

УДК 595.754 : 591.54

© А. Х. Саулич и Д. Л. Мусолин

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И ЭКОЛОГИЯ АНТОКОРИД  
(HETEROPTERA, ANTHOCORIDAE)<sup>1</sup>**[A. Kh. SAULICH a. D. L. MUSOLIN. SEASONAL DEVELOPMENT AND ECOLOGY  
OF ANTHOCORIDS (HETEROPTERA, ANTHOCORIDAE)]

В настоящее время все возрастающее количество видов хищных и паразитических насекомых успешно используется в качестве агентов биологического контроля численности вредителей сельского и лесного хозяйства (van Lenteren et al., 1997; Glenister, 1998; Yano, 2004). Новые виды постоянно апробируются в поисках наиболее эффективных и рентабельных методов защиты растений (в первую очередь с учетом стоимости их применения, разведения и хранения). С недавних пор значительно более пристальное внимание стали уделять и гарантиям биологической безопасности при введении интродуцентов в практику борьбы с вредителями (Simberloff, Stiling, 1996; van Lenteren, 1997; Blum et al., 2003; van Lenteren et al., 2003, 2006). Однако прежде, чем создавать лабораторные культуры, необходимо знать, как данный вид функционирует в естественных для него природных условиях, какие факторы контролируют его онтогенез и сезонное развитие, чем ограничивается его распространение и многие другие показатели.

В настоящей статье обобщены сведения по сезонному развитию и экологии некоторых видов сем. Anthocoridae Fieber, 1836 (Heteroptera), подавляющее большинство которых хищники и зоофитофаги, хотя есть и исключительно фитофаги, и мирмекофилы (Péricart, 1996; Lattin, 1999, 2000). Антокорида обладают свойствами, позволяющими рассматривать их как перспективных агентов биологического контроля численности вредителей, в частности высокой поисковой эффективностью, способностью концентрироваться в местах наибольшей плотности потенциальной жертвы и быстро увеличивать численность своих популяций при обилии корма и т. д. (Hodgson, Aveling, 1988).

Семейство включает около 100 родов с 500—600 видами, описанными к настоящему времени в мировой фауне и распространенными от примерно 70° с. ш. до 56° ю. ш. (Péricart, 1996; Lattin, 2000). Следует отметить, что некоторые авторы (Schuh, Slater, 1995) разделяют Anthocoridae на 3 самостоятельных семейства (Anthocoridae, Luctocoridae и Lasiochilidae), но в данной статье мы используем систему, принятую для Палеарк-

<sup>1</sup> Авторы посвящают эту статью светлой памяти Изяслава Моисеевича Кержнера (1936—2008), крупнейшего отечественного исследователя в области изучения полужесткокрылых.

тики и рассматривающую эти таксоны на уровне подсемейств (Péricart, 1972, 1996). Фауна Палеарктики насчитывает 28 родов с 181 видом и 7 под-видами (Aukema, Rieger, 1996; Péricart, 1996); фауна России — 63 вида (43 — в европейской части и 48 — в азиатской части страны; табл. 1; Péricart, 1996).

Антокориды — мелкие клопы (1.4—6 мм), живущие на цветах, кустарниках, на поверхности и под корой живых и отмерших деревьев, нередко покрытых мхами и лишайниками, в галлах тлей, гнездах муравьев, птиц и млекопитающих, в хранилищах продуктов и т. д. (Sands, 1957; Hodgson, Aveling, 1988; Schuh, Slater, 1995; Lattin, 1999, 2000). Являясь преимущественно хищниками, они питаются тлями, псиллидами, червецами, трипсами, мелкими гусеницами, яйцами насекомых, а также паутиными клещами. Среди них есть виды, заселяющие широкий спектр растений, на которых можно найти любую подходящую добычу, и виды, обитающие только на определенных растениях и питающиеся насекомыми, связанными исключительно с этими растениями. Например, обитание *Anthocoris minki* Dohrn ограничено ясенем (*Fraxinus excelsior* L.), *A. sarothamni* Douglas et Scott приурочен к ракитнику (*Cytisus scoparius* (L.) Link), а *A. confusus* Reuter предпочитает ограниченный круг листопадных пород (Anderson, 1962b). Тем не менее было показано, что в лабораторных условиях большинство видов этого семейства можно разводить на непривычных для них видах насекомых (Anderson, 1962 c; Hodgson, Aveling, 1988).

Многие виды антокоридов дают несколько поколений в году. Это свидетельствует о факультативном характере диапаузы у таких видов, что очень важно для их массового культивирования в целях биометода. Вероятно, все антокориды умеренного климата в естественных условиях зимуют на имагинальной стадии в укромных, защищенных местах — под опавшими листьями, в лесной подстилке, под корой деревьев, в стеблях растений. При этом почти у всех видов подсем. Anthocorinae спаривание происходит в конце лета или осенью. Только оплодотворенные самки формируют диапаузу и способны успешно перезимовать; самцы обычно не доживают до весны. На примере трех видов рода *Orius* недавно было показано, что спаривание осенью значительно повышает выживаемость самок в течение зимовки. Было высказано предположение, что в процессе спаривания самки получают от самцов некую питательную субстанцию или само спаривание благоприятным образом влияет на поведение или диапаузу самок (Kobayashi, Osakabe, 2009).

По крайней мере один вид — *Orius insidiosus* (Say) — не прекращал питания в процессе диапаузы в лабораторных условиях, хотя интенсивность питания была пониженной. Отсутствие пищи значительно снижало вероятность успешной зимовки. Высказано предположение, что для зимовки этот

Таблица 1

Состав фауны антокоридов Палеарктики и России  
(количество видов; по: Péricart, 1996)

Подсемейства	Палеарктика	Россия		
		всего	европейская часть	азиатская часть
Anthocorinae Fieber, 1836	118	40	28	31
Lycocorinae Reuter, 1884	62	23	15	17
Lasiochilinae Carayon, 1972	1	—	—	—
Всего	181	63	43	48

вид выбирает такие микростации, где пища в той или иной мере доступна и в течение зимы (Ruberson et al., 1998).

Живущие открыто виды (*Orius*, *Anthocoris*) откладывают яйца в ткани растений; другие — под кору (*Xylocoris*, *Scoloposcelis*; Lattin, 1999) или в почву. У подавляющего большинства антокорид личинки имеют 5 возрастов, хотя у некоторых, например у *Temnostethus gracilis* Horváth (Péricart, 1972; Štys, Davidová-Vilimová, 1989) и *Orius maxidentex* Ghauri (Thontadarya, Rao, 1987) личиночных возрастов всего 4. Не исключено, что у *T. gracilis* это относится только к короткокрылой морфе (Štys, Davidová-Vilimová, 1989). Длительность развития личинок в первую очередь зависит от температуры, качества и количества пищи (Hodgson, Aveling, 1988), у некоторых видов и от фотопериодических условий (Musolin, Ito, 2008).

В семействе антокорид подавляющее большинство видов имеет только одну (полнокрылую) морфу. Однако описан и крыловой полиморфизм; так, например, в родах *Brachystekes*, *Elatophilus*, *Temnostethus*, *Xylocoris* есть и длинно-, и короткокрылая морфы (Péricart, 1972; Štys, Davidová-Vilimová, 1989; Lattin, 1999, 2000). У *Orius retamae* (Noualhier) описаны 2 крыловые морфы у самцов и 3 — у самок (Wagner, 1952). У очень небольшого числа видов существует только морфа с редуцированными крыльями. Такие виды обычно населяют скрытые местообитания (Lattin, 1999). До настоящего времени ни для одного представителя семейства не было показано, что крыловой полиморфизм является сезонным и/или регулируется внешними экологическими факторами, как это известно для многих других семейств полужесткокрылых (Мусолин и Саулич, 1996; Саулич и Мусолин, 2007а, б).

В практике биологического контроля численности вредителей используют в основном виды двух распространенных в Голарктике родов — *Anthocoris* и *Orius*.

Род *Anthocoris* Fallén (Anthocorinae) включает около 70 описанных в мировой фауне видов, большинство из которых связано с древесной и кустарниковой растительностью (Lattin, 2000).

*Anthocoris nemorum* (L.) — евросибирский вид, на севере доходит до Скандинавии; часто встречается на цветах (Péricart, 1972, 1996).

Зимуют преимущественно оплодотворенные осенью самки (Anderson, 1962d; Collyer, 1967; Herard, Chen, 1985), хотя в регионах с мягким климатом иногда и самцы доживают до весны (Hill, 1957; Von Lauenstein, 1977; Herard, Chen, 1985). По наблюдениям в южной Англии, соотношение полов весной значительно варьирует как в разные годы, так и в различных популяциях (Collyer, 1967). При дополнительной копуляции после зимовки плодовитость самок заметно возрастает (Von Lauenstein, 1977).

Сроки весеннего выхода клопов зависят как от климатических, так и от погодных условий. В Норвегии (30 км южнее Осло) клопы активизируются в середине мая. Наиболее многочисленны популяции *A. nemorum* в июне—июле, когда они представлены личинками разных возрастов. Последних в сезоне личинок обычно находят в середине августа. Имаго нового поколения встречаются с конца июля или начала августа. В осенний период численность самцов превышает численность самок, но в течение зимы, а иногда еще осенью самцы после оплодотворения самок постепенно погибают. Весной популяции клопов состоят только из самок. Первые в сезоне самцы нового поколения появляются в июле. За сезон в Скандинавии всегда проходит только одно поколение *A. nemorum* (Austreng, Sømme, 1980).

В условиях Северо-Запада России *A. nemorum* проявляет явно выраженную склонность к моновольтинизму (Сапрыкин, 2008).

На Британских островах клопы после зимовки появляются с конца марта или с начала апреля, причем это отмечается как в Шотландии (Hill,

1957, 1977), так и на юге Англии (Anderson, 1962b; Collyer, 1967). По данным отлова на световую ловушку Ротамстедской станции на юге Англии, первые особи *A. nemorum* появляются в начале апреля, когда максимальная суточная температура поднимается до +18° (Hodgson, Mustafa, 1984 — цит. по: Hodgson, Aveling, 1988).

Рано весной клопы концентрируются на цветущих ивах, где в избытке как животная пища, так и пыльца. Через 2—3 недели они мигрируют на другую цветущую кустарниковую и травянистую растительность в поисках добычи и мест для яйцекладки, не отдавая в дальнейшем предпочтения какому-либо одному виду растений (Hill, 1957, 1977; Anderson, 1962b).

Яйцекладка *A. nemorum* весной начинается через 2—3 недели после выхода самок из мест зимовки и продолжается очень долго (Anderson, 1962b). По наблюдениям в Польше и на юге Англии, перезимовавшие яйцекладущие самки встречаются до середины июня, в Шотландии — до начала июля (Hill, 1957). Эмбриональное развитие в условиях южной Англии продолжается от 22 дней в апреле при средней температуре +9.9° до 7.5 дней (+17.9°) в августе (Collyer, 1967).

На юге Англии личинки *A. nemorum* вылупляются из яиц в мае (Anderson, 1962b; Collyer, 1967). Продолжительность их развития в большой степени зависит от температуры и наличия корма и в среднем колеблется от 30 до 40 дней (Collyer, 1967). Пик численности личинок первого поколения приходится на июнь. С середины июня появляются имаго первого (летнего) поколения, а в августе — второго (рис. 1, а). Из-за растянутости периода размножения поколения часто перекрываются, и с июля в природе встречаются особи обоих поколений и всех стадий развития *A. nemorum*.

В теплые годы в Центральной Европе отмечали появление третьего поколения, особи которого только в случае теплой затяжной осени достигают имагинальной стадии в конце октября или в ноябре. Однако при раннем похолодании все личинки этого поколения погибают (Southwood, Scudder, 1956; Collyer, 1967).

В течение вегетационного сезона наблюдаются активные перемещения клопов со сменой растений-хозяев. Например, на юге Англии (Collyer,

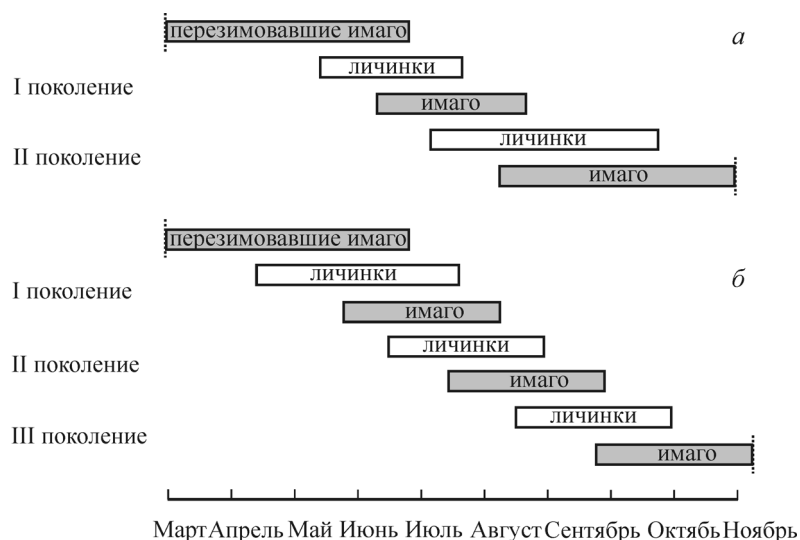


Рис. 1. Сезонный цикл *Anthocoris nemorum* на юге Англии (а — 51.4° с. ш., 0.6° в. д.) и на севере Франции (б — 48.6° с. ш., 1.9° в. д.) (по: Anderson, 1962b и Herard, Chen, 1985).

er, 1967) в заброшенных плодовых насаждениях перезимовавшие имаго и личинки первого поколения были многочисленны на деревьях, заселенных обильными колониями тлей и псиллид, тогда как личинок второго поколения было больше на травянистой растительности, особенно на крапиве (*Urtica dioica* L.). Позже клопы вновь перемещались на древесную растительность.

В конце сентября и в октябре взрослые клопы уходят на зимовку в расщелины коры, подстилку, заросли трав и другие защищенные места. За время зимовки в разных условиях самки теряли около 16—27 % живого веса (Anderson, 1962d; Herard, Chen, 1985).

Зимующие оплодотворенные самки *A. nemorum* находятся в состоянии диапаузы. Об этом свидетельствуют данные, полученные при изучении физиологического состояния самок, зимующих в природе и перенесенных в лабораторные условия (+15°). Самки, которые окрылились после начала августа, размножались только весной следующего года после длительного периода воздействия пониженной температуры. Самки, перенесенные в лабораторию в январе и позже, когда диапаузное развитие завершается и откладка яиц блокируется только низкой температурой, приступали к откладке яиц в течение всего нескольких дней (Collyer, 1967).

Роль внешних факторов в регуляции сезонного развития *A. nemorum* экспериментально исследована на двух популяциях с Британских островов — из Южной Англии (51.4° с. ш., 0.6° в. д.) и из Шотландии (56.7° с. ш., 4.4° в. д.). У южной популяции наступление диапаузы определялось фотопериодической реакцией (ФПР) с порогом около 17 ч при температуре +17°. Самки северной популяции не откладывали яиц даже при очень длинном дне (22 ч) и температуре +25°, что дало основание рассматривать диапаузу северной популяции как облигатную. Главный фактор, терминирующий диапаузу, — низкая температура не менее полутора месяцев (Parker, 1975).

Вследствие облигатного наступления диапаузы у особей северной популяции в Шотландии всегда развивается только одно поколение. Различия в сезонной стратегии двух исследованных популяций автор связывает с различиями их географического происхождения, что не исключает существования разных экологических типов.

По наблюдениям в Германии (51.5° с. ш., 9.9° в. д.), в популяциях *A. nemorum* первого поколения присутствуют 2 фракции самок, различающихся по физиологическому состоянию (Von Lauenstein, 1977). Большая часть самок (80 %) формирует диапаузу вскоре после окрыления независимо от внешних условий, и для возобновления их активности требуется достаточно длительное охлаждение. Меньшая часть самок (20 %) размножается в том же вегетационном сезоне без предварительной диапаузы.

Во Франции (окрестности Парижа; 48.6° с. ш., 1.9° в. д.) исследовали популяции *A. nemorum*, обитающие в плодовых садах на грушевых деревьях и прилегающей травянистой растительности (Herard, Chen, 1985). Весенняя активизация перезимовавших имаго начинается в период цветения груши в середине марта (рис. 1, б) и совпадает со временем первых яйцекладок их жертвы — *Psylla pyri* (L.). За летний сезон в этом регионе завершаются 3 поколения (Bonnemaison, Missonnier, 1956 — цит. по: Herard, Chen, 1985). Первое поколение развивается с середины марта до конца июля, второе — с середины июня до конца сентября, третье — с середины августа до конца октября, когда оплодотворенные самки уходят на зимовку (рис. 1, б; Herard, Chen, 1985).

На основе изучения динамики яйцекладки у самок, зимовавших в природе и перенесенных в лабораторные длиннодневные условия, авторы пришли к заключению, что у *A. nemorum* во Франции нет диапаузы. Активная



жизнедеятельность и размножение популяции не прекращаются в течение всего года, а лишь замедляются в зимние месяцы под действием низкой температуры (Herard, Chen, 1985).

В действительности, приведенные в работе результаты могут (и должны) быть интерпретированы иначе. Самки, собранные поздней осенью, были диапаузирующими. Диапауза на начальном этапе характеризуется наибольшей прочностью, поэтому среди самок, собранных в середине октября, в комфортных условиях начало яйцекладки только 52.9 % особей, а средний преовипозиционный период у них (35.7 дня) намного превышал таковой у активных самок (рис. 2). В течение зимы в организме зимующих насекомых происходят постепенные изменения (диапаузное развитие), приводящие к ослаблению прочности диапаузы и восстановлению активности (Hodek, 1971; Honek, Hodek, 1973; Саулич, Волкович, 2004; Košťál, 2006; Саулич, Мусолин, 2007a). Поэтому у самок, собранных позже (в первой половине ноября), диапаузное развитие которых уже несколько продвинулось, преовипозиционный период сократился до 17.7 дня, а доля яйцекладущих среди них возросла до 64.3 %. В дальнейшем (декабрь—январь) по мере продвижения (и, вероятно, завершения) диапаузного развития доля активных самок увеличилась и достигла почти 100 %, а период до начала яйцекладки сократился до 10 дней (рис. 2). Все это свидетельствует о завершении диапаузы и возможности восстановления активной жизнедеятельности, которая в природных условиях в конце зимы сдерживается в первую очередь низкой температурой. Полученные данные вполне укладываются в современные представления о терминации зимней диапаузы насекомых в целом, и полужесткокрылых в частности (Košťál, 2006; Саулич, Мусолин, 2007a).

Таким образом, у *A. nemorum* наблюдается обычная широтная изменчивость вольтинизма, определяемая генетически закрепленными свойствами популяций и условиями их обитания. На севере ареала (Норвегия, Финляндия, Шотландия, Северо-Запад России) вид завершает одно поколение, в большинстве стран Центральной Европы (Англия, Германия, Голландия, Австрия, Польша и др.) — 2 и южнее (например, во Франции) — 3 поколения. Наступление зимней диапаузы у би- и поливольтинных популяций контролируется длиной дня, хотя часть популяции может быть генетически детерминирована на облигатную индукцию диапаузы (Von Lauenstein, 1977). Прекращается диапауза под воздействием пониженной температуры.

*Anthocoris nemoralis* (F.) — палеарктический вид, обычен в Западной Европе и на севере Африки (Péricart, 1996).

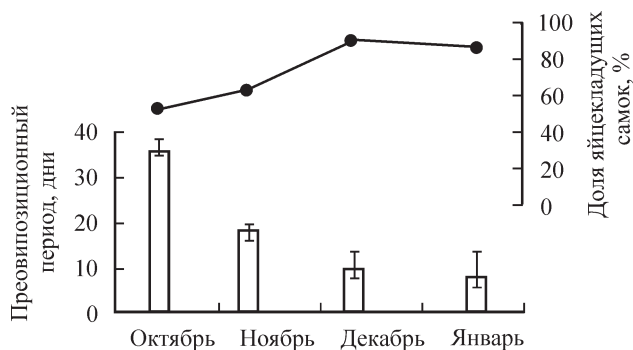


Рис. 2. Терминация диапаузы в течение зимовки при переносе самок *Anthocoris nemorum*, зимующих в естественных условиях на севере Франции (48.6° с. ш., 1.9° в. д.), в лабораторные условия (+21°; 16С : 8Т, ч; 70 % влажности) (по: Herard, Chen, 1985). Показаны средние значения и разброс.

Сезонное развитие вида наиболее подробно исследовано на юге Англии (Anderson, 1962b). Первые перезимовавшие имаго были обнаружены во второй половине марта. Соотношение полов в это время составляло примерно 1 : 1, однако смертность в начале сезона была заметно выше у самцов, чем у самок. Максимум численности перезимовавших особей был отмечен в середине апреля, и большая их часть концентрировалась на цветущих ивах.

Массовая яйцекладка происходит с конца апреля или начала мая, хотя отдельные самки созревают уже в начале апреля. Самки размещают яйца на разных растениях, где есть псиллиды — самая привлекательная для *A. nemoralis* пища. Наиболее крупные колонии этих сосущих насекомых располагаются в это время на ивах, яблонях и раkitнике (*Cytisus* spp.), поэтому самки хищника перелетают на эти растения и откладывают на них наибольшее количество яиц. Личинки первого поколения, отрождающиеся в начале мая, развиваются именно на этих видах растений.

Единичные имаго первого поколения появляются уже в конце мая, а массовое окрыление происходит в середине июня одновременно с окрылением псиллид. Но псиллиды моновольтинны и в июле перемещаются к местам зимовки, поэтому с этого момента начинается массовая миграция и клопов. Часть особей формирует диапаузу и мигрирует к местам зимовки. Другая часть популяции, развивающаяся по поливольтинному типу, перемещается на новые растения-хозяева (клены и липы), где в это время в массе размножаются разные виды тлей, и здесь образует немногочисленное второе поколение, имаго которого уходят на зимовку в августе (рис. 3, а).

Одновременно существуют популяции (или субпопуляции) хищника, которые постоянно обитают на одном растении (чаще на боярышнике), и их сезонный цикл протекает без смены растений-хозяев. В таком случае перезимовавшие самки откладывают яйца на боярышнике, и все их потомство развивается на псиллидах, живущих на этом кустарнике. Когда псиллиды

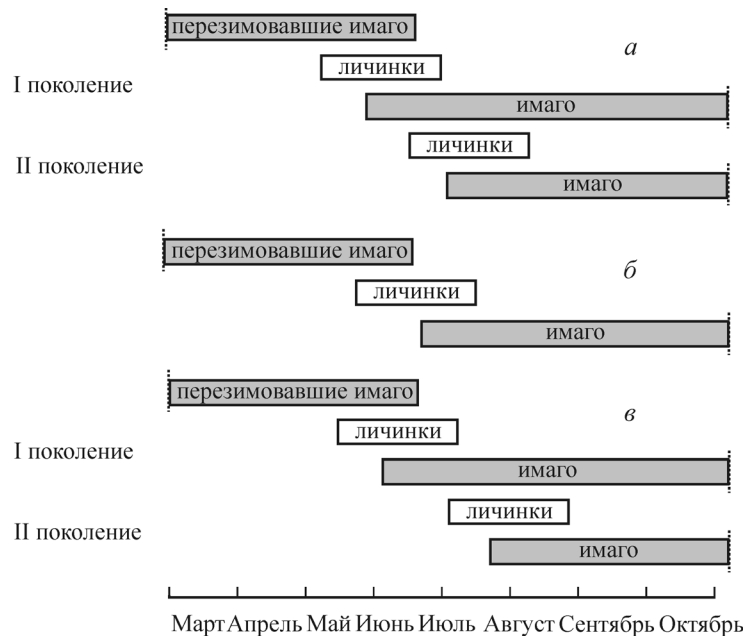


Рис. 3. Сезонный цикл *Anthocoris nemoralis* (а), *A. gallarumulmi* (б) и *A. sarothamni* (в) на юге Англии (51,4° с. ш., 0,6° в. д.) (по: Anderson, 1962b).

покидают растения в связи с зимовкой, немигрирующие клопы также формируют диапаузу и одновременно с псиллидами уходят на зимовку. У них складывается моновольтинный сезонный цикл (Anderson, 1962b).

Следовательно, в зависимости от местообитания и вида жертвы у *A. nemoralis* параллельно существуют 2 типа сезонного развития. При включении в сезонный цикл смены растений-хозяев часть клопов имеет моновольтинный сезонный цикл, а часть, мигрирующая на альтернативное растение-хозяина, — поливольтинный. Когда все развитие связано только с боярышником, складывается моновольтинный сезонный цикл.

Факторы, регулирующие сезонный цикл *A. nemoralis*, экспериментально не исследованы.

*Anthocoris nemoralis* был интродуцирован в Северную Америку для контроля численности грушевой листоблошки *Cacopsylla pyricola* (Foerster). Единственный из 7 интродуцированных видов антокорид, этот вид обосновался на значительной территории от Калифорнии (США) до Британской Колумбии (юг Канады), где успешно конкурирует с местными видами. В новом ареале хищник отмечен на растениях, относящихся к 13 родам, часть из которых не встречается в Старом Свете (Horton et al., 2004).

*Anthocoris gallarumulmi* (De Geer) — преимущественно западнопалеарктический вид (Péricart, 1996). На большей части ареала, вероятно, дает только одно поколение. Зимуют имаго, в основном самки. Соотношение полов (самки : самцы) весной может достигать 13 : 1 (Parker, 1984).

На разных широтах перезимовавшие клопы появляются в разное время и встречаются разрозненно на разнообразной древесной растительности. В Голландии (Cobben, 1958 — цит. по: Anderson, 1962b) и на юге Англии (Anderson, 1962b) весенняя активизация их приурочена к началу апреля (рис. 3, б). С середины мая клопы концентрируются на вязах, и весь дальнейший их жизненный цикл тесно сопряжен с фенологией двудомных тлей *Eriosoma ulmi* (L.) и *E. patcher* Börner et Blunk, в листовых галлах которых поселяются и размножаются *A. gallarumulmi*. В галлах проходит одно поколение, имаго которого окрыляются с конца июня по август. В это же время в колониях тлей появляются крылатые особи, мигрирующие на корни смородины или крыжовника. Клопы покидают вязы вслед за тлями. Накопление жировых запасов перед зимовкой длится 2—3 месяца. В течение этого периода клопы, вероятно, питаются разными мелкими членистоногими.

Зимовка у популяций *A. gallarumulmi*, исследованных в Великобритании, происходит в состоянии репродуктивной диапаузы, наступающей облигатно в каждом поколении независимо от внешних условий (Anderson, 1962b; Parker, 1984). Для терминации диапаузы требуется воздействие пониженной температуры по крайней мере в течение 75 дней (Parker, 1984), что, безусловно, подтверждает наличие истинной диапаузы у *A. gallarumulmi*.

У более южной популяции (Гёттинген, 51.0° с. ш., 9.0° в. д.), возможно, диапауза необлигатная (Ruth, Dwumfour, 1989).

Большая зависимость этого высокоспециализированного хищника не только от непосредственной жертвы (тли), но и от галлов, образуемых тлями на листьях только одного вида растений (вяза) в которых проходит значительная часть его жизненного цикла, определяет невысокую численность вида на большей части его ареала.

*Anthocoris sarothamni* Douglas et Scott распространен в странах Центральной и Юго-Западной Европы и Северной Африки (Péricart, 1996).

Наиболее полные сведения по биологии и экологии вида получены при исследовании популяций, обитающих в Южной Англии (Anderson, 1962b) и Шотландии (Hill, 1961). Активная жизнедеятельность клопов и их размножение связаны в основном с ракитником (*Cytisus scoparius*), а пищевой



рацион ограничен главным образом двумя видами псиллид — *Arytaina genistae* (Latr.) и *Psylla spartiophila* Foerster и одним видом тлей — *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Anderson, 1962b). На севере, возможно, основным кормом являются тли *A. pisum* и *Trioza urticae* (L.) (Hill, 1961). Однако в экспериментальных условиях было показано, что при отсутствии обычной добычи клопы могут питаться насекомыми, не связанными с раки́тником (Hill, 1961).

Зимуют имаго в высохших, но оставшихся на ветвях стручках раки́тника (Anderson, 1962b). Клопы в небольшом количестве встречаются в течение круглого года, включая зимние месяцы. В это время кормом *A. sarothamni* могут служить яйца псиллид, клопов-слепняков (Miridae) и тлей, имаго псиллид, а также другие насекомые, зимующие в стручках кустарника. В середине марта отмечено заметное увеличение численности хищника на раки́тнике, что, вероятно, свидетельствует о его весенней активизации. В холодные годы выход клопов с мест зимовки происходит позже — в конце марта или в апреле (Hill, 1961).

На юге Англии откладка яиц начинается с конца марта и продолжается до начала мая (Anderson, 1962b), в Шотландии — с апреля до начала июня (Hill, 1961).

Сроки развития личинок отдельных стадий определяются температурой и наличием корма. На юге Англии все фенологические явления (фазы) происходят немного раньше по сравнению с Шотландией. Так, на юге массовое отрождение личинок наблюдается в середине мая (рис. 3, в), имаго первого поколения окрыляются в начале июня, второго — с середины июля, и встречаются до конца августа. Большая часть самок (до 70 %) первого поколения, собранных между 20 июня и 18 июля с раки́тника и крапивы, содержала зрелые яйца, а собранные с ильма самки были диапаузирующими (Anderson, 1962b).

На севере первые имаго летнего поколения появляются в конце июля, а второго (только в случае очень теплого лета) — в середине сентября. Второе поколение бывает очень малочисленным. Популяции, обитающие в Шотландии, практически моноальтинны (Hill, 1961).

Исследование физиологического состояния самок, собранных в природе в конце вегетационного сезона, показало, что осенью все они оплодотворены, но яиц не откладывают, находясь в состоянии репродуктивной диапаузы. Диапаузирующие самки откладывали яйца только после длительного (на протяжении почти двух месяцев) воздействия пониженной температуры (около +4°). Контрольные самки, которых содержали только при комнатной температуре, постепенно отмирали, не начиная размножения (Hill, 1961).

*Anthocoris antevolens* White широко распространен в Северной Америке. Зимуют, как и у остальных антокорид, преимущественно оплодотворенные самки. Соотношение полов (самки : самцы) поздней осенью составляет 8 : 1. На северо-западном побережье Северной Америки (Британская Колумбия, Вашингтон, Орегон, Айдахо) самки после зимовки возобновляют активность в конце марта и часто образуют большие скопления на сережках ивы (Anderson, 1962a). В середине апреля начинается яйцекладка. Одна генерация завершается примерно за 5—6 недель. Имаго живут долго — до 50 дней, поэтому поколения *A. antevolens* перекрываются. Предположительно, вид дает 3 поколения в год. В третьей декаде августа у самок формируется диапауза. С этого времени в природе не обнаруживали ни яиц, ни молодых личинок *A. antevolens* (Anderson, 1962a).

Экспериментально исследована роль фотопериода в индукции репродуктивной диапаузы у *A. antevolens* и *Anthocoris tomentosus* Péricart (популяции из г. Якима, США, 46.5° с. ш., 120.5° з. д.; Horton et al., 1998). При +22°

у обоих видов с уменьшением длины дня количество диапаузирующих самок возрастало (рис. 4, а). Критический фотопериод у *A. tomentosus* был между 14 и 15 ч, у *A. antevolens* даже при длине дня 18 ч доля диапаузирующих самок превышала 20 %, а при 16 ч их было еще больше (около 30 %). Вскрытие самок на 21-й день после окрыления показало, что наряду с отчетливо репродуктивно активными и диапаузирующими особями небольшую фракцию составляли самки, не принимавшие участие в размножении и не имеющие ни яиц, ни развитого жирового тела. Вероятно, эти особи были детерминированы на диапаузу, но процесс накопления жировых резервов у них по каким-то причинам оказался замедленным (рис. 4, а): они отнесены к категории диапаузирующих.

На рис. 4, б приведены результаты учета доли диапаузирующих самок в пробах, собранных в природе в разные сроки сезона. Довольно высокая доля диапаузирующих самок обнаружена в самых ранних (июльских) пробах, где она достигала 40 % у *A. antevolens* и более 30 % — у *A. tomentosus*. Эти данные свидетельствуют о наличии диапаузирующих особей уже в первом поколении, хотя в районе исследований оба вида завершают 2—3 поколения в год (Anderson, 1962a; Horton et al., 1998).

В лабораторных условиях в длинном дне также отмечали появление диапаузирующих особей у обоих видов, хотя их доля была значительно ниже, чем в природных пробах. Самки, сформировавшие диапаузу в длинном дне, по своим физиологическим особенностям не отличались от диапаузирующих самок из короткого дня: они имели развитое жировое тело и не содержали зрелых яиц. Можно предположить, что часть популяции формирует летнюю диапаузу в условиях повышенной температуры и длинного дня (хотя это и не свойственно антокоридам) или у некоторой части популяции тенденция к формированию диапаузы выражена сильнее, чем у остальных ее представителей. Трудно объяснить и тот факт, что осеннее нарастание количества диапаузирующих особей в природных условиях происходит гораздо позже, чем это можно было ожидать, исходя из экспериментальных данных (рис. 4, а). Кроме того, непонятно, почему различия в пороге ФПР у исследованных видов, достигающие 1 ч в лабораторных экспериментах при постоянных условиях, не проявляются при формировании диапаузы

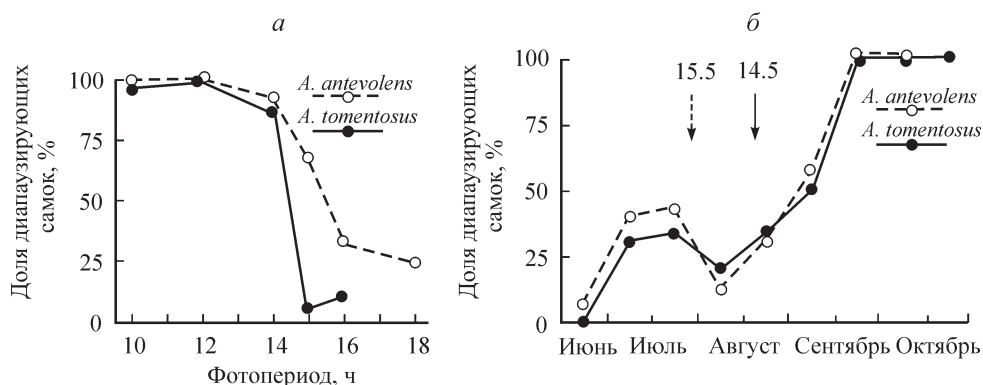


Рис. 4. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы (а) и сезонная динамика физиологического состояния (б) самок *Anthocoris antevolens* и *A. tomentosus* в природных условиях в г. Якима (США; 46.5° с. ш., 120.5° з. д.) (по: Horton et al., 1998).

Фотопериодическая реакция (а) определена по результатам вскрытия на 21-й день после окрыления при +22 °С (по усредненным данным; все самки, не имеющие яиц, отнесены к категории диапаузирующих). В сборах в природе (б) молодые самки недиагностируемого репродуктивного статуса (*teneral females*) исключены. Стрелками (б) показано время наступления фотопериодического порога индукции диапаузы (с учетом половины гражданских сумерек; по: Beck, 1980).

зы в природе, где нарастание количества диапаузирующих самок происходит у двух видов синхронно. Вероятно, свой вклад вносят видовые особенности репродуктивной биологии. Так, например, для созревания самкам *A. antevolens* нужно на 3—4 дня больше, чем самкам *A. tomentosus* (Horton et al., 1998). Небольшое завышение доли диапаузирующих в летний период и некоторое ее занижение в осенний период, возможно, является результатом того, что *кривая* индукции диапаузы на рис. 4, а построена без учета недавно окрылившихся самок. Репродуктивный статус таких особей определить было невозможно, хотя в большинстве проб их доля была невелика, и они не изменяют существенно форму *кривой*, описывающей динамику формирования диапаузы в природе.

В целом несмотря на то, что не все полученные результаты находят убедительное объяснение, они однозначно свидетельствуют о том, что поливольтинный сезонный цикл *A. antevolens* и *A. tomentosus* на северо-западе Северной Америки находится под контролем длины дня.

В практике биологического контроля численности вредителей наиболее интенсивно применяют виды рода *Orius* Wolff (Anthocorinae), включающего около 75 описанных в мировой фауне видов (Lattin, 2000). Это очень мелкие клопы (до 3 мм длиной), на личиночной и имагинальной стадиях активно нападающие на паутиных клещей, трипсов и других мелких членистоногих. Широкие полифаги, однако, как и многие другие полифаги, отдают предпочтение определенным видам жертвы, например *O. niger* (Wolff) — паутиным клещам, *O. laevigatus* (Fieber) — трипсам. Некоторые виды ориусов охотно питаются пыльцой. В частности, в экспериментальных условиях выживаемость *O. insidiosus* (Say) при питании только пыльцой составляла 91.2 %, при питании трипсами и пыльцой — 96.2 %, а только трипсами — всего 68 % (Ижевский, Ахатов, 1999).

*Orius niger* (Wolff) — широко распространенный палеарктический вид, живет на древесных и травянистых растениях. Питается в основном клещами и трипсами, а также тлями, белокрылками, яйцами и гусеницами чешуекрылых, яйцами клопов-щитников (Péricart, 1972; Акрамовская, 1978; Ramakers, 1978; Lykouressis, Perdikis, 1997). В лаборатории успешно развивается на паутиных клещах (Челнокова, 1977), гусеницах совки *Mamestra brassicae* (L.) (van de Veire, Degheele, 1992), на яйцах *Ephestia kuehniella* Zeller с добавлением цветочной пыльцы (Baniameri et al., 2005).

В Англии клопы этого вида обычно живут на вересках (*Calluna* sp.), но встречаются и на разных травянистых растениях, часто на полыни (*Artemisia* spp.). Яйца откладывают на цветки этих растений. Зимуют имаго. Предположительно вид дает 2 поколения в году (Southwood, Leston, 1959).

Для европейской части России указывают 2—5 поколений *O. niger* в год (Péricart, 1972), в Казахстане — 2—3 (Асанова, Искаков, 1977), на юге Украины (Крым) — 4—5 (Богачев, 1951), в Таджикистане — 7—8 поколений (Элов, 1976).

В Среднем Поволжье часто встречается на цветках люцерны, клевера, горчицы, гречихи, укропа. Вылет клопов после зимовки отмечен в конце апреля, яйцекладка — в мае. Первое поколение развивается в мае, второе — в июне—июле. За лето в этом регионе возможно развитие 3—4 поколений. Максимальное количество клопов отмечено в июле—августе. Продолжительность личиночной стадии в июне—июле (при температуре +23—27 °С) составляла около 12 дней, в октябре (при +18—20 °С) — 23 дня (Челнокова, 1977).

На хлопковых полях в Греции *O. niger* является наиболее многочисленным из 7 представителей этого рода. Максимальное количество клопов отмечено в августе—сентябре (Lykouressis, Perdikis, 1997). По наблюдениям

в Турции, этот клоп активно уничтожает трипсов *Frankliniella occidentalis* (Pergande) и *F. intosa* (Trybom) на хлопковых полях (Atakan, 2006). В Иране он рассматривается как наиболее перспективный агент среди всех ориусов для биоконтроля табачного трипса *Thrips tabaci* Lind (Baniameri et al., 2005). Особый интерес представляют сведения о том, что этот хищник нападает на клопов-кружевниц *Stephanitis pyri* (F.) (Carayon, Steffan, 1959 — цит. по: Lattin, 2000). Благодаря своей высокой экологической пластичности, этот вид был признан перспективным для использования в закрытом грунте и в условиях Северо-Запада России (Сапрыкин, 2008).

Факторы, регулирующие сезонное развитие *O. niger*, изучены слабо. В работе (Bahşi, Tunç, 2008) представлены результаты исследования значения длины дня и температуры в развитии популяции этого вида из Анталии (Турция; 36.9° с. ш., 30.7° в. д.). Во всех режимах, использованных в экспериментах (длина дня 9, 11 и 13 ч света в сутки и температура +26°), самки откладывали яйца и преовипозиционный период не различался по длительности. На основании этих данных авторы пришли к заключению об отсутствии фотопериодически индуцируемой диапаузы у исследованной популяции. Однако такой вывод преждевремен, так как для подобного утверждения необходимо провести эксперименты при более низкой температуре. Поливольтинный сезонный цикл и зимовка только на имагинальной стадии, характерные по крайней мере для более северных популяций *O. niger*, все же предполагают наличие регуляторных механизмов, контролирующих как наступление состояния зимнего покоя, так и структуру всего сезонного цикла. Ослабление же роли длины дня в индукции зимовочного состояния и уменьшение значения самой диапаузы как формы перспективного покоя в целом характерны для южных популяций ориусов. Такая тенденция, например, ярко проявилась в условиях юга Японии у *Orius strigicollis* (Poppius) и *O. tantillus* (Motschulsky) (рис. 5; Shimizu, Kawasaki, 2001), хотя севернее, в центре Японии, *O. strigicollis* демонстрирует обычную ФПР длиннодневного типа (Musolin et al., 2004). Далее этот вопрос обсуждается подробнее.

*Orius albidipennis* (Reuter) распространен в Западной и Восточной Европе, Средиземноморье, известен из Средней Азии, Пакистана. Питается тлями, паутиными клещами, трипсами и другими мелкими членистоногими (Киранова, 1954; Lattin, 2000).

Зимуют взрослые клопы. В Средней полосе России клопы покидают места зимовки в конце марта (Жоринек, 1940).

В Узбекистане весенняя активизация происходит в конце марта или в начале апреля, а максимальное количество клопов на полях хлопчатника отмечено в начале августа. Взрослые клопы уходят на зимовку в октябре. За вегетационный сезон развивается не менее 6 поколений (Киранова, 1954).

В Израиле (Бет Даган; 32.0° с. ш., 34.8° в. д.) яйцекладка прекращается лишь на период января—февраля, когда минимальная температура понижается до +5—0°. Самки, окрылившиеся в ноябре—декабре, прекращают

откладку яиц вследствие формирования репродуктивной диапаузы и возобновляют размножение лишь весной, когда температура поднимается выше +15° (Chyzik et al., 1995). Представление о возможно-

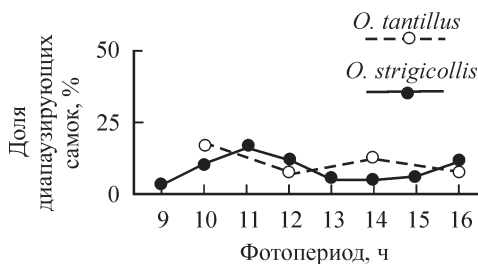


Рис. 5. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы у *Orius strigicollis* и *O. tantillus* с о. Окинава (26.0° с. ш., 128.0° в. д.) при +20° (по: Shimizu, Kawasaki, 2001).

сти развития клопов в зимние месяцы в этом регионе дают результаты опытов, проведенных в близких к природным условиям (рис. 6). Эмбриональное развитие и отрождение личинок даже в самые холодные месяцы (декабрь—февраль), вероятно, становятся возможными, благодаря более высоким дневным температурам. Однако в этот период отродившиеся личинки погибают в течение первых нескольких часов (рис. 6, варианты эксперимента от 6 декабря и 4 января). Успешное их развитие реализуется только при отрождении не ранее конца февраля, когда среднесуточная температура поднимается выше  $+15^{\circ}$ . Личинки старших возрастов могут развиваться и в зимние месяцы, но под действием пониженных температур их развитие до имагинальной линьки сильно затягивалось. Тем не менее оно благополучно завершалось окрылением имаго.

Роль длины дня в контроле сезонного цикла у данной популяции не исследована, но авторы высказали предположение, что наступление репродуктивной диапаузы обусловлено низкой температурой, а не коротким днем (Chyzik et al., 1995). Данный вывод получил косвенное подтверждение в исследованиях, проведенных на популяции *O. albidipennis*, обитающей на Канарских островах ( $28.1^{\circ}$  с. ш.,  $15.4^{\circ}$  в. д.; van den Meiracker, 1994). Хотя на Канарских островах взрослых клопов можно увидеть в природе практически круглый год, и в годичном цикле вида, вероятно, отсутствует ярко выраженный период покоя (Carnero et al., 1993), в лабораторных экспериментах во всех фотопериодических условиях при  $+18^{\circ}$  у части самок (не более 10 %) формировалась репродуктивная диапауза (рис. 7). Только в режиме 12 ч света в сутки, где температура была немного ниже ( $+17^{\circ}$ ), их доля возросла до 25 %. Такая слабая зависимость наступления диапаузы от длины дня у популяций из достаточно теплых регионов позволяет сделать вывод о доминирующей роли температуры в этом процессе.

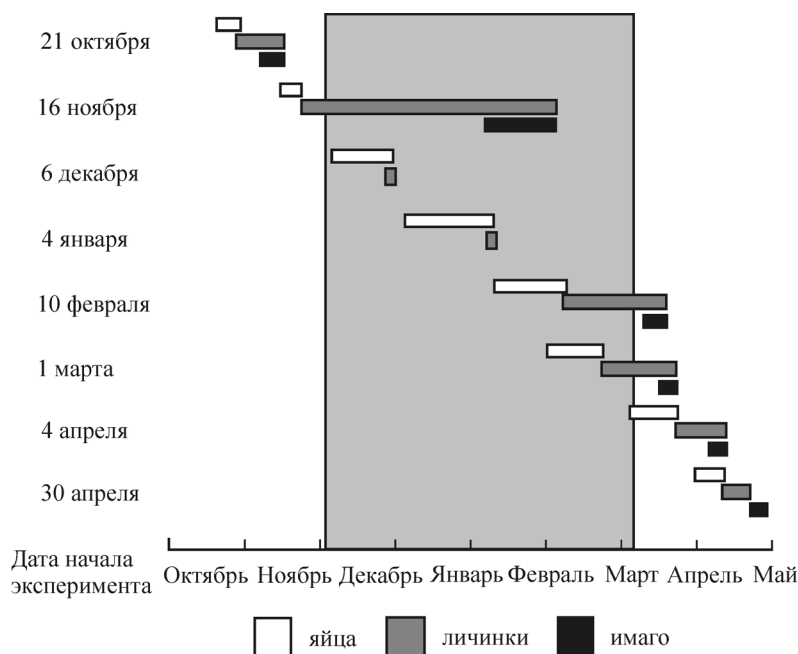


Рис. 6. Развитие *Orius albidipennis* в эксперименте в природных условиях в Израиле в 1992—1993 гг. (Бет Даган;  $32.0^{\circ}$  с. ш.,  $34.8^{\circ}$  в. д.) (по: Chyzik et al., 1995).

Затененная часть — период, когда среднедекадные температуры были ниже  $+15^{\circ}$ .



Не исключено, что и сама диапауза у особей этих популяций неглубокая. Как было отмечено, ослабление роли длины дня в индукции зимовочного состояния характерно для южных популяций ориусов.

*Orius minutus* (L.) — палеарктический вид, распространен от Западной Европы до Китая и Японии (Péricart, 1972, 1996). В 1939 г. этот вид как интродуцированный был зарегистрирован на Тихоокеанском побережье Северной Америки (Tonks, 1953 — цит. по: Anderson, 1962a). Позже он широко распространился по всему континенту (Lattin et al., 1999). *O. minutus* уничтожает трипсов, клещей, псиллид, тлей, клопов-слепняков, цикадок и часто встречается на ягодниках и фруктовых деревьях.

Наблюдения за сезонным развитием этого вида были проведены в яблоневых садах в Польше (Niemszyk, 1978). Весной первые немногочисленные особи появляются на деревьях в первой половине апреля. Их численность резко возрастает во время цветения яблонь, когда клопы иммигрируют с близлежащей растительности, привлеченные обильными колониями тлей. Массовая яйцекладка отмечена в первой половине мая. В конце июня окрыляются имаго первого поколения. Имаго второго поколения обычны с начала августа. Сроки развития особей, принадлежащих разным поколениям, в значительной степени перекрываются, поэтому летом одновременно встречаются все стадии развития хищника. Наибольшая его численность отмечена с середины августа до середины октября. Позже оплодотворенные самки уходят на зимовку.

Экспериментально исследован *O. minutus* с Японских островов, где вид является обычным. Факультативная зимняя диапауза регулируется ФПР длиннодневного типа: в короткодневных условиях формируется диапауза, а в длиннодневных самки откладывают яйца (рис. 8, б, г; Musolin, Ito, 2008). Примечательно, что в отличие от многих других видов ФПР *O. minutus* практически не зависит от температуры: ее изменение в пределах +20—28° почти не оказывало влияния на долю диапаузирующих самок в эксперименте и на положение порога. Но в то же время типичный географический тренд проявился четко: у южной популяции тенденция к диапаузе была подавлена, и даже в коротком дне только половина самок формировала диапаузу (рис. 8, г). Сходные данные приводят и в другом исследовании (Shimizu, Kawasaki, 2001).

*Orius sauteri* (Porpius) встречается на п-ове Корея, в Японии, Китае и на Дальнем Востоке России (Yasunaga, 1993; Péricart, 1996).

На п-ове Корея среди прочих антокорид *O. sauteri* доминирует по численности на полях сои, красного перца и арбузов. Весной после зимовки клопы появляются в конце мая на цветущем красном клевере. В начале июня они перемещаются на поля культивируемых растений, которые в это время вступают в фазу цветения. Цветущие растения чрезвычайно привлекательны для всех насекомых и в том числе для антокорид, и, как отмечалось, именно фенофаза растений определяет сезонную динамику численности хищных клопов на разных культурах. Первый пик их численности отмечен на гречихе, красном перце и белом клевере в июле, второй — в августе—сентябре на сое (Kim et al., 2001).

В Японии была показана эффективность *O. sauteri* против

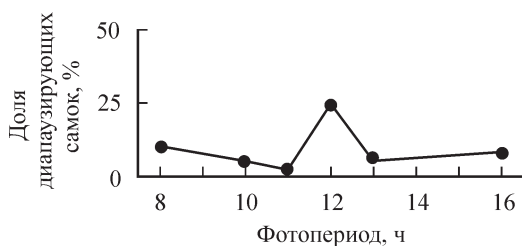


Рис. 7. Влияние фотопериода на индукцию диапаузы у *Orius albidipennis* с Канарских островов (28.1° с. ш., 15.4° з. д.) при +17—18° (по: van den Meiracker, 1994).

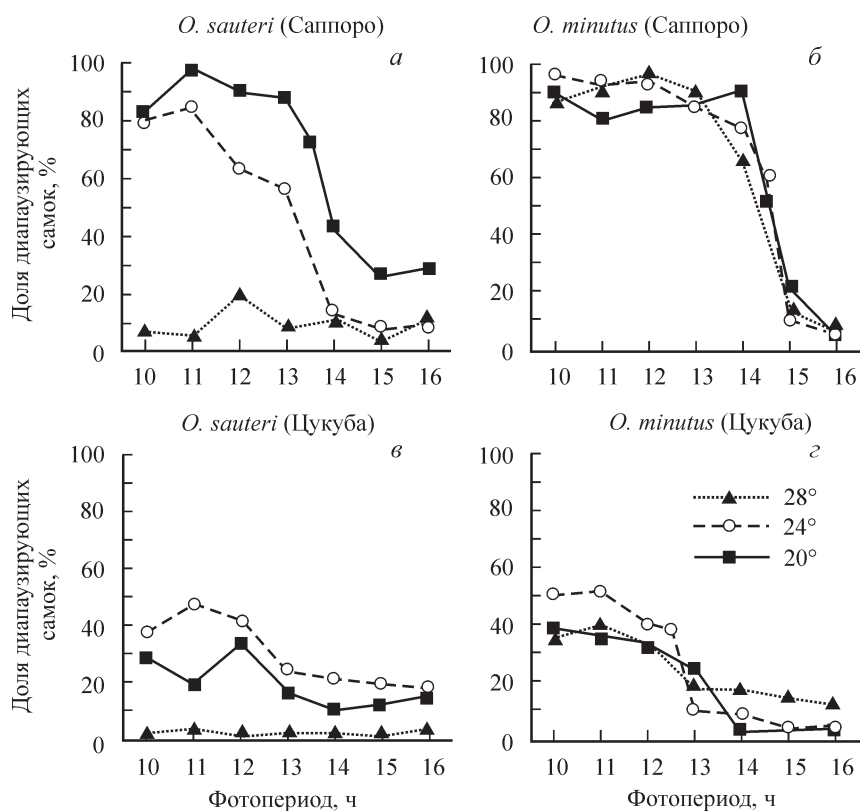


Рис. 8. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы у самок *Orius sauteri* (а, в) и *O. minutus* (б, г) из г. Саппоро (Япония; 43.0° с. ш., 141.4° в. д.) и г. Цукуба (Япония; 36.1° с. ш., 140.1° в. д.) при разных температурах (по: Musolin, Ito, 2008).

случайно завезенного трипса *Thrips palmi* Karny на баклажанах в открытом (Nagai, 1993) и защищенном грунтах (Yano, 1996).

Факторы, регулирующие сезонное развитие *O. sauteri*, экспериментально исследованы в Японии. Наибольшую роль в индукции диапаузы играют фотопериод и температура. Параметры длиннодневной ФПР (рис. 8, а, в) подвержены ярко выраженной температурной и географической изменчивости. В экспериментальных условиях высокая температура (+28°) практически полностью подавляла формирование диапаузы даже в самых короткодневных условиях (Musolin, Ito, 2008; см. также: Kohno, 1998). Различия между северной и южной популяциями тоже были разительными: если при низкой (+20°) и умеренной (+24°) температурах подавляющее большинство самок северной популяции формировало диапаузу, то доля диапаузирующих самок на юге не превышала 50 % даже в самых короткодневных условиях (рис. 8, а, в).

Сравнение значений критического порога ФПР у нескольких географических популяций *O. sauteri*, обитающих на севере Японских островов от 34.0 до 45.4° с. ш., выявило практически линейную зависимость величины порога от географической широты местообитания (Ito, Nakata, 2000). На каждые пять градусов широты порог ФПР изменялся примерно на 1 ч (рис. 9), что хорошо согласуется с современными представлениями о географической изменчивости ФПР насекомых (Саулич, Волкович, 2004). Различались также форма и угол наклона кривых ФПР у разных популяций.

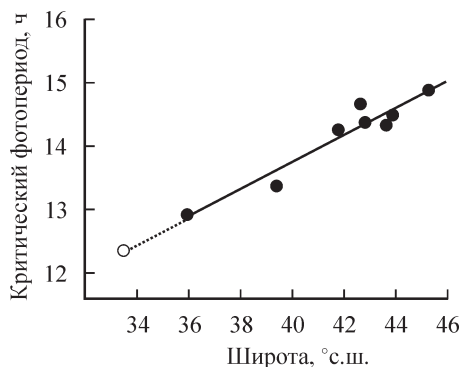


Рис. 9. Зависимость критического порога фотопериодической реакции от широты местообитания популяций у самок *Orius sauteri* на севере Японии (по: Ito, Nakata, 2000).

Температура +22°. Приведена линия регрессии и дополнительные данные (белый кружок; Kohno, 1997).

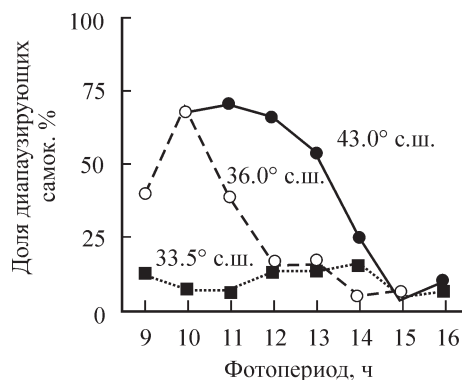


Рис. 10. Географическая изменчивость фотопериодической реакции у самок *Orius sauteri* в Японии (по: Shimizu, Kawasaki, 2001).

Популяции из г. Обихиро (43.0° с. ш., 143.2° в. д.), г. Цукуба (36.1° с. ш., 140.2° в. д.) и г. Кочи (33.5° с. ш., 133.5° в. д.). Температура +20°.

У клопов более северного происхождения переход от одного физиологического состояния к альтернативному в области критического фотопериода происходил даже при изменении длины дня в пределах одного часа. У южных популяций тенденция к формированию диапаузы постепенно снижалась. У самой южной популяции из Кочи (Япония; 33.5° с. ш.) ФПР не исчезала полностью, но количество диапаузирующих самок даже в типично короткодневных условиях 9—12 ч не превышало 10—12 %, в то же время отдельные самки диапаузировали и в длиннодневных режимах (рис. 10; Shimizu, Kawasaki, 2001). В целом географическая изменчивость ФПР у *O. sauteri* носит четко выраженный клинальный характер. Однако нельзя не отметить, что параметры ее у разных исследованных географических популяций по данным разных авторов сильно различаются (Kohno, 1998; Ito, Nakata, 2000; Shimizu, Kawasaki, 2001; Musolin, Ito, 2008), что, скорее всего, связано с некоторыми методическими различиями исследований.

Сезонный цикл видов с факультативной диапаузой и длиннодневной ФПР очень сходен. Осенью после сокращения длины дня до критического значения клопы формируют зимнюю диапаузу. Параметры ФПР обычно адаптированы к местным условиям обитания каждой локальной популяции. Так, критический фотопериод индукции диапаузы у *O. sauteri* из Саппоро (43.0° с. ш., 141.4° в. д.) при температуре +20° был немного короче 14 ч (Musolin, Ito, 2008). Такая длина дня наступает в регионе исследований в середине августа. Личинки, развивающиеся в этот период, накапливают короткодневные фотопериодические сигналы, и отрождающиеся имаго формируют диапаузу. Для развития полного поколения *O. sauteri* требуется примерно 300 град.-дн., а климатические условия Саппоро позволяют накопить около 480 град.-дн. (выше расчетного порога развития для этого вида +12.7°), поэтому в регионе вид дает только одно полное поколение. Развитие второго поколения возможно лишь у части популяции и/или только в необычно теплые годы (Musolin, Ito, 2008).

Популяция *O. sauteri* из более южных географических районов имеет ФПР с меньшим значением порога или со слабовыраженной реакцией, что мало влияет на выживание и даже может быть адаптивным в мягком кли-

мате. Диапауза в таких районах формируется значительно позже, после развития нескольких поколений (Kohno, 1997; Shimizu, Kawasaki, 2001).

При имагинальной диапаузе восприятие фотопериодических сигналов нередко начинается в средних личиночных возрастах и продолжается на стадии взрослого насекомого (Саулич, Волкович, 2004; по полужесткокрылым см.: Саулич, Мусолин, 2007б). Чувствительность имаго к длине дня позволяет изменять конечный фотопериодический ответ на альтернативный в зависимости от того, какой фотопериод действует именно на этой стадии. Поэтому осенью под воздействием короткого дня даже особи, детерминированные на активное развитие, постепенно прекращают яйцекладку и формируют диапаузу. Так происходит, например, у *O. insidiosus* (Ruberson et al., 1998). У *O. sauteri* и *O. minutus* имаго не реагируют на длину дня, а окончательный ответ определяется условиями, в которых развивались личинки (Ito, Nakata, 1998b). Именно эта особенность объясняет тот факт, что яйцекладущих самок этих двух видов иногда находят в природных условиях, когда длина дня уже заведомо меньше критической. Обнаруженное свойство имеет принципиальное значение, так как позволяет использовать в теплицах активных клопов, выращенных в длиннодневных условиях и продолжающих размножаться поздней осенью и зимой, несмотря на короткий день.

При полевых обследованиях было замечено, что осенью у *O. minutus* и *O. sauteri* встречаются и самки, и самцы, однако весной найти самцов не удавалось (Yasunaga, 1993; Ito, Nakata, 1998a). Такая особенность многих антокорид уже обсуждалась. Чтобы внести ясность в это несвойственное большинству насекомых явление, были проведены тщательные биохимические и физиологические исследования. Клопов выращивали в длинном и коротком днях, а затем сравнивали их выживаемость при низкой температуре 0 и +5° (Ito, Nakata, 1998a).

Все самки, выращенные в длиннодневных условиях и детерминированные на размножение, погибали в холоде примерно через месяц, тогда как 50 % диапаузирующих самок, выращенных в коротком дне, оставались живыми даже через 4 месяца (рис. 11). Самцы погибали при низкой температуре, так же быстро, как и недиапаузирующие самки независимо от фотопериодических условий предварительного содержания.

Содержание жиров (рис. 12) было значительно выше у диапаузирующих самок, выращенных в короткодневных условиях, чем у недиапаузирующих самок из длиннодневных условий. У самцов независимо от условий выращивания количество жиров оставалось на низком уровне, близком к таковому у недиапаузирующих самок.

Таким образом, самцы *O. sauteri* и *O. minutus* не способны диапаузировать и аккумулировать необходимые для зимовки энергетические запасы, поэтому они погибают еще в начале зимы (Ito, Nakata, 1998a). Спаривание происходит осенью. В отличие от других клопов, да и в целом насекомых, эти два вида ориусов активно спариваются в любых фотопериодических условиях (Ito, Nakata, 1998b). Перезимовывают только самки в состоянии зимней диапаузы с неразвитыми гонадами, но оплодотворенные осенью.

Сезонные адаптации насекомых разнообразны и не ограничены только зимней имагинальной диапаузой. Немало видов (включая полужесткокрылых) имеют специальные адаптации, позволяющие пережить неблагоприятные периоды в другие сезоны года (например, экстремально высокую температуру летом, сезонные засухи, наводнения, отсутствие пищи) и оптимизировать использование сезонных ресурсов среды обитания (по полужесткокрылым см.: Саулич, Мусолин, 2007а, б). Так, например, лабораторные эксперименты показали, что при температуре +20° личинки се-

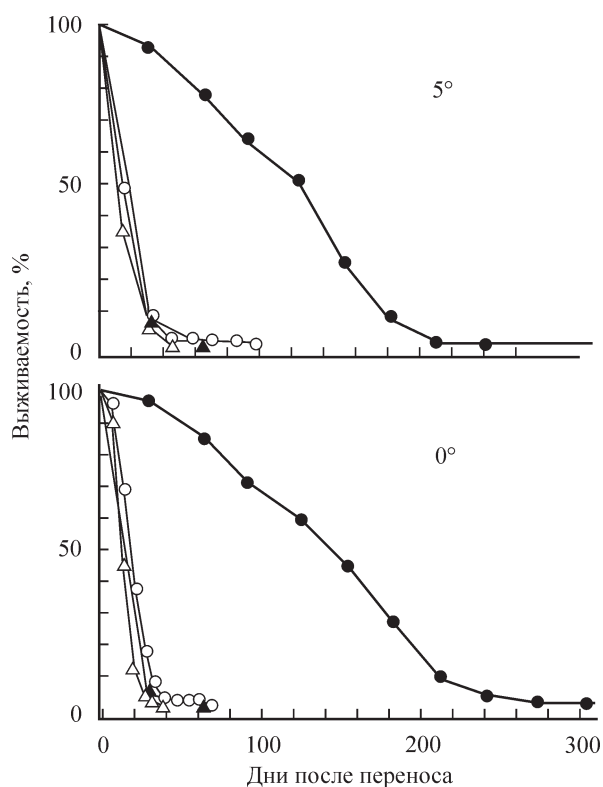


Рис. 11. Выживаемость *Orius sauteri* из г. Саппоро (Япония; 43.0° с. ш., 141.4° в. д.) при температуре 0 и +5° (по: Ito, Nakata, 1998a).

Личинок и затем имаго одну неделю содержали при +22° и указанной длине дня, затем переносили в 0 или +5°, соответственно, при той же длине дня. Черные кружки — самки, выращенные в коротком дне (11С : 13Т, ч); черные треугольники — самцы, выращенные в коротком дне; белые кружки — самки, выращенные в длинном дне (16С : 8Т, ч); белые треугольники — самцы, выращенные в длинном дне.

верных популяций *O. sauteri* и *O. minutus* развивались медленнее при фотопериоде 14С : 10Т, чем при более коротких или длинных фотопериодах. Ускорение личиночного развития в короткодневных условиях может иметь адаптивное значение: чем короче день осенью, тем раньше окрылятся личинки, и имаго получают больше шансов успеть спариться и подготовиться к зимовке. Кроме того, было показано, что скорость развития личинок менее зависима от температуры в короткодневных условиях, чем в длиннодневных, что также может иметь адаптивное значение осенью (Musolin, Ito, 2008). Но в целом экологическое значение таких адаптаций для относительно быстро развивающихся антокорид не так важно, как для видов с более продолжительными циклами развития.

*Orius strigicollis* (Porpius) распространен в центральной и юго-восточной частях Японии, на юге Китая, п-ове Корея, о. Тайвань (Yasunaga, 1997). Вид используется против *Thrips palmi*, *Frankliniella occidentalis* и многих других мелких членистоногих в открытом и защищенном грунтах (Song et al., 2001; Wang et al., 2001).

*O. strigicollis* дает различное число поколений в разных географических поясах. Как у многих других антокорид, имаго последнего в вегетационном сезоне поколения спариваются осенью, но самки, не начиная откладки яиц, уходят в зимнюю репродуктивную диапаузу, а самцы обычно погибают до зимовки или в течение ее.



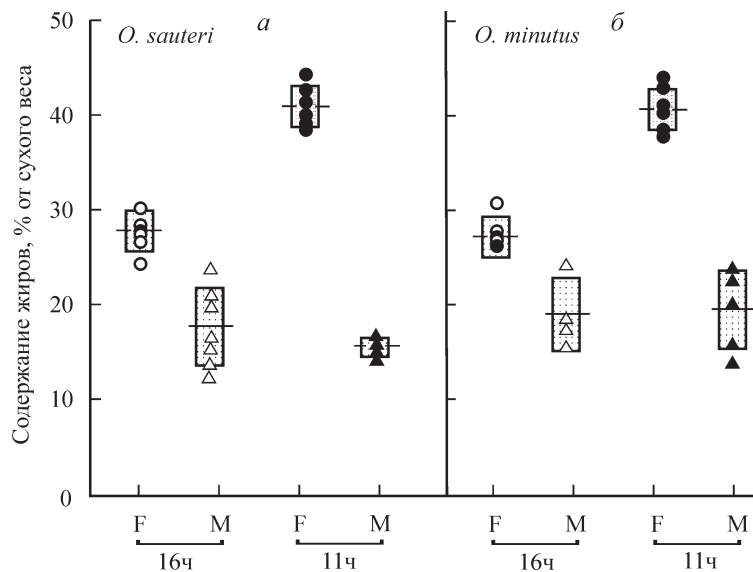


Рис. 12. Сравнительное содержание жиров у имаго *Orius sauteri* (а) и *O. minutus* (б) из г. Саппоро (Япония; 43.0° с. ш., 141.4° в. д.), выращенных в длинном и коротком днях при температуре +22° (по: Ito, Nakata, 1998a).

F — самки, M — самцы.

Зимняя репродуктивная диапауза индуцируется длиннодневной ФПР, параметры которой подвержены температурной изменчивости. У популяций, обитающих в центральной Японии (Цучиура, 36.1° с. ш., 140.2° в. д.), критический фотопериод в +20° близок к 13 ч света в сутки, в +24° — к 12.5 ч, а температура +28° в значительной степени подавляет индукцию диапаузы, и даже в коротком дне 10 ч диапаузироваало не более 50 % самок (рис. 13; Musolin et al., 2004).

Как показано на примерах с *O. sauteri* и *O. minutus* (рис. 8—10), географическая изменчивость ФПР обычно проявляется в подавлении индукции диапаузы у южных популяций как в длиннодневных, так и в короткодневных условиях. Это наблюдается и у *O. strigicollis*: у популяции с о. Окинава (26.0° с. ш., 128.0° в. д.) даже при самых диапаузогенных режимах 9 и 10 ч света в сутки доля диапаузирующих самок не превышала 20 % (см. рис. 5; Shimizu, Kawasaki, 2001). Аналогичные данные получены и для популяции из г. Кагосима (Япония; 31.7° с. ш., 130.7° в. д.; Kakimoto et al., 2003). В то же время сама индукция диапаузы оказалась возможной только при температуре не выше +20°; при +22° все самки были активными даже в короткодневных условиях (Furubayashi et al., 2003).

Приуроченность чувствительной к длине дня стадии развития у *O. strigicollis* установлена при исследовании популяции, обитающей в Южной Ко-

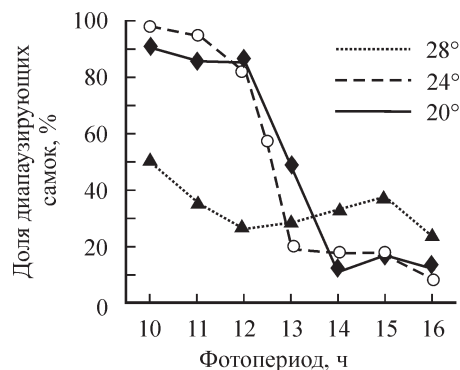


Рис. 13. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы у самок *Orius strigicollis* из г. Цучиура (Япония; 36.1° с. ш., 140.2° в. д.) при разных температурах (по: Musolin et al., 2004).

рее (37.3° с. ш., 127.0° в. д.; Cho et al., 2005). Для индукции диапаузы у всех особей в короткодневных условиях должны находиться как личинки, начиная с IV возраста, так и имаго (табл. 2, вариант 6). Воздействие короткого дня только на личинок V возраста и имаго (табл. 2, вариант 5) вызывало диапаузу только у части особей (72.7 %).

Температурные нормы развития *O. strigicollis* установлены для южной популяции из Кагосимы. Нижний температурный порог развития составил +10.0°, а сумма эффективных температур — 281.9 град.-дн. (Kakimoto et al., 2003). Полученные экспериментальные данные не противоречат возможности развития 8 поколений, указываемых для этого региона. В природных условиях диапауза формируется у особей, развивающихся в октябре—ноябре. Хотя температура воздуха еще достаточно высока и, согласно экспериментальным данным, должна подавлять индукцию диапаузы, до 70 % самок все же уходит в диапаузу в это время. По предположению авторов, не только абсолютное значение длины дня, но и ее сезонная динамика, вероятно, влияют на процесс формирования диапаузы у *O. strigicollis* (Furubayashi et al., 2003).

Как правило, количество поколений, ежегодно развивающихся в конкретной зоне, определяется необходимой суммой тепла и доступностью корма. По мере движения на север число поколений, завершаемых за вегетационный сезон, постепенно сокращается, и у границы обитания вид обычно развивается в одном поколении, т. е. популяция (или ее часть) становится (экзо- или эндогенно) моновольтинной. У *O. strigicollis*, однако, обнаружена необычная географическая изменчивость вольтинизма. У этого вида северная граница ареала определяется, по-видимому, минимальной температурой января (усредненный дневной минимум равен —1.0°) и количеством холодных дней с температурой ниже 0° (50 дней в течение зимы; Shimizu et al., 2001). В Цучиуре (Япония), где пролегает северная граница ареала вида и эти показатели близки к критическим, с апреля по сентябрь завершается не одно, а 4—5 перекрывающихся поколений (Musolin et al., 2004). Репродуктивная диапауза начинает формироваться у самок в первой половине сентября, когда природная длина дня сокращается до близкого к критическому значению ФПР (12.5—13 ч), а средняя температура воздуха опу-

Таблица 2

Чувствительность к длине дня различных стадий развития *Orius strigicollis*  
(по: Cho et al., 2005)

Вариант	Яйца	Личиночные возрасты					Имаго	Доля диапаузирующих самок, %
		I	II	III	IV	V		
1	<b>К</b>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	0.0
2	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	0.0
3	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	<i>Д</i>	45.5
4	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<b>К</b>	11.2
5	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	72.7
6	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	100.0
7	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	100.0
8	<i>Д</i>	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	100.0
9	<i>Д</i>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	<b>К</b>	100.0

Примечание. Популяция из Южной Кореи (37.3° с. ш., 127.0° в. д.). **К** — короткий день (8С : 16Т, ч), *Д* — длинный день (16С : 8Т, ч). Температура: +18°. Физиологическое состояние самок определяли на 20-й день после окрыления. *Полужирным шрифтом* выделены варианты, в которых доля диапаузирующих самок превышает 50 %.

скается до +20—24°. Таким образом, количество ежегодных поколений определяется не суммой доступного тепла, а температурными условиями зимовки. Севернее вид, вероятно, продвинуться не может, так как не способен пережить относительно холодные зимы. Исключения составляют только населенные пункты с более теплым климатом (эффект «теплого острова»; Shimizu et al., 2001).

*Orius insidiosus* (Say) распространен в Северной и Южной Америке (Herring, 1966). Обитает в самых разных естественных и антропогенных ландшафтах. В пищевой рацион этого хищника-полифага входит более двух десятков насекомых из разных отрядов, среди которых важнейшие вредители сельскохозяйственных культур, такие как *Thrips tabaci* Lind., *Trialeurodes vaporariorum* Westw., *Corythucha ciliata* (Say), *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), *Ostrinia nubilalis* Hbn., *Helicoverpa zea* Boddie, *Heliothis virescens* (F.) (Barber, 1939). В экспериментальных условиях показано, что при питании только пылью клена все показатели жизнедеятельности были сравнимы с таковыми при питании клопов животной пищей (Kiman, Yeagan, 1985).

*O. insidiosus* — наиболее часто используемый в биометодике вид хищных клопов, доступный для фермеров через коммерческую сеть в США и Европе. Он был интродуцирован в Европу для использования против трипса *F. occidentalis* в защищенном грунте (van den Meiracker, 1994). Возможно, этот хищник будет эффективен и против кружевницы *C. ciliata*, случайно завезенной из Северной Америки в Европу и ставшей серьезным вредителем декоративных деревьев — кленов и платанов (Horn et al., 1983).

Весной, в марте—апреле имаго *O. insidiosus* в большом количестве встречаются на цветущих травянистых растениях, где в изобилии находят подходящую для себя добычу. В начале июня численность клопов на диких растениях заметно снижается вследствие интенсивной миграции клопов на зацветающие в это время культурные растения — кукурузу, хлопчатник, сою и другие. Наиболее привлекательна цветущая кукуруза, на которой обитает множество служащих добычей насекомых. Кроме того, шелковистые кисти нитевидных рылец женских растений, расположенные в пазухах листьев кукурузы, предоставляют клопам и личинкам комфортные условия влажности и защиту, а мужские цветки обеспечивают пылью (Isenhour, Marston, 1981; Elkassabany et al., 1996). Фенологические сроки цветения предпочитаемых растений определяют не только нарастание численности *O. insidiosus* на полях, но и ее снижение, поскольку по мере прекращения их цветения клопы вновь возвращаются на дикие травянистые растения.

Зимуют имаго в состоянии репродуктивной диапаузы (Kingsley, Harrington, 1982; Ruberson et al., 1991). Самки перезимовывают успешнее, чем самцы, а в некоторых регионах и, вероятно, в более холодные зимы, смертность самцов достигает 100 %, поэтому весной природные популяции состоят в основном из оплодотворенных еще осенью самок (Elkassabany et al., 1996; Ruberson et al., 1998). Диапаузирующие самки не содержат развитых яиц, и их жировое тело гипертрофировано (см. фото: Ruberson et al., 1998).

В разных частях ареала *O. insidiosus* дает различное количество поколений: в штате Висконсин (США) — два (Kingsley, Harrington, 1982), в штате Вирджиния (США) возможно развитие 4 поколений, но обычно развивается 2—3 поколения (Barber, 1936).

На юге США (штат Арканзас) клопы после зимовки появляются в начале весны на клевере, вике, лютике и других ранцветущих травянистых растениях, где питаются трипсами, клопами-слепняками и другими мелкими насекомыми. На этих ранневесенних растениях проходит по крайней

мере одно поколение. Позже клопы распространяются на другие растения вслед не только за животной пищей, но и за цветущей растительностью. По мере исчезновения цветущей растительности сокращается и популяция хищника. Наконец, во второй половине октября при температуре, близкой к  $+20^{\circ}$ , и коротком осеннем дне они покидают растения и перелетают к местам зимовок в подстилке, под корой, где диапаузируют поодиночке (Elkassabany et al., 1996; Ruberson et al., 1998).

Наступление диапаузы у *O. insidiosus* регулируется длиной дня и температурой. ФПР длиннодневного типа. Почти все самки популяции из штата Арканзас ( $36.1^{\circ}$  с. ш.,  $94.3^{\circ}$  з. д.) формировали диапаузу в коротком дне 10 ч (рис. 14). При более длинном дне доля диапаузирующих самок снижалась, и при фотопериоде, превышающем 14 ч, все самки активно размножались. Критическая длина дня при  $+20^{\circ}$  — между 12 и 13 ч (Ruberson et al., 1991). В природных условиях в указанном регионе такая длина дня наступает примерно в середине октября. Действительно, полевые сборы показали, что к началу ноября все самки *O. insidiosus* были диапаузирующими (Elkassabany et al., 1996). Наибольшую чувствительность к длине дня проявляют личинки V возраста и имаго в первые дни после линьки (табл. 3). Воздействие короткого дня только на имагинальной стадии не достаточно для индукции диапаузы у всех самок (вариант 19; Ruberson et al., 2000).

У более южной популяции из штата Джорджия (США; примерно  $31.5^{\circ}$  с. ш.,  $83.5^{\circ}$  з. д.) порог ФПР при температуре  $+18^{\circ}$  был немного ниже — между 11 и 12 ч (van den Meiracker, 1994). Диапауза легко терминировалась при переносе имаго в длинный день и/или температуру  $+25^{\circ}$ . Уже через 2 недели после изменения условий содержания практически все самки начинали откладывать яйца, при этом эффект высокой температуры проявлялся быстрее, чем эффект длинного дня (рис. 15).

Длина дня влияла и на продолжительность преовипозиционного периода. Самки, выращенные в длинном дне (15С : 9Т, ч), начали яйцекладку в среднем через 6 дней после окрыления. В коротком дне только 2 самки из 46 были активными. В среднем они отложили яйца только на 17-й день.

Вероятно, *O. insidiosus* нуждается в пище во время зимовки. По крайней мере при умеренной температуре ( $+18^{\circ}$ ) смертность диапаузирующих има-

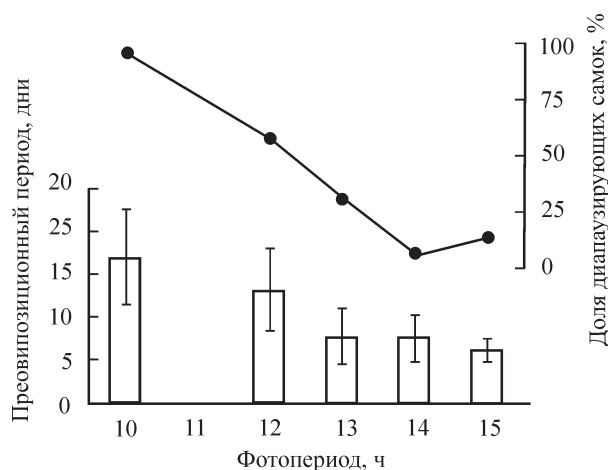


Рис. 14. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы (линия, верху) и длительность преовипозиционного периода (гистограмма, среднее  $\pm$  SE) у самок *Orius insidiosus* из штата Арканзас (США;  $36.1^{\circ}$  с. ш.,  $94.3^{\circ}$  з. д.) при  $+20^{\circ}$  (по: Ruberson et al., 1991).

Таблица 3

Чувствительность к длине дня различных стадий развития *Orius insidiosus*  
(по: Ruberson et al., 2000)

Вариант	Личиночные возрасты					Имаго			Доля диапаузирующих самок, %
	I	II	III	IV	V	дни 1—5-й	дни 6—14-й	с 14-го дня	
1	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	8.7
2	К	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	0.0
3	К	К	Д	Д	Д	Д	Д	Д	0.0
4	К	К	К	Д	Д	Д	Д	Д	0.0
5	К	К	К	К	Д	Д	Д	Д	8.3
6	К	К	К	К	К	Д	Д	Д	54.2
7	К	К	К	К	К	К	Д	Д	100.0
8	Д	К	К	К	К	К	К	К	100.0
9	Д	Д	К	К	К	Д	Д	Д	91.7
10	Д	Д	К	К	К	К	Д	Д	100.0
11	Д	Д	К	К	К	К	К	Д	100.0
12	Д	Д	К	К	К	К	К	К	100.0
13	Д	Д	Д	К	К	Д	Д	Д	90.9
14	Д	Д	Д	К	К	К	Д	Д	95.8
15	Д	Д	Д	К	К	К	К	Д	100.0
16	Д	Д	Д	Д	К	Д	Д	Д	52.6
17	Д	Д	Д	Д	К	К	Д	Д	82.4
18	Д	Д	Д	Д	К	К	К	Д	100.0
19	Д	Д	Д	Д	Д	К	К	К	54.4
20	К	К	К	К	К	К	К	К	100.0

Примечание. Популяция из штата Арканзас (36.1° с. ш., 94.3° з. д.); К — короткий день (10С : 14Т, ч), Д — длинный день (14С : 10Т, ч). Температура: +20°. Долю диапаузирующих самок определяли как отношение числа самок, приступивших к яйцекладке на 14-й день после окрыления или раньше, к общему количеству самок в варианте. *Полужирным шрифтом* выделены варианты, в которых доля диапаузирующих самок превышает 50 %.

го, не обеспеченных питанием, была такой же высокой, как и у недиапаузирующих имаго, также лишенных его (Ruberson et al., 1998).

*Orius tristicolor* (White) — вид, имеющий много общего с *O. insidiosus* как морфологически, так и биологически. Сходство этих двух видов настолько велико, что в начале прошлого века их рассматривали как цветковые формы одного вида (Parshley, 1919 — цит. по: Anderson, 1962a).

*O. tristicolor* распространен как в Северной, так и в Южной Америке (Lattin, 2000) и имеет поливольтинный сезонный цикл. В границах США вид может давать до 3—4 поколений (Anderson, 1962a). Как и у большинства антокорид, у *O. tristicolor* зимуют самки, оплодотворенные еще до зимовки; практически все самцы зимой погибают (Anderson, 1962a).

Наступление диапаузы у самок контролируется длиной дня (Gillespie, Quiring, 1993). На основе имеющихся данных можно судить о географической изменчивости ФПР *O. tristicolor*. В идентичных температурных условиях критический фотопериод у калифорнийской популяции (Дэвис, США; 38.5° с. ш., 121.8° з. д.) находился между 12 и 13 ч, тогда как у северной популяции (Агасис, Британская Колумбия, Канада; 49.2° с. ш., 121.8° з. д.) — между 14 и 16 ч (рис. 16).

В районе исследований в Канаде длина дня 15 ч без учета гражданских сумерек наступает в первой декаде августа, а с сумерками — в конце августа. Взрослые клопы, собранные в природе в начале августа, были репродуктивно активны и дали начало следующему поколению. Имаго



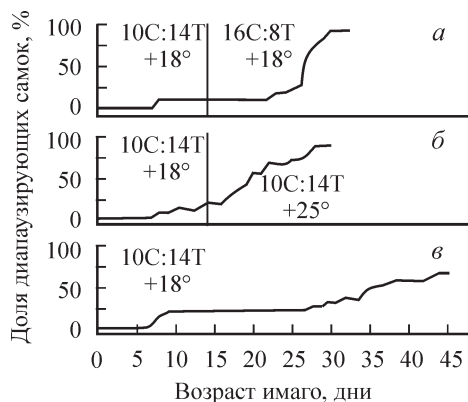


Рис. 15. Терминация диапаузы у самок *Orius insidiosus* из штата Джорджия (США; примерно 31.5° с. ш., 83.5° з. д.) (по: Van den Meiracker, 1994).

Диапауза индуцирована при фотопериоде 10С : 14Т, ч и +18°. Показана кумулятивная доля яйцекладущих самок (%) при: а — увеличении длины дня до 16С : 8Т, ч на 14-й день после окрыления; б — повышении температуры до +25° на 14-й день после окрыления; в — сохранении начальных условий.

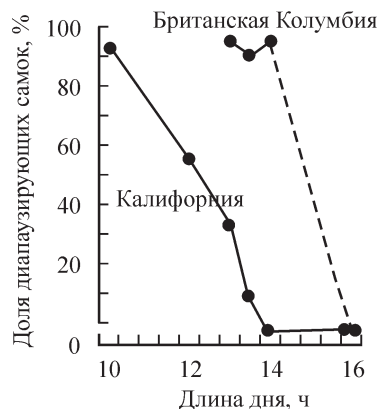


Рис. 16. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы у самок двух популяций *Orius tristicolor* из штата Калифорния (г. Дэвис, США; 38.5° с. ш., 121.8° з. д.) и из Британской Колумбии (г. Агасис, Канада; 49.2° с. ш., 121.8° з. д.) при суточном терморитме +25° (днем): +15° (ночью) (по: Gillespie, Quiring, 1993).

этого поколения окрылились в начале сентября и были диапазирующими: самки не содержали зрелых яиц и имели развитые жировые запасы. В Калифорнии в более теплом климате длина дня сокращается до пороговых значений позже (в конце сентября или в начале октября) и позволяет особям этой южной популяции значительно продлить репродуктивный сезон.

Параметры ФПР *O. tristicolor* из Калифорнии очень сильно различались в зависимости от температурных условий во время проведения экспериментов. Так, при суточном терморитме +25° (день) : +15° (ночь) порог ФПР был близок к 12 ч света в сутки (рис. 16; Gillespie, Quiring, 1993), а при постоянной температуре +18° даже при самом длинном из испытанных фотопериодов (16С : 8Т, ч) около 50 % самок не приступали к размножению (рис. 17; van den Meiracker, 1994). Это свидетельствует о том, что при постоянной относительно низкой температуре тенденция к формированию диапаузы выражена заметно сильнее, чем в терморитме, близком к природному суточному ритму температуры.

Сезонное развитие антокорид южного полушария исследовано очень слабо. Одним из немногих изученных видов является *Orius vicinus* Ribaut из Новой Зеландии, куда этот вид-полифаг был непреднамеренно интродуцирован из Европы в конце XX века. В г. Отаго (Новая Зеландия; 45.5° ю. ш., 169.0° в. д.) *O. vicinus* дает 2 поколения в год, хотя в очень теплые годы возможно частичное третье поколение (рис. 18). Клопы обычно активны с октября (весна в южном полушарии) до начала апреля

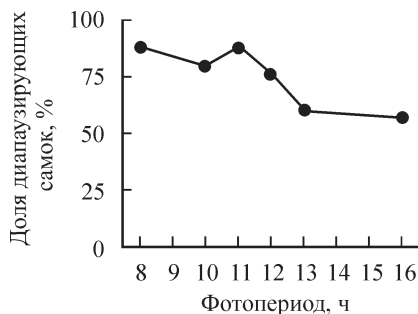


Рис. 17. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы у самок *Orius tristicolor* из штата Калифорния (США; 38.5° с. ш., 121.8° з. д.) при +18° (по: van den Meiracker, 1994).

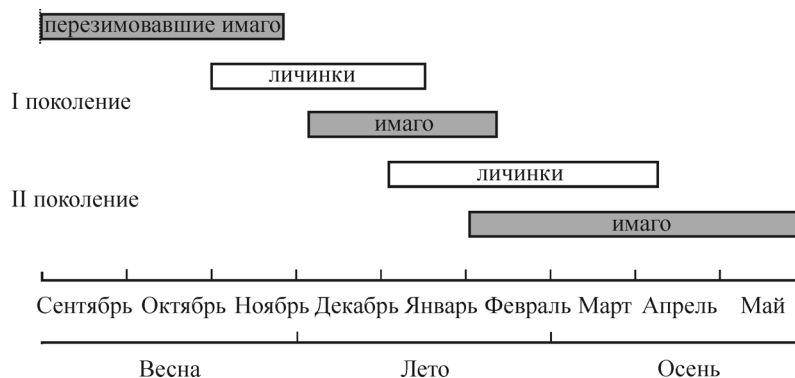


Рис. 18. Сезонный цикл *Orius vicinus* в г. Отаго (Новая Зеландия; 45.5° ю. ш., 169.0° в. д.) (по: Wearing, Attfield, 2002).

(осень), когда оплодотворенные самки, не приступая к откладке яиц, уходят на зимовку в подстилку или в расщелины коры деревьев, на которых они питались все лето (Wearing, Attfield, 2002).

Обитающий в неотропиках (в Колумбии, Мексике и Бразилии) *Orius thyesstes* Herring, вероятно, не впадает в диапаузу вообще (по крайней мере, в ответ на короткий день). В лабораторных экспериментах при +28° и различных короткодневных фотопериодах самки *O. thyesstes* из Лавраса (Бразилия; 21.2° ю. ш., 45.0° з. д.) откладывали яйца во всех условиях, и их репродуктивные параметры не различались в разных режимах (Carvalho et al., 2006). Примечательно, что и у *O. insidiosus* в этом регионе при +25° ФПР не обнаружена: самки размножались во всех короткодневных фотопериодах (Argolo et al., 2002; Silveira, Bueno, 2003). Видимо, климат юга Бразилии достаточно мягок и дает возможность этим ориусам пережить зиму в бездиапаузном состоянии.

В настоящее время в Японии проводятся активные исследования эффективности и экологической безопасности географического перемещения и применения в теплицах и открытом грунте бездиапаузных популяций и выведенных линий антокорид с заданными свойствами. По предварительным данным к ним можно отнести *Orius tantillus* и *Wollastoniella rotunda*.

*Orius tantillus* Motschulsky известен из тропиков и субтропиков Индии и Юго-Восточной Азии (Yasunaga, Miyamoto, 1993). Экспериментально исследована популяция вида из префектуры Окинава (Япония; 26.2° с. ш., 127.7° в. д.). Имаго, собранные в поле в середине теплой субтропической зимы, содержали зрелые яйца. Присутствие личинок в природной популяции в этот период года при достаточно низкой температуре +15.8° и коротком дне (около 10 ч света в сутки) также свидетельствует о том, что *O. tantillus* переживает зиму в активном состоянии. В лабораторных условиях, близких к природным зимой на Окинаве, самки не формировали диапаузу, а продолжали откладывать яйца. Наконец, имаго, выращенные в длинном (16 ч света в сутки) и коротком (10 ч) днях и при +25°, начинали яйцекладку одинаково быстро — в среднем через 2.9 и 2.5 дня соответственно (Nakashima, Hirose, 1997). Все это также свидетельствует об отсутствии диапаузы по крайней мере у этой южной популяции *O. tantillus*.

Входящий в небольшой род *Wollastoniella* Reuter (Orinae) *Wollastoniella rotunda* Yasunaga et Miyamoto является эффективным хищником *T. palmi* и впервые был описан из Таиланда (Yasunaga, Miyamoto,

1993). Согласно лабораторным и полевым исследованиям, у *W. rotunda* нет диапаузы (Shima, 1997 — цит. по: Nakashima et al., 2004), а нижний температурный порог развития преимагинальных стадий ниже среднесуточных температур, поддерживаемых в теплицах в зимний период. Это предполагает возможность использования хищника и в зимние месяцы в закрытом грунте (Shima, Hirose, 2002). Наблюдения, проведенные в теплицах на юге Японии (33.6° с. ш., 130.4° в. д.) с октября по март, показали, что за этот период успешно завершилось одно полное поколение *W. rotunda* и появились личинки второго поколения (популяция из Таиланда). При этом хищник проявил высокую эффективность против трипса (Nakashima et al., 2004).

Представители других родов антокорид исследованы значительно слабее, хотя циклы сезонного развития некоторых входящих в них видов могут быть необычными.

Ранее считалось, что у входящих в род *Temnostethus* Fieber (Anthocorinae) евразийских видов *Temnostethus gracilis* Horváth и *T. pusillus* (Herrich-Schaeffer) зимуют имаго. Однако вскрытие самок, собранных в июле—августе в Нидерландах и Франции, показало, что в каждой из 14 овариол всех самок содержалось только по одному яйцу, а не по несколько, как типично для репродуктивно активных самок антокорид. Эти яйца уже прошли первые стадии эмбриогенеза, но самки не приступили к яйцекладке осенью ни при каких комбинациях длины дня и температуры (Cobben, 1968). Высказано предположение, что у *T. gracilis* одновременно существуют 2 зимние диапаузы: 1) репродуктивная у самок, которые не откладывают зрелые яйца, и 2) эмбриональная у яиц, находящихся в овариолах самок. Не исключено, что весной оогенез возобновляется, и самки откладывают некоторое количество недиапаузирующих яиц в добавление к перезимовавшим яйцам. У *T. pusillus* ситуация была несколько иной: самки в сентябре содержали много зрелых яиц в овариолах, они откладывали яйца осенью, и эти яйца диапаузировали (Cobben, 1968; p. 295—296). Необходимы специальные исследования для прояснения сезонных циклов этих видов.

Представители рода *Tetrableps* Fieber (Anthocorinae) питаются тлями и хермесаами (Homoptera). *Tetrableps latipennis* Van Duzee дает, вероятно, 2 поколения в Британской Колумбии (Канада) и зимует на стадии имаго (Anderson, 1962a). *Tetrableps raoi* Ghauri поливольтинен в Индии, и у этого вида зимуют, вероятно, имаго (Часко, 1973). Однако *Tetrableps abdulghanii* Ghauri моновольтинен в Пакистане и зимует на стадии яйца. Активное развитие этого вида протекает с ранней весны до середины мая. В лабораторных условиях при комнатной температуре (+14.5—28.0°) личинки этого вида вылуплялись из яиц только после 307—310 дней инкубации, и искусственно терминировать продолжительную летне-зимнюю диапаузу авторам не удалось (Krishnaswamy, Yaseen, 1972). У распространенного в Китае и Индии *Tetrableps galchanoides* Ghauri, вероятно, зимуют личинки, а имаго окрыляются только в конце зимы или весной. Личинки этого вида успешно питались и развивались в лаборатории даже при такой низкой температуре, как +5 и +8° (McAvoy et al., 2007).

Представители рода *Lyctocoris* Hahn (Lyctocorinae) распространены преимущественно в Северном полушарии (Chu, 1969; Lattin, 2000). Они обитают в основном под корой деревьев и питаются мелкими членистоногими. *Lyctocoris campestris* (F.) был непреднамеренно интродуцирован из Европы на разные континенты, где адаптировался к обитанию в хранилищах зерна и продуктов, сельскохозяйственных и жилых постройках, гнездах птиц и млекопитающих. В естественных условиях в Англии вид,

вероятно, дает 2 поколения. Имаго второго поколения окрыляются в августе—сентябре (Southwood, Leston, 1959) и зимуют вместе с личинками V возраста под корой деревьев (Anderson, 1962a). Хотя были проведены учеты прилета клопов на светоловушку, тем не менее этих данных оказалось недостаточно для расшифровки структуры сезонного цикла вида в целом (Parajulee, Phillips, 1995). В зернохранилищах и других местообитаниях с более или менее постоянной температурой *L. campestris*, вероятно, имеет гомодинамное развитие, не проявляя выраженного сезонного покоя. Может развиваться при достаточно высоких температурах — по крайней мере до +30° (Parajulee, Phillips, 1992).

Сезонное развитие *Lyctocoris beneficus* (Hiura) подробно изучено в г. Сага (Япония; 33.3° с. ш., 130.0° в. д.). Этот вид питается многими мелкими членистоногими, и его рассматривают как потенциального агента биометода против стеблевой огневки *Chilo suppressalis* (Walker) (Chu, 1969). *L. beneficus* обитает на травах, в стогах соломы, в штабелях заготовленной древесины или собранных сельскохозяйственных растениях. Примечательно, что во многих из этих местообитаний температура часто значительно превышает температуру окружающей среды и может достигать +70—80°. Полевые наблюдения и простые эксперименты показали, что *L. beneficus* на юго-западе Японии развивается в трех поколениях и зимует на стадии имаго (рис. 19, а). Взрослые клопы появились на поверхности стогов сена в начале мая, и с середины мая самки содержали зрелые яйца (Chu, 1969). Репродуктивных самок находили даже в ноябре. В это время клопы концентрировались в центре стога, где было значитель-

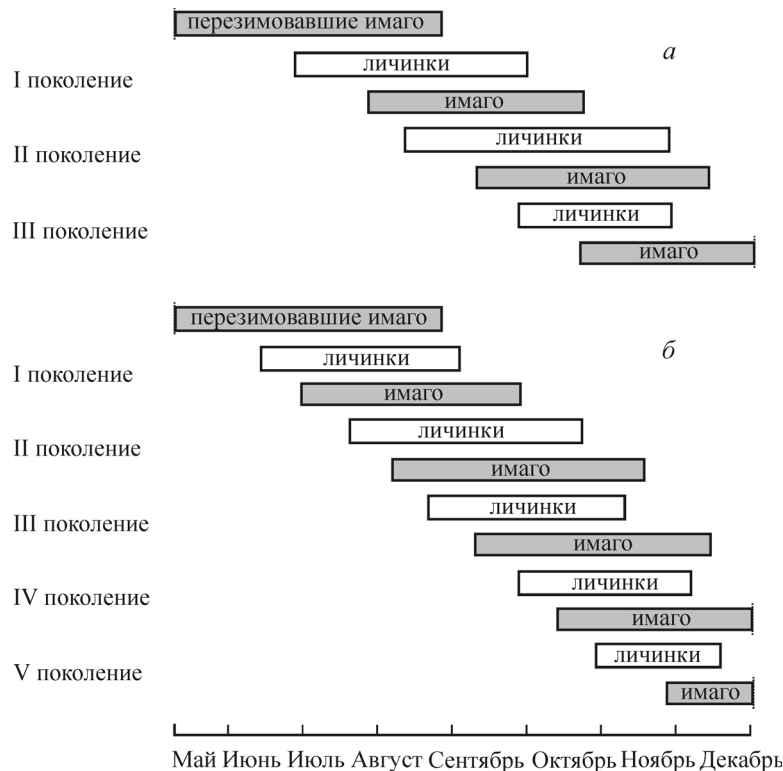


Рис. 19. Сезонные циклы *Lyctocoris beneficus* (а) и *Xylocoris galactinus* (= *X. hiurai*) (б) в г. Сага (Япония; 33.3° с. ш., 130.0° в. д.) (по: Chu, 1969).

но теплее, чем на его поверхности. Вероятно, в синантропных местообитаниях, где достаточно тепло и зимой, у этого вида нет выраженного периода сезонного покоя.

Представители рода *Xylocoris* Dufour (Lycocorinae) широко распространены, особенно в Северном полушарии (Lattin, 2000). Они обитают под корой деревьев или в прикорневой зоне растений и питаются мелкими членистоногими, особенно личинками чешуекрылых и жуков. У некоторых видов есть 2 крыловые формы: короткокрылая и длиннокрылая (Sands, 1957; Lattin, 2000). Наиболее широко распространенный и изученный вид — *Xylocoris flavipes* (Reuter) — привлекает внимание как многообещающий агент биометода против вредителей продуктов питания (Hodgson, Aveling, 1988). Его естественный ареал, вероятно, ограничен теплым климатическим поясом, но сейчас вид заселяет зернохранилища практически всеветно в зонах умеренного и тропического климата (Péricart, 1972, 1996; Lattin, 2000). *X. flavipes* способен развиваться при высоких температурах (до +35°), но оптимальными являются +29—31° (Arbogast, 1975; Abdel-Rahman et al., 1977; Russo et al., 2004). Именно такая температура характерна для зернохранилищ в течение летнего сезона. В природных условиях сезонное развитие и контролирующие его факторы, вероятно, не изучены, а в зернохранилищах вид развивается, скорее всего, гомодинамно.

*Xylocoris galactinus* (Fieber) распространен практически всеветно, чему, по всей видимости, способствовала транспортировка зараженных этим видом пищевых продуктов (Chu, 1969; Lattin, 2000). В естественных условиях он встречается на коре или под корой дубов и буков, в болотистых местах, в навозных кучах, стогах соломы, в синантропных экосистемах — в конюшнях и зернохранилищах (Hall, 1951; Chu, 1969). Для многих из диких и синантропных местообитаний *X. galactinus* характерна повышенная температура за счет процессов естественной ферментации или разложения. *X. galactinus* хорошо переносит температуры до +42°, но чувствителен к влажности (Southwood, Leston, 1959). Питается многими мелкими членистоногими и клещами (Chu, 1969). Сезонное развитие *X. galactinus* подробно изучено в г. Сага (Япония; 33.3° с. ш., 130.0° в. д.). Однако следует отметить, что, по мнению Кержнера и Элова (1976), в действительности в Японии распространен и был изучен в работе Чу (Chu, 1969) *Xylocoris hiurai* Kerzhner et Elov. Полевые наблюдения и эксперименты показали, что этот вид на юго-западе Японии может иметь ежегодно до 5 поколений и зимует на стадии имаго (рис. 19, б). Взрослые клопы появились на поверхности стога сена в конце апреля, и в это время самки уже содержали зрелые яйца (Chu, 1969). Репродуктивных самок находили даже в ноябре. В это время клопы концентрировались в центре стога, где было значительно теплее, чем на его поверхности. Вероятно, в синантропных местообитаниях с постоянно высокой температурой у этого вида (как и у *L. beneficus*) нет выраженного периода сезонного покоя.

*Xylocoris sordidus* (Reuter) распространен в Западном полушарии и тоже заселяет хранилища сельскохозяйственных продуктов. Биология и экология вида изучены слабо, но известно, что клопы предпочитают места с повышенной влажностью, их нижний порог развития лежит между +15 и +20°, а верхний — между +35 и +40° (Arbogast et al., 1983), что выше, чем у большинства изученных видов полужесткокрылых.

Личинок всех возрастов и имаго *Xylocoris cursitans* (Fallen) находили под корой разлагающихся деревьев в Англии ранней весной, что позволило предположить, что у этого вида нет ярко выраженной структуры сезонного цикла и гомодинамное развитие контролируется только температурой (Sands, 1957).



Аналогично личинок и имаго облигатного мирмткофила *Xylocoris formicetorum* (Boheman) находили в гнездах муравьев *Formica* sp. в Болгарии с апреля по ноябрь (Simov, 2002), что, возможно, тоже говорит о гомодинамности развития этого вида.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный обзор показывает, что для антокорид умеренного климата характерна зимовка на имагинальной стадии в состоянии репродуктивной диапаузы. Хотя это типично для полужесткокрылых в целом (на стадии имаго зимуют от 68.5 до 92.6 % видов клопов; Hertzfel, 1982; Ruberson et al., 1998; Саулич, Мусолин, 2007а), среди антокорид доля видов с имагинальной диапаузой значительно выше и в первую очередь — за счет Anthocorinae. Необычным исключением являются эмбриональная диапауза у *Tetraphleps Abdulghanii*, *Temnostethus pusillus* и *T. gracilis* (Anthocorinae) и гомодинамное развитие *Lyctocoris campestris* и нескольких видов рода *Xylocoris* (Lyctocorinae). Зимовка на имагинальной стадии обеспечивает максимальные возможности для выбора места зимовки (обычно это укромные микростации под корой деревьев, в прикорневой зоне растений). Редкой для полужесткокрылых особенностью антокорид (преимущественно в родах *Anthocoris* и *Orius*) являются спаривание осенью и зимовка оплодотворенных самок, тогда как самцы многих видов не способны успешно пережить зиму в умеренном климате. Для подавляющего большинства антокорид в умеренном климате характерен поливольтинный сезонный цикл (до 8 поколений в год у некоторых видов). К северу количество ежегодных поколений постепенно сокращается, обычно до одного. Все детально изученные виды имеют фотопериодически индуцируемую имагинальную диапаузу. Длиннодневная ФПР индукции диапаузы сильнее выражена у северных популяций, чем у южных, которые нередко практически не реагируют на длину дня, и тенденция к индукции диапаузы у них выражена очень слабо. Терминация имагинальной диапаузы изучена значительно слабее и у меньшего количества видов. Доступные данные свидетельствуют о том, что для терминации диапаузы необходима холодовая реактивация. В семействе редки случаи крылового полиморфизма. Ни для одного вида антокорид еще не было показано, что крыловой полиморфизм может быть сезонным и/или регулируется внешними экологическими факторами, как это характерно для многих других полужесткокрылых. Вероятно, не свойственны антокоридам и ярко выраженные сезонные миграции и агрегационное поведение, хотя некоторые виды и могут собираться небольшими группами для зимовки. Также у антокорид пока не найден пример летней диапаузы, за исключением продолжительной летне-зимней эмбриональной диапаузы у *Tetraphleps Abdulghanii* (Anthocorinae; Krishnaswamy, Yaseen, 1972). Не были описаны пока и случаи сезонного полиморфизма по окраске, за исключением указания на то, что вариации окраски имаго *Orius sauteri* (более светлые или темные надкрылья и ноги) могут быть связаны с температурными условиями (Yasunaga, 1997). Необычной для полужесткокрылых чертой сезонного развития некоторых антокорид может быть сезонная смена растений-хозяев, известная, например, у *Anthocoris nemorum* и *A. nemoralis*. Уровень изученности экологии и физиологии отдельных родов антокорид и представителей разных географических зон неравнозначен, при этом особенно слабо изучены тропические виды. Дальнейшее изучение антокорид, особенно сезонного развития и его регуляции, разработка методов массового разведения и регламентов длительного хранения клопов, несомненно, позволят оптимизировать



их широкое применение в современных технологиях в сельском и лесном хозяйстве.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке А. Х. Саулич Федеральной программой поддержки ведущих научных школ (проект № НШ-963.2008.4) и Благотворительного «Фонда Инессы»; Д. Л. Мусолина — программой передовых исследований 21-го века при Киотском университете, Япония (The 21st Century COE Program Innovative Food and Environmental Studies Pioneered by Entomomimetic Sciences at Kyoto University, Japan).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акрамовская Э. Г. К биологии некоторых хищных клопов Anthocoridae в условиях Араратской котловины Армении // Биол. журн. Армении. 1978. Т. 31, № 9. С. 959—964.
- Асанова Р. Б., Искаков Б. В. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Кайнар, 1977. 204 с.
- Богачев А. В. Хищники и паразиты, уничтожающие хлопковую совку // Тр. Крымск. ФАН СССР. Т. 2. 1951. С. 31—60.
- Ижевский С. С., Ахатов А. К. Защита тепличных и оранжерейных растений от вредителей (определение видов, методы выявления и учета, биология и морфология, вредоносность, борьба). Справочник. Москва: КМК Scientific Press Ltd. 1999. 399 с.
- Кержнер И. М., Элов Э. С. Полужесткокрылые рода *Xylocoris* Duf. из подрода *Proxycoris* Carayon (Heteroptera, Anthocoridae) фауны СССР и сопредельных стран // Энтомолог. обозр. 1976. Т. 55, вып. 2. С. 364—368.
- Киранова Д. М. Биология и хозяйственное значение хищного клопа *Orius albidipennis* Reut. // Тр. Среднеазиатск. гос. ун-та. 1954. Вып. 53. Биол. науки, кн. 17. С. 149—164.
- Коринек В. В. Фауна настоящих полужесткокрылых насекомых — Hemiptera-Heteroptera Хопёрского государственного заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Вып. 1. 1940. С. 174—218.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодическая регуляция сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) // Энтомолог. обозр. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 489—506.
- Сапрыкин А. А. Освоение природных ресурсов хищных клопов-антокорид для использования в биологической защите растений // Фитосанитарное обеспечение устойчивого развития агроэкосистем. Междунар. научно-практич. конф., Орёл, 2008. С. 286—288.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // Тр. Биол. НИИ СПбГУ (Стекольников А. А. [ред.]. Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды). 2007а. Т. 53. С. 25—106.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Сезонное развитие водных и околородных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2007б. 205 с.
- Челнокова Т. А. Биология хищного клопа *Orius niger* (Wolff) семейства Anthocoridae (Hemiptera-Heteroptera) в Среднем Поволжье // Науч. тр. Куйбышевск. гос. пед. ин-та. 1977. Т. 199. С. 81—87.
- Элов Э. С. Биология хищного клопа *Orius niger* // Изв. АН Тадж. ССР. Отдел Биол. науки. 1976. N 2. С. 37—44.
- Abdel-Rahman H. A., Shaumar N. F., Soliman Z. A., El-Agoze M. M. Biological studies on the anthocorid bug, *Xylocoris flavipes* (Reut.) // Bull. Soc. Ent. d'Egypte. 1977. N 61. P. 45—51.
- Anderson N. H. Anthocoridae of the Pacific Northwest with notes on distribution, life histories, and habits (Heteroptera) // Canad. Ent. 1962a. Vol. 94. P. 1325—1334.
- Anderson N. H. Bionomics of six species of *Anthocoris* (Heteroptera: Anthocoridae) in England // Trans. R. Ent. Soc. London. 1962b. Vol. 114, N 3. P. 67—95.
- Anderson N. H. Growth and fecundity of *Anthocoris* spp. reared on various prey (Heteroptera: Anthocoridae) // Ent. Exp. Appl. 1962c. Vol. 5. P. 40—52.
- Anderson N. H. Studies on overwintering of *Anthocoris* (Hem., Anthocoridae) // Ent. Mon. Mag. 1962d. Vol. 98, N 1. P. 13.
- Arbogast R. T. Population growth of *Xylocoris flavipes*: influence of temperature and humidity // Environ. Ent. 1975. Vol. 4, N 5. P. 825—831.
- Arbogast R. T., Flaherty B. R., Press J. W. Demography of the predaceous bug *Xylocoris sordidus* (Reuter) // Amer. Midland Naturalist. 1983. Vol. 109, N 2. P. 398—405.

- Argolo V. M., Bueno V. H. P., Silveira L. C. P. Influência do fotoperíodo na reprodução e longevidade de *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae) [Effect of photoperiod on reproduction and longevity of *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae)] // Neotrop. Ent. 2002. Vol. 31, N 2. P. 257—261.
- Atakan A. Associations between *Frankliniella* spp. and *Orius niger* populations in cotton // Phytoparasitica. 2006. Vol. 34, N 3. P. 221—234.
- Aukema B., Rieger C. Preface / B. Aukema a. C. Rieger (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. Vol. 2. Cimicomorpha I. Wageningen, The Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1996. P. 7.
- Austreng M. P., Sømme L. Fauna of predatory bugs (Heteroptera, Miridae and Anthocoridae) in Norwegian apple orchards // Fauna Norv. Ser. B. 1980. Vol. 27. P. 3—8.
- Bahşi Ş. Ü., Tunç İ. Development, survival and reproduction of *Orius niger* (Hemiptera: Anthocoridae) under different photoperiod and temperature regimes // Biocontrol Sci. Tech. 2008. Vol. 18, N 8. P. 767—778.
- Baniameri V., Soleiman-Nejadian E., Mohaghegh J. Life table and agedependent reproduction of the predatory bug *Orius niger* Wolff (Heteroptera: Anthocoridae) at three constant temperatures: a demographic analysis // Appl. Ent. Zool. 2005. Vol. 40, N 4. P. 545—550.
- Barber G. W. *Orius insidiosus* (Say), an important natural enemy of the corn ear worm // U. S. Dep. Agric. Tech. Bull. 1936. Vol. 504. P. 1—24.
- Beck S. D. Insect photoperiodism. 2nd ed. N. Y.: Acad. Press, 1980. 387 p.
- Blum B., Ehlers R., Haukeland-Salinas S., Hokkanen H., Jung K., Kuhlman U., Menzler-Hokkanen I., Ravensberg W., Strasser H., Warrior P., Wilson M. Biocontrol agents: safety and regulatory policy // BioControl. 2003. Vol. 48. P. 477—184.
- Bonnemaison L., Missonnier J. Le psylle du Poirier (*Psylla pyri* L.). Morphologie et biologie Méthodes de lutte // Ann. Epiphyt. 1956. Vol. 7, N 2. P. 263—331.
- Carayon J., Steffan J. R. Observations sur le régime alimentaire des *Orius* et particulièrement d'*Orius pallidicornis* (Reuter) (Heteroptera: Anthocoridae) // Cah. Nat. Bull. Nat. Parisiens. (N. s.). 1959. Vol. 15. P. 53—63.
- Carnero A., Pena M. A., Perez-Padron F., Garrido C., Hernandez G. M. Bionomics of *Orius albidipennis* and *Orius limbatus* // IOBC Bull. Integrated Control in Glasshouses. 1993. Vol. 16, N 2. P. 27—30.
- Carvalho A. R., Bueno V. H., Pedroso E. C., Kon L. I., Diniz A. J., Silva R. J. Influence of photoperiod on *Orius thyestes* Herring (Hemiptera: Anthocoridae) reproduction and longevity // Neotrop. Ent. 2006. Vol. 35, N 4. P. 489—492.
- Chacko J. Observations on some natural enemies of *Pineus* sp. (Hem.: Adelgidae) at Shillong (Meghalaya), India, with special reference to *Tetrupleps raoi* Ghauri (Hem.: Anthocoridae) // Commonwealth Instit. Biol. Control, Tech. Bull. 1973. N 16. P. 41—46.
- Cho J. R., Kim J. H., Lee M., Kim H. S. Induction and termination of the reproductive diapause in the minute pirate bug *Orius strigicollis* Poppius (Hemiptera: Anthocoridae) // J. Asia-Pacific Ent. 2005. Vol. 8, N 2. P. 167—174.
- Chu Y. On the bionomics of *Lyctocoris beneficus* (Hiura) and *Xylocoris galactinus* (Fieber) (Anthocoridae, Heteroptera) // J. Fac. Agric., Kyushu Univ. 1969. Vol. 15, N 1. P. 1—136.
- Chyzik R., Klein M., Ben-Dov Y. Overwintering biology of the predatory bug *Orius albidipennis* (Hemiptera: Anthocoridae) in Israel // Biocontrol Sci. Tech. 1995. Vol. 5, N 3. P. 287—296.
- Cobben R. H. Biotaxonomische Einzelheiten über Niederländische Wanzen (Hemiptera, Heteroptera) // Tijdschr. Ent. 1958. Bd. 101. S. 1—46.
- Cobben R. H. Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1968. 376 p.
- Collyer E. On the ecology of *Anthocoris nemorum* (L.) (Hemiptera — Heteroptera) // Proc. R. Ent. Soc. London. Ser. A. Gen. Ent. 1967. Vol. 42, N 7—9. P. 107—118.
- Elkassabany N., Ruberson J. R., Kring T. J. Seasonal distribution and overwintering of *Orius insidiosus* (Say) in Arkansas // J. Ent. Sci. 1996. Vol. 31, N 1. P. 76—88.
- Furubayashi Y., Kakimoto K., Noda T. Effect of temperature on reproductive diapause of *Orius strigicollis* (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) // Kyushu Plant Prot. Res. 2003. Vol. 49. P. 101—105. (In Japanese; with English summary).
- Gillespie D. R., Quiring D. M. J. Extending seasonal limits on biological control // IOBC/WPRS Bulletin. 1993. Vol. 16, N 2. P. 43—45.
- Glenister C. S. Predatory heteropterans in augmentative biological control: an industry perspective / Coll M., Ruberson J. R. (eds). Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control. Lanham, MD: Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, 1998. P. 199—208.
- Hall D. W. Observations on the distribution, habits and life history of the bug *Piezostethus galactinus* (Fieb.) (Hem., Anthocoridae) // Ent. Mon. Mag. 1951. Vol. 87. P. 45—52.
- Herard F., Cheng K. Ecology of *Anthocoris nemorum* (L.) (Het.: Anthocoridae) and evaluation of its potential effectiveness for biological control of pear psylla // Agronomie. 1985. Vol. 5, N 10. P. 855—863.

- Herring J. L. The genus *Orius* of the Western Hemisphere (Hemiptera: Anthocoridae) // Ann. Ent. Soc. Amer. 1966. Vol. 59. P. 1093—1109.
- Hertzel G. Zur Phänologie und Fortpflanzungsbiologie einheimischer Pentatomiden-Arten (Heteroptera) // Ent. Nachr. Ber. 1982. Bd 26, N 2. S. 69—72.
- Hill A. R. The biology of *Anthocoris nemorum* (L.) in Scotland (Hemiptera, Anthocoridae) // Trans. R. Ent. Soc. London. 1957. Vol. 109. P. 379—394.
- Hill A. R. The biology of *Anthocoris sarothamni* Douglas and Scott in Scotland (Hemiptera: Anthocoridae) // Trans. R. Ent. Soc. London. 1961. Vol. 113, N 3. P. 41—54.
- Hill A. R. The seasonal distribution of *Anthocoris* spp. (Hem., Cimicidae) in a deciduous wood in west Central Scotland // Ent. Mon. Mag. 1977. Vol. 113. P. 139—146.
- Hodek I. Termination of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) in the field // Ent. Exp. Appl. 1971. Vol. 14, N 2. P. 212—222.
- Hodgson C. J., Aveling C. Anthocoridae // Minks A. K., Harrewijn P. (eds). Aphids: their biology, natural enemies and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier, 1988. P. 279—292.
- Hodgson C. J., Mustafa M. T. Aspects of chemical and biological control of *Psylla pyricola* Förster in England // SROP/WPRS Bulletin (Colloquium on the integrated control of pear psyllids). 1984. Vol. 7, N 5. P. 330—353.
- Honek A., Hodek I. A diapause of *Chrysopa carnea* (Chrysopidae, Neuroptera) females in the field // Věstn. Čs. Spol. Zool. 1973. Vol. 37. S. 95—100.
- Horn K. F., Farrier M. H., Wright C. G. Some mortality factors affecting eggs of the Sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) // Ann. Ent. Soc. Amer. 1983. Vol. 76. P. 262—265.
- Horton D. R., Lewis T. M., Broers D. A. Ecological and geographic range expansion of the introduced predator *Anthocoris nemoralis* (Heteroptera: Anthocoridae) in North America: potential for nontarget effects? // Amer. Ent. 2004. Vol. 50, N 1. P. 18—30.
- Horton D. R., Lewis T. M., Hinojosa T., Broers D. A. Photoperiod and reproductive diapause in the predatory bugs *Anthocoris tomentosus*, *A. antevolens*, and *Deraeocoris brevis* (Heteroptera: Anthocoridae, Miridae) with information on overwintering sex ratios // Ann. Ent. Soc. Amer. 1998. Vol. 91, N 1. P. 81—86.
- Isenhour D. J., Marston N. L. Seasonal cycles of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) in Missouri soybeans // J. Kansas Ent. Soc. 1981. Vol. 54, N 1. P. 129—142.
- Ito K., Nakata T. Diapause and survival in winter in two species of predatory bug, *Orius sauteri* and *O. minutus* // Ent. Exp. Appl. 1998a. Vol. 89. P. 271—276.
- Ito K., Nakata T. Effect of photoperiod on reproductive diapause in the predatory bugs, *Orius sauteri* (Poppius) and *O. minutus* (Linnaeus) (Heteroptera: Anthocoridae) // Appl. Ent. Zool. 1998b. Vol. 33, N 1. P. 115—120.
- Ito K., Nakata T. Geographical variation of photoperiodic response in the females of a predatory bug, *Orius sauteri* (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) from northern Japan // Appl. Ent. Zool. 2000. Vol. 35, N 1. P. 101—105.
- Kakimoto K., Hinomoto N., Noda T. Responses of three *Orius* species collected in Kagoshima to different rearing temperatures and photoperiods // Jpn. J. Appl. Ent. Zool. 2003. Vol. 47. P. 19—28.
- Kim J.-H., Lee G.-S., Kim Y.-H., Yoo J.-K. Species composition of *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae) and their seasonal occurrence on several plants in Korea // Korean J. Appl. Ent. 2001. Vol. 40, N 3. P. 211—217.
- Kimman Z. B., Yeargan K. V. Development and reproduction of the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) reared on diets of selected plant material and arthropod prey // Ann. Ent. Soc. Amer. 1985. Vol. 78. P. 464—467.
- Kingsley P. C., Harrington B. J. Factors influencing termination of reproductive diapause in *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) // Environ. Ent. 1982. Vol. 11. P. 461—462.
- Kobayashi T., Osakabe Mh. Pre-winter copulation enhances overwintering success of *Orius* females (Heteroptera: Anthocoridae) // Appl. Ent. Zool. 2009. Vol. 44, N 1. P. 47—52.
- Kohn K. Photoperiodic effect on incidence of reproductive diapause in *Orius sauteri* and *O. minutus* (Heteroptera, Anthocoridae) // Appl. Ent. Zool. 1997. Vol. 32, N 4. P. 644—648.
- Kohn K. Thermal effects on reproductive diapause induction in *Orius sauteri* (Heteroptera: Anthocoridae) // Appl. Ent. Zool. 1998. Vol. 33, N 4. P. 487—490.
- Košťál V. Eco-physiological phases of insect diapause // J. Insect Physiol. 2006. Vol. 52. P. 113—127.
- Krishnaswamy S., Yaseen M. I. Hemiptera: Anthocoridae / Rao V. P., Ghani M. A. (eds). Studies on predators of Adelges spp. in the Himalayas. Misc. Publ. Commonw. Inst. Biol. Control. 1972. N 3. P. 4—14.
- Lattin J. D. Bionomics of the Anthocoridae // Ann. Rev. Ent. 1999. Vol. 44. P. 207—231.
- Lattin J. D. Minute pirate bugs (Anthocoridae) / Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds). Heteroptera of economic importance. Boca Raton: CRC Press, 2000. P. 607—637.
- Lattin J. D., Asquith A., Booth S. *Orius minutus* (Linnaeus) in North America (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae) // J. New York Ent. Soc. 1989. Vol. 97. P. 409—416.
- Lukouressis D. P., Perdakis D. C. The phenology and abundance of certain species of *Orius* (Hemiptera: Anthocoridae) that occur in Greece // Israel J. Ent. 1997. Vol. 31. P. 47—54.

- McAvoy T. J., Zilahi-Balogh G. M. G., Salom S. M., Kok L. T., Guoliang Z. Development and feeding of *Tetranychus galchanoides*, a predator of the hemlock woolly adelgid // *Biol. Control*. 2007. Vol. 52. P. 339—350.
- Musolin D. L., Ito K. Photoperiodic and temperature control of nymphal development and induction of reproductive diapause in two predatory Orius bugs: interspecific and geographic differences // *Physiol. Ent.* 2008. Vol. 33, N 4. P. 291—301.
- Musolin D. L., Tsytsulina K., Ito K. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control // *Biol. Control*. 2004. Vol. 31. P. 91—98.
- Nagai K. Integrated control of Thrips palmi Karny on eggplants in open field with *Orius sauteri* (Poppus) // *IOBC Bull.* 1993. Vol. 16, N 2. P. 117—120.
- Nakashima Y., Hirose Y. Winter reproduction and photoperiodic effects on diapause induction of *Orius tantillus* (Motschulsky) (Heteroptera: Anthocoridae), a predator of Thrips palmi // *Appl. Ent. Zool.* 1997. Vol. 32, N 2. P. 403—405.
- Nakashima Y., Uefune M., Tagashira E., Maeda S., Shima K., Nagai K., Hirose Y., Takagi M. Cage evaluation of augmentative biological control of Thrips palmi with *Wollastoniella rotunda* in winter greenhouses // *Ent. Exp. Appl.* 2004. Vol. 110. P. 73—77.
- Niemczyk E. *Orius minutus* (L.) (Heteroptera, Anthocoridae): the occurrence in apple orchards, biology and effect of different food on the development // *Bull. Ent. Pologne*. 1978. Vol. 48. P. 203—209.
- Parajulee M. N., Phillips T. W. Laboratory rearing and field observations of *Lycotocoris campestris* (Heteroptera: Anthocoridae), a predator of stored-product insects // *Anna. Ent. Soc. Amer.* 1992. Vol. 85, N 6. P. 736—743.
- Parajulee M. N., Phillips T. W. Seasonal abundance and spatial patterns of the predator *Lycotocoris campestris* in stored corn // *Ent. Exp. Appl.* 1995. Vol. 75, N 1. P. 33—42.
- Parker N. J. B. An investigation of reproductive diapause in two British populations of *Anthocoris nemorum* (Hemiptera: Anthocoridae) // *J. Ent. (A)*. 1975. Vol. 49, N 2. P. 173—178.
- Parker N. J. B. A method for mass rearing the aphid predator *Anthocoris nemorum* // *Ann. Appl. Biol.* 1981. Vol. 99. P. 217—223.
- Parker N. J. B. Biology and bionomics in Scotland of *Anthocoris gallarum-ulmi* // *Ecol. Ent.* 1984. Vol. 9. P. 55—67.
- Parshley H. M. On some Hemiptera from Western Canada // *Univ. Michigan, Occas. Papers Mus. Zool.* 1919. Vol. 71. 355 p.
- Péricart J. Hémiptères, Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest Paléarctique. // *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen*. N 7. Paris, 1972. 402 p.
- Péricart J. Family Anthocoridae Fieber, 1836 — flower bugs, minute pirate bugs / Aukema B., Rieger C. (eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region*. Vol. 2. Cimicomorpha I. Wageningen, The Netherlands: The Netherlands Entomological Society. 1996. P. 108—140.
- Ramakers P. M. J. Possibilities for biological control of Thrips tabaci Lind. (Thysanoptera: Thripidae) in glasshouse // *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*. 1978. Vol. 43. P. 463—469.
- Ruberson J. R., Bush L., Kring T. J. Photoperiodic effect on diapause induction and development in the predator *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) // *Environ. Ent.* 1991. Vol. 20. P. 786—789.
- Ruberson J. R., Kring T. J., Elkassabany N. Overwintering and the diapause syndrome of predatory Heteroptera / Coll M., Ruberson J. R. (eds). *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control*. Lanham, MD: Thomas Say Publications in Entomology, Ent. Soc. Amer., 1998. P. 49—69.
- Ruberson J. R., Shen Y. J., Kring T. J. Photoperiodic sensitivity and diapause in the predator *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 2000. Vol. 93, N 5. P. 1123—1130.
- Russo A., Cocuzza G. E., Vasta M. C. Life tables of *Xylocoris flavipes* (Hemiptera: Anthocoridae) feeding on *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) // *J. Stored Products Res.* 2004. Vol. 40. N 1. P. 103—112.
- Ruth J., Dwumfour E. F. Laboruntersuchungen zur Eignung einiger Blattlausarten als Beute der räuberischen Blumenwanze *Anthocoris gallarum-ulmi* (DeG.) (Het., Anthocoridae) // *J. Appl. Ent.* 1989. Vol. 108, N 4. P. 321—327.
- Sands W. A. The immature stages of some British Anthocoridae (Hemiptera) // *Trans. R. Ent. Soc. London*. 1957. Vol. 109, N 10. P. 295—310.
- Schuh R. T., Slater J. A. *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): Classification and natural history*. Ithaca: Cornell University Press, 1995. 338 p.
- Shima K. An ecological study on the predator, *Wollastoniella rotunda* (Heteroptera: Anthocoridae) with special reference to its effectiveness as a possible control agent of Thrips palmi (Thysanoptera: Thripidae) in glasshouse in Japan during the winter. Kyushu: MSc Thesis, Kyushu University, 1997. 47 p.
- Shima K., Hirose Y. Effect of temperature on development and survival of *Wollastoniella rotunda* (Heteroptera: Anthocoridae), a predator of Thrips palmi (Thysanoptera: Thripidae) // *Appl. Ent. Zool.* 2002. Vol. 37. P. 405—408.

- Shimizu T., Kawasaki K. Geographic variability in diapause response of Japanese Orius species // Ent. Exp. Appl. 2001. Vol. 98. P. 303—316.
- Shimizu T., Kawasaki K., Hinomoto N. Factors limiting the northern distribution in Orius strigicollis (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) // Jap. J. Ent. 2001. Vol. 4, N 4. P. 129—141. (In Japanese, with English summary).
- Silveira L. C. P., Bueno V. H. P. Orius insidiosus (Say) (Heteroptera: Anthocoridae): sensibilidade ao fotoperíodo e diapause reprodutiva? // Revista Brasileira Ent. 2003. Vol. 47, N 4. P. 631—635.
- Simberloff D., Stiling P. How risky is biological control? // Ecology. 1996. Vol. 77, N 7. P. 1965—1974.
- Simov N. Distribution of Xylocoris formicetorum (Boheman, 1844) (Heteroptera: Anthocoridae) in Bulgaria // Acta Zool. Bulg. 2002. Vol. 54, N 2. P. 55—58.
- Song J.-H., Kang S.-H., Lee K.-S., Han W.-T. Effect of minute pirate bug, Orius strigicollis (Hemiptera: Anthocoridae) on control of thrips on hot pepper in greenhouse // Korean J. Appl. Ent. 2001. Vol. 40, N 3. P. 253—258. (In Korean, with English summary).
- Southwood T. R. E., Leston D. Land and water bugs of the British Isles. London: Frederick Warne and Co., 1959. 436 p.
- Southwood T. R. E., Scudder G. G. E. Larvae and biology of Anthocoris and other nettle bugs // Ent. Mon. Mag. 1956. Vol. 92. P. 313—325.
- Štys P., Davidová-Vilímová J. Unusual numbers of instars in Heteroptera: a review // Acta Ent. Bohemoslov. 1989. Vol. 86. P. 1—32.
- Thontadarya T. S., Rao K. J. Biology of Orius maxidentex Ghauri (Hemiptera: Anthocoridae), a predator of the sorghum earhead midge, Contarinia sorghicola (Coquillett) // Mysore J. Agricult. Sci. 1987. Vol. 21, N 1. P. 27—31.
- Tonks N. V. Annotated list of insects and mites collected on brambles in the lower Frazer Valley, British Columbia // Proc. Ent. Soc. British Columbia. 1953. Vol. 49. P. 27—28.
- van de Veire V., Degheele D. Biological control of the western flower thrips, Frankliniella occidentalis (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae), in glasshouse sweet peppers with Orius spp. (Hemiptera: Anthocoridae). A comparative study between O. niger (Wolff) and O. insidiosus (Say) // Biocontrol Sci. Tech. 1992. Vol. 2. P. 281—283.
- van den Meiracker R. A. F. Induction and termination of diapause in Orius predatory bugs // Ent. Exp. Appl. 1994. Vol. 73. P. 127—137.
- van Lenteren J. C. Benefits and risks of introducing exotic macro-biological control agents in Europe // Bulletin OEPP / EPPO Bulletin. 1997. Vol. 27. P. 15—27.
- van Lenteren J. C., Babendreier D., Bigler F., Burgio G., Hokkanen H. M. T., Kuske S., Loomans A. J. M., Menzler-Hokkanen I., Rijn P. C. J., van Thomas M. B., Tomassini M. C., Zeng Q. Q. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control // Biol. Control. 2003. Vol. 48. P. 3—38.
- van Lenteren J. C., Bale J., Bigler F., Hokkanen H. M. T., Loomans A. J. M. Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests // Ann. Rev. Ent. 2006. Vol. 51. P. 609—634.
- van Lenteren J. C., Roskam M. M., Timmer R. Commercial mass production and pricing of organisms for biological control of pests in Europe // Biol. Control. 1997. Vol. 10. P. 143—149.
- Von Lauenstein G. Untersuchungen zu Fruchtbarkeit und Eiablage der räuberischen Blumenwanze Anthocoris nemorum L. (Hem.: Heteroptera) // Z. Angew. Ent. 1977. Bd. 83. S. 355—363.
- Wagner E. Die europäischen Arten der Gattung Orius Wolff (Hem. Het. Anthocoridae) // Notulae Ent. 1952. Vol. 32. P. 22—59.
- Wang C.-L., Lee P.-C., Wu Y.-J. Field augmentation of Orius strigicollis (Heteroptera: Anthocoridae) for the control of thrips in Taiwan // Food and Fertilizer Technology Center, Taipei, ROC, Exten. Bull. 2001. Vol. 500. P. 1—9.
- Wearing C. H., Attfield B. Phenology of the predatory bugs Orius vicinus (Heteroptera: Anthocoridae) and Sejanus albispinata (Heteroptera: Miridae) in Otago, New Zealand, apple orchards // Biocontrol Sci. Tech. 2002. Vol. 12, N 4. P. 481—492.
- Yano E. Biology of Orius sauteri (Poppius) and its potential as a biocontrol agent for Thrips palmi Karny // IOBC/WPRS Bull. 1996. Vol. 19. P. 203—206.
- Yano E. Recent development of biological control and IPM in greenhouses in Japan // J. Asia-Pacific Ent. 2004. Vol. 7. P. 5—11.
- Yasunaga T. A taxonomic study of the subgenus Heterorius Wagner of the genus Orius Wolff from Japan (Heteroptera, Anthocoridae) // Jpn. J. Ent. 1993. Vol. 61, N 1. P. 11—22.
- Yasunaga T. The flower bug genus Orius Wolff (Heteroptera: Anthocoridae) from Japan and Taiwan. Part II // Appl. Ent. Zool. 1997. Vol. 32. P. 379—386.
- Yasunaga T., Miyamoto S. Three anthocorid species (Heteroptera: Anthocoridae), predators of Thrips palmi (Thysanoptera) in eggplant gardens of Thailand // Appl. Ent. Zool. 1993. Vol. 28. P. 227—232.

Санкт-Петербургский государственный университет,  
Санкт-Петербург; Киотский университет,  
Киото, Япония.

Поступила 22 XII 2008



#### SUMMARY

Seasonal development and ecology of Anthocoridae are reviewed. Most of 500—600 species in the family are predacious or zoo-phytophagous, and a few other species are exclusively phytophagous or myrmecophilous. Some anthocorids are (and many others can potentially be) used as biological control agents in the Integrated Pest Management (IPM). Overwintering at the adult stage is typical for anthocorids from the temperate zone (especially for the subfamily Anthocorinae). The known exceptions are an egg diapause in *Tetraphleps Abdulghanii*, *Temnostethus pusillus* and *T. gracilis* (Anthocorinae), and continuous development through all seasons (a homodynamic seasonal cycle) in *Lyctocoris campestris* and some species of *Xylocoris* (Lyctocorinae). In a number of species, especially in *Anthocoris* and *Orius*, copulation occurs before overwintering and only females can survive winter, a feature very unusual for Heteroptera and insects in general. Many anthocorid species are multivoltine in the temperate zone producing several (in some cases eight) generations annually. Towards the north, the number of annual generations typically decreases to one. Seasonal development of multivoltine species is chiefly controlled by day-length and temperature. All temperate zone multivoltine anthocorids studied to date have photoperiodic response of a long-day type: females are reproductive under the long-day conditions, but enter diapause under the short-day conditions. Towards the south, the photoperiodic response is gradually becoming weaker: some populations do not enter diapause even under the short-day conditions, especially at higher temperatures. Termination of diapause is poorly understood in anthocorids, but a number of species require a low-temperature treatment for a few weeks prior to the start of oviposition. Alary and colour polymorphisms are rare in the family, and they have never been shown to be seasonal or environmentally controlled. Well pronounced seasonal migrations and aggregation behaviour also have never been reported in Anthocoridae. Summer diapause appears to be very unusual for the family as it has been reported only in *Tetraphleps Abdulghanii*. Seasonal change of host plants known in some populations of *Anthocoris nemorum* and *A. nemoralis* is also a seasonal adaptation unusual for Heteroptera. Seasonality of tropical and subtropical species is poorly studied, but anthocorids developing without winter diapause are considered promising agents for the biological control of pest arthropods. Further studies of ecophysiology of Anthocoridae will optimize application and mass rearing of these predators in IPM programmes.