

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

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

© 2021 г. А. Х. Саулич, <sup>1\*</sup> Д. Л. Мусолин <sup>2\*\*</sup>

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

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

Поступила в редакцию 14.01.2020 г.

После доработки 23.05.2020 г.

Принята к публикации 23.05.2020 г.

Проанализированы сезонные адаптации 8 наиболее изученных видов, относящихся к 4 родам трибы Stenodemini. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы свойствен 4 из исследованных видов – *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, *Leptopterna dolabrata* и *L. ferrugata*. Виды рода *Stenodema* имеют зимнюю имагинальную диапаузу, а оба вида рода *Leptopterna* зимуют на стадии яйца. У остальных 4 исследованных видов (*Notostira elongata*, *N. erratica*, *Trigonotylus caelestialium* и *T. tenuis*) сезонный цикл поливольтинный, и в разных географических зонах в зависимости от климатических условий они могут завершать от 1 до 5 поколений в год, зимую в состоянии имагинальной (род *Notostira*) или эмбриональной (род *Trigonotylus*) диапаузы. Индукция зимней диапаузы осуществляется под контролем фотопериодической реакции, хорошо исследованной у видов рода *Trigonotylus*. В длиннодневных условиях самки откладывают активно развивающиеся яйца, в короткодневных – диапаузирующие. У стенодемин представлены крыловая и цветочная формы полиморфизма. На примере *L. dolabrata* показано, что высокие температура и плотность содержания в период развития личинок старших (IV и V) возрастов вызывают появление длиннокрылых самок (обычно доминируют короткокрылые самки), а самцы всегда длиннокрылые. Цветочный полиморфизм у видов с моновольтинным сезонным циклом (род *Stenodema*) проявляется в смене охристо-коричневой окраски тела у зимующих особей осенью на ярко-зеленую весной, а у поливольтинных видов (например, *Notostira elongata*) альтернативные цветочные формы связаны с разными поколениями: особи летнего поколения имеют яркую окраску травяного цвета, а самки зимующего поколения – охристо-коричневую (самцы не зимуют). На примере *Trigonotylus caelestialium* убедительно показано, что пищевой фактор может иметь самостоятельное значение в индукции диапаузы. Способность самок откладывать одновременно развивающиеся и диапаузирующие яйца в середине лета на фоне высокой температуры и длинного дня можно рассматривать как адаптивную стратегию, позволяющую сохраниться хотя бы части будущего потомства в условиях нестабильности кормовой базы. В целом обзор данных по сезонному развитию клопов трибы Stenodemini, так же, как и исследованной ранее трибы Mirini, свидетельствует о слабой изученности даже экономически важных

видов семейства Miridae. На основании этих сведений удастся создать лишь общее представление о сезонных адаптациях и годовых циклах, свойственных клопам-слепнякам.

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

**DOI:** 10.31857/S0367144521010020

Подсем. Mirinae Hahn, 1833 включает более 300 родов из 6 триб мировой фауны: Herdoniini, Hyalopeplini, Mecistoscelini, Mirini, Resthenini и Stenodemini. Только две из них – Mirini Hahn, 1833 и Stenodemini China, 1943 – распространены повсеместно, представители остальных триб – обитатели только тропических и субтропических регионов (Schuh, Slater, 1995; Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, Weirauch, 2020). В предыдущей публикации (Саулич, Мусолин, 2020) мы рассмотрели годовые циклы развития и сезонные адаптации, обеспечивающие синхронизацию годового цикла с внешними условиями у видов трибы Mirini. В настоящей статье представлены адаптации, выполняющие эту функцию у представителей трибы Stenodemini. По разным взглядам, триба включает от 32 (Schwartz, 2010) до 35 (Schuh, 2002–2013; Mrós, Wojciechowski, 2011) родов с более чем 200 видами.

#### Род STENODEMA Laporte, 1833

##### **Stenodema calcarata** (Fallén, 1807) (стенодема шиповатая).

Ареал транспалеарктический: вся Европа, кроме крайнего севера, север Африки (Марокко, Алжир, Тунис), Казахстан и Средняя Азия, север Китая, Корея (Северная и Южная), Япония. В горах Швейцарии клопы этого вида находили на высоте до 4000 м (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010). Широкий полифаг, потенциальный вредитель зерновых культур, нередок на кукурузе и люцерне. Отмечается также на свекле, моркови и рисе (Пучков, 1972; Асанова, Исакаев, 1977).

Сезонный цикл моновольтинный по всему ареалу. Зимуют имаго. Весной после зимовки клопы появляются обычно в апреле. В мае самки откладывают яйца, и личинки развиваются в течение июня–июля. В середине августа окрыляются имаго, которые остаются зимовать (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

Еще в начале XX в., вероятно, впервые для полужесткокрылых, Э. Батлер (Butler, 1923) опубликовал данные по фенологии *S. calcarata* на Британских островах с детальным описанием цветовых вариаций имаго в разные сезоны года. По наблюдениям Э. Батлера, имаго встречаются с февраля по октябрь. Особи, собранные с февраля по июнь или начало июля, имеют зеленую окраску тела, а с июля по октябрь – всегда охристую или коричневую. В начале ноября коричневые особи уходят на зимовку и остаются в местах зимовки до весны следующего года, однако, по наблюдениям Э. Батлера, появляющиеся весной имаго всегда зеленые. Поскольку личинки никогда не встречались зимой, автор пришел к заключению, что эти зеленые весенние имаго не могут быть вторым поколением. Следовательно, в течение зимовки клопы постепенно меняют окраску с коричневой на зеленую. В поддержку этой версии Э. Батлер отметил, что в июне у некоторых клопов отдельные участки тела имели зеленую окраску, тогда как остальные части все еще оставались охристыми. При этом была замечена еще одна особенность: все весенние зеленые особи были самками, из чего был сделан вывод, что зимуют только самки, оплодотворенные осенью. Смена окраски

у самок представляется адаптивной, поскольку ранней весной клопы обычно находятся на корнях и стеблях растений и лишь с появлением листьев переходят на листовую пластинку, постепенно меняя к этому моменту свою окраску (Butler, 1923).

Две сезонные формы *S. calcarata* описаны также в Швеции, при этом отмечено, что зимуют и самцы, но, в отличие от самок, за время зимовки они окраску обычно не меняют, а остаются коричневыми (Kullenberg, 1944). Позже подобное явление сезонной смены окраски тела, описанное для многих видов полужесткокрылых, получило название сезонного полифенизма (полиморфизма) (Tauber et al., 1986; Walker, 1986; Саулич, Мусолин, 2007а, 2007б; Saulich, Musolin, 2018).

### ***Stenodema laevigata* (Linnaeus, 1758)** (стенодема гладкая).

Ареал транспалеарктический: вся Европа, кроме крайнего севера, север Африки (Марокко, Алжир, Тунис), Казахстан и Средняя Азия, север и северо-запад Китая (Kerzhner, Josifov, 1999). Полифаг. Повреждает зерновые культуры и злаковые травы.

Моновольтинный вид, зимуют имаго (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1972; Асанова, Искаков, 1977). Сезонное развитие *S. laevigata* подробно исследовано на юге Англии (Woodward, 1952). В отличие от *S. calcarata*, у *S. laevigata* зимуют и самки, и самцы. В течение осени идет подготовка к зимовке: накапливаются жировые резервы и сокращается содержание свободной воды в теле клопов, как это свойственно насекомым при формировании диапаузы. Яйца не развиваются, и созревание самок полностью задерживается до весны. Самцы медленно созревают в течение зимы, но копуляция происходит только весной, после чего они вскоре погибают. Во второй половине мая самцы встречаются очень редко и полностью отсутствуют в конце июня. Самки живут примерно на месяц дольше, и некоторые из них доживают до конца июля. Яйцекладка начинается во второй половине мая и продолжается до конца июня или начала июля. Личинки отрождаются в течение июня–июля, продолжительность их развития в природных условиях составляет около одного месяца. В июле окрыляются первые имаго нового поколения, поэтому в течение короткого периода летом можно встретить одновременно взрослых особей, принадлежащих к разным поколениям – прошлогоднему (перезимовавшему) и новому (летнему). Подобно *S. calcarata* этому виду свойствен сезонный цветовой полифенизм: перед зимовкой имаго охристые, а в конце весны появляются клопы, имеющие травяно-зеленую окраску (Woodward, 1952).

### Род LEPTOPTERNA Fieber, 1858

***Leptopterna dolabrata* (Linnaeus, 1758)** (лептоптерна луговая, злаковый луговой клоп; meadow plant bug).

Ареал голарктический; в Северную Америку вид завезен (Butler, 1923; Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999), натурализовался на востоке и западе, но не в центральной части континента (рис. 1), и обитает совместно с аборигенным видом *L. amoena* Uhler (Scudder, Schwartz, 2001). Вредит семенникам многолетних злаков (Пучков, 1972; Винокуров и др., 2010).

Сезонный цикл лептоптерны луговой строго моновольтинный: на всем протяжении ареала завершается только одно поколение в год, зимуют яйца (рис. 2).

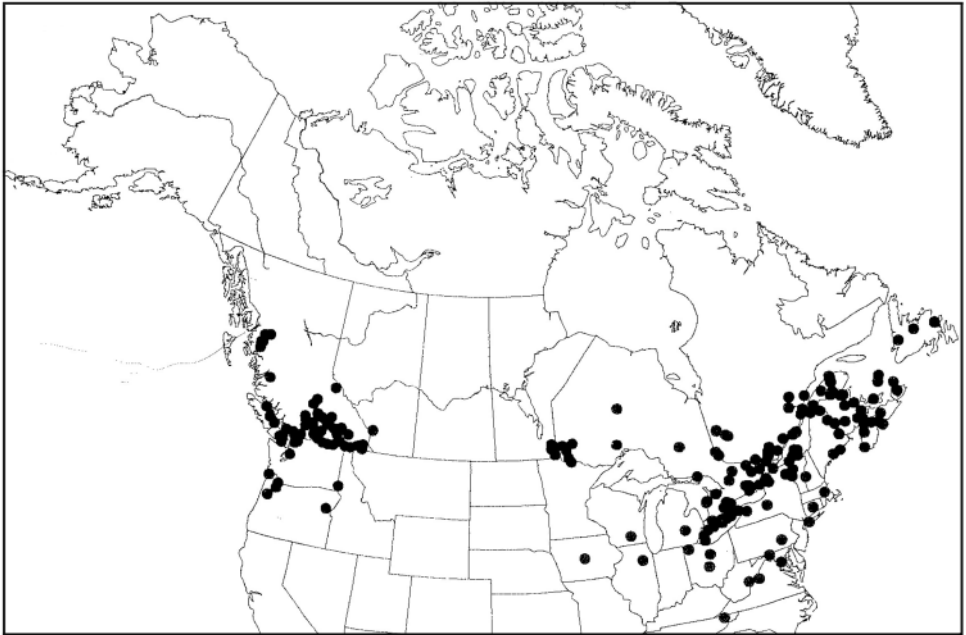


Рис. 1. Ареал *Leptopterna dolabrata* (L.) в Северной Америке (по: Scudder, Schwartz, 2001).

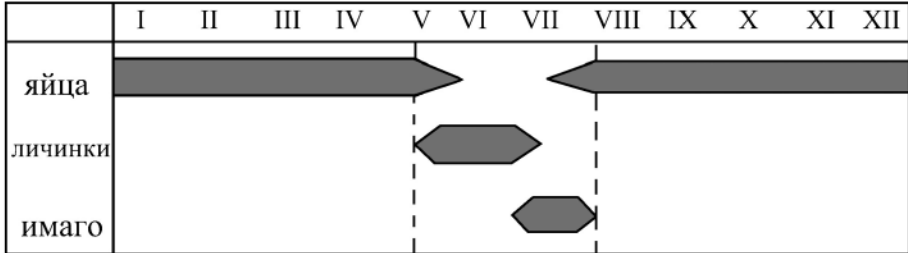


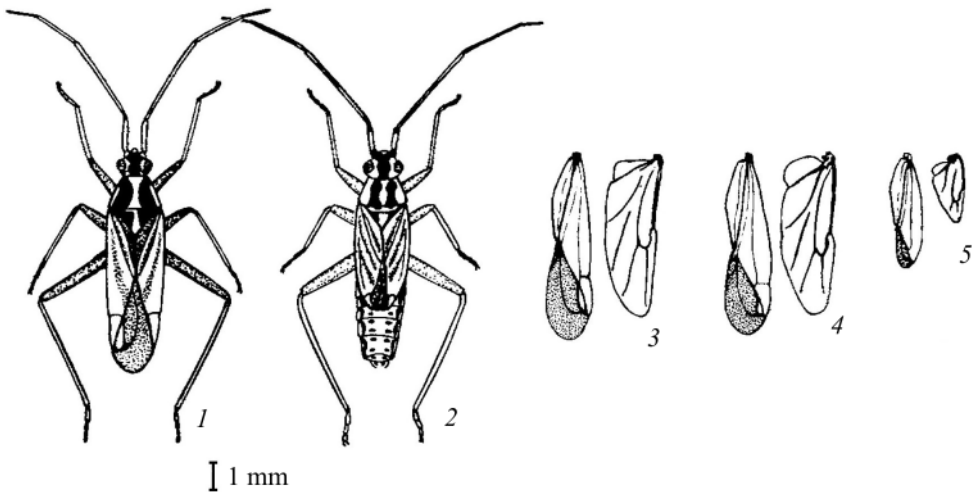
Рис. 2. Сезонный цикл *Leptopterna dolabrata* (L.) в Киле (Германия, 54.3° с. ш., 10.1° в. д.; по: Braune, 1971).

В Германии (Киль, 54.3° с. ш., 10.1° в. д.) личинки отрождаются в мае, имаго окрыляются в июле и откладывают диапаузирующие яйца. Диапауза облигатная. Таким образом, 9 месяцев в году продолжается зимняя эмбриональная диапауза, и лишь 2–3 месяца клопы активны (Braune, 1971; название вида в работах Х.Ю. Брауне приведено с ошибкой как *Leptopterna dolobrata*). Терминация диапаузы происходит под действием пониженных температур. В лабораторных условиях показано, что активация более половины зимующих яиц возможна только после длительного (в течение 210 дней) содержания их при температуре +5 °С (Braune, 1973). По мнению автора, одна из причин строгого моновольтинизма лептоптерны луговой – особенности питания личинок. Основными кормовыми растениями для них служат доступные только в начале лета *Dactylis glomerata* L. и *Alopecurus pratensis* L., на ушках (парные бо-

ковые выросты в месте соединения пластинки и влагалища листа) которых только и питаются личинки I–III возрастов. Личинки старших возрастов и имаго *L. dolabrata* способны питаться на листьях и стеблях кормовых растений.

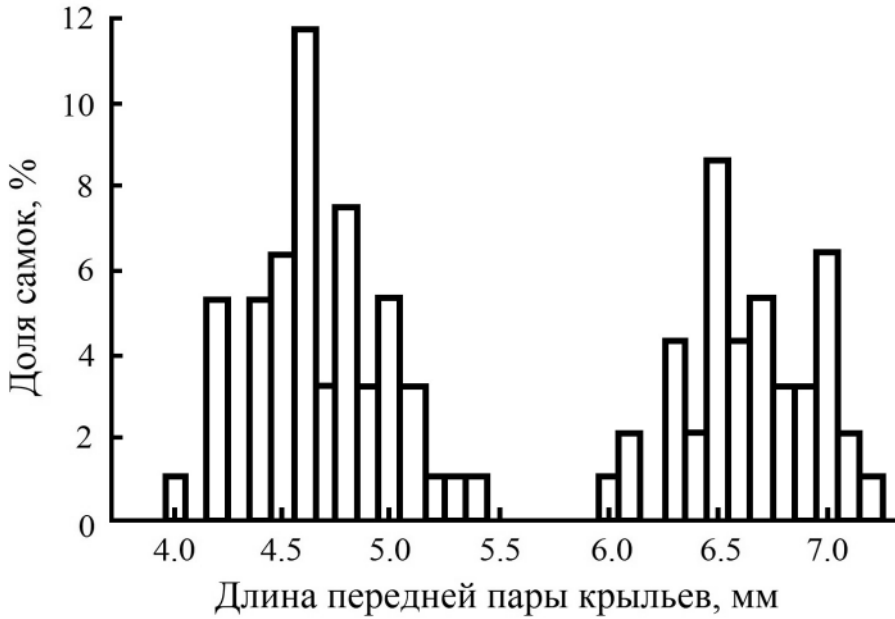
У взрослых особей *L. dolabrata* ярко выражен крыловой диморфизм, который проявляется в том, что самки бывают короткокрылыми и длиннокрылыми, самцы – всегда длиннокрылые (рис. 3). Этот диморфизм контролируется и генетически, и экологически (внешними факторами среды; Брауне, 1983). Сравнительный анализ длины крыла самцов и длиннокрылых самок показал, что размеры крыльев у особей разного пола практически не различаются, но при этом обнаружено, что среди самок существуют только две формы: либо длиннокрылые, либо короткокрылые, никаких промежуточных форм нет (рис. 4). Процентное соотношение короткокрылых и длиннокрылых самок различается в разных популяциях лептоптерны. В окрестностях Киля преобладают короткокрылые самки, их доля в отдельные годы составляет до 90 %.

Чтобы понять механизм, регулирующий доли длиннокрылых и короткокрылых самок в популяции *L. dolabrata*, была проведена серия экспериментов. В первом из них личинок I возраста собирали в природных условиях в Киле, переносили в лабораторные условия (17...25 °C; фотопериод 12 ч день : 12 ч ночь) и далее при разной плотности содержания выращивали в нейлоновых садках до окрыления имаго. Этот эксперимент показал, что с увеличением плотности содержания (от 25 до 400 личинок в одном садке) многократно растет и доля длиннокрылых самок (с 3.9...7.4 до 44.1 %; табл. 1). В следующем эксперименте изучали влияние не только плотности содержания личинок, но и температуры, причем эти факторы (и их комбинации) воздействовали на личинок и младших (I–III), и старших (IV и V) возрастов. Как и в первом эксперименте, с ростом плотности содержания личинок повышалась и доля длиннокрылых особей среди взрослых самок (табл. 2). Понижение температуры, однако, вы-



**Рис. 3.** Крыловой диморфизм у *Leptopterna dolabrata* (L.) (по: Брауне, 1983).

1 – длиннокрылый самец; 2 – короткокрылая самка; 3–5 – передняя и задняя пары крыльев:  
3 – самцов, 4 – длиннокрылых самок, 5 – короткокрылых самок.



**Рис. 4.** Бимодальное распределение доли самок *Leptoverta dolabrata* (L.) по длине передней пары крыльев ( $n = 93$ ) в популяции из Киля (Германия, 54.3° с. ш., 10.1° в. д.) (по: Braune, 1983).

Первый пик (со средней длиной крыла около 4.5 мм) – короткокрылые самки, второй пик (со средней длиной около 6.5 мм) – длиннокрылые самки.

**Таблица 1.** Влияние плотности содержания личинок на проявление крылового диморфизма у самок *Leptoverta dolabrata* (L.) (по: Braune, 1983)\*

Количество личинок		Смертность личинок (%)	Количество окрылившихся имаго			Доля длиннокрылых самок (%)
в садке	в эксперименте		самцов	короткокрылых самок	длиннокрылых самок	
25	250	16.0	116	87	7	7.4
50	250	13.2	115	98	4	3.9
100	200	25.0	87	60	3	4.8
200	400	28.3	170	85	32	27.4
400	400	22.8	216	52	41	44.1

**Примечание.** \* Личинки I возраста были собраны в природе, перенесены в лабораторные условия (17...25 °С; фотопериод 12 ч день : 12 ч ночь) и далее выращивались при разной плотности содержания в нейлоновых садках (30 × 22 × 35 см).

**Таблица 2.** Влияние плотности содержания личинок и температуры в разные фазы суточного цикла (днем и ночью) на крыловой диморфизм у самок *Leptopterna dolabrata* (L.) (по: Braune, 1983)

Экспериментальные условия на протяжении разных личиночных возрастов					Количество				Доля длиннокрылых самок (%)
					личинок в одном садке	окрылившихся самцов	окрылившихся самок		
I	II	III	IV	V			короткокрылые	длиннокрылые	
n	n	n	n	n	400	171	112	44	28.2
N	N	N	N	N	400	154	61	93	60.4
N*	N*	N*	N*	N*	400	174	92	59	39.1
n	n	n	N	N	600	248	99	113	53.3
N	N	N	n	n	600	256	129	81	38.6
N*	N*	N*	N	N	400	169	68	75	52.4
N	N	N	N*	N*	400	157	91	69	43.1

Примечания. n – низкая плотность содержания (50 личинок/садок); ритм температуры: 22 °С днем (12 ч), 16 °С ночью (12 ч); N – высокая плотность содержания (200 личинок/садок); ритм температуры: 22 °С днем (12 ч), 16 °С ночью (12 ч); N\* – высокая плотность содержания (200 личинок/садок); температура: 16 °С днем и ночью.

зывало снижение доли длиннокрылых самок. Наиболее сильно эти эффекты проявились при воздействии этих факторов на личинок старших возрастов (Braune, 1983).

В данных экспериментах были выявлены разные формы крылового полиморфизма. Это и генетический половой диморфизм (наличие разных крыловых форм у представителей разных полов), и экологический диморфизм (дифенизм) у самок, природа которого не вполне ясна (вероятно, он регулируется как генетическими, так и экологическими факторами). Однако такой полиморфизм вряд ли можно назвать сезонным, так как вид дает только одно поколение в год. Вероятно, если условия в станции стабильны и благоприятны, то в популяции велика доля короткокрылых самок, а при ухудшении экологических условий, когда грозит истощение кормовой базы (при перенаселении или при слишком высоких температурах), формируется больше длиннокрылых самок, которые при необходимости вместе с самцами могут мигрировать, перелетая в новые станции с более благоприятными условиями. Кроме того, короткокрылые самки созревают быстрее длиннокрылых, так как им не нужно расходовать энергию на развитие крыловой мускулатуры (Braune, 1983), и сэкономленные ресурсы они могут направить на репродукцию.

### ***Leptopterna ferrugata* (Fallén, 1807).**

Ареал гомарктический (Scudder, Schwartz, 2001; Винокуров и др., 2010). Предпочитает влажные биотопы, болота (Винокуров, Канникова, 1995), хотя в Англии вид считают более сухлюбивым, чем *L. dolabrata* (Southwood, Leston, 1959). Повреждает посевные травы. В Северной Америке отмечен как вредитель семян ржи.

Дает одно поколение в год (Southwood, Leston, 1959; Асанова, Исакаков, 1977). Зимуют яйца, отложенные в стебли растений. Имаго наиболее многочисленны в июле, к концу августа обычно отмирают. По наблюдениям в Англии, самцы всегда полнокрылые, самки в основном короткокрылые. Длиннокрылые самки встречаются очень редко (не более 4 % особей в популяциях), а короткокрылость у них проявляется в разной степени (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

#### Род NOTOSTIRA Fieber, 1858

**Notostira elongata** (Geoffroy, 1785) (стройный странствующий клоп).

Ареал западно-центральнопалеарктический (Винокуров и др., 2010). Вредит злаковым травам и зерновым культурам (Пучков, 1972; Асанова, Исакаков, 1977).

Сезонное развитие и фенология подробно изучены на юге Англии (Woodward, 1952). Как оказалось, автор исследовал особенности развития *N. elongata*, ошибочно определив его как *N. erratica* (на ошибку указали позже: Woodroffe, 1977; см. также: Wheeler, 2001, с. 80). *Notostira elongata* на Британских островах развивается в двух поколениях за сезон (Woodward, 1952; Dolling, 1973). Имаго разных поколений (летнего и осеннего) различаются по цвету, размерам и пропорциям частей тела. Летние особи крупнее и имеют более длинные антенны и крылья, чем у особей зимующего поколения (Southwood, Leston, 1959). Зимуют самки второго поколения. После зимовки с апреля–мая самки начинают откладывать яйца. Личинки отрождаются в мае–июне, а в июне–июле окрыляются имаго первого (летнего) поколения. Имаго быстро созревают и дают начало второму (осеннему) поколению. Личинки этого второго поколения встречаются вплоть до сентября.

Имаго осеннего поколения окрыляются в основном в августе–сентябре. Копуляция происходит осенью, после чего самцы вскоре погибают. В отличие от них самки второго поколения живут долго. Осенью они накапливают небольшие жировые запасы и избавляются от излишней свободной воды в организме. Как показали вскрытия, яйцеводы этих самок содержат ооциты на начальных этапах развития, которые при высокой температуре способны переходить к интенсивному росту. Однако низкая температура зимой приостанавливает их дальнейший рост до весны следующего года. С наступлением теплых весенних дней самки постепенно созревают и начинают откладывать яйца. В это время окраска их тела изменяется незначительно. Если осенью они имели охристо-коричневый цвет, то в период откладки яиц брюшко самок становится зеленоватым. В отличие от близких в систематическом отношении особей рода *Stenodema* (*S. calcarata*, *S. laevigata*), имеющих моновольтинный сезонный цикл и резко меняющих окраску в течение зимовки от охристо-коричневой осенью до ярко-зеленой весной, у *N. elongata* отличаются особи только дочернего (летнего) поколения, тело которых имеет яркую травяную окраску. Таким образом, важно подчеркнуть, что у стенодемы окраска изменяется у одной и той же особи, а у *N. elongata* различие в окраске проявляется между особями разных поколений (Woodward, 1952).

В экспериментальных условиях на примере популяции *N. elongata* из Аскота (Англия, Беркшир; 51.4° с. ш., 0.7° в. д.) показано, что смена физиологических состояний у клопов (активность – имагинальная диапауза – терминация диапаузы), а также чередование цветковых форм, контролируются длиной дня (Dolling, 1973). По результатам опытов, проведенных в лаборатории при 20 °С, обнаружено, что существует



фотопериодический порог (15–16 ч света в сутки), определяющий судьбу следующего поколения. Коричневые самки, окрылившиеся при длине дня меньше пороговой, продуцировали также поколение с коричневой окраской. В том случае, когда длина дня превышала пороговое значение, развитие потомства шло по альтернативному сценарию: формировалась дочерняя генерация с зеленой окраской, как это обычно происходит в природных условиях в начале лета. Потомство зеленых самок, содержащихся в фотопериоде 16 ч света в сутки, было смешанным при доминировании коричневой формы. Результаты опытов по терминации диапаузы дали основание предполагать, что диапаузирующие самки реагируют на изменяющуюся длину дня (Dolling, 1973).

Проведенные в Германии (Тюрингия, Йена: 50.9° с. ш., 11.6° в. д.) исследования подтвердили обоснованность такого предположения. Было обнаружено, что развитие ооцитов у перезимовавших самок начинается по окончании диапаузы, а триггером активации в этом случае выступала длина дня, но не температура (Wegener, 1997).

***Notostira erratica*** (Linnaeus, 1758) (северный странствующий клопик).

Ареал палеарктический: вся Европа, кроме крайнего севера, Казахстан и Средняя Азия, Грузия, Армения, Азербайджан, Турция, Иран, Туркмения (Kerzhner, Josifov, 1999). Вредит зерновым культурам и возделываемым травам.

На севере Казахстана образует 2 или 3 поколения в год (Асанова, Исакаев, 1977). Исследован в Англии, где завершает 2 поколения в год с зимовкой имаго. Так же, как у *N. elongata*, самки в зависимости от физиологического состояния (репродуктивно активные или диапаузирующие) имеют разную окраску тела: зимующие особи охристо-коричневые с розоватым оттенком, активные – ярко-зеленые (Butler, 1923).

#### Род **TRIGONOTYLUS** Fieber, 1858

***Trigonotylus caelestialium*** (Kirkaldy, 1902) (хлебный клопик; rice leaf bug).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010). Описан из Китая, значительно позже был обнаружен в Германии (Wagner, 1956) и Польше (Korcz, 1979), почти одновременно с этим впервые отмечен в Северной Америке (Carvalho, Wagner, 1957; цит. по: Wheeler, Henry, 1985), в дальнейшем был выявлен во многих штатах США и провинциях Канады. Относительно недавно вид был обнаружен в Италии (Giudici, Villa, 2006). Вредит зерновым культурам, особенно пшенице, рису и посевным травам, повреждая и вегетативные органы, и зерна.

В разных зонах в соответствии с температурными условиями дает от 1 до 5 поколений за год. Зимуют яйца. Раннеэмбриональная диапауза формируется в период образования зародышевой пластинки (germ-band stage), как это происходит у всех исследованных видов сем. Miridae с диапаузой на стадии яйца (Cobben, 1968).

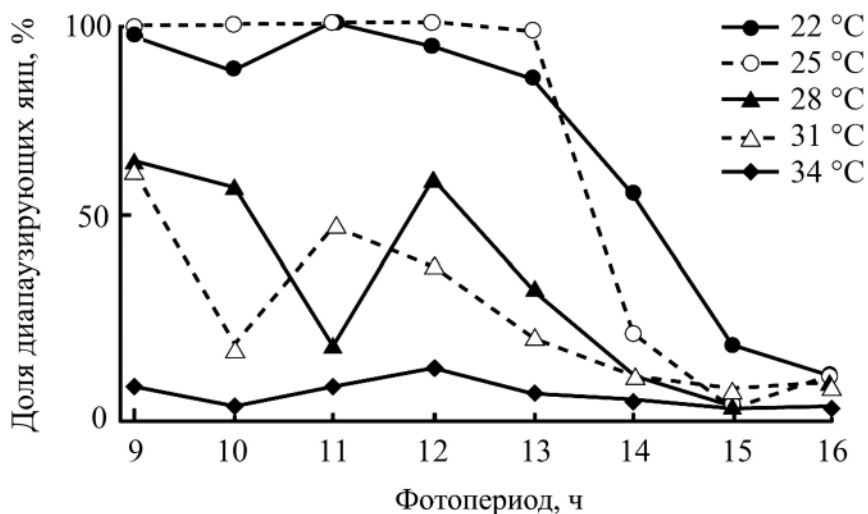
В П а л е а р к т и к е *T. caelestialium* – самый многочисленный и наиболее широко распространенный вид рода. В отдельные годы в центральных районах России численность хлебных клопиков бывает очень высокой, достигая 1500 особей на 100 взмахов сачком (Михайлова, 1979). На большей части палеарктического ареала завершаются 2 или 3 поколения в год (Пучков, 1972; Асанова, Исакаев, 1977; Шек, Евдокимов, 1981). Сроки отрождения личинок первого поколения сильно варьируют по годам, что определяет нестабильность всего фенологического развития. Так, по на-

блюдениям в Центрально-Черноземной зоне России, Поволжье и на Урале, окрыление имаго второго поколения наблюдается с начала июля до середины августа. При раннем окрылении второго поколения в теплые годы развивается третье, как правило, малочисленное поколение (Михайлова, 1980). В Тюмени отмечают 2 поколения в год (Санникова, Гарбар, 1981), на севере Казахстана – 3 (Шек, Евдокимов, 1981).

Тщательные исследования *T. caelestialium* проведены в Японии, где этот вид серьезно вредит рису (Higuchi, 2010; цит. по: Shintani, 2017). По данным лабораторных экспериментов, наступление зимней эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium* контролируется длиной дня, действующей на материнское поколение, при этом чувствительность к длине дня проявляют и личинки старших возрастов, и имаго. В условиях длинного дня самки откладывают развивающиеся яйца, а в условиях короткого дня – диапаузирующие (Окуяма, 1982; Kudô, Kurihara, 1989). На примере популяции хлебных клопиков из Дзёэцу (Ниигата, 37.1° с. ш., 138.2° в. д.) показано, что адекватный ответ самок на длину дня проявляется лишь при температуре ниже 25 °С. При самой высокой из исследованных температур (34 °С) независимо от фотопериода самки откладывают только недиапаузирующие яйца (рис. 5; Higuchi, Takahashi, 2005).

Длиннодневная фотопериодическая реакция индукции зимней эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium* проявляет слабую географическую изменчивость, что подтверждается близким значением ее порога у исследованных географических популяций хлебных клопиков с о. Хоккайдо и из г. Дзёэцу, расположенного на 6° южнее. В обоих случаях порог реакции расположен между 13 и 14 ч при температурах 23–25 °С (Окуяма, 1982; Higuchi, Takahashi, 2005).

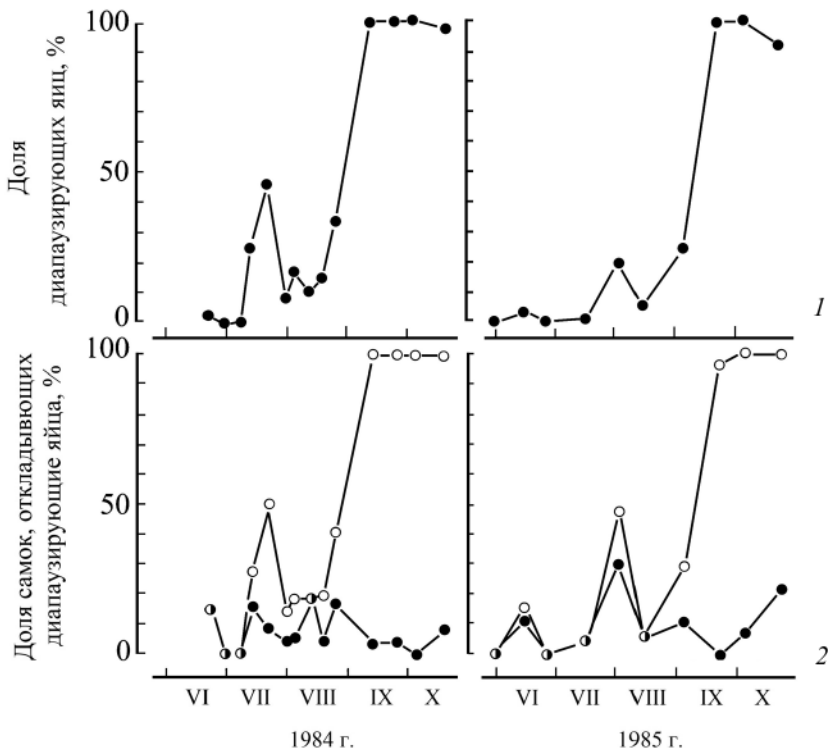
При исследовании роли возраста самок в процессе короткодневной индукции зимней эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium* обнаружилось, что по мере ста-



**Рис. 5.** Влияние фотопериода и температуры на долю (%) диапаузирующих яиц *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) в Дзёэцу (Япония, Ниигата, 37.1° с. ш., 138.2° в. д.; по: Higuchi, Takahashi, 2005). Клопов родительского поколения от яйца до имаго содержали в условиях константных длины дня и температуры.

рения самки утрачивают чувствительность к короткому дню и доля недиапаузирующих яиц в их потомстве возрастает (Kudô, Kurihara, 1989).

На о. Хоккайдо (Асахикава, 43.7° с. ш., 142.4° в. д.) за вегетационный сезон развиваются 3 поколения и в августе самки откладывают первые диапаузирующие яйца. В дальнейшем количество диапаузирующих яиц постепенно возрастает, и в сентябре все 100 % яиц, отложенных самками третьего поколения, находятся в состоянии диапаузы (Okuyama, 1982; цит. по: Kudô, Kurihara, 1988). Южнее (о. Хонсю; Мориока, 39.7° с. ш., 141.1° в. д.) отмечается 5 поколений *T. caelestialium* за сезон, но часть самок уже в июне откладывает диапаузирующие яйца (рис. 6, 1). В июле доля таких самок достигает 50 %, а затем сокращается (рис. 6, 2), при этом доля диапаузирующих яиц в потомстве отдельных самок изменяется от 3 до 100 %. Таким образом, в зависимости от зоны обитания сезонная динамика формирования эмбриональной диапаузы меняется. На севере Японии доля диапаузирующих яиц постепенно возрастает от августа к сентябрю, тогда как южнее максимальная доля диапаузирующих яиц отмечается уже в середине лета (Kudô, Kurihara, 1988).



**Рис. 6.** Сезонное изменение доли (%) диапаузирующих яиц и доли самок, откладывающих диапаузирующие и активно развивающиеся яйца в природных популяциях *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) в разные годы в Мориоке (Япония, о. Хонсю, 39.7° с. ш., 141.1° в. д.; по: Kudô, Kurihara, 1988).

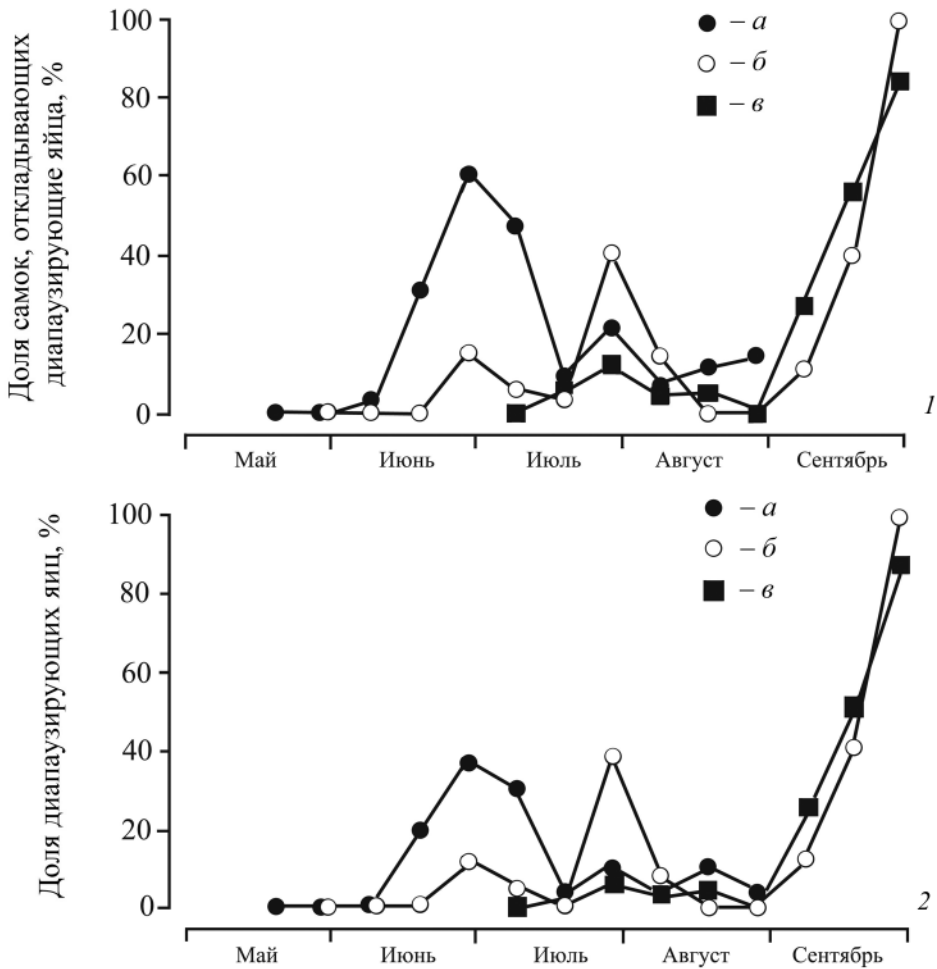
1 – изменение доли самок, откладывающих диапаузирующие яйца (светлые символы), и самок, откладывающих и диапаузирующие, и активно развивающиеся (т. е. недиапаузирующие) яйца (темные символы) в природных популяциях; 2 – изменение доли диапаузирующих яиц.

Убедительные данные о влиянии вида и физиологического состояния кормового растения на формирование диапаузы у *T. caelestialium* были получены и в опытах с использованием в качестве корма растений с разными сроками вегетации (Shintani, 2004; Shintani, Nagamine, 2020). В экспериментах учитывали количество диапаузирующих яиц в потомстве самок, собранных на разных видах злаков (Poaceae), произрастающих на трех близко расположенных (150–400 м) экспериментальных участках, что позволило нивелировать различия влияния температуры и длины дня на развитие и физиологическое состояние самок материнского поколения (рис. 7). На первом участке (линия *a*) произрастали виды злаков с ранней вегетацией, которые к середине лета по мере старения становились малопригодными для питания клопов. На втором участке (*б*) произрастали злаки, период активной вегетации которых завершался на 30 дней позже. На третьем участке (*в*) росли другие виды растений этого же семейства с более длительными периодами вегетации, физиологическое состояние которых оставалось удовлетворительным до поздней осени. Первый пик доли диапаузирующих яиц отчетливо выражен в потомстве самок, собранных на участке *a*, что, несомненно, было стимулировано физиологическим состоянием их кормового растения. Второй пик доли диапаузирующих яиц сдвинут примерно на 30 дней, что совпадает с периодом, во время которого происходит старение злаков на участке *б*. Лишь самки, собранные на участке *в*, откладывали в основном недиапаузирующие яйца до самого конца августа, поскольку качество (физиологическое состояние) кормового растения сохранялось на благоприятном для питания клопов уровне до конца лета (рис. 7; Shintani, 2004; Shintani, Nagamine, 2020).

Эти полевые данные получили подтверждение и в лабораторных условиях: самки, собранные в природе в конце июня (когда на участке *a* наблюдали пик доли диапаузирующих яиц), очень отчетливо и быстро реагировали на предложенные им в лаборатории кормовые растения. Если самкам предлагали в качестве корма собранные в природе уже подсыхающие к этому времени растения лисохвоста равного (*Alopecurus aequalis* Sobol.), 40–100 % таких самок продолжали откладывать диапаузирующие яйца. Однако если самкам в лаборатории предлагали оптимальный свежий корм (пшеницы *Triticum aestivum* L.), они очень быстро переключались на откладку недиапаузирующих яиц (Shintani, Nagamine, 2020).

Диапауза, наступающая у насекомых летом в условиях длинного дня и высокой температуры, обычно рассматривается как особая форма покоя – летняя диапауза, или эстивация (Саулич, Мусолин, 2017). В данном случае, несмотря на раннее формирование эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium*, она все-таки является зимней диапаузой, поскольку ее основная экологическая функция – переживание зимнего сезона, и личинки из покоящихся яиц отрождаются только весной следующего года (Kudô, Kurihara, 1988), а не в конце лета, как при летней диапаузе.

В Неарктике *T. caelestialium* широко известен как вредитель зерновых культур (Blinn, Yonke, 1986). Подробно прослежено сезонное развитие популяции хлебного клопика в штате Пенсильвания (США,  $\approx 40^\circ$  с. ш.). Личинки из перезимовавших яиц отрождаются с середины апреля до начала мая, и уже в первой неделе мая встречаются личинки II–IV возрастов, а в конце мая появляются первые имаго. Личинки младших возрастов второго поколения в массе встречаются в середине июля. В дальнейшем летние поколения перекрываются, и особи, принадлежащие к разным поколениям, встречаются одновременно. По мнению некоторых авторов (Wheeler,



**Рис. 7.** Сезонное изменение доли (%) диапаузирующих яиц *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) на трех участках в Дзёцу (Япония, Ниигата, 37.1° с. ш., 138.2° в. д.), различающихся по срокам вегетации кормовых растений (Poaceae): а – раннелетняя, б – среднелетняя; в – позднелетняя (по: Shintani, Nagamine, 2020).

1 – доля (%) самок, откладывающих диапаузирующие яйца; 2 – доля (%) диапаузирующих яиц. Самки собирали с разных растений с интервалом в 10 дней, подсчитывали количество и определяли состояние яиц, отложенных ими в течение первых двух дней после переноса в лабораторию.

Henry, 1985), появление личинок I и II возрастов в конце августа отмечает начало четвертого поколения, имаго которого откладывают зимующие яйца. В штате Миссури (37.2° с. ш.) обычно реализуются 2 или 3 поколения в течение сезона (Blinn, Yonke, 1986), в Вайоминге (Wyoming, 42° с. ш.) отмечено развитие только 1 поколения за год (Stephens, 1982).

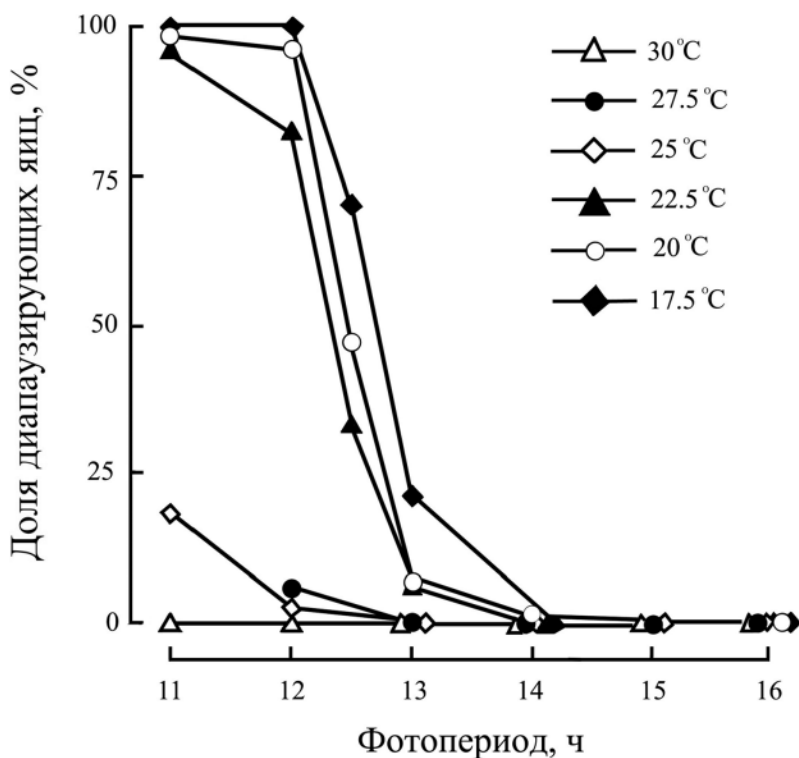
#### ***Trigonotylus tenuis* Reuter, 1893 (rice leaf bug).**

Распространен в центральной части и на юге Европы, на севере Африки, в Азии, Центральной Америке, в Австралии, в тропических и субтропических широтах обоих

полушарий (Kerzhner, Josifov, 1999). При питании вредит злакам (в первую очередь – культивируемому рису), а также представителям семейств мальвовых и сложноцветных (Shintani, Higuchi, 2008).

Факторы, регулирующие сезонный цикл *T. tenuis*, экспериментально исследованы в Японии (Shintani, Higuchi, 2008). *Trigonotylus tenuis*, так же как *T. caelestialium*, имеет поливольтинный сезонный цикл с зимовкой на эмбриональной стадии. Наступление эмбриональной диапаузы определяется продолжительностью дня в период развития родительского поколения. В длинном дне самки откладывают развивающиеся яйца, а в коротком – диапаузирующие. Фотопериодическая реакция длиннодневного типа зависит от температуры. При 17.5, 20.0 и 22.5 °С самки проявляют отчетливую реакцию на длину дня, а при более высокой температуре (25, 27.5 и 30 °С) самки не реагируют на длину дня и во всех фотопериодических режимах откладывают недиапаузирующие яйца (рис. 8).

Сравнительный анализ эко-физиологических свойств *T. tenuis* и *T. caelestialium* показал, что в схеме сезонного развития этих 2 видов много общего. Длительность



**Рис. 8.** Фотопериодическая реакция индукции эмбриональной диапаузы у *Trigonotylus tenuis* Reuter при различной температуре; популяция из окр. Изуми-Сано (Япония, Осака, 34.4° с. ш., 135.3° в. д.) (по: Shintani, Higuchi, 2008). Особей материнского поколения содержали при разных комбинациях длины дня и температуры и учитывали долю диапаузирующих яиц в потомстве.

развития яиц и личинок, а также продолжительность преовипозиционного периода в пределах исследованных температур варьировали слабо (табл. 3). Мало различались и показатели нижнего температурного порога развития и сумм эффективных температур, обеспечивающих завершение одной полной генерации у сравниваемых видов (табл. 4).

Анализируя результаты исследования, авторы пришли к заключению, что небольшие различия в температурных нормах развития отдельных стадий и свойствах фотопериодических реакций, контролирующих сроки наступления диапаузы и определяющие фенологию локальных популяций, свидетельствуют о более южном происхождении *T. tenuis* по сравнению с *T. caelestialium* (Shintani, Higuchi, 2008).

**Таблица 3.** Продолжительность отдельных онтогенетических периодов у *Trigonotylus tenuis* Reuter (по: Shintani, Higuchi, 2008) и *T. caelestialium* Kirkaldy (по: Takahashi, 2001) при разных температурах

<i>T. tenuis</i>				<i>T. caelestialium</i>			
Температура, °C	Продолжительность периода, m ± S. D., дн.			Температура, °C	Продолжительность периода, m ± S. D., дн.		
	Эмбриональная стадия	Личиночная стадия	Созревание самок		Эмбриональная стадия	Личиночная стадия	Созревание самок
17.5	–	33.0 ± 3.4	–	15.0	25.5 ± 1.09	–	10.3 ± 2.30
20.0	12.5 ± 1.0	21.2 ± 1.8	6.2 ± 1.4	19.0	11.6 ± 0.50	27.9 ± 2.42	6.8 ± 1.77
22.5	9.0 ± 0.7	15.5 ± 1.2	4.4 ± 1.2	23.0	7.6 ± 0.50	17.4 ± 0.28	4.4 ± 1.12
25.0	7.1 ± 0.6	12.4 ± 1.1	3.5 ± 0.9	27.0	6.0 ± 0.24	12.0 ± 1.07	3.1 ± 0.68
27.5	6.2 ± 0.4	10.8 ± 0.9	3.2 ± 0.6	31.0	5.0 ± 0.19	9.1 ± 0.66	2.9 ± 0.64
30.0	5.4 ± 0.3	9.2 ± 0.6	2.9 ± 0.6	–	–	–	–

**Таблица 4.** Эко-физиологические параметры развития *Trigonotylus tenuis* Reuter (по: Shintani, Higuchi, 2008) и *T. caelestialium* Kirkaldy (по: Takahashi, 2001) в Японии

Онтогенетические периоды	<i>T. tenuis</i>		<i>T. caelestialium</i>	
	Нижний температурный порог развития, °C	Сумма эффективных температур, гр.-дн.	Нижний температурный порог развития, °C	Сумма эффективных температур, гр.-дн.
Эмбриональная стадия	12.5	91.9	10.4	114.9
Личиночная стадия	12.7	155.8	13.6	161.3
Созревание самок	11.7	49.7	9.4	59.9

В данном обзоре проанализированы сезонные адаптации лишь 8 подробно исследованных видов, относящихся к 4 родам трибы *Stenodemiini*. Тем не менее, они создают представление о разнообразии реакций, участвующих в контроле сезонного развития и формировании годичных циклов у представителей этой небольшой (около 200 видов) трибы.

Среди стенодемид отмечен крыловой полиморфизм, который широко распространен в некоторых таксонах полужесткокрылых, например у водных и околородных видов (Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007а, 2007б). На примере *Leptopterna dolabrata* показано, что крыловой диморфизм контролируется и генетически (самки – короткокрылые и полнокрылые, самцы – всегда полнокрылые), и экологически (Braune, 1983). Высокие температура и плотность содержания в период развития личинок IV и V возрастов увеличивают в популяции долю длиннокрылых самок, хотя, как правило, такие особи редко встречаются в природе.

Полиморфизм по окраске тела проявляется у разных видов стенодемид по-разному, что, вероятно, связано с типом сезонного цикла. Представители рода *Stenodema* (*S. calcarata*, *S. laevigata*) имеют моновольгинный сезонный цикл и резко меняют окраску в течение зимовки от охристо-коричневой осенью до ярко-зеленой весной, а у близкого в систематическом отношении поливольгинного вида *Notostira elongata* альтернативные цветковые формы связаны с разными поколениями: особи летнего поколения имеют яркую травяную окраску, а самки следующего (зимующего) поколения – охристо-коричневую. Таким образом, важно подчеркнуть, что у стенодемид окраска изменяется у одной и той же особи, а у *N. elongata* сезонный полиморфизм по окраске проявляется у особей разных поколений (Woodward, 1952). Смена цветковых форм у *N. elongata* контролируется длиной дня (Dolling, 1973).

Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы свойствен 4 из исследованных видов – *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, *Leptopterna dolabrata* и *L. ferrugata*. При этом виды рода *Stenodema* имеют имагинальную диапаузу, а оба вида рода *Leptopterna* зимуют на стадии яйца. У остальных 4 исследованных видов сезонный цикл поливольгинный, и в разных географических зонах в зависимости от климатических условий они могут завершать от 1 до 5 поколений, зимую в состоянии имагинальной (род *Notostira*) или эмбриональной (род *Trigonotylus*) диапаузы. Индукция зимней диапаузы осуществляется под контролем фотопериодической реакции, хорошо исследованной у видов рода *Trigonotylus*. В длиннодневных условиях самки откладывают активно развивающиеся яйца, в короткодневных – диапаузирующие.

Сравнительный анализ эко-физиологических свойств *Trigonotylus tenuis* и *T. caelestialium* показал, что в характере сезонного развития этих 2 видов есть как сходные черты (поливольгинный сезонный цикл, температурные нормы развития), так и различия, в частности, касающиеся свойств фотопериодической реакции индукции диапаузы и связанные с более южным происхождением *T. tenuis*.

Для многих насекомых, в том числе фитофагов, показано, что вид кормового растения или его физиологическое состояние (т. е. пригодность для питания) могут вызывать наступление диапаузы на определенной для вида стадии развития и таким образом изменять вольгинизм популяции. Значение этого фактора проявляется при индукции как летней, так и зимней диапаузы. Известно, что летняя диапауза у насе-



комых формируется в условиях длинного дня и при высокой температуре, а зимняя – в противоположных условиях: в коротком дне и при низкой температуре. В период формирования диапаузы (как летней, так и зимней) качество корма снижается; это явление характеризуется сезонностью и предсказуемо. При этом сигнальная функция корма вуалируется динамикой длины дня и температуры, как более надежными индикаторами приближающихся изменений окружающей среды (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Hunter, McNeil, 1997; Саулич, Волкович, 2004; Takagi, Miyashita, 2008; Liu et al., 2010; Dalin, Nylin, 2012; Saulich, Musolin, 2018).

Однако убедительные данные, полученные на примере *T. caelestialium*, подтверждают и самостоятельное значение пищевого фактора в индукции диапаузы (Kudo, Kurihara, 1988; Higuchi, Takahashi, 2005). В условиях природных опытов на фоне высокой температуры и длинного дня в середине лета самки при питании неблагоприятным кормом откладывали яйца, часть которых находилась в состоянии диапаузы именно зимнего типа. Эмбриогенез в таком случае приостанавливается на ранней стадии развития яиц, и личинки из них отрождаются только весной следующего года, как это происходит обычно при зимней диапаузе. Способность самок откладывать одновременно развивающиеся и диапаузирующие яйца можно рассматривать как адаптивную стратегию, позволяющую сохраниться хотя бы части будущего потомства в условиях нестабильности кормовой базы (Shintani, 2004; Shintani, Nagamine, 2020). К сожалению, осталось непонятным, каким образом яйца, находящиеся в состоянии зимней диапаузы, выдерживают условия высоких позднелетних температур, абсолютно не соответствующих температурным требованиям диапаузирующих стадий насекомых.

В целом обзор данных по сезонному развитию клопов трибы Stenodemini, так же как и исследованной ранее трибы Mirini (Саулич, Мусолин, 2020), свидетельствует о слабой изученности даже экономически важных видов подсем. Mirinae. На основании этих сведений удастся создать лишь общее представление о сезонных адаптациях и годовых циклах, свойственных клопам сем. Miridae. Остается только сожалеть о том, что обширные современные программы каталогизации биоразнообразия окружающей среды в основном посвящены изучению и сохранению обилия видов живых организмов, но оставляют в стороне разнообразие их жизненных стратегий.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование частично поддержано благотворительным «Фондом Инессы».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асанова Р. Б., Исаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 238 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 243 с.
- Михайлова Н. А. 1979. Факторы динамики численности *Trigonotylus caelestialium* Kirk. (Hemiptera, Miridae). Зоологический журнал **58** (6): 839–848.
- Михайлова Н. А. 1980. К прогнозу хлебных клопов. Защита растений **9**: 47.

- Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – Полужесткокрылые. В кн.: Крыжановский О. Л., Данциг Е. М. (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука, с. 222–262.
- Санникова М. Ф., Гарбар Л. И. 1981. Хлебный клопик в Тюменской обл. Защита растений **4**: 29.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007а. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате. В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды, с. 25–106. (Труды Биологического НИИ СПбГУ, т. 53).
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007б. Сезонное развитие водных и околородных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 205 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2017. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: разнообразие форм проявления, механизмов контроля и экологическое значение. Энтомологическое обозрение **96** (4): 665–703. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30738744>
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2020. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Mirini. Энтомологическое обозрение **99** (1): 7–38. doi: 10.31857/S0367144520010013
- Шек Г. Х., Евдокимов Н. Я. 1981. Вредители зерновых в Казахстане. Защита растений **8**: 26–29.
- Andersen N. M. 1982. The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha): Phylogeny, Adaptations, Biogeography, and Classification. Klampenborg, Denmark: Scandinavian Science Press, 455 p. (Entomograph, vol. 13).
- Blinn R. L., Yonke T. R. 1986. Laboratory life history of *Trigonotylus coelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). Journal of the Kansas Entomological Society **59** (4): 735–737.
- Braune H. J. 1971. Der Einfluss der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen (Heteroptera, Miridae). Oecologia **8** (3): 223–266. doi: 10.1007/BF00346473
- Braune H. J. 1973. The role of temperature in controlling obligatory diapause. In: W. Wieser (ed.). Effect of Temperature on Ectothermic Organisms. Berlin: Springer, p. 233–238.
- Braune H. J. 1983. The influence of environmental factors on wing polymorphism in females of *Leptopterna dolabrata* (Heteroptera, Miridae). Oecologia **60** (3): 340–347. doi: 10.1007/BF00376849
- Butler E. A. 1923. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London, Great Britain: Witherby, 682 p.
- Cobben R. H. 1968. Evolutionary Trends in Heteroptera. Part I. Eggs, Architecture of the Shell, Gross Embryology and Ecdision. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 376 p.
- Dalin P., Nylin S. 2012. Host plant quality adaptively affects the diapause threshold: evidence from leaf beetles in willow plantations. Ecological Entomology **37** (6): 490–499. doi: 10.1111/j.1365-2311.2012.01387.x
- Dolling W. R. 1973. Photoperiodically determined phase production and diapause termination in *Notostira elongata* (Geoffroy) (Hemiptera: Miridae). Entomologist's Gazette **24** (1): 75–79.
- Giudici M. L., Villa B. 2006. *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Heteroptera, Miridae, Mirinae, Stenodemini) su riso in Italia. Informatore Fitopatologico **6**: 18–23.
- Higuchi H. 2010. Ecology and management of rice bugs causing pecky rice. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology **54**: 171–188 (in Japanese with English summary). doi: 210.1303/jjaez.2010.171
- Higuchi H., Takahashi A. 2005. Seasonal changes in egg diapause induction and effects of photoperiod and temperature on egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology **49**: 113–118 (in Japanese with English summary). doi: 10.1303/jjaez.2005.113
- Hunter M. D., McNeil J. N. 1997. Host-plant quality influences diapause and voltinism in a polyphagous insect herbivore. Ecology **78** (4): 977–986. doi: 10.2307/2265851
- Kerzhner I. M., Josifov M. 1999. Family Miridae Hahn, 1833. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 3. Amsterdam, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 577 p.
- Korcz A. 1979. *Trigonotylus coelestialium* (Kirk.) (Heteroptera, Miridae), new to the Polish fauna. Polskie Pismo Entomologiczne **49**: 175–183.
- Kudô S., Kurihara M. 1988. Seasonal occurrence of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Hemiptera, Miridae). Applied Entomology and Zoology **23** (3): 365–366.
- Kudô S., Kurihara M. 1989. Effects of maternal age on induction of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Heteroptera; Miridae). Japanese Journal of Entomology **57** (2): 440–447.
- Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. Zoologische Beiträge aus Uppsala **23**: 1–522.
- Liu Z. D., Gong P. Y., Li D. M., Wei W. 2010. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: pupal weight is important. Journal of Insect Physiology **56** (12): 1863–1870. doi: 10.1016/j.jinsphys.2010.08.007

- Mrós E., Wojciechowski W. 2011. The systematic position of the tribe Stenodemiini (Heteroptera: Cimicomorpha: Miridae: Mirinae) in the light of the male internal reproductive system. *Journal of Natural History* **45** (25–26): 1563–1588. doi: 10.1080/00222933.2011.559595
- 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.
- Okuyama S. 1982. Role of day-length in the oviposition of dormant eggs by the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* Kirkaldy, and condition for release from the dormancy. *Annual Report of Plant Protection in North Japan* **33**: 89–92 (In Japanese).
- 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, p. 565–607.
- Schuh R. T. 1995. *Plant Bugs of the World (Insecta: Heteroptera: Miridae): Systematic Catalog, Distribution, Host List and Bibliography*. New York: New York Entomological Society, xii + 1329 p.
- Schuh R. T. 2002–2013. On-Line Systematic Catalog of Plant Bugs (Insecta: Heteroptera: Miridae). [URL: <http://research.amnh.org/pbi/catalog> (дата обращения 1 января 2020)].
- 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. 2010. Revision of the Stenodemiini with a review of the included genera (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Mirinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **110** (4): 1111–1201. doi: 10.4289/0013-8797-110.4.1111
- Scudder G. G. E., Schwartz M. D. 2001. The genus *Leptopterna* Fieber (Heteroptera: Miridae: Stenodemiini) in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **103** (4): 797–806.
- Shintani Y. 2004. Adaptive significance of oviposition of diapause eggs in summer in the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium*. In: XXII International Congress of Entomology. Brisbane, Australia. 2004. Abstract CD. Section 8. Abstract 1528.
- Shintani Y., Higuchi H. 2008. Developmental parameters and photoperiodism in *Trigonotylus tenuis* (Reuter) (Heteroptera; Miridae). *Applied Entomology and Zoology* **43** (2): 259–264. doi: 10.1303/ez.2008.259
- Shintani Y., Nagamine K. 2020. Microhabitat variation in egg diapause incidence in summer within a local population: an adaptation to decline in hostplant suitability in the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Hemiptera: Miridae). *Environmental Entomology* **49** (4): 912–917. doi: 10.1093/ee/nvaa063
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. London, Great Britain: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Stephens G. M. 1982. *The Plant Bug Fauna (Heteroptera: Miridae) of Grasses (Poaceae) of the Medicine Bow Mountains and Pole Mountain Ranger District, Wyoming*. University of Wyoming Agricultural Experiment Station. Science Monograph 43, 175 p.
- Takagi S., Miyashita Y. 2008. Host plant quality influences diapause induction of *Byasa alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Annals of the Entomological Society of America* **101**: 392–396. doi: 10.1603/0013-8746(2008)101[392:HPQIDI]2.0.CO;2
- Takahashi A., Higuchi H. 2001. Effect of temperature on the development of rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). *Proceedings of the Association of Plant Protection of Hokuriku* **49**: 19–22 (in Japanese).
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York, New York, U. S. A.: Oxford University Press, 411 p.
- Wagner F. 1956. *Trigonotylus caelestialium* Kirk. in Nordwestdeutschland (Heteroptera, Miridae). *Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein* **28**: 69–71.
- Walker T. J. 1986. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty. *Florida Entomologist* **69** (1): 46–62. doi: 10.2307/3494744
- Wegener C. 1997. Termination der Diapause von *Notostira elongata* (Heteroptera: Miridae). *Mitteilungen des Thüringer Entomologen-Verbandes e. V.* **4** (1): 22–23.
- Wheeler A. G. 2001. *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists*. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, xvi + 508 p.
- Wheeler A. G. Jr., Henry T. J. 1985. *Trigonotylus caelestialium* (Hemiptera: Miridae), a pest of small grains: seasonal history, host plants, damage, and description of adult and nymphal stages. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **87** (4): 699–713.
- Wheeler A. G. Jr., Henry T. J. 1992. *A Synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): Distribution, Biology, and Origin, with Emphasis on North America*. Lanham, MD, U. S. A.: Entomological Society of America, 282 p. (Thomas Say Foundation Monographs, 15).

- Woodroffe G. E. 1977. *Notostira erratica* (L.) and *Notostira elongata* (Geoffroy) (Hemiptera, Miridae) in the British Isles. *Entomologist's Gazette* **28**: 123–126.
- Woodward T. E. 1952. Studies of the reproductive cycle of three species of British Heteroptera, with special reference to the overwintering stages. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **103** (5): 171–214.

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

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin

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

### SUMMARY

The seasonal adaptations of eight better studied species belonging to four genera of the tribe Stenodemini are analyzed. A univoltine seasonal cycle with obligate diapause is characteristic of four studied species – *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, *Leptopterna dolabrata*, and *L. ferrugata*. Species of the genus *Stenodema* have winter adult diapause, whereas both species of the genus *Leptopterna* overwinter at the egg stage. In the remaining four species (*Notostira elongata*, *N. erratica*, *Trigonotylus caelestialium*, and *T. tenuis*), the seasonal cycle is multivoltine, and in different climatic zones, these species can complete from 1 to 5 generations per year, depending on the climatic conditions, and overwinter in the state of adult (*Notostira* spp.) or embryonic (*Trigonotylus* spp.) diapause. Induction of winter diapause is controlled by the photoperiodic response, which is well studied in species of the genus *Trigonotylus*. Under the long-day conditions, females lay non-diapausing (i. e. directly developing) eggs, whereas under the short-day conditions they produce diapausing eggs. In stenodemines, examples of the wing and colour polymorphism are recorded. Thus, in *L. dolabrata*, it was shown that high temperature and crowding during development of elder nymphs (IV and V instars) promote appearance of long-winged females, whereas short-winged females usually dominate in the wild (males are always long-winged). Body colour polymorphism in species with a univoltine seasonal cycle (*Stenodema* spp.) appears as the change of body colour of the overwintering individuals from russet-brown in the autumn to bright green in the spring. In multivoltine species (e. g., *Notostira elongata*), alternative colour forms are associated with different generations: adults of the summer generation have a bright grassy body colour and females of the overwintering generation are russet-brown (males do not overwinter). The example of *Trigonotylus caelestialium* convincingly demonstrates that the nutritional factor can have independent value in the induction of diapause. The ability of females to produce simultaneously directly developing and diapausing eggs in the middle of the summer under conditions of high temperature and long day might be considered as an adaptive strategy that allows at least a part of the future offspring to survive under conditions of unstable food supply. In general, a review of the data on the seasonal development of true bugs of the tribe Stenodemini, as well as of the previously studied tribe Mirini, indicates poor knowledge of even the economically important species of plant bugs (Miridae). Based on these data, it is possible to create only a general view of the seasonal adaptations and annual cycles characteristic of the plant bugs of the subfamily Mirinae.