

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,^{1*} Д. Л. Мусолин^{2**}

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

²Санкт-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 фитофаг, 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).

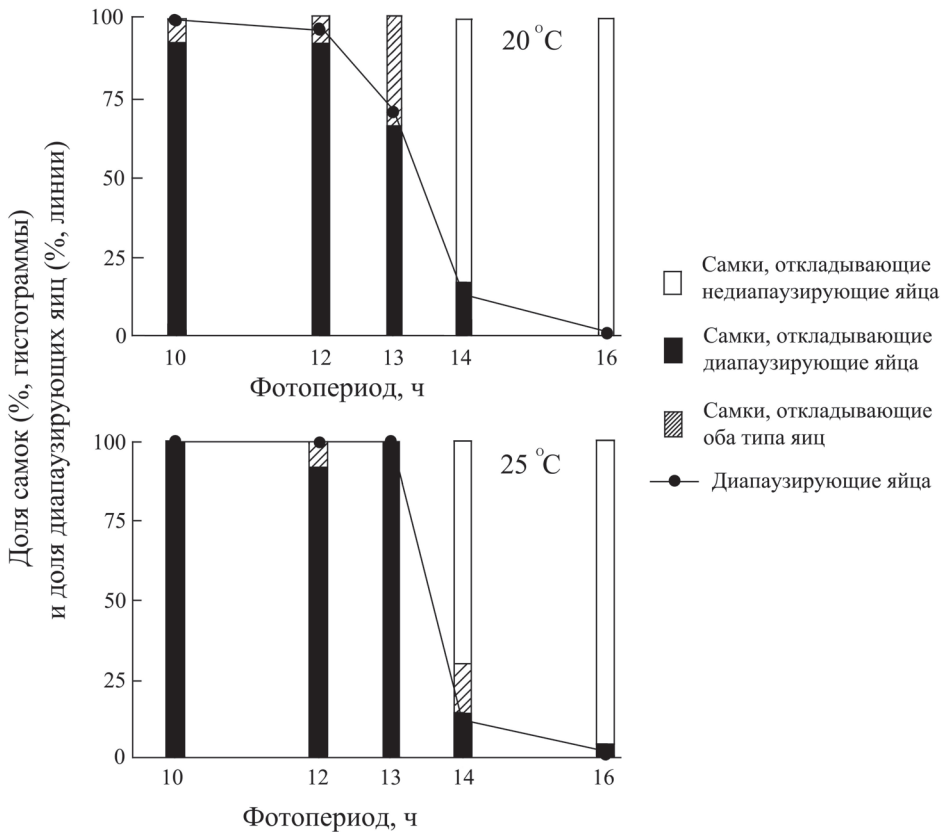


Рис. 1. Доля диапазирующих яиц, отложенных самками *Adelphocoris triannulatus* (Stål) при содержании в разных фотопериодах при температурах 20 °С или 25 °С, и доля самок, отложивших недиапазирующие яйца, диапазирующие яйца или оба типа яиц в тех же условиях. Популяция из Таканабе (Япония; 32.1° с. ш.,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

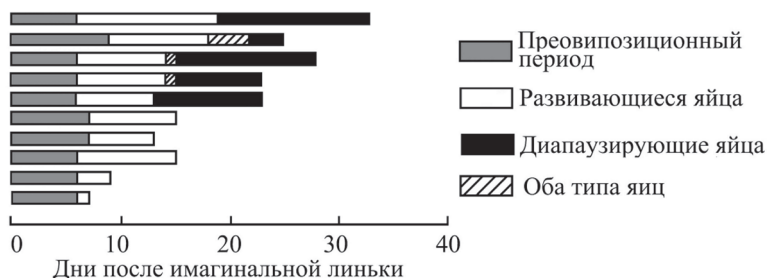


Рис. 2. Влияние изменения фотопериода на физиологический статус откладываемых самкой яиц при переносе самок *Adelphocoris triannulatus* (Stål) из длиннодневных условий (16 ч света в сутки) в короткодневные (12 ч света в сутки). Популяция из Таканабе (Япония; 32.1° с. ш., 131.5° в. д.) (по: Tajima et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

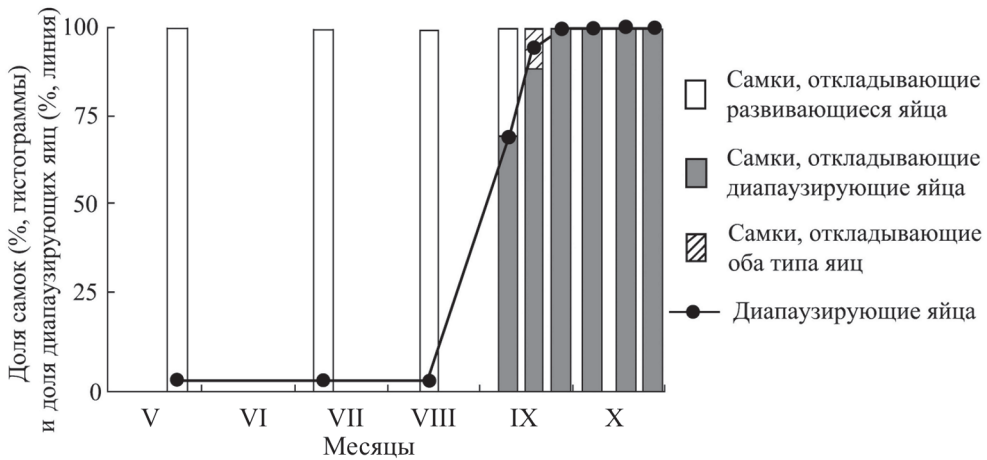


Рис. 3. Сезонное изменение доли диапаузирующих яиц, откладываемых самками *Adelphocoris triannulatus* (Stål). Популяция из Таканабе (Япония; 32.1° с. ш., 131.5° в. д.) (по: Tajima et al., 2018).

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 встроен ген 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, Корее и Японии (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010), а *A. fasciaticollis* отмечен только в Китае и Корее (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° с. ш., 113.9° 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 ± 0.3	13.8 ± 0.1	9.8 ± 0.1	7.9 ± 0.1	8.4 ± 0.3	5.6	40.1
	Личинки	49.4 ± 0.6	41.0 ± 0.4	19.0 ± 0.2	14.9 ± 0.1	12.3 ± 0.2	14.0 ± 0.6	5.0	38.4
<i>A. fasciaticollis</i> Reuter	Яйца	–	20.1 ± 0.4	14.5 ± 0.1	9.8 ± 0.1	7.8 ± 0.1	8.5 ± 0.1	6.3	39.0
	Личинки	47.9 ± 0.4	32.2 ± 0.3	22.9 ± 0.2	16.5 ± 0.4	13.6 ± 0.4	13.0 ± 0.1	3.0	41.9
<i>A. lineolatus</i> (Goeze)	Яйца	–	24.5 ± 0.3	15.8 ± 0.1	12.3 ± 0.1	9.4 ± 0.1	9.1 ± 0.1	5.6	41.3
	Личинки	54.3 ± 0.7	45.8 ± 0.4	20.3 ± 0.2	15.3 ± 0.1	12.0 ± 0.2	12.8 ± 0.4	6.2	38.8

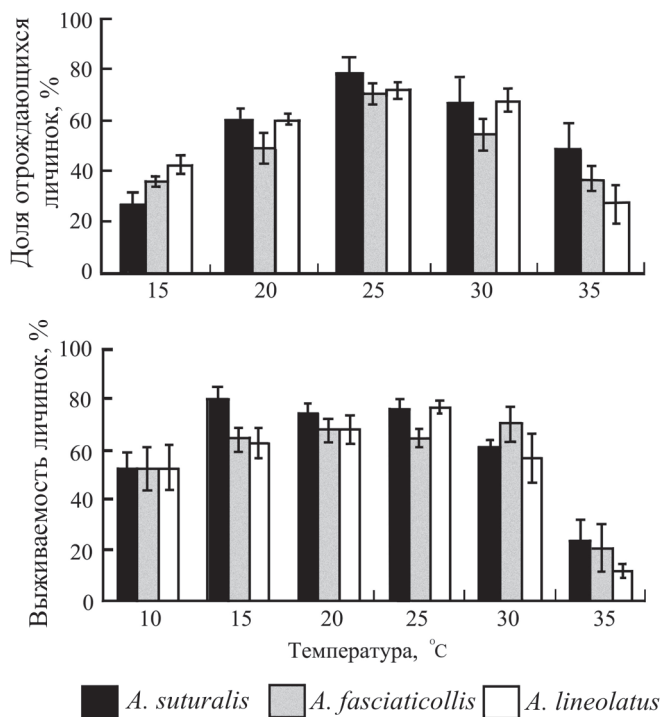


Рис. 4. Выживаемость яиц и личинок *Adelphocoris suturalis* (Jakovlev), *A. fasciaticollis* Reuter и *A. lineolatus* (Goeze) при постоянных температурах от 10 до 35 °C.

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

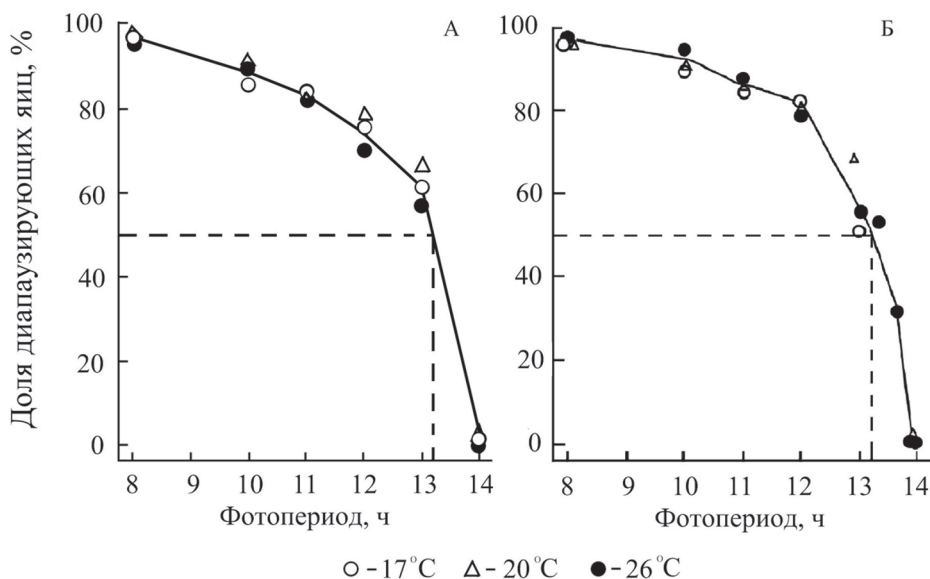


Рис. 5. Фотопериодическая реакция индукции зимней эмбриональной диапаузы у *Adelphocoris suturalis* (Jakovlev) (А) и *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) (Б) при температурах 17, 20 и 26 °С. Популяции из провинции Хэнань (Китай; 35.1° с. ш., 113.5° в. д.) (по: Feng et al., 2012).

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).

Трансевразиатский 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).

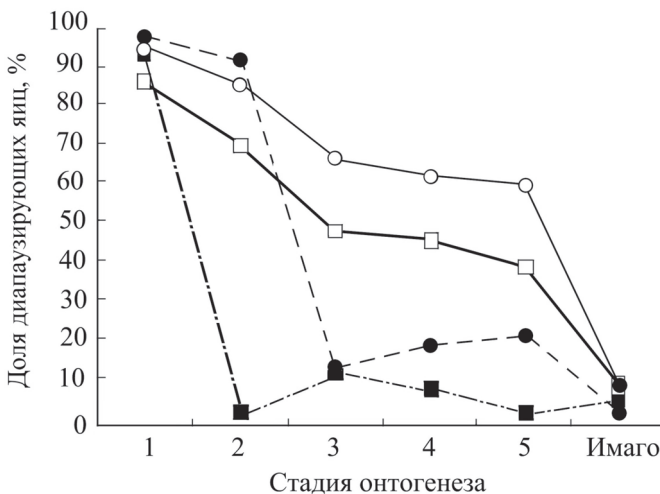


Рис. 6. Индукция зимней эмбриональной диапаузы у потомства *Adelphocoris suturalis* (Jakovlev) (сплошные линии) и *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) (пунктирные линии) при содержании личинок, начиная с разного возраста, и имаго родительского поколения в короткодневных фотопериодических режимах 8 ч света 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 залегает 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).**

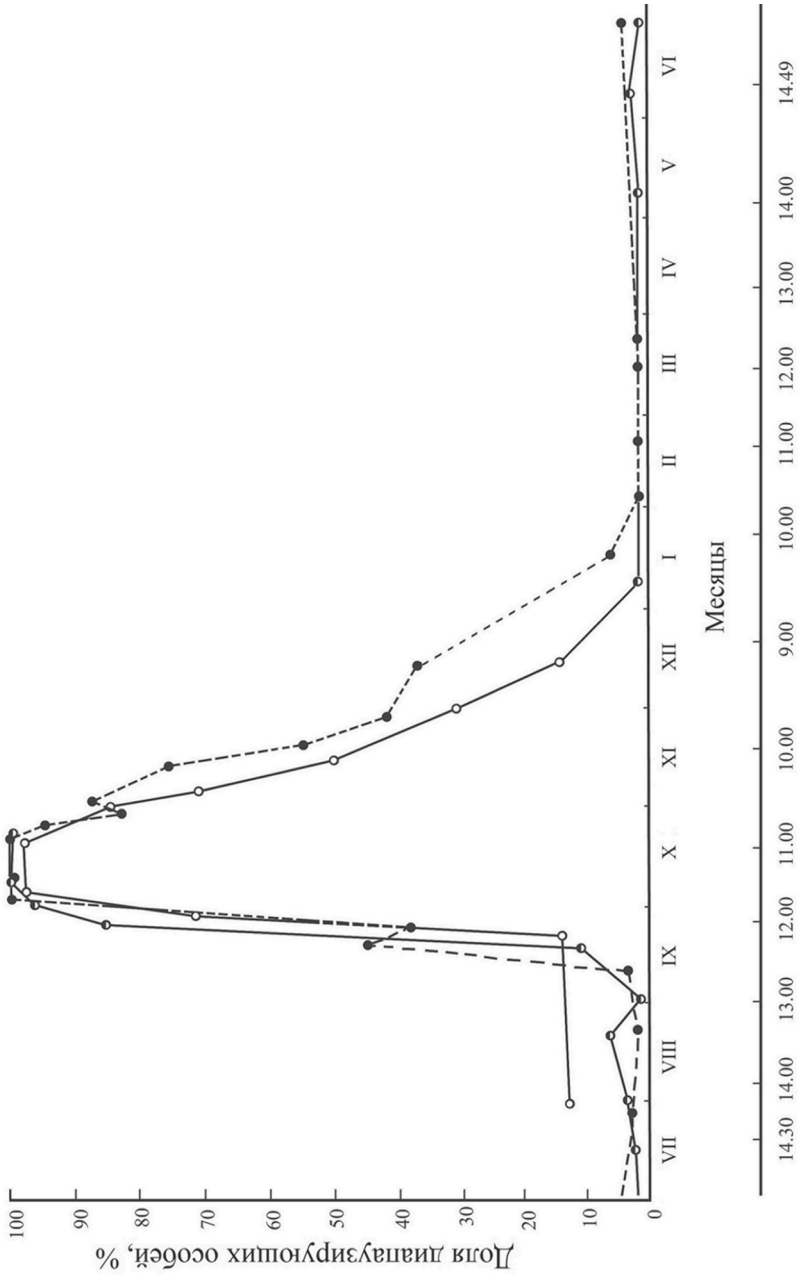
Типичный обитатель степной зоны (прерий) Канады (Scudder, 2014). Сезонное развитие исследованной популяции этого вида в Манитобе сходно с таковым *L. lineolaris* (Gerber, Wise, 1995).

***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.

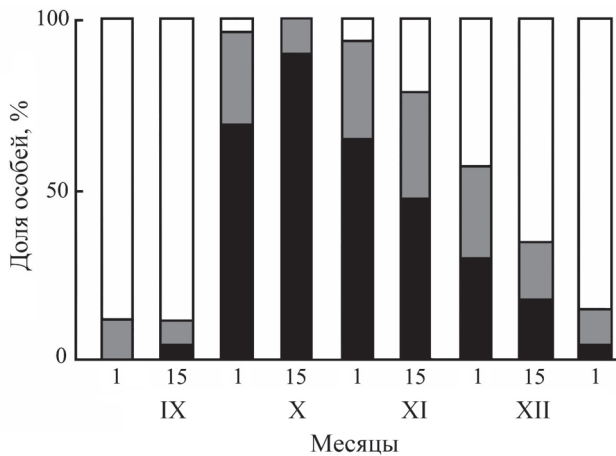


Рис. 9. Доля диапаузирующих и активных самок *Lygus hesperus* (Knight) в природных популяциях в Шафтере (Калифорния, США; 35.5° с. ш., 119.3° з. д.) в течение осенних и зимних месяцев (по: Leigh, 1966).

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

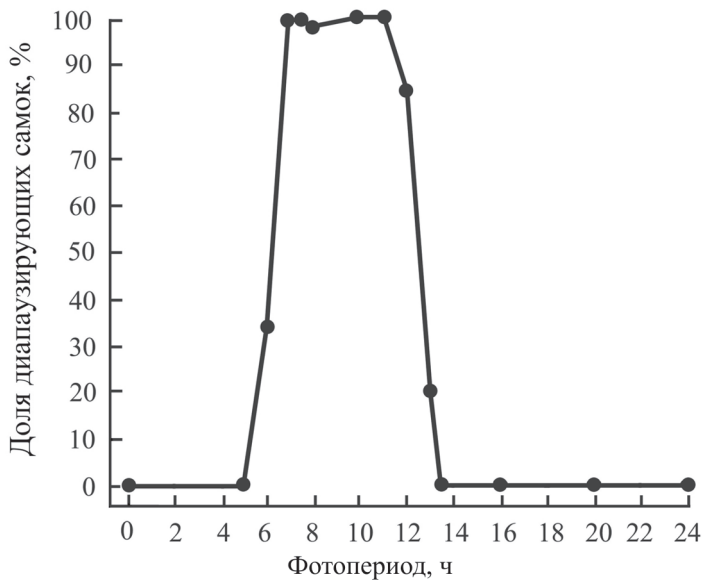


Рис. 10. Фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Lygus hesperus* (Knight) при температуре 27 °С. Популяция из Дейвиса (Калифорния, США; 38.6° с. ш., 121.7° з. д.) (по: Beards, Strong, 1966).

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, Footitt, 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.

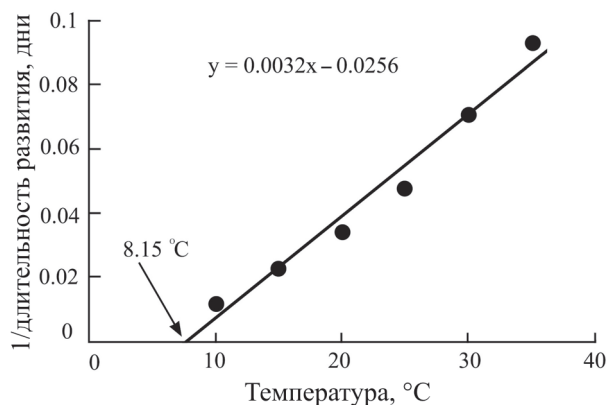


Рис. 11. Влияние температуры на скорость развития личинок *Lygus elisus* Van Duzee. Популяция из Лаббока (Техас, США; 33.6° с. ш., 101.9° з. д.) (по: Bommireddy et al., 2004).

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° с. ш., 132.4° 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° с. ш., 135.9° 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

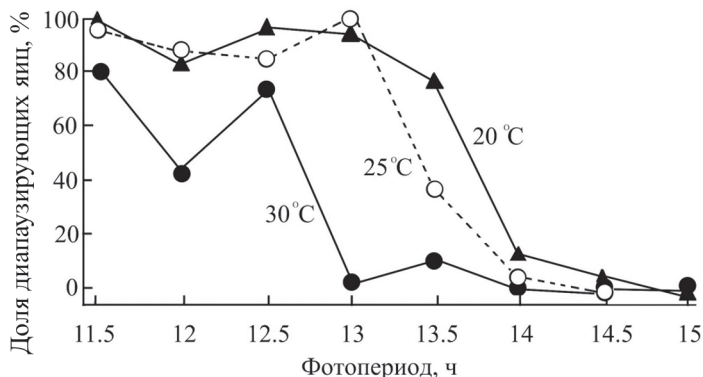


Рис. 12. Индукция зимней эмбриональной диапаузы у *Stenotus rubrovittatus* (Matsumura). Популяция из Азучу (Япония; 35.0° с. ш., 135.9° в. д.). (по: Shigehisa, 2008).

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, Ogronictwo* **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.