины дня короче критической они переключаются на откладку диапаузирующих яиц, которые останутся зимовать. Как показали лабораторные эксперименты (рис. 3), количество таких самок во II поколении невелико, но, переключаясь на откладывание диапаузирующих яиц, они начинают формировать зимующий запас популяции. Из зимующих диапаузирующих яиц личинки отродятся только весной следующего года.

Таким образом, на юге Японии *A. triannulatus* способен завершать 3 или даже 4 поколения за вегетационный сезон, однако ухудшающиеся условия питания поздней осенью и понижение температуры снижают вероятность успешного завершения III поколения, самки которого должны отложить диапаузирующие яйца. Зимняя диапауза приурочена к поздним этапам эмбриогенеза, т. е. необходимо время на то, чтобы эмбрионы успели ее достичь. Авторы (Tajima et al., 2018) никогда не встречали личинок в природе в октябре и ноябре. Всё это подчеркивает важность способности самок переключаться с откладки активно развивающихся яиц на откладку диапаузирующих, поскольку нет гарантии того, что следующее поколение сможет успешно сформировать зимующий запас.



**Рис. 3.** Сезонное изменение доли диапаузирующих яиц, откладываемых самками *Adelphocoris triannulatus* (Stål). Популяция из Таканабе (Япония; 32.1° с. ш., 131.5° в. д.) (по: Tajima et al., 2018).

Самок, собранных в природных условиях с конца мая до конца октября, переносили в лабораторные условия (длинный день 16 ч, температура 25 °С), где определяли физиологический статус отложенных ими в течение 3 дней яиц и долю самок, откладывающих диапаузирующие, развивающиеся яйца или оба типа яиц.

### ***Adelphocoris lineolatus* (Goeze, 1778) (люцерновый клоп; alfalfa plant bug).**

Транспалеарктический вид: распространен в Западной Европе, на севере Африки (Алжир, Тунис), в Передней Азии, Афганистане, Пакистане, Монголии, Китае, Корее и Японии. В начале XX в. вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (штат Айова) и Канаду (Новая Шотландия), откуда распространился далеко на юг (Южная Каролина в США) и запад (Альберта в Канаде) (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010). *Adelphocoris lineolatus* – полифаг с ярко выраженным предпочтением бобовых, повреждает люцерну, эспарцет, реже донник, клевер, люпин и другие бобовые травы, спорадически – хлопчатник, арахис, нут, чечевицу, сою, фасоль, подсолнечник. Иногда во втором поколении повреждает семенники сахарной свеклы (Пучков, 1966).

Зимует *A. lineolatus* на стадии яйца в состоянии диапаузы. Зимовка, как обычно при эмбриональной диапаузе у мирид, протекает в стеблях растений (Пучков, 1966; Schaefer, Panizzi, 2000; Wheeler, 2001). Формирование диапаузы контролируется ФПР длиннодневного типа. Чувствительная к длине дня стадия (имаго материнского поколения с 5–6-го дня после окрыления) была установлена в результате изучения активности нейросекреторных клеток у самок люцернового клопа из североамериканских популяций (Ewen, 1966).

В разных зонах естественного ареала *A. lineolatus* завершает в год от одного до 3 или 4 поколений, на юге ареала – до 5 (Пучков, 1966). В Северной Америке в Саскачеване (Канада) завершается только 1 поколение в год; южнее – в Миннесоте (США) – отмечено 2 неполных поколения, при этом все зимующие яйца были отложены самками I поколения. Предполагается, что адаптация подобных чужеродных видов к новым условиям северных регионов осуществлялась благодаря переходу к моноволь-

тинному сезонному циклу. Поскольку все клопы II поколения не достигают половозрелости, особи с генетически закрепленным более коротким порогом ФПР постепенно элиминируются из популяции, не участвуя в размножении, в результате чего порог ФПР постепенно увеличивается, усиливая моновольтинизм популяции (Craig, 1963; Ewen, 1966). В Висконсине (США) завершается 2 полных поколения (Wipfli et al., 1989; Wheeler, 2001).

По данным для Украины, нижний температурный порог развития *A. lineolatus* составляет примерно 11.5 °С. Для завершения личиночной стадии требуется СЭТ около 250 гр.-дн. (Пучков, 1966).

В начале XXI в. в Китае с введением в культуру генно-модифицированного хлопчатника (в геном которого встроены гены бактерии *Bacillus thuringiensis* для повышения устойчивости к чешуекрылым-фитофагам) несколько видов мирид рода *Adelphocoris*, ранее считавшихся второстепенными вредителями, были переведены в разряд серьезных вредителей этой культуры (Lu et al., 2008, 2009b, 2010a). Среди них – *A. lineolatus*, *A. suturalis* (Jakovlev, 1882) и *A. fasciaticollis* Reuter, 1903, резко различающиеся по географическому распространению. *Adelphocoris lineolatus* имеет широкий ареал, известен из Европы, Азии и Северной Америки (см. выше), *A. suturalis* распространен в основном на юге Дальнего Востока России, в Китае, Корею и Японии (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010), а *A. fasciaticollis* отмечен только в Китае и Корею (Kerzhner, Josifov, 1999). Распространение этих видов на территории Китая также различно: *A. suturalis* встречается в основном в регионах с умеренным климатом, *A. lineolatus* и *A. fasciaticollis* предпочитают более прохладный климат. Различается и их фенология. *Adelphocoris suturalis* образует 4–5 поколений за сезон, *A. lineolatus* и *A. fasciaticollis* – 3–4. Личинки *A. suturalis* отрождаются из перезимовавших яиц в начале апреля, личинки двух других видов – в середине–конце апреля (Lu et al., 2009b). Для того чтобы объяснить обнаруженные различия, было исследовано влияние температуры в диапазоне от 10 до 35 °С на продолжительность развития и выживаемость преимагинальных стадий этих 3 видов, совместно обитающих на хлопковых полях в Китае (провинция Хэнань; 35.5° с. ш., 113.9° в. д.) (Lu et al., 2009b; табл. 1).

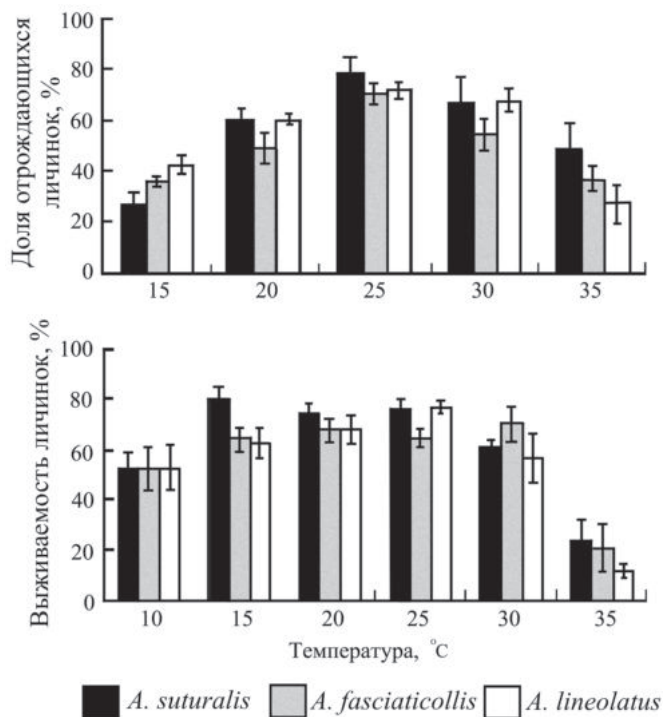
С использованием регрессионного анализа установлено, что СЭТ для развития яиц и личинок составила для *A. suturalis* – 189.9 и 308.8; для *A. fasciaticollis* – 188.8 и 366.7; для *A. lineolatus* – 231.7 и 291.6 гр.-дн. соответственно (Lu et al., 2009b).

Показатели успешности выхода личинок из яиц и их выживаемости статистически значимо зависели от температуры у всех 3 видов (рис. 4).

Исследования миграционного поведения, проведенные в Китае (Lu et al., 2009a), показали, что в экспериментальных лабораторных условиях (методику см.: Beerwinkle et al., 1995; Cheng et al., 1997) оплодотворенные самки *A. suturalis* и *A. fasciaticollis* преодолевают до 40 км в течение 8 ч непрерывного полета. Несколько меньшие способности проявили самки *A. lineolatus*, однако и они в течение более чем пятичасового полета преодолевали около 30 км. Половозрелые самцы всех 3 видов оказались значительно менее выносливыми. Способность к длительному полету определялась не только половой принадлежностью клопов, но и их возрастом. Она достигала максимального значения к 10–13-му дню после окрыления клопов, постепенно понижаясь с дальнейшим увеличением их возраста. Оптимальной для перелетов оказалась температура 20–23 °С при относительной влажности воздуха 64–68 %.

**Таблица 1.** Длительность развития и температурные пороги развития преимагинальных стадий 3 видов рода *Adelphocoris* Reuter при постоянной температуре, относительной влажности  $60 \pm 5\%$  и коротком дне (14 ч), популяция из Китая (провинция Хэнань;  $35.5^\circ$  с. ш.,  $113.9^\circ$  в. д.) (по: Lu et al., 2009b)

Вид	Стадия	Средняя длительность развития ( $\pm$ S. E., дни) преимагинальных стадий при разной температуре, $^\circ\text{C}$							Пороги развития, $^\circ\text{C}$	
		10	15	20	25	30	35	нижний	верхний	
<i>A. suturalis</i> (Jakovlev)	Яйца	–	$20.0 \pm 0.3$	$13.8 \pm 0.1$	$9.8 \pm 0.1$	$7.9 \pm 0.1$	$8.4 \pm 0.3$	5.6	40.1	
	Личинки	$49.4 \pm 0.6$	$41.0 \pm 0.4$	$19.0 \pm 0.2$	$14.9 \pm 0.1$	$12.3 \pm 0.2$	$14.0 \pm 0.6$	5.0	38.4	
<i>A. fasciaticollis</i> Reuter	Яйца	–	$20.1 \pm 0.4$	$14.5 \pm 0.1$	$9.8 \pm 0.1$	$7.8 \pm 0.1$	$8.5 \pm 0.1$	6.3	39.0	
	Личинки	$47.9 \pm 0.4$	$32.2 \pm 0.3$	$22.9 \pm 0.2$	$16.5 \pm 0.4$	$13.6 \pm 0.4$	$13.0 \pm 0.1$	3.0	41.9	
<i>A. lineolatus</i> (Goeze)	Яйца	–	$24.5 \pm 0.3$	$15.8 \pm 0.1$	$12.3 \pm 0.1$	$9.4 \pm 0.1$	$9.1 \pm 0.1$	5.6	41.3	
	Личинки	$54.3 \pm 0.7$	$45.8 \pm 0.4$	$20.3 \pm 0.2$	$15.3 \pm 0.1$	$12.0 \pm 0.2$	$12.8 \pm 0.4$	6.2	38.8	

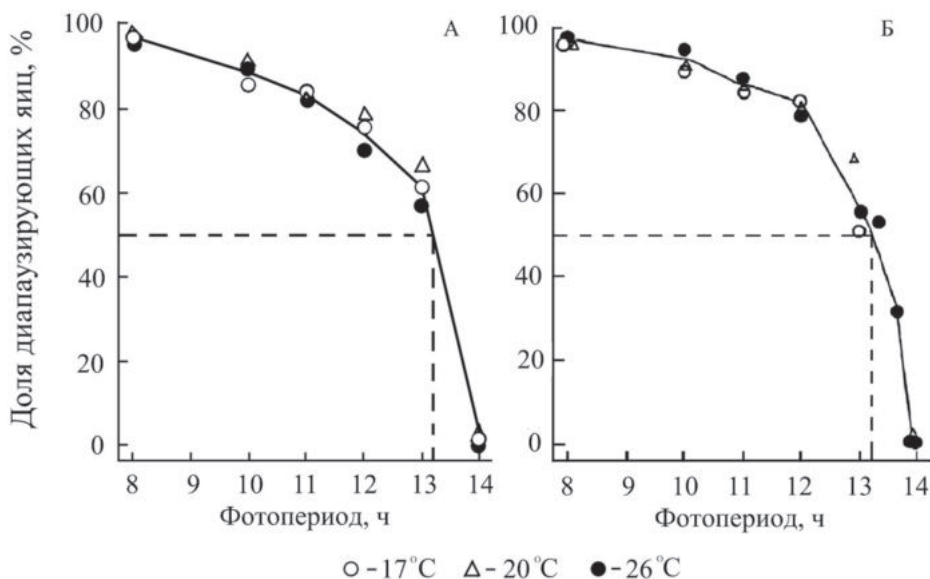


**Рис. 4.** Выживаемость яиц и личинок *Adelphocoris suturalis* (Jakovlev), *A. fasciaticollis* Reuter и *A. lineolatus* (Goeze) при постоянных температурах от 10 до 35 °C.

Приведены средние значения с ошибкой среднего. Популяция из провинции Хэнань (Китай; 35.5° с. ш., 113.9° в. д.) (по: Lu et al., 2009b).

Все 3 вида зимуют в состоянии эмбриональной диапаузы (Chen et al., 2010). Роль температуры и фотопериода в индукции зимней диапаузы изучена только у *A. suturalis*. В экспериментах использованы клопы из популяции, обитающей в провинции Хэнань (север Китая; 35.1° с. ш., 113.5° в. д.). Диапауза индуцируется в короткодневных условиях (Feng et al., 2012). Критическая длина дня при температурах от 17 до 26 °C оказалась практически одинаковой и составила 13 ч 18 мин, что свидетельствует о термостабильности ФПР в заданном интервале температур (рис. 5, А).

Для определения чувствительной к длине дня стадии развития *A. suturalis* личинок, начиная с определенного возраста (от I до V), или имаго этого вида из длинного дня переносили и далее содержали в двух короткодневных режимах 8 и 10 ч света в сутки (рис. 6). Максимальное количество диапаузирующих яиц отложили самки из варианта с личинками, содержащимися в коротком дне, начиная с I возраста. В следующем варианте (содержание в коротком дне личинок, начиная со II возраста) доля диапаузирующих яиц была меньше. С увеличением возраста испытуемых личинок на момент переноса в короткий день от III до V количество диапаузирующих яиц в потомстве самок уменьшалось и сократилось до нуля в варианте опыта, когда в коротком дне содержали только имаго. Таким образом, чувствительность к длине дня была максимальной у личинок I возраста материнского поколения. Уровень чувствительности к фотопериоду у личинок *A. suturalis* всех возрастов зависел и от длины дня. В более коротком



**Рис. 5.** Фотопериодическая реакция индукции зимней эмбриональной диапаузы у *Adelphocoris suturalis* (Jakovlev) (А) и *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) (Б) при температурах 17, 20 и 26 °С. Популяции из провинции Хэнань (Китай; 35.1° с. ш., 113.5° в. д.) (по: Feng et al., 2012).

Пунктиром показан порог ФПР.

дне (в данном случае 8 ч света в сутки) он был выше, чем в вариантах с более длинным днем (10 ч). Снижение чувствительности от I к V возрасту шло постепенно и синхронно при разных фотопериодических режимах, но в обоих вариантах длины дня имаго не обладали способностью воспринимать и оценивать длину дня, поэтому все яйца, отложенные самками из этого режима, были недиапаузирующими (Feng et al., 2012).

Род *APOLYGUS* China, 1941

***Apolygus lucorum*** (Meyer-Dür, 1847) (green plant bug).

Трансевразийский вид, завезен в Северную Америку. Данные о находках в Африке (Алжир и Египет) считаются ошибочными (Zhang, Zhao, 1996; Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010).

В природных условиях Дальнего Востока России и в Японии клопы были отмечены на разных видах полыни (*Artemisia*) (Винокуров, Каниюкова, 1995; Watanabe et al., 1997), однако оказалось, что и личинкам, и имаго свойственна широкая полифагия. Особенно ярко это свойство проявилось с введением в культуру генно-модифицированного хлопчатника, и *Apolygus lucorum*, наравне с видами рода *Adelphocoris* (см. выше), приобрел статус ключевого вредителя не только хлопчатника, но и многих других сельскохозяйственных культур, включая зерновые, овощные и плодовые (Lu et al., 2008, 2010a; Lu, Wu, 2011; Pan et al., 2013).

**Таблица 2.** Длительность развития преимагинальных стадий *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) при постоянной температуре. Популяция из провинции Хэбэй (Китай; 39.5° с. ш., 116.7° в. д.) (по: Lu et al., 2010b)

Стадия развития	Средняя длительность развития ( $\pm$ S. E., дни) преимагинальных стадий при разных температурах, °C					
	10	15	20	25	30	35
Яйцо	–	14.9 $\pm$ 0.3	11.0 $\pm$ 0.2	8.2 $\pm$ 0.1	6.7 $\pm$ 0.1	6.3 $\pm$ 0.1
Личинка I возраста	7.3 $\pm$ 0.4	5.6 $\pm$ 0.2	3.6 $\pm$ 0.1	3.0 $\pm$ 0.1	2.0 $\pm$ 0.1	2.6 $\pm$ 0.2
Личинка II возраста	5.9 $\pm$ 0.4	4.0 $\pm$ 0.2	2.8 $\pm$ 0.2	1.6 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.4
Личинка III возраста	5.6 $\pm$ 0.5	4.4 $\pm$ 0.2	2.4 $\pm$ 0.1	2.2 $\pm$ 0.1	1.5 $\pm$ 0.1	1.7 $\pm$ 0.3
Личинка IV возраста	6.5 $\pm$ 0.4	4.5 $\pm$ 0.2	2.6 $\pm$ 0.1	1.8 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.1	2.1 $\pm$ 0.3
Личинка V возраста	12.9 $\pm$ 0.7	7.7 $\pm$ 0.2	4.1 $\pm$ 0.1	3.2 $\pm$ 0.1	3.0 $\pm$ 0.1	2.4 $\pm$ 0.3
Личинка с I по V возраст	38.2 $\pm$ 0.8	26.2 $\pm$ 0.2	15.5 $\pm$ 0.2	11.8 $\pm$ 0.2	10.2 $\pm$ 0.2	11.1 $\pm$ 0.6

Благодаря ярко выраженной миграционной активности *A. lucorum* дает вспышки массовых размножений на обширных территориях (Lu et al., 2007). Поскольку имаго обычно живут долго и поколения перекрываются, количество генераций, завершаемых в году, определить трудно. В связи с этим в лабораторных условиях было исследовано влияние постоянных температур на развитие преимагинальных стадий *A. lucorum* (Lu et al., 2010b; табл. 2).

На основании полученных данных с применением метода линейной регрессии определены НТП и СЭТ, необходимая для завершения одного поколения. Они составили 3.2 °C и 179.2 гр.-дн. для яиц и 3.7 °C и 262.4 гр.-дн. для личинок соответственно. Расчет возможного количества ежегодно реализуемых поколений, проведенный на основе полученных данных, показал, что на севере Китая *A. lucorum* может завершать до 5 поколений за год (Lu et al., 2010b).

Сравнение показателей развития преимагинальных стадий *Apolygus lucorum* и 3 видов рода *Adelphocoris* (Lu et al., 2010b; табл. 3), совместно обитающих на хлопковых полях, свидетельствует о том, что НТП и яиц, и личинок ниже, а также СЭТ, необходимая для завершения этих стадий, у *A. lucorum* значительно меньше, чем у слепняков рода *Adelphocoris*. Это объясняет фенологию указанных видов на севере Китая,

**Таблица 3.** Температурные нормы развития преимагинальных стадий *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) и 3 видов рода *Adelphocoris* Reuter при питании хлопком. Популяции из провинции Хэбэй (Китай; 39.5° с. ш., 116.7° в. д.) (по: Ting, 1963 – цит. по: Lu et al., 2010b)

Вид	Яйца		Личинки	
	НТП, °C	СЭТ, гр.-дн.	НТП, °C	СЭТ, гр.-дн.
<i>Apolygus lucorum</i>	3.0	188	4.6	340
<i>Adelphocoris suturalis</i> (Jakovlev)	5.4	214	9.0	329
<i>A. fasciaticollis</i> Reuter	7.8	186	7.0	373
<i>A. lineolatus</i> (Goeze)	5.2	213	6.7	409

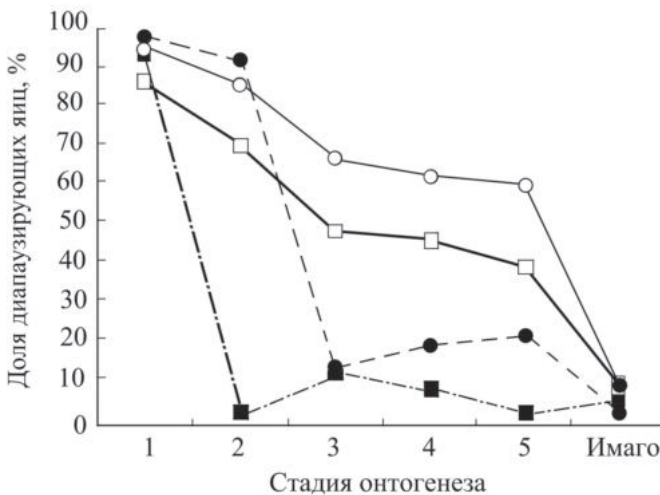


где *Apolygus lucorum* обычно завершает 5 поколений за год, а виды рода *Adelphocoris* – только 3 или 4.

Так же, как адельфокорисы, аполигусы зимуют в состоянии эмбриональной диапаузы. В лабораторных условиях исследована в сравнительном плане роль температуры и фотопериода в индукции зимней диапаузы у *A. lucorum* (Feng et al., 2012). В экспериментах использованы особи из популяции, обитающей в провинции Хэнань (север Китая; 35.1° с. ш., 113.5° в. д.).

Диапаузу у *A. lucorum* индуцирует короткий день. Критическая длина дня при температурах от 17 до 26 °С оказалась термостабильной (13 ч 19 мин) и очень близкой к таковой у *A. suturalis* (13 ч 18 мин; рис. 5, А и Б). Однако у популяции *A. lucorum*, обитающей на три градуса севернее (Китай, провинция Шаньдун), фотопериодический порог индукции диапаузы изменялся в зависимости от температуры и составил 13 ч 10 мин при 17 °С, 12 ч 58 мин при 20 °С, и 12 ч 51 мин при 23 °С (Zhuo et al., 2011 – цит. по: Feng et al., 2012).

Максимальная чувствительность к длине дня у *A. lucorum* так же, как и у *A. suturalis*, оказалась приуроченной к стадии личинки I возраста материнского поколения, но у *A. suturalis* она постепенно понижалась от I к V возрасту, тогда как у *A. lucorum* резко снижалась уже во II возрасте. В обоих случаях динамика потери чувствительности к длине дня зависела от фотопериода: чем короче был день (в данном случае 8 ч света в сутки), тем резче была выражена эта чувствительность (рис. 6).



**Рис. 6.** Индукция зимней эмбриональной диапаузы у потомства *Adelphocoris suturalis* (Jakovlev) (сплошные линии) и *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) (пунктирные линии) при содержании личинок, начиная с разного возраста, и имаго родительского поколения в короткодневных фотопериодических режимах 8 ч света в сутки (круглые символы) и 10 ч (квадратные символы). Популяции из провинции Хэнань (Китай; 35.1° с. ш., 113.5° в. д.) (по: Feng et al., 2012).

По горизонтальной оси – стадия жизненного цикла и возраст (обозначен цифрами) личинок, в котором их переносили из длинного дня в короткий. Температура 26 °С.

Этот род – один из крупнейших в подсем. Mirinae. Он объединяет более 50 известных видов, распространенных по всему свету, из них 34 – обитатели Северной Америки, 19 – Европы, и 2 вида известны из Китая. Считается, что ни один американский вид не натурализовался в Европе, при этом отдельные европейские виды очень редко, но отмечаются на американском континенте (Kelton, 1975; Kerzhner, Josifov, 1999; Aglyamzyanov, 2009); исключение составляет *Lygus rugulipennis*.

***Lygus rugulipennis*** Poppius, 1911 (травяной клоп; European tarnished plant bug).

Ареал голарктический: в Палеарктике вид отмечен от Великобритании и Испании до Дальнего Востока России и Японии (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010), в Северной Америке – от Аляски до севера Калифорнии и юга Колорадо (Schwartz, Footitt, 1998). Из 19 палеарктических видов рода *Lygus* (Aglyamzyanov, 2009) *L. rugulipennis* – не только самый распространенный, но и наиболее массовый и вредоносный (Пучков, 1966). До недавнего времени трудности диагностики слепняков приводили к ошибочному определению ряда видов, в том числе этого. Так, многие указания *Lygus pratensis* L. из Англии или *L. disponsi* Linnavuori из Японии в действительности относятся к *L. rugulipennis* (Kerzhner, Josifov, 1999; Schaefer, Panizzi, 2000). Современные молекулярно-генетические методы видовой диагностики позволят, вероятно, избежать подобных ошибок.

*Lygus rugulipennis* – широкий полифаг, питается более чем на 400 видах травянистых и кустарниковых растений из 57 семейств (Holopainen, Varis, 1991; Schaefer, Panizzi, 2000; Wheeler, 2001). Клопы используют все сочные части растений, но предпочитают генеративные органы; повреждают многие культуры, в том числе бобовые, зерновые, плодовые, декоративные и лекарственные растения. Отмечено, например, питание личинок и имаго на сеянцах сосны обыкновенной, причем в лабораторных условиях показано, что клопы способны полноценно завершать развитие полного поколения питаясь лишь хвоей сосны (Holopainen, 1986). В Англии травяной клоп сильно вредит на плантациях клубники и земляники (Easterbrook, 1997). Характерную особенность всех поколений *L. rugulipennis* составляет большая подвижность. Клопы легко перекочевывают с одних видов растений на другие и в поисках сочной растительности легко преодолевают расстояния в 1–2 км (Пучков, 1966).

Зимуют взрослые клопы. Самки *L. rugulipennis* всегда залегают на зимовку с неразвитыми яичниками, тогда как у самцов осенью гонады ярко-зеленые, не отличающиеся по виду от зрелых. Часть клопов остается зимовать под растительными остатками среди стерни многолетних трав, другие переселяются в заросли кустарников, полезащитные полосы, на опушки лесов, расположенные нередко на расстоянии в несколько километров. После зимовки самки обычно откладывают яйца в стебли и черешки листьев многолетних бобовых трав (Пучков, 1966).

На севере Европы (Шотландия, Швеция) травяной клоп имеет моновольтинный сезонный цикл (Kullenberg, 1944; Stewart, 1969). Подробные исследования фенологии *L. rugulipennis* на сахарной свекле проведены в окрестностях Тиккурилы (Финляндия; 60.3° с. ш., 25.0° в. д.; Varis, 1972, 1995), где за год завершается также только одно поколение (рис. 7). Зимуют имаго под остатками травянистой и древесной растительно-

Стадия развития	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца	—————						
L 1		—————					
L 2		—————					
L 3		—————					
L 4		—————					
L 5		—————					
Имаго		—————		—————	—————	—————	—————

**Рис. 7.** Фенология *Lygus rugulipennis* Poppius в окрестностях Тиккурилы (Финляндия; 60.3° с. ш., 25.0° в. д.; по: Varis, 1972).

сти, при этом смертность во время зимовки обычно очень высока, достигая 80 % (Varis, 1972).

На большей части Палеарктики *L. rugulipennis* реализует 2 поколения в год (Пучков, 1966). В частности, такие данные приводят для Чехии (Sedivy, Honek, 1983), Румынии (Sojocar, 1997) и Венгрии (Коска, 1985). По наблюдениям в Англии (Southwood, Leston, 1959), этот сленяк также образует 2 поколения, причем перезимовавшие самки после откладки яиц живут очень долго, что необычно для клопов. Некоторые особи доживают до августа, следовательно, в природных популяциях могут одновременно встречаться особи не только 2 последовательных поколений (материнского и дочернего), но и «бабушки с внуками». Любопытная особенность фенологии этого вида отмечена в Польше. Клопы, питаются на голубом люпине (род *Lupinus*), образуют 1 поколение за год, а на белом и желтом – 2 (Gorski, 1996).

На юге Палеарктики развивается до 4 поколений (Асанова, Исакаков, 1977); в Италии – 3–4 (Tavella et al., 1994, 1997), на Японских островах вид би- и тривольгинный (Hori, Hanada, 1970).

Исследования, выполненные в Англии (Кент; примерно 50° с. ш., 0° в. д.) и направленные в первую очередь на оптимизацию защитных мероприятий против вредной деятельности *L. rugulipennis* на ремонтантных сортах земляники, установили, что перезимовавшие под остатками дикой растительности клопы образуют I поколение, развитие которого проходит как на землянике, так и на диких растениях. Имаго этого I летнего поколения окрыляются в конце июня и в начале июля. Часть из них остается на дикой растительности, образуя II поколение, большая же часть перелетает на посадки ремонтантной земляники, где развивается II, а иногда и III поколение вредителя. За счет иммигрантов численность популяции на землянике стремительно возрастает, причиняя ощутимый вред вследствие питания личинок на завязывающихся плодах (Easterbrook, 1997, 2000; Easterbrook et al., 2003; Xu et al., 2014). Предложена модель, позволяющая прогнозировать сроки развития *L. rugulipennis* на посадках земляники поздних сроков плодоношения и способствующая своевременному использованию инсектицидов против этого вредителя. Вместе с тем, недавние наблюдения в Англии обнаружили, что клопы I поколения могут мигрировать и причинять вред

и многим другим культурам, включая ранние сорта земляники, ежевику, малину и т. д. (Xu et al., 2014).

***Lygus pratensis*** (Linnaeus, 1758) (полевой клоп, или слепняк луговой; tarnished plant bug).

Ареал – западно-центральнопалеарктический: практически вся Европа, Индия (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010); на Британских островах относительно редок (Woodroffe, 1966); указания данного вида из различных регионов Сибири требуют уточнения (Винокуров и др., 2010).

*Lygus pratensis* – один из самых обычных видов рода. Биологически и экологически очень близок к *L. rugulipennis*, имеет очень похожий ареал и часто обитает на полях совместно с ним, но в несколько меньших количествах, особенно в Западной Европе (Пучков, 1966). Широкий полифаг. Сильно вредит бобовым, зерновым, огородным и плодовым культурам, особенно люцерне, свекле, кукурузе, табаку, хлопчатнику, тыкве, картофелю, конопле, подсолнечнику, винограду, огурцам, малине, землянике и многим другим растениям. В Китае отмечено 52 вида растений из 18 семейств, на которых встречаются личинки и имаго полевого клопа (Lu, Wu, 2008). *Lygus pratensis* – переносчик многих заболеваний растений, в частности крапчатости листьев картофеля, вирусной болезни люцерны, бактериоза фасоли, мозаичной болезни табака и свеклы (Пучков, 1966). На Памире этот слепняк поставил под угрозу возможность возделывания картофеля (Асанова, Исакаев, 1977).

На севере России полевой клоп дает 1 поколение за год, на юге – до 4 трудно разграничиваемых поколений (Пучков, 1966). На юге Финляндии (Хельсинки, 60° с. ш., 25° в. д.) отмечается 1 поколение (Varis, 1997), в Казахстане (Алматы, 43° с. ш., 77° в. д.) – 3 поколения (Асанова, Исакаев, 1977), в Испании (Дуэро, 41.8° с. ш., 8.4° в. д.) – 4 (Asensio de la Sierra, 1973), на северо-западе Китая (Синьцзян-Уйгурский автономный район, 41° с. ш.) – до 4 поколений (Yang, Yang, 2001). Зимуют имаго под растительными остатками. Весной клопы переселяются на вегетирующие растения, где проходят дополнительное питание и размножаются.

Полевой клоп обладает сильно выраженной способностью к дальним миграциям. Есть сведения о регистрации особей этого вида в воздушном планктоне на высоте до 915 м над ур. м. (Johnson, Southwood, 1949).

Изучению особенностей биологии и эко-физиологии *L. rugulipennis* большое внимание уделяют в Китае, поскольку на северо-западе страны (Синьцзян-Уйгурский автономный район) он отмечен как основной вредитель хлопка и люцерны (Yang, Yang, 2001; Zhang et al., 2017). По наблюдениям на севере региона, имаго этого вида после зимовки появляются в конце апреля, и самки откладывают яйца на сорные растения и плодовые культуры (груша, виноград), на которых развиваются особи I поколения. Имаго этого поколения в июле перелетают на хлопковые поля и образуют II поколение. Именно особи II и III поколений, развиваясь на хлопке, создают максимальную численность популяции. Имаго III поколения окрыляются в конце августа и мигрируют в места зимовки (Liu et al., 2015). На юге Синьцзяна перезимовавшие имаго выходят из диапаузы в марте, и клопы местной популяция успевают образовать 4 поколения, из которых I и IV питаются на древесных культурах, а II и III – на хлопке (Yang et al., 2004).

По лабораторным данным для популяции *L. pratensis* из Корла (Синьцзян, Китай, 41.4° с. ш., 85.5° в. д.), НТП развития яиц составляет 11.97 °С, личинок – 12.08 °С. Необходимая для завершения эмбриональной стадии СЭТ составляет 131.6 гр.-дн., для личиночной стадии – 208.3 гр.-дн. Наиболее благоприятен для преимагинального развития повышенный уровень относительной влажности воздуха – около 75 % (Liu et al., 2015).

Среди североамериканских видов рода *Lygus* интерес представляют 4: *Lygus lineolaris*, *L. borealis*, *L. hesperus* и *L. elisus*, наиболее изученные в связи с их существенным экономическим значением (Schwartz, Foottit, 1992; Gerber, Wise, 1995).

#### ***Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois, 1818) (tarnished plant bug).**

Этот вид широко распространен по всему североамериканскому континенту от Канады до Мексики и известен как основной вредитель хлопка, рапса и люцерны. Личинок и имаго *L. lineolaris* находили на 328 видах растений из 55 семейств (Young, 1986). Число поколений *L. lineolaris* в этом регионе изменяется от 1 на севере Канады (60° с. ш.) до 4 и более перекрывающихся поколений на юге США (33° с. ш.) (Strong et al., 1969; Kelton, 1975; Snodgrass et al., 1984). Клопы благополучно развиваются на разных растениях и, как правило, в разных поколениях заселяют разные культуры, легко перемещаясь на большие расстояния. Питаясь в основном растительным кормом, клопы употребляют и животную пищу, нападая на разных насекомых – слепняков *Adelphocoris lineolatus*, картофельную цикадку *Empoasca fabae* (Harris), яйца и личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say), люцернового долгоносика *Hypera postica* (Gyllenhal), мелких гусениц и многих других членистоногих (Wheeler, 2001). Зимуют имаго (Guppy, 1958; Kelton, 1975).

В Манитобе (Виннипег, юг Канады; 49.9° с. ш., 97.1° з. д.) *L. lineolaris* образует 2 перекрывающихся поколения в год (Gerber, Wise, 1995). Перезимовавшие имаго появляются в апреле–мае на люцерне, землянике и других травянистых растениях и в течение мая–июня откладывают яйца. Личинки I поколения встречаются до конца июля, а с конца июня до начала августа идет окрыление имаго I поколения. Личинки II поколения заканчивают развитие осенью и окрыляются в конце сентября. Однако первые, наиболее рано окрыляющиеся имаго появляются уже в августе, так что в августе поколения частично перекрываются. Окрыляющиеся поздней осенью имаго формируют зимнюю диапаузу, и самки уходят на зимовку с неразвитыми половыми продуктами (остановка развития гонад на стадии превителлогенеза). В некоторые годы до 20 % особей I поколения остаются зимовать. Первое поколение обычно проходит на люцерне, а II, более многочисленное, на рапсе, причем миграция взрослых клопов на поля рапса строго синхронизирована с периодом его цветения (Gerber, Wise, 1995).

В Ашвилле (Северная Каролина, США; 35.5° с. ш., 82.5° з. д.) *L. lineolaris* образует 2 или 3 поколения в год (Stewart, Khoury, 1976). Перезимовавшие имаго появляются в конце марта, имаго летнего поколения окрыляются с конца мая по август, имаго II поколения появляются в конце августа или сентябре и остаются зимовать. В середине лета, возможно, проходит еще одно поколение (McPherson et al., 1983).

На юге североамериканского континента подробно исследована популяция *L. lineolaris* в Стоунвилле (Миссисипи, США; 33.4° с. ш., 90.9° з. д.), где этот вид в обычные годы образует 2 поколения, а в теплые – 3, проявляя иногда круглогодичную

активность (Bariola, 1969; Kelton, 1975; Snodgrass et al., 1984; Snodgrass, 2003; Villavaso, Snodgrass, 2004).

В лабораторных экспериментах было установлено, что постоянное содержание личинок *L. lineolaris* при температурах 21 и 27 °С и короткодневных условиях 12 и 12.5 ч света в сутки вызывает формирование диапаузы у всех окрыляющихся имаго. Перенос диапаузирующих имаго в более высокую температуру (27 °С) и в более продолжительный фотопериод (13.5 ч) через две недели приводит к терминации диапаузы и полной репродуктивной активности всех особей. В том случае, когда преимагинальное развитие идет при длине дня 13 ч света в сутки, все окрыляющиеся имаго активны и способны к размножению. Эти данные свидетельствуют о том, что порог ФПР при исследованных температурах находится между 12.5 и 13 ч света в сутки. Чувствительность к длине дня проявляют и личинки, и имаго (Bariola, 1969).

В дальнейшем основное внимание исследователей было сконцентрировано на выяснении роли длины дня в индукции диапаузы в природных популяциях *L. lineolaris* (Snodgrass, 2003). Для этого в течение 3 лет в разные сроки, начиная с августа, собирали личинок и отмечали количество диапаузирующих особей среди имаго, окрыляющихся в разных сериях. Установленная ранее в лабораторных экспериментах критическая длина дня, определяющая формирование диапаузы у половины тестируемых особей (12.5 ч света в сутки), наступает в регионе исследований 12–14 сентября (Snodgrass, 2003). В сериях личинок, собранных в августе, среди окрыляющихся имаго диапаузирующих особей было немного (не более 7–8 %). В дальнейшем их количество постепенно возрастало, достигая 100 % в сериях личинок, которых собирали в конце октября или начале ноября.

Интересная особенность годичного цикла *L. lineolaris* в дельте Миссисипи была обнаружена при изучении сроков терминации диапаузы у имаго, зимующих на разных видах растений. У клопов, зимовавших на цветущих растениях яснотки стеблеобъемлющей (*Lamium amplexicaule* L.), диапауза терминировалась уже в декабре. Так, среди собранных с этого растения имаго количество диапаузирующих не превышало в конце декабря 9 %, а более 90 % самок были репродуктивно активными и не менее 50 % из них уже содержали зрелые яйца (Snodgrass, 2003). У клопов, зимовавших на остатках разных травянистых растений, возобновление активности начинается в январе, т. е. на месяц позже. По мнению авторов (Snodgrass et al., 1984, 2012; Snodgrass, 2003), завершение диапаузы в декабре связано с наличием благоприятного корма – цветущих растений *Lamium amplexicaule*. Это предположение нашло подтверждение и в экспериментах. Лабораторные тесты показали, что при наличии цветущих растений и при благоприятной температуре клопы активизируются даже в короткодневных условиях, обычно поддерживающих диапаузное состояние. Благодаря ранней терминации диапаузы у *Lygus lineolaris* на юге континента местная популяция успевает образовать весной дополнительное поколение, имаго которого окрыляются уже во второй половине марта.

К сожалению, несмотря на подробные экспериментальные исследования влияния внешних факторов на развитие *L. lineolaris* и в лабораторных, и в природных условиях юга североамериканского континента (Snodgrass et al., 2012), неясными остаются некоторые особенности сезонного развития местных популяций этого вида. В частности, непонятно, насколько независимы популяции, зимующие на разных кормовых растениях и образующие вследствие этого разное количество поколений; каким образом

происходит разделение популяции по растениям на время зимовки; почему часть популяции остается на зимовку на увядающих поздней осенью сорняках, а другая мигрирует на вегетирующую и цветущую зимой яснотку, не оптимальную для питания в весенний период; как происходило освоение яснотки (инвазионного в Северной Америке растения) в качестве оптимального растения-хозяина для питания зимой? Эти и некоторые другие вопросы требуют дальнейших исследований.

### ***Lygus borealis* (Kelton, 1955).**

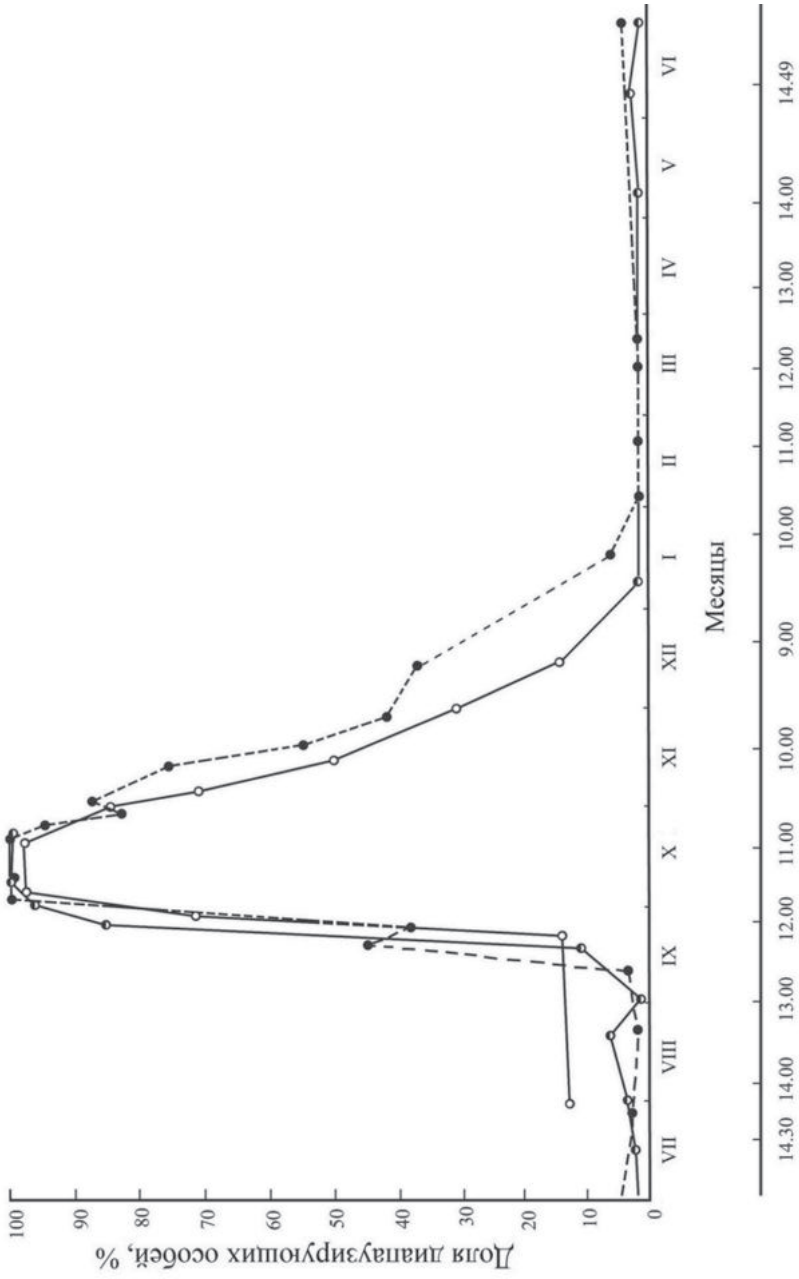
Типичный обитатель степной зоны (прерий) Канады (Scudder, 2014). Сезонное развитие исследованной популяции этого вида в Манитобе сходно с таковым *L. lineolaris* (Gerber, Wise, 1995).

### ***Lygus hesperus* (Knight, 1917) (западный полевой клоп; western tarnished plant bug).**

Широко распространен по всему западному побережью Северной Америки (регион Скалистых гор) от Британской Колумбии (Канада) до штата Нью-Мексико (США), где в зависимости от тепловых ресурсов вегетационного сезона развивается от 1 до 5 поколений. Сезонное развитие *L. hesperus* исследовано наиболее подробно в Дейвисе (Калифорния, США; 38.6° с. ш., 121.7° з. д.). Здесь в зависимости от местных температурных условий он производит от 3 до 5 поколений в течение года (Beards, Strong, 1966; Gillespie et al., 2003). Первые диапаузирующие самки появляются во второй половине сентября, когда длина дня уменьшается до 12.5 ч света в сутки. В начале октября все самки находятся в диапаузном состоянии (рис. 8).

Однако уже в течение ноября доля диапаузирующих особей *L. hesperus* в природных популяциях стремительно снижается, и в январе все клопы физиологически готовы к активной жизнедеятельности и, в частности, к размножению. В декабре–феврале самки откладывают яйца. Относительно низкая температура в это время года, видимо, задерживает отрождение личинок, так как появление первых из них отмечают не ранее начала апреля. Ранняя терминация диапаузы у зимующих клопов *L. hesperus* кажется необычной, но она соответствует данным, полученным в специальных наблюдениях в этом же регионе (Шафтер, Калифорния, США; 35.5° с. ш., 119.3° з. д.) другим автором (Leigh, 1966; рис. 9). Первые диапаузирующие самки *L. hesperus* были отмечены уже в сентябре. В октябре их количество стремительно возрастало, достигая максимума в середине месяца, а к январю практически все самки оказывались репродуктивно активными.

Условия индукции имагинальной диапаузы экспериментально исследованы для популяции *L. hesperus* из Дейвиса. При 27 °С клопы формируют диапаузу в короткодневных условиях, с длиной дня от 6 до 13 ч света в сутки. Правый экологически значимый порог ФПП близок к 12.5 ч (Beards, Strong, 1966; рис. 10). В специальных опытах с переносами физиологически активных клопов из длинного дня (16 ч света в сутки) в короткий (10 ч) и диапаузирующих клопов из короткого дня в длинный было показано, что фотопериодические сигналы воспринимаются и личинками, и имаго (Beards, Strong, 1966). Позже было обнаружено, что для индукции диапаузы наибольшее значение имеет длина дня в период развития личинок IV возраста. Критическая длина дня, индуцирующая наступление имагинальной диапаузы, наступает в природе 1 сентября. Но, как было показано в лабораторных экспериментах, короткий день необходим не только для индукции диапаузы у *L. hesperus*, но и для ее поддержания, так как даже

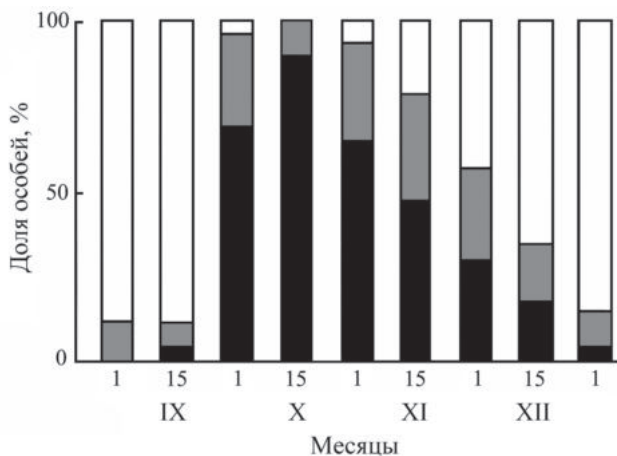


Длина дня в природе, ч

**Рис. 8.** Доля диапаузирующих самок *Lugus hesperus* (Knight) в пробах, взятых из природных условий в Дейвисе (Калифорния, США; 38.6° с. ш., 121.7° з. д.) в разные сроки (по: Beards, Strong, 1966).

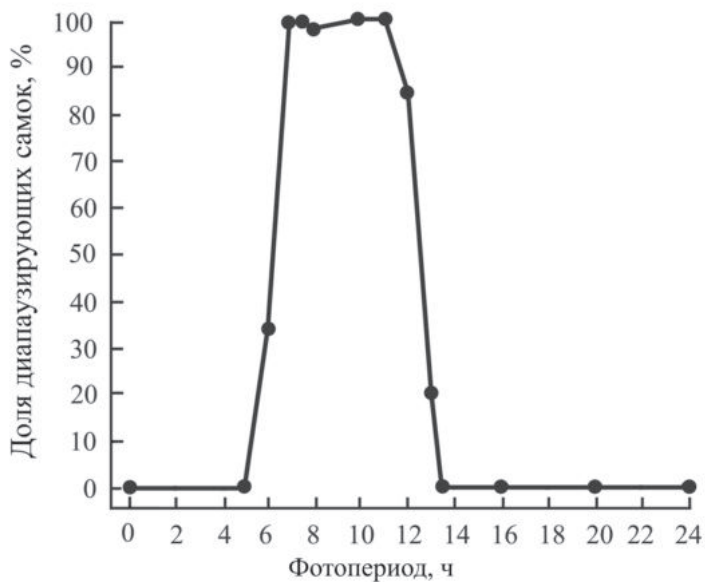
Физиологическое состояние самок определяли при вскрытии по наличию яиц в яйцеводах. На графиках отражены данные 3 последовательных лет наблюдений.





**Рис. 9.** Доля диапаузирующих и активных самок *Lygus hesperus* (Knight) в природных популяциях в Шафтере (Калифорния, США; 35.5° с. ш., 119.3° з. д.) в течение осенних и зимних месяцев (по: Leigh, 1966).

Черные поля – диапаузирующие самки, светлые – активные, серые – самки на ранних этапах оогенеза. Физиологическое состояние самок определяли при вскрытии.



**Рис. 10.** Фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Lygus hesperus* (Knight) при температуре 27 °С. Популяция из Дейвиса (Калифорния, США; 38.6° с. ш., 121.7° з. д.) (по: Beards, Strong, 1966).

10 длиннодневных стимулов в период имагинальной жизни полностью снимают эффект короткого дня, т. е. терминируют диапаузу (Spurgeon, 2017).

В дальнейшем большой цикл работ по изучению реакций, участвующих в регуляции сезонного развития *L. hesperus*, был выполнен на двух популяциях, обитающих на юге Северной Америки: из Шафтера (Калифорния, США; 35.5° с. ш., 119.3° з. д.) и Мари-

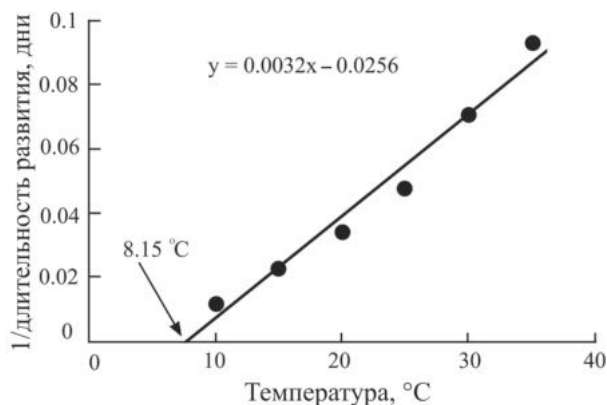
копа (Аризона, США; 33.5° с. ш., 112.5° з. д.). Исследованы температурные нормы развития всех стадий онтогенеза при постоянных (Cooper, Spurgeon, 2012, 2013, 2015) и переменных температурах (Spurgeon, Brent, 2019), физиология и регуляция репродуктивного процесса (Brent, 2010a, 2010b; Brent, Spurgeon, 2011), морфологические особенности клопов в состоянии диапаузы (Spurgeon, Brent, 2010), разница в индукции диапаузы между полами (Spurgeon, Brent, 2015), термостабильность ФПР (Spurgeon, 2020). Особо отмечена возможность эндогенных изменений тенденции к диапаузе в лабораторных культурах западного полевого клопа при длительном их содержании в постоянных условиях (Spurgeon, 2012). В целом эти материалы не только подтвердили полученные ранее результаты, но существенно расширили представления об экологических механизмах, на основе которых осуществляется синхронизация сезонного развития *L. hesperus* с локальными условиями климата.

### **Lygus elisus** Van Duzee, 1914 (pale legume bug).

Встречается на западе Северной Америки от Аляски до штата Нью-Мексико (США), на востоке достигает штата Айова. Этот вид в Северной Америке не такой многочисленный, как *L. hesperus*, но один из самых распространенных слепняков рода *Lygus* и один из немногих полевых клопов, сильно повреждающих семена рапса (Schwartz, Foottit, 1992). Комплекс наиболее вредоносных видов рода *Lygus* в штате Техас имеет следующую количественную структуру: *Lygus hesperus* – 87 %, *L. lineolaris* – 12 %, *L. elisus* – 1 % (Bommireddy et al., 2004).

Экспериментально исследованы температурные нормы развития преимагинальных стадий и определен НТП развития личинок *L. elisus* популяции из Лаббока (Техас, США; 33.6° с. ш., 101.9° з. д.; Bommireddy et al., 2004; рис. 11).

Исследована также популяция *L. elisus* из Летбриджа (Альберта, Канада; 49.7° с. ш., 112.8° з. д.), где этот вид, как считали, образует 2 поколения за вегетационный сезон и зимует на стадии имаго (Salt, 1945). Согласно же более поздним данным (Butts, Lamb, 1991), *L. elisus* в этом регионе завершает только 1 поколение.



**Рис. 11.** Влияние температуры на скорость развития личинок *Lygus elisus* Van Duzee. Популяция из Лаббока (Техас, США; 33.6° с. ш., 101.9° з. д.) (по: Bommireddy et al., 2004).

Стрелкой показан нижний температурный порог развития личинок.

***Lygocoris pabulinus*** (Linnaeus, 1761) (common green capsid).

Ареал голарктический: вид широко распространен в Евразии, в Северной Америке встречается трансконтинентально (включая США с Аляской и Канаду) (Kelton, 1971; Yasunaga, 1991; Wheeler, Henry 1992; Schaefer, Panizzi, 2000; Винокуров и др., 2010).

В Центральной Европе *L. pabulinus* дает 2 поколения в год, на севере (Швеция) – 1. В особо теплые годы в Нидерландах наблюдали частичное III поколение. В качестве кормовых использует две группы растений – древесные породы (яблоня, груша, слива, вишня, боярышник и др.), на которых зимуют яйца и непродолжительное время питаются личинки младших возрастов, и травянистые растения (крапива, конский щавель, картофель, сахарная свекла и многие другие), на которых проходит большая часть жизненного цикла летом (Southwood, Leston, 1959; Blommers et al., 1997).

Исследованы температурные нормы развития популяции *L. pabulinus* из Шуленбурга (Бельгия; 52.4° с. ш., 6.5° в. д.) (Mols, 1990; табл. 4).

Сезонный цикл *L. pabulinus* подробно изучен и в Вагенингене (Нидерланды; 52.0° с. ш., 5.7° в. д.) (Blommers et al., 1997). В конце лета при уменьшении длины дня (16.5 ч и менее) во время развития личинок самки покидают травянистые растения, на которых они развивались летом, и начинают откладывать диапаузирующие яйца. В качестве субстрата они используют молодые побеги разных кустарников и деревьев не только лиственных пород, но и хвойных. После зимовки личинки I поколения отрождаются в апреле–мае и непродолжительное время питаются на древесных породах соками флоэмы на тонких кончиках побегов, в бутонах и на молодых плодах, а затем мигрируют на травянистые растения, так как древесные растения уступают травянистым по питательным свойствам (Blommers et al., 1997), вследствие чего на древесных растениях клоп не может успешно завершить онтогенез. Длинный день (17 ч и более) во время их развития стимулирует самок к откладке летних (недиапаузирующих) яиц в стебли травянистых растений.

**Таблица 4.** Температурные нормы развития яиц и личинок *Lygocoris pabulinus* (Linnaeus) при разных температурах. Популяция из Шуленбурга (Бельгия; 52.4° с. ш., 6.5° в. д.) (по: Mols, 1990)

Стадия развития	Средняя длительность развития ( $\pm$ S. E., дни) преимагинальных стадий при разных температурах, °C				
	11.3	14.5	19.0	20.0	25.0
Яйцо	32.2 $\pm$ 2.0	23.4 $\pm$ 1.3	17.6 $\pm$ 1.0	13.5 $\pm$ 0.6	11.0 $\pm$ 0.7
Личинка I возраста	7.1 $\pm$ 1.7	6.6 $\pm$ 1.6	4.0 $\pm$ 0.4	3.3 $\pm$ 1.0	2.8 $\pm$ 0.7
Личинка II возраста	7.0 $\pm$ 1.6	6.4 $\pm$ 1.6	3.6 $\pm$ 0.5	3.4 $\pm$ 0.5	2.8 $\pm$ 0.7
Личинка III возраста	7.5 $\pm$ 1.8	6.9 $\pm$ 1.6	3.9 $\pm$ 0.8	3.4 $\pm$ 0.9	3.1 $\pm$ 1.1
Личинка IV возраста	8.4 $\pm$ 1.7	7.7 $\pm$ 1.6	4.6 $\pm$ 0.5	3.7 $\pm$ 0.8	2.9 $\pm$ 0.8
Личинка V возраста	11.8 $\pm$ 0.5	10.8 $\pm$ 1.0	6.4 $\pm$ 0.8	5.8 $\pm$ 0.5	5.5 $\pm$ 0.8

Личинки II поколения *L. pabulinus* проводят всю свою жизнь на травянистых растениях. Короткий день (16.5 ч и менее) во второй половине лета вызывает миграцию самок на древесную растительность и откладку зимующих диапаузирующих яиц; при этом достаточным стимулом оказывается воздействие даже нескольких коротких дней. В эксперименте личинки V возраста проявили большую чувствительность к короткодневным сигналам, чем личинки II возраста (Blommers et al., 1997).

Терминация эмбриональной диапаузы *L. pabulinus* происходит под действием охлаждения яиц до температуры  $-4...+3$  °C в течение 6 недель и последующей инкубации в  $+17$  °C по крайней мере в течение 2 недель. Отрождение личинок из перезимовавших на древесных породах яиц начиналось независимо от СЭТ, накопленной выше НТП зимующих яиц (4 °C), значения которой колебались в течение 15 лет наблюдений в Бристоле (Англия) от 201 до 325 гр.-дн. (Wightman, 1968). Как показано на примере некоторых видов насекомых (в частности *L. pabulinus*), для возобновления весеннего развития им необходим определенный уровень влажности субстрата (Blommers et al., 1997; Kerzhner, Josifov, 1999; Wheeler, 2001). Весеннее возобновление вегетации напрямую связано с сокодвижением у растений и, следовательно, влажностью тканей, окружающих перезимовавшие яйца клопа.

Сезонное развитие *L. pabulinus* – это редкий для полужесткокрылых с поливольтинным сезонным циклом пример кардинальной смены растения-хозяина (с древесных на травянистые растения), которая скорее характерна для равнокрылых хоботных (Homoptera).

Род *STENOTUS* Jakovlev, 1877

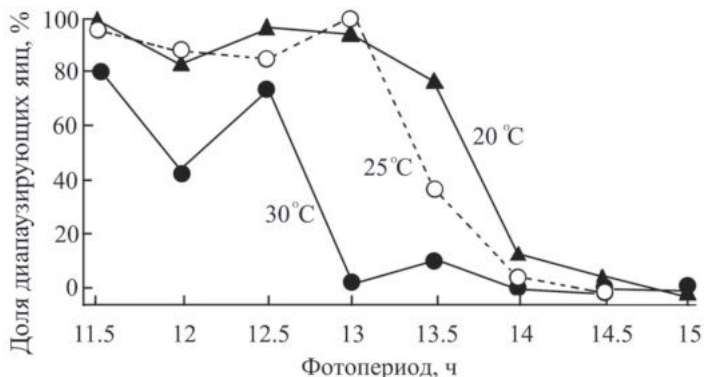
***Stenotus rubrovittatus*** (Matsumura, 1913) (sorghum plant bug).

Распространен на юге Дальнего Востока России, в Китае, Корее и Японии (Кержнер, 1972; Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010).

В Хиросиме (Япония;  $34.4^{\circ}$  с. ш.,  $132.4^{\circ}$  в. д.) *S. rubrovittatus* образует 4 поколения в год. Личинки отрождаются из перезимовавших яиц в середине апреля. По результатам отлова клопов на светоловушку установлено, что в районе исследований четко выражены 4 пика лёта имаго: I – первая половина июня; II – вторая половина июля; III – первая половина августа; IV – вторая половина сентября. Взрослые особи всех поколений мигрируют с некультивируемой травянистой растительности на поля риса (Hayashi, Nakazawa, 1988).

Экспериментально исследована популяция *S. rubrovittatus* из Азучу (Япония, префектура Хиросима;  $35.0^{\circ}$  с. ш.,  $135.9^{\circ}$  в. д.), где прослежена динамика формирования эмбриональной диапаузы в природных условиях. Для этого, начиная с августа, каждые 5 дней отлавливали самок и отмечали количество диапаузирующих яиц, отложенных самками в сериях с разными сроками сбора. Установлено, что доля диапаузирующих яиц быстро нарастает, начиная с 1-й декады сентября, и достигает 100 % в начале октября (Shigehisa, 2008).

В лабораторных условиях выявлена роль температуры и длины дня в индукции зимней эмбриональной диапаузы у *S. rubrovittatus* (Shigehisa, 2008; рис. 12). Родительское поколение содержали в разных условиях и определяли физиологическое состояние отложенных самками яиц. Критическая длина дня при 20 и 25 °C оказалась близкой



**Рис. 12.** Индукция зимней эмбриональной диапаузы у *Stenotus rubrovittatus* (Matsumura). Популяция из Азучу (Япония; 35.0° с. ш., 135.9° в. д.). (по: Shigehisa, 2008).

Клопы родительского поколения от яйца до имаго содержались в разных фотопериодических режимах при постоянных температурах 20, 25 и 30 °С.

к 13.5 ч. Более высокая температура (30 °С) существенно подавляет тенденцию к формированию диапаузы, однако даже в короткодневном режиме 11.5 ч света в сутки при этой температуре диапаузирует до 80 % яиц.

***Stenotus binotatus*** (Fabricius, 1794) (стенотус двухточечный, timothy plant bug).

Этот европейско-сибирский вид завезен в Северную Америку, на Гавайи, в Австралию и Новую Зеландию. Возможно, на о. Сахалин, Южные Курилы и в Японию также был завезен (Kerzhner, Josifov, 1999; Namyatova et al., 2013). Вредит многолетним травам (Пучков, 1972). Зимует на стадии яйца.

В Великобритании личинки *S. binotatus* отрождаются в начале июня, имаго окрыляются в июле, но уже в августе встречаются очень редко (Southwood, Leston, 1959). По наблюдениям других авторов (Butler, 1923), имаго встречаются с июня по октябрь. Таким образом, в Великобритании *S. binotatus* дает 1 поколение в год.

В Обихиро (Япония; 42.9° с. ш., 143.2° в. д.) личинки I возраста *S. binotatus* появляются на колосках ежи сборной в середине июня, имаго окрыляются в июле, а в начале августа обычно уже исчезают. Для питания личинкам необходимы именно семена растения, на других частях растений личинки погибают уже в III возрасте (Hori et al., 1985). Здесь вид также развивается в 1 поколении.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном обзоре представлены сведения по сезонному развитию клопов-слепняков трибы Mirini (подсем. Mirinae), позволяющие охарактеризовать сезонное развитие, свойственное клопам этого таксона, и оценить степень его изученности в отношении сезонных адаптаций.

По литературным данным в сравнительном плане рассмотрены экологические реакции, участвующие в контроле сезонного развития 14 видов из 5 родов мирин:

*Adelphocoris*, *Apolygus*, *Lygus*, *Lygocoris* и *Stenotus*. Все исследованные виды – широкие полифаги, образующие разное число поколений в разных климатических поясах. Представители 4 родов зимуют на эмбриональной стадии, а клопы рода *Lygus* зимуют на стадии имаго. Все изученные слепняки привлекли внимание специалистов вследствие их большого экономического значения: в сельскохозяйственных зонах своих обширных ареалов они отнесены к разряду наиболее опасных вредителей разнообразных бобовых культур. Особняком стоит *Adelphocoris triannulatus*, обнаруженный на полях батата в Японии и характеризующийся специфическими чертами, отличающими его от других видов рода *Adelphocoris* – каннибализмом личинок и фитозоофагией имаго, неизвестными у остальных видов этого рода (Tajima et al., 2018). Подобная пищевая специализация, сочетающая питание и растительной, и животной пищей, пока отмечена среди слепняков трибы Mirini только у *Lygus pratensis* (Wheeler, 2001).

На примере 3 видов-полифагов из рода *Adelphocoris*, совместно обитающих на хлопковых полях Китая, показано, что существует четкая корреляция между шириной спектра кормовых растений и величиной ареала. В отличие от *A. lineolatus* и *A. suturalis*, питающихся более чем на 100 видах растений и имеющих широкое географическое распространение, узкий круг кормовых растений *A. fasciaticollis* (не более 30 видов растений) резко ограничивает его ареал территориями Китая (центральные, северные и юго-восточные районы) и Кореи (Kerzhner, Josifov, 1999).

Ярко выраженная способность к перелетам на дальние расстояния, развившаяся в связи с поиском цветущей растительности, выявлена у видов рода *Adelphocoris* (Craig, 1963; Пучков, 1966; Ewen, 1966) и отдельных видов рода *Lygus*, в частности у *L. pratensis*. Известны находки особей этого вида на высоте до 915 м над ур. м. (Johnson, Southwood, 1949).

В отличие от большинства насекомых, которые мигрируют в состоянии репродуктивной диапаузы (Johnson, 1969; Саулич, 1999), самки рода *Adelphocoris*, совершающие перелеты, содержат в яйцеводах зрелые яйца. Эта особенность мигрирующих самок способствует успешной колонизации ими новых территорий независимо от присутствия самцов, так как самкам не требуются дополнительное оплодотворение после миграции (Lu et al., 2009a).

Для большинства экспериментально исследованных видов трибы Mirini определены температурные нормы развития – известна длительность развития отдельных стадий онтогенеза и всего преимагинального периода при разных температурах; с применением уравнений линейной регрессии установлены пороги развития и суммы тепла, необходимые для завершения генерации. В совокупности с наблюдениями в природных условиях определено количество реально завершаемых за год поколений.

На примере 3 видов рода *Adelphocoris* (*A. triannulatus*, *A. suturalis* и *A. lineolatus*) детально проанализирована роль длины дня в регуляции сезонного развития. Зимняя эмбриональная диапауза всех 3 видов контролируется длиной дня, но чувствительной к длине дня оказалась разные стадии. Если у *A. suturalis* максимальную чувствительность к длине дня проявляют личинки I возраста материнского поколения (Feng et al., 2012), то у *A. triannulatus* и *A. lineolatus* восприятие и оценка длины дня осуществляются на имагинальной стадии материнского поколения (Ewen, 1966; Tajima et al., 2018). При этом обнаружено, что если в течение жизни самки *A. triannulatus* фотопериодические условия меняются на противоположные, например, с длинно-

го дня на короткий, как это происходит в природе осенью, физиологический статус откладываемых ею яиц тоже может измениться (Tajima et al., 2018). Пока длина дня в природе превышает критическое значение ФПР, самки откладывают активно развивающиеся (недиапаузирующие) яйца. При уменьшении продолжительности светлой части суток и переходе длины дня через пороговое значение самки переключаются на откладку диапаузирующих яиц. Подобные примеры пока известны лишь у немногих видов насекомых; в частности, такое же свойство обнаружено у слепняка *Trigonotylus caelestialium* Kirkaldy из трибы Stenodemini этого же подсем. Mirinae (Kudô, Kurihara, 1989).

Условия формирования и окончания имагинальной диапаузы наиболее подробно изучены у североамериканского вида *Lygus hesperus* на юге США. Основную роль в индукции диапаузы местной популяции играет длина дня в период развития личинок IV возраста. В начале октября все самки находятся в состоянии зимней имагинальной диапаузы, однако уже в течение ноября доля диапаузирующих особей в природных популяциях стремительно снижается, и в январе все клопы физиологически готовы к активной жизнедеятельности и, в частности, к размножению. Ранняя терминация зимней имагинальной диапаузы у *L. hesperus* кажется необычной, но она подтверждается данными, полученными в специальных наблюдениях, проведенных ранее в этом же регионе другим автором (Leigh, 1966), а также доказана экспериментально (Spurgeon, 2017). Оказалось, что короткий день необходим не только для индукции диапаузы у *L. hesperus*, но и для ее поддержания, так как даже 10 длиннодневных стимулов в период имагинальной жизни полностью снимают эффект короткого дня (Spurgeon, 2017). Большой цикл работ по изучению сезонных адаптаций *L. hesperus*, выполненный позже на 2 популяциях с юга Северной Америки (из Калифорнии и Аризоны: Spurgeon, Brent, 2015), существенно расширил представления об экологических механизмах, контролирующих сезонное развитие клопов-слепняков.

Сезонное развитие *Lygocoris pabulinus* – необычный, но яркий пример облигатной смены растения-хозяина в течение года. У этого вида за зимовкой диапаузирующих яиц в тканях древесных растений следует переход личинок на травянистые растения и развитие на них летних поколений. Такой сезонный цикл больше характерен для равнокрылых хоботных (Homoptera), чем для клопов.

В заключение следует отметить, что проведенный анализ имеющейся литературы свидетельствует о слабой изученности трибы Mirini, несмотря на его большое экономическое значение. Большинство публикаций ограничивается данными по температурным нормам развития и касается небольшого числа экспериментально изученных видов. Лишь на примере отдельных популяций некоторых видов детально проанализирована и показана определяющая роль фотопериодических адаптаций в регуляции годичного цикла (например, как у *Adelphocoris triannulatus*), хотя именно такие данные необходимы для прогноза сезонного развития и распространения опасных и полезных насекомых, поскольку сезонный цикл каждой географической популяции вида строго синхронизирован с локальными условиями ее существования.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование частично поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 17-04-01486А) и благотворительным «Фондом Инессы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асанова Р. Б., Исакаев Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Определитель. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 237 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.
- Кержнер И. М. 1972. Новые и малоизвестные полужесткокрылые (Heteroptera) с Дальнего Востока СССР. Труды Зоологического института АН СССР **52**: 276–295.
- Пучков В. Г. 1966. Главнейшие клопы-слепняки – вредители сельскохозяйственных культур. Киев: Наукова думка, 172 с.
- Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые. В кн.: О. Л. Крыжановский, Е. М. Данциг (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 3. Л.: Наука, с. 222–262.
- Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 247 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате. Труды Биологического НИИ СПбГУ **53**: 25–106.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2014. Сезонные циклы щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса: разнообразие и регуляция. Энтомологическое обозрение **93** (2): 263–302.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2019. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): Подсем. Bryocorinae. Энтомологическое обозрение **98** (2): 281–301.
- Aglyamzyanov R. 2009. Revision der paläarktischen Arten der Gattung *Lygus* Hahn, 1833 (Heteroptera: Miridae). Entomologische Zeitschrift mit Insekten-Börse **119** (6): 249–276.
- Asensio de la Sierra E. 1973. El *Lygus pratensis* (Linn.) como plaga de la alfalfa para semilla [*Lygus pratensis* (Linn.) as a pest of seed crops of lucerne]. Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Serie Proteccion Vegetal **3**: 349–358.
- Bariola L. A. 1969. The biology of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Beauvois) and its nature of damage and control on cotton. Ph. D. Dissertation. College Station, Texas: Texas A & M University, 102 p.
- Beards G. W., Strong F. E. 1966. Photoperiod in relation to diapause in *Lygus hesperus* Knight. Hilgardia **37** (10): 345–362.
- Beerwinkle K. R., Lopez Jr., J. D., Cheng D., Lingren P. D., Meola R. W. 1995. Flight potential of feral *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) males measured with a 32-channel, computer-monitored, flight-mill system. Environmental Entomology **24**: 1122–1130.
- Blommers L. H. M., Vaal F. W. N. M., Helsen H. H. M. 1997. Life history, seasonal adaptations and monitoring of common green capsid *Lygocoris pabulinus* (L.) (Hemiptera, Miridae). Journal of Applied Entomology **121**: 389–398.
- Bommireddy P. L., Parajulee M. N., Porter D. O. 2004. Influence of constant temperatures on life history of immature *Lygus elisus* (Hemiptera: Miridae). Environmental Entomology **33** (6): 1549–1553.
- Brent C. S. 2010a. Reproduction of the western tarnished plant bug, *Lygus hesperus*, in relation to age, gonadal activity and mating status. Journal of Insect Physiology **56**: 28–34.
- Brent C. S. 2010b. Reproductive refractoriness in the western tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae). Annals of the Entomological Society of America **102** (2): 300–306.
- Brent C. S., Spurgeon D. W. 2011. Diapause response of laboratory reared and native *Lygus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae). Environmental Entomology **40** (2): 455–461.
- Butler E. A. 1923. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London: H. F. & G. Witherby, 682 p.
- Butts R. A., Lamb R. J. 1991. Seasonal abundance of three *Lygus* species (Heteroptera: Miridae) in oilseed rape and alfalfa in Alberta. Journal of Economic Entomology **84** (2): 450–456.
- Cassidy J., Schuh R. T. 2012. Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). Annual Review of Entomology **57**: 377–404.
- Chen P., Feng H., Li G., Guo X. 2010. Morphology of diapause and non-diapause eggs of *Adelphocoris suturalis*. Plant Protection **36**: 80–82.



- Cheng D. F., Tian Z., Sun J. R., Ni H. X., Li G. B. 1997. A computer-monitored flight mill system for tiny insects such as aphid. *Acta Entomologica Sinica* **40**: 172–179.
- Cojocaru D. S. 1997. Cercetari privind biologia plosnitei de camp *Lygus rugulipennis* Poppius, 1911 [Romanian; Research on biology of the field bug, *Lygus rugulipennis* Poppius, 1911]. *Analele Institutului de Cercetari Pentru Cereale Protectia Plantelor* **28** (1): 79–89.
- Cooper W. R., Spurgeon D. W. 2012. Temperature dependent development of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae) nymphs. *Journal of Economic Entomology* **105** (3): 860–865.
- Cooper W. R., Spurgeon D. W. 2013. Temperature-dependent egg development of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Economic Entomology* **106** (1): 124–130.
- Cooper W. R., Spurgeon D. W. 2015. Temperature-dependent survival of adult *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae). *Environmental Entomology* **44** (3): 808–813.
- Craig C. H. 1963. The alfalfa plant bug, *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) in northern Saskatchewan. *The Canadian Entomologist* **95**: 6–13.
- Easterbrook M. A. 1997. The phenology of *Lygus rugulipennis*, the European tarnished plant bug, on late-season strawberries, and control with insecticides. *Annals of Applied Biology* **131**: 1–10.
- Easterbrook M. A. 2000. Relationships between the occurrence of misshapen fruit on late-season strawberry in the United Kingdom and infestation by insects, particularly the European tarnished plant bug, *Lygus rugulipennis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **96**: 59–67.
- Easterbrook M. A., Fitzgerald J. D., Pinch C., Tooley J., Xu X.-M. 2003. Development times and fecundity of three important arthropod pests of strawberry in the United Kingdom. *Annals of Applied Biology* **143**: 325–331.
- Ewen A. B. 1966. A possible endocrine mechanism for inducing diapause in the eggs of *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) (Hemiptera: Miridae). *Experientia* **22** (7): 470.
- Feng H., Chen P., Li G., Feng Q., Guo X. 2012. Diapause induction in *Apolygus lucorum* and *Adelphocoris suturalis* (Hemiptera: Miridae) in Northern China. *Environmental Entomology* **41** (6): 1606–1611.
- Gerber G. H., Wise I. L. 1995. Seasonal occurrence and number of generations of *Lygus lineolaris* and *L. borealis* (Heteroptera: Miridae) in southern Manitoba. *The Canadian Entomologist* **127** (4): 543–559.
- Gillespie D. R., Footitt R. G., Shipp J. L., Schwartz M. D., Quiring D. M. J., Wang K. H. 2003. Diversity, distribution and phenology of *Lygus* species (Hemiptera: Miridae) in relation to vegetable greenhouses in the lower Fraser Valley, British Columbia, and southwestern Ontario. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* **100**: 43–54.
- Gorski R. 1996. Dynamika wystepowania zmienika lucernowca (*Lygus rugulipennis* Poppius) na polach lubinu [Dynamics of occurrence of *Lygus rugulipennis* Poppius in lupin fields]. *Roczniki Akademii Rolniczej W Poznaniu, Ogrodnictwo* **24**: 19–27 [in Polish, with English Summary].
- Guppy J. C. 1958. Insect surveys of clovers, alfalfa, and birdsfoot trefoil in eastern Ontario. *The Canadian Entomologist* **90**: 523–531.
- Hayashi H., Nakazawa K. 1988. Studies on the bionomics and control of the sorghum plant bug, *Stenotus rubrovittatus* Matsumura (Hemiptera: Miridae) 1. Habitat and seasonal prevalence in Hiroshima Prefecture. *Bulletin of the Hiroshima Prefectural Agricultural Experiment Station* **51**: 45–53 [in Japanese, with English Summary].
- Henry T. J. 2017. Biodiversity of Heteroptera. In: R. G. Footitt, P. H. Adler (eds). *Insect Biodiversity: Science and Society*. 2nd edn. Oxford, U. K.: Wiley-Blackwell, pp. 279–335.
- Holopainen J. K. 1986. Damage caused by *Lygus rugulipennis* Popp. (Heteroptera, Miridae) to *Pinus sylvestris* L. seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research* **1**: 343–349.
- Holopainen J. K., Varis A.-L. 1991. Host plants of the European tarnished plant bug *Lygus rugulipennis* Poppius (Het., Miridae). *Journal of Applied Entomology* **111**: 484–498.
- Hori K., Hanada T. 1970. Biology of *Lygus disponsi* Linnavuori (Hemiptera, Miridae) in Obihiro. *Research Bulletin of Obihiro University. Series I* **2** (6): 304–317.
- Hori K., Hashimoto Y., Kuramochi K. 1985. Feeding behavior of the timothy plant bug *Stenotus binotatus* (Hemiptera: Miridae) and the effect of its feeding on orchard grass. *Applied Entomology and Zoology* **20** (1): 13–19.
- Johnson C. G. 1969. *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. London: Methuen, 766 p.
- Johnson C. G., Southwood T. R. E. 1949. Seasonal records in 1947 and 1948 of flying Hemiptera-Heteroptera, particularly *Lygus pratensis* L., caught in nets 50 ft. to 3,000 ft. above the ground. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A. General Entomology* **24**: 128–130.
- Kelton L. A. 1971. Review of *Lygocoris* species found in Canada and Alaska (Heteroptera: Miridae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **83**: 1–87.

- Kelton L. A. 1975. The lygus bugs (genus *Lygus* Hahn) of North America (Hemiptera: Miridae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **95**: 1–101.
- 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.
- Kocka F. 1985. Adatok a napraforgóban karosító mezei poloskák biológiájához es kártetelehez [Biology of plant bugs and the damage caused in sunflower]. *Novenyvedelem* **21** (9): 390–394 [in Hungarian].
- 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**: 866–891.
- Kudô S., Kurihara M. 1989. Effects of maternal age on induction of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Heteroptera; Miridae). *Applied Entomology and Zoology* **57** (2): 440–447.
- Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* **23**: 1–522.
- Leigh T. F. 1966. A reproductive diapause in *Lygus hesperus* Knight. *Journal of Economic Entomology* **59** (3): 1280–1281.
- Liu B., Li H.-Q., Ali A., Li H.-B., Liu J., Yang Y.-Zh., Lu Y.-H. 2015. Effects of temperature and humidity on immature development of *Lygus pratensis* (L.) (Hemiptera: Miridae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* **18** (2): 139–143.
- Lu Y. H., Qiu F., Feng H. Q., Li H. B., Yang Z. C., Wyckhuys K. A. G., Wu K. M. 2008. Species composition and seasonal abundance of pestiferous plant bugs (Hemiptera: Miridae) on Bt cotton in China. *Crop Protection* **27**: 465–472.
- Lu Y. H., Wu K. M. 2008. *Biology and Control Methods of the Mirids*. Beijing, China: Golden Shield Press, 151 p.
- Lu Y. H., Wu K. M. 2011. Mirid bugs in China: pest status and management strategies. *Outlook Pest Management* **22**: 248–252.
- Lu Y. H., Wu K. M., Guo Y. Y. 2007. Flight potential of *Lygus lucorum* Meyer-Dür (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* **36**: 1007–1013.
- Lu Y. H., Wu K. M., Jiang Y. Y., Xia B., Li P., Feng H. Q., Wyckhuys K. A. G., Guo Y. Y. 2010a. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China. *Science* **328**: 1151–1154.
- Lu Y. H., Wu K. M., Wyckhuys K. A. G., Guo Y. Y. 2009a. Comparative flight performance of three important pest *Adelphocoris* species of Bt cotton in China. *Bulletin of Entomological Research* **90**: 543–550.
- Lu Y. H., Wu K. M., Wyckhuys K. A. G., Guo Y. Y. 2009b. Comparative study of temperature-dependent life histories of three economically important *Adelphocoris* spp. *Physiological Entomology* **34**: 318–324.
- Lu Y., Wu K., Wyckhuys K. A. G., Guo Y. 2010b. Temperature-dependent life history of the green plant bug, *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae). *Applied Entomology and Zoology* **45**: 387–393.
- McPherson J. E., Weber B. C., Henry T. J. 1983. Seasonal flight patterns of Hemiptera in a North Carolina black walnut plantation. 7. Miridae. *The Great Lakes Entomologist* **16** (2): 35–42.
- Mols P. J. M. 1990. Forecasting orchard pests for adequate timing of control measures. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* (N. E. V., Amsterdam) **1**: 75–81.
- Musolin D. L., Saulich A. H. 1999. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone. *Entomological Science* **2** (4): 623–639.
- 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**: 3–40.
- Namyatova A. A., Schwartz M. D., Cassis G. 2013. First record of the genus *Stenotus* Jakovlev from Australia, with two new species, and a list of mirine species from Witchelina Nature Reserve (Insecta: Heteroptera: Miridae: Mirinae: Mirini). *Journal of Natural history* **47** (13–14): 987–1008.
- Pan H., Lu Y., Wyckhuys K. A., Wu K. 2013. Preference of a polyphagous mirid bug, *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) for flowering host plants. *PLoS One* **8** (7): e68980. doi: 10.1371/journal.pone.0068980.
- Salt R. W. 1945. Number of generations of *Lygus hesperus* Knt. and *L. elisus* Van D. in Alberta. *Scientific Agriculture* **25** (10): 573–576.

- 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, pp. 565–607.
- Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds). 2000. Heteroptera of Economic Importance. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, 828 p.
- 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).
- Schwartz M. D., Footitt R. G. 1992. *Lygus* bugs on the prairies. Biology, systematics, and distribution. Technical Bulletin 1992–4E. Canada, Ottawa, Ontario, 44 p.
- Schwartz M. D., Footitt R. G. 1998. Revision of the Nearctic Species of the Genus *Lygus* Hahn, with a Review of the Palaearctic Species (Heteroptera: Miridae). Memoirs on Entomology, International. Vol. 10. Gainesville, Florida, U. S. A.: Associated Publishers, 428 p.
- Scudder G. G. E. 2014. The Heteroptera (Hemiptera) of the Prairies Ecozone of Canada. In: H. A. Cárcamo, D. J. Giberson (eds). Arthropods of Canadian Grasslands. Vol. 3. Biodiversity and Systematics. Part 1. Canada, Ottawa, Ontario: Biological Survey of Canada, pp. 283–309.
- Sedivy J., Honek A. 1983. Flight of *Lygus rugulipennis* Popp. (Heteroptera, Miridae) to a light trap. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz **90** (3): 238–243.
- Shigehisa S. 2008. Seasonal changes in egg diapause induction and effects of photoperiod and temperature on egg diapause in the sorghum plant bug, *Stenotus rubrovittatus* (Matsumura) (Heteroptera: Miridae). Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology **52** (4): 229–232 [in Japanese].
- Snodgrass G. L. 2003. Role of reproductive diapause in the adaptation of the tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae) to its winter habitat in the Mississippi River Delta. Environmental Entomology **32**: 945–952.
- Snodgrass G. L., Jackson R. E., Perera O. P., Allen K. C., Luttrell R. G. 2012. Effect of food and temperature on emergence from diapause in the tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae). Environmental Entomology **41** (6): 1302–1310.
- Snodgrass G. L., Scott W. P., Smith J. W. 1984. Host plants and seasonal distribution of the tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae) in the delta of Arkansas, Louisiana, and Mississippi. Environmental Entomology **13**: 110–116.
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. Land and Water Bugs of the British Isles. London and New York, U. K.: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Spurgeon D. W. 2012. Physiological consequences of laboratory rearing of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae). Environmental Entomology **41**: 415–419.
- Spurgeon D. W. 2017. Instar- and stage-specific photoperiodic diapause response of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae). Journal of Insect Science **17** (6): 1–7.
- Spurgeon D. W. 2020. Diapause response of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae) at different temperatures. Journal of Entomological Science **55** (1): 126–129.
- Spurgeon D. W., Brent C. S. 2010. Morphological characters of diapause in *Lygus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae). Journal of Entomological Science **45**: 303–316.
- Spurgeon D. W., Brent C. S. 2015. Diapause response to photoperiod in an Arizona population of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae). Journal of Entomological Science **50** (3): 238–247.
- Spurgeon D. W., Brent C. S. 2019. Development and survival of *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae) nymphs under constant and variable temperatures. Journal of Insect Science **19** (1): 20 doi: <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez003>
- Stewart R. K. 1969. The biology of *Lygus rugulipennis* Poppius (Hemiptera: Miridae) in Scotland. Transactions of the Entomological Society of London **120**: 437–457.
- Stewart R. K., Khoury H. 1976. The biology of *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) (Hemiptera: Miridae) in Quebec. Annals of the Entomological Society of Quebec **21**: 52–63.
- Strong F. E., Seldahl J. A., Hugbes P. R., Hussein M. K. 1969. Reproductive biology of *Lygus hesperus* Knight. Hilgardia **40** (4): 105–147.
- Tajima J., Miyahara R., Terao M., Shintani Y. 2018. Environmental control of the seasonal life of zoophytophagous mirid, *Adelphocoris triannulatus* (Hemiptera; Miridae). Applied Entomology and Zoology **53** (3): 333–341.

- Tavella L., Alma A., Arzone A. 1997. *Lygus rugulipennis* Poppius, a minor pest in the peach orchards of northwestern Italy. Bulletin OILB/SROP **20** (6): 1–5.
- Tavella L., Alma A., Arzone A., Galliano A., Bricco D., Rinaudo M. 1994. Indagini bio-etologiche su *Lygus rugulipennis* Poppius in pescheti piemontesi (Rhynchota, Miridae) [Bio-ecological studies on *Lygus rugulipennis* Poppius (Rhynchota, Miridae) in peach orchards in Piedmont]. Informatore Fitopatologico **44** (7–8): 43–48.
- Ting Y. Q. 1963. Studies on the ecological characteristics of cotton mirids I. Effect of temperature and humidity on the development and distribution of the pests. Acta Phytophylacica Sinica **2**: 285–296 [in Chinese with English summary].
- Varis A.-L. 1972. The biology of *Lygus rugulipennis* Popp. (Het., Miridae) and the damage caused by this species to sugar beet. Annales Agriculturae Fenniae **11**: 1–56.
- Varis A.-L. 1995. Species composition, abundance, and forecasting of *Lygus* bugs (Heteroptera: Miridae) on field crops in Finland. Journal of Economic Entomology **88** (4): 855–858.
- Varis A.-L. 1997. Seasonal occurrence of *Lygus* bugs on field crops in Finland. Agricultural and Food Science in Finland **6** (5–6): 409–413.
- Villavaso E. J., Snodgrass G. L. 2004. Diapause in tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae) reared in dynamic photoperiod environmental cabinets. Journal of Agricultural and Urban Entomology **21**: 87–97.
- Watanabe K., Kikuchi S., Tanaka T. 1997. Seasonal occurrence of *Lygocoris (Apolygus) lucorum* (Meyer-Dür) (Heteroptera: Miridae) on *Artemisia* spp. Annual Report of the Society of Plant Protection of North Japan **48**: 181–183.
- 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. Thomas Say Foundation Monographs. Vol. 15. Lanham, Maryland, U. S. A.: Entomological Society of America, 282 p.
- Wightman J. A. 1968. Termination of egg diapause in *Lygocoris pabulinus* (Heteroptera: Miridae). Long Ashton Research Station Reports (Bristol), 154–156.
- Wipfli M. S., Wedberg J. L., Hogg D. B., Syverud T. D. 1989. Insect pests associated with birdsfoot trefoil, *Lotus corniculatus*, in Wisconsin. The Great Lakes Entomologist **22** (1): 25–33.
- Woodroffe G. E. 1966. The *Lygus pratensis* complex (Hemiptera, Miridae) in Britain. Entomologist **99**: 201–206.
- Xu X.-M., Jay Ch. N., Fountain M. T., Linka J., Fitzgerald J. D. 2014. Development and validation of a model forecasting the phenology of European tarnished plant bug *Lygus rugulipennis* in the U. K. Agricultural and Forest Entomology **16**: 265–272.
- Yang M.-C., Yang T. 2001. Occurrence and control of *Lygus pratensis* in South Xinjiang. Plant Protection **27** (5): 31–32 [in Chinese].
- Yang X., Jin B. F. Meng J. W., Zhu B. 2004. Outbreaks of *Lygus pratensis* in southern Xinjiang in 2003. China Cotton **31**: 43.
- Yasunaga T. 1991. A revision of the plant bug, genus *Lygocoris* Reuter from Japan. Part I (Heteroptera, Miridae, *Lygus*-complex). Japanese Journal of Entomology **59**: 435–448.
- Young O. P. 1986. Host plants of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae). Annals of the Entomological Society of America **79** (4): 747–762.
- Zhang L.-J., Cai W.-Z., Luo J.-Y., Zhang S., Wang C.-Y., Lv L.-M., Zhu X.-Z., Wang L., Cui J.-J. 2017. Phylogeographic patterns of *Lygus pratensis* (Hemiptera: Miridae): Evidence for weak genetic structure and recent expansion in northwest China. PLoS ONE **12** (4): 1–19. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174712>.
- Zhang S. M., Zhao Y. X. 1996. The Geographical Distribution of Agricultural and Forest Insects in China. Beijing, China: China Agriculture Press, 400 p. [in Chinese].
- Zhuo D.-G., Li Z.-H., Men X.-Y., Yu Y., Zhang A.-S., Li L.-L., Zhang S.-C. 2011. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction of *Apolygus lucorum* Meyer-Dür (Hemiptera: Miridae). Acta Entomologica Sinica **54**: 1082–1086.

SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE):  
SUBFAMILY MIRINAE, TRIBE MIRINI

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin

*Key words:* adult diapause, biological control, day length, dormancy, seasonal development, photoperiod, photoperiodic response, plant protection, true bugs, voltinism.

SUMMARY

The paper reviews available data that allow to characterize seasonal development of the plant bugs (Mirinae: Mirini) and evaluate our understanding of their seasonal adaptations. The ecological responses involved in the control of seasonal development of 14 species from five genera (*Adelphocoris*, *Apolygus*, *Lygus*, *Lygocoris*, and *Stenotus*) are analyzed in detail. All studied species are broadly polyphagous and produce varying number of annual generations in different climatic zones. The studied representatives of four genera (namely, *Adelphocoris*, *Apolygus*, *Lygocoris*, and *Stenotus*) hibernate at the embryonic stage, and bugs of the genus *Lygus* do so at the adult stage. The pronounced ability to fly over long distances evolved to enable the search for flowering vegetation was recorded in some species of the genera *Adelphocoris* and *Lygus*, in particular, *Lygus pratensis*. However, unlike many insects that make distant migrations in the state of adult diapause, females of plant bugs of the genus *Adelphocoris* migrate having mature eggs in their oviducts. This feature of the species allows females to successfully colonize new areas even without males, as females do not need additional fertilization in a colonized area. For the majority of species from the tribe Mirini experimentally studied in laboratory, the temperature parameters of development and the sum of effective temperatures necessary to complete the full generation were calculated. When combined with observations done under natural conditions, these data allowed to precisely estimate the number of generations produced by the species or population during a year. The role of day length in the control of seasonal development is analyzed in detail in three species of the genus *Adelphocoris* (*A. triannulatus*, *A. suturalis*, and *A. lineolatus*). The conditions inducing and terminating adult diapause have been studied in detail in *Lygus hesperus* in the southern United States. The seasonal development of *Lygocoris pabulinus* is an unusual example of an obligate change of the host plant during the year. In this species, the overwintering of diapausing eggs in the tissues of woody plants is followed by the shift of nymphs to and further development of the summer generations on grassy plants. Such seasonal strategy is characteristic of aphids (Homoptera) rather than true bugs (Heteroptera). The analysis of the data indicates that the control of seasonal development of plant bugs of the subfamily Mirinae is still poorly understood despite their high economic importance. Most of reports deal with a small number of experimentally studied species and are limited to the data on temperature parameters of development. Only a limited number of species are studied well enough. Data obtained stress the important role of photoperiodic adaptations in the control of seasonal development. Such data are necessary for the analysis and forecast of the species' seasonal development and spread of harmful and beneficial insect species, since the seasonal cycle of each population of the species is strictly synchronized with the local conditions of its existence.