

УДК 632.937

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОКЦИНЕЛЛИДЫ
HARMONIA AXYRIDIS PALL.
ПО РИСУНКУ НАДКРЫЛИЙ И НАЛИЧИЮ ЭЛИТРАЛЬНОГО ГРЕБНЯ**

Балуева Екатерина Николаевна, аспирант лаборатории № 7: «Биологические методы защиты растений»

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, ГНУ ВНИИЗР
196608, г. Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 3,
тел. 9-911-783-06-16, e-mail: elfera@list.ru; vizrspb@mail333.com

Кокцинеллида-афидофаг Harmonia axyridis Pall. используется для защиты растений на широком спектре культур как в открытом, так и закрытом грунте. Малоизученной зоной ареала H. axyridis остается Корейский полуостров. Автором проведена сравнительная оценка фенотипической структуры популяций кокцинеллиды Harmonia axyridis Pall. по двум признакам: рисунку надкрылий и наличию элитрального гребня. Жуков собирали в 2007–2008 гг. на о. Чеджу (33°10' с.ш), расположенном у южной оконечности Корейского полуострова, в окрестностях г. Нонсана (36°20' с.ш.) и г. Уссурийска. Островная популяция с о. Чеджу, по сравнению с материковыми из Нонсана и Уссурийска, отличается значительным фенотипическим разнообразием. Отличительной чертой выборки с о. Чеджу является высокая частота морфотипов aulica и intermedia. В выборке из Нонсана (2008 г.) нами были зарегистрированы особи, предположительно отнесенные к гетерозиготным особям по редким фенотипам transversifascia и tripunctata. Между исследуемыми популяциями H. axyridis выявлены существенные отличия не только по рисунку надкрылий, но и по частоте встречаемости элитрального гребня.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, фенотипическая структура популяций, элитральный гребень, рисунок надкрылий, морфотип, succinea, spectabilis, conspiciua, aulica, intermedia, частоты морфотипов.

**PHENOTYPICAL VARIABILITY OF COCCINELLID HARMONIA AXYRIDIS
ACCORDING TO WING PATTERNS AND ELYTRAL COMB**

Balueva Ekaterina N.

The ladybird Harmonia axyridis Pall. is used for protection of plants on a wide spectrum of agricultural crops, both in open and the closed soil. The Korean peninsula is still insufficiently studied area of H. axyridis. The Harmonia axyridis beetles were collected in 2007–2008 in the Korean peninsula (vicinity of Nonsan, 36°20' N) and in the Jeju Island (near the Botanic garden, 33°10' N), Ussuriisk (42°N). We investigated a comparative estimation phenotypical structures of populations of H. axyridis with two attributes: wing patterns and presence of elytral comb.

The island population on island Cheju in comparison with continental one on Nonsan and Ussuriisk differs with significant phenotypical variety. Distinctive feature of the sample from island Cheju is a high frequency of morphotypes aulica and intermedia. In the sample from Nonsan (2008) individuals presumably related to heterozygotic individuals on rare phenotypes transversifascia and tripunctata had been registered. Essential differences between researched populations H. axyridis are revealed not only on figure elytra, but also on frequency of occurrence elytral ridge.

Key words: *Harmonia axyridis*, structure of phenotypical population, elytral comb, wing patterns, morphotype, succinea, spectabilis, conspiciua, aulica, intermedia, frequencies of morphotypes.

Кокцинеллида-афидофаг Harmonia axyridis Pall. используется для защиты растений уже около полувека. Интродукцию хармонии проводили в Предкарпатье в конце 60-х гг. [2]. В Приморском крае для хармонии доказана возможность сезонной колонизации в теплицах [9,11]. Свойственные хармонии экологическая пластичность и высокая прожорливость позволяют использовать этот вид в борьбе с тлями на широком спектре культур, как в открытом, так и закрытом грунте.

Хармония широко распространена в Юго-Восточной Азии и Сибири. На северо-западе пограничными точками ареала являются г. Тюкалинск Омской области, на севере – г. Якутск и Шантарские острова. В юго-западной части граница ареала проходит по северной Монголии. На востоке пограничные точки находятся на юге о. Сахалин, о. Кунашир и Японских островах [1, 7]. В течение последних 10–15 лет вид акклиматизировался в Европе (Англия, Бельгия, Франция), Северной и Южной Америке [14].

Для понимания факторов, обеспечивших быстрое расселение хармонии в разных экологических условиях, а также для полноценного освоения природных ресурсов этого энтомофага необходимы детальные исследования фенотипической структуры нативных (азиатских) популяций *H. axyridis*.

Ф.Г. Добржанский одним из первых описал у хармонии ярко выраженную географическую изменчивость рисунка *эмп* [12]. Изучение полиморфизма *H. axyridis* проводилось в Приморском крае [10], в Японии [23, 25], в Забайкалье [6], в Западной Сибири [3]. Малоизученной зоной ареала *H. axyridis* остается Корейский п-ов. Нам удалось найти фрагментарные данные за 1925 г. о фенотипическом составе популяции из Суйгена (Suigen, 37° с.ш.) [15]. Современные исследования ограничиваются одной работой, в которой дана оценка фенотипического состава популяции из окрестностей Дэдждона (Daedjon, 33° с.ш.), расположенного в центральной части Корейского п-ова [24]. Данные этих исследователей фрагментарны и не позволяют пока сделать обоснованных выводов о характере и механизмах поддержания полиморфизма в природных популяциях хармонии на территории Кореи.

Популяции *H. axyridis* на Корейском п-ове географически занимают промежуточное положение между континентальными популяциями Китая и островными в Японии. По фенотипическому составу популяции на Японских островах резко отличаются от континентальных. Существенные отличия наблюдаются по рисунку надкрылий и по доле особей, несущих элитральный гребень [4, 15]. Поэтому Корейский п-ов как пограничная зона, вблизи которой происходит смена доминирующих морфотипов, представляет особый интерес для исследования.

Нами проведена сравнительная оценка фенотипической структуры популяций кокцинеллиды *Harmonia axyridis* Pall. по двум признакам: рисунку надкрылий и наличию элитрального гребня. Рисунок надкрылий определяется серией множественных аллелей одного локуса [23]. Рисунок надкрылий составляют серию переходов от светлых (желтых или красных) форм до черных с одним или двумя светлыми пятнами на надкрыльях. Наиболее распространены 4 аллели: *succinea*, *axyridis*, *spectabilis* и *conspicua* (рис. 1). Аллели образуют ряд кодоминирования: *conspicua* > *spectabilis* > *axyridis* > *succinea*. Морфотип *succinea* рецессивен по отношению ко всем остальным формам.



Рис. 1. Основные типы окраски надкрылий *H. Axyridis*;
1 – *succinea*, 2, – *axyridis*, 3 – *spectabilis*, 4 – *conspicua*

Элитральный гребень – детерминирует доминантный аллель одного аутосомного гена [17].

Жуков собирали в 2007–2008 гг. на о. Чеджу (33°10' с.ш), расположенном у южной оконечности Корейского п-ва, в окрестностях г. Нонсана (36°20' с.ш.) и г. Уссурийска (42° с.ш., сборы В.И. Потемкиной). Отлов особей проводили без специального выбора на местах зимовки или во время осеннего лета на зимовку. На частоты морф в таких выборках не влияет наличие микростациональной изменчивости, описан-

ной для некоторых популяций гармонии. Поэтому собранные во время осенней миграции или на местах зимовки выборки жуков отражают фенотипический состав совокупной географической популяции. Кроме того, в осенних сборах (в отличие от весенних) на частоту фенотипов не влияют различия в сроках разлета с мест зимовки, связанные с более быстрым прогревом особей-меланистов.

Особей сортировали по полу, наличию элитрального гребня и рисунку надкрылий, выделяя морфотипы *succinea*, *spectabilis* и *conspicua* согласно классификации Тана [23].

Рассчитывали частоту встречаемости каждого фенотипа по формуле:

$$p = \frac{N_p}{N} \times 100 \%,$$

где N_p – число особей определенного фенотипа, N – число особей в выборке.

Среднее число фенотипов рассчитывали по формуле:

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

где p_1, \dots, p_m – частоты фенотипов [5].

Ошибку среднего числа морфотипов рассчитывали по формуле:

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

где μ – среднее число морфотипов, m – число морфотипов, N – число особей в выборке [5].

Фенотипическое разнообразие в популяциях *H. axyridis* оценивали по среднему числу морфотипов (μ) с учетом их частоты (табл. 1). Островная популяция с о. Чеджу, по сравнению с материковыми из Нонсана и Уссурийска, отличается значительным фенотипическим разнообразием. Отличительной чертой выборки с о. Чеджу является высокая частота морфотипов *aulica* и *intermedia* (табл. 1).

Таблица 1

Фенотипический состав природных популяций *Harmonia axyridis*

Фенотипы	Частоты фенотипов, %				
	о. Чеджу, 2007 г.	г. Нонсан, 2008 г.	г. Уссурийск, 2008 г.	о. Кюсю*	о. Сикоку*
<i>succinea</i>	60,6	92,0	87,0	2,3	10,7
<i>aulica</i>	17,4	0,17	0	0	0
<i>intermedia</i>	4,2	0	0	0	0
<i>axyridis</i>	0	0	0	2,2	5,8
<i>spectabilis</i>	11,4	3,8	6,0	11,1	19,1
<i>conspicua</i>	6,5	4,0	7,0	83,6	64,1
Другие фенотипы	0	0,17	0,15	0	0
Тестировано особей	431	2335	647	995	534
Среднее число фенотипов, μ	3,19 ± 0,116	2,04 ± 0,065	2,15 ± 0,078	3,38 ± 0,046	3,70 ± 0,046

*Примечание: данные по Японским островам (Komai et al., 1950)

В двух выборках из г. Нонсана в 2008 г. было найдено 4 особи морфы *aulica*, в материале из Уссурийска этот фенотип представлен не был. На Корейском п-ове этот морфотип ранее выявлен не был, как по нашим данным, так и по литературным [13]. В Приморском крае *aulica* и *intermedia* встречаются чрезвычайно редко, их доля не превышает 0,3 % и 0,03 % соответственно [10]. По данным Тана [23], морфотип *aulica* определяется двумя аллелями, фенотипическое различие между которыми заключается в очертании темной каймы на надкрыльях. Аллель SA2SA2 – формирует широкую кайму, образующую клиновидный рисунок у срединной линии элитр, SA1SA1 – фенотипически проявляется в виде узкой каймы по краю надкрылий (рис. 2). На о. Чеджу в 2007 г. были найдены жуки с морфотипом *aulica* SA1SA1-типа, а в г. Нонсане в 2008 г. – SA2SA2-типа.

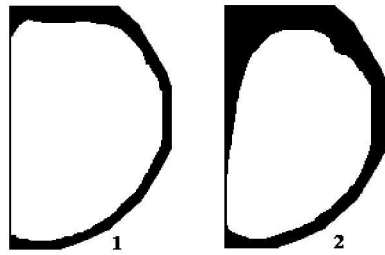


Рис. 2. Формы морфотипа *aulica*;
1 – SA2SA2, 2 – SA1SA1

По значительной площади светлого поля на надкрыльях *aulica* и *intermedia* близки к доминирующей на материке *succinea*. Поэтому, несмотря на очевидные фенотипические различия в обеих популяциях, преобладают светлоокрашенные формы. Их доля на материке (г. Нонсан) и на о. Чеджу одинаково высока – 95 % и 91 % соответственно, что свидетельствует об адаптивном преимуществе, которое получают светлые формы в данных местах обитания. Частичная замена (на 20 %) одной светлой формы (*succinea*) на две другие (*aulica* и *intermedia*) могла произойти в результате генетического дрейфа в сочетании с «эффектом бутылочного горлышка», когда в одном или нескольких поколениях численность популяции резко уменьшается. Восстановление численности за счет миграции на острове затруднено. Поэтому в изменении частоты аллелей в островных популяциях возрастает роль таких факторов, как генетический дрейф и колебания численности. Однако произошедшие на о. Чеджу изменения не носят принципиального характера. Доминирующим остается *succinea*, которую дополняют фенотипически близкие *aulica* и *intermedia*.

О. Чеджу равно удален как от Корейского полуострова, так и от Японских островов на расстояние, которое затруднительно преодолеть жукам *H. axyridis* самостоятельно. Следовательно, популяция с о. Чеджу происходит от особей, завезенных человеком. Вероятнее всего, источником были особи какой-либо материковой популяции, которая отличается резким доминированием светлоокрашенных форм (в основном *succinea*) и высокой частотой элитрального гребня.

Иная ситуация сложилась на южной части Японских островов, где доминируют меланизированные формы – *conspicua*, *spectabilis*. Доля *succinea* составляет 2–10 %, *aulica* и *intermedia* не выявлены, зато встречается морфотип *axyridis*, крайне редкий в Корее и Приморье (табл. 3). Объяснить принципиальные различия фенотипической структуры корейских и южнояпонских популяций за счет разницы в климате можно только отчасти. О. Чеджу располагается на одних широтах с японскими о-вами Кюсю и Сикоку. Кардинальные отличия климата между островами маловероятны, а фенотипические различия между популяциями очевидны (табл. 3).

Кроме того, в выборке из г. Нонсана (2008 г.) нами были зарегистрированы особи, предположительно отнесенные к гетерозиготным особям по редким фенотипам *transverifascia* и *tripunctata*, которые также были описаны Таном [23] (рис. 3). В настоящее время нами проводится работа по получению чистых линий данных фенотипов.

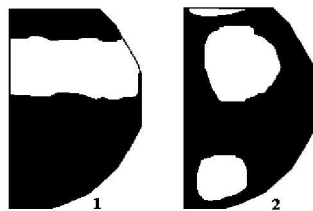


Рис. 3. Редкие фенотипы:
1 – *transverifascia*, 2 – *tripunctata*

Между исследуемыми популяциями *H. axyridis* выявлены существенные отличия не только по рисунку надкрылий, но и по частоте встречаемости элитрального гребня (табл. 2).

Таблица 2

Частота встречаемости элитрального гребня в различных популяциях *H. axyridis*.

Фенотип	Доля особей, %															
	Нонсан (Sesil), n = 553				Нонсан (парк), n = 673				Уссурийск, n = 646				о. Чеджу*, n = 724			
	+		-		+		-		+		-		+		-	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>succinea</i>	26,1	46,0	6,0	11,0	37,2	41,1	5,0	7,3	34,0	49,1	1,1	3,2	3,2	2,8	1,4	1,4
<i>aulica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,5	5,8	3,9	4,4
<i>intermedia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,2	11,9	7,0	4,6
<i>axyridis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,7	2,8	2,2	2,9
<i>spectabilis</i>	0,9	2,5	0	0	1,5	2,0	0	0	1,5	4,1	0	0,1	5,7	5,4	2,3	1,0
<i>conspicua</i>	1,1	2,5	0,2	0,2	2,3	2,1	0,4	0,7	2,1	5,0	0,1	0	1,5	1,5	3,9	5,2
По всем морфотипам	28,1	51,0	6,0	11,0	41,0	45,2	5,0	8,0	37,6	58,2	1,2	3,3	29,7	30,1	20,7	19,5
Всего	79,1		17,0		86,2		13,0		95,2		4,5		59,8		40,2	

Примечание: + – есть гребень, – – нет гребня.

* данные получены при исследовании лабораторной культуры, заложенной от выборки насекомых, собранных на о. Чеджу в 2007 г.

Элитральный гребень – поперечный хитиновый валик, расположенный на нижних концах элитр. Хосино [17] показано, что наличие или отсутствие элитрального гребня наследуется моногенно, является доминантным признаком и наследуется независимо от генов, определяющих рисунок элитр. Наличие гребня детерминирует доминантный аллель, локализованный в аутосоме. М. Курисаки установил, что на территории Японии частота индивидуумов, имеющих элитральный гребень, изменяется клинально с севера на юг [15].

На о. Хоккайдо все жуки, почти без исключения, имеют элитральный гребень, который также присутствует у большей части имаго, найденных в северной части Хонсю, и приблизительно у 40 % жуков, что были найдены в районе Нагои. Частота встречаемости элитрального гребня составляет 20–25 % около Киото и Осаки и уменьшается при продвижении на запад по Японскому архипелагу. В Китае и Приморье этот показатель достигает 80–100 % [1].

Приморье и северо-восточный Китай являются зоной межпопуляционной стабильности по частоте встречаемости гребня. На указанной территории подавляющее большинство жуков имеют гребень [15, 1].

Вторая зона межпопуляционной стабильности находится в Западной Сибири, где доля особей, несущих гребень, не превышает 20–30 % [1].

Адаптивное значение гребня для особи-носителя пока неизвестно. Японские исследователи отмечали, что поскольку гребень чаще встречается на севере Японских островов, то этот признак может быть как-то связан с выживанием вида в холодном климате [17]. Однако низкая частота встречаемости гребня у жуков из сибирских популяций свидетельствует о спорности данного предположения. Кроме того, наши данные свидетельствуют о том, что гребень широко распространен не только на севере, но и на юге ареала хармонии, например, на о. Чеджу (табл. 2).

Оценка частоты встречаемости элитрального гребня в японских популяциях *H. axyridis* может быть ошибочной из-за присутствия в сборах близкородственного симпатрического вида *H. yedoensis* Takizawa, 1917 г. (*Ptychanatis yedoensis* Takizawa, 1917). У жуков *H. yedoensis* гребень всегда отсутствует. Рисунок надкрылий *H. yedoensis* также, как у *H. Axyridis*, варьирует. Известны 4 типа рисунка надкрылий *H. yedoensis*, которые чрезвычайно схожи с морфами *conspicua*, *spectabilis*, *axyridis* и *succinea*, причем меланизированные формы этих видов и *H. axyridis* отличить по рисунку надкрылий практически невозможно.

Морфологически *H. yedoensis* и *H. axyridis* отличаются по окраске личинок и строению гениталий самцов. Последняя особенность, по-видимому, определяет 100%-ную репродуктивную изоляцию видов, доказанную в лабораторных экспериментах [18, 20]. Экологические ниши видов отчасти перекрываются. *H. yedoensis* обитает преимущественно на сосновых деревьях, где пересекается с *H. axyridis*, которая среди прочих биотопов отмечена и в сосновых лесах [19].

Ареал *H. yedoensis* включает Японию и Тайвань. В первой половине XX в. *H. axyridis* была отмечена на Тайване (о. Формоза). Небольшая выборка жуков состояла исключительно из меланизированного морфотипа *conspicua* [17]. Позже в ходе ревизии фауны кокциnellид о. Формоза было доказано, что все собранные экземпляры являются *H. yedoensis* [20].

Таким образом, на юге Японии повышенная частота особей без гребня может быть обусловлена наличием в сборах жуков не только *H. axyridis*, но и меланизированных форм *H. yedoensis*, у которых гребень всегда отсутствует. Следует отметить, что данные о клинальной изменчивости частоты элитрального гребня в японских популяциях *H. axyridis* были получены в первой половине XX в., когда еще не была доказана видовая самостоятельность *H. yedoensis* и данное видовое название считалось младшим синонимом *H. axyridis*.

Высокие частоты фенотипов *spectabilis* и *conspicua*, отмеченные в Юго-Западном Китае (провинция Szechwan) [23] и на юге Японских островов [15], могут быть тоже отчасти обусловлены примесью меланизированных форм *H. yedoensis*. Избежать ошибок в видовой диагностике сборов и разделить *H. axyridis* и *H. yedoensis* было возможно только при анализе гениталий самцов.

Основываясь на анализе фенотипической структуры тестируемых популяций хармонии, мы предполагаем, что материковые и островные популяции хармонии имеют разные адаптивные стратегии. Первая и наиболее распространенная стратегия построена на разделении особей в популяции на «универсалов» и «специалистов». Универсалы, такие как *succinea*, способны выживать в широких диапазонах температуры и влажности, отличаются средней, но стабильной репродукцией на широком спектре жертв. В силу своей эврибионтности универсалы оставляют ядро популяции. Специалисты отличаются наличием более узких гидротермических и пищевых предпочтений. В оптимальных для себя условиях специалист может опережать универсала по репродукции. Специалисты служат для более полного освоения гетерогенности среды обитания [8]. Доля специалистов в популяции варьирует в зависимости от условий конкретного биотопа, а доля универсалов остается стабильно высокой.

Существует предположение о том, что ген рисунка надкрылий у хармонии сцеплен с комплексом наследственных факторов, определяющих экофизиологические особенности энтомофага, в том числе, его пищевые предпочтения [21, 22]. Это дает основание для формирования типовых культур *H. axyridis*, которые будут наиболее полно отражать и сохранять свойственную виду генотипическую изменчивость при длительном разведении в лаборатории. В основе предлагаемой методики лежит использование рисунка надкрылий в качестве фенотипического маркера. Выделение маркера в гомозиготу позволит контролировать сцепленные с ним гены, определяющие пищевые предпочтения, репродуктивные и поведенческие особенности, свойственные разным морфотипам хармонии. При необходимости данные типовые культуры хармонии послужат исходным материалом для селекции линий *H. axyridis* с заданными характеристиками, например, с повышенной прожорливостью при питании определенным видом тли.

Библиографический список

1. Блехман, А. В. Популяционная изменчивость встречаемости элитрального гребня у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas / А. В. Блехман // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 11. – С. 1553–1557.
2. Воронин, К. Е. Акклиматизация дальневосточного хищника тлей хармонии (*Harmonia axyridis* Pall.) в Предкарпатье / К. Е. Воронин // Тр. ВНИИ защиты растений. – 1968. – Т. 31. – С. 234–243.

3. **Воронцов, Н. Н.** Ареал и внутривидовая структура божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall., 1773 (Coleoptera, Coccinellidae) / Н. Н. Воронцов, А. В. Блехман // Эволюция, экология, биоразнообразие: мат-лы конф. памяти Николая Николаевича Воронцова (1934–2000) (г. Москва, 26–27 декабря 2000 г.). – М.: Изд. отдел УНЦ ДЮ, 2001. – С. 150–156.
4. **Воронцов, Н. Н.** Феногеография и геогеография окраски надкрылий в популяциях восточно-азиатской коровки *Harmonia (Leis) axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) / Н. Н. Воронцов, А. В. Блехман // ДАН СССР. – 1986. – Т. 286, № 1. – С. 205–208.
5. **Животовский, Л. А.** Популяционная биометрия / Л. А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
6. **Корсун, О. В.** Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяций (на примере жесткокрылых): автореф. дис. ... канд. биол. наук / О. В. Корсун. – Екатеринбург, 1999. – 22 с.
7. **Кузнецов, В. Н.** Жуки-кокцинелиды (Coleoptera: Coccinellidae) Дальнего Востока России / В. Н. Кузнецов. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – Ч. 2. – С. 243–246; Ч. 1. – С. 34–84.
8. **Сергиевский, С. О.** Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяций / С. О. Сергиевский // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 190–200.
9. **Сидяревич, В. И.** Опыт использования хармонии в теплицах / В. И. Сидяревич, К. К. Воронин // Защита растений. – 1973. – № 6. – С. 24.
10. **Холин, С. К.** Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pallas (Col., Coccinellidae) в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах / С. К. Холин // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 106–116.
11. **Яркулов, Ф. Я.** Система биологической защиты растений в приморском крае: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Ф. Я. Яркулов. – СПб., 2002. – 42 с.
12. **Dobzhansky, Th.** Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pallas in ihren Wechselbeziehungen / Th. Dobzhansky // Biol. Zentr. – 1924. – Bd. 44, H. 7. – P. 401–421.
13. **Dobzhansky, Th.** Genetics and the origin of species / Th. Dobzhansky. – 3rd ed. – New York: Columbia, University Press, 1951. – 446 p.
14. **Koch, R. L.** Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the Western Hemisphere Implications for South America / R. L. Koch, R. C. Venette, W. D. Hutchison // Neotropical Entomology. – 2006. – Vol. 35, № 4. – P. 421–434.
15. **Komai, T.** Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. I. Geographic and temporal Variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge / T. Komai, M. Chino, Y. Hosino // Genetics. – 1950. – Vol. 35, № 4. – P. 589–601.
16. **Komai, T.** Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. II. Microgeographic variations / T. Komai, Y. Hosino // Genetics. – 1951. – Vol. 36, № 4. – P. 382–390.
17. **Komai, T.** Observations on geographic and temporal variations in the ladybeetle *Harmonia* / T. Komai, M. Chino // Proc. Japan Acad. – 1969. – Vol. 45. – P. 284–292.
18. **Okada, I.** Comparative studies on sibling species of lady beetles, *Harmonia yedoensis* and *H. axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) / I. Okada, K. Nijima, Y. Toriumi // Bull. Fac. Agr. Tamagawa Univ. – 1978. – № 18. – P. 60–68.
19. **Osawa, N.** Sympatric coexistence of sibling species *Harmonia yedoensis* and *H. axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and the roles of maternal investment through egg and sibling cannibalism / N. Osawa, K. Ohashi // Eur. J. Entomol. – 2008. – № 105. – P. 445–454.
20. **Sasaji, H.** Biosystematics on *Harmonia axyridis-complex* (Coleoptera: Coccinellidae) / H. Sasaji // Mem. Fac. Educ. Fukui Univ. – 1981. – № 30. – P. 59–79. – (Ser. II. Nat. Sci.).
21. **Seo, M. J.** Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra / M. J. Seo, G. H. Kim, Y. N. Youn // J. Appl. Entomol. – 2008. – Vol. 132. – P. 239–247.
22. **Soares, A. O.** Influence of prey quality on the fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* adults / A. O. Soares, D. Coderre, H. Schanderl // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2005. – № 114 (3). – P. 227–232.
23. **Tan, C. C.** Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Pallas) / C. C. Tan // Genetics. – 1946. – Vol. 31, № 1. – P. 195–210.
24. **Youn, Y. N.** Variation of elytra color patterns in the Asian ladybird beetle, *Harmonia axyridis* / Y. N. Youn, M. J. Seo // The 2002 Entomology Society of America Annual Meeting and Exhibition, Fort Lauderdale, FL. (18 November). – 2002.
25. **Ueno, H.** Colour-associated mating success in a polymorphic Ladybird Beetle, *Harmonia axyridis* / H. Ueno, Y. Sato, K. Tsuchida // Functional Ecology. – 1998. – Vol. 12, № 5. – P. 757–761.