

Sexual dimorphism of brown marmorated stink bug

Spolni dimorfizam smeđe mramoraste stjenice

Ivana PAJAČ ŽIVKOVIĆ¹ (✉), Jasmina MULAMEHMEDOVIĆ¹, Bastian GÖLDEL², Darija LEMIĆ¹

¹ University of Zagreb, Faculty of Agriculture, Department of Agricultural Zoology, Svetošimunska 25, 10000 Zagreb, Croatia

² National Research Institute for Agriculture, Food and the Environment (France) – INRAE, 147 University Street, 75338 Paris Cedex 07, France

✉ Corresponding author: ipajac@agr.hr

Received: June 10, 2021; accepted: October 6, 2021

ABSTRACT

The brown marmorated stink bug is a relatively new member of the Croatian entomofauna, whose biology and ecology are still being researched. The species is known for its polyphagy and is invasive, as evidenced by damage to field, vegetable, and fruit crops around the world. The aim of this study was to determine the sexual dimorphism of *Halyomorpha halys* based on phenotypic characters on the dorsal and ventral sides of the body. Sixty individuals of each sex were isolated. Each individual was photographed from the dorsal and ventral sides using a digital camera, then the forewing and hindwing pairs were removed, mounted on microscope slides, and photographed. Photographs of the dorsal side of the body were used to measure the values of body length, pronotum width, body surface area, and the surfaces of the forewing and hindwing pairs. Differences on the ventral side of the body were determined by visual inspection. The results of the study showed that males and females differed statistically in all measurements and that the species exhibited female-biased sexual size dimorphism. These traits (larger and more powerful physique and especially wings) make females the more suitable sex for migratory flight and thus responsible for the rapid expansion of the population into new areas. Differences between the sexes have also been noted in coloration on the ventral side of the body. The red pigmentation of the sternum was much more pronounced in males than in females, further confirming the sexual dimorphism of the species in body coloration.

Keywords: *Halyomorpha halys* Stål, 1855, invasive pest, sexual size dimorphism, phenotype

SAŽETAK

Smeđa mramorasta stjenica relativno je novi član Hrvatske entomofaune čija se biologija i ekologija još uvijek istražuje. Vrsta je poznata po polifagnosti, a zabilježena štetnost u uzgoju ratarskih, povrtlarskih te voćnih vrsta diljem svijeta dokaz je njezine invazivnosti. Cilj istraživanja bio je utvrditi spolni dimorfizam vrste *Halyomorpha halys* na temelju fenotipskih karakteristika s dorzalne i ventralne strane tijela. Od svakog spola izdvojeno je 60 primjeraka stjenice. Svaka jedinka fotografirana je digitalnom kamerom s dorzalne i ventralne strane tijela, a zatim su im uklonjeni, preparirani i fotografirani prednji i stražnji par krila. Na temelju fotografija dorzalne strane tijela mjerene su vrijednosti duljine tijela, širine pronotuma, površine tijela te površine prednjeg i stražnjeg para krila. Razlike na ventralnoj strani tijela utvrđivane su vizualnim pregledom. Rezultati istraživanja pokazali su da se mužjaci i ženke značajno razlikuju u svim mjenim vrijednostima, a spolni dimorfizam u veličini tijela kretao se u korist ženki. Navedene karakteristike (veća i snažnija građa tijela a posebice krila) čine ženke pogodnijim spolom za migratorne letove a time i odgovornim za brzo širenje populacije na nova područja. Razlike između spolova zabilježene su i u obojenosti s ventralne strane tijela. Kod mužjaka je crvena pigmentacija sternuma bila značajno više izražena u odnosu na ženke što je dodatna potvrda spolnog dimorfizma vrste u obojenosti tijela.

Ključne riječi: *Halyomorpha halys* Stål, 1855, invazivni štetnik, spolni dimorfizam, fenotip

DETAILED ABSTRACT

The brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* Stål, 1855, is the most recent example of a biological invasion of an alien stink bug species from Asia into Europe and the Americas. Like other invasive species, it adapted quickly to new climatic conditions and became a pest of vegetables, fruit trees, ornamentals, and row crops, causing economic damage to agricultural production. It also disturbs humans as it migrates en masse to warm areas in search of a suitable place to overwinter. Although the species is phytophagous, its secretions cause allergies in humans, and according to some studies, the species may be a major cause of allergic disease in humans in the future. As in other insect species, one of the most interesting sources of phenotypic variation in *H. halys* is sexual dimorphism. In most insects, sexual dimorphism manifests itself most frequently in body size, shape, and colour, but also in other species-specific characteristics of the different sexes within the same species. Sexual size dimorphism that favours females has been observed in almost all insect species, but the mechanisms of its origin are not well understood. Nevertheless, it is believed that the genetic structure of organisms enables this phenomenon. Sexual colour dimorphism is also very common in insects. According to literature, it is most often observed in the brown marmorated stink bug with different pigmentation of the pronotum and sternum. Phenotypic polymorphism of the species is influenced by different ecological conditions and since the species was recently discovered in Croatia, the aim of the study was to investigate phenotypic similarities and differences in measured phenotypic traits of the population of this species and to determine the characteristics of sexual dimorphism in the brown marmorated stink bug. *H. halys* specimens were collected in autumn 2019 by handpicking in a soybean field in the Zagreb region (Drenčec - long 45.837889; lat 16.200389). After species identification, individuals were separated by sex. From each sex, 60 individuals were isolated for further analysis. Each individual was photographed from the dorsal and ventral sides using a digital camera and the photographs were saved in JPEG format. The forewing and hindwing pairs were then removed from each individual, mounted on microscope slides and photographed, and the photographs were saved in JPEG format. Measurements of phenotypic traits were made using the program ImageJ. On the dorsal side of the body, body length, pronotum width, and body surface area were measured from the photographs, and the surface area of the forewing and hindwing pair was measured from the wing photographs. Photographs of the ventral side of the body were used to determine phenotypic characteristics by visual inspection. Analyses of the data obtained were carried out in program R. The measurement results showed that males and females of the brown marmorated stink bug differed significantly in all measured parameters ($P < 0.0001$). Females had, on average, a greater body length of 1.44 mm and a greater pronotum width of 0.84 mm. In addition, the body surface area of females was on average 19.04 mm² larger than that of males, and the surface areas of the forewing and hindwing pair were also larger. The obtained results were expected since sexual size dimorphism in favor of females was observed in 90% of Hemiptera species. However, according to the literature, larger wings are characteristic of individuals responsible for migratory flights, and this study proves that females of *H. halys* are better adapted to perform migratory flights. Their longer and broader wings are more aerodynamic and allow fertilized females to fly longer distances and spread the species rapidly to new areas. Also, the morphological characteristics of males, i.e., a smaller body and smaller and narrower wings (resulting in a smaller wing area), probably limit their migratory flights, and adult males mate mainly with the local female population and do not undertake long-distance flights. Sexual colour dimorphism was observed on the sternum of the species. The sternum has more red pigment in males than in females, confirming the phenotypic polymorphism of the species. Pigmentation of the sternum was observed in 40% of the males and only 5% of the females, and according to the literature this phenomenon is strongly influenced by the photoperiod.

UVOD

Smeđa mramorasta stjenica (*Halyomorpha halys* (Stål, 1855)) štetnik je azijskog podrijetla (Hoebeke i Carter, 2003) utvrđen u Hrvatskoj 2017. u urbanom području Rijeke (Šapina i Šerić Jelaska, 2018.). Već sljedeće godine, stjenica je zabilježena u urbanom području kontinentalne Hrvatske (od Zagreba do Vukovara) a 2019. prva masovna pojava stjenice u ruralnom području Zagreba opažena je u usjevu soje (Pajač Živković i sur., 2021). Stjenica je polifagni štetnik koji se hrani na gotovo 200 biljaka domaćina (Lee i sur., 2013; Leskey i Nielsen, 2018), a posljednjih godina ekonomske štete u voćarskoj, povrtlarskoj i ratarskoj proizvodnji zabilježene su u nama susjednim zemljama - Mađarskoj, Sloveniji i Italiji (Bariselli i sur., 2016; Véték i Korányi, 2017; Rot i sur., 2019). Prema istraživanjima u Italiji, stjenica razvija dvije generacije godišnje (Bariselli i sur., 2016), a prezimljuje kao spolno nezreli oblik u objektima urbanih područja (Lee i sur., 2013) te ometa ljude u njihovim stambenim prostorima. Iako ne napada ljude, kao i ostale vrste iz porodice Pentatomidae, stjenica u svrhu obrane luči neugodne mirise na koje neki ljudi razvijaju alergije (Haye i sur., 2015; Shen i Hu, 2017) a istraživanja u Americi pokazala su da je ova vrsta novi i potencijalno važan čimbenik alergijskih bolesti (Mertz i sur., 2012).

Jedan od najzanimljivijih izvora fenotipskih varijacija kod životinja (i biljaka) seksualni je dimorfizam, čije je proučavanje izuzetno važno u evolucijskoj biologiji (Andersson, 1994; Fairbairn i Preziosi, 1996; Fairbairn i sur., 2007). Općenito, ženke su u prosjeku veće od mužjaka, što omogućuje sposobnost ženki za povećanu plodnost i brigu za potomstvo. Kao i kod drugih kukaca, kod vrsta reda Hemiptera (polukrilci) vrlo često se javlja spolni dimorfizam. Spolni dimorfizam definira se kao skup razlika u veličini tijela, obliku, boji i drugim specifičnim morfološkim obilježjima između mužjaka i ženki iste vrste (Mori i sur., 2017). Spolni dimorfizam u veličini tijela uočen je kod gotovo svih organizama (Stillwell i Davidowitz, 2010; Stillwell i sur., 2010). Kod velike većine kukaca (72-95%) ženke su veće od mužjaka, a isti trend (80%) zabilježen je i kod polukrilaca (Stillwell i sur., 2010). Pretpostavlja se da

su ženke veće zbog toga što se razvijaju duže od mužjaka (Söber i sur., 2019) a njihova veličina tijela u pozitivnoj je korelaciji s plodnošću i proizvodnjom jaja (Mori i sur., 2017). Kod stjenica (Heteroptera) se spolni dimorfizam često uočava i u različitom obojenju tijela, a kod vrste *H. halys* ove promjene najviše su uočljive na pronotumu i sternumu (Niva i Takeda, 2003). Cilj rada bio je istražiti fenotipske sličnosti i razlike u mjerenim fenotipskim značajkama populacije smeđe mramoraste stjenice, te utvrditi karakteristike spolnog dimorfizma ove vrste.

MATERIJALI I METODE

Uzorci smeđe mramoraste stjenice prikupljeni su jesen 2019. ručnim skupljanjem u polju soje na području Zagreba (Drenčec - long 45.837889; lat 16.200389). Identifikacija vrste i spola obavljena je u laboratoriju Zavoda za poljoprivrednu zoologiju na Agronomskom fakultetu uz pomoć Stereo mikroskopa Carl Zeiss V8. Identifikacija vrste temeljila se na mjerenju duljine tijela odraslih oblika, obojenosti dorzalne strane tijela, obliku te duljini i širini glave, duljini tylusa i juge, duljini rostruma, obojenosti glave, pronotuma, scutelluma, semielytrae i vršne membrane, obojenosti ventralne strane tijela, nogu te prvog, četvrtog i petog članka ticala, širine i duljine te oblika pronotuma i scutelluma (Hoebeke i Carter, 2003). Identifikacija spola temeljila se na obojenosti ventralne strane tijela (Hoebeke i Carter, 2003), te morfološkim razlikama na terminalnom abdominalnom segmentu (mužjaci imaju kopče na ovom segmentu a ženke nemaju) (Rice i sur., 2014). Od svakog spola izdvojeno je 60 jedinki mužjaka i ženki za daljnje analize. Svaka jedinka fotografirana je s dorzalne i ventralne strane tijela uz pomoć digitalne kamere Leica DFC295 (3 M Pixel) fiksirane na triokularni nosač Leica MZ16a stereo-mikroskopa a fotografije su spremljene u JPEG formatu pomoću LEICA APPLICATION SUITE, verzija 3.8.0 (Leica Microsystems Ltd). Sa svake jedinke uklonjen je prednji i stražnji par krila. Krila su preparirana i fiksirana na predmetna stakalca pomoću sredstva Euparal (Carl Roth GmbH + Co. KG, Karlsruhe, Njemačka) prema standardnom protokolu (Upton i Mantel, 2010). Trajni preparati krila također su fotografirani digitalnom kamerom Leica DFC295 i

fotografije su spremljene u JPEG formatu. Trajni preparati krila pohranjeni su u laboratoriju Zavoda za poljoprivrednu zoologiju.

Mjerenja fenotipskih karakteristika vrste obavljena su u programu ImageJ (ImageJ, 2020). Na temelju fotografija dorzalne strane tijela mjerene su značajke duljine tijela, širine pronotuma i površine tijela a na temelju fotografija prepariranih krila mjerena je površina prednjeg i stražnjeg para krila (Slika 1). Fenotipske razlike na ventralnoj strani tijela utvrđivane su vizualnim pregledom snimljenih fotografija. Statistička obrada prikupljenih podataka obavljena je u programu R Verzija 1.2.5033 (R Core Team, 2020) a u svrhu usporedbe izmjerenih vrijednosti za svaku od odabranih značajki kod različitih spolova korišten je t-test.

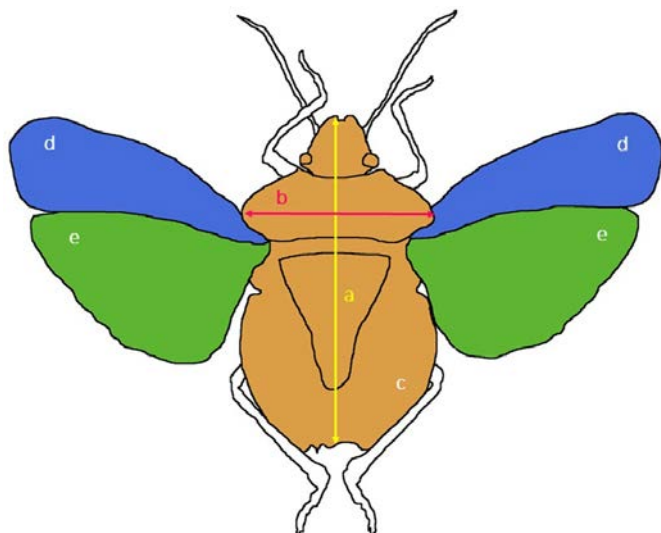


Figure 1. Representation of measured phenotypic values on brown marmorated stink bug body (a-body length; b-pronotum width; c-body surface area; d-forewing pair surface area and e-hindwing pair surface area)

Slika 1. Prikaz mjerenih fenotipskih vrijednosti na tijelu smeđe mramoraste stjenice (a-duljina tijela; b-širina pronotuma; c-površina tijela; d-površina prednjeg para krila i e-površina stražnjeg para krila)

REZULTATI I RASPRAVA

Rezultati mjerenja odabranih fenotipskih značajki na 120 primjeraka smeđe mramoraste stjenice prikazani su Tablicom 1. Iz navedene tablice vidljivo je da su se mužjaci i ženke statistički značajno razlikovali u svim mjerenim značajkama ($P < 0.0001$). Duljina tijela ženki iznosila je od 11,53 do 16,22 mm a duljina tijela mužjaka od 12,09

do 15,05, stoga su ženke u prosjeku za 1,44 mm bile dulje od mužjaka. Nadalje, kod ženki je širina pronotuma iznosila od 6,32 do 9,16 mm a kod mužjaka od 6,74 do 8,39, te je širina pronotuma ženki u prosjeku bila veća za 0,84 mm u odnosu na mužjake. Najmanja izmjerena vrijednost površine tijela ženki iznosila je 56,23 mm² a najveća 106,52 mm² što je u prosjeku za 19,04 mm² više u odnosu na površinu tijela mužjaka (površina tijela mužjaka iznosila je od 60,97 do 90,78 mm²). Površina prednjeg para krila ženki iznosila je od 72,98 mm² do 100,99 mm², a kod mužjaka od 54,00 mm² do 81,41 mm² te je prosjeku površina prednjeg para krila kod ženki bila za 18,17 mm² veća u odnosu na površinu prednjeg para krila kod mužjaka. Također, površina stražnjeg para krila ženki bila je veća za 21,9 mm² u odnosu na mužjake. Kod ženki je navedena vrijednost iznosila od 78,96 do 119,44 mm² a kod mužjaka od 66,76 do 99,20 mm².

Table 1. Differences in measured phenotypic average values of females and males of brown marmorated stink bug

Tablica 1. Razlike u mjerenim fenotipskim prosječnim vrijednostima ženki i mužjaka smeđe mramoraste stjenice

Measured phenotypic values Mjerene fenotipske vrijednosti	Average values Prosječne vrijednosti	
	♀	♂
body length (mm) duljina tijela (mm)	14,96 a*	13,52 b
width of pronotum (mm) širina pronotuma (mm)	8,32 a	7,48 b
body surface area (mm ²) površina tijela (mm ²)	93,64 a	74,60 b
forewing pair surface area (mm ²) površina prednjeg para krila (mm ²)	77,57 a	59,40 b
hindwing pair surface area (mm ²) površina stražnjeg para krila (mm ²)	92,06 a	70,16 b

* Different lowercase letters show significant difference in measured average values ($P < 0.0001$)

Rezultati mjerenih fenotipskih karakteristika dokaz su spolnog dimorfizma vrste u veličini tijela što je uobičajena pojava kod kukaca (Teder, 2014). Stillwell i sur. (2010) istraživali su veličinu tijela mužjaka i ženki kod gotovo 2000 vrsta kukaca i utvrdili da velika većina vrsta (do 95%) iskazuje spolni dimorfizam u veličini tijela u korist

ženki. Kod reda Hemiptera samo 10% vrsta iskazuje spolni dimorfizam u veličini tijela u korist mužjaka stoga rezultati ovog istraživanja potvrđuju trend razvijanja spolnog dimorfizma u veličini tijela u korist ženki. Evolucija spolnog dimorfizma u veličini tijela, unatoč tome što mužjaci i ženke dijele iste gene koji kontroliraju rast i razvoj, do danas nije u potpunosti razjašnjena (Stillwell i Davidowitz, 2010; Vendl i sur., 2018). Pretpostavlja se da postoji razlika u genetskoj arhitekturi (nasljeđivanju i genetskim korelacijama) između spolova koja vjerojatno omogućuje ovu promjenu (Stillwell i Davidowitz, 2010). Veća krila dokazano su karakteristika jedinke koje su odgovorne za migratorne letove (Mikac i sur., 2013; Lemic i sur., 2014) a ovo istraživanje potvrđuje da su za migracije smeđe mramoraste stjenice odgovorne ženke te vrste. Također, duža i šira krila aerodinamičnija su i omogućuju oplođenim ženkama migratorne letove na duže udaljenosti, a time i brzo širenje populacija u nova područja. Suprotno ženkama, mužjaci smeđe mramoraste stjenice imaju manje tijelo i manja i uža krila (rezultat je manja površina krila) što je dokaz da se nakon razvoja u odrasli oblik mužjaci pare sa ženkama iste populacije, te ne kreću na letove na veće udaljenosti u potragu za ženkama (značajka spola dokazana na primjeru vrste iz reda Coleoptera: Lemic i sur., 2014).

Vizualnim pregledom fotografija smeđe mramoraste stjenice snimljenih s ventralne strane tijela utvrđen je spolni dimorfizam u obojenosti tijela. Sternum je kod ženki bio manje i slabije obojen u odnosu na više i intenzivnije obojeni sternum mužjaka (Slika 2). Ova pojava zabilježena je kod samo tri primjeraka ženki te kod 24 primjeraka mužjaka. Uočene promjene dokaz su fenotipskog polimorfizma koji se sezonski pojavljuje kod kukaca, a uočava se kod ličinki i kod odraslih oblika (McPherson, 2018). Niva i Takeda (2002) proučavali su razlike u obojenosti sternuma kod vrste *H. halys* i zaključili da se intenzitet obojenosti (od bijele do crvene boje) mužjaka i ženki razlikuje zbog količine nakupljenog crvenog pigmenta (eritropterina). Intenzitet nakupljanja crvenog pigmenta kao i reproduktivno dozrijevanje vrste ovisni su o različitim okolišnim čimbenicima, a istraživanja su pokazala da su ključni faktori njihovog razvoja

temperatura i dužina dana tj. fotoperiod (dugi fotoperiod stimulira razvoj crvenog pigmenta, a kratki ga potiskuje) (Niva i Takeda, 2002; Niva i Takeda, 2003). Pod utjecajem fotoperioda također se mijenja pigmentacija pronotuma, veličina tijela, učestalost hranjenja, brzina razvoja te nakupljanje lipida kod ličinki petog stadija vrste *H. halys* (Niva i Takeda, 2003).



Figure 2. Coloration of sternum in female and male brown marbled stink bug

Slika 2. Obojenost sternuma kod ženke i mužjaka smeđe mramoraste stjenice

ZAKLJUČAK

Proučavanjem fenotipskih karakteristika s dorzalne i ventralne strane tijela smeđe mramoraste stjenice utvrđen je spolni dimorfizam vrste u veličini i obojenosti. Odabrane fenotipske značajke mjerene s dorzalne strane tijela (duljina tijela, širina pronotuma, površina tijela te površina prednjeg i stražnjeg para krila) značajno se razlikuju između spolova, te se spolni dimorfizam u svima mjerenim parametrima kretao u korist ženki. Veća i snažnija građa tijela te duža i šira krila karakteristika su spola odgovornoga za migratorne letove. U slučaju smeđe mramoraste stjenice, ženke su jedinke odgovorne za brzo širenje populacija u nova područja. Proučavanjem fenotipskih značajki s ventralne strane tijela utvrđen je spolni dimorfizam u obojenosti tijela (sternuma). Sternum je kod mužjaka bio više i snažnije pigmentiran crvenom

bojom u odnosu na ženke što je potvrda fenotipskog polimorfizma vrste koji je pod utjecajem raznih ekoloških čimbenika.

LITERATURA

- Andersson, M. (1994) Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.
- Bariselli, M., Bugiani, R., Maistrello, L. (2016) Distribution and damage caused by *Halyomorpha halys* in Italy. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin, 0 (0), 1-3. DOI: <https://doi.org/10.1111/epp.12289>
- Fairbairn, D., Preziosi, R. (1996) Sexual selection and the evolution of the sexual size dimorphism in the waterstrider, *Aquarius remigis*. Evolution, 50, 1549–1559. DOI: <https://doi.org/10.2307/2410891>
- Fairbairn, D., Blanckenhorn, W., Szekely, T. (2007) Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. Oxford University Press, Oxford. pp. 106-114. DOI: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199208784.001.0001>
- Haye, T., Garipey, T., Hoelmer, K., Rossi, J. P., Streito, J. C., Tassus, X., Desneux, N. (2015) Range expansion of the invasive brown marmorated stinkbug, *Halyomorpha halys*: an increasing threat to field, fruit and vegetable crops worldwide. Journal of Pest Science, 88 (4), 665–673. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0670-2>
- Hoebeker, E. R., Carter M. E. (2003) *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America. In: Proceedings of the Entomological Society of Washington, Washington, 105 (1), 225-237.
- ImageJ (2020) Image Processing and Analysis in Java. URL <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Lee, D.H., Short, B. D., Joseph, S. V., Bergh, J. C., Leskey, T. C. (2013) Review of the biology, ecology, and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) in China, Japan, and the Republic of Korea. Environmental Entomology, 42, 627–641. DOI: <https://doi.org/10.1603/EN13006>
- Lemic, D., Benitez, H.A., Bažok, R. (2014) Intercontinental effect on sexual shape dimorphism and allometric relationships in the beetle pest *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae). Zoologischer Anzeiger, 253, 203-206. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.01.001>
- Leskey, T. C., Nielsen, A. L. (2018) Impact of the invasive brown marmorated stink bug in North America and Europe: History, biology, ecology, and management. Annual Review of Entomology, 63, 599-618. DOI: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ento-020117-043226>
- Mcperson, J. E. (2018) Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomidae). Boca Rato: CRC Press.
- Mertz, T. L., Jacobs, S. B., Craig, T. J., Ishmael, F. T. (2012) The brown marmorated stinkbug as a new aeroallergen. Journal of Allergy and Clinical Immunology, 130 (4), P999-1001.E1. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaci.2012.06.016>
- Mikac, K. M., Douglas, J., Spencer, J. L. (2013) Wing shape and size of the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) is related to seks and resistance to soybean-maize crop rotation. Journal of Economic Entomology, 106 (4), 1517-1524. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10340-018-01077-2>
- Mori, E., Mazza, G., Lovari, S. (2017) Sexual dimorphism. In: Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior. Springer International Publishing, pp. 1-7.
- Niva, C. C., Takeda, M. (2002) Color changes in *Halyomorpha brevis* (Heteroptera: Pentatomidae) correlated with distribution of pteridines: regulation by environmental and physiological factors. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and molecular Biology, 132 (3), 653-660. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00081-7](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00081-7)
- Niva, C. C., Takeda, M. (2003) Effects of photoperiod, temperature and melatonin on nymphal development, polyphenism and reproduction in *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae). Zoological Science, 20 (8), 963-970. DOI: <https://doi.org/10.2108/zsj.20.963>
- Pajač Živković, I., Skendžić, S., Lemić, D. (2021) Rapid spread and first massive occurrence of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) in agricultural production in Croatia. Journal of Central European Agriculture, 22 (3), 531-538. DOI: <https://doi.org/10.5513/JCEA01/22.3.3173>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.r-project.org/>
- Rice, K. B., Bergh, C. J., Bergmann, E. J., Biddinger, D. J., Dieckhoff, C., Dively, G., Fraser, H., Garipey, T., Hamilton, G., Haye, T., Herbert, A., Hoelme, R K., Hooks, C. R., Jones, A., Krawczyk, G., Kuhar, T., Martinson, H., Mitchell, W., Nielsen, A. L., Pfeiffer, D. G., Raupp, M. J., Rodriguez-Saona, C., Shearer, P., Shrewsbury, P., Venugopal, P. D., Whalen, J., Wiman, N. G., Leskey, T. C., Tooker, J. F. (2014) Biology, ecology and management of brown marmorated stink bug (Hemiptera: Pentatomidae). Journal of Integrated Pest Management, 5 (3), A1-A13. DOI: <http://dx.doi.org/10.1603/IPM14002>
- Rot, M., Devetak, M., Žigon, P., Rus, A. F., Matko, B., Peterlin, A. (2019) Marmorirana smrdljivka (*Halyomorpha halys* (Stål, 1855) [Hemiptera, Pentatomidae]); pojav in razširjenost nove invazivne, tujerodne stenice v Sloveniji. In: Zbornik predavanj in referatov, 14. slovensko posvetovanje o varstvu rastlin z mednarodno udeležbo, 14. slovensko posvetovanje o varstvu rastlin z mednarodno udeležbo. Maribor, Slovenija, 5.-6. marec 2019, pp. 134-141.
- Shen, Y. S., Hu, C. C. (2017). Irritant contact keratitis caused by the bodily fluids of a brown marmorated stink bug. Taiwan Journal of Ophthalmology, 7 (4), 221-223.
- Stillwell, R.C., Davidowitz, G.A. (2010) Developmental perspective on the evolution of sexual size dimorphism of a moth. Proceedings of the Royal Society of London, B 277, 2069-2074. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2277>
- Stillwell, R. C., Blanckenhorn, W. U., Teder, T., Davidowitz, G., Fox, C. W. (2010) Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. Annual Review of Entomology, 55, 227-245. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085500>
- Šapina, I., Šerić Jelaska, L. (2018) First report of invasive brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stal, 1855) in Croatia. EPPO Bulletin, 48 (1), 138-143. DOI: <https://doi.org/10.1111/epp.12449>
- Söber, V., Sandre, S.-L., Esperk, T., Teder, T., Tammaru, T. (2019) Ontogeny of sexual size dimorphism revisited: Females grow for a longer time and also faster. PLoS ONE, 14 (4), e0215317. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215317>
- Teder, T. (2014) Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: a meta-analysis in insects. Functional Ecology, 28 (2), 479-486. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12172>
- Upton, M.S, Mantel, B. L. (2010) Methods for collecting, preserving and studying insects and other terrestrial arthropods. 5th edition. Canberra, ACT: CSIRO and the Australian Entomological Society.

Vendl, T., Šípek, P., Kouklík, O., Kratochvíl, L. (2018) Hidden complexity in the ontogeny of sexual size dimorphism in male larger beetles. *Scientific Reports*, 8, 5871.
DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24047-1>

Vétek, G., Korányi, D. (2017) Severe damage to vegetables by the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae), in Hungary. *Periodicum biologorum*, 119 (2), 131-135. DOI: <https://doi.org/10.18054/pb.v119i2.4935>