

# ***HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) В Г. МОСКВЕ И Г. ЯЛТЕ: ЕЁ КОНКУРЕНЦИЯ С НАТИВНЫМИ ВИДАМИ КОКЦИНЕЛЛИД И ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОИДОВ НА ЕЁ ЧИСЛЕННОСТЬ**

© 2021 Романов Д.А.<sup>а</sup>, \*, Матвейкина Е.А.<sup>б</sup>, \*\*

<sup>а</sup> Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119333, Россия

<sup>б</sup> Всероссийский национальный научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия «Магарач»  
РАН, Ялта 298600, Россия  
e-mail: \*dromanov\_16@mail.ru; \*\*holen-19@mail.ru

Поступила в редакцию 24.09.2020. После доработки 12.11.2021. Принята к публикации 19.11.2021

Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* – инвазионный вид, стремительно распространяющийся по всему миру. Занимая новые территории, *H. axyridis* нередко вызывает снижение биоразнообразия местных видов кокцинелл, конкурируя с ними за пищевые ресурсы. Проведено сравнение *H. axyridis* с шестью видами божьих коровок по соотношению численности особей и степени заражённости паразитоидами. В г. Москве наиболее распространённым видом божьих коровок оказалась *Adalia bipunctata* (67.1%), *H. axyridis* занимает второе место (16.5%). Общая заражённость паразитоидами куколок *H. axyridis* составляет 1.8% в г. Москве и 12.2% в г. Ялте. Заражённость паразитоидами других видов божьих коровок в г. Москве значительно выше: от 11.0% до 36.4%. Таким образом, паразитоиды эффективно регулируют численность местных видов божьих коровок, но оказывают незначительное влияние на численность инвазионного вида *H. axyridis*.

**Ключевые слова:** *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, Tetrastichinae, кокцинеллы, инвазионный вид, паразитизм.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-114-133

## **Введение**

Естественный ареал *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) охватывает Россию (юг Сибири, Дальний Восток), Японию, Корею, Китай, Северный Вьетнам, Монголию, Восточный Казахстан [Андрианов и др., 2018]. Вид обитает преимущественно на лиственных деревьях и кустарниках, реже на хвойных деревьях и травянистой растительности [Савойская, 1983а; Кузнецов, 1991; Странишевская и др., 2018]. Будучи известен как прожорливый хищник, питающийся различными видами тлей, и встречающийся на значительной части ареала в большом количестве, этот вид был неоднократно использован в качестве агента биологического контроля во многих странах мира. В Северной Америке первые выпуски жуков стали проводиться в США с 1916 г. [Iablokoff-Khnzorian, 1982], в Евразии интродукции *H. axyridis* начались в СССР с 1937 г. [Ижевский, 1990], в Западной Европе (во Франции) – с

1982 г. [Ipert, Bertand, 2001], в Южной Америке (в Аргентине) – с 1986 г. [Routtsma et al., 2008], в Северной Африке (в Тунисе) – с 1990 г. [El-Arnaouty et al., 2000]. Однако долгое время все попытки вселить *H. axyridis* оканчивались неудачей: первые годы жуки встречались в районах выпуска, потом мигрировали и более не обнаруживались. Лишь в 1988 г. в штатах Луизиана и Миссисипи (США) были отмечены укоренившиеся популяции *H. axyridis* [Charin, Broc, 1991]. С этого времени началось стремительное распространение вида по всему миру. К 2016 г. он заселил Северную и Южную Америку, Африку, Европу, Западную Азию и Новую Зеландию [Pugh, 2017; Андрианов и др., 2018].

В Европе инвазия *H. axyridis* началась в западной части, охватив северо-восток Франции, запад Германии и Бельгию [Brown et al., 2008]. В Восточную Европу (в Польшу) вид впервые проник в 2006 г. [Przevoźny et al.,

2007]. В 2007 г. он был обнаружен в Украине (г. Киев) [Верижникова, Шилова, 2013], в 2009 г. – в Латвии [Varševskis, 2009], в 2010 г. – в России (г. Калининград) [Zakharov et al., 2011] и в 2011 г. – в Белоруссии (Брест) [Roy et al., 2016]. В 2013 г. был найден в Крыму (Алушта) [Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]. В г. Ялте устойчивая популяция *H. axyridis* наблюдается с 2016 г. [Странишевская и др., 2016]. К настоящему времени вид заселил, предположительно, весь полуостров (западная часть не была обследована) и встречается в районах со степным (г. Керчь, г. Феодосия), предгорным (г. Симферополь) и субсредиземноморским климатом (г. Ялта) [Zakharov, Romanov, 2018]. В европейской части России отдельные экземпляры были обнаружены в 2012 г. в Белгородской и Липецкой областях [Орлова-Беньковская, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]. В 2015 г. в Москве впервые наблюдалось размножение *H. axyridis* [Захаров, 2015], а также отмечалось появление этого вида в Брянской [Круглова и др., 2015] и Воронежской областях [Емец, 2018]. В 2018 г. азиатская божья коровка была обнаружена в Волгоградской, Калужской, Орловской, и Пензенской областях, в 2019 г. – в Астраханской, Курской, Нижегородской, Оренбургской, Псковской, Самарской, Саратовской, Тамбовской, Ульяновской областях и республиках Мордовия, Татарстан, Удмуртия и Чувашия [Егоров и др., 2019; Ruchin et al., 2020; Sazhnev et al., 2020]. Наблюдалось скопление зимующих имаго жука в помещении в г. Ряжск Рязанской обл. [Горячева И.И., личное сообщение]. В 2020 г. имаго найдены в Рязанской, Тверской и Тульской областях [Sazhnev et al., 2020].

Инвазия вида сопровождается рядом негативных явлений. Личинки и имаго *H. axyridis* питаются разными видами тлей, а также яйцами, личинками и куколками других видов кокциnellид [Koch, 2003], что приводит к снижению биоразнообразия нативных видов божьих коровок [Roy et al., 2012, 2016; Grez et al., 2016]. В качестве факультативного источника пищи азиатская божья коровка может использовать сок плодов винограда, слив, приводя к порче продукции плодово-ягодных культур [Koch et al., 2004]. Например, имаго, находящиеся в гроздях технических сортов ви-

нограда во время уборки урожая, впоследствии приводят к резкому снижению качества вино-материалов, изготовленных из данного сырья [Матвейкина и др., 2018; Странишевская и др., 2019]. Имаго, проникающие в жилые дома на зимовку, иногда могут портить интерьеры и вызывать возникновение аллергических реакций у людей [Goetz, 2008; Koch, Galvan, 2008].

В местах обитания *H. axyridis* в г. Москве регулярно встречаются следующие виды кокциnellид-афидофагов: *Adalia bipunctata*, *A. decempunctata*, *Oenopia conglobata*, *Coccinella septempunctata*, *Calvia quatuordecimguttata* и *C. decemguttata* [Никитский, Украинский, 2016].

В личинках и куколках кокциnellид, обитающих в Европе, паразитируют мухи *Phalacrotophora fasciata* (Fallén, 1823) и *P. berolinensis* (Schmitz, 1920) (Diptera: Phoridae), осы *Homalotylus* spp. (Hymenoptera: Encyrtidae) и осы из подсемейства Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae) [Ceryngier et al., 2012].

При определении видов паразитоидов *Homalotylus* sp. неоднократно допускались неточности. На божьих коровках трибы Coccinellini описывалось паразитирование 3 видов *Homalotylus*: *H. flaminus* (Dalman, 1820), *H. eytelweinii* (Ratzeburg, 1844) и *H. hemipterinus* (De Stefani, 1898) [Ceryngier et al., 2012]. Однако исследования последних лет показали, что *H. flaminus* является солитарным паразитоидом личинок кокциnellид трибы Scymnini, населяющим палеарктическую область; *H. eytelweinii* – паразитоид куколок *A. ocellata*, известный только из Германии; *H. hemipterinus* – гregarный паразитоид личинок и куколок божьих коровок из триб Coccinellini, Chilocorini и Psylloborini, распространённый по всему миру [Noyes, 2010; Trjapitzin, 2013].

На европейских кокциnellидах отмечалось паразитирование 4 видов ос подсемейства Tetrastichinae: *Oomyzus scaposus* (Thomson, 1878), *O. sempronius* (Erdős, 1954), *Tetrastichus epilachnae* (Giard, 1896) и *Aprostocetus neglectus* (Domenichini, 1957) [Ceryngier, Hodek, 1996].

В настоящей работе проведено сравнение инвазионного вида *H. axyridis* с 6 нативными видами кокциnellид по численному соотношению и степени заражённости паразитоидами.

## Материалы и методы

В г. Москве (район Жулебино) с 21 июня по 27 августа 2020 г. Д.А. Романовым было собрано 1044 личинки и куколки божьих коровок (701 – *Adalia bipunctata*, 118 – *A. decempunctata*, 31 – *Oenopia conglobata*, 172 – *Harmonia axyridis*, 11 – *Coccinella septempunctata*, 7 – *Calvia quatuordecimguttata*, 4 – *C. decemguttata*). Площадь обследованного участка города составила 1.1 км<sup>2</sup>. В таблице 1 указаны координаты мест сбора и растения, на которых происходило развитие кокцинелл.

В г. Ялте с 22 по 26 июня 2020 г. Е.А. Матвейкиной было собрано 90 куколок *H. axyridis*. Сборы кокцинелл других видов в г. Ялте не производились. Характеристика мест сбора приводится в таблице 2.

Сбор личинок 4-го возраста и куколок кокцинелл осуществлялся посредством визуального обследования древесной и кустарниковой растительности на высоте от 0.5 до 2.0 м, а также на стенах домов. Обследования производились как в солнечную, так и в пасмурную, но не дождливую, погоду в наиболее светлое время суток (от 10 до 18 часов по местному времени).

Идентификация видов личинок кокцинелл проводилась в соответствии с определительной таблицей [Савойская, 1983б].

Личинки 4-го возраста и куколки кокцинелл индивидуально помещались в чашки Пе-

три диаметром 40 мм до выхода из них имаго жуков или паразитоидов. Личинки подкармливались злаковой тлей *Schizaphis graminum*, выращиваемой в инсектарии Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, а также липовой тлей *Eucallipterus tiliae*, собираемой в природных условиях. Куколки, из которых не произошло выхода насекомых (божьих коровок или паразитоидов), были вскрыты, их содержимое было проанализировано под бинокулярным микроскопом МБС-10.

Фиксированные в 96%-м этаноле экземпляры вида-вселенца *H. axyridis* хранятся в лаборатории генетики насекомых ИОГен РАН.

Также в г. Москве был произведён сбор тлей, которые служили пищей для личинок божьих коровок, для определения их видов. В г. Ялте сбор тлей не проводился.

Идентификацию видов тлей и паразитоидов кокцинелл проводили с использованием молекулярно-генетических методов, включающих выделение ДНК, проведение ПЦР, электрофорез, элюцию ДНК из геля и секвенирование очищенных фрагментов ДНК.

Выделение тотальной ДНК из имаго тлей и паразитоидов проводили методом фенол-хлороформной экстракции по стандартному протоколу [Sambrook et al., 1989].

Реакцию амплификации с каждым препаратом ДНК проводили в объёме 25 мкл с использованием универсального набора Encyclo Plus

Таблица 1. Сборы божьих коровок в г. Москве в 2020 г.

Название растения	Координаты месторасположения	Виды кокцинелл	Собрано		Даты сбора
			лич.	кук.	
Вишня обыкновенная ( <i>Prunus cerasus</i> )	55°41'18" с. ш., 37°51'27" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	13	6.07, 12.07
Жимолость обыкновенная ( <i>Lonicera xylosteum</i> )	55°41'07" с. ш., 37°50'46" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	4	25–27.06
		<i>C. septempunctata</i>	2	3	
	55°41'07" с. ш., 37°50'47" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	4	25–27.06
<i>C. septempunctata</i>	2	2			
Жимолость татарская ( <i>Lonicera tatarica</i> )	55°41'07" с. ш., 37°50'48" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	5	25–27.06
		<i>C. septempunctata</i>	0	2	
Ива белая ( <i>Salix alba</i> )	55°41'20" с. ш., 37°51'30" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	3	0	12.07
		<i>H. axyridis</i>	1	0	
Кизильник блестящий ( <i>Cotoneaster lucidus</i> )	55°41'31" с. ш., 37°51'13" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	24.06
		<i>A. bipunctata</i>	0	5	

Липа европейская или обыкновенная ( <i>Tilia × europaea</i> )	55°41'27" с. ш., 37°51'33" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	2 0 1 1	20 3 3 0	18.07, 25.07, 20.08
	55°40'59" с. ш., 37°50'47" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>O. conglobata</i>	0 0 1	8 7 2	18.07
	55°40'58" с. ш., 37°50'50" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>O. conglobata</i>	0 0 0	1 1 3	18.07
	55°41'15" с. ш., 37°50'57" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i>	0 1	5 5	18.07, 25.07
	55°41'28" с. ш., 37°51'35" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decemguttata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	5 3 1 1 3 0	21 19 1 1 13 5	25.07, 20.08
	55°41'20" с. ш., 37°51'31" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	4 3 0 0	22 13 5 2	25.07 20.08
	55°41'18" с. ш., 37°51'30" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	1 0 0	28 5 4	25.07, 20.08
	55°41'14" с. ш., 37°51'27" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	8 2 0	31 8 6	21.08
	55°41'13" с. ш., 37°51'26" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	3 2 4	23 6 10	22.08
	55°41'13" с. ш., 37°51'25" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	1 0 1	14 3 7	22.08
	55°41'16" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decemguttata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 0 0	10 4 1 19	23.08
	55°41'20" с. ш., 37°51'16" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 0	5 2 16	23.08
	55°41'22" с. ш., 37°51'20" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 3	9 6 13	27.08
	55°41'23" с. ш., 37°51'24" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 0	6 1 11	27.08
	Липа мелколистная или сердцевидная ( <i>Tilia cordata</i> )	55°41'20" с. ш., 37°50'57" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>O. conglobata</i>	1 0 0	7 1 3
55°41'26" с. ш., 37°51'34" в. д.		<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	5 1 2 0	19 6 8 1	22.08



Липа широколистная ( <i>Tilia platyphyllos</i> )	55°41'06" с. ш., 37°50'41" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	5 0 4 0 3	42 6 0 1 9	25–27.06, 12–14.07, 18.07
	55°41'00" с. ш., 37°50'45" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	7	18.07
	55°41'15" с. ш., 37°51'29" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	4 0 0 1 0	24 3 1 14 1	21.08
	55°41'14" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	3 2 3	19 5 11	21.08
Мушмула германская ( <i>Mespilus germanica</i> )	55°41'19" с. ш., 37°51'05" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i>	6 1	21 0	24–27.06, 30.06
Осина обыкновенная ( <i>Populus tremula</i> )	55°41'17" с. ш., 37°51'20" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	14	24.06
Спирея японская ( <i>Spiraea japonica</i> )	55°41'19" с. ш., 37°51'02" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	2	7	12–14.07
Черешня ( <i>Prunus avium</i> )	55°41'22" с. ш., 37°51'03" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>	3 2	12 3	24–27.06
	55°41'04" с. ш., 37°51'04" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	7	27.06
Черёмуха обыкновенная ( <i>Prunus padus</i> )	55°41'27" с. ш., 37°51'21" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	21	21–23.06
	55°41'27" с. ш., 37°51'23" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0	37 7	21–23.06
	55°41'25" с. ш., 37°51'27" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	30	21–23.06
	55°41'30" с. ш., 37°51'19" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	9	23.06
	55°41'01" с. ш., 37°50'43" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	23.06
	55°41'30" с. ш., 37°51'12" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	8	24.06
	55°41'24" с. ш., 37°51'02" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	10	24.06
Чубушник венечный ( <i>Philadelphus coronarius</i> )	55°41'30" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	12	22.06
	55°41'17" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	23.06
	55°41'28" с. ш., 37°51'12" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	15	24.06
	55°41'26" с. ш., 37°51'07" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	13	30.06
Шиповник ( <i>Rosa</i> )	55°41'02" с. ш., 37°50'42" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	23.06
Яблоня домашняя ( <i>Malus domestica</i> )	55°41'17" с. ш., 37°51'15" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	9	24.06
	55°41'17" с. ш., 37°51'19" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	14	24.06
	55°41'17" с. ш., 37°51'20" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	10	24.06

Таблица 2. Сборы божьей коровки *H. axyridis* в г. Ялте в 2020 г.

Название объекта	Координаты	Количество куколок	Дата сбора
Алыча ( <i>Prunus cerasifera</i> )	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	2	22.06
Багрянник ( <i>Cercis</i> )	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	3	26.06
Кислица обыкновенная ( <i>Oxalis acetosella</i> )	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	1	22.06
Лавровишня ( <i>Prunus laurocerasus</i> )	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	1	26.06
Нивяник обыкновенный ( <i>Leucanthemum vulgare</i> )	44°30'59" с. ш., 34°10'54" в. д.	2	23.06
Олеандр обыкновенный ( <i>Nerium oleander</i> )	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	1	22.06
	44°29'21" с. ш., 34°09'44" в. д.	1	26.06
Плющ обыкновенный ( <i>Hedera helix</i> )	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	2	26.06
Роза ( <i>Rosa</i> )	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	3	22.06
Стены домов	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	43	22.06
	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	31	26.06

PCR kit (компания Евроген, г. Москва) в соответствии с протоколом фирмы-производителя. Для ПЦР применялись универсальные праймеры на митохондриальный ген *cox1*: LCO1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') и HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3') [Folmer et al., 1994]. Условия амплификации: начальная денатурация – 4 мин 30 сек при 94 °C; затем 5 циклов: денатурация – 30 сек при 94 °C, отжиг – 20 сек при 45 °C и полимеризация – 1 мин при 72 °C; затем 35 циклов: денатурация – 30 сек при 94 °C, отжиг – 20 сек при 55 °C и полимеризация – 1 мин при 72 °C. ПЦР завершалась заключительной полимеризацией в течение 5 мин при 72 °C. Реакции амплификации выполнялись на термоциклере MiniAmp Plus (компания Applied Biosystems, США).

Анализ результатов ПЦР осуществляли методом электрофореза в 1.5%-м агарозном геле. Элюцию фрагментов ДНК из геля проводили с использованием набора для выделения ДНК из агарозных гелей Cleanup Mini (компания Евроген, г. Москва) в соответствии с инструкциями фирмы-производителя. Очищенные фрагменты ДНК были отданы в компанию Евроген для секвенирования с двух праймеров (LCO1490 и HCO2198).

Хроматограммы нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена *cox1* анализировались с помощью

комплекта программ DNASTAR Lasergene 6 [Clewley, 1995; Burland, 2000]. Для идентификации видов насекомых посредством сравнения полученных нами последовательностей с уже известными использовалась международная база данных Barcode of Life Database (BOLD) [BOLD, 2020].

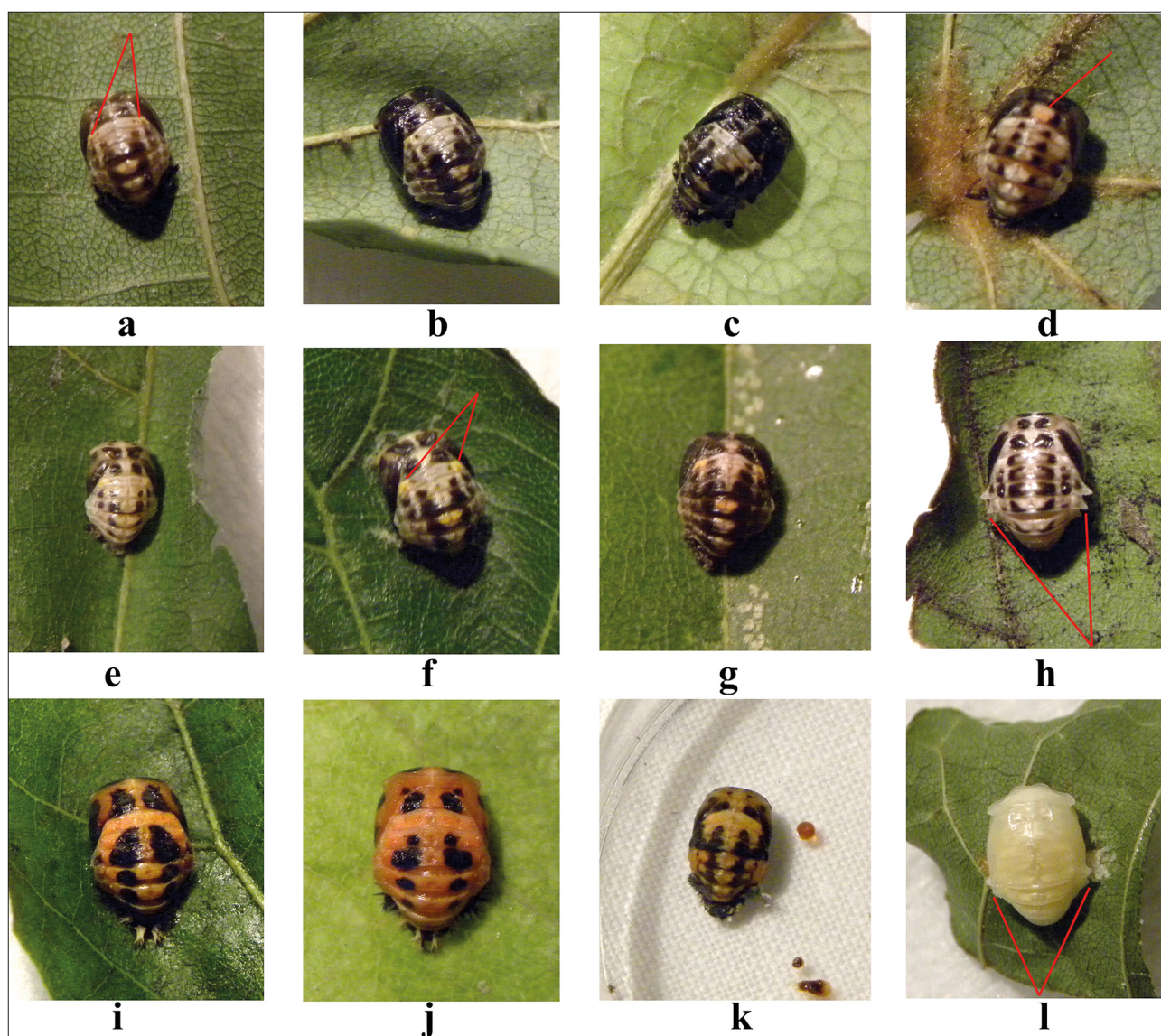
Для фотографирования использовался цифровой фотоаппарат Nikon (модель COOLPIX P90). Параметры фотосъёмки: величина диафрагмы – f3.5–f4.5, величина выдержки – 1/60–1/84 сек, фокусное расстояние – 12–23 мм.

## Результаты

В настоящее время в г. Москве преобладает *A. bipunctata* (67.1% от всех собранных божьих коровок). Менее многочисленны виды – это *H. axyridis* (16.5%) и *A. decempunctata* (11.3%). Остальные виды встречаются значительно реже: *O. conglobata* (3.0%), *Coccinella septempunctata* (1.0%), *Calvia quatuordecimguttata* (0.7%), *Calvia decemguttata* (0.4%).

Внешний вид собираемых куколок божьих коровок представлен на рисунке.

Куколки *A. bipunctata* и *A. decempunctata* трудно различимы, поскольку имеют одинаковые размеры (4 мм) и схожий рисунок из чёрных и жёлтых пятен на бежевом фоне. Однако жёлтые пятна на 1-м сегменте брюшка куколок *A. decempunctata* (рис. e, f, g) крупнее



**Рис.** Внешний вид куколок 7 видов кокцинелл (фотографии Д.А. Романова). а–с – *Adalia bipunctata*; d – *Oenopia conglobata*; e–g – *Adalia decempunctata*; h – *Calvia quatuordecimguttata*; i–j – *Harmonia axyridis*, k – *Coccinella septempunctata*, l – *Calvia decemguttata*. Красные линии указывают на характерные признаки куколок (объяснение в тексте).

и ярче, чем на куколках *A. bipunctata* (рис. а, b). Кроме того, жёлтые пятна на куколках *A. decempunctata* присутствуют всегда, а на куколках *A. bipunctata* нередко отсутствуют (рис. с). Куколки *O. conglobata* также имеют 4 мм в длину и чёрно-бежевую окраску, но яркое оранжевое пятно служит чётким диагностическим признаком, позволяющим отличить куколки *O. conglobata* от куколок *Adalia* (рис. d). Куколки божьих коровок из рода *Calvia* несколько крупнее (5–5.5 мм); они отличаются от куколок остальных 5 видов кокцинелл по небольшим выступающим зубцам, расположенным на 3-м и 4-м сегментах брюшка (рис.

h, l). Куколки *C. quatuordecimguttata* чёрно-бежевого цвета, не имеют жёлтых и оранжевых пятен (рис. h). Куколки *C. decemguttata* имеют желтовато-белую окраску (рис. l). Куколки *H. axyridis* (рис. i, j) и *Coccinella septempunctata* (рис. k) имеют сходные размеры (6 мм и 7 мм, соответственно) и оранжево-чёрную окраску, однако рисунок из пятен у них различен.

У 3 видов кокцинелл (*A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *H. axyridis*) нами наблюдался полиморфизм куколок по степени выраженности меланистической окраски. Были отмечены светлоокрашенные (рис. e, j), тёмноокрашенные (рис. с, g, i) и куколки с промежуточной окра-



ской (рис. а, b, f). Хотя для *C. septempunctata* известен подобный полиморфизм [Majerus, 1994], в г. Москве были найдены лишь тёмно-окрашенные куколки (рис. k).

Как правило, куколки божьих коровок располагаются на листьях растений, реже – на лепестках цветов или ветках. Однако в г. Ялте было отмечено массовое окукливание личинок *H. axyridis* на стенах домов. Куколки кокцинееллид располагаются как индивидуально, так и группами. В г. Москве чаще всего наблюдалось индивидуальное расположение куколок; групповое окукливание отмечено у *A. bipunctata* (4–6 куколок на 1 листе) на мушмуле и липе и у *H. axyridis* (3–4 куколки на 1 листе) на липе. Иногда встречалось совместное окукливание *H. axyridis* и *A. bipunctata*. Группы куколок *H. axyridis* на стенах домов в г. Ялте насчитывали до 4–5 штук.

В г. Москве тля была собрана со всех растений, на которых происходило развитие личинок и имаго кокцинееллид, за исключением

мушмулы и черешни. Установлено, что на 14 видах растений обитает 10 видов тлей, служащих пищей для личинок и имаго божьих коровок (табл. 3).

Из данных, представленных в таблице 3, видно, что питание *A. bipunctata* отмечено на 10 видах тлей, *H. axyridis* – на 3, остальных видов коровок – на 1. Кроме того, в лабораторных условиях (в инсектарии) личинки *A. bipunctata*, *A. decempunctata*, *O. conglobata*, *H. axyridis* и *Coccinella septempunctata* успешно развиваются, питаясь злаковой тлёй *S. graminum*. Личинки *Calvia quatuordecimguttata*, как правило (5 из 6), отвергают этот вид тли, предпочитая питаться липовой тлёй *E. tiliae*. Одна личинка 4-го возраста *C. quatuordecimguttata* активно питалась злаковой тлёй, но это привело к замедлению развития личинки, и для наступления стадии куколки её пришлось докармливать липовой тлёй. В лабораторных условиях стадия 4-го возраста этой личинки продлилась 20 дней.

Таблица 3. Список тлей, поедаемых исследуемыми видами кокцинееллид.

Виды тлей (BIN* и сходство)	Кормовые растения	Кокцинееллиды
<i>Aphis fabae</i> AAA5565 (99.8%)	Жимолость обыкновенная Спирея японская Чубушник венечный	<i>A. bipunctata</i> <i>C. septempunctata</i>
<i>Aphis farinosa</i> ACE7914 (100%)	Ива белая	<i>A. bipunctata</i>
<i>Aphis pomi</i> AAA4390 (100%)	Кизильник блестящий Яблоня домашняя	<i>A. bipunctata</i>
<i>Chaitophorus tremulae</i> ACC0318 (99.8%)	Осина обыкновенная	<i>A. bipunctata</i>
<i>Dysaphis plantaginea</i> AAE0550 (99.8%)	Яблоня домашняя	<i>A. bipunctata</i>
<i>Eucallipterus tiliae</i> AAD0131 (100%)	Липа европейская Липа мелколистная Липа широколистная	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decemguttata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>
<i>Macrosiphum rosae</i> AAB4239 (100%)	Шиповник	<i>A. bipunctata</i>
<i>Myzus cerasi</i> AAB2802 (100%)	Вишня обыкновенная	<i>A. bipunctata</i>
<i>Rhopalosiphum lonicerae</i> AAC4637 (99.7%)	Жимолость татарская	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>
<i>Rhopalosiphum padi</i> AAA9899 (100%)	Черёмуха обыкновенная	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>

\*BIN – Barcode Index Number.



Таблица 4. Учёт заражённости божьих коровок паразитоидами.

Виды кокцинеллид	Всего собрано личинок и куколок	Виды паразитоидов	Заражено личинок и куколок		Общий процент заражённости
			экз.	%	
<i>A. bipunctata</i>	701	<i>P. berolinensis</i> <i>P. fasciata</i>	160	22.8	26.8
		<i>Tetrastichinae</i> sp.	28	4.0	
<i>A. decempunctata</i>	118	<i>P. fasciata</i>	10	8.5	11.0
		<i>Tetrastichinae</i> sp.	3	2.5	
<i>O. conglobata</i>	31	<i>P. fasciata</i>	5	16.1	16.1
<i>C. decemguttata</i>	4	не обнаружены	0	0	0
<i>C. quatuordecimguttata</i>	7	<i>P. fasciata</i>	1	14.3	28.6
		<i>H. hemipterinus</i>	1	14.3	
<i>H. axyridis</i> (г. Москва)	172	<i>P. berolinensis</i>	2	1.2	1.8
		<i>P. fasciata</i>	1	0.6	
<i>H. axyridis</i> (г. Ялта)	90	<i>Phalacrotophora</i> sp.	11	12.2	12.2
<i>C. septempunctata</i>	11	<i>P. fasciata</i>	1	9.1	36.4
		<i>O. scaposus</i>	1	9.1	
		<i>H. hemipterinus</i>	2	18.2	

Из 7 исследуемых видов божьих коровок 3 вида (*A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *H. axyridis*) характеризуются ярко выраженным полиморфизмом. Нами отмечались следующие морфы этих кокцинеллид среди имаго, выведенных из куколок: *A. bipunctata* (typica – 436, annulata – 13, lunigera – 1, quadrimaculata – 21, sexpustulata – 14); *A. decempunctata* (typica – 73, decempustulata – 24, bimaculata – 7); *H. axyridis* (г. Москва: succinea – 162, spectabilis – 6, conspicua – 1; г. Ялта: succinea – 66, spectabilis – 5, conspicua – 2). К меланистическим морфам относятся: lunigera, quadrimaculata и sexpustulata (*A. bipunctata*), bimaculata (*A. decempunctata*), spectabilis и conspicua (*H. axyridis*). Доля меланистов составляет у *A. bipunctata* 7.4%, у *A. decempunctata* – 6.7%, у *H. axyridis* – 4.1% (в г. Москве) и 9.6% (в г. Ялте). У *O. conglobata* имеется незначительный полиморфизм в характере рисунка надкрылий, но его не учитывали. Из 30 куколок *A. bipunctata* и 1 куколки *A. decempunctata* не вышли ни божьи коровки, ни паразитоиды. Эти куколки были вскрыты, в 2 куколках *A. bipunctata* были найдены погибшие имаго и куколки ос *Tetrastichinae* sp. (*T. epilachnae* или *A. neglectus*); причины гибели прочих куколок кокцинеллид остались неясны.

Нами были выявлены следующие виды паразитоидов кокцинеллид: *Phalacrotophora fasciata*, *P. berolinensis*, *Homalotylus hemipterinus*, *Oomyzus scaposus* и *Tetrastichinae* sp. (*Tetrastichus epilachnae* или *Aprostocetus neglectus*) (табл. 4).

Было обнаружено, что *P. fasciata* (BIN: ACE1464; сходство 99.5–100%) паразитирует в куколках 6 видов божьих коровок: *A. bipunctata*, *A. decempunctata*, *Calvia quatuordecimguttata*, *O. conglobata*, *H. axyridis* и *Coccinella septempunctata*. Паразитирование *P. fasciata* на *O. conglobata* отмечается впервые. *P. berolinensis* (BIN: ACG4196; сходство 96.0–96.5%) была получена из куколок *A. bipunctata* и *H. axyridis* в г. Москве. Видовую принадлежность мух *Phalacrotophora* sp., паразитировавших в куколках *H. axyridis* в г. Ялте, установить не удалось (табл. 4).

Из-за быстрого развития личинок *Phalacrotophora* spp. гниение куколки хозяина, как правило, не происходит; поэтому заражённая куколка божьей коровки не изменяет своего цвета и её нельзя визуальнo отличить от незаражённой куколки. Из 180 собранных в г. Москве куколок кокцинеллид, заражённых *Phalacrotophora* spp., потемнела только одна куколка *A. bipunctata*, в которой развива-

лась 1 личинка *P. fasciata*. Куколки божьих коровок, которых уже покинули личинки *Phalacrotophora* spp. для окукливания, также почти не меняют своей окраски, становясь лишь немного тусклее. В г. Москве из 160 заражённых куколок *A. bipunctata* только 45 содержали личинок *Phalacrotophora*, остальные 115 куколок были уже покинуты личинками мух. Это не позволило точно определить, сколько всего куколок *A. bipunctata* было заражено *P. fasciata* и сколько – *P. berolinensis*. В г. Ялте все 11 заражённых куколок *H. axyridis* также оказались оставленными личинками *Phalacrotophora* spp., что сделало невозможным определение их видовой принадлежности. Все пустые куколки кокцинеллид были обследованы под бинокулярным микроскопом и у всех были найдены отверстия, прогрызенные личинками *Phalacrotophora* spp. при выходе.

Число личинок *Phalacrotophora* spp., развивающихся в одной куколке божьей коровки, зависит от вида хозяина. Количество личинок *P. fasciata*, полученных из куколок кокцинеллид, следующее: *A. bipunctata* (1–5), *A. decempunctata* (1–4), *O. conglobata* (2–4), *Calvia quatuordecimguttata* (4), *H. axyridis* (3) и *Coccinella septempunctata* (9); количество личинок *P. berolinensis*, вышедших из куколок божьих коровок, таково: *A. bipunctata* (1–3), *H. axyridis* (3). Точное количество личинок *P. fasciata* и *P. berolinensis*, развивавшихся в куколках *A. bipunctata*, удалось определить только в 45 случаях. В 22 куколках *A. bipunctata* развивалось по 2 личинки *P. fasciata* (16 кук.) и *P. berolinensis* (6 кук.), в 9 куколках – по 1 личинке *P. fasciata* (6 кук.) и *P. berolinensis* (3 кук.), в 9 куколках – по 3 личинки *P. fasciata* (7 кук.) и *P. berolinensis* (2 кук.), в 2 куколках – по 4 личинки и в 3 куколках – по 5 личинок *P. fasciata*. Среди 10 куколок *A. decempunctata*, заражённых *P. fasciata*, в 6 куколках развивалось по 2 личинки, в 2 куколках – по 1 личинке и в остальных куколках – по 3 и 4 личинки паразитоида. Из 5 куколок *O. conglobata* в четырёх случаях наблюдался выход 2 личинок и в одном – 4 личинок *P. fasciata*. Семь случаев развития 4–5 личинок *P. fasciata* в куколках *A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *O. conglobata*, очевидно, представляют собой события суперпаразитизма, когда один хозяин подвергается

атакам двух и более паразитоидов одного вида [Smith, 1916]. События множественного паразитизма, когда один хозяин подвергается атакам паразитоидов разных видов [Smith, 1916], выявлены не были.

Личинки *Phalacrotophora* spp. покидают куколку хозяина, прогрызая отверстие с вентральной стороны. Обычно оно располагается в головном отделе куколки, реже, если куколка божьей коровки находится в вертикальном положении по отношению к плоскости листа, то оно находится в грудном отделе.

Личинки *Phalacrotophora* spp., покинув куколку хозяина, 6–8 часов ползали рядом с ней в чашке Петри, потом окукливались. Стадия куколки *P. fasciata* и *P. berolinensis* длилась 16–17 дней при температуре 22–23 °С независимо от вида хозяина и количества личинок паразитоида в одном хозяине.

В г. Москве 3 раза наблюдалось питание имаго *Phalacrotophora* spp. на предкуколках *A. bipunctata*. Одно имаго удалось поймать и определить: это оказалась *P. fasciata*. Предкуколки, на которых происходило питание мух, были собраны. Из 2 вышли имаго *A. bipunctata*, из одной – 4 личинки *P. fasciata*.

У имаго *Homalotylus* sp. не удалось амплифицировать фрагмент митохондриального гена *cox1*, использующийся для видовой идентификации. Вид был определён как *H. hemipterinus* в соответствии с характеристикой Нойеса и Тряпицына [Noyes, 2010; Trjapitzin, 2013].

Паразитирование *H. hemipterinus* отмечено на двух видах кокцинеллид: *Coccinella septempunctata* и *Calvia quatuordecimguttata* (табл. 4). У *Coccinella septempunctata* было заражено 2 личинки 4-го возраста, из которых вышли 3 и 4 имаго *H. hemipterinus*; у *Calvia quatuordecimguttata* была заражена одна личинка, из которой вышли 3 имаго этого паразитоида. Заражённые личинки божьих коровок прикреплялись к поверхностям чашек Петри и погибали. Через 11–12 дней из них вышли имаго *H. hemipterinus*, каждое из собственного отверстия.

Паразитирование ос подсемейства Tetrastichinae было отмечено на трёх видах кокцинеллид – *C. septempunctata*, *A. bipunctata* и *A. decempunctata* (табл. 4). Первый вид божьих коровок поражается осой *O. scaposus* (BIN:

ABX9553; сходство 98.6%), другие два – осой, которую нельзя однозначно определить по данным базы BOLD, поскольку максимально близкая последовательность митохондриального гена *cox1* (BIN: ADC2337; сходство 96.9–97.4%) принадлежит не идентифицированному виду ос из подсемейства Tetrastichinae. Согласно литературным данным, в куколках *A. bipunctata* помимо *O. scaposus* отмечалось паразитирование ос *Tetrastichus epilachnae* и *Aprostocetus neglectus* [Richerson, 1970]. Однако сходство с ближайшими представителями родов *Tetrastichus* и *Aprostocetus* составляет 91.1–91.3%, что также не позволяет сделать однозначный выбор. Величина нуклеотидной дивергенции между полученными нами последовательностями *cox1* *O. scaposus* и Tetrastichinae sp. (*T. epilachnae* или *A. neglectus*) составляет 12.5–12.8%.

Личинки ос подсемейства Tetrastichinae окукливаются внутри хозяина; наружу выходят имаго ос через одно отверстие, располагающееся, как правило, с дорсальной стороны куколки божьей коровки. В 1 случае из 31 имаго Tetrastichinae sp. вышли из отверстия, расположенного с вентральной стороны куколки *Adalia*.

Из одной куколки *C. septempunctata* вышло 9 имаго *O. scaposus*. В куколках *A. bipunctata* развивалось от 2 до 18 личинок Tetrastichinae sp. Всего было заражено 28 куколок (табл. 4); в каждой куколке развивалось по 2 (2 кук.),

4 (1 кук.), 5 (2 кук.), 6 (1 кук.), 7 (1 кук.), 8 (3 кук.), 9 (1 кук.), 10 (2 кук.), 11 (4 кук.), 12 (1 кук.), 13 (2 кук.), 15 (4 кук.), 16 (2 кук.), и 18 (2 кук.) личинок паразитоида. В двух случаях из заражённых куколок *A. bipunctata* никто не вышел. Эти куколки были вскрыты: в одной были найдены 11 мёртвых имаго, в другой – 4 погибших куколки Tetrastichinae sp. В 3 куколках *A. decempunctata* развивалось 5, 8 и 11 личинок Tetrastichinae sp.

Заражённость кокцинеллид комплексом паразитоидов может достигать высоких значений. В г. Москве общая заражённость паразитоидами *Coccinella septempunctata* достигает 36.4%, *Calvia quatuordecimguttata* – 28.6%, *Adalia bipunctata* – 26.8% (табл. 4). Заражённость двух других нативных видов божьих коровок ниже: *Oenopia conglobata* – 16.1%, *Adalia decempunctata* – 11.0%. У *Calvia decempunctata* паразитоиды не обнаружены, очевидно, из-за малого объёма выборки. Заражённость инвазивного вида божьих коровок *Harmonia axyridis* самая низкая – 1.8%; эта величина в 6–20 раз ниже заражённости комплексом паразитоидов, наблюдаемой у нативных видов кокцинеллид.

Активность паразитоидов (Diptera и Hymenoptera) в г. Москве в летние месяцы была неодинакова (табл. 5).

Максимальная заражённость божьих коровок паразитоидами *Phalacrotophora* spp. отмечалась в конце июня (35.1%); в июле заражённость снизилась в 3.4 раза, достигнув

Таблица 5. Активность паразитоидов (Diptera и Hymenoptera) в г. Москве.

Даты сборов	Вид паразитоида	Количество личинок и куколок кокцинеллид		Общая заражённость кокцинеллид
		заражено	всего собрано	
21–30 июня	<i>P. berolinensis</i>	124	353	35.1%
	<i>P. fasciata</i>			
	<i>O. scaposus</i>	1		0.3%
	Tetrastichinae sp.	10		2.8%
	<i>H. hemipterinus</i>	3		0.8%
6–18 июля	<i>P. fasciata</i>	14	137	10.2%
	Tetrastichinae sp.	1		0.7%
25 июля	<i>P. fasciata</i>	8	77	10.4%
	Tetrastichinae sp.	1		1.3%
20–27 августа	<i>P. fasciata</i>	34	477	7.1%
	Tetrastichinae sp.	19		4.0%

10.2–10.4%, а в августе снизилась ещё в 1.5 раза (табл. 5). У паразитоидов Tetrastichinae sp. наблюдалось 2 пика активности: первый – в конце июня, второй – в августе (табл. 5). Паразитирование *O. scaposus* и *H. hemipterinus* наблюдалось однократно в июне (табл. 5). По данным таблицы 5 видно, что максимальная заражённость божьих коровок паразитоидами наблюдается в июне, а в последующие месяцы она снижается в 3.5 раза и остаётся примерно одинаковой.

### Обсуждение

Все 7 видов божьих коровок питаются различными видами тлей, обитающими преимущественно на древесно-кустарниковой растительности [Филатова, 1970; Nodek, 1973; Кузнецов, 1975б; Савойская, 1983а, 1983б]. Наибольшее видовое разнообразие кокцинеллид отмечено на липах (6 видов); на жимолости татарской и обыкновенной, мушмуле, черешне и черёмухе встречается по 2 вида кокцинеллид (табл. 1). Появление в г. Москве нового вида-вселенца, такого как *H. axyridis*, может привести к усилению конкуренции между кокцинеллидами. В литературе неоднократно описывалось сокращение численности нативных видов кокцинеллид, в особенности *A. bipunctata*, вызываемое *H. axyridis* [Roy et al., 2012, 2016; Grez et al., 2016]. Мы в последнее время наблюдаем 3 разных ситуации – на черноморском побережье Кавказа, в Крыму и в г. Москве. Значительное преобладание *H. axyridis* (236 куколок) над *A. bipunctata* (8 куколок) наблюдалось в г. Сочи (Краснодарский край) в 2019 г. [Романов, собственное наблюдение], где инвазия *H. axyridis* была отмечена в 2011 г. [Украинский, 2013]. В Крыму оба вида существуют в примерно равном численном соотношении: например, в г. Феодосии в 2017 г. было собрано 72 куколки *H. axyridis* и 92 куколки *A. bipunctata* [Zakharov, Romanov, 2018], в г. Симферополе в 2018 г. было собрано 42 имаго *H. axyridis* и 56 имаго *A. bipunctata* [Романов, собственное наблюдение]. Появление *H. axyridis* в Крыму было отмечено в 2013 г. [Ukrainky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]. В г. Москве, где развитие *H. axyridis* впервые было обнаружено в 2015 г. [Захаров, 2015],

она уступает по численности *A. bipunctata* в 4 раза и уже занимает 2 место по частоте встречаемости среди божьих коровок (табл. 4). В 2016–2019 гг. в Москве *H. axyridis* нами не наблюдалась, но обнаружение личинок и куколок в 2020 г. указывает на то, что этот вид божьих коровок прижился и успешно перезимовал в 2019–2020 гг. Высказано мнение, что *H. axyridis* не окажет слишком негативного влияния на биоразнообразие нативных видов кокцинеллид; в частности, *H. axyridis* конкурентно вытеснит *A. bipunctata* из городов, но последний вид сохранится в сельской местности, где численность *H. axyridis* ниже, чем в городах [Sloggett, 2017]. Однако маловероятно, что более крупный и прожорливый вид божьих коровок, *H. axyridis*, часто поедающий яйца и личинок других видов кокцинеллид [Koch, 2003], оказавшись доминирующим, как, например, в г. Сочи, не вызовет сокращения биоразнообразия.

В г. Москве и г. Ялте наблюдаются все 3 морфы *H. axyridis* (*succinea*, *spectabilis* и *conspicua*), характерные для популяций инвазионного вида в Западной и Центральной Европе [Brown et al., 2008]. Морфа *succinea* является преобладающей в г. Москве (95.9%) и в г. Ялте (90.4%), что согласуется с ранее полученными данными для популяций *H. axyridis* в Западной и Центральной Европе (72–89%) [Brown et al., 2008], Украине (73–80%) [Некрасова, Титар, 2014], Белоруссии (91–100%) [Круглова, Синчук, 2017], Брянской области (87%) [Круглова и др., 2015] и в Крыму (48–94%) [Странишевская и др., 2016; Zakharov, Romanov, 2018].

В г. Москве доля меланистических морф у *A. bipunctata* варьирует от 6.6% до 13.4% [Захаров, 1995]. Полученные нами данные (7.4%) находятся в пределах указанного соотношения светлоокрашенных и тёмноокрашенных форм *A. bipunctata*.

Из куколок *A. decempunctata*, собранных в г. Москве, были выведены 3 морфы: *typica* (70.2%), *decempustulata* (23.1%) и *bimaculata* (6.7%). Полученное нами соотношение встречаемости цветковых форм *A. decempunctata* отличается от соотношения, наблюдавшегося в Чехии, где доля морфы *typica* составляет 21.3–60.0%, *decempustulata* – 20.0–63.8%,



bimaculata – 10.0–29.9% [Honěk et al., 2005; Шайкевич и др., 2019].

Из 5 видов обнаруженных нами паразитоидов кокцинеллид (*P. fasciata*, *P. berolinensis*, *O. scaposus*, *Tetrastichinae* sp., *H. hemipterinus*) *H. axyridis* была заражена только *P. berolinensis* и *P. fasciata* в г. Москве и *Phalacrotophora* sp. в г. Ялте. В последнем случае это могла быть *P. fasciata*, обнаруживаемая в куколках *H. axyridis* в г. Ялте в 2017 г. [Romanov, 2018]. Важно отметить, что в одной куколке *H. axyridis* происходило развитие всего 3 личинок как *P. berolinensis*, так и *P. fasciata*. В 2017 г. в 2 куколках *H. axyridis* также развивалось по 3 личинки, а в одной куколке – 2 личинки *P. fasciata* [Romanov, 2018]. Эти наблюдения позволяют предположить, что в куколках *H. axyridis* развивается примерно в 3 раза меньшее количество личинок *Phalacrotophora* sp., чем в куколках *C. septempunctata*, имеющих сходные размеры. Возможно, что *H. axyridis* обладает более сильным иммунитетом, препятствующим полноценному развитию яиц или личинок паразитоидов.

В куколках *A. bipunctata* паразитируют *P. fasciata* и *P. berolinensis*. Дисней [Disney, 1979] обнаружил, что в 1977 г. в Уилтшире (Англия) 30% куколок *A. bipunctata* было заражено *P. berolinensis*, а 13% куколок *A. bipunctata* и 20% куколок *C. septempunctata* заражено *P. fasciata*, и предположил, что *P. berolinensis* паразитирует преимущественно на *A. bipunctata*, а *P. fasciata* – на *C. septempunctata*. Однако сборы кокцинеллид в г. Кембридже 1991 г. не подтвердили это предположение: в среднем 5.5% куколок *A. bipunctata* оказалось заражено *P. berolinensis* и в среднем 11.5% куколок – *P. fasciata* [Disney et al., 1994]. По нашим данным, из 45 куколок *A. bipunctata*, заражённых *Phalacrotophora* spp., *P. fasciata* была обнаружена в 34, а *P. berolinensis* – в 11 куколках. Следовательно, в г. Москве *P. fasciata* в 3.1 раза чаще заражает куколки *A. bipunctata*, чем *P. berolinensis*.

Заражённость личинками *Phalacrotophora* spp. куколок 5 нативных видов кокцинеллид варьирует от 8.5% до 22.8% (табл. 4). Заражённость *H. axyridis* в г. Москве и в г. Ялте

Таблица 6. Список работ по 4 видам ос Tetrastichinae, встречающимся в Европе.

Вид паразитоида	Вид хозяина	Ссылки
<b><i>Oomyzus scaposus</i></b> (Thomson, 1878) Синонимы: <i>Tetrastichus scaposus</i> (Thomson, 1878) <i>Tetrastichus coccinellae</i> (Kurdjumov, 1912) <i>Tetrastichus melanis</i> (Burks, 1943) <i>Tetrastichus sexmaculatus</i> (Chandy Kurian, 1953) <i>Syntomosphyrum</i> <i>taprobanes</i> (Waterston, 1915)	<b>Триба Coccinellini:</b>	
	<i>Adalia bipunctata</i>	29, 32, 34, 36, 45, 48
	<i>Anatis ocellata</i>	36
	<i>Calvia quatuordecimguttata</i>	34, 48
	<i>Cheilomenes sexmaculata</i>	15, 48
	<i>Coccinella quinquepunctata</i>	34, 35, 36, 48
	<i>Coccinella septempunctata</i>	6, 7, 14, 20, 28, 29, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 43, 44, 45, 47, 48, 50, 51
	<i>Coccinella transversalis</i>	48
	<i>Coccinella transversoguttata</i>	48
	<i>Coccinella undecimpunctata</i>	18, 23, 33, 48
	<i>Harmonia axyridis</i>	36, 41, 42, 43, 45, 46, 49
	<i>Hippodamia tredecimpunctata</i>	36
	<i>Oenopia conglobata</i>	33, 48
	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	29, 48
	<b>Триба Chilacorini:</b>	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	12, 17, 21, 33, 48
	<i>Chilocorus renipustulatus</i>	11, 17, 21, 33, 48
<i>Exochomus quadripustulatus</i>	48	

<b><i>Oomyzus sempronius</i></b> (Erdős, 1954) Синонимы: <i>Tetrastichus sempronius</i> (Erdős, 1954)	Триба <b>Chilocorini:</b>	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	31, 33, 48
<b><i>Tetrastichus epilachnae</i></b> (Giard, 1896) Синонимы: <i>Tetrastichus jablonowskii</i> (Szelényi, 1941) <i>Lygellus epilachnae</i> (Giard, 1896)	Триба <b>Coccinellini:</b>	
	<i>Adalia bipunctata</i>	9, 14, 48
	<i>Coccinella septempunctata</i>	4, 16, 39, 48
	<i>Oenopia conglobata</i>	48
	Триба <b>Chilocorini:</b>	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	1, 2, 8, 10, 14, 16, 48
	<i>Chilocorus renipustulatus</i>	48
	<i>Exochomus flavipes</i>	16, 26, 48
	<i>Exochomus quadripustulatus</i>	4, 16, 26, 48
	Триба <b>Epilachnini:</b>	
	<i>Henosepilachna argus</i>	3, 4, 14, 19, 33, 48
	<i>Henosepilachna elaterii</i>	30, 33, 48
	<i>Subcoccinella vigintiquatuorpunctata</i>	3, 13, 24, 33, 48
	Триба <b>Scymnini:</b>	
	<i>Scymnus subvillosus</i>	48
<b><i>Aprostocetus neglectus</i></b> (Domenichini, 1957) Синонимы: <i>Tetrastichus neglectus</i> (Domenichini, 1957)	Триба <b>Coccinellini:</b>	
	<i>Adalia bipunctata</i>	35, 48
	<i>Coccinella septempunctata</i>	31, 33, 48
	<i>Harmonia axyridis</i>	45, 49
	Триба <b>Chilocorini:</b>	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	5, 25, 27, 33, 48
	<i>Chilocorus bijugus</i>	31, 33, 48
	<i>Chilocorus kuwanae</i>	48
	<i>Exochomus quadripustulatus</i>	5, 33, 48
	Триба <b>Scymnini:</b>	
<i>Scymnus subvillosus</i>	22, 33, 48	
<b><i>Tetrastichus</i> sp.</b> (возможно, <i>O. scaposus</i> )	Триба <b>Coccinellini:</b>	
	<i>Coccinella septempunctata</i>	37
	<i>Harmonia axyridis</i>	37
	<i>Hippodamia tredecimpunctata</i>	37
	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	37

*Примечание:* 1 – Westwood, 1840\*; 2 – Smith, 1895\*; 3 – Giard, 1896\*; 4 – Marchal, 1907\*; 5 – Masi, 1908\*; 6 – Курдюмов, 1912; 7 – Оглоблин, 1913; 8 – Malenotti, 1917\*; 9 – Falcoz, 1924\*; 10 – Bouhelier, 1932\*; 11 – Никольская, 1934\*; 12 – Богунова, Теленга, 1938; 13 – Szelényi, 1940\*; 14 – Thompson, 1943\*; 15 – Ranaweera, 1947\*; 16 – Kiriukhin, 1948\*; 17 – Теленга, 1948; 18 – Kamal, 1951\*; 19 – Никольская, 1952; 20 – Дядечко, 1954; 21 – Рубцов, 1954; 22 – Erdős, 1954\*; 23 – Ibrahim, 1955\*; 24 – Domenichini, 1956\*; 25 – Domenichini, 1957\*; 26 – Vasseur, Schvester, 1957\*; 27 – Sweetman, 1958\*; 28 – Borg, 1959\*; 29 – Iperti, 1964; 30 – Liota, 1964\*; 31 – Domenichini, 1965\*; 32 – Hodek, 1965\*; 33 – Domenichini, 1966\*; 34 – Липа, Семьянов, 1967; 35 – Klausnitzer, 1969; 36 – Филатова, 1974; 37 – Кузнецов, 1975а; 38 – Семьянов, 1981; 39 – Schaefer, Semyanov, 1992; 40 – Shahadi et al., 2002; 41 – Riddick et al., 2009; 42 – Ware et al., 2010; 43 – Comont et al., 2014; 44 – Song et al., 2017; 45 – Ceryngier et al., 2018; 46 – Romanov, 2018; 47 – Honěk et al., 2019; 48 – Noyes, 2019; 49 – Romanov – 2019; 50 – Irfan Ullah et al., 2020; 51 – Song et al., 2020. Работы, отмеченные знаком (\*), цитируются по Richerson, 1970.

составляет 1.8% и 12.2%, соответственно. Полученные нами данные указывают, что в Крыму *H. axyridis* подвергается более сильному воздействию *Phalacrotophora* spp., чем в г. Москве или в Европе, где заражённость варьирует от 1.7% до 5.3% [Comont et al., 2014; Durska, Ceryngier, 2014]. Возможно, что данные по заражённости *H. axyridis* в г. Ялте несколько завышены, поскольку сбор куколок осуществлялся только в июне, когда активность *Phalacrotophora* spp. максимальна. Это подтверждается сопоставлением данных о заражённости *H. axyridis* в г. Москве: в июне – первой половине июля она составляла 14.3%, поскольку к тому времени было собрано всего 14 куколок *H. axyridis*, из которых 2 были заражены *P. berolinensis*. Анализ сборов куколок божьих коровок, проведённых в августе, показал, что, хотя *P. fasciata* продолжают заражать предкуколок *A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *O. conglobata*, предкуколки *H. axyridis* почти не подвергаются их атакам.

В Европе отмечено паразитирование на божьих коровках 4 видов ос из подсемейства Tetrastichinae: *O. scaposus*, *O. sempronius*, *T. epilachnae* и *A. neglectus* (табл. 6).

Из этих паразитоидов нами обнаруживались 2 вида: *O. scaposus*, полученный из куколок *H. axyridis* [Romanov, 2018] и *C. septempunctata* (данная работа), и не идентифицированный вид Tetrastichinae sp. из куколок *A. bipunctata*, собранных в 2018 г. в г. Ялте [Романов, собственное наблюдение], а также куколок *A. bipunctata* и *A. decempunctata*, собранных в г. Москве (данная работа).

Согласно литературным данным, в куколках *A. bipunctata* отмечалось паразитирование 3 видов Tetrastichinae: *O. scaposus*, *T. epilachnae* и *A. neglectus* (табл. 6). *O. sempronius* обычно паразитирует на личинках златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae) [Klausnitzer, 1969], поэтому отмеченное паразитирование на *C. bipustulatus* являлось, по-видимому, случайным, либо было результатом ошибочной идентификации вида паразитоида. В любом случае, *O. sempronius* не может рассматриваться в качестве паразитоида куколок *Adalia* spp.

Поскольку определение видов Tetrastichinae spp. по морфологическим признакам сильно

затруднено, в литературе описаны противоречивые данные. Эти противоречия не устранены до настоящего времени. В ряде случаев паразитоиды Tetrastichinae spp. описаны как *O. scaposus* [Теленга, 1948; Рубцов, 1954; Филатова, 1974], хотя признаки, отличающие этот вид от других видов Tetrastichinae spp., паразитирующих на кокцинеллидах, не указаны, что снижает ценность приводимых авторами данных. *A. neglectus*, по мнению Клаузницера, паразитирует на божьих коровках из триб Coccinellini, Chilocorini и Scymnini, а *T. epilachnae* – исключительно на представителях трибы Epilachnini [Klausnitzer, 1969]. В списке работ, посвящённых паразитам кокцинеллид, Ричерсон приводит публикации, согласно которым *T. epilachnae* паразитирует на божьих коровках из триб Epilachnini, Coccinellini и Chilocorini [Richerson, 1970]. Позднее Семьянов отметил, что все указания на *A. neglectus* как паразитоида *C. septempunctata* ошибочны, поскольку этот вид ос специализирован на видах кокцинеллид из рода *Chilocorus* [Семьянов, 1981; Schaefer, Semyanov, 1992], и подтвердил, что *T. epilachnae* паразитирует на *C. septempunctata* [Schaefer, Semyanov, 1992]. Два упоминания о паразитировании *A. neglectus* на *H. axyridis*, сделанные в обзорных работах [Ceryngier et al., 2018; Romanov, 2019], ошибочны, так как в публикации [Riddick et al., 2009], на которую они ссылаются, *A. neglectus* упоминается как паразитоид других божьих коровок (их виды не указаны), собранных помимо *H. axyridis*. Таким образом, единственным видом кокцинеллид из трибы Coccinellini, на котором паразитирование *A. neglectus* не было опровергнуто, остался *A. bipunctata*. Но является ли это указание ошибочным, неизвестно. К сожалению, использование универсальной базы данных по хальцидам [Noyes, 2019] также не позволяет прояснить этот вопрос, так как в ней собраны все известные данные без критического подхода, продублированы существующие противоречия, описанные выше. Кроме того, в базе данных практически отсутствуют ссылки на первоисточники, что не даёт возможности проверить предлагаемую информацию. Очевидно, что противоречия будут сняты последующими исследованиями, опирающи-

мися на данные как морфологического, так и молекулярно-генетического анализа.

Паразитоиды (Diptera и Hymenoptera) оказывают значительное влияние на численность видов-хозяев. В г. Москве заражённость нативных видов божьих коровок комплексом паразитоидов, откладывающих яйца в личинок и предкуколок кокцинеллид, может достигать 36.4% (табл. 4). Наиболее высокий уровень заражённости наблюдается у 3 видов божьих коровок: *Coccinella septempunctata* (36.4%), *A. bipunctata* (26.8%) и *Calvia quatuordecimguttata* (28.6%). В то же время общая заражённость паразитоидами инвазионного вида *H. axyridis* составляет всего 1.8% (табл. 4). В г. Москве наблюдалось паразитирование на *H. axyridis* только *P. berolinensis* и *P. fasciata*. Паразитирование на азиатской божьей коровке осы *O. scaposus*, отмечавшееся в 2017 г. в г. Феодосии [Romanov, 2018], в 2020 г. ни в г. Ялте, ни в г. Москве не наблюдалось, хотя сам паразитоид в г. Москве присутствует и паразитирует на *Coccinella septempunctata*. Tetrastichinae sp. (*T. epilachnae* или *A. neglectus*) активно паразитирует на божьих коровках рода *Adalia*, игнорируя личинок *H. axyridis*, в изобилии встречающихся на тех же самых деревьях. Возможно, это связано с тем, что крупные божьи коровки трибы Coccinellini, такие как *H. axyridis* и *C. septempunctata*, не являются подходящими хозяевами для этого вида ос-тетрастихин. *H. hemipterinus* паразитирует на личинках *Coccinella septempunctata* и *Calvia quatuordecimguttata* в г. Москве, паразитирования на личинках *H. axyridis* нами не наблюдалось. Эти данные подтверждают высказанную ранее гипотезу, согласно которой инвазионные виды не подвергаются интенсивному воздействию местных хищников, паразитов и патогенных организмов [Elton, 1958]. *H. axyridis* неоднократно использовалась в качестве модельного объекта для проверки этой гипотезы, получившей название «гипотеза освобождения от врагов» («enemy release hypothesis») [Comont et al., 2014; Ceryngier et al., 2018; Paula et al., 2021]. *H. axyridis* в Европе реже подвергается атакам паразитоидов, чем нативные виды божьих коровок, что подтверждает гипотезу [Comont et al., 2014;

Ceryngier et al., 2018]. Подобное подтверждение выглядит парадоксальным, поскольку паразитоиды кокцинеллид (*P. fasciata*, *O. scaposus*, *H. hemipterinus*) распространены по всей палеарктической области (*P. fasciata*) или по всему миру (*O. scaposus*, *H. hemipterinus*) и являются широкими олигофагами, паразитирующими на многих видах божьих коровок из разных триб, в том числе и на *H. axyridis* в её нативном ареале. Недавно проведённое исследование в Бразилии показало, что в этой стране заражённость паразитоидами *H. axyridis* на стадии имаго и куколки почти не отличается от заражённости нативных видов кокцинеллид; только на личиночной стадии *H. axyridis* в 2–3 раза реже заражается паразитоидами, чем нативные виды божьих коровок [Paula et al., 2021]. Это позволяет предположить, что гипотеза «освобождения от врагов» не является универсальной. Возможно, что низкая заражённость паразитоидами, наблюдающаяся у *H. axyridis* в Европе, обусловлена другими факторами, например, более сильным иммунитетом *H. axyridis*, чем у нативных видов кокцинеллид. Тем не менее, в европейской части России и в Крыму заражённость *H. axyridis* паразитоидами остаётся на невысоком уровне и не может служить важным фактором для ограничения численности вида и препятствовать его дальнейшему распространению.

### Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Илье Артемьевичу Захарову-Гезехусу за советы по подготовке публикации.

### Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-16-00079-П.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.



## Литература

- Андрианов Б.В., Блехман А.В., Горячева И.И., Захаров-Гезехус И.А., Романов Д.А. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis*: глобальная инвазия. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 143 с.
- Богунова М.В., Теленга Н.А. Применение хилокорусов для борьбы с калифорнийской щитовкой на Кавказе. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. 1938. С. 52–54.
- Верижникова И.В., Шилова Е.А. Последствия интродукции энтомофага *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera Coccinellidae) и прогнозируемый ареал его акклиматизации на Украине // В сб.: Актуальные проблемы экологии и природопользования / Ред. Н.А. Черных. М.: РУДН, 2013. № 15. С. 65–68.
- Дядечко Н.П. Кокцинеллиды Украинской ССР. Киев: АН СССР, 1954. 157 с.
- Егоров Л.В., Подшивалина В.Н., Борисова Н.В., Ручин А.Б. *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) – новый чужеродный вид в фауне Поволжья // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. 2019. № 59–60. С. 73.
- Емец В.М. Находки коровки *Harmonia axyridis* (Coleoptera Coccinellidae) в Воронежском заповеднике (Воронежская обл. РФ) // Росс. журн. биол. инваз. 2018. № 1. С. 33–37.
- Захаров И.А. Двучечная божья коровка (*Adalia bipunctata* L.) как генетический объект // Генетика. 1995. Т. 31. № 2. С. 149–161.
- Захаров И.А. Гармония в Москве // Природа. 2015. № 11. С. 92–93.
- Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. М.: Агропромиздат, 1990. 123 с.
- Круглова О.Ю., Рогинский А.С., Синчук О.В. Регистрация инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera Coccinellidae) в Брянской области. Труды БГУ. 2015. Т. 10. № 1. С. 389–392.
- Круглова О.Ю., Синчук О.В. Изменчивость инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera Coccinellidae) по комплексу полиморфных признаков в условиях Беларуси // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе: Сборник статей II Международной научно-практической конференции (Минск 6–8 сентября 2017 г.). Минск: А.Н. Варахсин, 2017. С. 249–264.
- Кузнецов В.Н. Влияние некоторых биотических факторов на численность кокцинеллид (Coleoptera Coccinellidae) в Приморском крае // В сб.: Энтомофаги советского Дальнего Востока / Ред. Л.А. Ивлиев, Л.С. Куликова, Т.П. Симакова. Труды Биол.-почв. 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 Биол.-почв. ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975б. Т. 28. № 131. С. 3–24.
- Кузнецов В.Н. Сем. Coccinellidae – Божьи коровки // В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые или жуки. Ч. 2. / Ред. П.А. Лер. Л.: Наука, 1991. С. 333–376.
- Курдюмов Н.В. Новые или малоизвестные паразитические перепончатокрылые // Русск. энтомол. обозр. 1912. Т. 12. С. 223–240.
- Липа Е.Ю., Семьянов В.П. Паразиты кокцинеллид (Coleoptera Coccinellidae) Ленинградской области // Энтомол. обозр. 1967. Т. 46. № 1. С. 75–79.
- Матвейкина Е.А., Шадура Н.И., Володин В.А., Горячева И.И. Методические рекомендации по оценке рисков контаминации продуктов виноградарства в связи с распространением в России нового инвазивного организма – многоцветной азиатской коровки (*Harmonia axyridis* Pallas). М.: ООО «ВАШ ФОРМАТ», 2018. 32 с.
- Некрасова О.Д., Титар В.М. Многолетняя и сезонная динамика численности инвазивного вида *Harmonia axyridis* (Coleoptera Coccinellidae) на территории Украины // Вісник Харківського націон-го ун-ту ім. В.Н. Каразіна. Серія: біологія. 2014. Т. 20. № 1100. С. 159–162.
- Никитский Н.Б., Украинский А.С. Божьи коровки (Coleoptera Coccinellidae) Московской области // Энтомол. обозр. 2016. Т. 45. № 3. С. 555–582.
- Никольская М.Н. Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea). М.; Л.: АН СССР, 1952. 575 с.
- Оглоблин А.А. К биологии божьих коровок (Coleoptera Coccinellidae) // Русск. энтомол. обозр. 1913. Т. 13. С. 27–43.
- Орлова-Беньковская М.Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera Coccinellidae) в Европейской России // Росс. журн. биол. инваз. 2013. № 1. С. 75–82.
- Рубцов И.А. Цитрусовые вредители и их природные враги. М.; Л.: АН СССР, 1954. 260 с.
- Савойская Г.И. Кокцинеллиды (систематика, применение в борьбе с вредителями сельского хозяйства). Алма-Ата: Наука, 1983а. 248 с.
- Савойская Г.И. Личинки кокцинеллид (Coleoptera Coccinellidae) фауны СССР. Л.: Наука, 1983б. 244 с.
- Семьянов В.П. Новые данные о паразитах и хищниках *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera Coccinellidae) // В сб.: Вопросы общей энтомологии / Ред. В.И. Тобиас. Труды ВЭО. Л.: Наука, 1981. Т. 63. С. 11–14.
- Странишевская Е.П., Матвейкина Е.А., Остроухова Е.В., Луткова Н.Ю., Шадура Н.И., Володин В.А., Романов Д.А. Влияние многоцветной азиатской коровки (*Harmonia axyridis* Pallas) на качество белых и красных столовых виноматериалов // «Магарач». Виноградарство и виноделие. 2019. Т. 21. № 4. С. 357–362.
- Странишевская Е.П., Шадура Н.И., Матвейкина Е.А., Володин В.А. Создание экспериментальных участков для модельных экспериментов с *Harmonia axyridis* // Виноградарство и виноделие. 2016. Т. 46. С. 73–74.
- Странишевская Е.П., Шадура Н.И., Матвейкина Е.А., Володин В.А., Романов Д.А. Распространение азиатской божьей коровки в биоценозах Крыма // «Магарач». Виноградарство и виноделие. 2018. Т. 20. № 1. С. 26–27.

- Теленга Н.А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми (хищные кокциnellиды и использование их в СССР). Киев: АН УССР, 1948. 120 с.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евразият. энтомол. журн. 2013. Т. 12. № 1. С. 35–38.
- Филатова И.Т. Коровки (Coleoptera Coccinellidae) Обь-Енисейского междуречья // В кн.: Фауна Сибири / Ред. А.И. Черепанов. Новосибирск: СО Наука, 1970. С. 83–100.
- Филатова И.Т. Паразиты Coccinellidae (Coleoptera) Западной Сибири // В кн.: Фауна и экология насекомых Сибири / Ред. Н.Г. Коломиец. Новосибирск: СО Наука, 1974. С. 173–185.
- Шайкевич Е.В., Захаров И.А., Хонек А. Экологическая генетика жуков рода *Adalia*: изменчивость и симбиотические бактерии в европейских популяциях десятиточечной божьей коровки *Adalia decempunctata* // Экологическая генетика. 2019. Т. 17. № 14. С. 37–45.
- Barševskis A. Multicoloured Asian lady beetle (*Harmonia axyridis* (Pallas 1773)) (Coleoptera: Coccinellidae) for the first time in the fauna of Latvia // Balt. J. Coleopterol. 2009. Vol. 9. No. 2. P. 135–138.
- BOLD (Barcode of Life Database) (database) // (<http://www.barcodinglife.com/>). Accessed 15.08.2020.
- 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. No. 1. P. 5–21.
- Burland T.G. DNASTAR's Lasergene sequence analysis software // Methods Mol. Biol. 2000. Vol. 132. P. 71–91.
- Ceryngier P., Hodek I. Enemies of Coccinellidae // In: Ecology of Coccinellidae / Eds. Hodek I. and Honěk A. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 319–350.
- Ceryngier P., Nedvěd O., Grez A.A., Riddick E.W., Roy H.E., Martin G.S., Steenberg T., Veselý P., Zaviezo T., Zúniga-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) / Eds. Hodek I., van Emden H.F., Honěk A. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. P. 375–443.
- Chapin J.B., Brou V.A. *Harmonia axyridis* (Pallas) the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae) // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1991. Vol. 93. No. 3. P. 630–635.
- Clewley J.P. Macintosh sequence analysis software. DNASTAR's LaserGene // Mol. Biotechnol. 1995. Vol. 3. P. 221–224.
- 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 Conserv. Divers. 2014. Vol. 7. No. 4. P. 334–342.
- Disney R.H.L. Natural history notes on some British Phoridae (Diptera) with comments on a changing picture // Ent. Gaz. 1979. Vol. 30. P. 141–150.
- Disney R.H.L., Majerus M.E.N., Walpole M.J. Phoridae (Diptera) parasitizing Coccinellidae (Coleoptera) // Entomologist. 1994. Vol. 113. P. 28–42.
- Durska E., Ceryngier P. Parasitization of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* by native phorid parasitoids in Poland // In: 8<sup>th</sup> international congress of dipterology / Eds. Dorchin N., Kotrba M., Mengual X., Menzel F. Potsdam, 2014.
- El-Arnaouty S.A., Beyssat-Arnaouty V., Ferran A., Galal H. Introduction and release of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas for controlling *Aphis coccivora* Koch on faba beans in Egypt // Egypt. J. Biol. Pest Control. 2000. Vol. 10. No. 1–2. P. 129–136.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1994. Vol. 3. P. 294–299.
- Goetz D.W. *Harmonia axyridis* ladybug invasion and allergy // Allergy Asthma Proc. 2008. Vol. 29. P. 123–129.
- Greze A.A., Zaviezo T., Roy H.E., Brown P.M.J., Bizama G. Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity // Diversity Distrib. 2016. Vol. 22. P. 982–994.
- Hodek I. Biology of Coccinellidae. Prague: Academia, 1973. 260 p.
- Honěk A., Martinková Z., Ceryngier P. Different parasitization parameters of pupae of native (*Coccinella septempunctata*) and invasive (*Harmonia axyridis*) coccinellid species // Bull. Insect. 2019. Vol. 72. No. 1. P. 77–83.
- Honěk A., Martinková Z., Pekár S. Temporal stability of morph frequency in central European populations of *Adalia bipunctata* and *A. decempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. 2005. Vol. 102. P. 437–442.
- Iablokoff-Khnzorian S.M. Les coccinelles. Coléoptères-Coccinellidae. Paris: Société nouvelle des Editions Boubée, 1982. 568 p.
- Iperti G. Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Alpes-Maritimes et les Basses-Alpes // Entomophaga. 1964. Vol. 9. No. 2. P. 153–180.
- Iperti G., Bertand E. Hibernation of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in south-eastern France // Acta Soc. Zool. Bohem. 2001. Vol. 65. P. 207–210.
- Irfan Ullah M., Ali Zahid S.M., Afzal M., Arshad M., Abdullah A., Altaf N., Riaz M. First record of *Oomyzus scaposus* (Hymenoptera: Eulophidae), as a parasitoid of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Pakistan // EPPA Bull. 2020. Vol. 50. No. 2. P. 288–291.
- Klausnitzer B. Zur kenntnis der entomoparasiten mitteleuropäischen Coccinellidae // Abhandlungen und Berichte

- des Naturkundemuseums Görlitz. 1969. Vol. 44. No. 9. P. 1–15.
- Koch R.L. The multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*: a review of its biology uses in biological control and non-target impacts // J. Insect Science. 2003. Vol. 3. No. 32. P. 1–16.
- 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. Ecol. 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.
- Majerus M.E.N. Ladybirds. London: HarperCollins, 1994. 367 p.
- Noyes J.S. Encyrtidae of Costa Rica. 3. Subfamily Encyrtinae: Encirtini, Echthroplexiellini, Discodini, Oobini 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.
- Noyes J.S. Universal Chalcidoidea Database (database) // (<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/>). Accessed 15.03.2019.
- Paula D.P., Togni P.H.B., Costa V.A., Souza L.M., Sousa A.A.T.C., Tostes G.M., Pires C.S.S., Andow D.A. Scrutinizing the enemy release hypothesis: population effects of parasitoids on *Harmonia axyridis* and local host coccinellids in Brazil // BioControl. 2021. Vol. 66. P. 71–82.
- 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. No. 1. P. 103–125.
- Przeżożny M., Barłózek T., Bunalski M. *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) new species of ladybird beetle for Polish fauna // Pol. J. Entomol. 2007. Vol. 76. No. 3. P. 177–182.
- Pugh A. Bugs on the move – the harlequin ladybird. 2017 (web page) // (<https://www.nzffa.org.nz/farm-forestry-model/the-essentials/forest-health-pests-and-diseases/Beneficial-organisms/Predators-parasitoids/harmonia-axyridis-the-harlequin-ladybird/bugs-on-the-move-the-harlequin-ladybird/>). Accessed 15.08.2020.
- Richerson J.V. A world list of parasites of Coccinellidae // J. Entomol. Soc. Brit. Columbia. 1970. Vol. 67. P. 33–48.
- Riddick E.W., Cottrell T.E., Kidd K.A. Natural enemies of the Coccinellidae: parasites, pathogens and parasitoids // Biol. Control. 2009. Vol. 51. No. 2. P. 306–312.
- Romanov D.A. Finding of parasitoids *Phalacrotophora fasciata* (Diptera: Phoridae) and *Oomyzus scaposus* (Hymenoptera: Eulophidae) in pupas of *Harmonia axyridis* of the Crimea // Rus. J. Biol. Inv. 2018. Vol. 9. No. 1. P. 83–85.
- Romanov D.A. Parasitoids of the harlequin ladybeetle *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) // Rus. J. Biol. Inv. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 52–67.
- Roy H.E., Adriaens T., Isaac N.J.B., Kenis M., Onkelinx T., Martin G.S., Brown P.M.J., Hautier L., Poland R., Roy D.B., Comont R., Eschen R., Frost R., Zindel R., van Vlaenderen J., Nedvĕd O., Ravn H.P., Grégoire J.C., de Biseau J.C., Maes D. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds // Diversity Distrib. 2012. Vol. 18. P. 717–725.
- 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., Honĕk A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kilfan J., Lawson Handley L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinková Z., Minnaar I.A., Nedvĕd O., Orlova-Bienkowskaja M.Ja., 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., Vigiĭásová S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviero T., Zhao Z. The harlequin ladybird *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // Biol. Invas. 2016. Vol. 18. No. 4. P. 997–1044.
- Ruchin A.B., Egorov L.V., Lobachev E.A., Lukiyarov S.V., Sazhnev A.S., Semishin G.B. Expansion of *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) to European part of Russia in 2018–2020 // Baltic J. Coleopterol. 2020. Vol. 20. No. 1. P. 51–59.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory manual. New York Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. 1626 p.
- Sazhnev A.S., Anikin V.V., Zolotukhin V.V. Overwintering and new records of invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) after mass expansion to European part of Russia in 2018–2019 // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2020. Vol. 5. No. 4. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-4>
- Schaefer P.W., Semyanov V.P. Arthropod parasites of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): world parasite list and bibliography // Ent. News. 1992. Vol. 103. No. 4. P. 125–134.
- Shahadi F., El-Bouhssini M., Babi A. First record of parasitoids on the predator seven spotted coccinellid *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) in Syria // Arab Journal of Plant Protection. 2002. Vol. 20. No. 1. P. 49–51.
- Sloggett J.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): smelling the rat in native ladybird declines // Eur. J. Entomol. 2017. Vol. 114. P. 455–461.
- Smith H.S. An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects // J. Econ. Entomol. 1916. Vol. 9. P. 477–486.
- Song H.T., Fei M.H., Li B.P., Zhu C.D., Cao H.X. A new species of *Oomyzus* Rondani (Hymenoptera Eulophidae) reared from the pupa of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera Coccinellidae) in China // ZooKeys. 2020. Vol. 953. P. 49–60.
- Song H., Meng L., Li B. Fitness consequences of body-size-dependent parasitism in a gregarious parasitoid attacking the 7-spot ladybird *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Biol. Control. 2017. Vol. 113. P. 73–79.

- Trjapitzin V.A. *Homalotylus hemipterinus* (De Stefani 1898) (Hymenoptera: Encyrtidae) in the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. 2013. Vol. 268. P. 9–12.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biol. Inv. 2014. Vol. 16. No. 5. P. 1003–1008.
- 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.
- Zakharov I.A., Goryacheva I.I., Suvorov A.P. Mitochondrial DNA polymorphism in invasive and native populations of *Harmonia axyridis* // Eur. J. Environ. Scien. 2011. Vol. 1. No. 1. P. 15–18.
- Zakharov I.A., Romanov D.A. Distribution and some biological features of invasive species *Harmonia axyridis* in the Crimea // Rus. J. Biol. Inv. 2018. Vol. 9. No. 1. P. 44–45.

## ***HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) IN MOSCOW CITY AND YALTA CITY: ITS COMPETITION WITH NATIVE SPECIES OF COCCINELLIDS AND THE INFLUENCE OF PARASITIDS ON ITS NUMBER**

© 2021 Romanov D.A.<sup>a,\*</sup>, Matveikina E.A.<sup>b,\*\*</sup>

<sup>a</sup>Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow 119333, Russia

<sup>b</sup>All-Russian National Research Institute for Viticulture and Winemaking “Magarach” of the RAS, Yalta 298600, Russia

e-mail: \*dromanov\_16@mail.ru; \*\*holen-19@mail.ru

The Asian ladybird *Harmonia axyridis* is an invasive species that is rapidly spreading around the world. Occupying new territories, *H. axyridis* often causes a decrease in the biodiversity of native species of coccinellids, competing with them for food resources. A comparison of *H. axyridis* with six species of ladybirds was made in terms of the ratio of the number of individuals and the degree of infestation with parasitoids. In Moscow city, the most widespread species of ladybirds was *Adalia bipunctata* (67.1%), *H. axyridis* ranks second (16.5%). The total infestation of *H. axyridis* pupae with parasitoids is 1.8% in Moscow city and 12.2% in Yalta city. Infestation with parasitoids of other ladybird species in Moscow city is much higher: from 11.0% to 36.4%. Thus, parasitoids effectively regulate the number of native ladybird species, but have an insignificant effect on the number of the invasive species *H. axyridis*.

**Key words:** *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, Tetrastichinae, coccinellids, invasive species, parasitism.