

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ (НЕТЕРОПТЕРА, MIRIDAE): ПОДСЕМ. BRYOCORINAE© 2019 г. А. Х. Саулич,^{1*} Д. Л. Мусолин^{2**}¹ Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: 325mik40@gmail.com² Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, лит. «У», С.-Петербург, 194021 Россия
**e-mail: musolin@gmail.com

Поступила в редакцию 24.11.2018 г.

После доработки 26.05.2019 г.

Принята к публикации 26.05.2019 г.

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

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

DOI: 10.1134/S0367144519020047

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

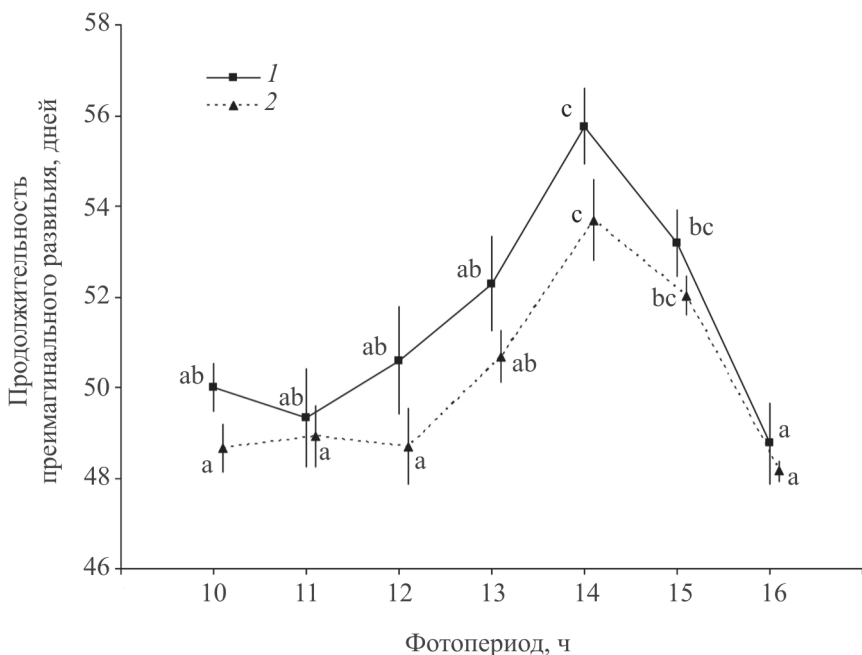


Рис. 1. Влияние длины дня на продолжительность преимагинального развития *Dicyphus errans* (Wolff) при температуре 20 °С (по: Пазюк и др., 2018).

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

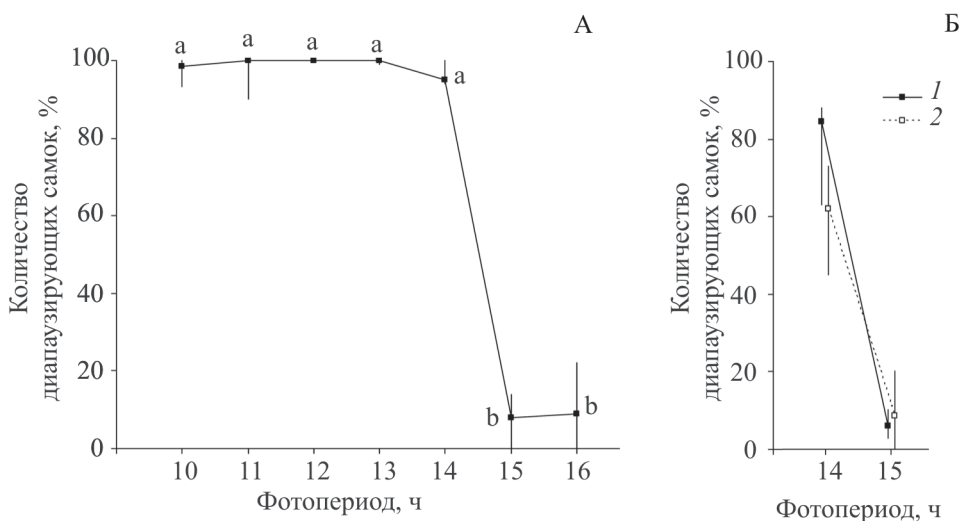


Рис. 2. Влияние длины дня и температуры на индукцию имагинальной диапаузы у самок *Dicyphus errans* (Wolff) (по: Пазюк и др., 2018).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

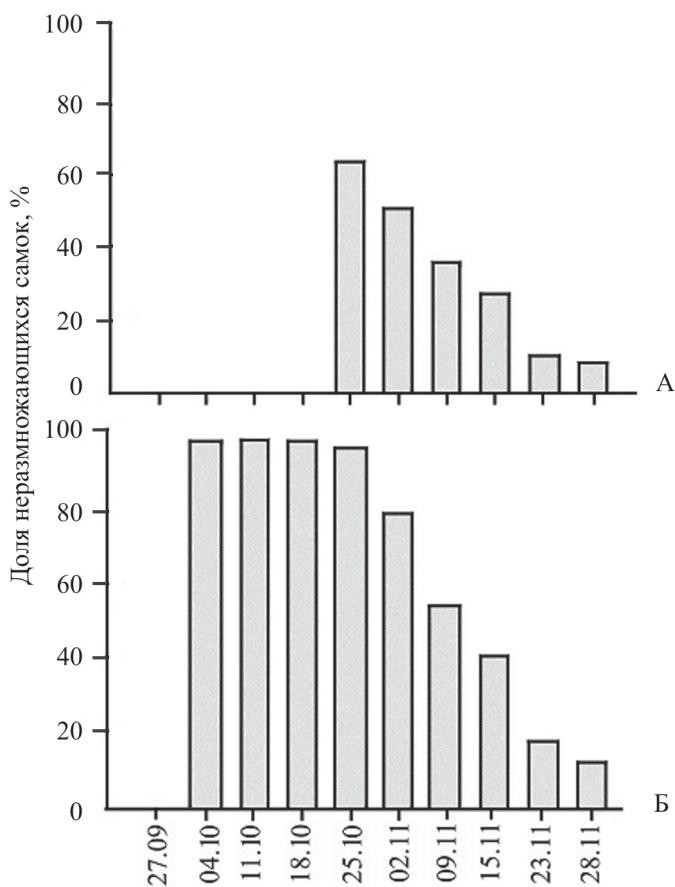


Рис. 3. Доля диапаузирующих (неразмножающихся) самок *Dicyphus hesperus* Knight в эксперименте с популяциями из Калифорнии (А) и Британской Колумбии (Б) среди особей, окрылившихся после 18 октября и 27 сентября (ось абсцисс), соответственно (по: Gillespie, Quiring, 2005).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

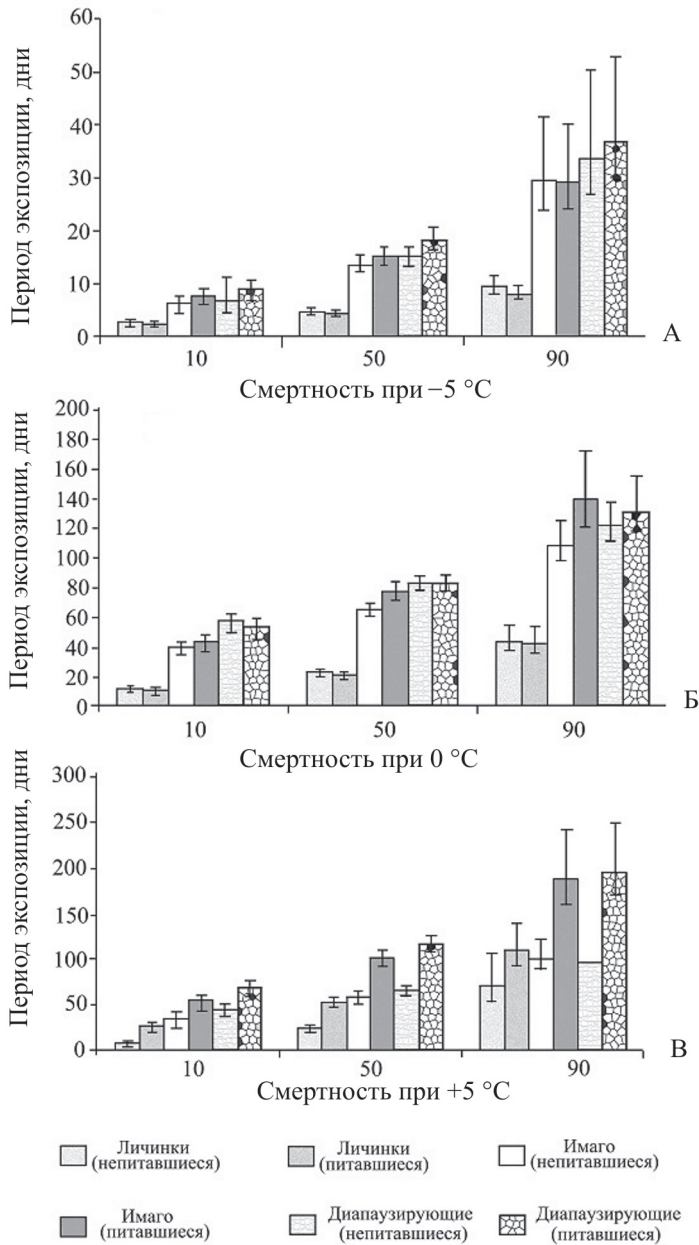


Рис. 4. Летальное время $ЛВ_{10\%}$, $ЛВ_{50\%}$ и $ЛВ_{90\%}$ (в днях; с доверительным интервалом $\pm 95\%$) у питавшихся и непитавшихся личинок, недиапазирующих и диапазирующих имаго *Dicyphus hesperus* Knight при температуре -5 (А), 0 (Б) и +5 °С (В) (по: Hatherly et al., 2008).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

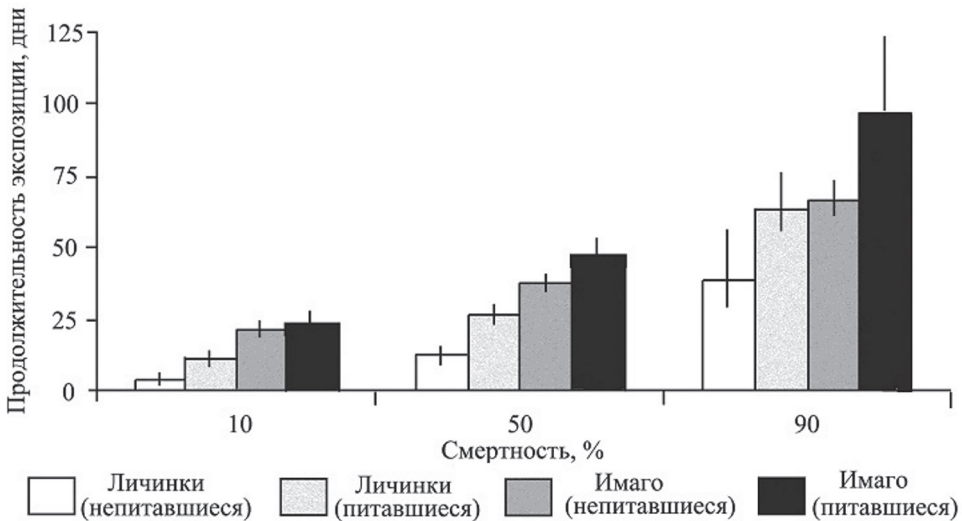


Рис. 5. Летальное время ЛВ_{10%}, ЛВ_{50%} и ЛВ_{90%} (в днях; с доверительным интервалом ± 95 %) акклимированных и неакклимированных личинок и имаго *Macrolephus melanotoma* различных категорий при содержании в 5 °С и фотопериоде 18 ч света в сутки (по: Hart et al., 2002).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

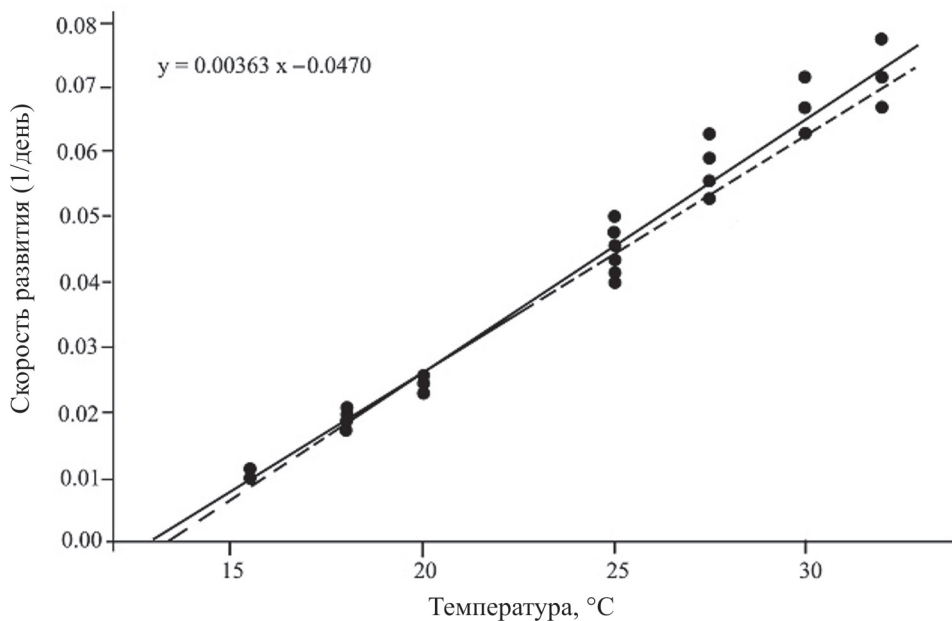


Рис. 6. Зависимость скорости преимагинального развития *Nesidiocoris tenuis* от температуры при фотопериоде 16 ч света в сутки (по: Hughes et al., 2009; Hughes, 2010).

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

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

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

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

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

ОБСУЖДЕНИЕ

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

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

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

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

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

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

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

- Foglar H., Malausa J. C., Wajnberg E. 1990. The functional response and preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) for two of its prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*. *Entomophaga* **35**: 465–474.
- Gillespie D. R., Quiring D. M. 2005. Diapause induction under greenhouse conditions in two populations of *Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology* **15** (6): 571–583.
- Gillespie D. R., Quiring D. M., McGregor R. R. 2000. Diapause in the Summerland BC strain of *Dicyphus hesperus*. Pacific Agri-Food Research Centre, Agassiz. Technical Report 161, pp. 1–4.
- Gillespie D. R., Sanchez Sanchez J. A., McGregor R. R. 2004. Cumulative temperature requirements and development thresholds in two populations of *Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* **136**: 675–683.
- Hart A. J., Tulleit A. G., Bale J. S., Walters K. F. A. 2002. Effect of temperature on the establishment potential in the U. K. of the non-native glasshouse biocontrol agent *Macrolophus caliginosus*. *Physiological Entomology* **27**: 112–123.
- Hatherly I. S., Pedersen B. P., Bale J. S. 2008. Establishment potential of the predatory mirid *Dicyphus hesperus* in northern Europe. *BioControl* **53**: 589–601.
- Henry T. J. 2017. Biodiversity of Heteroptera. In: R. G. Footitt, P. H. Adler (eds). *Insect Biodiversity: Science and Society*. 2nd Edn. Oxford, U. K.: Wiley-Blackwell, pp. 279–335.
- Henry T. J., Wheeler Jr. A. G. 1988. Family Miridae Hahn, 1833. The plant bugs. In: Henry T. J., Froeschner R. C. (eds). *Catalogue of the Heteroptera, or True Bugs, of Canada and the Continental United States*. New York: St. Lucie Press, pp. 251–507.
- Hughes G. E. 2010. Thermal biology and establishment potential of two non-native candidate biological control agents, *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) and *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae), in the U. K. A thesis for the degree of Doctor of Philosophy. The University of Birmingham, 141 p.
- Hughes G. E., Alford L., Sterk G., Bale J. S. 2010. Thermal activity thresholds of the predatory mirid *Nesidiocoris tenuis*: implications for its efficacy as a biological control agent. *BioControl* **55** (4): 493–501.
- Hughes G. E., Bale J. S., Sterk G. 2009. Thermal biology and establishment potential in temperate climates of the predatory mirid *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl* **54** (6): 785–795.
- Ikemoto T., Takai K. 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environmental Entomology* **29** (4): 671–682.
- Ingegno B. L., Candian V., Psomadeli I., Bodino N., Tavella L. 2017. The potential of host plants for biological control of *Tuta absoluta* by the predator *Dicyphus errans*. *Bulletin of Entomological Research* **107** (3): 340–348.
- Kerzhner I. M., Josifov M. 1999. Family Miridae Hahn, 1833. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region*. Vol. 3. Amsterdam, the Netherlands: The Netherlands Entomology Society, 577 p.
- Konstantinov F. V., Namyatova A. A., Cassis G. 2018. A synopsis of the bryocorine tribes (Heteroptera: Miridae: Bryocorinae): key, diagnoses, hosts and distributional patterns. *Invertebrate Systematics* **32**: 866–891.
- Lambert L., Chouffot T., Turcotte G., Lemieux M., Moreau J. 2003. Contrôle de l'aleurode (*Trialeurodes vaporariorum*) avec *Dicyphus hesperus* pour la tomate de serre sous éclairage d'appoint et en contre-plantation au Québec (Canada). In: L. Roche, M. Edin, V. Mathieu, F. Laurens (eds). *Colloque international tomate sous abri, protection intégrée – agriculture biologique* (Avignon, France, 17–18 et 19 septembre 2003). Paris: Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes, pp. 203–207.
- Lees A. D. 1955. *The Physiology of Diapause in Arthropods*. Cambridge Monographs in Experimental Biology. Cambridge University Press, Vol. 4, 151 p.
- Lenteren J. C. van. 2000. A greenhouse without pesticide: fact or fantasy? *Crop Protection* **19** (6): 375–384.
- Lyon J. P. 1986. Use of aphidophagous and polyphagous beneficial insects for biological control of aphids in greenhouse. In: I. Hodek (ed.). *Ecology of Aphidophaga*. Proceedings of the 2nd Symposium at Zvikovské Podhradí, Sept. 2–8, 1984. Dordrecht, the Netherlands: Junk, pp. 471–474.
- Malausa J. C., Trottin-Caudal Y. 1996. Advances in the strategy of use of the predaceous bug *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) in glasshouse crops. In: O. Alomar, R. N. Wiedenmann (eds.). *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings of the Entomological Society of America, pp. 178–189.
- Manukyan Z. S., Terlemezyan G. L. 1984. *Cyrtopeltis* bug on tomato and its control. *News of Agricultural Science* (Yerevan, the USSR) **6**: 40–44 (in Armenian, with Russian summary). [Манукян З. С., Терлемезян Г. Л. 1984. Клоп циртопелтус на помидоре и борьба с ним. *Известия сельскохозяйственных наук* (Ереван, СССР) **6**: 40–44 (на армянском языке с резюме на русском языке)].
- Martinez-Cascales J. I., Cenis J. L., Cassis G., Sanchez J. A. 2006. Species identity of *Macrolophus melanotoma* (Costa 1853) and *Macrolophus pygmaeus* (Rambur 1839) (Insecta: Heteroptera: Miridae) based on morphological and molecular data and bionomic implications. *Insect Systematics and Evolution* **37** (4): 385–404.
- Martinez-Garcia H., Roman-Fernandez L. R., Saenz-Romo M. G., Perez-Moreno I., Marco-Mancebon V. S. 2016. Optimizing *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) as a biological control agent: mathematical models for predicting its development as a function of temperature. *Bulletin of Entomological Research* **106**: 215–224.

- Masaki S. 1980. Summer diapause. *Annual Review of Entomology* **18**: 1–25.
- Messelink G. J., Bennisson J., Alomar O., Ingegno B. L., Tavella L., Shipp L., Palevsky E., Wäckers F. L. 2014. Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *BioControl* **59** (4): 377–393.
- Messelink G. J., Janssen A. 2014. Increased control of thrips and aphids in greenhouses with two species of generalist predatory bugs involved in intraguild predation. *Biological Control* **79** (1): 1–7.
- Mirhosseini M. A., Fathipour Y., Soufbaf M., Reddy G. V. P. 2018. Thermal requirements and development response to constant temperatures by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae), and implications for biological control. *Environmental Entomology* **20** (10): 1–10.
- Molla O., Gonzalez-Cabrera J., Urbaneja A. 2011. The combined use of *Bacillus thuringiensis* and *Nesidiocoris tenuis* against the tomato borer *Tuta absoluta*. *BioControl* **56**: 883–891.
- Musolin D. L., Saulich A. Kh. 2018. Diapause in Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (ed.). *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. Boca Raton, FL, U. S. A.: CRC Press, pp. 497–564.
- Namyatova A. A., Konstantinov F. V., Cassis G. 2016. Phylogeny and systematics of the subfamily Bryocorinae based on morphology with emphasis on the tribe Dicyphini sensu Schuh. *Systematic Entomology* **41**: 3–40.
- Panizzi A. R., Hirose E. 1995. Seasonal body weight, lipid content, and impact of starvation and water stress on adult survivorship and longevity of *Nezara viridula* and *Euschistus heros*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **76**: 247–253.
- Pazyuk I. M., Musolin D. L., Reznik S. Ya. 2014. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology* **138** (1): 36–44.
- Perdikis D. Ch., Arvaniti K. A., Paraskevopoulos A., Grigoriou A. 2015. Pre-plant release enhanced the earlier establishment of *Nesidiocoris tenuis* in open field tomato. *Entomologia Hellenica* **24**: 11–21.
- Perdikis D., Favas C., Lykouressis D., Fantinou A. 2007. Ecological relationships between non-cultivated plants and insect predators in agroecosystems: the case of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae) and *Macrolophus melanotoma* (Hemiptera: Miridae). *Acta Oecologica* **31**: 299–306.
- Perdikis D., Lykouressis D., 2000. Effects of various items, host plants, and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biological Control* **17** (1): 55–60.
- Perdikis D. Ch., Lykouressis D. P. 2002. Thermal requirements for development of the polyphagous predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Environmental Entomology* **31** (4): 661–667.
- Perdikis D. Ch., Lykouressis D. P. 2004. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *Journal of Economic Entomology* **97** (4): 1291–1298.
- Perez-Hedo M., Urbaneja A. 2015. Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol agents of aphids in sweet peppers. *Journal of Pest Science* **88**: 65–73.
- Raman K., Sanjayan K. P. 1984. Histology and histopathology of the feeding lesions by *Cyrtopeltis tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae) on *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Sciences)* **93** (6): 543–547.
- Raman K., Sanjayan K. P., Suresh G. 1984. Impact of feeding injury of *Cyrtopeltis tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae) on some biochemical changes in *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). *Current Science (India)* **53** (20): 1092–1093.
- Richman D. V., Mead F. W. 1980. Stages in the life cycle of a predatory stink bug, *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae). Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Entomology Circular 216, pp. 1–2.
- Sanchez J. A. 2009. Density thresholds for *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) in tomato crops. *Biological Control* **51**: 493–498.
- Sanchez J. A., Gillespie D. R., McGregor R. R. 2003. The effects of mullein plants (*Verbascum thapsus*) on the population dynamics of *Dicyphus hesperus* (Heteroptera: Miridae) in tomato greenhouses. *Biological Control* **28** (3): 313–319.
- Sanchez J. A., Lacasa A. 2008. Impact of the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on tomato yield. *Journal of Economic Entomology* **101**: 1864–1870.
- Sanchez J. A., Lacasa A., Arno J., Castane C., Alomar O. 2009. Life history parameters for *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Heteroptera: Miridae) under different temperature regimes. *Journal of Applied Entomology* **133**: 125–132.
- Sanchez J. A., Spina M. L., Perera O. P. 2012. Analysis of the population structure of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) in the Palaearctic region using microsatellite markers. *Ecology and Evolution* **2** (12): 3145–3159.
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. 2018. Seasonal cycles of Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (ed.). *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. Boca Raton, FL, U. S. A.: CRC Press, pp. 565–607.
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks* (3rd edn). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 560 p.
- Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds.) 2000. *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, 828 p.

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

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

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin

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

SUMMARY

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