

AUTOREFERAT

dr Piotr Ceryngier

**Ekologiczne znaczenie wrogów naturalnych wyższego rzędu
na przykładzie parazytoidów i pasożytów drapieżnych biedronkowatych
(Coleoptera: Coccinellidae)**

**Wydział Biologii i Nauk o Środowisku
Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie**

Warszawa 2019

1. Imię i nazwisko

Piotr Ceryngier

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe – z podaniem nazwy, miejsca i roku ich uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej

magister

Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Warszawa, 1986, „Zmienność morfologiczna, biomasy i wysiłek reprodukcyjny wybranych gatunków terofitów” (promotor: doc. dr hab. Ewa Symonides, Zakład Fitosocjologii i Ekologii Roślin UW)

doktor

Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny, 1998, „Ekologiczne uwarunkowania występowania i liczebności *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) w agrocenozach” (promotor: doc. dr hab. Remigiusz W. Olszak, Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa, Skierniewice)

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych

1987-2002 – Instytut Ekologii PAN w Dziekanowie Leśnym (do 1998 roku – asystent, później adiunkt)

2002-2013 – Centrum Badań Ekologicznych PAN w Dziekanowie Leśnym, adiunkt

2008-2009 – Instytut Ekologii i Bioetyki UKSW, adiunkt

od 2009 – Wydział Biologii i Nauk o Środowisku UKSW, do 2017 – adiunkt, potem asystent

4. Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2013 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.):

a) tytuł osiągnięcia naukowego

Ekologiczne znaczenie wrogów naturalnych wyższego rzędu na przykładzie parazytoidów i pasożytów drapieżnych biedronkowatych (Coleoptera: Coccinellidae)

b) (autor/autorzy, tytuł/tytuły publikacji, rok wydania, nazwa wydawnictwa)

1. **Ceryngier P.**, Roy H. E., Poland R. L. 2012: Natural enemies of ladybird beetles. In: I. Hodek, H. F. van Emden, A. Honěk (eds) *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. Blackwell Publ., Chichester, pp. 375-443. **(punkty MNiSW = 5)**
2. **Ceryngier P.**, Twardowska K. 2013: *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) as a host of the parasitic fungus *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales, Laboulbeniaceae): A case report and short review. *European Journal of Entomology* 110: 549-557. **[IF = 1,076; punkty MNiSW = 25]**
3. **Ceryngier P.**, Romanowski J. 2017: *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasite in south-western Bulgaria and northern Greece. *BioInvasions Records* 6: 307-310. **[IF = 1,189; punkty MNiSW -*]**
4. **Ceryngier P.**, Nedvěd O., Grez A. A., Riddick E. W., Roy H. E., San Martin G., Steenberg T., Veselý P., Zaviezo T., Zúñiga-Reinoso A., Haelewaters D. 2018: Predators and parasitoids of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, in its native range and invaded areas. *Biological Invasions* 20: 1009-1031. **[IF = 3,054; punkty MNiSW = 35]**
5. **Ceryngier P.**, Romanowski J. 2018: High parasitism rates of a rare ladybird *Platynaspis luteorubra* (Goeze, 1777) (Coleoptera: Coccinellidae) – a reason of its rarity? *Acta Zoologica Bulgarica*, Suppl. 12: 21-24. **[IF = 0,369; punkty MNiSW = 15]**
6. Maqbool A., Ahmed I., Kiełtyk P., **Ceryngier P.** 2018: *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) utilizes both Coccinellini and Chilacorini (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellinae) as hosts in Kashmir Himalayas. *European Journal of Entomology* 115: 332-338. **[IF = 1,017; punkty MNiSW = 25]**

IF i punkty MNiSW zgodnie z rokiem opublikowania. Sumaryczny IF osiągnięcia – 6,705; sumaryczna liczba punktów MNiSW osiągnięcia – 105. * - czasopismo *BioInvasions Records* bez przyznanych punktów MNiSW ze względu na brak aktualizacji list czasopism punktowanych od 2016 roku.

c) omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania.

WPROWADZENIE

Klasyczna praca Hairstona, Smitha i Slobodkina (1960), opisująca model nazwany później modelem HSS, wyróżnia w zbiorowiskach organizmów lądowych trzy poziomy troficzne: (1) rośliny (producentów), (2) roślinożerców i (3) drapieżniki (w szerokim tego słowa znaczeniu – włącznie z pasożytami, parazytoidami i patogenicznymi mikroorganizmami) oraz powiązanych z wszystkimi tymi poziomami destruentów (decomposers). Według modelu HSS, liczebności populacji producentów, drapieżników i destruentów ograniczane są przede wszystkim przez dostępność zasobów (tzw. kontrola oddolna, *bottom-up control*), natomiast liczebności populacji roślinożerców przez drapieżniki (kontrola odgórna, *top-down control*). Taki uproszczony model nie znalazł jednak potwierdzenia w badaniach empirycznych. Okazuje się, że kontrola liczebności roślinożerców może w wysokim stopniu zależeć zarówno od czynników odgórnych (wrogowie naturalni¹), jak i oddolnych (dostępność zasobów). Efektywność wrogów naturalnych jest przy tym w dużej mierze zależna od ich odgórnej regulacji przez wrogów naturalnych wyższego rzędu (czwartego poziomu troficznego), takich jak drapieżniki drapieżników, pasożyty drapieżników i parazytoidy drapieżników czy hiperparazytoidy (parazytoidy parazytoidów, parazytoidy wtórne) (Rosenheim 1998). Znaczący wpływ wrogów naturalnych wyższego rzędu na liczebność przedstawicieli niższych poziomów troficznych został dobrze udokumentowany dla układów obejmujących pierwotne i wtórne parazytoidy owadów roślinożernych, w szczególności różnych gatunków mszyc (Rosenheim 1998, Sullivan i Völkl 1999). Na bardzo dużą rolę parazytoidów wtórnych w kształtowaniu liczebności parazytoidów pierwotnych i atakowanych przez nie mszyc wskazuje między innymi szereg moich wcześniejszych prac (Pankanin-Franczyk i Ceryngier 1999, Ceryngier i Pankanin-Franczyk 2001, 2003, Hawro i in. 2015).

W przeciwieństwie do dość dobrze poznanej roli biocenotycznej parazytoidów wtórnych, mało wiadomo o roli wrogów naturalnych w ograniczaniu liczebności drapieżników

¹ Dla uniknięcia niejednoznaczności terminologicznych, drapieżniki *sensu lato* (właściwe drapieżniki, parazytoidy, pasożyty i patogeny) będę określał ogólnym terminem „wrogowie naturalni”, zaś terminu „drapieżnik” będę używał wyłącznie w węższym znaczeniu.

(Rosenheim 1998), takich jak na przykład chrząszcze z rodziny biedronkowatych. Podsumowując stan wiedzy na temat wpływu wrogów naturalnych na populacje biedronkowatych stwierdziłem (**Ceryngier i in. 2012²**), że istnieje niewiele przesłanek świadczących o odgórnej regulacji ich liczebności i odnoszą się one głównie do roślinożernych biedronek z plemienia Epilachnini. Wśród biedronkowatych przeważają jednak gatunki drapieżne, odżywiające się między innymi mszycami, czerwcami czy przędziorkami, a więc stawonogami mogącymi wyrządzać znaczące szkody w uprawach. Jako czynnik ograniczający ich liczebność, biedronki wykorzystywane są często do biologicznego zwalczania, między innymi w tzw. klasycznej kontroli biologicznej, polegającej na introdukcji gatunków poza obszarem ich naturalnego występowania (Obrycki i Kring 1998). Niektóre z introdukowanych na nowych obszarach biedronek stały się gatunkami inwazyjnymi, zagrażającymi miejscowym gatunkom i ekosystemom. Do takich inwazyjnych biedronek należy zaliczyć rozprzestrzeniającą się w Ameryce Północnej palearktyczną biedronkę siedmiokropkę (*Coccinella septempunctata* L.) (Schaefer i in. 1987, Elliott i in. 1996, Alyokhin i Sewell 2004) oraz biedronkę azjatycką (*Harmonia axyridis* (Pallas)), która jako inwazyjny gatunek obcy rozprzestrzeniła się w Ameryce Północnej i Południowej, w Europie, w południowej części Afryki oraz na Nowej Zelandii i rozpoczęła rekolonizację Azji (Roy i in. 2016, Camacho-Cervantes i in. 2017). Globalną ekspansję *H. axyridis* można traktować jako eksperyment na wielką skalę, umożliwiającą testowanie różnych hipotez związanych z inwazjami biologicznymi, np. hipotezy uwolnienia od wrogów naturalnych (*enemy release hypothesis*).

Rozpoznanie różnorodności, specyficzności i roli wrogów naturalnych drapieżnych Coccinellidae, poza aspektem poznawczym może mieć również aspekt praktyczny. Ograniczając potencjał biedronek jako drapieżników, ich wrogowie naturalni mogą zmniejszać skuteczność biologicznej kontroli stawonogów szkodliwych z punktu widzenia człowieka. Z drugiej strony, wrogowie mogą ograniczać liczebność inwazyjnych gatunków biedronek, przyczyniając się do złagodzenia niekorzystnych dla rodzimych gatunków i ekosystemów skutków inwazji.

² Omawiając osiągnięcie naukowe przytaczam prace wchodzące w jego skład wyróżniając je czerwonką pogrubioną i podkreśloną. Ponieważ są one wymienione w punkcie 4b), nie podaję ich ponownie w spisie cytowanej literatury pod koniec opisu osiągnięcia.

Seria sześciu prac przedstawionych jako przedmiot dorobku habilitacyjnego („osiągnięcie naukowe” w myśl ustawy z dnia 14 marca 2003 r.) dotyczy biologii i ekologii dwóch kategorii wrogów naturalnych Coccinellidae: pasożytów i pasożytników. Pomimo pewnych wzajemnych podobieństw, pasożyty i pasożytniki dość znacznie różnią się między sobą. Zgodnie z definicjami przyjętymi przez Haelewatersa i in. (2017), jedno i drugie należą do organizmów wielokomórkowych (w przeciwieństwie do patogenicznych mikroorganizmów) i rozwijają się kosztem pojedynczego organizmu żywicielskiego. Gdy jednak pasożyt zwykle wywiera na żywiciela efekty subletalne (zmniejsza żywotność i płodność, nie uśmiercając go bezpośrednio), rozwój pasożytnika prawie zawsze prowadzi do szybkiej śmierci żywiciela.

Cele naukowe prac wchodzących w skład „osiągnięcia naukowego” to: (1) analiza danych dotyczących różnorodności i specyficzności pasożytników i pasożytów drapieżnych Coccinellidae oraz (2) ocena wpływu pasożytów i pasożytników na populacje różnych gatunków drapieżnych Coccinellidae, w szczególności inwazyjnej *Harmonia axyridis*.

OMÓWIENIE OSIĄGNIĘCIA NAUKOWEGO

Różnorodność pasożytników Coccinellidae

W pracy **Ceryngier i in. (2012)** zestawilem i przeanalizowałem dostępne dane na temat różnorodności taksonomicznej pasożytników Coccinellidae. Łącznie wyróżniłem ok. 153 gatunki pasożytników, w tym ok. 116 gatunków pasożytników pierwotnych i 37 gatunków hiperpasożytników (Tabela 1). Liczba wyróżnionych gatunków związanych z drapieżnymi Coccinellidae (pasożytniki pierwotne: 76 gatunków, hiperpasożytniki: 26 gatunków) jest wyraźnie wyższa od liczby gatunków związanych z roślinożernymi Coccinellidae z plemienia Epilachnini (pasożytniki pierwotne: 36 gatunków, hiperpasożytniki: 12 gatunków). Stwierdzone pasożytniki pierwotne i hiperpasożytniki Coccinellidae należą do 13 rodzin owadów z rzędu błonkówek (Hymenoptera) i trzech rodzin z rzędu muchówek (Diptera). Najbogatszą w gatunki grupą pasożytników (zwłaszcza związanych z drapieżnymi Coccinellidae) są błonkówki z rodziny Encyrtidae. Wśród pasożytników drapieżnych biedronkowatych dość licznie reprezentowane są też rodziny Pteromalidae z rzędu Hymenoptera i Phoridae z rzędu Diptera.

Tabela 1. Różnorodność taksonomiczna parazytoidów pierwotnych (P) i hiperparazytoidów (H) drapieżnych i roślinożernych Coccinellidae. Wartości oznaczają liczby stwierdzonych gatunków (na podstawie **Ceryngier i in. 2012**).

Przynależność systematyczna	Parazytoidy Coccinellidae:								
	drapieżnych		roślinożernych		drapieżnych i roślinożernych		nieokreślonych*		
	P	H	P	H	P	H	P	H	
Hymenoptera									
Braconidae	3								
Ceraphronidae		1							
Chalcididae		3	6	2					
Encyrtidae	38	4	2	1	1	2	4	2	
Eulophidae	6	1	9	2	2		1		
Eupelmidae	2		1	1					
Eurytomidae				1					
Ichneumonidae		4		1					
Megaspilidae		1							
Proctotrupidae	3		2						
Pteromalidae	10	7	1			2	1	1	
Signiphoridae		1							
Trichogrammatidae			1						
Diptera									
Phoridae	9		1				1		
Sarcophagidae			3						
Tachinidae	2		7						
razem	73	22	33	8	3	4	7	3	

* dane dla żywicieli oznaczonych jedynie do poziomu rodziny

Specyficzność parazytoidów Coccinellidae

Analizując dane dotyczące parazytoidów Coccinellidae (**Ceryngier i in. 2012**), podzieliłem parazytoidy pierwotne na trzy kategorie określające stopień ich specyficzności w stosunku do żywicieli:

- (1) rodzaje specyficzne dla Coccinellidae
- (2) gatunki specyficzne dla Coccinellidae
- (3) taksony niespecyficzne – związane z różnymi żywicielami, w tym z Coccinellidae

Do pierwszej z wymienionych kategorii zaliczyłem sześć rodzajów z rzędu Hymenoptera: *Dinocampus* Foerster, *Uga* Girault, *Cowperia* Girault, *Homalotylus* Mayr, *Nothoserphus*

Brues i *Metastenus* Walker (Tabela 2). Wśród nich jeden rodzaj, *Uga*, składa się w całości z wyspecjalizowanych parazytoidów roślinożernych biedronek z plemienia Epilachnini, zaś przedstawiciele pozostałych rodzajów są wyłącznie albo głównie parazytoidami drapieżnych biedronek.

Tabela 2. Rodzaje parazytoidów specyficznych dla Coccinellidae, ich bogactwo gatunkowe, przynależność systematyczna żywicieli i rozmieszczenie geograficzne. Różnica pomiędzy wartościami w drugiej i trzeciej kolumnie wskazuje na liczbę gatunków, których żywiciele nie są dotąd znani, ale też prawdopodobnie należą do Coccinellidae (na podstawie **Ceryngier i in. 2012**, przynależność systematyczna żywicieli wg Seago i in. 2011).

Rodzaj (rodzina) parazytoidea	Liczba znanych gatunków	Liczba znanych parazytoidów Coccinellidae	Żywiciele	Rozmieszczenie
<i>Dinocampus</i> (Braconidae)	1	1	Coccinellini Chilocorini	kosmopolityczny
<i>Uga</i> (Chalcididae)	8	6	Epilachnini	Afryka, Azja, Indonezja, Australia
<i>Cowperia</i> (Encyrtidae)	5	3	Coccidulini Sticholotidini Aspidimerini	Europa południowa, Azja, Indonezja
<i>Homalotylus</i> (Encyrtidae)	68	30	Coccidulini Hyperaspidini Coccinellini Chilocorini Sticholotidini Platynaspidini Epilachnini Noviini	kosmopolityczny
<i>Nothoserphus</i> (Proctotrupidae)	11	5	Coccidulini Epilachnini Coccinellini	Palearktyka, region orientalny
<i>Metastenus</i> (Pteromalidae)	5	2	Cryptognathini Coccidulini Hyperaspidini Microweiseini	Europa, Azja, Ameryka Północna, Ameryka Południowa

Większość związanych z Coccinellidae parazytoidów rozwija się w larwach i poczwarkach swoich żywicieli. Nieliczne gatunki są parazytoidami jaj biedronek (tylko roślinożernych z plemienia Epilachnini) oraz dorosłych chrząszczy (**Ceryngier i in. 2012**). Do tych ostatnich należy jedyny znany przedstawiciel rodzaju *Dinocampus*, *D. coccinellae* (Schrank).

Współcześnie *D. coccinellae* występuje na wszystkich kontynentach z wyjątkiem Antarktydy oraz wielu wyspach i znany jest jako parazytoid kilkudziesięciu gatunków biedronek. W 2012 roku (**Ceryngier i in. 2012**) wyszczególniłem 59 gatunków Coccinellidae, które zostały stwierdzone jako żywicieli *D. coccinellae* w warunkach naturalnych, od tego czasu jednak pojawiło się kilka doniesień o nowych, nie rejestrowanych wcześniej żywicielach tej błonkówki, takich jak *Coleomegilla quadrifasciata* Schoenherr (de Santis i Monetti 2008), *Cheilomenes lunata* (Fabricius) i *Exochomus flavipes* (Thunberg) (Minnaar i in. 2014), *Eriopis peruviana* Hofmann (Bustamante-Navarrete i in. 2017) oraz *Eriopis chilensis* Hofmann (**Ceryngier i in. 2018**). Łącznie więc znane są obecnie 64 gatunki biedronek będących żywicielami *D. coccinellae*, przy czym zdecydowana ich większość (59 gatunków) to przedstawiciele plemienia Coccinellini, zaś pozostałe (5 gatunków) należy do plemienia Chilacorini.

Wykazywany w testach laboratoryjnych brak akceptacji przez *D. coccinellae* żywicieli z plemion innych niż Coccinellini oraz doniesienia o żywicielach z plemienia Chilacorini ograniczone do dwóch regionów na świecie (Afryka Południowa i Himalaje) nasunęły przypuszczenie, że parazytoidy rozwijające się w Chilacorini należą do innych niż *D. coccinellae*, spokrewnionych z nim gatunków (Ceryngier i Hodek 1996). Pogląd ten kwestionują jednak przeprowadzone ostatnio terenowe i laboratoryjne badania nad himalajską populacją *D. coccinellae* z rejonu Śrinagar w Kaszmirze (**Maqbool i in. 2018**). W rejonie tym stwierdziliśmy trzy gatunki żywicielskie *D. coccinellae*: *Oenopia conglobata* (L.) i *Coccinella undecimpunctata* L. z plemienia Coccinellini oraz *Priscibrumus uropygialis* (Mulsant) z Chilacorini. W serii doświadczeń laboratoryjnych wykazaliśmy, że przedstawiciele Coccinellini (*O. conglobata*) i Chilacorini (*P. uropygialis*) nie różnią się istotnie pod względem przydatności dla rozwoju kaszmirskich *D. coccinellae*. Samice *D. coccinellae* wyhodowane z różnych żywicieli (*O. conglobata* lub *P. uropygialis*) nie różniły się istotnie pod względem wyboru gatunków (*O. conglobata* lub *P. uropygialis*), w których złożą jaja ani przydatności tych gatunków dla rozwoju parazytoida.

Dinocampus coccinellae rozmnaża się za pomocą telitokicznej partenogenezy, tzn. z niezaplodnionych jaj powstają wyłącznie samice. Potomstwo każdej samicy cechuje się więc zamkniętą pulą genową, w ramach której mogą wykształcać się odmienne przystosowania, np. do rozwoju w różnych gatunkach żywicieli. Zagadnienie zróżnicowania sympatrycznych i

allopatrycznych szczepów *D. coccinellae* pod względem specyficzności w stosunku do żywicieli nie doczekało się jak dotąd należytego opracowania.

Różnorodność i specyficzność pasożytów Coccinellidae

Do specyficznych pasożytów chrząszczy z rodziny Coccinellidae należą:

(1) ektopasożytnicze roztocze z rodzaju *Coccipolipus* Husband (Prostigmata: Podapolipidae) – 15 opisanych gatunków (**Ceryngier i in. 2012**, Ramaraju i Poorani 2012)

(2) endopasożytnicze nicienie z rodzaju *Parasitylenchus* Micoletzky (Tylenchida: Allantonematidae) – dwa gatunki znane jako pasożyty Coccinellidae (**Ceryngier i in. 2012**, Poinar i Steenberg 2012)

(3) ektopasożytnicze grzyby z rodziny Laboulbeniaceae (Ascomycota: Laboulbeniales) – siedem opisanych gatunków z rodzaju *Hesperomyces* Thaxter i jeden z rodzaju *Laboulbenia* Montagne & Robin (**Ceryngier i in. 2012**, Goldmann i in. 2013, Bernardi i in. 2014, Haelewaters i in. 2017b, Das i in. 2018).

Podczas gdy większość z tych pasożytów zdaje się wykazywać ścisłą specjalizację w stosunku do żywicieli, niektóre, np. *Coccipolipus hippodamiae* (McDaniel & Morrill) czy *Hesperomyces virescens* Thaxter, mają szersze spektrum eksploatowanych taksonów w ramach rodziny Coccinellidae. Te stosunkowo polifagiczne pasożyty potrafią przystosować się do nowych żywicieli, np. inwazyjnych gatunków obcych. Od kilkunastu lat obserwowane jest zjawisko przystosowania się *H. virescens* i *C. hippodamiae* do eksploatowania inwazyjnych populacji *Harmonia axyridis* (**Ceryngier i Twardowska 2013**, Haelewaters i in. 2017). Ciekawym w tym kontekście przypadkiem jest pasożytujący w *H. axyridis* nicien *Parasitylenchus bifurcatus* Poinar & Steenberg, który jako nowy dla nauki gatunek został opisany dopiero w 2012 roku z Danii (Poinar i Steenberg 2012). Od tego czasu pasożyt ten rozprzestrzenił się w populacjach *H. axyridis* w wielu krajach Europy (**Ceryngier i Twardowska 2013**, Haelewaters i in. 2017, Gerič Stare i in. 2017, Orlova-Bienkowskaja i in. 2018), lecz jak dotąd nie stwierdzono jego obecności w innych gatunkach biedronek.

Wpływ parazytoidów na populacje drapieżnych Coccinellidae

Analiza dostępnych danych (**Ceryngier i in. 2012**) wskazuje, że parazytoidy mają często niewielki wpływ na regulację liczebności stadiów juwenilnych (jaja, larwy, poczwarki) drapieżnych biedronkowatych, przy znaczącej roli czynników oddolnych (niedobory pokarmu) i będących ich konsekwencją zjawisk kanibalizmu i drapieżnictwa w obrębie zespołu konkurencyjnego (*intraguild predation*). Można jednak sformułować kilka uogólnień dotyczących wpływu na populacje drapieżnych biedronek szeroko rozprzestrzenionych i pospolitych parazytoidów z rzędu błonkówek, takich jak niektóre gatunki z rodzaju *Homalotylus* czy *Oomyzus scaposus* (Thomson): (1) stosunkowo osiadłe biedronki odżywiające się czerwcami (Coccoidea) są na ogół pasożytowane w wyższym stopniu niż biedronki odżywiające się mszycami (Aphidoidea), o większych skłonnościach do dyspersji, (2) poziom spasożytowania biedronek jest zwykle wyższy w cieplejszych regionach w porównaniu z regionami o chłodniejszym klimacie, (3) poziom spasożytowania na ogół wzrasta podczas rozwoju populacji żywiciela (frakcje osobników rozwijających się wcześniej są w niższym stopniu spasożytowane niż rozwijających się później) i (4) w danym sezonie kolejne pokolenia żywiciela podlegają coraz silniejszej presji parazytoidów. W konsekwencji, w ciepłych regionach południowej Europy i północnej Afryki spasożytowanie przez *Homalotylus* spp. i *O. scaposus* larw i poczwerek czerwcożernych biedronek z rodzaju *Chilocorus* Leach może osiągać poziom 80-95%. Silny wpływ ograniczający populacje drapieżnych Coccinellidae wywierają też niekiedy parazytoidalne muchówki z rodzaju *Phalacrotophora* Enderlein (Diptera: Phoridae). Rejestrowane poziomy spasożytowania poczwerek biedronek przez *Phalacrotophora* spp. osiągają niekiedy nawet ok. 80%, jednak zwykle są wyraźnie niższe i generalnie odznaczają się dużą zmiennością.

Najważniejszym parazytoidem stadium imago drapieżnych Coccinellidae jest niewątpliwie kosmopolityczny *Dinocampus coccinellae* (Ceryngier i Hodek 1996, **Ceryngier i in. 2012**). Poziom spasożytowania różnych gatunków biedronek przez *D. coccinellae* przybiera bardzo zróżnicowane wartości, przy czym jest on zwykle stosunkowo wysoki wśród diapauzujących biedronek. W tych przypadkach składanie jaj do biedronek następuje przed ich wejściem w stan spoczynku (latem lub jesienią), a zakończenie rozwoju parazytoidów połączone z uśmierceniem żywicieli – po wyjściu ze stanu spoczynku na wiosnę. Na dość wysoki poziom spasożytowania hibernujących lub estywo-hibernujących biedronek wskazuje między innymi szereg moich publikacji nie włączonych do serii prac stanowiących przedmiot osiągnięcia

habilitacyjnego (Ceryngier i in. 1992, Ceryngier 2000, Ceryngier i in. 2004, Güven i in. 2015). Z drugiej strony, niektóre z tych prac (Ceryngier 2000, Güven i in. 2015) pokazują, że znacznie ważniejszym od *D. coccinellae* czynnikiem śmiertelności diapauzujących biedronek są entomopatogeny grzybowe z rodzajów *Beauveria* Vuillemin i *Isaria* Persoon (dawniej zaliczane do rodzaju *Paecilomyces* Samson).

W okresach aktywności populacje drapieżnych Coccinellidae na ogół pasożytowane są przez *D. coccinellae* w niewielkim stopniu. W rejonie Śrinagar w Kaszmirze, pomiędzy marcem a listopadem 2016 przeciętny poziom efektywnego spasożytowania (*successful parasitism*) *Oenopia conglobata* wyniósł 14%, *Priscibrumus uropygialis* – 9%, a *Coccinella undecimpunctata* – 6% (**Maqbool i in. 2018**).

Oceniając znaczenie *D. coccinellae* w ograniczaniu liczebności Coccinellidae należy mieć na względzie często niezbyt wysoki wskaźnik pomyślnego spasożytowania (*rate of successful parasitism*), czyli proporcję spasożytowanych żywicieli, w których parazytoid kończy rozwój i które w konsekwencji uśmierca. Wskaźnik ten zależy przede wszystkim od tego, na ile osobniki danego gatunku lub populacji są pod względem fizjologicznym, immunologicznym, hormonalnym i odżywczym odpowiednimi żywicielami dla rozwoju parazytoida (*host suitability*). W testach laboratoryjnych wskaźnik pomyślnego spasożytowania przez *D. coccinellae* może wahać się w bardzo szerokim zakresie, przy czym duże różnice obserwuje się nawet pomiędzy poszczególnymi populacjami tego samego gatunku. Przykładowo, wartości tego wskaźnika dla chrząszczy *Coleomegilla maculata* (DeGeer) wahały się pomiędzy 0,18 a 0,96, a dla *Coccinella septempunctata* – pomiędzy 0,32 a 0,78 (**Ceryngier i in. 2012**).

Parazytoidy najczęściej rejestrowane jako wrogowie naturalni drapieżnych Coccinellidae, takie jak *D. coccinellae*, *O. scaposus*, *Phalacrotophora fasciata* (Fallén) czy *Homalotylus hemipterinus* (De Stefani) (do niedawna zwykle błędnie identyfikowany jako *H. flaminius* Dalman lub *H. eytelweinii* (Ratzeburg) – p. Noyes 2010) to gatunki polifagiczne (generaliści) (**Ceryngier i in. 2012**). Według powszechnie uznawanej, choć niezbyt dobrze udokumentowanej hipotezy, bardziej efektywnie niż parazytoidy-generalisci wykorzystują populacje żywicieli parazytoidy wyspecjalizowane (Stilmant i in. 2008, Straub i in. 2011, Gagic i in. 2016). Potwierdzeniem tej opinii są wyniki badań nad rzadką w całym areale swojego występowania (zachodnia Palearktyka), myrmekofilną biedronką *Platynaspis*

luteorubra (Goeze) i jej wyspecjalizowanym parazytoidem *Homalotylus platynaspidis* Hoffer (**Ceryngier i Romanowski 2018**). Badania te wykazały stosunkowo stały i wysoki poziom spasożytowania *P. luteorubra* przez *H. platynaspidis* w trzech regionach Polski: na Nizinie Mazowieckiej – 62%, na Pojezierzu Mazurskim – 56% i na Pobrzeżu Bałtyku – 69%. *Homalotylus platynaspidis* nie był wcześniej wykazywany z Polski, jednak nasze badania pokazały, że jest tu gatunkiem stosunkowo pospolitym i szeroko rozprzestrzenionym. Wysoka efektywność oddziaływania *H. platynaspidis* na populacje *P. luteorubra* jest prawdopodobnie ważną przyczyną rzadkości tego ostatniego. Warto zaznaczyć, że podobne wyniki uzyskałem we wcześniejszych badaniach (Durska i in. 2003) dla innego układu obejmującego określony gatunek biedronki i jego wyspecjalizowanego parazytoidea. W tym przypadku biedronką był *Anatis ocellata* (L.), a jego wyspecjalizowanym parazytoidem *Phalacrotophora beuki* Disney – gatunek znacznie rzadziej stwierdzany niż *H. platynaspidis*, o biologii zupełnie nieznaney do czasu naszej publikacji. Jedynym znanym okazem tego gatunku był wówczas holotyp (samica złowiona w Holandii), na podstawie którego w 1997 roku *P. beuki* została opisana (Disney i Beuk 1997). Przeprowadzone przez nas badania pozwoliły na opisanie nieznanego dotąd samca *P. beuki* oraz zidentyfikowanie tej muchówki jako wyspecjalizowanego parazytoidea poczwarek *A. ocellata*, w wydajnym stopniu ograniczającego jego liczebność. W ciągu trzech lat badań prowadzonych w okolicach Dziekanowa Leśnego pod Warszawą poziom spasożytowania *A. ocellata* przez *P. beuki* przyjmował wartości pomiędzy 35,6% a 41,5%, był więc stosunkowo wysoki i wyrównany.

Różnice pomiędzy oddziaływaniem parazytooidów wyspecjalizowanych i niespecyficznych na populacje żywicieli dobrze ukazuje porównanie omówionych wyżej badań (Durska i in. 2003, **Ceryngier i Romanowski 2018**) z badaniami nad parazytoidami larw i poczwarek *Coccinella septempunctata* przeprowadzonymi w podwarszawskich agrocenozach (Pankanin-Franczyk i Ceryngier 1999). W zespole parazytooidów *C. septempunctata* stwierdziłem trzy pospolite gatunki polifagiczne: *Oomyzus scaposus*, *Homalotylus hemipterinus* (w pracy błędnie zidentyfikowany jako *H. flaminus*) i *Phalacrotophora fasciata*. Łączny poziom spasożytowania stadiów juwenilnych *C. septempunctata* przez te trzy gatunki wahał się w ciągu siedmiu sezonów badawczych pomiędzy 0,5% a 61%, zwykle nie przekraczając 10%. Tak więc trzy gatunki parazytooidów-generalistów wywierały znacznie mniejszy i mniej przewidywalny wpływ na liczebność wspólnego żywiciela (*C. septempunctata*) niż pojedyncze gatunki parazytooidów-specjalistów na swoich żywicielach.

Parazytoidy i pasożyty jako wrogowie naturalni gatunku inwazyjnego (*Harmonia axyridis*)

Jeden z możliwych mechanizmów stawania się obcych gatunków gatunkami inwazyjnymi opisuje tzw. hipoteza uwolnienia od wrogów naturalnych (*enemy release hypothesis*, ERH). Zakłada ona, że gatunki obce często rozprzestrzeniają się na nowych obszarach bez swoich specyficznych wrogów naturalnych, w związku z czym ich liczebność na tych obszarach jest słabiej ograniczana niż w obrębie naturalnego zasięgu występowania (podejście biogeograficzne) i/lub ich liczebność jest na kolonizowanych obszarach słabiej ograniczana niż liczebność gatunków dla tych obszarów rodzimych (podejście zbiorowiskowe) (Colautti i in. 2004). Możliwość zastosowania ERH do wyjaśnienia sukcesu *H. axyridis* jako gatunku inwazyjnego analizowałem z grupą współautorów oddzielnie dla parazytoidów (**Ceryngier i in. 2018**) i pasożytów (**Ceryngier i Twardowska 2013**, Haelewaters i in. 2017).

Pierwszym krokiem w dociekaniach, czy ERH można odnieść do parazytoidów *H. axyridis* było zestawienie wszystkich znanych gatunków parazytoidów atakujących tę biedronkę w naturalnym areale jej występowania (rejon Azji o klimacie umiarkowanym) i w arealach inwazyjnych (Ameryka Północna, Ameryka Południowa, Europa, południowa Afryka) (**Ceryngier i in. 2018**). Łącznie wyróżniliśmy 13 gatunków parazytoidów pierwotnych *H. axyridis* (Tabela 3), przy czym tylko jeden z nich, *Phalacrotophora philaxyridis* Disney, stwierdzony był wyłącznie w obrębie naturalnego arealu występowania biedronki. Pozostałe parazytoidy albo występują w naturalnym i inwazyjnych arealach *H. axyridis*, albo znane są tylko z arealów inwazyjnych. Tak więc, w znaczeniu dosłownym, inwazyjne populacje *H. axyridis* uwolniły się tylko od *P. philaxyridis*, zaś zyskały wielu nowych wrogów naturalnych na obszarach inwazyjnych.

Tabela 3. Parazytoidy *Harmonia axyridis* stwierdzone w naturalnym areale gatunku i w arealach inwazyjnych (na podstawie **Ceryngier i in. 2018**).

	Naturalny zasięg	Ameryka Północna	Ameryka Południowa	Europa	Afryka
<i>Phalacrotophora berlinensis</i>				x	
<i>P. beuki</i>				x	
<i>P. delageae</i>				x	
<i>P. fasciata</i>	x			x	
<i>P. philaxyridis</i>	x				
<i>Medina separata</i>	x			x	
<i>Strongygaster brasiliensis</i>			x		
<i>S. triangulifera</i>		x			
<i>Dinocampus coccinellae</i>	x	x	x	x	x
<i>Aprostocetus neglectus</i>		x			
<i>Oomyzus scaposus</i>	x	x		x	
<i>Homalotulus hemipterinus</i>	x			x	
<i>H. terminalis</i>		x			

Większość spośród parazytoidów wymienionych w Tabeli 3 to gatunki, których powiązanie z *H. axyridis* stwierdzone jest sporadycznie. Regularnie odnotowywane jako parazytoidy *H. axyridis* są w areale naturalnym i w Europie muchówki z rodzaju *Phalacrotophora* (głównie *P. fasciata*), a we wszystkich arealach naturalnego i inwazyjnego występowania – *Dinocampus coccinellae*. Dla tych dwóch taksonów przeprowadziliśmy metaanalizę dostępnych danych w celu zbadania (1) czy istnieją różnice w poziomie spasożytowania *H. axyridis* w areale naturalnym i w arealach inwazyjnych, (2) czy istnieją różnice w poziomie spasożytowania *H. axyridis* i innych gatunków biedronek oraz (3) czy można zaobserwować trendy czasowe w poziomie spasożytowania *H. axyridis*.

Stwierdziliśmy, że poziom spasożytowania inwazyjnych, europejskich populacji *H. axyridis* przez *Phalacrotophora* spp. jest istotnie niższy od poziomu spasożytowania nieinwazyjnych, azjatyckich populacji *H. axyridis*. W Europie poziom spasożytowania *H. axyridis* jest niższy od poziomu spasożytowania innych gatunków biedronek, natomiast w Azji brak jest istotnych różnic pomiędzy poziomem spasożytowania *H. axyridis* i innych gatunków. Wyniki te są

zgodne z założeniami ERH. Dodatkowego potwierdzenia prawdziwości ERH w odniesieniu do *H. axyridis* i *Phalacrotophora* spp. dostarczają najnowsze badania z moim udziałem (Honek i in. 2019). Porównanie spasożytowania przez *Phalacrotophora* spp. poczwerek dwóch gatunków biedronek o podobnych rozmiarach, inwazyjnej *H. axyridis* i rodzimej *Coccinella septempunctata*, pobieranych w tych samych środowiskach i w tym samym czasie pokazało, że poziom spasożytowania *H. axyridis* był 15-20 razy niższy od poziomu spasożytowania *C. septempunctata*. Obok mocnych przesłanek przemawiających za stosowalnością ERH dla układu *H. axyridis* – *Phalacrotophora* spp., istnieją również dane wskazujące na wysoki potencjał gatunków z rodzaju *Phalacrotophora* w ograniczaniu inwazyjnych populacji *H. axyridis*. Wyniki przeprowadzonej metaanalizy (**Ceryngier i in. 2018**) wskazują, że począwszy od 2004 roku przeciętny poziom spasożytowania *H. axyridis* w Europie wzrasta z upływem czasu. Ponadto, *H. axyridis* jest jedynym gatunkiem Coccinellidae, w którego europejskich populacjach zarejestrowaliśmy pasożytnictwo aż czterech gatunków *Phalacrotophora* (p. Tabela 3, Durska i Ceryngier 2014), łącznie ze sporadycznymi stwierdzeniami *P. beuki* uznawanej za monofaga *Anatis ocellata* (Durska i in. 2003).

Metaanaliza przeprowadzona dla zależności między *H. axyridis* i *D. coccinellae* (**Ceryngier i in. 2018**) wykazała, że populacje *H. axyridis* są w niższym stopniu pasożytowane przez tę błonkówkę niż populacje innych gatunków, jednak inaczej niż dla *Phalacrotophora* spp., tendencja ta dotyczy zarówno arealu inwazyjnego jak i naturalnego biedronki, a przy tym brak jest statystycznie istotnych zmian poziomu spasożytowania *H. axyridis* przez *D. coccinellae* w czasie. Innymi słowy, *H. axyridis* jest żywicielem o niskiej przydatności dla rozwoju *D. coccinellae* zarówno w naturalnym areale występowania, jak i w arealach inwazyjnych, na co również wskazują liczne eksperymenty laboratoryjne (p. **Ceryngier i in. 2012**). Nie można jednak wykluczyć, że *D. coccinellae* jako gatunek bardzo zmienny lub być może kompleks gatunków (**Maqbool i in. 2018**), z czasem będzie w stanie przystosować się do eksploatacji inwazyjnych populacji *H. axyridis* lub też zwiększy się częstość występowania szczepów *D. coccinellae* przystosowanych do rozwoju w *H. axyridis*. Zjawisko takie jest już obserwowane w niektórych regionach Europy (**Ceryngier i in. 2018**, Ceryngier i in., in prep.).

Ilościowa ocena wpływu pasożytów na populacje żywicieli jest trudniejsza niż ocena wpływu parazytoidów, ponieważ pasożyty zwykle nie uśmiercają bezpośrednio żywicieli, lecz

wywierają na nich efekty subletalne. Specyficzne pasożyty biedronek, takie jak roztocz *Coccipolipus hippodamiae* czy nicienie z rodzaju *Parasitylenchus* powodują u *H. axyridis* i innych biedronek sterylizację samic oraz zwiększoną śmiertelność (**Ceryngier i in. 2012**, **Ceryngier i Twardowska 2013**, Haelewaters i in. 2017). W przypadku ektopasożytniczego grzyba *Hesperomyces virescens* efekty subletalne są słabiej wyrażone, choć niektóre badania wykazują zwiększoną śmiertelność zainfekowanych biedronek (Kamburov i in. 1967, Riddick 2010, Haelewaters i in. 2018), niższą częstość kopulacji (Nalepa i Weir 2007), a także upośledzenie narządów zmysłów (Nalepa i Weir 2007) i narządu ruchu (Haelewaters i in. 2017).

Punktem wyjścia dla mojego zainteresowania pasożytami biedronki azjatyckiej było odkrycie w styczniu 2010 roku w Giessen (Niemcy) agregacji tego gatunku, w której prawie 80% osobników było zainfekowanych przez *H. virescens* (**Ceryngier i Twardowska 2013**). Był to jeden z pierwszych europejskich rekordów *H. virescens* jako pasożyta *H. axyridis*. Wcześniej związek *H. axyridis* z *H. virescens* był rejestrowany w Ameryce Północnej. Pierwsze północnoamerykańskie stwierdzenie miało miejsce w 2002 roku w stanie Ohio (Garcés i Williams 2004), zaś w kolejnych latach pojawiło się szereg nowych doniesień z różnych lokalizacji we wschodniej i środkowej części USA i Kanady, gdzie poziom spasożytowania często osiągał 70-100% (**Ceryngier i Twardowska 2013**, Haelewaters i in. 2017).

Przeprowadzona w pracy **Ceryngiera i Twardowskiej (2013)** analiza historycznych danych dotyczących gatunków żywicielskich, rozmieszczenia i częstości występowania *H. virescens* w Ameryce Północnej i w Zachodniej Palearktyce pozwoliła na sformułowanie hipotezy o roli inwazyjnych populacji *H. axyridis* w rozprzestrzenianiu i wzroście częstości występowania *H. virescens* i innych pasożytów. Hipoteza ta zakłada, że biedronka azjatycka ma zestaw cech, które czynią ją szczególnie podatną na infekcje pasożytów wymagających do efektywnej transmisji bliskiego kontaktu między żywicielami. Cechy te to (1) generalizm środowiskowy i pokarmowy pozwalający na rozwój populacji o bardzo wysokich liczebnościach, (2) wydawanie wielu zachodzących na siebie pokoleń w ciągu roku umożliwiające kontakty płciowe między starymi i młodymi osobnikami, (3) promiskuityzm zwiększający częstość transmisji drogą płciową oraz (4) zimowanie w dużych agregacjach zapewniające dodatkowy (poza kontaktami płciowymi) kontakt fizyczny między osobnikami. Poszczególne z tych cech występują u różnych gatunków biedronek, jednak zgrupowanie ich wszystkich u jednego gatunku (*H. axyridis*) czyni ten gatunek wyjątkowo podatnym na infekcje *H. virescens* i innych pasożytów, takich jak *Coccipolipus hippodamiae* czy *Parasitylenchus bifurcatus*. W

konsekwencji, wraz z rozprzestrzeniającymi się na świecie inwazyjnymi populacjami *H. axyridis* rozprzestrzeniają się również związane z nimi pasożyty. Uwolnienie od wrogów naturalnych, mające przypuszczalnie miejsce we wczesnej fazie inwazji *H. axyridis*, zostaje zastąpione pozyskaniem miejscowych pasożytów i efektywnym ich rozprzestrzenianiem na nowych obszarach. W późniejszej fazie inwazji *H. axyridis* obserwujemy więc zjawisko odwrotne do zakładanego przez ERH. Proces ten powinien zwiększyć wydajność regulacji liczebności biedronki azjatyckiej. Z drugiej strony, rozprzestrzeniane na nowych obszarach pasożyty mogą wchodzić w interakcje z miejscowymi żywicielami. W szczególności może to dotyczyć nieinwazyjnych, zachodniosyberyjskich populacji *H. axyridis*, przez niektórych autorów (np. Blekhman i in. 2010) uznawanych za odrębny podgatunek. W niedługim czasie rozprzestrzeniające się na wschód inwazyjne populacje z Europy osiągną areal populacji zachodniosyberyjskich i zaczną się krzyżować z osobnikami z tych populacji oraz przekazywać im swoje pasożyty.

Omówiona powyżej hipoteza, sformułowana w pracy **Ceryngiera i Twardowskiej (2013)**, została w późniejszych pracach mojego współautorstwa (Ceryngier i in. 2013, **Ceryngier i Romanowski 2017**, Haelewaters i in. 2017) oraz w pracach innych autorów (Pflieger 2014, Gorczak i in. 2016, Haelewaters i in. 2016., Gerič Stare i in. 2017, Gegner i in. 2018, Orlova-Bienkowskaja i in. 2018) uzupełniona nowymi potwierdzającymi ją danymi. Prace te wskazują na szybkie rozprzestrzenianie się wraz z inwazyjnymi populacjami biedronki azjatyckiej dwóch jej pasożytów, *H. virescens* i *P. bifurcatus*, natomiast trzeci z pasożytów, *C. hippodamiae*, jest jak dotąd na tym żywicielu notowany sporadycznie. W pracy **Ceryngiera i Romanowskiego (2017)** pokazaliśmy, że na obecnym etapie inwazji *H. axyridis* rozprzestrzenia się wraz z *H. virescens*, nie zaś pozyskuje go od miejscowych żywicieli. W pracy tej udokumentowaliśmy pierwsze greckie stwierdzenia rozprzestrzeniającej się na południe Półwyspu Bałkańskiego biedronki azjatyckiej. W gradiencie od Sofii w Bułgarii do północnych wybrzeży Morza Egejskiego w Grecji (ok. 220 km) w próbach *H. axyridis* regularnie stwierdzaliśmy obecność *H. virescens*.

PODSUMOWANIE NAJWAŻNIEJSZYCH WYNIKÓW OSIĄGNIĘCIA NAUKOWEGO

1. Analiza bogactwa gatunkowego parazytoidów Coccinellidae pozwoliła wyróżnić ponad 100 gatunków parazytoidów pierwotnych i 37 gatunków hiperparazytoidów, z czego 76 gatunków parazytoidów pierwotnych i 26 gatunków hiperparazytoidów związanych z drapieżnymi Coccinellidae (**Ceryngier i in. 2012**)
2. Analiza parazytoidów Coccinellidae pod względem stopnia ich specyficzności pozwoliła między innymi na wyróżnienie sześciu specyficznych dla Coccinellidae rodzajów z rzędu Hymenoptera (**Ceryngier i in. 2012**)
3. Wykazanie, że *Dinocampus coccinellae*, kosmopolityczny parazytoid biedronek należących do plemienia Coccinellini, jest geograficznie zróżnicowany pod względem stopnia specjalizacji i w niektórych regionach w pełni przystosował się do rozwoju zarówno w przedstawicielach plemienia Coccinellini jak i Chilacorini (**Maqbool i in. 2018**)
4. Wykazanie, że monofagiczne parazytoidy Coccinellidae, takie jak *Homalotylus platynaspidis*, mogą efektywnie i przewidywalnie ograniczać liczebność swoich żywicieli w przeciwieństwie do parazytoidów bardziej polifagicznych (**Ceryngier i Romanowski 2018**)
5. Wykazanie, że zgodnie z hipotezą uwolnienia od wrogów naturalnych, inwazyjna biedronka azjatycka (*Harmonia axyridis*) jest słabiej ograniczana przez parazytoidy niż biedronki rodzime dla opanowywanych przez nią obszarów (**Ceryngier i in. 2018**)
6. Sformułowanie na podstawie danych własnych i analizy danych historycznych hipotezy o wyjątkowo wysokiej podatności *H. axyridis* na infekcje niektórych pasożytów oraz związanym z tym udziale inwazyjnych populacji tego gatunku w rozprzestrzenianiu pasożytów na nowych obszarach (**Ceryngier i Twardowska 2013**)
7. Potwierdzające powyższą hipotezę wykazanie, że inwazyjne populacje *H. axyridis* rozprzestrzeniają się obecnie wraz ze swym pasożytem *Hesperomyces virescens* (**Ceryngier i Romanowski 2017**)

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

W okresie studiów moje zainteresowania naukowe dotyczyły głównie ekologii roślin. Wyrazem tych zainteresowań była przygotowana pod kierunkiem doc. dr hab. Ewy Symonides praca magisterska w zakresie ekologii populacji jednorocznych gatunków roślin występujących w uprawach zbożowych.

Entomologią, w szczególności zaś owadami mszycożernymi (chrząszczami z rodziny Coccinellidae oraz parazytoidami mszyc), zająłem się bliżej po ukończeniu studiów i rozpoczęciu w listopadzie 1987 roku pracy w Zakładzie Agrocenologii Instytutu Ekologii PAN w Dziekanowie Leśnym. Bardzo ważnym dla mojego rozwoju naukowego był odbyty w 1990 roku trzymiesięczny staż szkoleniowy w Dziale Entomologii Muzeum Narodowego w Pradze (1 miesiąc) i w Instytucie Entomologii Czechosłowackiej Akademii Nauk w Czeskich Budziejowicach (2 miesiące). Odbywając ten staż miałem możliwość nawiązania znajomości i współpracy z trzema uznanymi na świecie badaczami, zajmującymi się głównie biedronkami. Byli to: dr Ivo Kovář (systematyka Coccinellidae), dr Alois Honěk (ekologia Coccinellidae) oraz, przede wszystkim, dr Ivo Hodek (ekologia i ekofizjologia Coccinellidae). Pobyt w 1990 roku w Instytucie Entomologii dał początek wieloletniej współpracy z I. Hodkiem i jego zespołem, czego owocem było kilka prac badawczych oraz opracowań przeglądowych dotyczących ekologii biedronek i ich wrogów naturalnych (Ceryngier i in. 1992, Ceryngier i Hodek 1996, Hodek i Ceryngier 2000, Nedvěd i in. 2001, Ceryngier i in. 2004).

Wpływem wrogów naturalnych na populacje Coccinellidae interesuję się od początku lat 1990-tych i publikacje na ten temat stanowią pokaźną część mojego dorobku naukowego. Poza pracami przedstawionymi powyżej jako „osiągnięcie naukowe”, w mniejszym lub większym stopniu zagadnieniu temu poświęcone jest 15 innych prac mojego autorstwa lub współautorstwa (zał. 3: pkt II A, poz. 2, 4, 6, 7, 13, 15, 19; pkt II D, poz. 3, 4, 5, 14, 19, 22, 25, 29).

W swojej pracy naukowej podejmowałem też tematykę wpisującą się w kilka innych nurtów badawczych. Poniżej krótko je scharakteryzuję.

a) Rola biedronkowatych w ograniczaniu mszyc w agrocenozach

W latach 1990-tych, w ramach tematów badawczych realizowanych w Zakładzie Agrocenologii Instytutu Ekologii PAN, zajmowałem się występowaniem i rolą biocenotyczną Coccinellidae na polach uprawnych. Stwierdziłem wówczas między innymi, że drapieżne biedronki w zróżnicowany sposób oddziałują na populacje różnych gatunków mszyc zbożowych i że skuteczność tych oddziaływań zależy od warunków pogodowych występujących wiosną, przed rozwojem populacji mszyc. Jeśli wiosna jest ciepła i sucha, następuje wczesny i intensywny rozwój mszycy czeremchowo-zbożowej, *Rhopalosiphum padi* (L.), kosztem której zachodzi masowy rozród i rozwój biedronek. Uchodząca za poważniejszego od *R. padi* szkodnika upraw, lecz pojawiająca się na polach później mszyca zbożowa, *Sitobion avenae* (Fabricius), jest wtedy efektywnie ograniczana przez obecne na polach liczne larwy biedronek. Jeśli wiosna jest chłodna i deszczowa, populacja *R. padi* rozwija się z opóźnieniem i mniej licznie, w związku z czym rozwój biedronek jest również opóźniony i słabo zsynchronizowany z rozwojem *S. avenae*. W latach takich biedronki w niewielkim stopniu ograniczają populacje *S. avenae*, które osiągają na zbożach wysokie liczebności i prowadzą do obniżenia plonu zbóż (Pankanin-Franczyk i Ceryngier 1995, 1999).

b) Ekofizjologia Coccinellidae

Prace w tym zakresie prowadziłem głównie we współpracy z zespołem I. Hodka podczas moich licznych pobytów w Instytucie Entomologii Czeskiej Akademii Nauk w Czeskich Budziejowicach. Centralnym zagadnieniem tych badań były czynniki warunkujące indukcję, rozwój i terminację diapauzy. Badałem wówczas między innymi wpływ różnych czynników środowiskowych (temperatura, reżim pokarmowy, fotoperiod) na aktywność oogenezy i spermatogenezy, zachowania seksualne, metabolizm oddechowy oraz tendencję do lotu u różnych gatunków Coccinellidae. Dodatkowo określałem, jaki wpływ na fizjologię i behavior biedronek wywiera ich spasożytność przez parazytoidy (Ceryngier i in. 1992, Hodek i Ceryngier 2000, Nedvěd i in. 2001, Ceryngier i in. 2004).

c) Ekologia zimowania Coccinellidae

Tematyka ta stanowi ważny nurt moich zainteresowań badawczych. Moje publikacje z tego zakresu dotyczą zarówno badań populacyjnych, jak i zbiorowiskowych. Do istotnych osiągnięć w ramach badań populacyjnych zaliczam wykazanie, że związana z reakcją hipsotaktyczną skłonność biedronki siedmiokropki (*Coccinella septempunctata*) do późnoletnich i jesiennych migracji ku najbardziej wyniesionym elementom krajobrazu może

być maladaptacją i pułapką ekologiczną. Ponieważ słabsze osobniki nie podejmują długich lotów migracyjnych, do miejsc zimowania usytuowanych na szczytach wysokich gór docierają przede wszystkim osobniki duże, w większości samice. Surowe warunki wysokogórskie sprawiają, że osobniki te często nie są w stanie powrócić po prezimowaniu do położonych w dolinach miejsc rozrodu. Ponadto, osobniki zimujące w bardzo wysokich zagęszczeniach na szczytach górskich masowo uśmiercane są przez grzyby owadobójcze (Ceryngier 2000, Güven i in. 2015). Badania nad zgrupowaniami biedronek zimujących w różnych środowiskach pozwoliły na wyróżnienie zimowych refugium kilku stosunkowo rzadkich gatunków. Na zboczach wydm sąsiadujących z bagiennymi zagłębieniami w Kampinoskim Parku Narodowym odkryliśmy bogate zgrupowania zimujących Coccinellidae, z wyraźną dominacją rzadkich gatunków środowisk podmokłych: *Calvia quindecimguttata* (Fabricius), *C. decemguttata* (L.) i *Sospita vigintiguttata* (L.) (Godeau i Ceryngier 2011). Z kolei wśród biedronek zimujących w środowiskach nadwiślańskich łągów wierzbowo-topolowych ok. 80% osobników stanowiła rzadko w Polsce notowana *Vibidia duodecimguttata* (Poda) (Ceryngier i Godeau 2013).

d) Zespoły pierwotnych i wtórnych parazytoidów mszyc

Badania nad składem gatunkowym zespołów parazytoidów mszyc prowadziłem zarówno w agrocenozach (Ceryngier i Pankanin-Franczyk 2001, 2003, Hawro i in. 2015, 2017) jak i w środowiskach naturalnych i półnaturalnych (Ceryngier i Pankanin-Franczyk 2001, Hawro i Ceryngier 2006). Interesującą i dość skomplikowaną zależność ekologiczną opisaliśmy w pracy Hawro i Ceryngiera (2006), w której określaliśmy skład gatunkowy i stosunki ilościowe pierwotnych i wtórnych parazytoidów mszycy *Aphis acetosae* L. w różnych warunkach środowiskowych. Mszyca ta jest obligatoryjnie stowarzyszonym z mrówkami (trofobioza) oligofagiem żerującym na różnych gatunkach szczawiu (*Rumex* L.), najczęściej na *Rumex acetosa* L. Badania nasze wykazały, że skład gatunkowy parazytoidów *A. acetosae* i stopień pasożytnictwa wtórnego były silnie zróżnicowane w zależności od gatunku mrówek doglądających kolonii mszyc i typu środowiska.

e) Wpływ intensyfikacji rolnictwa i zróżnicowania krajobrazu rolniczego na bioróżnorodność, strukturę sieci troficznych i efektywność kontroli biologicznej w agrocenozach

Zagadnienia te wchodziły w zakres dużego projektu międzynarodowego (AGRIPOPES), w którym kierowałem pracami prowadzonymi w Polsce. Złożone, wielowątkowe badania

dotyczyły kilku grup organizmów związanych z krajobrazem rolniczym: chwastów polnych, ptaków, chrząszczy z rodziny biegaczowatych (Carabidae), mszyc zbożowych i ich wrogów naturalnych. Dorobek tego projektu obejmuje wiele często cytowanych prac opublikowanych w wysoko punktowanych czasopismach (prace, których jestem współautorem: Geiger i in. 2010a, 2010b, Flohre i in. 2011, Thies i in. 2011, Guerrero i in. 2012, Hawro i in. 2015, 2017) i nadal jest powiększany.

f) Faunistyka i biogeografia Coccinellidae

W ostatnich latach zainteresowałem się problematyką rozmieszczenia w Polsce i poza Polską (Wyspy Kanaryjskie, Półwysep Bałkański) przedstawicieli rodziny Coccinellidae. Prace prowadzone w ramach tego nurtu badawczego łączą typową faunistykę (wykazy gatunków stwierdzanych w opracowywanych regionach) z aspektami ekologicznymi (względna liczebność poszczególnych gatunków, preferencje środowiskowe, udział z grupowaniami Coccinellidae gatunków inwazyjnych). W części prac prowadzonych w ramach tego nurtu uczestniczą studenci Wydziału Biologii i Nauk o Środowisku i Wydziału Filozofii Chrześcijańskiej UKSW (Florek i in. 2011, Block i in. 2011, Ceryngier i in. 2017, Romanowski i in. 2017). Niedawno przygotowane opracowania ekologiczno-faunistyczne uwzględniające Coccinellidae różnych regionów Polski dotyczą Wigierskiego Parku Narodowego (Ceryngier i in. 2015, 2016a), Cedyńskiego Parku Krajobrazowego (Ceryngier i in. 2016b) oraz wschodniej części Pobrzeża Bałtyku (Szawaryn i in. 2018).

Podsumowanie dotychczasowego dorobku naukowego

Jestem autorem lub współautorem 63 publikacji naukowych (58 po doktoracie), z czego 24 (23 po doktoracie) ukazały się w czasopismach indeksowanych w bazie Journal Citation Reports.

Moje publikacje indeksowane w bazie Web of Science cytowane były 818 razy (794 bez autocytacji) (17.04.2019).

Mój indeks Hirscha wg Web of Science wynosi 10.

Sumaryczny impact factor dla czasopism, w których ukazały się moje artykuły wynosi 38,907 (wg roku opublikowania).

Sumaryczna liczba punktów MNiSW dla moich publikacji (od czasu, gdy są przyznawane): 600 (w tym 469 za publikacje indeksowane w JCR).

CYTOWANE PIŚMIENNICTWO

- Alyokhin A., Sewell G. 2004: Changes in a lady beetle community following the establishment of three alien species. *Biological Invasions* 6: 463-471.
- Bernardi M., Barragán A., Rossi W. 2014: New records of Laboulbeniales (Fungi: Ascomycota) from Ecuador and other countries. *Webbia* 69: 281-289.
- Blekhman A.V., Goryacheva I.I., Zakharov I.A. 2010: Differentiation of *Harmonia axyridis* Pall. according to polymorphic morphological traits and variability of the mitochondrial COI gene. *Moscow University Biological Sciences Bulletin* 65 (4): 174-176.
- Block M., Woźniak P., **Ceryngier P.** 2011 – Coccinellidae of Mazovian (east-central Poland) raised bogs and their surroundings. *Harmonia – Coccinelles du monde* 7: 3-7.
- Bustamante-Navarrete A., Oroz-Ramos A.J., Yábar-Landa E., Marquina-Montesinos E.L., Elme-Tumpay A. 2017: Primer reporte de *Dinocampus coccinellae* Schrank 1802 (Hymenoptera: Braconidae) parasitando a *Eriopsis peruviana* Hofmann 1970 (Coleoptera: Coccinellidae) en el Peru. *Archivos Entomológicos* 17: 197-202.
- Camacho-Cervantes M., Ortega-Iturriaga A., del-Val E. 2017: From effective biocontrol agent to successful invader: the harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) as an example of good ideas that could go wrong. *PeerJ* 5:e3296, 16 pp.
- Ceryngier P.** 2000: Overwintering of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) at different altitudes in the Karkonosze Mts, SW Poland. *European Journal of Entomology* 97: 323-328.
- Ceryngier P.**, Godeau J.-F. 2013: Predominance of *Vibidia duodecimguttata* (Poda, 1761) in the assemblages of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) overwintering in floodplain forests. *Baltic Journal of Coleopterology* 13: 41-50.
- Ceryngier P.**, Havelka J., Hodek I. 2004: Mating and activity of gonads in pre-dormant and dormant ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Invertebrate Reproduction and Development* 45: 127-135.
- Ceryngier P.**, Hodek I. 1996: Enemies of Coccinellidae. In: I. Hodek & A. Honěk (eds) *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, pp. 319-350.
- Ceryngier P.**, Kindlmann P., Havelka J., Dostálková I., Brunnhofer V., Hodek I. 1992: Effect of food, parasitization, photoperiod and temperature on gonads and sexual activity of males of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in autumn. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 89: 97-106.
- Ceryngier P.**, Krzysztofiak A., Romanowski J. 2015: Biedronkowate (Coleoptera: Coccinellidae) Wigierskiego Parku Narodowego. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* 34 (1): 13-24.
- Ceryngier P.**, Krzysztofiak A., Romanowski J. 2016a: Nowe dane o biedronkowatych (Coleoptera: Coccinellidae) Wigierskiego Parku Narodowego. *Kulon* 21: 69-74.
- Ceryngier P.**, Romanowski J., Romanowski M. 2016b: Biedronkowate (Coleoptera: Coccinellidae) Cedyńskiego Parku Krajobrazowego. *Wiadomości Entomologiczne* 35: 41-58.
- Ceryngier P.**, Pankanin-Franczyk M. 2001: Parasitoid communities of aphids on cereal fields and on wild plants in their neighbourhood. *Aphids and Other Homopterous Insects* 8: 355-364.
- Ceryngier P.**, Pankanin-Franczyk M. 2003: Aphids and their parasitoids on spring wheat crops in the vicinity of Warsaw. *Aphids and Other Hemipterous Insects* 9: 5-16.
- Ceryngier P.**, Romanowski J., Bodzon K., Piotrowska M., Sitarska D. 2017: Zgrupowania biedronkowatych (Coleoptera: Coccinellidae) tarasu zalewowego Wisły w Warszawie. *Kulon* 22: 117-123.
- Ceryngier P.**, Romanowski J., Szymańska J., Galanciak M., Bardzińska M., Romanowski M. 2013: Population of the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) from Pelješac Peninsula, southern Croatia. *Studia Ecologiae et Bioethicae* 11: 79-91.
- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. 2004: Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7: 721-733.

- Das K., Rossi W., Leonardi M., Ghosh A., Bera I., Hembrom M.E., Bajpai R., Joseph S., Nayaka S., Upreti D.K., Wang X., Hofstetter V., Buyck B. 2018: Fungal biodiversity profiles 61-70. *Cryptogamie, Mycologie* 39: 381-418.
- de Santis L., Monetti N.C. 2008: Lista de himenópteros parasitoides y depredadores de los insectos de Argentina: primer suplemento. In: J. Llorente-Bousquets & A. Lanteri (eds) *Contribuciones taxonómicas en órdenes de insectos hiperdiversos*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico D. F., pp. 91-139.
- Disney R.H.L., Beuk P.L.Th. 2003: European *Phalacrotophora* (Diptera: Phoridae). *Entomologist's Gazette* 48: 185-192.
- Durska E., **Ceryngier P.** 2014: Parasitization of the invasive ladybird, *Harmonia axyridis*, by native phorid parasitoids in Poland. In: N. Dorchin, M. Kotrba, X. Mengual, F. Menzel (eds) 8th International Congress of Dipterology, Potsdam 2014, Abstract volume, p. 88.
- Durska E., **Ceryngier P.**, Disney R.H.L. 2003: *Phalacrotophora beuki* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of ladybird pupae (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 100: 627-630.
- Elliott N., Kieckhefer R., Kauffman W. 1996: Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105: 537-544.
- Flohre A., Fischer C., Aavik T., Bengtsson J., Berendse F., Bommarco R., **Ceryngier P.**, Clement L. W., Dennis C., Eggers S., Emmerson M., Geiger F., Guerrero I., Hawro V., Inchausti P., Liira J., Morales M. B., Onate J. J., Part T., Weisser W. W., Winqvist C., Thies C., Tscharrntke T. 2011: Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids and birds. *Ecological Applications* 21: 1772-1781.
- Florek K., Tragarz J., **Ceryngier P.** 2011 – Species composition and diets of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) associated with black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertner) in a marshy forest. *Aphids and Other Hemipterous Insects* 17: 165-174.
- Gagic V., Petrović-Obradović O., Fründ J., Kavallieratos N.G., Athanassiou C.G., Starý P., Tomanović Ž. 2016: The effects of aphid traits on parasitoid host use and specialist advantage. *PLoS ONE* 11(6): e0157674, 14 pp.
- Gegner T., Carrau T., Vilcinskas A., Lee K.-Z. 2018: The infection of *Harmonia axyridis* by a parasitic nematode is mediated by entomopathogenic bacteria and triggers sex-specific host immune responses. *Scientific Reports* 8: 15938, 11 pp.
- Geiger F., Bengtsson J., Berendse F., Weisser W. W., Emmerson M., Morales M. B., **Ceryngier P.**, Liira J., Tscharrntke T., Winqvist C., Eggers S., Bommarco R., Part T., Bretagnolle V., Plantegenest M., Clement L. W., Dennis C., Palmer C., Onate J. J., Guerrero I., Hawro V., Aavik T., Thies C., Flohre A., Hanke S., Fischer C., Goedhart P. W., Inchausti P. 2010a: Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11: 97-105.
- Geiger F., de Snoo G. R., Berendse F., Guerrero I., Morales M. B., Onate J. J., Eggers S., Part T., Bommarco R., Bengtsson J., Clement L. W., Weisser W. W., Olszewski A., **Ceryngier P.**, Hawro V., Inchausti P., Fischer C., Flohre A., Thies C., Tscharrntke T. 2010b: Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: A pan-European approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139: 571-577.
- Gerič Stare B., Širca S., Urek G. 2017: First report of nematodes *Parasitylenchus bifurcatus* Poinar & Steenberg, 2012 parasitizing multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) in Slovenia. *Acta agriculturae Slovenica* 109: 457-463.
- Godeau J.-F., **Ceryngier P.** 2011: Notes on the overwintering of marshy forest ladybirds in Poland and on the colour change in *Sospita vigintiguttata* throughout the winter. *Harmonia – Coccinelles du monde* 6: 20-24.
- Goldmann L., Weir A., Rossi W. 2013: Molecular analysis reveals two new dimorphic species of *Hesperomyces* (Ascomycota, Laboulbeniomycetes) parasitic on the ladybird *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Fungal Biology* 117: 807-813.
- Gorzak M., Tischer M., Pawłowska J., Wrzosek M. 2016: First record of *Hesperomyces virescens* (Laboulbeniales, Ascomycota) on *Harmonia axyridis* (Coccinellidae, Coleoptera) in Poland. *Acta Mycologica* 51 (1): 1071, 4 pp.

- Guerrero I., Morales M. B., Onate J. J., Geiger F., Berendse F., de Snoo G., Eggers S., Part T., Bengtsson J., Clement L. W., Weisser W. W., Olszewski A., **Ceryngier P.**, Hawro V., Liira J., Aavik T., Fischer C., Flohre A., Thies C. & Tschardt T. 2012: Response of ground-nesting farmland birds to agricultural intensification across Europe: Landscape and field level management factors. *Biological Conservation* 152: 74-80.
- Güven Ö, Göllüoğlu H., **Ceryngier P.** 2015: Aestivo-hibernation of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in a mountainous area in southern Turkey: Is dormancy at high altitudes adaptive? *European Journal of Entomology* 112: 41-48.
- Haelewaters D., Minnaar I.A., Clusella-Trullas S. 2016: First finding of the parasitic fungus *Hesperomyces virescens* (Laboulbeniales) on native and invasive ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) in South Africa. *Parasite* 23, 5, 4 pp.
- Haelewaters D., Zhao S.Y., Clusella-Trullas S., Cottrell T.E., De Kesel A., Fiedler L., Herz A., Hesketh H., Hui C., Kleespies R.G., Losey J.E., Minnaar I.A., Murray K.M., Nedvěd O., Pflieger W.P., Raak-van den Berg C.L., Riddick E.W., Shapiro-Ilan D.I., Smyth R.R., Steenberg T., van Wielink P.S., Vigišová S., Zhao Z., **Ceryngier P.**, Roy H.E. 2017: Parasites of *Harmonia axyridis*: current research and perspectives. *BioControl* 62: 355-371.
- Haelewaters D., Verhaeghen S.J.C., Riós Gonzáles T.A., Bernal Vega J.A., Villarreal Saucedo R.V. 2017b: New and interesting Laboulbeniales from Panama and neighboring areas. *Nova Hedwigia* 105: 267-299.
- Haelewaters D., Shapiro-Ilan D.I., Cottrell T.E. 2018: Will dual fungal infections increase mortality of *Harmonia axyridis* in natural populations? *IOBC-WPRS Bulletin* 137: 12-16.
- Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B. 1960: Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Hawro V. A., **Ceryngier P.** 2006: Ant-attendance and parasitization by parasitoids in *Aphis acetosae* (Hemiptera: Aphididae). *Aphids and Other Hemipterous Insecta* 12: 41-53.
- Hawro V., **Ceryngier P.**, Tschardt T., Thies C., Gagic V., Bengtsson J., Bommarco R., Winqvist C., Weisser W.W., Clement L.W., Japoshvili G., Ulrich W. 2015: Landscape complexity is not a major trigger of species richness and food web structure of European cereal aphid parasitoids. *BioControl* 60: 451-461.
- Hawro V., **Ceryngier P.**, Kowalska A., Ulrich W. 2017: Landscape structure and agricultural intensification are weak predictors of host range and parasitism rate of cereal aphids. *Ecological Research* 32: 109-115.
- Hodek I. & **Ceryngier P.** 2000: Sexual activity in Coccinellidae (Coleoptera): a review. *European Journal of Entomology* 97: 449-456.
- Hodek I., Michaud J.P. 2008: Why is *Coccinella septempunctata* so successful? (A point-of-view). *European Journal of Entomology* 105: 1-12.
- Honek A., Martinkova Z., **Ceryngier P.** 2019: Different parasitization parameters of pupae of native (*Coccinella septempunctata*) and invasive (*Harmonia axyridis*) coccinellid species. *Bulletin of Insectology* 72 (1) (accepted).
- Kamburov S.S., Nadel D.J., Kenneth R. 1967: Observations on *Hesperomyces virescens* Thaxter (Laboulbeniales), a fungus associated with premature mortality of *Chilocorus bipustulatus* L. in Israel. *Israel Journal of Agricultural Research* 17: 131-134.
- Nalepa C.A., Weir A. 2007: Infection of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) by *Hesperomyces virescens* (Ascomycetes: Laboulbeniales): role of mating status and aggregation behavior. *Journal of Invertebrate Pathology* 94: 196-203.
- Nedvěd O., **Ceryngier P.**, Hodková M. & Hodek I. 2001: Flight potential and oxygen uptake during early dormancy in *Coccinella septempunctata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 371-380.
- Noyes J.S. 2010: Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 3. Subfamily Encyrtinae: Encyrtini, Echthroplexiellini, Discodini, Oobiini and Ixodiphagini, parasitoids associated with bugs (Hemiptera), insect eggs (Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera) and ticks (Acari). *Memoirs of the American Entomological Institute* 84, 848 pp.
- Obrycki J.J., Kring T.J. 1998: Predaceous Coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology* 43: 295-321.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Spiridonov S.E., Butorina N.N., Bieńkowski A.O. 2018: Coinvasion by the ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasites, *Hesperomyces*

- virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales) and *Parasitylenchus bifurcatus* (Nematoda: Tylenchida, Allantonematidae), in the Caucasus. *PLoS ONE* 13 (11): e0202841.
- Pankanin-Franczyk M., **Ceryngier P.** 1995: Cereal aphids, their parasitoids and coccinellids on oats in central Poland. *Journal of Applied Entomology* 119: 107-111.
- Pankanin-Franczyk M., **Ceryngier P.** 1999: On some factors affecting the population dynamics of cereal aphids. *Aphids and Other Homopterous Insects* 7: 289-295.
- Pflieger W.P. 2014: First Hungarian record of the fungus *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales) parasitic on the harlequin ladybird (Coccinellidae: *Harmonia axyridis*). *e-Acta Naturalia Pannonica* 7: 139-142.
- Poinar G.O. Jr, Steenberg T. 2012: *Parasitylenchus bifurcatus* n. sp. (Tylenchida: Allantonematidae) parasitizing *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Parasites & Vectors* 5:2018, 8 pp.
- Ramaraju K., Poorani J. 2012: A new species of *Coccipolipus* (Acari: Podapolipidae) parasitic on the giant coccinellid beetle from India. *International Journal of Acarology* 38: 290-296.
- Riddick E.W. 2010: Ectoparasitic mite and fungus on an invasive lady beetle: parasite coexistence and influence on host survival. *Bulletin of Insectology* 63: 71-78.
- Romanowski J., **Ceryngier P.**, Piotrowska M., Romanowski M., Sitarska D. 2017: Biedronkowate (Coleoptera: Coccinellidae) Miejskiego Ogródu Zoologicznego w Warszawie. *Wiadomości Entomologiczne* 36 (4): 212-220.
- Rosenheim J.A. 1998: Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology* 43: 421-447.
- Roy H. E., Brown P. M. J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R. F., De Clercq P., Eschen R., Estoup A., Evans E. W., Facon B., Gardiner M. M., Gil A., Grez A. A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honek A., Howe A. G., Hui C., Hutchison W. D., Kenis M., Koch R. L., Kulfan J., Lawson Handley L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A. O., Maes D., Magro A., Murray K. M., San Martin G., Martinkova Z., Minnaar I. A., Nedved O., Orlova-Bienkowskaja M. J., Osawa N., Rabitsch W., Ravn H. P., Rondoni G., Rorke S. L., Ryndevich S. K., Saethre M.-G., Sloggett J. J., Soares A. O., Stals R., Tinsley M. C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigišová S., Zach P., Zakharov I. A., Zaviero T., Zhao Z. 2016: The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions* 18: 997-1044.
- Schaefer P.W., Dysart R.J., Specht H.B. 1987: North American distribution of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its mass appearance in coastal Delaware. *Environmental Entomology* 16: 368-373.
- Seago A.E., Giorgi J.A., Li J., Ślipiński A. 2011: Phylogeny, classification and evolution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 137-151.
- Stilmant D., Van Bellinghen C., Hance T., Boivin G. 2008: Host specialization in habitat specialists and generalists. *Oecologia* 156: 905-912.
- Straub C.S., Ives A.R., Gratton C. 2011: Evidence for a trade-off between host-range breadth and host-use efficiency in aphid parasitoids. *American Naturalist* 177: 389-395.
- Sullivan D.J., Völkl W. 1999: Hyperparasitism: Multitrophic Ecology and Behavior. *Annual Review of Entomology* 44: 291-315.
- Szawaryn K., **Ceryngier P.**, Romanowski J. 2018: New data on the distribution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) in the eastern part of the Baltic Coast region in Poland. *Fragmenta Faunistica* 61: 39-53.
- Thies C., Haenke S., Scherber C., Bengtsson J., Bommarco R., Clement L. W., **Ceryngier P.**, Dennis C., Emmerson M., Gagic V., Hawro V., Liira J., Weisser W. W., Winqvist C., Tschamntke T. 2011: The relationship between agricultural intensification and biological control: experimental tests across Europe. *Ecological Applications* 21: 2187-2196.

Piotr Ceryngier