

УДК 595.763/.768(476)

ПЕРВАЯ РЕГИСТРАЦИЯ В БЕЛАРУСИ ЗИМОВКИ В УЛЬЯХ ПЧЕЛ ИНВАЗИВНОГО ВИДА КОКЦИНЕЛЛИД *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773)

О. Ю. КРУГЛОВА¹⁾, О. В. ПРИЩЕПЧИК²⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

²⁾Научно-практический центр НАН Беларусь по биоресурсам,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

Констатирована первая регистрация в Беларуси зимовки в ульях пчел инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* в д. Галик (Дрогичинский район, Брестская область). Проанализированы некоторые особенности структуры полученной выборки *H. axyridis*. Соотношение полов оказалось близко к теоретически ожидаемому (1 : 1) – 50,5 % самок и 49,5 % самцов. У имаго выделены три из четырех основных фенотипических классов окраски элитр – *succinea*, *conspicua* и *spectabilis*. С частотой 95,78 % доминировал фенотип *succinea*. Элитральный гребень отсутствовал у 10 % особей.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*; зимовка; ульи пчел; инвазивный вид; полиморфизм; фенотип.

Благодарность. Авторы выражают благодарность В. В. Литвинчуку за возможность работать на его частной пасеке в д. Галик Дрогичинского района (малая родина) и оказанную всестороннюю помощь, в том числе в организации исследования.

THE FIRST REGISTRATION OF THE WINTERING OF INVASIVE SPECIES OF COCCINELLID *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) IN THE BEE HIVES IN BELARUS

О. Ю. КРУГЛОВА^a, О. В. ПРИЩЕПЧИК^b

^aBelarusian State University, 4 Niezaliežnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus

^bScientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
27 Akademičnaja Street, Minsk 220072, Belarus

Corresponding author: O. Yu. Kruglova (kruglovaoksana@mail.ru)

The first registration in Belarus of an invasive species of coccinellid *Harmonia axyridis* wintering in bee hives in the Galik village (Drogichinsky district, Brest region) has been established. Some structural features of the obtained sample of *H. axyridis* are analyzed. The sex ratio is closed to the theoretically expected (1 : 1) – 50.5 % of females and 49.5 % of males. Three of the four main phenotypic color classes of elytra are distinguished in imago – *succinea*, *conspicua* and *spectabilis*. The *succinea* phenotype is dominated with a frequency of 95.78 %. The elite crest was absent in 10 % of specimens.

Образец цитирования:

Круглова ОЮ, Прищепчик ОВ. Первая регистрация в Беларуси зимовки в ульях пчел инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773). Журнал Белорусского государственного университета. Биология. 2020;3:88–96.
<https://doi.org/10.33581/2521-1722-2020-3-88-96>

For citation:

Kruglova OYu, Prischepchik OV. The first registration of the wintering of invasive species of coccinellid *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) in the bee hives in Belarus. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2020;3:88–96. Russian.
<https://doi.org/10.33581/2521-1722-2020-3-88-96>

Авторы:

Оксана Юрьевна Круглова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры зоологии биологического факультета.

Олег Васильевич Прищепчик – кандидат биологических наук, доцент; заведующий лабораторией наземных беспозвоночных животных.

Authors:

Oksana Yu. Kruglova, PhD (biology), docent; associate professor at the department of zoology, faculty of biology.

kruglovaoksana@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0049-412X>

Oleg V. Prischepchik, PhD (biology), docent; head of the laboratory of terrestrial invertebrates.

prischepchik@mail.ru

Keywords: *Harmonia axyridis*; wintering; bee hives; invasive species; polymorphism; phenotype.

Acknowledgements. The authors would like to gratitude to V. V. Litvinchuk for the opportunity to work at his private apiary in the Galik village, Drogichinsky district (small homeland) and for the comprehensive assistance and assistance, including in the organization of the research.

Введение

Harmonia axyridis (азиатская коровка, коровка-арлекин, гармония изменчивая) является одним из самых опасных инвазивных видов насекомых [1]. Естественный ареал *H. axyridis* включает южную часть Сибири, Дальний Восток, северо-восток и юго-восток Казахстана, Китай, Монголию, Корею, Японию и северный Вьетнам [2–4]. С начала прошлого века гармонию изменчивую как высокоэффективного энтомофага пытались интродуцировать в Северной Америке, ряде европейских стран, а также некоторых советских республиках (Украина, Беларусь и др.) в целях биологического контроля численности членистоногих – вредителей сельскохозяйственных растений. Однако акклиматизация не удалась [5; 6]. Тем не менее с 1988 г. в естественных биотопах США стали обнаруживаться первые натурализовавшиеся популяции азиатской коровки¹, и с конца XX в. вид начал глобальную инвазию на разные континенты. На данный момент он зарегистрирован в Северной и Южной Америке, Африке [4], Австралии и Новой Зеландии (Ministry for Primary Industries (2016), NatureWatch NZ (2017) (цит. по [7])), многих странах Западной и Восточной Европы, а также в европейской части России [7–13]. В Беларуси азиатская коровка впервые была обнаружена в 2011 г. в Брестской области [4]. К настоящему времени этот вид образует устойчивые самовоспроизводящиеся группировки практически по всей территории республики [14–16]. Их численность варьируется в разные годы в зависимости от степени благоприятствования погодных условий во время зимовки.

Экспансия азиатской коровки может иметь негативные последствия [16]. Являясь высокоэффективным хищником-энтомофагом с широким спектром потребляемых жертв (разные виды тлей, кокцид, листоблошек и др.) и обладая высокой конкурентной способностью, *H. axyridis* может вытеснить аборигенные виды кокцинеллид, что уже подтверждено рядом исследований [17]. Личинки и имаго коровки-арлекина поедают яйца и личинок других видов насекомых, в том числе и божьих коровок, что может приводить к снижению биологического разнообразия аборигенной энтомофауны. При недостатке животной пищи взрослые жуки переходят к питанию зрелыми плодами, повреждая яблоки, груши, а также виноград, в связи с чем могут наносить ущерб плодоводческим, винодельческим и перерабатывающим хозяйствам. Образуя массовые зимовочные скопления с наружной стороны и внутри зданий, в том числе жилых помещений, имаго азиатских коровок вызывают беспокойство и аллергические реакции (риноконъюнктивиты, бронхиальную астму, аллергические дерматиты) у населения. Известны случаи, когда побеспокоенные жуки кусали людей [17].

Столь быстрому расширению ареала и увеличению численности инвазивных популяций *H. axyridis* на фоне глобального изменения климата способствуют большая плодовитость, способность к активному расселению, экологическая пластичность и высокая степень адаптивности. Последнее связано в том числе и с ярко выраженным морфологическим полиморфизмом, присущим данному виду. Для понимания механизмов, обеспечивающих быстрое распространение инвайдера в условиях нового ареала, и прогноза вспышек численности необходимо изучение структуры инвазивных популяций коровки-арлекина.

В настоящей работе констатирована первая регистрация зимовки в ульях пчел азиатской коровки на территории Беларуси, а также дана характеристика половой и фенотипической структуры полученной выборки *H. axyridis*.

Материалы и методы исследования

Материалом для данного исследования послужили сборы имаго *H. axyridis* из ульев пчел на пасеке в д. Галик Дрогичинского района Брестской области ($52^{\circ}5,278' с. ш.$, $24^{\circ}56,315' в. д.$) 24 октября 2019 г. Всего было собрано более 3000 экземпляров азиатской коровки, из которых анализу были подвергнуты 1800 жуков. В отдельных ульях жуки были оставлены на зимовку для того, чтобы весной следующего года визуально оценить наличие влияния на пчел. Для каждого экземпляра коровок определялись пол, фенотип рисунка элитр, наличие либо отсутствие элитрального гребня. Определение пола проводилось по окраске головы, поскольку для *H. axyridis* характерен четко выраженный половой диморфизм по этому признаку: у самок, в отличие от самцов, наличник, верхняя губа и лоб (за исключением тре-

¹*Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera, Coccinellidae) / J. B. Chapin, V. A. Brou // Proc. of the Entomol. Soc. of Washington. 1991. Vol. 93, No. 3. P. 630–635 (cited by [3]).

угольного белого пятна в центре) черные [18]. Идентификация фенотипов осуществлялась согласно классификации Тана (1946) [18].

Статистический анализ проводился с использованием показателей фенетического разнообразия [19]. Среднее число морф рисунка эллитр μ рассчитывали по формуле

$$\mu = \left(\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m} \right)^2,$$

где p_1, p_2, \dots, p_m – частоты морф (фенотипов, генотипов, аллелей, градаций количественного признака и т. д.), выраженные в долях от единицы ($p_1 + p_2 + \dots + p_m = 1$); m – число вариаций признака (фенов, морф), выделенных в данной выборке.

Статистическую ошибку μ вычисляли следующим образом:

$$S_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}},$$

где N – объем выборки.

Долю редких морф рисунка надкрылий h находили по формуле

$$h = 1 - \frac{\mu}{m}.$$

Статистическую ошибку h определяли как

$$S_h \approx \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}}.$$

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программного пакета *Microsoft Office Excel*.

Результаты и их обсуждение

Зимовка *Harmonia axyridis*. Для *H. axyridis* характерна зимовка в состоянии имагинальной диапаузы с образованием зимовочных скоплений на южных склонах гор (в горных районах), на наружных стенах или внутри зданий, в том числе жилых домов (в населенных пунктах) [17]. В некоторых регионах нативного ареала зимовка осуществляется в подстилке². Стимулом для формирования зимовочных скоплений служат изменение фотопериода и снижение температуры до +12 °C [17]. По нашим наблюдениям, в Беларуси это происходит с конца сентября до второй половины – конца октября. Активный лёт имаго к местам зимовки отмечается в солнечные дни.

Ранее мы уже публиковали данные об обнаружении в апреле 2019 г. на пасеке в 6 км от д. Хорск (Столинский район, Брестская область) скоплений азиатских коровок в зимовальном домике, куда на зиму помещают ульи с пчелами [15]. В октябре 2019 г. гармонии были обнаружены уже непосредственно в ульях пчел на пасеке в д. Галик (Дрогичинский район, Брестская область). Коровки находились в верхнем ярусе ульев – между потолочными разделительными досками и утеплительной подушкой, поэтому прямого контакта между ними и пчелами не было (рис. 1–4).

По устному сообщению пасечника В. В. Литвинчука, в поведении пчел и функционировании семей из ульев с зимующими коровками и без них весной 2020 г. не обнаружено никаких визуальных отличий. Зимовка в обеих группах ульев прошла успешно, без негативных последствий для пчел. Весной при повышении температуры коровки покинули ульи и назад в них уже не возвращались. Д. М. Карон (1996) в своей работе также указывал на факты зимовки *H. axyridis* в ульях пчел в США. Однако, по его мнению, азиатские коровки скорее вызывают беспокойство у пчеловодов, нежели наносят вред пчелам³.

Соотношение полов в анализируемой группировке *Harmonia axyridis*. В поддержании оптимальной численности и интенсивности размножения в популяциях животных важную роль играет соотношение полов. На этот показатель оказывают влияние различные факторы, в числе которых в популяциях насекомых – воздействие репродуктивных симбионтов. Для *H. axyridis* характерно заражение бактериями, относящимися к трем родам – *Spiroplasma*, *Rickettsia* и *Wolbachia* [17; 20]. Бактерии рода *Spiroplasma* вызывают андроциддифференцированную смертность эмбрионов мужского пола. Доля самок, инфицированных этими бактериями, в разных популяциях азиатской коровки из нативного ареала варьируется от 26 до 49 % [17; 20]. В таких популяциях отмечается сдвиг в соотношении полов в сторону самок. Однако в инвазивных группировках *H. axyridis* спироплазмы по невыясненным пока причинам не были выявлены.

²Кузнецов В. Н. Интродукция и акклиматизация кокцинеллид в СССР // Интродукция и применение полезных членистоно-гих в защите растений : тр. симп. (Батуми, 5–9 сент. 1988 г.). Л., 1989. С. 67–73 (цит. по [13]).

³Caron D. M. Multicolored Asian lady beetles: a «new» honey bee pest // Amer. Bee J. 1996. No. 136. P. 728–729 (cited by [17]).



Рис. 1. Скопление *Harmonia axyridis* внутри улья (фото О. В. Прищепчика)
Fig. 1. The cluster of *Harmonia axyridis* inside the hive (the photo by O. V. Prischepchik)

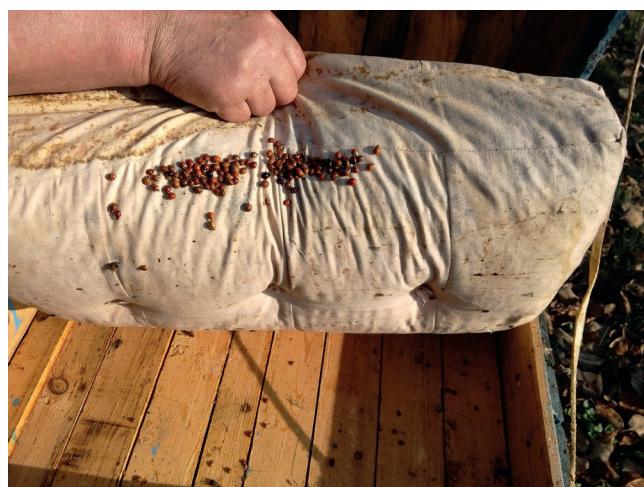


Рис. 2. Скопление *Harmonia axyridis* между потолочными досками и утеплительной подушкой внутри улья (фото О. В. Прищепчика)
Fig. 2. The cluster of *Harmonia axyridis* between the ceiling boards and the insulation cushion inside the hive (photo by O. V. Prischepchik)

Для кокцинеллид характерен хромосомный механизм детерминации пола, обеспечивающий появление в каждом поколении одинакового количества особей разного пола [21]. Нами была проведена оценка соотношения полов в полученной выборке азиатских коровок. Оно оказалось близко к теоретически ожидаемому (1 : 1) – 909 ♀ : 891 ♂ (или 50,5 % самок и 49,5 % самцов соответственно), что может быть свидетельством отсутствия в данной группировке самок, инфицированных бактериями рода *Spiroplasma*. Для сравнения: среди имаго *H. axyridis*, собранных в зимовальном домике для пчел на пасеке вблизи д. Хорск (Столинский район, Брестская область), наблюдаемое соотношение полов было 104 ♀ : 69 ♂, что достоверно отличалось от теоретически ожидаемого ($\chi^2 = 9,72$ при $p < 0,01$) (опубликованные данные [15]).

Фенотипическая структура анализируемой группировки *Harmonia axyridis*. Рисунок элитр *H. axyridis* детерминируется серией множественных аллелей одного гена. Наиболее распространенными являются четыре аллели, которые в ряду иерархии доминирования располагаются следующим образом: *conspicua* > *spectabilis* > *axyridis* > *succinea*⁴. У жуков в анализируемой выборке мы выделили три из четырех основных фенотипических классов рисунка элитр – *succinea*, *spectabilis* и *conspicua* (см. таблицу, рис. 3). Фенотип *succinea* (желтые, оранжевые или красные элитры с варьирующимся от 0 до 19 числом черных пятен) имели 95,78 % особей. Доля меланистов с фенотипами *conspicua* и *spectabilis*, а также гетерози-

⁴Tan C. C. Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* // Genetics. 1946. Vol. 31, No. 2. P. 195–210 (cited by [17]).

готными фенотипами по аллелям *conspicua/succinea* (h^C/h^s) и *spectabilis/succinea* (h^S/h^s) была невысока (см. таблицу, рис. 3). Доминирование (вплоть до мономорфных популяций) жуков с фенотипом *succinea* характерно для подавляющего большинства инвазивных популяций азиатской коровки (см., например, [10; 17; 20; 22–28]), в том числе и в Беларуси [14–16].

Мы провели сравнительный анализ фенотипической структуры полученной выборки и уже упоминавшейся ранее группировки с пасеки вблизи д. Хорск (опубликованные данные [15]). Как видно из данных таблицы, сравниваемые выборки имеют существенное сходство как по составу, так и по структуре фенетического разнообразия. Это подтверждают и близкие значения μ (среднего числа морф) и h (доли редких морф), свидетельствующие об относительно невысоком фенетическом разнообразии и неравномерном распределении частот фенотипов (частоты гетерозиготных форм были объединены с частотами соответствующих гомозиготных доминантных фенотипов – *spectabilis* и *conspicua*).

Фенотипический состав группировок *Harmonia axyridis* по рисунку элитр
Phenotypic composition of *Harmonia axyridis* groups according to the pattern of elytra

Регион	Частоты фенотипов, %					Среднее число морф, $\mu \pm S_\mu$	Доля редких морф, $h \pm S_h$
	<i>Succinea</i>	<i>Spectabilis</i>	<i>Conspicua</i>	h^S/h^s	h^C/h^s		
Деревня Галик	95,78	1,94	0,33	1,67	0,28	$1,555 \pm 0,036$	$0,482 \pm 0,010$
Окрестности д. Хорск*	95,37	1,16	0,58	0,58	2,30	$1,732 \pm 0,113$	$0,423 \pm 0,079$

*Опубликованные данные [15].



*Рис. 3. Фенотипы рисунка элитр *Harmonia axyridis* (фото Д. Л. Петрова):*
*a – *conspicua*; б – гетерозиготный фенотип по аллелям *conspicua/succinea* (h^C/h^s);*
*в – *spectabilis*; г – гетерозиготный фенотип по аллелям *spectabilis/succinea* (h^S/h^s); д – *succinea**

*Fig. 3. Phenotypes of elytra pattern of *Harmonia axyridis* (photo by D. L. Petrov):*
*a – *conspicua*; b – heterozygous phenotype for *conspicua/succinea* alleles (h^C/h^s); c – *spectabilis*;*
*d – heterozygous phenotype for *spectabilis/succinea* alleles (h^S/h^s); e – *succinea**

Для фенотипа *succinea* характерна модификационная изменчивость, проявляющаяся в различии числа, размеров и степени слияния черных пятен на светлом фоне в зависимости от температуры в период развития преимагинальных стадий. Она является важной адаптацией к существованию в гетерогенной среде обитания с резко меняющимися погодными условиями⁵ [28]. Анализ спектра модификационной изменчивости в изученной выборке показал, что в ней преобладали варианты рисунка со слабой и средней степенью меланизации (см. рис. 4, *a–b*). «Темные» формы рисунка с крупными пятнами, сливающимися в разных сочетаниях (см. рис. 4, *c–e*), встречались реже. Наблюданное соотношение вариантов рисунка является следствием того, что развитие данной генерации азиатской коровки проходило при относительно благоприятных температурных условиях (с 12 по 20 октября 2019 г. средняя дневная температура воздуха на территории Брестской области составляла от +19 до +20 °C)⁶.

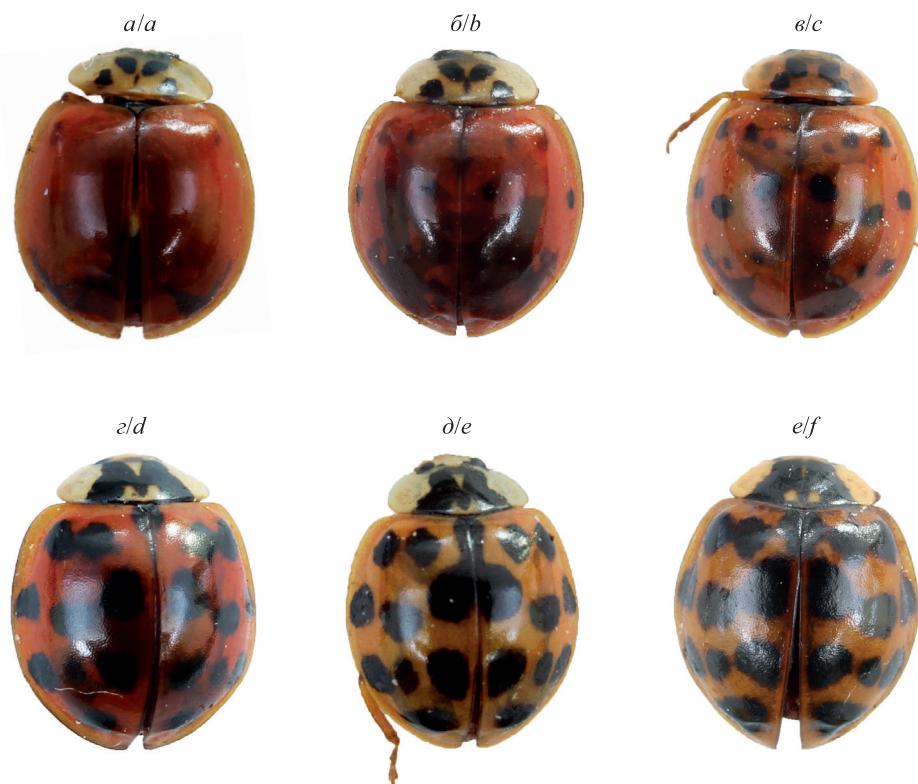


Рис. 4. Различные варианты рисунка элитр фенотипа *succinea* *Harmonia axyridis* (фото Д. Л. Петрова)

Fig. 4. Different variants of the pattern of elytra of the *succinea* phenotype *Harmonia axyridis* (photo by D. L. Petrov)

Один из таксономических признаков *H. axyridis* – элитральный гребень, представляющий собой поперечный хитиновый валик у вершины надкрылий. Его наличие является доминантным признаком и контролируется аутосомным dialleльным геном (цит. по [18]). Как показал анализ, элитральный гребень отсутствовал у 10 % обследованных жуков. Для сравнения: доля рецессивных гомозигот по этому признаку в выборке из окрестностей д. Хорск была в 2 раза ниже [15]. В разных группировках азиатской коровки из Беларуси она варьируется от 3,60 до 18,64 % [14–16], что, по-видимому, можно объяснить эффектом основателя.

Заключение

В результате проведенного исследования представляется возможным сделать следующие выводы.

1. В Дрогичинском районе Брестской области (д. Галик) констатирована первая регистрация зимовки *H. axyridis* в ульях пчел на территории Беларуси.

⁵Komai T. Genetics of ladybeetles // Adv. in Genet. 1956. Vol. 8. P. 155–188 ; The effect of temperature and other factors on the expression of elytral pattern in lady beetle, *Harmonia axyridis* Pallas / T. Sakai [et al.] // Bull. of the Fac. of Agriculture, Tamagawa Univ. 1974. No. 14. P. 33–39 (cited by [13]).

⁶World-Weather [Electronic resource]. URL: <https://world-weather.ru/pogoda/belarus/brest/october-2019/> (date of access: 19.08.2020).

2. Соотношение полов среди имаго, извлеченных из ульев осенью, было близко к теоретически ожидаемому (1 : 1) и составило 909 ♀ : 891 ♂. Это может служить свидетельством отсутствия в анализируемой группировке самок, инфицированных бактериями *Spiroplasma*, вызывающими андроциддифференцированную смертность эмбрионов мужского пола.

3. У имаго в исследуемой выборке выделено три из четырех основных фенотипических классов рисунка надкрылий – *succinea*, *conspicua* и *spectabilis*, а также гетерозиготные по определяющим их аллелям фенотипы. Частота рецессивной формы *succinea* составила 95,78 %. У жуков с этим фенотипом преобладали варианты рисунка со средней степенью меланизации, что может быть связано с теплой погодой, установившейся в Брестской области в период развития преимагинальных стадий данного поколения. Элитральный гребень отсутствовал у 10 % особей.

4. Сравнение полученной выборки с выборкой из группировки *H. axyridis*, обитающей в Столинском районе Брестской области, выявило большое сходство их фенотипической структуры по набору и частотам фенотипов рисунка элитр. Отличия связаны лишь с долей жуков без элитрального гребня, что можно объяснить эффектом основателя.

Библиографические ссылки

1. Hulme PE, editor. Handbook of alien species in Europe. Dordrecht: Springer; 2009. 369 p. (Invading nature – Springer series in invasion ecology; volume 3).
2. Кузнецов ВН, составитель. Сем. Coccinellidae – Божьи коровки. В: Лера ПА, редактор. *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Том 3. Жесткокрылые, или Жуки. Часть 2*. Санкт-Петербург: Наука; 1992. с. 333–376.
3. Orlova-Bienkowska MJ, Ukrainsky AS, Brown PMJ. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan. *Biological Invasions*. 2015;17(7):1941–1948. DOI: 10.1007/s10530-015-0848-9.
4. Roy HE, Brown PMJ, Adriaens T, Berkvens N, Borges I, Clusella-Trullas S, et al. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions*. 2016;18(4):997–1044. DOI: 10.1007/s10530-016-1077-6.
5. Воронин КЕ. Акклиматизация дальневосточного хищника тлей гармонии (*Harmonia axyridis* Pall.) в Предкарпатье. *Труды Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений*. 1968;31:234–243.
6. Сидняревич ВИ, Воронин КЕ. Опыт использования гармонии в теплицах. *Защита растений*. 1973;6:24.
7. Barševskis A. Multicoloured Asian lady beetle (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) (Coleoptera: Coccinellidae) for the first time in the fauna of Latvia. *Baltic Journal of Coleopterology*. 2009;9(2):135–138.
8. Nagrockaitė R, Tamutė B, Tamutis V. New and rare beetles (Coleoptera) species from Curonian Spit (Lithuania). *New and Rare for Lithuania Insect Species*. 2011;23:34–38.
9. Iazlovetchii I, Sumencova V. New invasive species in the Republic of Moldova: multicolored Asian ladybird *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). In: Toderaş I, editor. *Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity. VIII International conference of Zoologists; 2013 October 10–12; Chisinau, Moldova*. Chisinau: Academy of Sciences of Moldova; 2013. p. 136–137.
10. Верижникова ИВ, Шилова ЕА. Последствия интродукции энтомофага *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) и прогнозируемый ареал его акклиматизации в Украине. В: Черных НА, редактор. *Актуальные проблемы экологии и природопользования. Выпуск 15*. Москва: Российский университет дружбы народов; 2013. с. 65–68.
11. Орлова-Беньковская МЯ. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в европейской России. *Российский журнал биологических инвазий*. 2013;1:75–82.
12. Ukrainsky AS, Orlova-Bienkowska MJ. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions. *Biological Invasions*. 2014;16(5):1003–1008. DOI: 10.1007/s10530-013-0571-3.
13. Андрианов БВ, Блехман АВ, Горячева ИИ, Захаров-Гезехус ИА, Романов ДА. *Азиатская божья коровка Harmonia axyridis: глобальная инвазия*. Москва: Товарищество научных изданий КМК; 2018. 144 с.
14. Круглова ОЮ, Синчук ОВ. Изменчивость инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) по комплексу полиморфных признаков в условиях Беларуси. В: Бородин ОИ, Цинкевич ВА, редакторы. *Современные проблемы энтомологии Восточной Европы. Сборник статей II Международной научно-практической конференции; 6–8 сентября 2017 г.; Минск, Беларусь*. Минск: А. Н. Вараксин; 2017. с. 249–264.
15. Круглова ОЮ, Антонова АВ. Сравнительный анализ фенотипической структуры отдельных группировок азиатской коровки (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) из Беларуси. В: Дерунков АВ, Кулак АВ, Прищепчик ОВ, редакторы. *Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе. Сборник статей III Международной научно-практической конференции; 19–21 ноября 2019 г.; Минск, Беларусь*. Минск: А. Н. Вараксин; 2019. с. 197–202.
16. Круглова ОЮ, Антонова АВ, Клышайко ЮИ, Силина АИ. Мониторинг фенотипического состава инвазивных группировок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) в Беларуси. В: Гусев АП, Ковалева ОВ, Карпенко АФ, Павловский АИ, Тимофеева ТА, Шпилевская НС и др., редакторы. *Трансграничное сотрудничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды. V Международная научно-практическая конференция; 4–5 июня 2020 г.; Гомель, Беларусь* [Интернет]. Гомель: Гомельский государственный университет имени Ф. Скорины; 2020 [прочитировано 20 августа 2020 г.]. с. 167–174. Доступно по: <http://conference.gsu.by/ru/node/181>.
17. Koch RL. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*. 2003;3(32):1–16. DOI: 10.1673/031.003.3201.
18. Балуева ЕН. Фенотипическая изменчивость кокцинеллиды *Harmonia axyridis* Pall. по рисунку надкрылий и наличию элитрального гребня. *Естественные науки*. 2009;3(28):8–15.

19. Животовский ЛА. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам. В: Яблоков АВ, редактор. *Генетика популяций*. Москва: Наука; 1982. с. 38–44.

20. Горячева ИИ, Блехман АВ, Андрианов БВ, Романов ДА, Захаров ИА. *Spiroplasma* – цитоплазматический симбионт *Harmonia axyridis* Pallas – разнообразие и вовлеченность в глобальную инвазию. В: Политов ДВ, Белоконь ММ, Мудрик ЕА, Курбатова ОЛ, Салменкова ЕА, редакторы. *Генетика популяций: прогресс и перспективы. Материалы Международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения академика Ю. П. Алтухова (1936–2006) и 45-летию основания лаборатории популяционной генетики им. Ю. П. Алтухова ИОГен РАН; 17–21 апреля 2017 г.; Москва, Россия*. Москва: Ваш формат; 2017. с. 78–79.

21. Захаров ИА, Зинкевич НС, Шайкевич ЕВ, Высоцкая ЛВ, Доржу ЧМ, Межерес МЕН. Соотношение полов и явление бессамцовости в сибирских популяциях *Harmonia axyridis* (Pall.). *Генетика*. 1999;35(6):771–776.

22. Brown PMJ, Adriaens T, Bathon H, Cuppen J, Goldarazena A, Hägg T, et al. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl*. 2008;53(1):5–21. DOI: 10.1007/s10526-007-9132-y.

23. Nedvěd O, Steenberg T, Harding S. Spread of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in the Czech Republic and Denmark. In: *XXIII International congress of entomology; 2008 July 6–12; Durban, South Africa*. [S. l.]: [s. n.]; 2008. p. 1.

24. Захаров ИА, Романов ДА. Распространение и некоторые биологические особенности инвазивного вида *Harmonia axyridis* на Крымском полуострове. *Российский журнал биологических инвазий*. 2017;4:54–56.

25. Круглова ОЮ, Рогинский АС, Синчук ОВ. Регистрация инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) в Брянской области. *Труды Белорусского государственного университета. Серия: Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем*. 2015;10(1):389–392.

26. Некрасова ОД, Титар ВМ. Распространение, фенооблик и сезонные особенности инвазивного вида *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) на территории Украины. *Известия Харьковского энтомологического общества*. 2016; 24(1):22–30.

27. Калашян МЮ, Креджян ТЛ, Карагян ГА. Экспансия божьей коровки арлекин *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в Армении. *Российский журнал биологических инвазий*. 2019;1:56–60.

28. Michie LJ, Mallard F, Majerus MEN, Jiggins FM. Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 2010;23(8):1699–1707. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02043.x.

References

1. Hulme PE, editor. *Handbook of alien species in Europe*. Dordrecht: Springer; 2009. 369 p. (Invading nature – Springer series in invasion ecology; volume 3).
2. Kuznetsov VN, compiler. [Family Coccinellidae – ladybirds]. In: Lera PA, editor. *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR. Tom 3. Zhestokrylye, ili Zhuki. Chast' 2* [Key to insects of the Far East of USSR. Volume 3. Coleoptera, or beetles. Issue 2]. Saint Petersburg: Nauka; 1992. p. 333–376. Russian.
3. Orlova-Bienkowskaja MJ, Ukrainsky AS, Brown PMJ. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan. *Biological Invasions*. 2015;17(7):1941–1948. DOI: 10.1007/s10530-015-0848-9.
4. Roy HE, Brown PMJ, Adriaens T, Berkvens N, Borges I, Clusella-Trullas S, et al. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions*. 2016;18(4):997–1044. DOI: 10.1007/s10530-016-1077-6.
5. Voronin KE. [Acclimatization of aphid predator *Harmonia (Harmonia axyridis* Pall.) from Far Eastern in Precarpathians]. *Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zashchity rastenii*. 1968;31:234–243. Russian.
6. Sidnyarevich VI, Voronin KE. [Experience in using of *Harmonia* in greenhouses]. *Zashchita rastenii*. 1973;6:24. Russian.
7. Barševskis A. Multicoloured Asian lady beetle (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) (Coleoptera: Coccinellidae) for the first time in the fauna of Latvia. *Baltic Journal of Coleopterology*. 2009;9(2):135–138.
8. Nagrockaitė R, Tamutė B, Tamutis V. New and rare beetles (Coleoptera) species from Curonian Spit (Lithuania). *New and Rare for Lithuania Insect Species*. 2011;23:34–38.
9. Lazlovetchii I, Sumencova V. New invasive species in the Republic of Moldova: multicolored Asian ladybird *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). In: Toderaş I, editor. *Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity. VIII International conference of Zoologists; 2013 October 10–12; Chisinau, Moldova*. Chisinau: Academy of Sciences of Moldova; 2013. p. 136–137.
10. Verizhnikova IV, Shylova KA. Consequences of entomophage *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) introduction and its predicted area of acclimatization. In: Chernykh NA, editor. *The urgent ecological and environmental management problems. Issue 15*. Moscow: RUDN University; 2013. p. 65–68. Russian.
11. Orlova-Bienkowskaja MJa. The dangerous invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) in European Russia. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*. 2013;1:75–82. Russian.
12. Ukrainsky AS, Orlova-Bienkowskaja MJa. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions. *Biological Invasions*. 2014;16(5):1003–1008. DOI: 10.1007/s10530-013-0571-3.
13. Andrianov BV, Blekhman AV, Goryacheva II, Zakharov-Gezekhus IA, Romanov DA. *Aziatskaya bozh'ya korovka Harmonia axyridis: global'naya invaziya* [Asian ladybird *Harmonia axyridis*: global invasion]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK; 2018. 144 p. Russian.
14. Kruglova OYu, Sinchuk AV. Variability of different groups of polymorphic characters of the invasive species *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) in Belarus. In: Borodin OI, Tsinkevich VA, editors. *Sovremennye problemy entomologii Vostochnoi Evropy. Sbornik statei II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii; 6–8 sentyabrya 2017 g.; Minsk, Belarus'* [Modern problems of entomology in Eastern Europe. Collection of articles of the II International scientific and practical conference; 2017 September 6–8; Minsk, Belarus]. Minsk: A. N. Varaksin; 2017. p. 249–264. Russian.
15. Kruglova OYu, Antonova AV. Comparative analysis of the phenotypic structure of individual groups of Asian ladybugs (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) from Belarus. In: Derunkov AV, Kulak AV, Prischepchik OV, editors. *Itogi i perspektivy razvitiya entomologii v Vostochnoi Evrope. Sbornik statei III Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii; 19–21 noyabrya 2019 g.*; Minsk, 95

Belarus' [Results and prospects for the development of entomology in Eastern Europe. Collection of articles of the III International scientific and practical conference; 2019 November 19–21; Minsk, Belarus]. Minsk: A. N. Varaksin; 2019. p. 197–202. Russian.

16. Kruglova OYu, Antonova AV, Klysheiko YuI, Silina AI. [Monitoring of the phenotypic composition of invasive groups of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) in Belarus]. In: Gusev AP, Kovaleva OV, Karpenko AF, Pavlovskii AI, Timofeeva TA, Shpilevskaya NS, et al., editors. *Transgranichnoe sotrudничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды. V Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya; 4–5 iyunya 2020 g.; Gomel', Belarus'* [Transboundary cooperation in the field of ecological safety and environmental protection. V International scientific and practical conference of scientists, students, undergraduates and graduate students; 2020 June 4–5; Gomel, Belarus] [Internet]. Gomel: Francisk Skorina Gomel State University; 2020 [cited 2020 August 20]. p. 167–174. Available from: <http://conference.gsu.by/ru/node/181>. Russian.

17. Koch RL. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*. 2003;3(32):1–16. DOI: 10.1673/031.003.3201.

18. Balueva EN. Phenotypical variability of coccinellid *Harmonia axyridis* according to wing patterns and elytral comb. *Estestvennye nauki*. 2009;3(28):8–15. Russian.

19. Zhivotovskii LA. [The indicator of population variability in polymorphic traits]. In: Yablokov AV, editor. *Fenetika populyatsii* [Phenetics of populations]. Moscow: Nauka; 1982. p. 38–44. Russian.

20. Goryacheva II, Blekhman AV, Andrianov BV, Romanov DA, Zakharov IA. *Spiroplasma* – cytoplasmic symbiont of *Harmonia axyridis* Pallas – diversity and involvement in global invasion. In: Politov DV, Belokon MM, Mudrik EA, Kurbatova OL, Salmenkova EA, editors. *Genetics of populations: progress and perspectives. Proceedings of the International scientific conference commemorating the 80th birthday of Academician Yury P. Altukhov (1936–2006) and dedicated to the 45th anniversary of the Laboratory of population genetics VIGG RAS named after Yu. P. Altukhov; 2017 April 17–21; Moscow, Russia*. Moscow: Vash Format; 2017. p. 78–79. Russian.

21. Zakharov IA, Zinkevich NS, Shaikevich EV, Vysotskaya LV, Dorzhu ChM, Mezheres MEN. [Sex ratio and male killing in Siberian populations of *Harmonia axyridis* Pall.]. *Genetika*. 1999;35(6):771–776. Russian.

22. Brown PMJ, Adriaens T, Bathon H, Cuppen J, Goldarazena A, Hägg T, et al. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl*. 2008;53(1):5–21. DOI: 10.1007/s10526-007-9132-y.

23. Nedvěd O, Steenberg T, Harding S. Spread of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in the Czech Republic and Denmark. In: *XXIII International congress of entomology; 2008 July 6–12; Durban, South Africa*. [S. l.]: [s. n.]; 2008. p. 1.

24. Zakharov IA, Romanov DA. Distribution and some biological features of invasive species *Harmonia axyridis* in the Crimea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*. 2017;4:54–56. Russian.

25. Kruglova OYu, Roginskii AS, Sinchuk OV. [Registration of invasive ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) in Bryansk region]. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarnye osnovy funktsionirovaniya biosistem*. 2015;10(1):389–392. Russian.

26. Nekrasova OD, Tytar VM. [The expansion, phene pool and seasonal peculiarities of the invasive species *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) in Ukraine]. *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva*. 2016;24(1):22–30. Russian.

27. Kalashian MYu, Ghrejyan TL, Karagyan GH. Expansion of harlequin ladybird *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) in Armenia. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*. 2019;1:56–60. Russian.

28. Michie LJ, Mallard F, Majerus MEN, Jiggins FM. Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 2010;23(8):1699–1707. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02043.x.

Статья поступила в редакцию 08.09.2020.
Received by editorial board 08.09.2020.