

УДК 595.763.79+595.773.1+595.773.4+595.792.17+595.792.23

ПАРАЗИТОИДЫ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE)

© 2018 Романов Д.А.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119333;
e-mail: dromanov_16@mail.ru

Поступила в редакцию 22.07.2018

Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* – быстро распространяющийся инвазивный вид божьих коровок. Паразитоиды могут рассматриваться в связи с перспективами их использования для регулирования численности популяций *H. axyridis*. В первые годы глобальной инвазии, начавшейся в 1996 г., вид не испытывал значительного давления паразитоидов на захваченных территориях, однако через несколько лет после инвазии наблюдается увеличение доли заражённых паразитоидами жуков в инвазивных популяциях на всех континентах. В работе приведён обзор данных о биологии всех известных к настоящему времени паразитоидов божьей коровки *H. axyridis* и описана их роль как регуляторов численности инвазивных популяций этого жука.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, *Dinocampus coccinellae*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, *Tetrastichinae*, *Tachinidae*, инвазивные виды, биологический контроль.

Божьи коровки – важный компонент фауны; многие виды семейства кокциnellид уничтожают различных вредителей сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: тлей, кокцид, червецов, личинок листоедов, паутиных клещей. Для борьбы с вредителями использовались как нативные виды хищных кокциnellид: например, *Hippodamia convergens* (Guérin-Méneville 1842) в Калифорнии, США [Carnes, 1912], так и преднамеренно интродуцированные виды: например, в США – *Rodolia cardinalis* (Mulsant, 1850) из Австралии, *Coccinella septempunctata* (Linnaeus, 1758), *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758), *Chilocorus bipustulatus* (Linnaeus, 1758) из Европы [Smith, Compere, 1928; Smith, Armitage, 1931; Sweetman, 1936; Clausen, 1940; De Bach, 1951], в Северной и Южной Америке, Европе, Северной Африке – *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (синоним: *Leis axyridis* Pallas) из Восточной Азии [Gordon, 1985; Ferran et al., 2000; Coutanceau, 2006; Poutsma et al., 2008; Grez et al., 2010], в Абхазии – *R. cardinalis* [Баздырева, 1932] и *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant,

1850) из Австралии [Рубцов, 1947; Самойлова, 1950], *Chilocorus inornatus* (Weise, 1887) из Уссурийского края [Теленга, Богунова, 1936; Богунова, Теленга, 1938].

Интродукция хищных кокциnellид иногда сопровождается их дальнейшим широким саморасселением [Schaefer et al., 1987; Elliott et al., 1996; Roy et al., 2016]. Глобальная инвазия *H. axyridis*, которая заселила Северную и Южную Америку, Европу, Северную и Южную Африку [Roy et al., 2016] и Новую Зеландию [Ministry..., 2016], началась в 1996 г. Инвазия сопровождается снижением биоразнообразия аборигенных видов кокциnellид и ущербом для сельского хозяйства на территориях, захваченных инвазивным видом. *H. axyridis* повреждает плодово-ягодные насаждения: виноградники, косточковые плодовые деревья, яблоневые сады, ягодные культуры [Koch et al., 2004]. Также появление в домах большого числа жуков *H. axyridis*, готовящихся к зимовке, приводит к порче мебели, ковров и появлению аллергических реакций у людей [Goetz, 2008; Koch, Galvan, 2008]. Совокупность возникших

проблем актуализировала необходимость изучения паразитоидов *H. axyridis* как вероятных регуляторов её численности.

Божья коровка *H. axyridis* подвергается нападению паразитоидов, относящихся к двум отрядам насекомых: Двукрылым (Diptera) и Перепончатокрылым (Hymenoptera). Среди представителей отряда Diptera паразитируют на *H. axyridis* горбатки *Phalacrotophora* (Phoridae) и тахины *Medina* и *Strongygaster* (Tachinidae). Из отряда Hymenoptera на *H. axyridis* паразитируют: *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Braconidae), осы из рода *Homalotylus* (Encyrtidae) и осы из подсемейства Tetrastichinae (Eulophidae). *H. axyridis* подвергается нападению паразитоидов на всех стадиях развития за исключением стадии яйца. Чаще всего поражаются стадии личинок 3-го и 4-го возрастов, предкуколлки и имаго.

***Phalacrotophora* spp. (Enderlein, 1912) (Diptera: Phoridae)**

Полифилетический род *Phalacrotophora* включает в себя свыше 50 описанных видов [Disney, 2012], которые распространены по всему миру. Из них известно 9 видов, заражающих куколлки божьих коровок из подсемейств Coccinellinae (26 видов) и Chilocerinae (5 видов). На *H. axyridis* паразитируют 5 видов горбаток: *P. fasciata* (Fallén, 1823), *P. philaxyridis* (Disney, 1997), *P. berolinensis* (Schmitz, 1920), *P. delageae* (Disney, 1979) и *P. beuki* (Disney, 1997). Среди этих видов *P. fasciata* занимает наиболее протяжённый ареал, включающий Европу, Переднюю Азию (Израиль), Западную и Восточную Сибирь, российский Дальний Восток, Китай, Корею, Японию. *P. philaxyridis* обитает в Японии и, возможно, на некоторой части континентальной Восточной Азии, *P. berolinensis* и *P. delageae* – в Европе, *P. beuki* – в Европе и Израиле [Ceryngier et al., 2012, Mostovski, 2016].

В нативных популяциях *H. axyridis* паразитирование горбаток *P. fasciata* отмечено в Западной Сибири [Филатова, 1974] и на Дальнем Востоке России [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987; Kuznetsov, 1997] и *P. philaxyridis* в Японии [Disney, 1997]. Посколь-

ку идентификация видов рода *Phalacrotophora* затруднена, в некоторых случаях в Японии и Корею авторы диагностировали паразитирующих на *H. axyridis* горбаток только до рода [Maeta, 1969а; Osawa, 1992; Park et al., 1996]. В Европе куколлки *H. axyridis* подвергаются нападению не только *P. fasciata* [Ware et al., 2010; Rondoni et al., 2013; Comont et al., 2014; Durska, Ceryngier, 2014; Francati, 2015; Романов, 2017], но и *P. berolinensis* [Ware et al., 2010; Rondoni et al., 2013; Comont et al., 2014; Durska, Ceryngier, 2014], *P. delageae* [Ceryngier et al., 2012; Durska, Ceryngier, 2014] и *P. beuki* [Durska, Ceryngier, 2014].

Горбатки *Phalacrotophora* не характеризуются специфичностью при выборе жертвы: *P. fasciata* паразитирует на 19 видах божьих коровок из подсемейства Coccinellinae и 5 видах из подсемейства Chilocerinae, *P. berolinensis* – на 11 видах подсемейства Coccinellinae и 2 видах подсемейства Chilocerinae, 6 видов хозяев (Coccinellinae) известно для *P. delageae* и 2 вида – для *P. beuki* [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012]. Лишь для *P. philaxyridis* божья коровка *H. axyridis* является единственным известным к настоящему времени хозяином. Однако этот вид горбаток представлен всего несколькими образцами, пойманными в Японии, поэтому трудно определить как его ареал, так и специфичность выбора хозяина [Ceryngier et al., 2018].

Заражённость куколок кокцинеллид паразитоидами *Phalacrotophora* сильно варьирует в зависимости от географических регионов, климатических условий и вида хозяина. Количество поражённых куколок нативной популяции *H. axyridis* составляет: в Корею (Чхунчхон) – 0.4–6.7% [Park et al., 1996], в Японии (Киото) – 10.3–17.7% [Osawa, 1992], в России (Дальний Восток) – 9.5–30.0% [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987] и (Западная Сибирь) – 24.4–25.8% [Филатова, 1974]. В тропических областях горбатки чаще нападают на куколлки кокцинеллид, чем в субтропических и умеренных: например, в Новой Каледонии средняя частота поражённых куколок *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866) составила 39%, а максимальная – 79% [Disney, Chazeau, 1990]. Хотя

горбатки рода *Phalacrotophora* успешно паразитируют на многих кокцинеллидах, некоторые виды, как правило, более крупные, поражаются ими чаще, чем более мелкие. В Западной Сибири *P. fasciata* чаще всего нападает на *Anatis ocellata* (Linnaeus, 1758) (44.1–45.1%), реже – на *Exochomus quadripustulatus* (Linnaeus, 1758) (29.3%), *H. axyridis* (24.4–25.8%), *A. bipunctata* (6.4–25.0%), *Harmonia quadripunctata* (Pontoppidan, 1763) (9.6–14.6%), *Hippodamia variegata* (Goeze, 1777) (8.5%) и *C. septempunctata* (5.9%). Примечательно значительное различие в числе заражённых куколок *A. bipunctata* в разные годы – 25.0% в 1961 г. и всего 6.4% в 1968 г. [Филатова, 1974]. Похожий случай отмечался и в окрестностях г. Выборга: в 1963 г. наиболее часто поражаемым видом оказался *Myzia oblongoguttata* (Linnaeus, 1758), у которого было поражено 25% куколок, а у *C. septempunctata* – около 5% [Липа, Семьянов, 1967], а в 1975 г. в Ленинграде у *C. septempunctata* было заражено почти 11% куколок (79 из 720) горбаткой *P. fasciata* [Семьянов, 1978]. На Дальнем Востоке *P. fasciata* чаще нападает на *H. axyridis* (9.5–30.0%) и *C. septempunctata* (5.8–17.6%), реже – на *C. inornatus* (8.0%) [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987]. В Великобритании *P. fasciata* чаще всего поражает куколки *C. septempunctata* – 8.4–18.0% [Disney et al., 1994; Ware et al., 2010; Comont et al., 2014]. В Дании горбатками *Phalacrotophora* поражаются часто куколки *C. septempunctata* (55.4%), реже – *A. bipunctata* (11.4%) [Steenberg, Harding, 2010]. В Польше 36–41% куколок *A. ocellata* поражается *P. beuki* [Durska et al., 2003]. Инвазивная популяция *H. axyridis* в Европе поражается значительно реже нативных видов: в Великобритании – 0.4–1.7% [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014], в Дании – 2.7% [Steenberg, Harding, 2010], в Польше – 5.3% [Durska, Ceryngier, 2014], в Италии – 0.8–5.1% [Francati, 2015]. Однако из 6 куколок *H. axyridis*, собранных нами в Ялте (Крым), 3 оказались заражены *P. fasciata* [Романов, 2017].

Спаривание горбатов *Phalacrotophora* происходит на предкуколке божьей коровки или рядом с ней. Выбрав подходящую предкукол-

ку, половозрелая самка начинает привлекать самцов, возможно, с помощью феромонов. Это предположение основано на том, что самки *Phalacrotophora* имеют сложно устроенные железы на брюшке, которые, вероятно, служат для выработки феромонов [Disney et al., 1994]. К готовой к спариванию самке прилетает один или несколько самцов, с одним из которых самка спаривается. Копуляция длится обычно несколько минут, после чего самец покидает самку [Disney, 1994]. Самка приступает к откладке яиц, когда предкуколка начинает окукливаться. При этом отмечено, что самки предпочитают откладывать яйца в более зрелые предкуколки кокцинеллид, что имеет, вероятно, приспособительное значение, поскольку самка тратит меньше времени на ожидание начала окукливания [Hurst et al., 1998]. Паразитирование на личинках кокцинеллид до наступления последней линьки случается редко [Филатова, 1974; Disney et al., 1994]. Как правило, яйца откладываются на вентральной стороне (иногда – на дорсальной) торакса куколки жука [Disney et al., 1994].

Эмбриональное развитие горбатов *Phalacrotophora* начинается ещё до откладки яиц, поэтому личинки мух через несколько часов (менее суток) выходят из яиц и немедленно проникают внутрь хозяина [Ceryngier, Hodek, 1996]. В лабораторных условиях развитие личинки продолжалось 9 дней при 17.8 °C и 7 дней при 22 °C [Филатова, 1974]. В природных условиях на Дальнем Востоке развитие длится 8–12 дней [Кузнецов, 1987]. Через отверстие на вентральной стороне куколки хозяина личинки покидают её и окукливаются в почве [Disney, Chazeau, 1990]. Имаго выходит из куколки через 15–25 дней [Ceryngier, Hodek, 1996]. Соотношение числа вышедших из куколок имаго к количеству самих куколок может составлять 78–81% [Disney, Chazeau, 1990]. Зимуют пупарии, в которых находятся полностью сформированные имаго горбатов рода *Phalacrotophora* [Филатова, 1974; Dean, 1983; Кузнецов, 1987; Disney, Chazeau, 1990; Disney, 1994; Durska et al., 2003]. Общее время развития *P. fasciata* от яйца до имаго зависит от сезона года и вида

хозяина: на юго-востоке Франции в куколках *C. septempunctata* длительность развития *P. fasciata* составляет 30 дней в мае и около 25 дней в июне, а в куколках *H. variegata* время развития на 5–6 дней короче [Ipert, 1964].

Горбатки *Phalacrotophora* – это гregarные эндопаразитоиды, откладывающие несколько яиц в куколку хозяина. Количество личинок, которое может развиваться в одной куколке божьей коровки, зависит от размера последней. В куколках *A. ocellata* обычно развивается 7–10 личинок [Филатова, 1974], в куколках *C. septempunctata* – в среднем 7 личинок [Semyanov, 1986; Disney et al., 1994; Steenberg, Harding, 2010], а в куколках *A. bipunctata* – всего 2 личинки [Филатова, 1974; Disney, 1979; Disney et al., 1994; Steenberg, Harding, 2010]. Максимальное количество пупариев *P. fasciata*, полученное из одной куколки *C. septempunctata*, составляло 18 [Кузнецов, 1975а], 21 [Semyanov, 1986], 22 [Disney et al., 1994] и 30 [Филатова, 1974].

Иногда для горбатов *Phalacrotophora* отмечается паразитирование нескольких видов в одной и той же куколке божьей коровки. Такое явление называется множественным паразитизмом [Smith, 1916]. Так, отмечалось появление 3 имаго *P. fasciata* и 2 имаго *P. berolinensis* из одной куколки *A. bipunctata* [Disney, 1979], позже было найдено 3 куколки *A. bipunctata*, поражённые несколькими видами горбатов рода *Phalacrotophora* [Disney et al., 1994]. В 1991 г. подобный множественный паразитизм был обнаружен среди куколок *M. oblongoguttata* и *Coccinella magnifica* (Redtenbacher, 1843), собранных в окрестностях г. Варшавы [Ceryngier, Hodek, 1996].

В природе имаго *Phalacrotophora* могут питаться, высасывая гемолимфу из куколок и, менее часто, из личинок кокцинеллид. Такое поведение наблюдалось многими авторами [Colyer, 1952; Disney et al., 1994]. Муха-горбатка прокалывает поверхность куколки божьей коровки с вентральной [Colyer, 1952] или дорсальной [Disney et al., 1994] стороны и начинает всасывать гемолимфу через образовавшееся отверстие. Прокалывание покровов куколки с последующим высасыванием гемо-

лимфы может обеспечивать горбатку необходимыми белками и/или способствовать проникновению внутрь куколки кокцинеллиды вышедшей из яйца личинки *Phalacrotophora* [Disney et al., 1994]. Высасывание горбаткой некоторого количества гемолимфы из куколки божьей коровки не оказывает влияния как на развитие не заражённой паразитоидом куколки жука, так и на развитие личинок *Phalacrotophora* в заражённой куколке хозяина [Disney et al., 1994]. Помимо питания гемолимфой кокцинеллид имаго *Phalacrotophora* могут также питаться соком повреждённых деревьев. Многие виды *Phalacrotophora* (наиболее часто – *P. beuki*) собирали сок вяза, реже – тополя и клёна [Lengyel, 2009].

***Medina* spp. (Robineau-Desvoidy, 1830) (Diptera: Tachinidae)**

Тахины из рода *Medina* (синоним – *Degeeria* Meigen, 1838) паразитируют на ряде видов кокцинеллид-энтомофагов, относящихся к подсемействам Coccinellinae (13 видов), Chilocorinae (1 вид) и Epilachninae (2 вида) [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012]. Поражение *H. axyridis* этими тахинами описано как в нативных популяциях Приморского края России [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987] и в Корею [Park et al., 1996], так и в инвазивных популяциях Европы [Roy et al., 2016; Ceryngier et al., 2018].

Идентификация видов тахин затруднена, поэтому существует множество ошибочных определений; наиболее часто *M. separata* (Meigen, 1824) описывают как *M. luctuosa* (Meigen, 1824) [Cerretti, Tschorsnig, 2010]. Основным хозяином тахин рода *Medina* считались жуки листоеды (Chrysomelidae), паразитирование на божьих коровках предполагалось факультативным [Domenichini, 1957; Klausnitzer, 1969; Belshaw, 1993]. Позднее было отмечено, что в Европе многие кокцинеллиды поражаются *M. separata*, в то время как *M. luctuosa* нападает на хризомелид из рода *Haltica* (Müller, 1764) [Kenis et al., 2008].

В юго-восточной Франции заражённость *Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus, 1758) летом варьировала от 0.75 до 3.5% [Ipert,

1964]. Из 567 божьих коровок, относящихся к 15 видам, собранных в 1967 г. в конце зимней спячки в окрестностях германских городов Дрездена и Тарандта, было обнаружено только 3 пупария, принадлежащих тахинам из рода *Medina*, из них два – у *E. quadripustulatus* и один – у *Myrrha octodecimguttata* (Linnaeus, 1758) [Klausnitzer, 1969]. На Дальнем Востоке России заражённость *Aiolocaria hexaspilota* (Hore, 1831) составила 0.3% [Кузнецов, 1975а]. Перезимовавшие имаго *Oenopia conglobata* (Linnaeus, 1758), собранные в районе г. Баутцен в 1966 г., оказались в большей степени заражёнными тахинами, чем вышеописанные виды: из 209 рассечённых имаго оказались заражены личинками тахин 8 самцов и 21 самка (13.9%), но среди 226 имаго, оставленных для дальнейшего наблюдения нетронутыми, было найдено только 14 пупариев (6.2%) [Klausnitzer, 1967; Клаузницер, 1969]. 4–10% *Aphidecta obliterata* (Linnaeus, 1758) были поражены тахинами в Австрии [Herting, 1971]. У представителей нативной популяции *H. axyridis* в Приморском крае (Россия) заражённость имаго составляла 4.4% в 1970 и 3.7% в 1972 гг. [Кузнецов, 1975а], в Корее – от 0.7% до 21.1% [Park et al., 1996]. Также отмечено паразитирование *M. separata* на *H. axyridis* в Великобритании [Roy et al., 2016] и личинок тахин, по-видимому, из рода *Medina*, обнаруженных в перезимовавших жуках *H. axyridis* (частота заражения – 0.5%) в Польше [Ceryngier et al., 2018].

В отличие от горбатов, откладывающих яйца в предкуколки, тахины паразитируют на имаго жуков. Самки мух откладывают яйца с помощью специализированного яйцеклада под элитры хозяина [Belshaw, 1993]. После вылупления личинки проникают внутрь хозяина, прогрызая отверстие на дорсальной стороне брюшка. Тахины рода *Medina* зимуют на стадии личинки в теле хозяина. Паразитоид заканчивает своё развитие уже после разлёта жуков из мест зимовок в типичные для них станции. Личинки 3-го (и последнего) возраста выедают все основные внутренние органы хозяина, выходят наружу с дорсальной стороны брюшка и окукливаются в почве. Имаго вылупляются через 7–15 дней

после окукливания [Кузнецов, 1975а; Ceryngier, Hodek, 1996].

***Strongygaster* spp. (Macquart, 1834) (Diptera: Tachinidae)**

Тахины из рода *Strongygaster*, обитающие в Западном полушарии, паразитируют на ряде видов кокцинеллид, как фитофагов, так и энтомофагов, в том числе и на *H. axyridis* [Ceryngier et al., 2012; Togni et al., 2015].

S. triangulifera (Loew, 1863) распространён в Северной Америке и паразитирует не только на божьих коровках (*Epilachna varivestis* (Mulsant, 1850), *Coccinella trifasciata* (Linnaeus, 1758), *Coleomegilla maculata* (De Geer, 1775) и *H. axyridis*) и ряде других жесткокрылых (Coleoptera), но и на многих представителях двух других отрядов насекомых – бабочек (Lepidoptera) и полужесткокрылых (Hemiptera), в частности клопов (Heteroptera) [Arnaud, 1978; Ceryngier et al., 2012; Golec et al., 2013]. Эти мухи часто паразитируют на чужеродных видах: в Северной Америке из 20 известных хозяев *S. triangulifera* 9 оказалось чужеродными [Smith, Kok, 1983].

S. triangulifera паразитирует на фитофагах рода *Epilachna* (Dejean, 1835), а также на некоторых энтомофагах подсемейства Coccinellinae, включая инвазивную популяцию *H. axyridis* в США (заражённые жуки были найдены в Северной Каролине, Виргинии и Орегоне) [Katsoyannos, Aliniaze, 1998; Nalepa, Kidd, 2002]. Заражённость инвазивной популяции *H. axyridis* в 1993 г. составляла от 3.0 до 31.1% (в среднем – 14.2%), однако в последующие 6 лет варьировала в среднем от 1.4% до 4.3% [Nalepa, Kidd, 2002].

Недавно было обнаружено паразитирование на *H. axyridis* в Бразилии ещё одного вида тахин – *S. brasiliensis* (Townsend, 1929) [Togni et al., 2015].

***Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae)**

D. coccinellae (синонимы: *D. terminatus* Nees, *Perilitus coccinellae* Schrank, *P. terminatus* Nees, *P. americanus* Riley) – широко распространённый вид ос, населяющий все континенты, за

исключением Антарктиды, а также многие острова. С 1926 г. до настоящего времени остаётся не выясненным статус североамериканских популяций *D. coccinellae*: являются ли они нативными, или же были некогда завезены из Европы [Balduf, 1926]. Предполагают, что *D. coccinellae* мог распространяться вместе с партиями божьих коровок, использовавшихся для биологической борьбы с вредителями: вероятно, он был завезён на Гавайские острова вместе с *O. v-nigrum* [Timberlake, 1918], и в Новую Зеландию вместе с *Coccinella undecimpunctata* (Linnaeus, 1758) [Gourlay, 1930].

К настоящему времени известен 61 вид божьих коровок, на которых паразитирует *D. coccinellae*; из них 56 видов относятся к подсемейству Coccinellinae и 5 – к подсемейству Chilocorinae [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012; Minnaar et al., 2014]. Ранние лабораторные исследования показали, что имаго *D. coccinellae* реагируют только на представителей подсемейства Coccinellinae [Cushman, 1913; Klausnitzer, 1969; Richerson, DeLoach, 1972]. Однако позже были обнаружены случаи паразитирования *D. coccinellae* не только на божьих коровках подсемейства Chilocorinae, но и на долгоносике *Sitona discoideus* (Gyllenhal, 1834) (Coleoptera: Curculionidae), обитающем в Новой Зеландии [Wightman, 1986]. Паразитирование *D. coccinellae* на жуках нативной популяции *H. axyridis* отмечено многими авторами [Liu, 1950; Maeta, 1969b; Филатова, 1974; Park et al., 1996; Kuznetsov, 1997; Koyama, Majerus, 2008]. Также известно паразитирование на инвазивных популяциях *H. axyridis*: североамериканской [Katsouranos, Aliniaze, 1998; Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005], южноамериканской [Togni et al., 2015; de Castro-Guedes, de Almeida, 2016; Roy et al., 2016], европейской [Koyama, Majerus, 2008; Berkvens et al., 2010; Steenberg, Harding, 2010; Ware et al., 2010; Herz, Kleespies, 2012; Raak-van der Berg et al., 2014; Francati, 2015; Dindo et al., 2016] и африканской [Roy et al., 2011; Minnaar et al., 2014].

Доля заражённых *D. coccinellae* божьих коровок варьирует в широких пределах. В Япо-

нии доля заражённых особей *H. axyridis* варьирует от 1.2% до 7.5% [Maeta, 1969b]. В Северной Америке – от 4.6% в Канаде (Квебек) [Firlej et al., 2005] до 8.9–23.8% в США (Миннесота) [Hoogendoorn, Heimpel, 2002]. В Южной Америке – 10.8% (в Чили, Сантьяго) [Ceryngier et al., 2018]. В Европе количество заражённых имаго *H. axyridis* не превышало 1.0% в Германии и Нидерландах [Herz, Kleespies, 2012; Raak-van der Berg et al., 2014]; на севере Италии было заражено от 2.3% до 6.2% особей [Dindo et al., 2016], в Англии – 7.6% [Koyama, Majerus, 2008], в Дании – 3.5–27.4% [Ceryngier et al., 2018].

Известно, что некоторые виды кокциnellид поражаются *D. coccinellae* несколько чаще, чем остальные. Как правило, это более крупные виды [Richerson, DeLoach, 1972]. В Северной Америке чаще поражаются *C. maculata* (14.5–32.1% особей) и *H. convergens* [Balduf, 1926; Obrycki, 1989; Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005], в Южной Америке – *H. variegata* (46.4%) и *Eriopis chilensis* (Hofmann, 1970) (29.2%) [Ceryngier et al., 2018], в Западной и Центральной Европе – *C. septempunctata* (4.4–28.6%) [Iperti, 1964; Klausnitzer, 1969; Ceryngier et al., 2018], в Восточной Европе (Украина) – *P. quatuordecimpunctata* (до 34.0%) и *C. septempunctata* (до 25.0%) [Гумовская, 1988], в Западной Сибири – *C. septempunctata* (до 30.1%) [Филатова, 1974], в Японии – *C. septempunctata brucki* (Mulsant, 1866) (10.0–15.8%) [Maeta, 1969b; Koyama, Majerus, 2008] и в Австралии – *Coccinella transversalis* (Fabricius, 1781) [Anderson et al., 1986]. Доля заражённых *D. coccinellae* жуков сходных размеров (например, *H. axyridis* и *C. septempunctata*) часто имеет близкие значения. Заражённость божьих коровок *D. coccinellae* варьирует в разные годы и в разных местообитаниях. Например, в Дании в окрестностях Копенгагена в 2010 г. было заражено 28.6% *C. septempunctata* и 27.4% *H. axyridis*, а в 2014 г. – лишь 4.4% *C. septempunctata* и 3.5% *H. axyridis* [Ceryngier et al., 2018]; на Дальнем Востоке России в 1970 г. было заражено 23.4% имаго *C. septempunctata*, в 1971 – уже 10.7%, в 1972 – лишь 5.5%. У *Coccinula quatuordec-*

cimpustulata (Linnaeus, 1758) в 1971 г. наблюдалось 13.3% заражённых имаго, в 1972 – лишь 2.1%, у *P. quatuordecimpunctata* в 1971 г. заражено 4.0% имаго, в 1972 – 0.4% [Кузнецов, 1975а]. В гористом районе на юго-западе Польши 15–25% имаго *C. septempunctata*, зимующих на вершинах гор, были заражены *D. coccinellae*, в то время как среди жуков, зимующих у подножья, количество заражённых особей было почти в 3 раза больше [Ceryngier, 2000]. Интересно обратить внимание, что в некоторые годы (как, например, в 1971 г. на Дальнем Востоке) более мелкий вид божьих коровок (*C. quatuordecimpustulata*) может быть заражён в большей степени, чем более крупный вид (*C. septempunctata*) [Кузнецов, 1975а].

Этот паразитоид чаще всего нападает на имаго, реже – на личинок и куколок кокцинеллид [Obrycki et al., 1985; Hoogendoorn, Heimpel, 2002]. *D. coccinellae* на самках паразитирует чаще, чем на самцах [Davis et al., 2006], и чаще на молодых особях, чем на перезимовавших имаго [Majerus et al., 2000]. Возможные причины, позволяющие объяснить предпочтительность выбора самок божьих коровок паразитоидом, следующие: 1) самки кокцинеллид имеют в среднем более крупные размеры и большую массу тела, чем самцы, что обеспечивает личинку паразитоида большим количеством питательных веществ [Barron, Wilson, 1998]; 2) на протяжении репродуктивного периода самки питаются активнее самцов [Hodek, 1996]. Самка *D. coccinellae* откладывает яйцо в имаго жука-хозяина; если имаго по каким-либо причинам недоступны, то откладка яйца осуществляется в личинку или куколку. В двух последних случаях, однако, развитие паразитоида может быть завершено только после вылупления имаго божьей коровки [Maeta, 1969b; Филатова, 1974; Семьянов, 1978; Kadono-Okuda et al., 1995].

Обнаружение и распознавание вида-хозяина осуществляется *D. coccinellae* как с помощью органов зрения, так и органов химического чувства (обоняния) [Richerson, DeLoach, 1972]. Движущиеся кокцинеллиды легко распознаются и подвергаются атакам *D. coccinellae* [Balduf, 1926; Richerson, DeLoach, 1972; Orr

et al., 1992], неподвижные жуки могут быть узнаны только на очень маленьком расстоянии [Sluss, 1968]. Ползущий жук-хозяин не только облегчает *D. coccinellae* его обнаружение, но также и предоставляет возможность занять удобную позицию для откладки яйца. Когда божья коровка ползает, ее элитры слегка приподнимаются, и голова вытягивается немного вперёд, что даёт самке паразитоида более удобный доступ к мягким мембранам тела жука. Если потенциальный хозяин неподвижен, осе приходится заставлять его двигаться, постукивая его своими антеннами, и периодически предпринимать попытки занять необходимую для откладки яйца позицию [Balduf, 1926; Richerson, DeLoach, 1972].

Самки *D. coccinellae* могут откладывать яйцо внутрь тела божьей коровки, вставляя яйцеклад между мембранами последних сегментов брюшка, либо в область сочленения головы с грудью, либо в тазики ног [Balduf, 1926; Iperti, 1964; Sluss, 1968; Richerson, DeLoach, 1972]. Инкубационный период яиц длится 5 [Sluss, 1968] или 6–7 дней [Balduf, 1926]. Вылупившаяся личинка в своём развитии проходит 3 возраста [Ogloblin, 1924; Kadono-Okuda et al., 1995]. Как и у многих других паразитирующих ос [Quicke, 1997], личинка *D. coccinellae* первого возраста обладает хватательными мандибулами, которые утрачиваются после первой линьки. Считается, что они необходимы для уничтожения других паразитоидов внутри хозяина [Ogloblin, 1924]. Несмотря на то, что *D. coccinellae* – солитарный эндопаразитоид, откладывающий всего одно яйцо в тело хозяина, в одном жуке может находиться более одного яйца и/или личинки первого возраста этого же паразитоида [Оглоблин, 1913; Balduf, 1926], максимальное известное число паразитоидов – 47 у *C. septempunctata brucki* [Maeta, 1969b]. Но до 2-го возраста доживает только одна личинка [Balduf, 1926; Sluss, 1968]. Заражение одного и того же хозяина несколькими паразитоидами одного вида носит название суперпаразитизма [Smith, 1916]. Суперпаразитизм среди хозяев *D. coccinellae* может встречаться довольно часто: в префектуре Фукуока (Япо-

ния) 33–49% имаго *C. septempunctata brucki* содержали более одного паразитоида [Maeta, 1969b], в Польше частота суперпаразитизма у *C. septempunctata* варьировала от 22% до 64% [Ceryngier, 2000]. Это позволяет предположить слабую способность самок *D. coccinellae* отличать уже заражённых хозяев от незаражённых, что и было подтверждено в лабораторных экспериментах [Okuda, Ceryngier, 2000].

На ранних стадиях развития *D. coccinellae* оказывает стимулирующий эффект на созревание яичников хозяина. Однако со временем наблюдается реабсорбирование вителлина, накапливаемого в ооцитах хозяина [Kadono-Okuda et al., 1995] и ингибирование дальнейшего развития яичников [Balduf, 1926; Maeta, 1969b; Wright, Laing, 1978]. У заражённых самцов происходит ингибирование сперматогенеза в семенниках [Ceryngier et al., 1992; Ceryngier et al., 2004].

На протяжении своего развития личинка *D. coccinellae* большую часть времени непосредственно тканями хозяина не питается. Только личинка первого возраста питается жировым телом жука [Sluss, 1968]. В дальнейшем питание личинки осуществляется исключительно при помощи тератоцитов – клеток, происходящих из серозной оболочки яйца паразитоида. После того как личинка вылупляется из яйца, его серозная оболочка диссоциирует на отдельные тератоциты, которые выходят в гемоцель хозяина. Хотя у некоторых паразитоидных ос тератоциты могут выполнять функции совсем иного характера (например, подавление иммунитета хозяина, регулирование роста и развития хозяина) [Dahlman, 1990], у *D. coccinellae* основная функция тератоцитов заключается в обеспечении питанием развивающейся личинки этого паразитоида [Ogloblin, 1924]. Был выделен специфический полипептид, синтезируемый тератоцитами из аминокислот, абсорбируемых из гемолимфы хозяина [Okuda, Kadono-Okuda, 1995]. Этот полипептид обнаруживается и в кишечнике личинки *D. coccinellae*, что указывает на использование его личинкой в пищу. Исходное количество тератоцитов в гемоцеле хозяина в среднем составляет более 500 клеток [Kadono-Okuda et al., 1995; Firlej et al.,

2007]. В ходе развития паразитоида количество тератоцитов сокращается до полного или почти полного исчезновения к тому времени, когда личинка *D. coccinellae* покидает тело хозяина [Sluss, 1968; Kadono-Okuda et al., 1995; Firlej et al., 2007]. Линейный размер тератоцитов, которые не были съедены личинкой, по мере их роста увеличивается более чем в 10 раз: от 46–47 мкм в диаметре во время диссоциации от серозной оболочки яйца и почти до 500 мкм в диаметре ко времени достижения личинкой 3-го возраста [Sluss, 1968; Kadono-Okuda et al., 1995], а в некоторых случаях их диаметр может превышать 900 мкм [Firlej et al., 2007]. Рост тератоцитов происходит посредством синтеза и накопления специфического полипептида [Okuda, Kadono-Okuda, 1995; Kadono-Okuda et al., 1998].

H. axyridis обладает эффективной иммунной системой: гематоциты способны разрушать оболочку яиц *D. coccinellae* [Firlej et al., 2012]. Развитие вышедшей из яйца личинки может быть затруднено или замедленно из-за сокращения или неправильного роста тератоцитов [Firlej et al., 2007]. Возможно, что микроспоридии, обнаруженные у *H. axyridis* [Vilcinskis et al., 2013], также препятствуют развитию личинок *D. coccinellae* в организме хозяина. Экспериментальных подтверждений этого предположения пока ещё не получено, однако известно, что наличие микроспоридий у *H. convergens* мешает нормальному развитию *D. coccinellae* [Sluss, 1968].

Вследствие непрямого питания, характерного для личинки *D. coccinellae*, многие органы хозяина остаются неповреждёнными на протяжении всего времени развития паразитоида. Единственными органами, подвергающимися значительному воздействию со стороны паразитоида, являются гонады, развитие которых ингибируется, а также жировое тело, которое дегенерирует и существенно уменьшается в размере [Sluss, 1968]. Из-за незначительности получаемых повреждений божьи коровки обычно остаются живыми после выхода личинки паразитоида наружу. Более того, заражённого *D. coccinellae* жука можно отличить от здорового по растянутому брюшку и повис-

шим крыльям только в период развития последней стадии личинки паразитоида; при выходе личинки из брюшка божья коровка принимает нормальный вид [Гумовская, 1988]. Личинка 3-го возраста *D. coccinellae* покидает тело жука через мембрану между пятым и шестым [Cushman, 1913; Balduf, 1926] или между шестым и седьмым тергитами брюшка [Sluss, 1968; Maeta, 1969b], сплетает небольшой продолговатый кокон между ногами хозяина и окукливается. Развитие в стадии куколки длится 8–14 дней [Кузнецов, 1975а]. Примерно за полчаса до появления снаружи личинки паразитоида божья коровка становится неподвижной, перестаёт питаться и остаётся в таком парализованном состоянии до самой смерти, которая наступает через несколько дней (от 3 до 7, а иногда и до 10–15) [Кузнецов, 1975а; Гумовская, 1988; Ceryngier, Hodek, 1996]. Утрата божьей коровкой двигательной активности связана с попаданием в её нервную систему вируса, переносчиком которого является личинка *D. coccinellae*. Вирус реплицируется в церебральных ганглиях жука, вызывая возникновение парализованного состояния. Такое состояние хозяина позволяет личинке *D. coccinellae* сплести кокон между его лапками с вентральной стороны. Это обеспечивает куколке *D. coccinellae* некоторую дополнительную защиту, поскольку божья коровка обладает апосематической окраской и остаётся способной к испусканию секреторной жидкости, что служит для отпугивания хищников [Dheilly et al., 2015]. Однако некоторые жуки оказываются способными восстанавливать нормальную жизнедеятельность [Timberlake, 1916; Bryden, Bishop, 1945; Anderson et al., 1986; Triltsch, 1996; Maure et al., 2014]. Отдельные самки *C. septempunctata*, содержащиеся в лабораторных условиях, не только выжили после того как личинка *D. coccinellae* выбралась наружу, но и спустя 12 дней после этого события стали откладывать яйца [Triltsch, 1996]. Отмечается, что *H. axyridis* также обладает способностью сравнительно быстро восстанавливать двигательную активность после выхода личинки *D. coccinellae* из полости тела, что значительно снижает защиту паразитои-

да, обеспечиваемую неподвижным хозяином. Даже известен случай, когда *H. axyridis* съела личинку *D. coccinellae*, собиравшуюся приступить к окукливанию [Ceryngier et al., 2018].

Стадия куколки *D. coccinellae* при умеренных температурах (22–26 °С) длится примерно 7–10 дней [Obrycki et al., 1985; Obrycki, 1989; Firlej et al., 2007]. После завершения стадии куколки взрослая оса покидает кокон, прогрызая отверстие на его головном конце [Ceryngier, Hodek, 1996]. Яичники самки *D. coccinellae*, покидающей кокон, являются вполне развитыми и содержат около 100 яиц [Balduf, 1926; Iperti, 1964; Grigorov, 1983]. В лабораторных условиях среднее количество откладываемых яиц одной самкой *D. coccinellae* варьирует от 20 [Grigorov, 1983] до 55 [Филатова, 1974] и даже более 60 штук [Wright, Laing, 1978].

Для *D. coccinellae* характерен телитокический партеногенез, при котором из яиц почти всегда вылупляются самки [Ceryngier, Hodek, 1996]. Иногда происходит появление самцов [Muesebeck, 1936; Hudon, 1959; Wright, 1978; Shaw et al., 1999]. Пять самцов *D. coccinellae*, выведенных из имаго божьих коровок (1 получен из *C. maculata* в Канаде (Онтарио), 4 – из *C. septempunctata* в Шотландии), при подсаживании к самкам демонстрировали ритуал ухаживания [Wright, 1978; Shaw et al., 1999]. Каждый из этих самцов предпринимал попытки взобраться на самок, но во всех случаях, кроме одного, эти попытки оказались отвергнуты. Этим единственным исключением оказался самец из Канады, который спарился с 4 самками. Процесс спаривания с каждой самкой длился примерно по 20 минут. Четырём оплодотворённым самкам было предложено 74 имаго *C. maculata*. Самки отложили яйца в 24 жука, из 11 божьих коровок были получены имаго *D. coccinellae*, которые все оказались самками [Wright, 1978].

В зависимости от соотношения количества заражённых *D. coccinellae* хозяев к числу вышедших из них имаго ос можно говорить об эффективности паразитизма. Эффективность паразитизма *D. coccinellae* часто варьирует в широких пределах даже среди особей одного и того же вида-хозяина: 18–96% у имаго *C.*

maculata [Richerson, DeLoach, 1972; Obrycki et al., 1985; Orr et al., 1992; Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005, 2007], 30–92% у имаго *H. convergens* [Richerson, DeLoach, 1972; Obrycki, 1989], 32–78% у имаго *C. septempunctata* [Obrycki, 1989; Orr et al., 1992; Koyama, Majerus, 2008], 49–55% у имаго *C. septempunctata brucki* [Koyama, Majerus, 2008], 0–26% у имаго *H. axyridis* [Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005, 2007; Koyama, Majerus, 2008; Berkvens et al., 2010], 0–17% у имаго *H. variegata* [Obrycki, 1989; Orr et al., 1992], 0–12% у имаго *A. bipunctata* [Richerson, DeLoach, 1972], 0–2% у имаго *P. quatuordecimpunctata* [Obrycki, 1989; Orr et al., 1992]. Из заражённых личинок и куколок хозяев до стадии имаго обычно развивается меньшее количество особей *D. coccinellae*, чем из имаго хозяев: из личинок *C. maculata* (1-го возраста – 0%, 2-го возраста – 8%, 3-го возраста – 19%, 4-го возраста – 26–58%) [Obrycki et al., 1985; Firlej et al., 2007], из куколок *C. maculata* – 28% [Obrycki et al., 1985], из личинок *H. convergens* (1-го возраста – 10%, 2-го возраста – 23%, 3-го возраста – 13%, 4-го возраста – 34%) [David, Wilde, 1973], из личинок *H. axyridis* (3-го возраста – 10%, 4-го возраста – 7–15%) [Berkvens et al., 2010].

Продолжительность развития *D. coccinellae* зависит от температуры следующим образом: при увеличении температуры от 15.6 °C до 26.7 °C происходит сокращение времени развития от 65.8 до 23.3 дня от стадии яйца до стадии имаго (от 47.9 до 16.3 дня на стадии яйца и личинки, от 20.8 до 7.1 дня на стадии куколки) [Obrycki, Tauber, 1978]. Также на продолжительность развития паразитоида оказывают влияние вид жука-хозяина и стадия его развития. Например, время развития *D. coccinellae* в *P. quatuordecimpunctata* значительно длиннее, чем в *C. maculata*, *H. convergens* или *C. septempunctata* [Obrycki, 1989]. А также, чем моложе стадия хозяина, тем дольше продолжительность развития паразитоида. Из яиц *D. coccinellae*, отложенных в личинку 2-го возраста *C. maculata*, имаго появились в среднем через 33.5 дня, в то время как из яиц, отложенных в жуков, находящихся на стадии

имаго, взрослые осы вышли через 27 дней [Obrycki et al., 1985]. Развитие яйца и личинки *D. coccinellae*, протекающее внутри хозяина, длится около 17 дней, если яйца паразитоида были отложены в имаго *C. septempunctata brucki*, и примерно на 5 дней дольше, если откладывание произошло в личинку 4-го возраста. Если *D. coccinellae* откладывает яйцо в личинку или куколку хозяина, то развитие вышедшей из яйца личинки останавливается на этапе 1-го возраста до тех пор, пока не разовьётся имаго хозяина. При этом тератоциты также останавливаются в своём развитии, их размеры не увеличиваются [Kadono-Okuda et al., 1995]. Точно также ведут себя тератоциты и в организме имаго хозяина, находящегося в состоянии диапаузы: их размеры составляют 45–50 мкм у *H. convergens* [Sluss, 1968] и 100–150 мкм у *C. septempunctata brucki* [Kadono-Okuda et al., 1995]. *D. coccinellae* зимуют в теле хозяина на стадии личинки 1-го возраста, реже – на стадии яйца [Balduf, 1926; Wright, Laing, 1982]. Паразитоид влияет на диапаузу хозяина, способствуя сокращению её продолжительности [Ceryngier et al., 2004].

Предполагается, что имаго *D. coccinellae* в естественных условиях живут около 2 недель или немногим больше [Balduf, 1926]. В лабораторных условиях при отсутствии питательной среды осы погибали через несколько дней после выхода из куколок [Iperti, 1964; Maeta, 1969b; Grigorov, 1983; Semyanov, 1986], но при подкармливании ос сахарным или медовым сиропом продолжительность их жизни возрастала до 20–25 дней [Semyanov, 1986] и даже до 87 дней [Филатова, 1974]. Также возможно увеличить продолжительность жизни имаго ос содержанием их при пониженных температурах [Iperti, 1964; Obrycki, Tauber, 1978; Wright, Laing, 1978]. Средняя продолжительность жизни имаго *D. coccinellae*, содержащихся на медовом растворе, составляла 17.1 дня при 19 °C и всего лишь 3.6 дня при 27 °C. Однако, если осы содержались вместе с взрослыми кокцинеллидами, то продолжительность жизни *D. coccinellae* изменялась следующим образом: 3.5 дня при 27 °C и 5 дней при 19 °C [Wright, Laing, 1978].

D. coccinellae – это поливольтинный вид. В центральной Европе насчитывается два поколения паразитоидов [Klausnitzer, 1969]; 3–4 поколения в юго-восточной Франции [Ipert, 1964] и Болгарии [Grigorov, 1983]; 4–5 поколений в Италии [Goidanich, 1943; Cavalloro, 1949]; в Узбекистане – 4 поколения [Адылов, 1965]; в Западной Сибири и на Дальнем Востоке России *D. coccinellae* даёт 2 поколения [Филатова, 1974; Кузнецов, 1987]; в Японии – 3 поколения [Maeta, 1969b]; в Северной Америке – от 4 до 6 поколений [Balduf, 1926].

Иногда из куколок *D. coccinellae* выводятся паразиты второго порядка (сверхпаразитизм) – осы из семейств Pteromalidae, Ichneumonidae и Chalcididae. В США (штат Иллинойс) было найдено 2 заражённых кокона *D. coccinellae*; из каждого кокона вышло по 5 птеромалидов *Dibrachys cavus* (Walker, 1835) [Balduf, 1926]. В июле 1943 г. в Египте оказалось заражено 8% куколок *D. coccinellae* птеромалидом из рода *Trichomalopsis* (Crawford, 1913) (синоним *Eupteromalus*) [Kamal, 1951]. В Канаде в окрестностях Онтарио в 1977 и 1978 гг. было обнаружено 11 коконов *D. coccinellae*, заражённых паразитоидом *Trichomalopsis* sp. и 6 коконов, заражённых ихневмонидом из рода *Gelis* (Thunberg, 1827) [Wright, Laing, 1982]. Ихневмониды *Gelis* sp. паразитируют на *D. coccinellae* и в Западной Сибири, но встречаются редко и их влияние на численность *D. coccinellae* ничтожно [Филатова, 1974]. Одна самка *Gelis agilis* (Fabricius, 1775) (синоним *Gelis instabilis* Forster, 1850) найдена в коконе *D. coccinellae* в Польше [Ceryngier, Hodek, 1996]. *D. coccinellae* также является хозяином для птеромалида *D. microgastri* (Bouché, 1834) (Иллинойс, США; Англия, Великобритания), *T. dubia* (Ashmead, 1896) (Северная Америка) и хальцидид *Conura porteri* (Brithes, 1923) (Чили), *C. paranensis* (Schrottky, 1902) (Аргентина), *C. petioliventrifera* (Cameron, 1884) (Калифорния, США) [Ceryngier et al., 2012].

***Homalotylus* spp. (Mayr, 1876)**
(Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae)

Осы рода *Homalotylus* паразитируют в личинках и куколках божьих коровок. Около 30

из 67 описанных видов паразитируют на кокцинеллидах, остальные, по-видимому, тоже являются паразитоидами божьих коровок [Мяцева, 1981; Ceryngier, Hodek, 1996; Семьянов, Тряпицын, 2004; Ceryngier et al., 2012]. При определении видов, паразитирующих на кокцинеллидах, на протяжении последнего столетия неоднократно допускались неточности. Паразитоидов божьих коровок из рода *Homalotylus* довольно часто обозначали как *H. flaminus* (Dalman, 1820) или, несколько реже, как *H. eytelweini* (Ratzeburg, 1844). Исследования последних лет показали, что и *H. flaminus*, и *H. eytelweini* по всей видимости являются *H. hemipterinus* (De Stefani, 1898) [Noyes, 2010; Trjapitzin, 2013]. Именно этот вид паразитирует на *H. axyridis* на Дальнем Востоке России [Кузнецов, 1987; Kuznetsov, 1997; Trjapitzin, 2011], в Хорватии [Glavendekić et al., 2010] и в Великобритании [Roy et al., 2016]. В Северной Каролине (США) *H. axyridis* подвергается нападению другого вида – *H. terminalis* (Say, 1829) [Riddick et al., 2009]. Можно предположить, что со временем будут получены данные о паразитировании на *H. axyridis* ос *H. sinensis* (Xu, He, 1997) и *H. mirabilis* (Brèthes, 1913), поскольку они паразитируют на коровках трибы Coccinellini и их ареалы перекрываются с нативным и инвазивным ареалами *H. axyridis*, соответственно.

Заражённость божьих коровок представителями рода *Homalotylus* зависит от географического региона, климатических условий и вида хозяина: в юго-восточной Франции заражённость *C. septempunctata* составила 80%, а *P. quatuordecimpunctata* – 50% [Ipert, 1964], заражённость *C. bipustulatus* на юге Греции оказалась более 50% [Stathas et al., 2008], на Черноморском побережье [Рубцов, 1954] и в Северной Африке [Smirnoff, 1957] она достигает 90–95%. Заражённость кокцинеллид в Индии может достигать 100% [Subramanyam, 1950], в то время как в окрестностях Дрездена и Санкт-Петербурга этот показатель не превышает 5%, увеличиваясь в отдельные годы почти до 20% [Klausnitzer, 1967; Липа, Семьянов, 1967], а на Дальнем Востоке – 0.9–1.0% (для *C. septempunctata*) [Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987].

Осы *Homalotylus* откладывают яйца в личинок (чаще всего 3-го и 4-го возрастов) божьих коровок в период линьки, пока те прикреплены к субстрату [Ipertí, 1964; Кузнецов, 1975а]. Обычно через несколько дней после заражения личинка божьей коровки снова прикрепляется к субстрату, как и во время линьки, но сбрасывания хитинового покрова не происходит, личинка умирает, кутикула темнеет и становится твердой. Иногда пораженная личинка успевает достигнуть стадии куколки, прежде чем погибнет [Липа, Семьянов, 1967; Yinon, 1969; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987]. Некоторые виды, такие как *H. eytelweinii* и *H. shuvakhinae* (Trjapitzin, Triapitsyn, 2003) завершают своё развитие в мумифицированной личинке 4-го возраста [Yinon, 1969; Semyanov, 1986; Trjapitzin, Triapitsyn, 2003]. Однако *H. platynaspidis* (Hoffer, 1963) обычно заканчивает своё развитие в куколке хозяина, *Platynaspis luteorubra* (Goeze, 1777), и лишь иногда – в предкуколке [Völkl, 1995; Семьянов, Тряпицын, 2004]. *H. nigricornis* (Mercet, 1921) также завершает своё развитие в куколке хозяина [Мярцева, 1981].

Осы *Homalotylus*, по-видимому, ведут себя как солитарные паразитоиды по отношению к хозяевам маленького размера (представители трибы Scymnini) [Klausnitzer, 1969; Lotfalizadeh, Ebrahimi, 2001; Fallahzadeh et al., 2006], а к более крупным хозяевам – как гregarные паразитоиды [Ipertí, 1964; Klausnitzer, 1969; Kulman, 1971; Филатова, 1974; Кузнецов, 1975а; Семьянов, Тряпицын, 2004]. Количество имаго *Homalotylus*, развивающихся в одной личинке, зависит от вида и размера хозяина: в личинках рода *Chilocorus* (Leach, 1815) развивается от 1 до 3 паразитоидов, реже больше [Теленга, 1948; Domenichini, 1957], около 3 имаго – в личинках *P. quatuordecimpunctata* [Ipertí, 1964], примерно столько же (3–4 имаго) – в личинках *P. luteorubra* [Семьянов, Тряпицын, 2004], в личинках *C. septempunctata* – от 4 до 6 [Ipertí, 1964; Филатова, 1974] или до 8 имаго [Klausnitzer, 1969; Кузнецов, 1975а]. Однако наблюдалось вылупление даже 21 имаго *H. terminalis* из одной личинки *Anatis quindecimpunctata* (De Geer, 1775) [Kulman,

1971]. Личинки *Homalotylus* на всём протяжении своего развития не имеют непосредственного контакта между собой, поскольку их развитие происходит в отдельных камерах, стенки которых образованы высохшими остатками тканей хозяина. Каждое имаго паразитоидов покидает тело хозяина через собственное округлое отверстие [Ipertí, 1964, Филатова, 1974]. Из куколок *Homalotylus* выходят уже половозрелые имаго [Филатова, 1974]. В природе имаго *Homalotylus* питаются выделениями тлей и кокцид [Рубцов, 1954; Филатова, 1974]. Осы *Homalotylus* зимуют на стадии предкуколки [Ipertí, 1964; Филатова, 1974] или куколки [Smirnoff, 1957; Кузнецов, 1987] внутри затвердевшей оболочки тела хозяина.

Продолжительность развития не зимующих поколений *Homalotylus* зависит от географического региона, климатических условий и вида хозяина: от 25 до 45 дней – в личинках *C. septempunctata*, и более короткий срок – в личинках *P. quatuordecimpunctata* на юго-востоке Франции [Ipertí, 1964], 17–19 дней – в Краснодарском крае России [Теленга, 1948]. Продолжительность жизни имаго *Homalotylus* в лабораторных условиях составляет 6–11 дней [Ipertí, 1964].

Осы *Homalotylus* дают несколько поколений в год: 5–6 поколений в юго-восточной Франции [Ipertí, 1964], столько же в Краснодарском крае [Теленга, 1948; Мурашевская, 1969], 3 поколения – на Черноморском побережье Кавказа [Рубцов, 1954] и 2 поколения – на Дальнем Востоке России [Кузнецов, 1987].

Для этих ос известен сверхпаразитизм, и их численность регулируется паразитоидами: множество перепончатокрылых из разных семейств (Megaspilidae, Encyrtidae, Pteromalidae) паразитируют на личинках *Homalotylus*. Во Франции наблюдался выход из куколок *C. septempunctata*, заражённых осами *Homalotylus*, имаго мегаспилид из рода *Dendrocercus* (Ratzeburg, 1852) (синоним *Lygocercus*) [Ipertí, 1964]. Ещё два вида, паразитирующие на *Homalotylus*, энциртид *Prochiloneurus aegyptiacus* (Mercet, 1929) (синоним *Achryso-phagus aegyptiacus*) и птеромалид *Pachyneuron chilocori* (Domenichini, 1957), обнару-

жили в личинках *C. bipustulatus* [Yinon, 1969]. Сверхпаразитирование *P. chilocori* на *C. bipustulatus* может достигать 86% [Domenichini, 1957]. Птеромалид *P. solitarium* (Hartig, 1838) (синоним *P. solitarius*) относится к паразитоидам второго порядка и развивается за счёт ос *H. flaminus* (или, учитывая более поздние замечания, *H. hemipterinus*). В личинках божьих коровок *C. septempunctata* [Ceryngier, Hodek, 1996] *A. ocellata*, *M. oblongoguttata* [Филатова, 1974], а также *H. axyridis*, *Calvia quatuordecimguttata* (Linnaeus, 1758) и *C. inornatus* [Кузнецов, 1987] развивается от 3 до 10 имаго *P. solitarium*. Продолжительность жизни *P. solitarium* в лабораторных условиях при подкармливании сахарным раствором составляет более 3 месяцев (94 дня) [Филатова, 1974]. В Северной Америке *H. terminalis* служит хозяином для другого птеромалида – *P. altiscuta* (Howard, 1884) (синоним *P. altiscutum*) [Riddick et al., 2009].

Случается, что осы *Homalotylus* могут выступать и в качестве паразитоидов второго порядка. До сих пор известен единственный случай появления имаго *Homalotylus* из пупария *Phalacrotophora*, который был получен из куколки *C. septempunctata* [Du Buysson, 1921].

Tetrastichinae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophidae)

В подсемействе Tetrastichinae известно 12 видов ос, паразитирующих на божьих коровках, из них только 2 вида паразитируют на *H. axyridis*: *Oomyzus scaposus* (Thomson, 1878) и *Aprostocetus neglectus* (Domenichini, 1957) [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012].

Чаще всего встречающимся паразитоидом этой группы является *O. scaposus*. Этот широко распространённый вид, населяющий Евразию, Северную Америку, Багамские острова, Австралию и Новую Зеландию, паразитирует в основном на разных кокцинеллидах, относящихся, главным образом, к подсемействам Coccinellinae и Chilocorinae, но также известны отдельные случаи паразитирования *O. scaposus* на божьих коровках рода *Scymnus* (Scymninae) и златоглазках рода *Chrysopa* (Neuroptera: Chrysopidae) [Ceryngier et al.,

2012]. В России на Дальнем Востоке и Камчатке этот паразитоид заражает следующие виды божьих коровок: *C. septempunctata*, *H. axyridis*, *Hippodamia tredecimpunctata* (Linnaeus, 1758), *P. quatuordecimpunctata* [Кузнецов, 1975а, 1975б, 1981], а в Западной Сибири – *C. septempunctata*, *C. quinquepunctata*, *A. ocellata*, *H. axyridis*, *H. tredecimpunctata*, *A. bipunctata* [Филатова, 1974]. Описаны случаи паразитирования двух видов ос Tetrastichinae на *H. axyridis*: *O. scaposus*, заражающий личинок как в нативном ареале в Западной Сибири [Филатова, 1974] и на Дальнем Востоке России [Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987; Kuznetsov, 1997], так и в инвазивном, в Северной Америке [Riddick et al., 2009] и Великобритании [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014], и *A. neglectus*, найденный в куколках *H. axyridis* в Северной Америке [Riddick et al., 2009].

Заражённость кокцинеллид рода *Chilocorus* паразитоидами на Черноморском побережье варьирует в широком диапазоне: осы поражают от 1% до 10% 1-го поколения (весеннего) божьих коровок, 50–70% 2-го поколения (летнего) и нередко 90% и больше 3-го поколения [Рубцов, 1954]. Во Франции заражённость *C. septempunctata* осой *O. scaposus* составляла 0–1% в апреле-мае и почти 20% в июне-июле [Ipertí, 1964]. На Украине второе поколение *E. quadripustulatus* и *C. bipustulatus* было заражено этим паразитоидом на 50–55% [Дядечко, 1954]. В России в Ленинградской области *O. scaposus* поражает не более 5% кокцинеллид [Семьянов, 1965; Липа, Семьянов, 1967], на Дальнем Востоке заражённость божьих коровок этим паразитоидом в отдельные годы достигает 9.4% [Кузнецов, 1975б]. В 1971 г. заражённость личинок кокцинеллид составила: *C. septempunctata* – 4.4%, *H. axyridis* – 2.4% [Кузнецов, 1975а]. Нами было описано поражение осой *O. scaposus* 2.7% куколок *H. axyridis* в июне в Крыму (Феодосия) [Романов, 2017]. В Великобритании этим паразитоидом было поражено всего 0.1% куколок *H. axyridis* [Ware et al., 2010]; в Дании ни разу не было отмечено паразитирование *O. scaposus* на *H. axyridis*, в то время как случаи поражения им *C. sep-*

tempunctata (1.3%) и *A. bipunctata* (0.5%) были найдены [Ceryngier et al., 2018]. В Северной Каролине (США) 44% куколок *H. axyridis* было заражено *O. scaposus* [Riddick et al., 2009].

Самки *O. scaposus* обычно откладывают яйца в личинок божьих коровок 3-го и 4-го возрастов [Теленга, 1948], хотя они могут также отложить яйца в куколку [Iperti, 1964; Klausnitzer, 1969] или в более молодую личинку [Филатова, 1974]. Яйца откладываются внутрь между грудью (тораком) и брюшком хозяина, реже между плевритами и изредка внутрь головной капсулы [Semyanov, 1986]. Тетрастихины – гregarные паразитоиды, в личинке божьей коровки может развиваться от 6 до 21 личинки *O. scaposus*, в куколке – от 5 до 41 паразитоида [Филатова, 1974]. В отдельных куколках *C. septempunctata*, собранных в Санкт-Петербурге, наблюдалось вылупление от 6 до 47 имаго *O. scaposus*, а в куколках того же вида, собранных в г. Мурманске, – от 5 до 32 имаго [Semyanov, 1986]. На Дальнем Востоке отмечалось откладывание от 2 до 15 яиц в полость тела личинок кокцинеллид [Кузнецов, 1975а]. В Краснодарском крае в теле одной личинки *Chilocorus renipustulatus* (Scriba, 1790) насчитывалось обычно от 6 до 8, иногда же до 18 личинок *O. scaposus* [Теленга, 1948]. Процесс откладки яиц занимает от 1 до 2.5 минуты. Самка может откладывать яйца до 3 раз в одну и ту же личинку [Semyanov, 1986]. Заражённая паразитоидом личинка 4-го возраста окукливается, после чего вскоре умирает и темнеет. В большинстве случаев все имаго выходят наружу из одного маленького отверстия, прогрызенного в кутикуле на дорсальной стороне куколки; реже выход происходит из нескольких отверстий [Iwata, Tachikawa, 1966; Филатова, 1974]. В нескольких известных случаях паразитирования *O. scaposus* в молодой личинке (1-го и 2-го возрастов) выход имаго происходит до окукливания личинки-хозяина [Филатова, 1974; Кузнецов, 1981].

Количество самцов и самок *O. scaposus*, развивающихся в одной особи хозяина, бывает различно: вылетевшие из одного хозяина имаго паразитоида могут оказаться только самка-

ми, а могут быть только самцами, но чаще наблюдается сдвиг в соотношении полов потомства паразитоида в сторону самок [Iwata, Tachikawa, 1966; Филатова, 1974]. В одном случае из 41 имаго *O. scaposus* только 2 оказались самцами, остальные были самками [Филатова, 1974]. В зависимости от температуры и географического региона развитие занимает разное время: 20–32 дня на юго-востоке Франции [Iperti, 1964], 15–18 дней в Западной Сибири [Филатова, 1974], 15–26 дней на Дальнем Востоке [Кузнецов, 1975а, 1987] и 12–16 дней в Краснодарском крае [Теленга, 1948]. Самцы и самки *O. scaposus* выходят из куколок уже половозрелыми. Самцы *O. scaposus* полигамны. Спаривание происходит через несколько минут после вылупления имаго; самки вскоре после спаривания (обычно на второй день) могут начать заражать личинок кокцинеллид [Теленга, 1948; Iperti, 1964; Филатова, 1974]. У тетрастихин зимуют предкуколки [Iperti, 1964; Филатова, 1974] или куколки [Кузнецов, 1987] внутри мумифицированного хозяина.

В лабораторных условиях при 20–25 °С и 70% влажности время жизни имаго составляло от 5 до 20 дней, а при 14 °С – более 25 дней [Iperti, 1964]. При использовании искусственного питательного раствора из мёда и сахара длительность жизни ос возрастала до 38–59 дней [Филатова, 1974].

Представители подсемейства Tetrastichinae являются поливольгинными видами, дающими в сезон размножения несколько поколений: на юго-востоке Франции [Iperti, 1964] и юге России (Краснодарский край, Кубань) [Теленга, 1948; Мурашевская, 1969] наблюдалось 7 поколений (обычно на двух поколениях хозяина, например, *C. bipustulatus*), на Дальнем Востоке России – 2 поколения [Кузнецов, 1975а, 1987].

O. scaposus является хозяином для птеромалид *P. solitarium* [Филатова, 1974; Кузнецов, 1987] и *P. altiscuta* [Riddick et al., 2009].

Роль паразитоидов как регуляторов численности инвазивных популяций *H. axyridis*

Известна гипотеза, согласно которой чужеродный вид первое время не испытывает се-

рьёзного воздействия со стороны нативных паразитоидов [Roy, Lawson Handley, 2012; Ceryngier et al., 2018]. Данные в пользу этой гипотезы были получены в Великобритании. В Англии *H. axyridis* впервые появилась в 2003 г. [Roy et al., 2012]. С 2004 по 2011 г. внимательно изучалось соотношение заражённых горбатками *Phalacrotophora* куколок *H. axyridis* и *C. septempunctata* [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014]. Первые заражённые куколки *H. axyridis* (0.4%) были найдены в 2007 г. [Ware et al., 2010], и вплоть до 2011 г. заражённость куколок *H. axyridis* составляла 0.4–1.7%, а *C. septempunctata* – 8.4–18.0% [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014]. В Италии *H. axyridis* появилась в 2006 г. [Burgio et al., 2008]. Заражённые горбатками куколки были обнаружены впервые в 2013 г., доля заражённых куколок составила 5.1%; в 2014 г. эта величина снизилась до 0.8% [Francati, 2015]. На западе Польши *H. axyridis* впервые появилась в 2007 г. [Roy et al., 2016], заражённость куколок горбатками *Phalacrotophora* с 2008 по 2012 г. составляла 5.3% [Durska, Ceryngier, 2014]. В Крыму *H. axyridis* впервые обнаружили в 2013 г. [Орлова-Беньковская, Могилевич, 2016]. В 2017 г. из 6 собранных в Ялте куколок *H. axyridis* три оказались заражены *P. fasciata*, в остальных городах (Севастополе, Симферополе, Феодосии и Керчи) заражённых куколок не обнаружено [Романов, 2017]. К сожалению, из-за малого размера выборки нельзя оценить заражённость *H. axyridis* в Ялте, хотя представляется маловероятным, что она не превышала 5%. Но если заражённость и превышала 5%, то это может быть следствием более благоприятных для горбаток *Phalacrotophora* климатических условий; например, в Англии доля заражённых ими куколок *H. axyridis* почти в 3 раза ниже, чем в Польше и на севере Италии. Заражённость имаго *H. axyridis* тахинами *Medina* в Европе – около 0.5% [Roy et al., 2016; Ceryngier et al., 2018]. Тахиной *S. triangulifera* в США в 1992 г. было заражено от 3 до 31% жуков [Nalera, Kidd, 2002]. *O. scaposus* редко паразитирует на *H. axyridis* в Европе, доля заражённых им коровок незначительна: 0.1% в

Англии [Ware et al., 2010], 2.7% в Феодосии (Крым) [Романов, 2017], в то время как в Северной Каролине (США) заражённость этим паразитоидом может достигать 44% [Riddick et al., 2009]. Интересно отметить, что *D. coccinellae*, по-видимому, быстрее переходит к активному паразитированию на новых хозяевах, чем остальные паразитоиды, поскольку заражённость *D. coccinellae* европейской инвазивной популяции *H. axyridis* значительно выше: в Англии в 2007 г. было заражено 7.6% жуков [Кояма, Majerus, 2008], в Дании, где *H. axyridis* впервые обнаружили в 2006 г. [Brown et al., 2008; Pedersen et al., 2008], уже в 2010 г. заражённость *H. axyridis* достигала 27.4% [Ceryngier et al., 2018]. Но активность *D. coccinellae*, также как и других паразитоидов, носит волнообразный характер: в 2014 г. в Дании (в окрестностях Копенгагена) доля заражённых *D. coccinellae* божьих коровок *H. axyridis* составляла всего 3.5% [Ceryngier et al., 2018], в США (Миннесота) в 1999 г. было заражено 23.8% жуков, а в 2000 г. – 8.9% [Hoogendoorn, Heimpel, 2002].

Таким образом, наибольшее влияние на численность *H. axyridis* в Европе оказывает *D. coccinellae*. Горбатки, тахины и тетрастихины пока мало воздействуют на численность *H. axyridis* в инвазионной части ареала в Европе. Однако, учитывая их значение в регулировании численности *H. axyridis* в нативном ареале, можно предположить усиление влияния этих паразитоидов (особенно горбаток *Phalacrotophora*) спустя некоторое время. Отчасти это предположение уже подтверждается тем, что в Европе на *H. axyridis* паразитируют все 4 вида *Phalacrotophora*, в то время как нативные виды кокцинеллид поражаются максимум тремя видами горбаток. В Северной Америке *D. coccinellae*, *O. scaposus* и *S. triangulifera* активно паразитируют на *H. axyridis*. Осы *Homalotylus* в качестве паразитоидов *H. axyridis* встречаются редко, и доля заражённых ими особей *H. axyridis* мала. Возможно, что этот вид божьих коровок не является основным хозяином для ос *Homalotylus*.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 16-16-00079.

Литература

- Адылов З.К. Естественные враги хищных кокцинеллид // Сб. работ молодых учёных и аспирантов. 1965. Вып. 1. Ташкент. С. 339–342.
- Баздырева В.И. Австралийский желобчатый червец и меры борьбы с ним // Защита растений. 1932. № 3. С. 35–64.
- Богунова М.В., Теленга Н.А. Применение хилокорусов для борьбы с калифорнийской щитовкой на Кавказе // Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. Ч. 3. 1938. С. 52–54.
- Воронин К.Е. Биология хищника тлей хармонии (*Leis axyridis* Pall. Coccinellidae, Coleoptera) // В кн.: Вредные насекомые лесов советского Дальнего Востока. Владивосток, 1966. С. 177–185.
- Гумовская Г.Н. Естественные враги кокцинеллид // Защита растений. Вып. 8. М.: Колос, 1988. С. 36–37.
- Дядечко Н.П. Кокцинеллиды Украинской ССР. Киев: Изд-во АН СССР, 1954. 157 с.
- Клаузицер Б. Тахина *Degeeria luctuosa* Mg. (Diptera, Tachinidae) как паразит *Synharmonia conglobata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтومол. обозр. 1969. Т. 48. № 3. С. 500–501.
- Кузнецов В.Н. Влияние некоторых биотических факторов на численность кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморском крае // В сб.: Энтомофаги советского Дальнего Востока / Под ред. Л.А. Ивлиева, Л.С. Куликовой, Т.П. Симаковой. Труды Биолого-почвенного ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975а. Т. 27. № 130. С. 143–152.
- Кузнецов В.Н. Фауна и экология кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края // В сб.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Труды Биолого-почвенного ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975б. Т. 28. № 131. С. 3–24.
- Кузнецов В.Н. Фауна и экология кокцинеллид Coleoptera, Coccinellidae Камчатки // В сб.: Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. Биолого-почвенный ин-т. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 46–54.
- Кузнецов В.Н. Паразиты кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) на Дальнем Востоке // В сб.: Новые данные по систематике насекомых Дальнего Востока / Под ред. П.А. Лера, Н.А. Сторожевой. Труды Биолого-почвенного ин-та. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. Т. 133. № 236. С. 17–22.
- Липа Е.Ю., Семьянов В.П. Паразиты кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Ленинградской области // Энтومол. обозр. 1967. Т. 46. № 1. С. 75–79.
- Мурашевская З.С. Хилокорусы // Защита растений. Вып. 11. М.: Колос, 1969. С. 36–38.
- Мягцева С.Н. Виды рода *Homalotylus* Mayr (Hymenoptera, Encyrtidae) – паразиты кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) в Туркмении // Известия АН ТуркССР. Серия биологических наук. 1981. № 6. С. 35–41.
- Оглоблин А.А. К биологии божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae) // Русск. энтомол. обозр. 1913. Т. 13. № 1. С. 27–43.
- Орлова-Беньковская М.Я., Могилевич Т.А. Первая находка *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) в Кабардино-Балкарской республике и история расселения этого чужеродного вида по Кавказу и югу Европейской России с 2002 по 2015 год // Кавказский энтомол. бюлл. 2016. Т. 12. № 1. С. 93–98.
- Романов Д.А. Обнаружение паразитоидов *Phalacrotophora fasciata* (Diptera: Phoridae) и *Oomyzus scaposus* (Hymenoptera: Eulophidae) в куколках *Harmonia axyridis* Крымского полуострова // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 106–109.
- Рубцов И.А. Акклиматизация криптолемуса на Черноморском побережье // Природа. 1947. № 10. С. 74–75.
- Рубцов И.А. Цитрусовые вредители и их природные враги. М.; Л.: АН СССР, 1954. 260 с.
- Самойлова З.И. Экономическое обоснование использования хищного жука криптолемуса (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.) в борьбе с мучнистыми червецами и пульвинариями // Научн. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии АН УССР. 1950. № 2. С. 12–48.
- Семьянов В.П. Фауна, биология и полезная роль кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) в Белоруссии // Записки Ленингр. с.-х. ин-та. 1965. Т. 95. С. 106–120.
- Семьянов В.П. Необычный случай паразитизма у бракониды *Dinocampus coccinellae* Shrank (Hymenoptera, Braconidae) // Энтومол. обозр. 1978. Т. 57. № 3. С. 513–514.
- Семьянов В.П., Тряпицын В.А. Первый случай выведения паразита кокцинеллид *Homalotylus platynaspidis* Hoffer (Hymenoptera, Encyrtidae) // В сб.: Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем: Материалы докладов междунар. научно-практич. конференции, 29 сентября – 1 октября, Краснодар: Вып. 2, 2004. С. 81–83.
- Теленга Н.А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми (хищные кокцинеллиды и использование их в СССР). Киев: АН УССР, 1948. 120 с.
- Теленга Н.А., Богунова М.В. Главнейшие хищники червцов и тлей Уссурийской части ДВК и пути их использования // Защита растений. 1936. № 10. С. 75–87.
- Филатова И.Т. Паразиты Coccinellidae (Coleoptera) Западной Сибири // В кн.: Фауна и экология насекомых Сибири / Под ред. Н.Г. Коломийца. Новосибирск: СО Наука, 1974. С. 173–185.
- Anderson J.M.E., Hales D.F., van Brunschot K.A. Parasitisation of coccinellids in Australia // In: Ecology of Aphidophaga / Ed. by Hodek I. Prague: Academia & Dordrecht: Dr. W. Junk, 1986. P. 519–524.

- Arnaud P.H. Jr. A host-parasite catalog of North American Tachinidae (Diptera) // USDA Misc. Pub. 1978. Vol. 1319. P. 1–860.
- Balduf W.V. The bionomics of *Dinocampus coccinellae* Shrank // Ann. Entomol. Soc. Am. 1926. Vol. 19. P. 465–498.
- Barron A., Wilson K. Overwintering survival in the seven spot ladybird, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. 1998. Vol. 95. P. 639–642.
- Belshaw R. Tachinid flies, Diptera: Tachinidae // In: Handbooks for the identification of British insects. London: Royal Entomological Society, 1993. Vol. 10. Part 4a. 169 p.
- Berkvens N., Moens J., Berkvens D., Samih M.A., Tirry L., De Clercq P. *Dinocampus coccinellae* as a parasitoid of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Europe // Biol. Contr. 2010. Vol. 53. P. 92–99.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedvěd O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 5–21.
- Bryden J.W., Bishop M.W. *Perilitus coccinellae* (Schrank) (Hym: Braconidae) in Cambridgeshire // Entomol. Mon. Mag. 1945. Vol. 81. P. 51–52.
- Burgio G., Santi F., Lanzoni A., Masetti A., De Luigi V., Melandri M., Reggiani A., Ricci C., Loomans A.J.M., Maini S. *Harmonia axyridis* recordings in northern Italy // Bull. Insectol. 2008. Vol. 61. P. 361–364.
- Carnes E.K. Collecting ladybirds (Coccinellidae) by the ton // Calif. State Comm. Hort. Mon. Bull. 1912. Vol. 1. P. 71–81.
- Cavalloro R. Contributo alla biologia dei “Coccinellidi predatori” nell’Umbria con particolare riguardo a “*Coccinella septempunctata* L.”. Perugia: Tipografia Perugina gia Santucci, 1949. 26 p.
- Cerretti P., Tschorsnig H-P. Annotated host catalogue for the Tachinidae (Diptera) of Italy // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A Neue Ser. 2010. Vol. 3. P. 305–340.
- Ceryngier P. Overwintering of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) at different altitudes in the Karkonosze Mts, SW Poland // Eur. J. Entomol. 2000. Vol. 97. P. 323–328.
- Ceryngier P., Havelka J., Hodek I. Mating and activity of gonads in pre-dormant and dormant ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) // Invert. Reprod. Develop. 2004. Vol. 45. P. 127–135.
- Ceryngier P., Hodek I. Enemies of Coccinellidae // In: Ecology of Coccinellidae / Ed. by Hodek I., Honek A. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 319–350.
- Ceryngier P., Kindlmann P., Havelka J., Dostalkova I., Brunnhofer V., Hodek I. Effect of food, parasitization, photoperiod and temperature on gonads and sexual activity of males of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in autumn // Acta Entomol. Bohemoslov. 1992. Vol. 89. P. 97–106.
- Ceryngier P., Nedvěd O., Grez A.A., Riddick E.W., Roy H.E., Martin G.S., Steenberg T., Veselý P., Zaviezo T., Zúñiga-Reinoso Á. Haelewaters D. Predators and parasitoids of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, in its native range and invaded areas // Biol. Inv. 2018. Vol. 20. P. 1009–1031.
- Ceryngier P., Roy H.E., Poland R.L. Natural enemies of ladybird beetles // In: Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae) / Ed. by Hodek I., van Emden H.F., Honek A. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. P. 375–443.
- Clausen C.P. Entomophagous insects. New York: McGraw – Hill Book Company, 1940. 688 p.
- Colyer C.N. Notes on the life-histories of the British species of *Phalacrotophora* Enderlein (Dipt., Phoridae) // Entomol. Mon. Mag. 1952. Vol. 88. P. 135–139.
- Comont R.F., Purse B.V., Philips W., Kunin W.E., Hanson M., Lewis O.T., Harrington R., Shortall C.R., Rondoni G., Roy H.E. Escape from parasitism by the invasive alien ladybird, *Harmonia axyridis* // Insect Conser. Diver. 2014. Vol. 7. P. 334–342.
- Coutanceau J. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773): une coccinellae asiatique introduite, acclimatée et en extension en France // Bull. Soc. Entomol. France. 2006. Vol. 111. P. 395–401.
- Cushman R.A. Biological notes on a few rare or little known parasitic Hymenoptera // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1913. Vol. 15. P. 153–161.
- Dahlman D.L. Evaluation of teratocyte functions: an overview // Arch. Insect Bioch. Physiol. 1990. Vol. 13. P. 159–166.
- David M.H., Wilde G. Susceptibility of the convergent lady beetle to parasitism by *Perilitus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1973. Vol. 46. P. 359–362.
- Davis D.S., Stewart S.L., Manica A., Majerus M.E.N. Adaptive preferential selection of female coccinellid hosts by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // Eur. J. Entomol. 2006. Vol. 103. P. 41–45.
- Dean G.J. Survival of some aphid (Hemiptera: Aphididae) predators with special reference to their parasites in England // Bull. Entomol. Res. 1983. Vol. 73. P. 469–480.
- De Bach P. The necessity for an ecological approach to pest control on citrus in California // J. Econ. Entomol. 1951. Vol. 44. P. 443–447.
- de Castro-Guedes C.F., de Almeida L.M. Laboratory investigations reveal that *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) is a poor host for *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) in Brazil // J. Insect Sci. 2016. Vol. 16. P. 55; 1–9.
- Dheilly N.M., Maure F., Ravallec M., Galinier R., Doyon J., Duval D., Leger L., Volkoff A.-N., Missé D., Nidelet S., Demolombe V., Brodeur J., Gourbal B., Thomas F.,

- Mitta G. Who is the puppet master? Replication of a parasitic wasp-associated virus correlates with host behaviour manipulation // Proc. R. Soc. B. 2015. Vol. 282. P. 20142773.
- Dindo M.L., Francati S., Lanzoni A., di Vitantonio C., Marchetti E., Burgio G., Maini S. Interactions between the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Dinocampus coccinellae* // Insects. 2016. Vol. 7. P. 67; 1–13.
- Disney R.H.L. Natural history notes on some British Phoridae (Diptera) with comments on a changing picture // Entomol. Gaz. 1979. Vol. 30. P. 141–150.
- Disney R.H.L. Scuttle flies: the Phoridae. London: Chapman & Hall, 1994. 467 p.
- Disney R.H.L. A new species of Phoridae (Diptera) that parasitizes a widespread Asian ladybird beetle (Coleoptera: Coccinellidae) // Entomologist. 1997. Vol. 116. P. 163–168.
- Disney R.H.L. Five new species of scuttle fly (Diptera: Phoridae) from southern Africa // Afr. Invertebr. 2012. Vol. 53. P. 113–124.
- Disney R.H.L., Chazeau J. The recognition and biology of *Phalacrotophora quadrimaculata* (Diptera: Phoridae) parasitising *Olla v-nigrum* (Coleoptera: Coccinellidae) used in attempts to control the *Leucaena psyllid* // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1990. Vol. 65. P. 98–100.
- Disney R.H.L., Majerus M.E.N., Walpole M.J. Phoridae (Diptera) parasitising Coccinellidae (Coleoptera) // Entomologist. 1994. Vol. 113. P. 28–42.
- Domenichini G. Contributo alla conoscenza dei parassiti e iperparassiti dei Coleoptera Coccinellidae // Boll. Zool. Agr. Bachic. Milano. 1957. Vol. 22. P. 215–246.
- Du Buysson H. *Phora fasciata* Fall. (Dipt.) parasite par *Homalotylus eitelweini* Ratz. (Hym.) // Misc. Entomol. 1921. Vol. 25. P. 66–67.
- Durska E., Ceryngier P., Disney R.H.L. *Phalacrotophora beuki* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of ladybird pupae (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. 2003. Vol. 100. P. 627–630.
- Durska E., Ceryngier P. Parasitization of the invasive ladybird, *Harmonia axyridis*, by native phorid parasitoids in Poland // In: 8th international congress of dipterology / Ed. by Dorchin N., Kotrba M., Mengual X., Menzel F. Potsdam, 2014. Abstract volume. P. 88.
- Elliott N.C., Kieckhefer R., Kauffman W. Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape // Oecologia. 1996. Vol. 105. P. 537–544.
- Fallahzadeh M., Shojaei M., Ostovan H., Kamali K. The first report of two parasitoid wasps on the larvae of *Nephus bipunctatus* (Col.: Coccinellidae) from Iran // J. Entomol. Soc. Iran. 2006. Vol. 26. P. 95–96.
- Ferran A., El-Arnaouty S.A., Beysat-Arnaouty V., Galal H. Introduction and release of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas for controlling *Aphis craccivora* Koch on faba beans in Egypt // Egypt J. Biol. Pest. Control. 2000. Vol. 10. P. 129–136.
- Firlej A., Boivin G., Lucas E., Goderre D. First report of *Harmonia axyridis* Pallas being attacked by *Dinocampus coccinellae* Schrank in Canada // Biol. Inv. 2005. Vol. 7. P. 553–556.
- Firlej A., Girard P.-A., Brehélin M., Coderre D., Boivin G. Immune response of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) supports the enemy release hypothesis in North America // Ann. Entomol. Soc. Am. 2012. Vol. 105. P. 328–338.
- Firlej A., Lucas E., Goderre D., Boivin G. Teratocytes growth pattern reflects host suitability in a host-parasitoid assemblage // Physiol. Entomol. 2007. Vol. 32. P. 181–187.
- Francati S. Native preimaginal parasitism of *Harmonia axyridis*: new record of association with *Phalacrotophora fasciata* in Italy // Bull. Insectol. 2015. Vol. 68. P. 3–6.
- Glavendekić M., Mihajlović L., Hrašovec B. Native species *Homalotylus flaminus* Dalman (Hymenoptera, Encyrtidae) parasitoid of *Harmonia axyridis* on Balkan Peninsula // In: Population dynamics, biological control, and integrated management of forest insects, 12–16 September. Eberswalde, 2010. P. 47.
- Goetz D.W. *Harmonia axyridis* ladybug invasion and allergy // Allergy Asthma Proc. 2008. Vol. 29. P. 123–129.
- Goidanich A. Due Coccinelle igrofile e pollinivore sul riso (*Hippodamia 13-punctata* L., *Anisosticta 19-punctata* L.) // Riscicoltura. 1943. Vol. 33. P. 145–156, 169–177.
- Golec J.R., Hu H.P., Ray C., Woodley N.E. *Strongygaster triangulifera* (Diptera: Tachinidae) as a parasitoid of adults of the invasive *Megacopta cribraria* (Heteroptera: Plataspidae) in Alabama // J. Entomol. Sci. 2013. Vol. 48. P. 352–354.
- Gordon R.D. The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico // J. New York Entomol. Soc. 1985. Vol. 93. P. 1–912.
- Gourlay E.S. Some parasitic Hymenoptera of economic importance in New Zealand // N. Z. J. Sci. Tech. 1930. Vol. 11. P. 339–343.
- Grež A., Zavięzo T., Gonzales G., Rothmann S. *Harmonia axyridis* in Chile: a new threat // Cien. Inv. Agr. 2010. Vol. 37. P. 145–149.
- Grigorov S. Parasites, predatory insects and diseases of species from the Coccinellidae family // Rast. Nauki. 1983. Vol. 20. P. 113–121.
- Herting B. Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) // XII. Stuttg. Beitr. Naturk. 1971. Vol. 237. P. 1–18.
- Herz A., Kleespies R.G. Occurrence of natural enemies in different populations of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1771) (Coleoptera, Coccinellidae) in Germany // Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 2012. Vol. 18. P. 201–206.
- Hodek I. Food relationships // In: Ecology of Coccinellidae / Ed. by Hodek I., Honek A. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 319–350.
- Hoogendoorn M., Heimpel G.E. Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle

- species mediated by a shared parasitoid // Biol. Contr. 2002. Vol. 25. P. 224–230.
- Hudon M. First record of *Perilitus coccinellae* (Shrank) (Hymenoptera: Braconidae) as a parasite of *Coccinella novemnotata* Hbst. and *Coleomegilla maculata lengi* Timb. (Coleoptera: Coccinellidae) in Canada // Can. Entomol. 1959. Vol. 91. P. 63–64.
- Hurst G.D.D., McMeechan F.K., Majerus M.E.N. Phoridae (Diptera) parasitizing *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) select older prepupal hosts // Eur. J. Entomol. 1998. Vol. 95. P. 179–181.
- Iperti G. Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Alpes-Maritimes et les Basses-Alpes // Entomophaga. 1964. Vol. 9. P. 153–180.
- Iwata K., Tachikawa T. Biological observations on 53 species of the superfamilies, Chalcidoidae and Proctotrupoidae, from Japan (Hymenoptera: Apocrita) // Trans. Shikoku Entomol. 1966. Soc. Vol. 9. P. 1–29.
- Kadono-Okuda K., Sakurai H., Takeda S., Okuda T. Synchronous growth of a parasitoid, *Perilitus coccinellae*, and the teratocyte with the development of the host, *Coccinella septempunctata* // Entomol. Exp. Appl. 1995. Vol. 75. P. 145–149.
- Kadono-Okuda K., Weyda F., Okuda T. *Dinocampus* (= *Perilitus*) *coccinellae* teratocyte-specific polypeptide: its accumulative property, localization and characterization // J. Insect Physiol. 1998. Vol. 44. P. 1073–1080.
- Kamal M. The biological control of the cotton leaf-worm (*Prodenia litura* F.) in Egypt // Bull. Soc. Fouad 1er Entomol. 1951. Vol. 35. P. 221–270.
- Katsoyannos P., Aliniaze M.T. First record of *Strongygaster triangulifera* (Loew) (Diptera: Tachinidae) as a parasitoid of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in western North America // Can. Entomol. 1998. Vol. 130. P. 905–906.
- Kenis M., Roy H.E., Zindel R., Majerus M.E.N. Current and potential management strategies against *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 235–252.
- Klausnitzer B. Beobachtungen an Coccinelliden-parasiten (Hymenoptera, Diptera) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1967. Vol. 32. P. 305–309.
- Klausnitzer B. Zur Kenntnis der Entomoparasiten mitteleuropäischen Coccinellidae // Abh. Ber. NaturkMus. Görlitz. 1969. Vol. 44. I. 9. P. 1–15.
- Koch R.L., Burkness E.C., Burkness S.J., Hutchison W.D. Phytophagous preferences of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) for autumn-ripening fruit // J. Econ. Entomol. 2004. Vol. 97. P. 539–544.
- Koch R.L., Galvan T.L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 23–35.
- Koyama S., Majerus M.E.N. Interactions between the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* and two species of coccinellid from Japan and Britain // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 253–264.
- Kulman H.M. Parasitism of *Anatis quindecimpunctata* by *Homalotylus terminalis* // Ann. Entomol. Soc. Am. 1971. Vol. 64. P. 953–954.
- Kuznetsov V.N. Lady beetles of the Russian Far East. Gainesville: The Sandhill Crane Press Inc, 1997. Center for Systematic Entomology. Memoir No 1. 248 p.
- Lengyel G.D. *Phalacrotophora* species (Diptera: Phoridae) with four subequal scutellar setae and notes on the other European species // Zootaxa. 2009. Vol. 2172. P. 59–68.
- Liu C.L. Contribution to the knowledge of Chinese Coccinellidae. X. Occurrence of *Perilitus coccinellae* (Shrank), a parasite of adult Coccinellidae in North China (Hymenoptera, Braconidae) // Entomol. News. 1950. Vol. 61. P. 207–208.
- Lotfalizadeh H., Ebrahimi E. New report of *Homalotylus nigricornis* Mercet (Hym.: Encyrtidae) in Iran // J. Entomol. Soc. Iran. 2001. Vol. 21. P. 115–116.
- Maeta Y. Some biological studies on the natural enemies of some Coccinellid beetles. II. *Phalacrotophora* sp. // Tohoku Konchu Kenkyu. 1969a. Vol. 4. P. 1–6.
- Maeta Y. Biological studies on the natural enemies of some Coccinellid beetles. I. On *Perilitus coccinellae* (Shrank) // Kontyu. 1969b. Vol. 37. P. 147–166.
- Majerus M.E.N., Geoghegan I.E., Majerus T.M.O. Adaptive preferential selection of young coccinellid hosts by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // Eur. J. Entomol. 2000. Vol. 97. P. 161–164.
- Maure F., Doyon J., Thomas F., Brodeur J. Host behaviour manipulation as an evolutionary route towards attenuation of parasitoid virulence // J. Evolut. Biol. 2014. Vol. 27. P. 2871–2875.
- Ministry for Primary Industries, 2016 // Plant Pest Information Network. New Zealand. (Электронный ресурс) // (<http://archive.mpi.govt.nz/applications/ppin>). Проверено: 30.06.2016.
- Minnaar I.A., Shinner R., Van Noort S., Clusella-Trullas S. New records of the parasitic wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) and its hosts in South Africa // Afr. Entomol. 2014. Vol. 22. P. 226–229.
- Mostovski M.B. A review of scuttle fly genera of Israel (Diptera: Phoridae), with new records and an identification key // Zootaxa. 2016. Vol. 4137. I. 1. P. 61–72.
- Muesebeck C.F.W. The genera of parasitic wasps of the braconid subfamily Euphorinae, with a review of the Nearctic species // USDA Misc. Pub. 1936. Vol. 241. 37 pp.
- Nalepa C.A., Kidd K.A. Parasitism of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) by *Strongygaster triangulifera* (Diptera: Tachinidae) in North Carolina // J. Entomol. Sci. 2002. Vol. 37. P. 124–127.
- Noyes J.C. Encyrtidae of Costa Rica, 3. Subfamily Encyrtinae: Encyrtini, Ectthroplexiellini, Discodini, Oobiini and Ixodiphagini, parasitoids associated with bugs (Hemiptera), insect eggs (Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera) and ticks (Acari) // Mem. Am. Entomol. Inst. 2010. Vol. 84. P. 1–848.
- Obrycki J.J. Parasitization of native and exotic coccinellids by *Dinocampus coccinellae* (Shrank) (Hymenoptera: Braconidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1989. Vol. 60. P. 584–588.

- Obrycki J.J., Tauber M.J. Thermal requirements for development *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasite *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // *Can. Entomol.* 1978. Vol. 110. P. 407–412.
- Obrycki J.J., Tauber M.J., Tauber C.A. *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae): Parasitization and development in relation to host-stage attacked // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1985. Vol. 78. P. 852–854.
- Ogloblin A. Le role du blastoderme extraembryonnaire du *Dinocampus terminatus* Nees pendant l'état larvaire // *Věst. Král. Čes. Společ. Náuk.* 1924. Vol. 2. P. 1–27.
- Okuda T., Ceryngier P. Host discrimination in *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae), a solitary parasitoid of coccinellid beetles // *Appl. Entomol. Zool.* 2000. Vol. 35. P. 535–539.
- Okuda T., Kadono-Okuda K. *Perilitus coccinellae* teratocyte polypeptide: evidence for production of a teratocyte-specific 540 kDa protein // *J. Insect Physiol.* 1995. Vol. 41. P. 819–825.
- Orr C.J., Obrycki J.J., Flanders R.V. Host-acceptance behavior of *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1992. Vol. 85. P. 722–730.
- Osawa N. Effect of pupation site on pupal cannibalism and parasitism in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) // *Jpn. J. Entomol.* 1992. Vol. 60. P. 131–135.
- Park H.-C., Park Y.C., Hong O.K., Cho S.Y. Parasitoids of the aphidophagous ladybeetles, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) in Chuncheon areas, Korea // *Korean J. Entomol.* 1996. Vol. 26. P. 143–147.
- Pedersen J., Runge J.B., Jonsén B.P. Fund af biller i Danmark, 2006 og 2007 (Coleoptera) // *Ent. Meddr.* 2008. Vol. 76. P. 105–144.
- Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // *BioControl.* 2008. Vol. 53. P. 103–125.
- Quicke D.L.J. *Parasitic Wasps.* London: Chapman & Hall, 1997. 470 p.
- Raak-van den Berg C.L., van Wielink P.S., de Jong P.W., Gort G., Haelewaters D., Helder J., van Lenteren J.C. Invasive alien species under attack: natural enemies of *Harmonia axyridis* in the Netherlands // *BioControl.* 2014. Vol. 59. P. 229–240.
- Richerson J.V., DeLoach C.L. Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae* // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1972. Vol. 65. P. 834–839.
- Riddick E.W., Cottrell T.E., Kidd K.A. Natural enemies of the Coccinellidae: parasites, pathogens, and parasitoids // *Biol. Contr.* 2009. Vol. 51. P. 306–312.
- Rondoni G., Comont R.F., Ricci C., Roy H.E. Parasitization of coccinellid species in Oxfordshire and London and first record of an *Harmonia axyridis* – phorid association in Italy // In: *Book of abstracts, international symposium ecology of Aphidophaga 12*, September 9–12. Belgrade, 2013. P. 81.
- Roy H.E., Bacon J., Beckmann B., Harrower C.A., Hill M.O., Isaac N.J.B., Preston C.D., Rathod B., Rorke S.L. Non-native species in Great Britain: establishment, detection and reporting to inform effective decision making. London: Defra, 2012. 110 p.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R.F., De Clerq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A.A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honek A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minnaar I.A., Nedvěd O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Osawa N., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Sloggett J.J., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigišová S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviero T., Zhao Z. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // *Biol. Inv.* 2016. Vol. 18. I. 4. P. 997–1044.
- Roy H.E., Lawson Handley L.-J. Networking: a community approach to invaders and their parasites // *Functional Ecology.* 2012. Vol. 26. P. 1238–1248.
- Roy H.E., Rhule E., Harding S., Lawson Handley L.-J., Poland R.L., Riddick E.W., Steenberg T. Living with the enemy: parasites and pathogens of the ladybird *Harmonia axyridis* // *BioControl.* 2011. Vol. 56. P. 663–679.
- Schaefer P.W., Dysart R.J., Specht H.B. North American distribution of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its mass appearance in coastal Delaware // *Envir. Entomol.* 1987. Vol. 16. P. 368–373.
- Semyanov V.P. Parasites and predators of *Coccinella septempunctata* // In: *Ecology of Aphidophaga* / Ed. by Hodek I. Prague: Academia & Dordrecht: Dr. W. Junk, 1986. P. 525–530.
- Shaw M.R., Geoghegan I.E., Majerus M.E.N. Males of *Dinocampus coccinellae* (Shrank) (Hym.: Braconidae: Euphorinae) // *Entomol. Rec. J. Var.* 1999. Vol. 111. P. 195–196.
- Sluss R. Behavioral and anatomical responses of the convergent lady-beetle to parasitism by *Perilitus coccinellae* (Shrank) (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Invert. Pathol.* 1968. Vol. 10. P. 9–27.
- Smirnoff W.A. La cochenille du palmier dattier (*Parlatoria blanchardi* Targ.) en Afrique du Nord // *Entomophaga.* 1957. Vol. 2. P. 1–99.
- Smith H.S. An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects // *J. Econ. Entomol.* 1916. Vol. 9. P. 477–486.
- Smith H.S., Armitage H.M. The biological control of mealybugs attacking citrus trees // *Cal. Exp. Stat. Bull.* 1931. Vol. 509. P. 1–74.
- Smith H.S., Compere H. The introduction of new insect enemies of the citrophilus mealybug from Australia // *J. Econ. Entomol.* 1928. Vol. 21. P. 664–669.
- Smith L.M., Kok L.T. *Hyalomyodes triangulifer* (Diptera: Tachinidae) parasitizes adults of *Rhinocyllus conicus*

- (Coleoptera: Curculionidae) // Can. Entomol. 1983. Vol. 115. P. 1533–1534.
- Stathas G.J., Eliopoulos P.A., Japoshvili G. A study on the biology of the diaspidid scale *Parlatoria ziziphi* (Lucas) (Hemiptera: Coccoidea: Diaspididae) in Greece // In: Proceedings of the XI International Symposium on Scale Insect Studies, Oeiras (Portugal), 24–27 September, 2007 / Ed. by Branco M., Franco J.C., Hodgson C. Lisbon: ISA Press, 2008. P. 95–101.
- Steenberg T., Harding S. The harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) in Denmark: spread, phenology, colour forms and natural enemies in the early phase of establishment // IOBC/WPRS Bull. 2010. Vol. 58. P. 143–147.
- Subramanyam V.K. *Homalotylus flaminus* (Dalman), a parasite of *Rodolia* grubs predatory on the fluted scale // Indian J. Entomol. 1950. Vol. 12. P. 103–106.
- Sweetman H.L. The biological control of insects. New York: Comstock Publishing Company, 1936. 461 p.
- Timberlake P.H. Note on an interesting case of two generations of a parasite reared from the same individual host // Can. Entomol. 1916. Vol. 48. P. 89–91.
- Timberlake P.H. Notes on some of the immigrant parasitic Hymenoptera of the Hawaiian Islands // Proc. Haw. Entomol. Soc. 1918. Vol. 3. P. 399–404.
- Togni P.H.B., Souza L.M., Siscu P.R., Costa V.A., Amaral D.S.S.L., Franco A.C., Sujii E.R., Venzon M. Coccinellidae parasitoids in Brazil: neglected species in a mega-diverse country // Neotrop. Entomol. 2015. Vol. 44. P. 528–532.
- Triltsch H. On the parasitization of the ladybird *Coccinellae septempunctata* L. (Col., Coccinellidae) // J. Appl. Entomol. 1996. Vol. 120. P. 375–378.
- Trjapitzin V.A. On species of the genus *Homalotylus* Mayr, 1876 (Hymenoptera: Encyrtidae) from the Russian Far East // Far East. Entomol. 2011. Vol. 231. P. 1–4.
- Trjapitzin V.A. *Homalotylus hemipterinus* (De Stefani, 1898) (Hymenoptera: Encyrtidae) in the Russian Far East // Far East. Entomol. 2013. Vol. 268. P. 9–12.
- Trjapitzin V.A., Triapitsyn S.V. A new species of *Homalotylus* (Hymenoptera: Encyrtidae) from Mexico, parasitoid of *Azya orbiger orbiger* (Coleoptera: Coccinellidae) // Entomol. News. 2003. Vol. 114. P. 192–196.
- Vilcinskas A., Stoecker K., Schmidtberg H., Röhrig C.R., Vogel H. Invasive harlequin ladybird carries biological weapons against native competitors // Science. 2013. Vol. 340. P. 862–863.
- Völkl W. Behavioral and morphological adaptations of the coccinellid, *Platynaspis luteorubra* (Coleoptera: Coccinellidae), for exploiting ant-attended resources // J. Insect Behav. 1995. Vol. 8. P. 653–670.
- Ware R., Michie L.-J., Otani T., Rhule E., Hall R. Adaptation of native parasitoids to a novel host: the invasive coccinellid *Harmonia axyridis* // IOBC/WPRS Bull. 2010. Vol. 58. P. 175–182.
- Wightman J.A. *Sitona discoideus* (Coleoptera: Curculionidae) in New Zealand, 1975–1983: distribution, population studies, and bionomic strategy // N. Z. J. Zool. 1986. Vol. 13. P. 221–240.
- Wright J.E. Observations on the copulatory behaviour of *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // Proc. Entomol. Soc. Ontario. 1978. Vol. 109. P. 22.
- Wright E.J., Laing J.E. The effects of temperature on development, adult longevity and fecundity of *Coleomegilla maculata lengi* and its parasite, *Perilitus coccinellae* // Proc. Entomol. Soc. Ontario. 1978. Vol. 109. P. 33–47.
- Wright E.J., Laing J.E. Stage-specific mortality of *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake on corn in southern Ontario // Environ. Entomol. 1982. Vol. 11. P. 32–37.
- Yinon U. The natural enemies of the armored scale ladybeetle *Chilocorus bipustulatus* (Col. Coccinellidae) // Entomophaga. 1969. Vol. 14. P. 321–328.

PARASITOIDS OF THE ASIAN LADYBIRD *HARMONIA* *AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE)

© 2018 Romanov D.A.

Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow, 119333;

e-mail: dromanov_16@mail.ru

The Asian ladybird *Harmonia axyridis* is a rapidly spreading invasive species of coccinellids. Parasitoids can be considered in connection with the prospects of their use for controlling the population of *H. axyridis*. In the first years of global invasion, which began in 1996, this species did not experience significant parasitoid pressure in the occupied territories, but several years after the invasion, an increase in the proportion of infected by parasitoids beetles in invasive populations on all continents was observed. In this paper an overview of current data of all known parasitoids of *H. axyridis* is given and their role as regulators of the number of invasive populations of this beetle is described.

Key words: *Harmonia axyridis*, *Dinocampus coccinellae*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, Tetrastichinae, Tachinidae, invasive species, biological control.