

Harmonia axyridis, hoe kan het invasieve succes in Europa verklaard worden?

C. Lidwien Raak-van den Berg

TREFWOORDEN

Biologische bestrijding, exoot, levensloopp parameters, lieveheersbeestje, neveneffecten

Entomologische Berichten 77 (3): 87-96

Het Aziatisch lieveheersbeestje, *Harmonia axyridis*, is een effectieve natuurlijke vijand voor de bestrijding van bladluizen en andere plaaginsecten. Dit lieveheersbeestje is gemakkelijk te kweken omdat het veel eieren legt, kan overleven op alternatief voedsel en bij lage temperaturen, en geen obligate diapauze heeft. Nadat het lieveheersbeestje als biologische bestrijder was geïntroduceerd, heeft het zich gevestigd en in korte tijd verspreid in Noord-Amerika, Europa en Zuid-Amerika. *Harmonia axyridis* kan bladluizen goed onder controle houden, maar gaf ook problemen, zoals negatieve effecten op fruitproductie, menselijke gezondheid en op insectensoorten waartegen het lieveheersbeestje niet doelbewust was ingezet. Inmiddels wordt *H. axyridis* beschouwd als een invasieve soort. *Harmonia axyridis* heeft veel kenmerken waarvan wordt aangenomen dat deze bijdragen aan diens invasieve succes. Allereerst worden in dit artikel de biologie, de eigenschappen als biologische bestrijder, de verspreiding en de neveneffecten van *H. axyridis* besproken. Vervolgens worden de mogelijke oorzaken en gevolgen van de vestiging en snelle verspreiding van *H. axyridis* in Nederland beschreven. Op basis van die gegevens kan geconcludeerd worden dat de huidige situatie in Europa mogelijk niet een evenwichtssituatie is, maar een overgang naar een nieuwe situatie waarin inheemse soorten weliswaar sterk in aantal afgenomen zijn, maar toch niet uitsterven.

Inleiding

Het Aziatisch lieveheersbeestje, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) (figuur 1), werd beschouwd als een veelbelovende biologische bestrijder van luizenplagen. Nadat het lieveheersbeestje als biologische bestrijder was geïntroduceerd, heeft het zich aan het eind van de vorige eeuw gevestigd en in korte tijd verspreid in Noord-Amerika, Europa en andere delen van de wereld (Brown et al. 2011, Roy et al. 2016).

Het lieveheersbeestje kan bladluizen goed onder controle houden, maar gaf ook problemen, zoals negatieve effecten op fruitproductie, menselijke gezondheid en insectensoorten waartegen het lieveheersbeestje niet doelbewust was ingezet. Vanwege deze negatieve neveneffecten is *H. axyridis* daarom niet meer commercieel verkrijgbaar als biologische bestrijder (Van Lenteren 2012) en wordt hij in Noord-Amerika en Europa beschouwd als een invasieve soort. *Harmonia axyridis* heeft veel kenmerken waarvan wordt aangenomen dat deze bijdragen aan diens invasieve succes, maar tot nu toe ontbreekt een goed gedocumenteerde wetenschappelijke verklaring voor dit succes.

In dit artikel worden de biologie, de eigenschappen als biologische bestrijder, de verspreiding en de neveneffecten van *H. axyridis* besproken. Tijdens mijn promotieonderzoek heb ik gekeken naar de mogelijke oorzaken en gevolgen van de vestiging en snelle verspreiding van *H. axyridis* in Nederland.

Hierbij heb ik gekeken naar overwintering in Nederland, predatiegedrag, natuurlijke vijanden en levensloopp parameters (Raak-van den Berg 2014).

Biologie van *Harmonia axyridis*

Net als andere luizen-etende lieveheersbeestjes heeft *H. axyridis* een levenscyclus die de volgende stadia kent: ei, vier larvale stadia, pop en adult (figuur 1-6) (bijv. Hodek 1973). De ontwikkeling is sterk afhankelijk van externe omstandigheden, zoals voedsel (soort en hoeveelheid) en temperatuur. Hieronder worden wat waarden genoemd die gelden bij een temperatuur van ongeveer 25 °C (Cuppen et al. 2004, Koch 2003).

Tijdens haar leven kan een vrouwtje wel 3800 eieren (Hukusima & Kamei 1970) leggen in clusters van 20-50 (Berkvens et al. 2008) (figuur 2), die na drie dagen uitkomen (figuur 3). De larven zijn lang, donkergrijs tot zwart en hebben dikke uitsteeksels op de rug. In het tweede larvale stadium heeft de larve oranje vlekken op de flanken (figuur 4). In het derde en vierde stadium zijn de larven fel oranje gekleurd op hun rug, flanken en – in het vierde stadium – op de uitsteeksels (figuur 5). De ontwikkeling van larve tot pop duurt ongeveer elf dagen, waarna het nog vijf dagen duurt voordat de volwassen kever uit de pop kruipt (figuur 6) (Raak-van den Berg et al. 2016).



1. Twee parende adulten van *Harmonia axyridis*: *spectabilis*-mannetje en *succinea*-vrouwkje. Foto: Nina Fatouros, bugsinthepicture
1. Two mating adults of *Harmonia axyridis*: a melanic male (f. *spectabilis*) and a female with an orange ground colour (f. *succinea*).

Volwassen kevers van *H. axyridis* hebben een bol, glad lijf (Cuppen et al. 2004) en zijn groot in vergelijking met de in Nederland en Europa inheemse lieveheersbeestjes, namelijk 5-8 mm (Berkvens et al. 2008). De buikzijde en poten zijn bruin, het halsschild zwart met wit en de dekschilden roedoranje met zwart. De kleur van de dekschilden kent veel variatie en is erfelijk, waarbij de relatieve frequenties van de verschillende kleurtypen variëren per geografische regio, tijd en seizoen (Osawa & Nishida 1992, Zakharov & Blekhman 2013). De vier meest voorkomende kleurvormen zijn: roedoranje met nul tot 21 zwarte stippen (= *succinea*) (figuur 1), zwart met twee (= *conspicua*) of vier (= *spectabilis*) (figuur 1) rode stippen, of een schaakbordpatroon (= *axyridis*) (Majerus et al. 2006). Als de kever uit de pop kruipt, zijn de dekschilden bleek oranje, maar het patroon verschijnt binnen een paar uur. De kleur verdiept zich in de daaropvolgende weken of zelfs maanden (Hodek 1973). Vrouwjes zijn over het algemeen aan de ventrale zijde donkerder van kleur dan de mannetjes (McCornack et al. 2007).

Kevers die niet overwinteren leven twee tot vijf maanden, afhankelijk van temperatuur, voedsel en andere externe omstandigheden. In de herfst vliegen de volwassen kevers naar overwinteringslocaties waar ze clusters vormen op beschutte plekken. Als de temperatuur in de lente stijgt, paren de kevers en verspreiden ze zich op zoek naar voedsel (Koch 2003). Volwassen kevers die overwinteren leven nog zo'n twee maanden nadat ze uit hun winterslaap zijn gekomen, wat de totale levensduur verlengt tot zes tot acht maanden (Bazzocchi et al. 2004).

***Harmonia axyridis* als biologische bestrijder**

De laatste decennia is er veel onderzoek gedaan naar *H. axyridis*. In de jaren 1970, '80 en '90 werd in Noord-Amerika, Europa en Azië onderzocht hoe goed de kever bepaalde luizensoorten en andere insecten onder controle kon houden (e.g. Ferran et al. 1996, Hukusima & Kondo 1962, Michaud 2000). In Azië, het oorspronkelijke leefgebied van *H. axyridis*, worden de mogelijkheden om de kever als biologische bestrijder te gebruiken en in grote aantallen te kweken nog steeds onderzocht (Roy et al. 2016).

De grote vraagstuk van *H. axyridis* is een eigenschap die bijdraagt aan een goede bestrijding van bladluizen (Koch 2003). Omdat *H. axyridis* ook bij relatief lage temperaturen actief is (LaMana & Miller 1998), kan de kever ook als biologische bestrijder

ingezet worden in gematigde gebieden of op het moment dat populaties van inheemse lieveheersbeestjessoorten afnemen aan het einde van de zomer en in het begin van de herfst. Bovendien legt *H. axyridis* veel eieren (e.g. Hukusima & Kamei 1970, Wang et al. 2009), kan het leven van alternatieve voedselbronnen zoals pollen, vruchtensuikers en nectar (Berkvens et al. 2010), eitjes van vlinderachtigen (Berkvens et al. 2008, Chen et al. 2012, Osawa & Nishida 1992) of een kunstmatig dieet (bijv. Hukusima & Takeda 1975), kan het lange tijd bij lage temperaturen overleven en dus opgeslagen worden (Awad et al. 2013) en hoeft het als volwassen kever geen winterslaap/diapauze te ondergaan voordat het vruchtbaar is (Hodek 2012). Al deze factoren vergemakkelijken massaproductie voor biologische bestrijding, maar dragen ook bij aan de overleving van de populatie als de prooipopulatie klein is.

Harmonia axyridis is een effectieve natuurlijke vijand voor de bestrijding van bladluizen en andere insecten: in de Verenigde Staten draagt *H. axyridis* bij aan de bestrijding van luizenplagen bij de teelt van appels (Brown & Miller 1998), pecannoten (Mizell 2007), citrusvruchten (Michaud 2002), rozen (Snyder et al. 2004), soja (Gardiner et al. 2009, Mignault et al. 2006), mais, katoen, luzerne en hop (Michaud 2012) en in Azië is de bestrijding van schildluizen in naaldbossen en bamboe succesvol doordat grote hoeveelheden lieveheersbeestjes tegelijk losgelaten worden (Pervez & Omkar 2006).

Verspreiding

Harmonia axyridis is afkomstig uit Azië, uit een gebied dat wordt begrensd door Siberië in het noorden en Zuid-China in het zuiden en dat zich uitstrekt van westelijk Mongolië in het westen tot Japan in het oosten. Het lieveheersbeestje komt dus voor onder heel diverse natuurlijke omstandigheden waaronder land-, zee, gematigd en subtropisch klimaat (Brown et al. 2011, Poutsma et al. 2008). Als biologische bestrijder is *H. axyridis* in veel landen, gewassen en habitats geïntroduceerd (Koch 2003, Lucas et al. 2007b, Pervez & Omkar 2006, Roy et al. 2016). De eerste introductie in Noord-Amerika vond plaats in 1916 in Californië (Essig 1931) en Hawaii (Brown et al. 2011). Vervolgens is *H. axyridis* in de jaren 1970 en '80 in 14 verschillende staten geïntroduceerd. Het lieveheersbeestje is ook geïntroduceerd in Zuid-Amerika, in Argentinië (midden jaren 1980 en eind jaren 1990) (Poutsma



2. Cluster met net gelegde eieren van *Harmonia axyridis*. Foto: Nina Fatouros, bugsinthepicture
2. Freshly laid egg cluster of *Harmonia axyridis*.



3. Larven van *Harmonia axyridis* die net uit het ei gekropen zijn. De larven eten van eieren die niet zijn uitgekomen. Foto: Nina Fatouros, bugsinthepicture
3. Neonate larvae of *Harmonia axyridis* just hatched. Preying on conspecific eggs that did not hatch.

et al. 2008, Saini 2004) en Chili (1998) (Grež et al. 2010). De eerste introductie in Oost-Europa was in Georgië (1928), gevolgd door introducties in Oezbekistan, Oekraïne, Kazachstan en Wit-Rusland (1950-1970) (Iablokoff-Khznorian 1982, Poutsma et al. 2008). In West-Europa is *H. axyridis* in 1982 in Frankrijk geïntroduceerd om de geschiktheid van de kever als biologische bestrijder te onderzoeken (Schanderl et al. 1985, Coutanceau 2006). Het lieveheersbeestje werd in quarantaine gehouden totdat in 1990 met veldproeven werd begonnen. In 1995 werd *H. axyridis* voor het eerst voor commerciële doeleinden in het veld uitgezet (Coutanceau 2006). De eerste proeven in Nederland zijn uitgevoerd in 1995 in boomkwekerijen (Brouwer 1996) en vanaf 1996 is het lieveheersbeestje buiten gebruikt in boomkwekerijen en bij de teelt van sla (Cuppen et al. 2004) en ook ingezet in kassen (Mertens 1996).

De vele introducties van *H. axyridis* in het veld in verschillende werelddelen hadden als gevolg dat de kever zich op veel plaatsen heeft gevestigd. Het duurde tot 1988 voordat het lieveheersbeestje zich vestigde in de VS (Louisiana) (Krafsur et al. 1997), maar in 2000 had het zich al over een groot deel van Noord-Amerika verspreid. In Zuid-Amerika werd *H. axyridis* voor het eerst in het wild gemeld in Argentinië (2001) (Saini 2004) en Brazilië (2002) (Almeida & Silva 2002), maar nu komt het in de meeste Zuid-Amerikaanse landen voor (Roy et al. 2016). Hoewel

er geen gegevens zijn over geplande introducties in Afrika, is *H. axyridis* daar ook gevonden (Zuid-Afrika, Lesotho en Kenia) (Nedved et al. 2011, Stals 2010, Stals & Prinsloo 2007).

De eerste Europese vermelding van *H. axyridis* in het wild komt uit Duitsland (1999) (Brown et al. 2008). Sindsdien is het lieveheersbeestje sterk in aantal toegenomen, heeft het zich snel verspreid en nu heeft het zich in 40 verschillende Europese landen gevestigd (Roy et al. 2016).

In Nederland is *H. axyridis* in oktober 2002 voor het eerst gevonden in Groesbeek (Cuppen et al. 2004), een gebied waar het lieveheersbeestje nooit is losgelaten voor biologische bestrijding (A.J.M. Loomans persoonlijke mededeling). Het gebruik van dit lieveheersbeestje als biologische bestrijder kwam na deze vondst onder druk te staan, aangewakkerd door nieuwe wetgeving en doordat er negatieve neveneffecten bleken te zijn. Uiteindelijk werd vanaf begin 2005 verboden om *H. axyridis* los te laten (A.J.M. Loomans persoonlijke mededeling), maar in 2006 had het lieveheersbeestje zich al over grote delen van Nederland verspreid (Brown et al. 2008).

Diverse studies voorspellen, op basis van klimaat- en habitatgegevens van het oorspronkelijke leefgebied, dat *H. axyridis* zich in grote delen van de wereld zal kunnen vestigen (Bidinger et al. 2012, Poutsma et al. 2008).



4. Twee *Harmonia axyridis* larven in het tweede stadium etend aan één luis. Foto: Nina Fatouros, bugsinthepicture
4. Two second instar larvae of *Harmonia axyridis* preying on one aphid.

Neveneffecten

Omdat *H. axyridis* zoveel negatieve bijeffecten heeft, wordt het lieveheersbeestje in de nieuwe verspreidingsgebieden nu beschouwd als een invasieve exoot. De eerste neveneffecten zijn al in de jaren negentig gerapporteerd (Colunga-Garcia & Gage 1998, Cottrell & Yeargan 1998) en sindsdien heeft het onderzoek zich op de negatieve consequenties van de vestiging en verspreiding van *H. axyridis* geconcentreerd.

Achteraf kan geconcludeerd worden dat de mogelijke risico's van de introductie van *H. axyridis* in nieuwe gebieden niet voldoende zijn geëvalueerd, voordat daadwerkelijk tot introductie is overgegaan. Als destijds een risicoanalyse was uitgevoerd met de gegevens die toen beschikbaar waren, zou dat tot de conclusie hebben geleid dat deze soort niet als biologische bestrijder geïntroduceerd zou moeten worden, omdat het lieveheersbeestje niet kieskeurig is wat betreft zijn voedsel, een hoge reproductiecapaciteit heeft en groot is in vergelijking met inheemse soorten (Van Lenteren et al. 2008).

Effect op andere insecten

De vestiging van *H. axyridis* wordt in verband gebracht met de afname van inheemse lieveheersbeestjespopulaties in zowel stedelijke als landelijke gebieden in Europa en Noord-Amerika en met een verandering in de samenstelling en dynamiek binnen de groep van natuurlijke vijanden van bladluizen (Roy et al. 2016). Hierbij komt dat *H. axyridis* ook andere insecten lijkt te bedreigen, zoals de monarchvlinder *Danaus plexippus* (Linnaeus) (Koch 2003), bladluizen die geen plaag vormen (Koch & Galvan 2008) of biologische bestrijders van bepaalde onkruidsoorten (Sebolt & Landis 2004).

Effect op mensen

Niet alleen insecten hebben te lijden onder de invasie van *H. axyridis*. Ook mensen komen dit uitheemse lieveheersbeestje tegen in huis (Lucas et al. 2007a). Op zoek naar geschikte plekken om te overwinteren vliegen de lieveheersbeestjes in grote aantallen naar rotsen, bomen of door de mens gemaakte bouwwerken (Obata 1986). De lieveheersbeestjes kunnen huizen binnenkruipen en clusters vormen van wel duizend individuen. Als de temperatuur stijgt doordat de ruimte verwarmd wordt of doordat het lente wordt, worden de kevers actief en beginnen ze rond te kruipen en te vliegen (Nalepa et al. 2005, Wang et al.

2011). Lieveheersbeestjes die verstoord worden, geven reflexbloed af, een onaangenaam geurende, geeloranje vloeistof die vlekken geeft op muren en meubels (Huelsman & Kovach 2004) en allergische reacties kan veroorzaken (Goetz 2008). Er wordt zelfs gemeld dat de lieveheersbeestjes mensen bijten (Kovach 2004). In de Verenigde Staten overwinteren de lieveheersbeestjes soms in bijenkorven, wat niet zozeer vervelend is voor de bijen als wel voor de imkers (Koch 2003).

Effect op gewassen

Harmonia axyridis kan ook de voedselproductie verstoren. In de herfst gaan de volwassen kevers naar boom- en wijngaarden waar ze van het zoete fruit eten (figuur 7) (Kögel 2012, Lucas et al. 2007a). Ze worden aangezet tot deze overstap van het eten van bladluizen naar het eten van fruit doordat de luizenaantallen sterk afnemen als de gewassen waar de luizen op voorkomen,



5. *Harmonia axyridis* larve in het vierde larvenstadium. Foto: Nina Fatouros, bugsinthepicture
5. Fourth instar larva *Harmonia axyridis*.



6. Pop van *Harmonia axyridis*. Foto: Nina Fatouros, bugsinthepicture
6. Pupa *Harmonia axyridis*.



7. Volwassen *Harmonia axyridis* lieveheersbeestjes eten aan een rijpe appel. Foto: C. de Rooij
7. Adult beetles *Harmonia axyridis* preying on a ripe apple.

bijvoorbeeld sojabonen, mais of graan, geoogst worden (Bahlai & Sears 2009, Kögel 2012). De kevers zijn moeilijk van druiven te verwijderen en als ze worden verstoord of geplet tijdens het verwerken van de druiven geven ze reflexbloed af dat de smaak van de wijn aantast (Galvan et al. 2007, Kögel et al. 2012). In China wordt er verlies van dadelopbrengst gemeld doordat de kevers de dadelbloemen eten (Li et al. 1992).

Er zijn veel eigenschappen van *H. axyridis* waarvan gedacht wordt dat die zowel bijdragen aan het succes als biologische bestrijder als aan het invasieve succes van deze soort. Tot nu toe ontbreekt het echter aan een goed gedocumenteerde wetenschappelijke verklaring voor het succes van *H. axyridis*. Het doel van mijn promotieonderzoek was om de oorzaken en gevolgen van de vestiging en snelle verspreiding van *H. axyridis* in Nederland te bepalen.

Hoe kan het succes van *H. axyridis* verklaard worden?

Overwintering in Nederland

Ten eerste heb ik bestudeerd of de wijze van overwinteren van *H. axyridis* – diapauze of winterrust – een verklaring zou kunnen vormen voor zijn invasieve succes. De intensiteit en duur van de overwintering van *H. axyridis* werden bepaald door op verschillende plaatsen in het wild overwinterende individuen te verzamelen en te verplaatsen naar kooien in de buitenlucht om daar verder te overwinteren (figuur 8). Vanaf eind november werd iedere twee weken de intensiteit van de overwintering gemeten door de tijd tot aan het leggen van het eerste ei (= pre-ovipositieperiode) en de ontwikkeling van de ovaria van individuele kevers te bepalen, nadat deze waren overgebracht naar warme omstandigheden in het laboratorium onder lange-dag-omstandigheden. Wij namen alleen korte pre-ovipositieperiodes waar van vier tot elf dagen (mediaan), wat erop wijst dat *H. axyridis* aan het begin van onze waarnemingen niet in diapauze maar in winterrust verkeerde (Raak-van den Berg et al. 2012a). Bij stijgende temperaturen in de lente kan *H. axyridis* daardoor snel actief worden; desondanks wordt in het wild niet waargenomen dat *H. axyridis* in het voorjaar eerder actief is dan inheemse soorten.

Vervolgens onderzocht ik of *H. axyridis* in Noordwest-Europa slechts een vroege en korte periode heeft waarin de kever echt in diapauze verkeert. Deze periode zou dan eind oktober beginnen en in december overgaan in winterrust. Voor dit onderzoek werden steekproeven genomen op de overwinteringsplekken, meteen na de migratievluchten in oktober. De lieveheersbeestjes werden vervolgens in kooien in de buitenlucht gehouden en na bepaalde tijdsintervallen werd de tijd tot aan pre-ovipositie gemeten onder laboratoriumomstandigheden die optimaal waren voor het leggen van eieren: 25 °C bij zowel korte (D:L = 12:12) als lange (D:L = 8:16) dag. Tijdens het eerste deel van het experiment vond ik een significant maar klein verschil in pre-ovipositieperiode (2 dagen) van de lieveheersbeestjes die bij de twee verschillende daglengten gehouden waren. Dit verschil verdween in december, wat erop wijst dat lieveheersbeestjes tot half december in diapauze verkeren en daarna overgaan tot winterrust, zoals al ook uit het eerste onderzoek bleek. De bevindingen geven aan dat de diapauze van *H. axyridis* in het algemeen relatief kort en zwak is vergeleken met gepubliceerde gegevens over inheemse lieveheersbeestjes. Bovendien lijkt het erop dat de diapauze de laatste tien jaar korter is geworden (Raak-van den Berg et al. 2013).

De wintersterfte van vijf wilde (Nederlandse) populaties van *H. axyridis* is ook onderzocht onder natuurlijke en seminatuurlijke omstandigheden (Raak-van den Berg et al. 2012c). Als een groot aandeel van de populatie de winter overleeft, leidt dat tot een grote startpopulatie in het voorjaar en vervolgens een snelle populatieopbouw. Ik richtte mij op de mogelijke invloed van de positionering en oriëntatie van de groepen overwinterende *H. axyridis* op de wintermortaliteit van de kevers in de groepen (Raak-van den Berg et al. 2012c). Op beschutte plekken was de overleving hoger dan op onbeschutte plekken. Vergeleken met de meeste algemeen voorkomende inheemse soorten is winteroverleving van *H. axyridis* vergelijkbaar of hoger.

Levensloopp parameters in het veld in Nederland

Veel eerdere onderzoeken naar de eigenschappen van *H. axyridis* werden in het laboratorium uitgevoerd, waardoor de resultaten niet geëxtrapoleerd konden worden naar veldomstandigheden. Daarom heb ik de eigenschappen van *H. axyridis* en *Adalia*



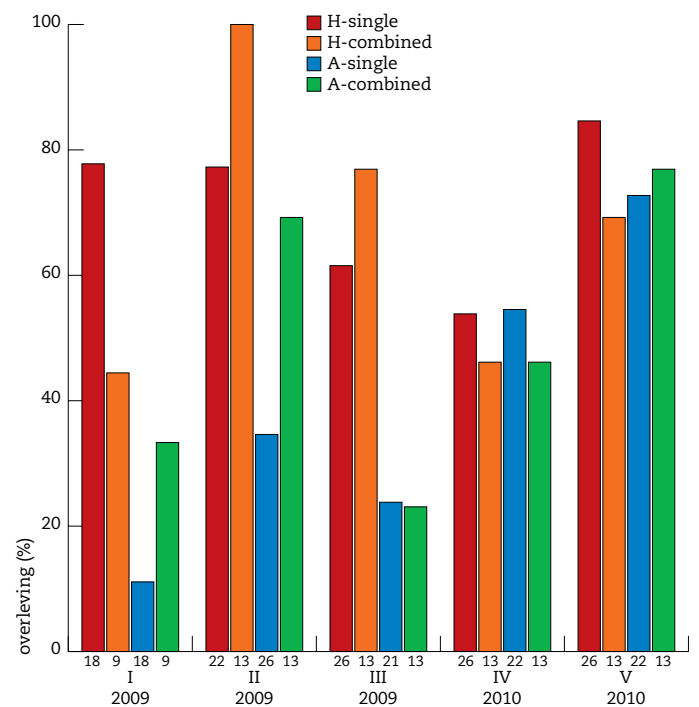
8. Overwinteringskooien voor studies naar wintermortaliteit en de ontwikkeling van diapauze in overwinterende volwassen *H. axyridis* kevers. Foto: Jeltje Stam
8. Overwintering cages for experiments on winter survival and diapause development of overwintering *H. axyridis* adults.

bipunctata (Linnaeus), onder semi-natuurlijke omstandigheden onderzocht. Larven die net uit het ei waren gekomen, werden in homogene of heterogene groepen op lindes (*Tilia platyphyllos*) gezet waarop ook ruim voldoende bladluizen (*Eucalipterus tiliae* Linnaeus) als voedsel aanwezig waren. De ontwikkelingstijd en overleving tot het uit de pop kruipen werden geschat. Voor beide soorten kwam de ontwikkelingstijd overeen met gegevens uit laboratoriumexperimenten onder gecontroleerde omstandigheden. De overleving van larven en poppen was voor beide soorten hoog (44.4-100% voor *H. axyridis* en 11.1-76.9% voor *A. bipunctata*), maar in het algemeen was de overleving voor *H. axyridis* aanzienlijk hoger dan voor de inheemse soort *A. bipunctata* (figuur 9). Onder de geteste omstandigheden, bij beschikbaarheid van voldoende voedsel en lage larvendichtheden, hebben we geen effect gevonden van de heterogene groepen op de ontwikkelingsduur van *A. bipunctata* en *H. axyridis* en onderlinge predatie leek geen belangrijke oorzaak te zijn van sterfte tijdens de ontwikkeling.

Predatiegedrag van lieveheersbeestjeslarven

De meeste lieveheersbeestjes zijn niet erg kieskeurig en prederen ook op soortgenoten en andere soorten lieveheersbeestjes. Dit gedrag werd onder semi-natuurlijke omstandigheden en bij een voedseltekort onderzocht voor drie soorten lieveheersbeestjes: *Coccinella septempunctata* Linnaeus, *A. bipunctata* en *H. axyridis* (Raak-van den Berg et al. 2012b). Het predatiegedrag van vierde stadiumlarven van deze drie soorten werd geobserveerd op kleine lindes. Gedurende de drie uur durende observaties was er zelden contact tussen de twee larven op een boom. Als de larven samen op één blad gezet werden, werd er in 23-43% van de gevallen minstens één keer contact gemaakt, afhankelijk van de onderzochte soortencombinatie. Hooguit 27% van deze ontmoetingen leidde tot een aanval. *Adalia bipunctata* en *C. septempunctata* vielen even vaak larven van de eigen soort aan als larven van een andere soort, terwijl *H. axyridis* vooral larven van de andere soort aanviel (figuur 10). Van de gevechten tussen twee soorten won *H. axyridis* respectievelijk 88% en 44% van de gevechten met *A. bipunctata* en *C. septempunctata*. In de andere gevallen was er geen winnaar. *Coccinella septempunctata* won alleen de gevechten met *A. bipunctata* en *A. bipunctata* won geen

enkel gevecht met een andere soort (figuur 11). De resultaten van deze semi-veldexperimenten bevestigen dat *H. axyridis* een sterke predator is van andere soorten; dit is waarschijnlijk een gevolg van zijn agressiviteit en van zijn goede afweer tegen predatie door andere soorten.



9. Overleving van de onvolwassen stadia (L1 tot ontpoppen) van *H. axyridis* (H) en *Adalia bipunctata* (A) op lindebomen in veldkooien met één lieveheersbeestjessoort (single) of beide soorten samen (combined) op een boom in vijf perioden (I-V) in twee opeenvolgende jaren (2009 en 2010). Onder elke staaf is het aantal individuen per behandeling weergegeven.

9. Immature survival from L1 to adult emergence of *Harmonia axyridis* (H) and *Adalia bipunctata* (A) in the field on lime trees in field-cages with one ladybird species (single) or both species together (combined) on a tree in 5 periods (I-V) in 2 consecutive years (2009 and 2010). Number of individuals for each treatment is given below each bar.



10. Twee larven in het vierde stadium: *Harmonia axyridis* valt *Coccinella septempunctata* aan tijdens gedragsobservatie. Foto: Marieke de Lange
10. Two fourth instar larva: *Harmonia axyridis* attacking *Coccinella septempunctata* during behaviour observation.

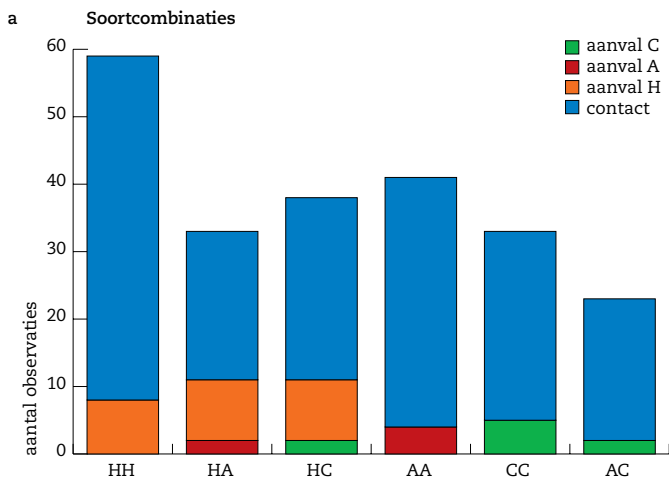
Natuurlijke vijanden

Harmonia axyridis heeft zelf ook natuurlijke vijanden. De afgelopen tien jaar zijn door P.S. van Wielink in Nederland lieveheersbeestjes verzameld met als doel deze natuurlijke vijanden in kaart te brengen. In de winter werden lieveheersbeestjes uit

overwinterende groepen bestudeerd, en in de lente tot aan de herfst werden 's nachts vliegende lieveheersbeestjes gevangen met verlichte schermen. In de winters van 2008, 2009 en 2010 heb ik de lieveheersbeestjes verzameld voor mijn experimenten. Deze lieveheersbeestjes werden onderzocht op de aanwezigheid van natuurlijke vijanden. In de steekproeven van 2003-2007 werden deze niet gevonden. Vanaf 2008 waren volwassen exemplaren van *H. axyridis* 's zomers en 's winters aangetast door schimmels (*Hesperomyces virescens*) (Haelewaters & De Kesel 2017) en parasitoïden (*Dinocampus coccinellae* (Schrank)) (figuur 12) en 's winters bovendien door nematoden (*Parasitylenchus bifurcatus*) en mijten (*Coccipolipus hippodamiae* (McDaniel en Morrill)) (figuur 13). Onze resultaten geven aan dat deze natuurlijke vijanden *H. axyridis* als gastheer beginnen te gebruiken, maar dat ze op inheemse lieveheersbeestjes vaker voorkomen. De natuurlijke vijanden zijn tot nu toe nog niet voldoende wijdverspreid en/of effectief om een verregaande invloed te hebben op de populaties van de indringer.

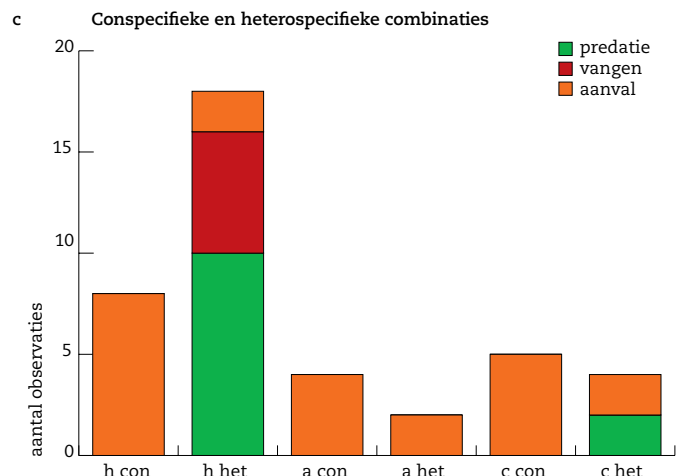
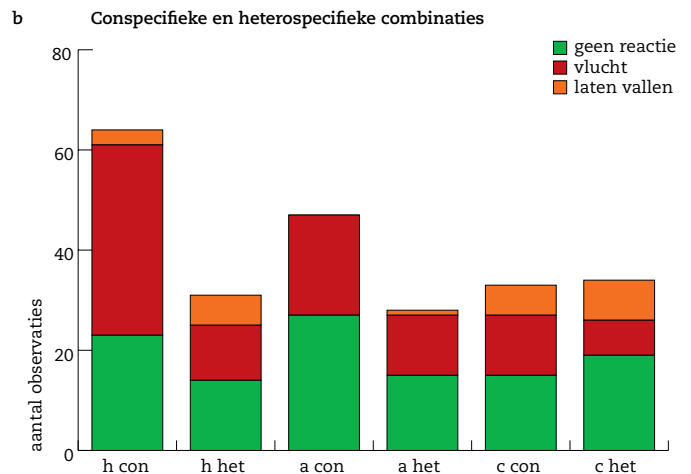
Literatuurstudie van levensloopp parameters

In een literatuurstudie heb ik onderzocht of invasieve populaties van *H. axyridis* verschillen van de inheemse Aziatische populaties in een aantal kenmerken. Daarvoor heb ik een meta-analyse uitgevoerd waarbij ik rekening heb gehouden met belangrijke co-variabelen die regelmatig gerapporteerd worden in gepubliceerd onderzoek, zoals geografische oorsprong, daglengte, voedsel en lieveheersbeestjesstam (wild of gekweekt). Temperatuur was een sleutelfactor die een consistent groot



11. Gedrag van drie verschillende soorten lieveheersbeestjes *Harmonia axyridis* (H), *Coccinella septempunctata* (C) en *Adalia bipunctata* (A) waargenomen tijdens gedragsobservatie op een lindeblad. Twee larven van het vierde stadium zijn samen op 1 blad gedurende 1000 seconden geobserveerd. (a) Het totaal aantal contacten dat is waargenomen per combinatie van soorten tijdens alle observaties. (b) Het totaal aantal niet-agressieve reacties na contact opgesplitst in contact met een larve dezelfde soort (conspecifics, afgekort tot 'con') en met een larve van een andere soort (heterospecifics, afgekort tot 'het'). (c) Het totaal aantal agressieve reacties na contact opgesplitst in contact met een larve dezelfde soort (conspecifics, afgekort tot 'con') en met een larve van een andere soort (heterospecifics, afgekort tot 'het').

11. Behaviours observed in experiments of tree ladybird species *Harmonia axyridis* (H), *Coccinella septempunctata* (C), and *Adalia bipunctata* (A). Two fourth instar larvae were observed for 1000 seconds on one leaf. (a) Total number of contacts made by per species combinations. (b) Total number of non-aggressive responses after contact, when paired with conspecifics or heterospecifics (abbreviated with 'con' and 'het' respectively). (c) Total number of aggressive responses after contact, when paired with conspecifics or heterospecifics (abbreviated with 'con' and 'het' respectively).





12. De sluipwesp *Dinocampus coccinellae* kruipt uit cocon onder een adult van *Harmonia axyridis*. Foto: Richard Comont
12. The parasitic wasp *Dinocampus coccinellae* emerges from a cocoon under an *Harmonia axyridis* adult.



13. *Coccipolipus hippodamiae*-vrouwtjes met eieren onder het dekschild van *Harmonia axyridis*. Foto: Emma Rhule
13. Female *Coccipolipus hippodamiae* mites with eggs at the underside of the elytra of an *Harmonia axyridis* adult.

effect had op de ontwikkeling en overleving in elk stadium en op de reproductiviteitskenmerken van *H. axyridis*. Voedsel, lieveheersbeestjesstam (wild of gekweekt) en daglengte hadden effect op enkele eigenschappen, maar niet op alle eigenschappen en het algehele effect over alle eigenschappen heen was klein.

De mondiale dataset laat verschillen in levensloopparameters zien tussen Aziatische en invasieve populaties van het lieveheersbeestje. Echter, de resultaten van de analyse wijzen niet eenduidig in een bepaalde richting als gevolg van een gebrek aan consistentie in de resultaten tussen studies. Met een slag om de arm heb ik de conclusie getrokken dat invasieve individuen een kortere pre-ovipositieperiode, een hogere fecunditeit en een langere levensduur hebben dan de Aziatische individuen. De resultaten van de meta-analyse ondersteunen dus het idee dat de levensparameters veranderd zijn tijdens de invasie en verspreiding in Noord-Amerika en Europa (Raak-van den Berg et al. 2017).

Vervolgens vergeleek ik levensloopparameters van invasieve *H. axyridis* en de inheemse Europese lieveheersbeestjes *A. bipunctata*, *C. septempunctata* en *Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus). Vergeleken met inheemse soorten ontwikkelt *H. axyridis* zich langzamer en begint later met de voortplanting, wat erop lijkt te duiden dat deze indringer in dit opzicht geen (concurrentie)voordeel heeft. Echter, *H. axyridis* heeft een langere levensduur, legt meer eieren en brengt per jaar meer generaties voort, waardoor *H. axyridis* gemakkelijk binnen een paar jaar inheemse soorten in aantal kan overvleugelen. Bovendien komt deze soort als winnaar uit de strijd in gevechten met de meeste andere soorten lieveheersbeestjes (Raak-van den Berg et al. 2016).

Conclusies

Hoewel er onder semi-veldomstandigheden met voldoende voedsel geen effect gevonden werd van de aanwezigheid van *H. axyridis* op de overlevingskansen, ontwikkeling, gewicht en grootte van de inheemse soort *A. bipunctata*, kan predatie tussen soorten toch voorkomen onder natuurlijke omstandigheden aangezien bladluizenkolonies relatief kort bestaan wat uitein-

delijk prooischaarste veroorzaakt. Als larven van lieveheersbeestjes elkaar ontmoeten, winnen *H. axyridis*-larven gevechten met larven van de inheemse soorten *A. bipunctata* en *C. septempunctata*. Doordat *H. axyridis* een sterke predator is van larven van zowel andere soorten als van de eigen soort, worden zijn langzame ontwikkeling en – vergeleken met inheemse soorten – late aankomst bij bladluizenkolonies gecompenseerd door zijn vermogen om van eieren, larven en poppen van andere lieveheersbeestjes te leven en op die manier zijn ontwikkeling te voltooien. De succesvolle invasie van *H. axyridis* in Nederland kan worden verklaard door de combinatie van kenmerken die hierboven zijn genoemd: overleving in de winter, overleving van larven en pop, levensduur, reproductie, aantal generaties per jaar en predatie van andere lieveheersbeestjes van de eigen soort en van andere soorten.

Verschillende feiten, zoals (1) de vrij stabiele diversiteit en wijdverspreide aanwezigheid van verschillende soorten lieveheersbeestjes in Azië, (2) de waarneming dat de populatiedichtheid van geïntroduceerde invasieve planten en dieren op den duur (vaak) afneemt, (3) de waargenomen vermindering in aantallen van sommige invasieve exotische lieveheersbeestjessoorten in de loop van de tijd en (4) het eerste bewijs dat in de gebieden waar *H. axyridis* zich heeft gevestigd, natuurlijke vijanden hem als gastheer beginnen te gebruiken, lijken erop te wijzen dat de huidige situatie in Europa misschien niet het eindstadium is, maar een overgang naar een nieuwe situatie waarin sommige inheemse soorten weliswaar sterk in aantal afgenomen zijn, maar toch niet uitsterven.

Dankwoord

Dank aan ieder die op zijn of haar eigen manier een bijdrage heeft geleverd aan het onderzoek dat hierboven op hoofdlijnen is beschreven. In alfabetische volgorde: Bas Allema, Saskia Benedictus, Jetske de Boer, Carl van Boxel, Gerrit Gort, Hans Helder, Marianne Haarhuis, Danny Haelewaters, Lia Hemerik, Peter de Jong, Marieke de Lange, Joop van Lenteren, Brian Manly, Gerard Mekking, Michiel Raak, Andries Siepel, Jeltje Stam, Wopke van der Werf en Paul van Wielink.

Literatuur

- De Almeida LM & De Silva VB 2002. First record of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae): a lady beetle native to the Palaearctic region. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 941-944.
- Awad M, Kalushkov P, Nedvedova T & Nedved O 2013. Fecundity and fertility of ladybird beetle *Harmonia axyridis* after prolonged cold storage. *BioControl* 58: 657-666.
- Bahlai C & Sears M 2009. Population dynamics of *Harmonia axyridis* and *Aphis glycines* in Niagara Peninsula soybean fields and vineyards. *Journal of the Entomological Society of Ontario* 140: 27-39.
- Bazzocchi GG, Lanzoni A, Accinelli G & Burgio G 2004. Overwintering, phenology and fecundity of *Harmonia axyridis* in comparison with native coccinellid species in Italy. *BioControl* 49: 245-260.
- Berkvens N, Bonte J, Berkvens D, Tirry L & De Clercq P 2008. Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *BioControl* 53: 211-221.
- Berkvens N, Landuyt C, Deforce K, Berkvens D, Tirry L & De Clercq P 2010. Alternative foods for the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 107: 189-195.
- Bidinger K, Lotters S, Rodder D & Veith M 2012. Species distribution models for the alien invasive Asian Harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*). *Journal of Applied Entomology* 136: 109-123.
- Brouwer G 1996. Lieveheersbeestjes. *Ekoland* 5: 8-9.
- Brown MW & Miller SS 1998. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109: 143-151.
- Brown PMJ, Adriaens T, Bathon H, Cuppen J, Goldarazena A, Hagg T, Kenis M, Klausnitzer BEM, Kovar I, Loomans AJM, Majerus MEN, Nedved O, Pedersen J, Rabitsch W, Roy HE, Ternois V, Zakharov IA & Roy DB 2008. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl* 53: 5-21.
- Brown PMJ, Thomas CE, Lombaert E, Jeffries DL, Estoup A & Lawson Handley L-J 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *BioControl* 56: 623-641.
- Chen J, Qin QJ, Liu S & He YZ 2012. Effect of six diets on development and fecundity of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *African Entomology* 20: 85-90.
- Colunga-Garcia M & Gage SH 1998. Arrival, establishment, and habitat use of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a Michigan landscape. *Environmental Entomology* 27: 1574-1580.
- Cottrell T-E & Yeargan K-V 1998. Intraguild predation between an introduced lady beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), and a native lady beetle, *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 71: 159-163.
- Coutanceau J-P 2006. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773): une Coccinelle asiatique introduite, acclimatée et en extension en France. *Bulletin de la Societe Entomologique de France* 111: 395-401.
- Cuppen J, Heijerman Th, Van Wielink PS & Loomans AJM 2004. Het Lieveheersbeestje *Harmonia axyridis* in Nederland: een aanwinst voor onze fauna of een ongewenste indringer (Coleoptera: Coccinellidae)? *Nederlandse faunistische mededelingen* 20: 1-12.
- Essig EO 1931. *A history of entomology*. MacMillan.
- Ferran A, Niknam H, Kabiri F, Picart JL, De-Herce C, Brun J, Iperiti G & Lapchin L 1996. The use of *Harmonia axyridis* larvae (Coleoptera: Coccinellidae) against *Macrosiphum rosae* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae) on rose bushes. *European Journal of Entomology* 93: 59-67.
- Galvan TL, Burkness EC, Vickers Z, Stenberg P, Mansfield AK & Hutchison WD 2007. Sensory-based action threshold for multicolored Asian lady beetle-related taint in winegrapes. *American Journal of Enology and Viticulture* 58: 518-522.
- Gardiner MM, Landis DA, Gratton C, Schmidt N, O'Neal M, Mueller E, Chacon J, Heimpel GE & DiFonzo CD 2009. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions* 15: 554-564.
- Goetz DW 2008. *Harmonia axyridis* ladybug invasion and allergy. *Allergy and Asthma Proceedings* 29: 123-129.
- Greza A, Zaviezo T, Gonzalez G & Rothman S 2010. *Harmonia axyridis* in Chile: a new threat. *Ciencia e Investigacion Agraria* 37: 145-149.
- Haelewaters D & De Kesel A 2017. De schimmel *Hesperomyces virescens*, een natuurlijke vijand van lieveheersbeestjes. *Entomologische Berichten* 77: 106-118.
- Hodek I 1973. *Biology of Coccinellidae: with keys for identification of larvae*. Junk.
- Hodek I 2012. Diapause/dormancy. In: *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)* (Hodek I, Van Emden HF & Honek A eds): 275-342. Blackwell Publishing.
- Huelsman M & Kovach J 2004. Behavior and treatment of the multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) in the urban environment. *American Entomologist* 50: 163-164.
- Hukusima S & Kamei M 1970. Effects of various species of aphids as food on development, fecundity and longevity of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture of Gifu University* 29: 53-66.
- Hukusima S & Kondo K 1962. Further evaluation in the feeding potential of the predatory insects and spiders in association with aphids harmful to apple and pear growing, and the effect of pesticides on predators. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 6: 274-280.
- Hukusima S & Takeda S 1975. Artificial diets for larvae of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae), an insect predator of aphids and scale insects. *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture of Gifu University* 38: 49-53.
- Iablokoff-Khnzorian SM 1982. Les Coccinelles, Coléoptères-Coccinellidae. *Boubée*.
- Koch RL 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science* 3: 1-16.
- Koch RL & Galvan TL 2008. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53: 23-35.
- Kögel S 2012. Risikoabschätzung von *Harmonia axyridis*, dem Asiatischen Marienkäfer, für den Deutschen Obst- und Weinbau. *Professur Julius Kühn-Institut, Quedlinburg*.
- Kögel S, Gross J & Hoffmann C 2012. Sensory detection thresholds of "ladybird taint" in 'Riesling' and 'Pinot Noir' under different fermentation and processing conditions. *Vitis* 51: 27-32.
- Kovach J 2004. Impact of multicolored Asian lady beetles as a pest of fruit and people. *American Entomologist* 50: 159-161.
- Krafsur ES, Kring TJ, Miller JC, Nariboli P, Obrycki JJ, Ruberson JR & Schaefer PW 1997. Gene flow in the exotic colonizing lady beetle *Harmonia axyridis* in North America. *Biological Control* 8: 207-214.
- LaMana ML & Miller JC 1998. Temperature-dependent development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 27: 1001-1005.
- Li K, Chen X & Wang H 1992. New discovery of feeding habitats of some ladybirds. *Shaanxi Forest Science and Technology* 2: 84-86.
- Lucas E, Labrie G, Vincent C & Kovach J 2007a. The multicoloured Asian ladybird beetle: beneficial or nuisance organism? In: *Biological control: a global perspective* (Vincent C, Goettel MS & Lazarovits G eds): 38-52. CABI.
- Lucas E, Vincent C, Labrie G, Chouinard G, Fournier F, Pelletier F, Bostanian NJ, Coderre D, Mignault MP & Lafontaine P 2007b. The multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Quebec agroecosystems ten years after its arrival. *European Journal of Entomology* 104: 737-743.
- Majerus MEN, Mabbott P, Rowland F & Roy H 2006. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Col., Coccinellidae) arrives in Britain. *Entomologist's Monthly Magazine* 142: 87-92.
- McCormack BP, Koch RL & Ragsdale DW 2007. A simple method for in-field sex determination of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*. *Journal of Insect Science* 7: 12.
- Mertens M 1996. *Harmonia* gaat gelijk aan de slag. *Groente + Fruit / Vakdeel Glasgroenten* 6.
- Michaud JP 2000. Development and reproduction of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the citrus aphids *Aphis spiraecola* Patch and *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). *Biological Control* 18: 287-297.
- Michaud JP 2002. Classical biological control: a critical review of recent programs against citrus pests in Florida. *Annals of the Entomological Society of America* 95: 531-540.
- Michaud JP 2012. Coccinellids in biological control. In: *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)* (Hodek I, Van Emden HF & Honek A eds): 488-519. Blackwell Publishing.
- Mignault MP, Roy M & Brodeur J 2006. Soybean aphid predators in Quebec and the suitability of *Aphis glycines* as prey for three Coccinellidae. *BioControl* 51: 89-106.
- Mizell RF 2007. Impact of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on native

- arthropod predators in pecan and crape myrtle. Florida Entomologist 90: 524-536.
- Nalepa CA, Kennedy GG & Brownie C 2005. Role of visual contrast in the alighting behavior of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) at overwintering sites. Environmental Entomology 34: 425-431.
- Nedved O, Hava J & Kulikova D 2011. Record of the invasive alien ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) from Kenya. Zookeys 106: 77-81.
- Obata S 1986. Determination of hibernation site in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae). Kontyu 54: 218-223.
- Osawa N & Nishida T 1992. Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): the role of non-random mating. Heredity 69: 297-307.
- Pervez A & Omkar 2006. Ecology and biological control application of multicoloured asian ladybird, *Harmonia axyridis*: a review. Biocontrol Science and Technology 16: 111-128.
- Poutsma J, Loomans AJM, Aukema B & Heijerman Th 2008. Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model. BioControl 53: 103-125.
- Raak-van den Berg CL 2014. *Harmonia axyridis*: how to explain its invasive success in Europe? Proefschrift Wageningen University.
- Raak-van den Berg CL, Hemerik L, De Jong PW & Van Lenteren JC 2012a. Mode of overwintering of invasive *Harmonia axyridis* in the Netherlands. BioControl 57: 71-84.
- Raak-van den Berg CL, Hemerik L, Van der Werf W, De Jong PW & Van Lenteren JC 2017. Did the life history of multicoloured Asian ladybeetle, *Harmonia axyridis*, change when it spread across the globe? - a meta-analysis. BioControl: DOI 10.1007/s10526-017-9805-0.
- Raak-van den Berg CL, De Jong PW, Hemerik L & Van Lenteren JC 2013. Diapause and postdiapause quiescence demonstrated in overwintering of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in northwestern Europe. European Journal of Entomology 110: 585-591.
- Raak-van den Berg CL, De Lange HJ & Van Lenteren JC 2012b. Intraguild predation behaviour of ladybirds in semi-field experiments explains invasion success of *Harmonia axyridis*. Plos One 7(7): e40681.
- Raak-van den Berg CL, Stam JM, De Jong PW, Hemerik L & Van Lenteren JC 2012c. Winter survival of *Harmonia axyridis* in The Netherlands. Biological Control 60: 68-76.
- Roy HE, Brown PMJ, Adriaens T, Berkvens N, Borges I, Clusella-Trullas S, Comont RF, De Clercq P, Eschen R, Estoup A, Evans EW, Facon B, Gardiner MM, Gil A, Grez AA, Guillemaud T, Haelewaters D, Herz A, Honek A, Howe AG, Hui C, Hutchison WD, Kenis M, Koch RL, Kulfan J, Lawson Handley L, Lombaert E, Loomans A, Losey J, Lukashuk AO, Maes D, Magro A, Murray KM, Martin GS, Martinkova Z, Minnaar IA, Nedved O, Orlova-Bienkowskaja MJ, Osawa N, Rabitsch W, Ravn HP, Rondoni G, Rorke SL, Ryndevich SK, Saethre M-G, Sloggett JJ, Soares AO, Stals R, Tinsley MC, Vandereycken A, van Wielink P, Vigišová S, Zach P, Zakharov IA, Zaviezto T & Zhao Z 2016. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. Biological Invasions 18: 997-1044.
- Saini ED 2004. Presence of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) Buenos Aires province. Biological and morphological aspects. RIA, Revista de Investigaciones Agropecuarias 33: 151-160.
- Schanderl H, Ferran A & Larroque MM 1985. The trophic and thermal requirements of larvae of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas. Agronomie 5: 417-421.
- Sebolt DC & Landis DA 2004. Arthropod predators of *Galerucella californiensis* L. (Coleoptera: Chrysomelidae): An assessment of biotic interference. Environmental Entomology 33: 356-361.
- Snyder WE, Ballard SN, Yang S, Clevenger GM, Miller TD, Ahn JJ, Hatten TD & Berryman AA 2004. Complementary biocontrol of aphids by the ladybird beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Aphelinus asychis* on greenhouse roses. Biological Control 30: 229-235.
- Stals R 2010. The establishment and rapid spread of an alien invasive lady beetle: *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in southern Africa, 2001-2009. IOBC/wprs Bulletin 58: 125-132.
- Stals R & Prinsloo G 2007. Discovery of an alien invasive, predatory insect in South Africa: the multicoloured Asian ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). South African Journal of Science 103: 123-126.
- Van Lenteren JC 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. BioControl 57: 1-20.
- Van Lenteren JC, Loomans AJM, Babendreier D & Bigler F 2008. *Harmonia axyridis*: an environmental risk assessment for Northwest Europe. BioControl 53: 37-54.
- Wang H, Ji S & Zhai W 2009. Effect of temperature on survival, development and fecundity of *Harmonia axyridis*. Chinese Bulletin of Entomology 46: 449-452.
- Wang S, Michaud JP, Tan XL, Zhang F & Guo XJ 2011. The aggregation behavior of *Harmonia axyridis* in its native range in Northeast China. BioControl 56: 193-206.
- Zakharov I & Blekhman A 2013. Comparative analysis of invasive and native populations of *Harmonia axyridis* by a complex of morphological traits. IOBC/wprs Bulletin 94: 131-139.

Geaccepteerd: 2 februari 2017

Summary

Harmonia axyridis, how to explain its invasive success in Europe?

The multicoloured Asian ladybird, *Harmonia axyridis*, is an effective natural enemy to control aphid and other insect pests. *Harmonia axyridis* has a high voracity, is active at relatively low temperatures and does not have an obligate diapause. The ladybird has been introduced as biological control agent. After this introduction, it has established itself and spread through North America, Europe and South America. *Harmonia axyridis* gave rise to problems, like negative effects on fruit production and on non-target insects. Nowadays, *H. axyridis* is considered an invasive species. *Harmonia axyridis* has many characteristics which are thought to contribute to its invasive success. First the biology of *H. axyridis*, its characteristics as biological control agent, its global spread and the side-effects of *H. axyridis* are discussed. Next, possible causes and effects of the establishment and rapid spread of *H. axyridis* in the Netherlands are described: overwintering in the Netherlands, predation behaviour, natural enemies and life history characteristics. The suggestion is that the current situation in Europe is not the terminal stage but a transition to a new balance where some native species are strongly reduced in abundance, but will not become extinct.



C. Lidwien Raak-van den Berg

Nederlandse Voedsel- en Warenautoriteit
Geertjesweg 15
6706 EA Wageningen
lidwienraakvandenber@gmail.com

Wageningen Universiteit
Laboratory of Entomology
Postbus 16
6700 AA Wageningen