

Б.В.АНДРИАНОВ,
А.В.БЛЕХМАН,
И.И.ГОРЯЧЕВА,
И.А.ЗАХАРОВ-ГЕЗЕХУС,
Д.А.РОМАНОВ

АЗИАТСКАЯ БОЖЬЯ КОРОВКА *HARMONIA AXURIDIS*: ГЛОБАЛЬНАЯ ИНВАЗИЯ



Москва
2018

Б.В. Андрианов, А.В. Блехман, И.И. Горячева, И.А. Захаров-Гезехус, Д.А. Романов.
АЗИАТСКАЯ БОЖЬЯ КОРОВКА *HARMONIA AXYRIDIS*: ГЛОБАЛЬНАЯ ИНВАЗИЯ. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. 143 с.

Под редакцией чл.-корр. РАН И.А. Захарова-Гезехуса

В книге описаны биологические особенности азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* и ее распространение по четырем континентам за последние 35 лет. Инвазия этого вида имеет ряд отрицательных последствий как для местной энтомофауны, так и для человека, с чем связано большое уделяемое *H. axyridis* внимание биологов. Азиатская божья коровка стала модельным объектом для изучения механизмов и последствий инвазий видов на новые территории. В книге представлены результаты многолетних исследований авторов и дан обзор мировой литературы. В первой главе охарактеризована изменчивость *H. axyridis*. Вторая и третья главы посвящены описанию нативных и инвазивных популяций *H. axyridis*. В этих главах представлены исторические данные об этапах расширения ареала вида. В главах 4 и 5 подробно охарактеризованы симбиотические бактерии, паразитоиды и паразиты *H. axyridis*.

Книга рассчитана на биологов, изучающих инвазии чужеродных видов, энтомологов, генетиков. Страниц 143, таблиц 8, рисунков 17.

Издание поддержано грантом РФФ №16-16-00079

Boris Andrianov, Alla Blekhman, Irina Goryacheva, Ilia Zakharov-Gezekhus, Denis Romanov. ASIAN LADYBIRD *HARMONIA AXYRIDIS*: GLOBAL INVASION. M.: KMK Scientific Press Ltd. 2018. 143 p.

Edited by corresponding member of RAS Ilia Zakharov-Gezekhus

The book describes the biological features of the Asian ladybird *Harmonia axyridis* and its distribution across four continents over the past 35 years. The invasion of this species has a number of negative consequences both for the local entomofauna and for humans. For this reasons large attention is paid to *H. axyridis* biology. The Asian ladybird beetle has become a model object for studying the mechanisms and effects of invasions of different biological species on new territories. The book presents results of long term research conducted by the authors of this book and provides an overview of world literature in the field. The first chapter describes the variability of *H. axyridis*. The second and third chapters are devoted to the description of native and invasive populations of *H. axyridis*. In these chapters we present historical data on the stages of expansion of the range of *H. axyridis*. In chapters 4 and 5, we described in detail symbiotic bacteria, parasites and parasitoides of *H. axyridis*. The book is designed for researchers studying invasions of alien species, entomologists, and geneticists.

The publication of this book was supported by the Russian Science Foundation (Project No. 16-16-00079).

ISBN 978-5-907099-51-7

© Коллектив авторов, 2018.

© ИОГЕН РАН, 2018.

© ООО “КМК”, издание, 2018.

1. Биологические особенности *Harmonia axyridis* Pall.

1.1. Систематическое положение и распространение

Азиатская божья коровка или коровка арлекин, *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (синоним: *Leis axyridis* Pallas), относится к роду *Harmonia* (Mulsant, 1850), трибе Coccinellini, подсемейству Coccinellinae, семейству Coccinellidae, отряду Coleoptera [Кузнецов, 1993].

H. axyridis – азиатский широкоареальный вид, имеющий на большей части ареала высокую численность. В нашей стране встречается в Западной и Восточной Сибири, Приамурье, Хабаровском крае, Приморье, на Сахалине и Южных Курильских островах. Этот вид также широко распространен в Северо-Восточном и Центральном Китае, Японии, Корее, встречается на северо-востоке и юго-востоке Казахстана, в Монголии и на острове Тайвань, а также в Северном Вьетнаме [Кузнецов, 1975a, 1981a, 2006; Кузнецов, Семьянов, 1983; Кузнецов, Прощалыкин, 2006, Орлова-Беньковская, 2015; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015; Roy et al., 2016]. Кроме того, Ф.Г. Добржанский указывал на наличие *H. axyridis* в Якутии [Добржанский, 1926], однако более поздними исследованиями этот факт подтвержден не был [Аверенский, Кузнецов, 1978]. Г.И. Савойская утверждает, что южная граница ареала этого вида захватывает север лесостепной и частично степной зон Казахстана и отмечает, что, по всей видимости, «по интразональным биотопам он проникает далеко на юг, и в частности был обнаружен в Центральном Казахстане в тугаях, тянущихся узкой лентой вдоль реки Аягуз и окруженных пустынями» [Савойская, 1972, 1974]. Недавние исследования подтвердили и уточнили наблюдения Г.И. Савойской [Орлова-Беньковская, 2015; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015].

1.2. Некоторые особенности экологии вида (места обитания, питание, размножение и жизненный цикл)

H. axyridis обитает и развивается на древесно-кустарниковой растительности пихтово-еловых, лиственных, сосновых, пойменных смешанных лесов, реже на травянистой растительности лугов и полей и в лесостепных ландшафтах. В агроценозах обитает на фруктовых и ягодных деревьях и

кустарниках, на бобовых и, реже, злаковых культурах и травянистых сорняках; в городах встречается в садах и парках на большинстве древесно-кустарниковых пород [Кузнецов, 1975б; Brown et al., 2008b, Roy et al., 2016]. Как и другие крупные хищные кокциnellиды *H. axyridis* ведет активный образ жизни и обладает большим радиусом индивидуальной активности, совершая дальние перелеты в поисках пищи или мест зимовки [Hodek et al., 1993].

H. axyridis является одним из самых прожорливых полифагов тлей, что и определило первоначальный интерес к этому виду как к агенту биоконтроля. Имаго и личинки помимо большого числа различных видов тли могут использовать в пищу кокцид, листоблошек и других сосущих насекомых, паразитирующих на растениях [Теленга, 1948; Воронин, 1966а; Кузнецов, 1975б, 1993; Hodek, 1996]. Взрослые жуки съедают от 15 до 65 штук тлей в сутки, а личинки за все время развития – по данным разных авторов примерно от 100 до 700–800 штук в зависимости от размеров добычи [Теленга, 1948; Ульянова, 1956; Воронин, 1966а; Hukusima, Kamei, 1970; Савойская, 1971].

При низкой плотности обычного корма или его отсутствии, жуки и личинки *H. axyridis* могут атаковать личинок других насекомых, в том числе других видов кокциnellид, и уничтожать их кладки [Koch, 2003]. Кроме того, для этого вида характерен каннибализм, как родственный (среди потомства одной самки), так и не родственный. Его особенности и интенсивность изучались многими авторами. Основные выводы этих исследований заключаются в том, что интенсивность родственного каннибализма личинок на яйцах не зависит от плотности тли (в отличие от не родственного каннибализма), и варьирует в разных семейных линиях [Osawa, 1989, 1993]. Неродственный каннибализм на личинках возрастает при уменьшении плотности тли [Hironori, Katsuhiko, 1997], а также при увеличении плотности личинок своего вида [Michaud, 2003]. При этом *H. axyridis* демонстрирует семейное распознавание и менее охотно поедает родственников, чем не родственников. Каннибализм при низкой плотности корма является адаптивно выгодным не только для самого каннибала, но и для его матери [Osawa, 1992a].

Жизненный цикл *H. axyridis*, как и у других Coccinellidae проходит через стадии яйца, личинок 4-х возрастов, куколки и имаго. Сроки развития значительно колеблются в зависимости от внешних условий, особенно температуры, и составляют от 21 до 53 дней [Ульянова, 1956], и от 18 дней (при температуре 26°C) по данным американских ученых [LaMana, Miller, 1998]. Например, при среднесуточной температуре 19–21°C развитие яйца продолжается 5–6 дней, личинки 1-го возраста – 5 дней, личинки 2-го воз-

раста – 2 дня, личинки 3-го возраста – 3 дня, личинки 4-го возраста – 5–7 дней, куколки – 7 дней, а весь цикл развития занимает 27–30 дней [Теленга, 1948].

Как и все божьи коровки *H. axyridis* переживает зиму в состоянии имагинальной диапаузы, собираясь большими скоплениями в щелях на южных склонах гор и сопок, а также в домах – на большей части ареала, как нативного, так и инвазивного [Теленга, 1948; Hodek, 1973; Савойская, 1983а; Hodek, Honek, 1996; Koch, 2003; Koch, Galvan, 2008]. Однако, в Амурской области *H. axyridis*, как и другие коровки, зимует рассеяно в подстилке [Кузнецов, 1979]. Места зимовок (по крайней мере, там, где образуются скопления) являются достаточно постоянными [Добржанский, 1922; Коломиец, Кузнецов, 1975].

Лет коровок на зимовку начинается при понижении средней температуры воздуха до 12–14°C, и его интенсивность особенно возрастает после первых заморозков. Интенсивность лета также сильно зависит от освещения – возрастает в солнечные, ясные дни и в наиболее светлое время суток [Воронин, 1966а]. Подготовка к диапаузе начинается при сокращении светового дня. К.Е. Воронин утверждает, что в диапаузу уходят жуки, не приступавшие к размножению [Воронин, 1965]. Однако Г.И. Савойская оспаривает эти данные [Савойская, 1971]. Среди зимующих жуков в Северной Каролине (США) также было обнаружено существенное количество оплодотворенных самок, хотя большая их часть зимует неоплодотворенными [Nalera, Weir, 2007]. Лет на зимовку продолжается около месяца, и его начало варьирует в зависимости от климатических условий. Так, в дальневосточном регионе он начинается в конце сентября – первой половине октября, в Амурской области – с начала сентября [Кузнецов, 1979], а на юге США – в конце октября [LaMana, Miller, 1996]. Для большинства жуков при подготовке к зимней диапаузе характерна редукция гамет, развитие мощного жирового тела, снижение количества свободной воды, повышение содержания жира и гликогена, снижение уровня обмена веществ и интенсивности дыхания [Воронин, 1965; Sakurai et al., 1992]. В наиболее жарких и засушливых частях ареала *H. axyridis* при отсутствии корма впадает в летнюю спячку, которая по физиологическим характеристикам резко отличается от зимней и не сопровождается образованием жирового тела и редукцией гамет [Sakurai et al., 1992].

По наблюдениям К.Е. Воронина вылет жуков с зимовки происходит при повышении температуры в конце февраля – начале марта. Он отмечает, что в это время много жуков погибает от истощения при низкой влажности и отсутствии корма [Воронин, 1965, 1966]. В.Н. Кузнецов и Г.И. Савойская называют более поздние сроки (конец марта – начало мая) [Кузнецов, 1979;

Савойская, 1983б; Кузнецов, 1993]. До появления тли коровки питаются нектаром и пыльцой цветущих растений. Спаривание происходит сразу после повышения температуры и выхода из диапаузы, еще до разлета с мест зимовки [LaMana, Miller, 1996; Hodek, Ceryngier, 2000], однако к яйцекладке самки приступают значительно позднее и только при наличии достаточного количества корма. *H. axyridis*, как и все кокцинеллиды, откладывает яйца группами. Средний размер каждой кладки – 20-30 яиц. В течение жизни самка может отложить свыше 1600 яиц [Stathas et al., 2001], Хукусима и Камеи называют цифру 3819 яиц [Hukusima, Kamei, 1970].

В активный сезон у *H. axyridis* развивается несколько поколений, количество которых существенно варьирует по ареалу – от 1 до 4-х поколений в зависимости от продолжительности теплого периода. На большей части ареала развивается 2 поколения [Komai, 1956; Воронин, 1965; Komai, Chino, 1969; Кузнецов, 1979; Савойская, 1983б; LaMana, Miller, 1996; Osawa, 2000].

Данные по продолжительности жизни *H. axyridis* довольно противоречивы. Так, К.Е. Воронин отмечает, что этот вид зимует только один раз в жизни [Воронин, 1965]. Ряд авторов утверждает, что продолжительность жизни имаго колеблется от 30 до 90 дней [He et al., 1994; Soares et al., 2001]. В то же время Г.И. Савойская приводит убедительные данные о трехкратной зимовке многих жуков в условиях Заилийского Алатау, отмечая при этом, что трехлетние особи откладывают яйца на третьем году своей жизни, демонстрируя стандартную для этого вида по размерам яйцекладку в течение двух месяцев [Савойская, 1971].

В заключение этого раздела необходимо подчеркнуть, что экологические особенности *H. axyridis* безусловно говорят о большой экологической пластичности этого вида, позволившей ему занять огромный ареал с резко варьирующими условиями.

1.3. Морфологический полиморфизм *Harmonia axyridis* и его генетическая детерминация.

Вид *H. axyridis* относится к числу высокополиморфных видов божьих коровок [Dobzhansky, 1924]. В природных популяциях, особенно в популяциях восточной Сибири и Дальнего Востока, наблюдается огромное разнообразие жуков по рисунку на надкрыльях и на пронотуме. Если не вдаваться в детали, то все это разнообразие можно свести к нескольким основным типам, или морфам, из которых наиболее часто встречающимися являются четыре: морфа *axyridis* (ею в основном, на 99%, представлены популяции западной Сибири и Алтая), и морфы *succinea*, *spectabilis*, *conspicua* (рис. 1). Последние три в разных пропорциях образуют популяции восточ-

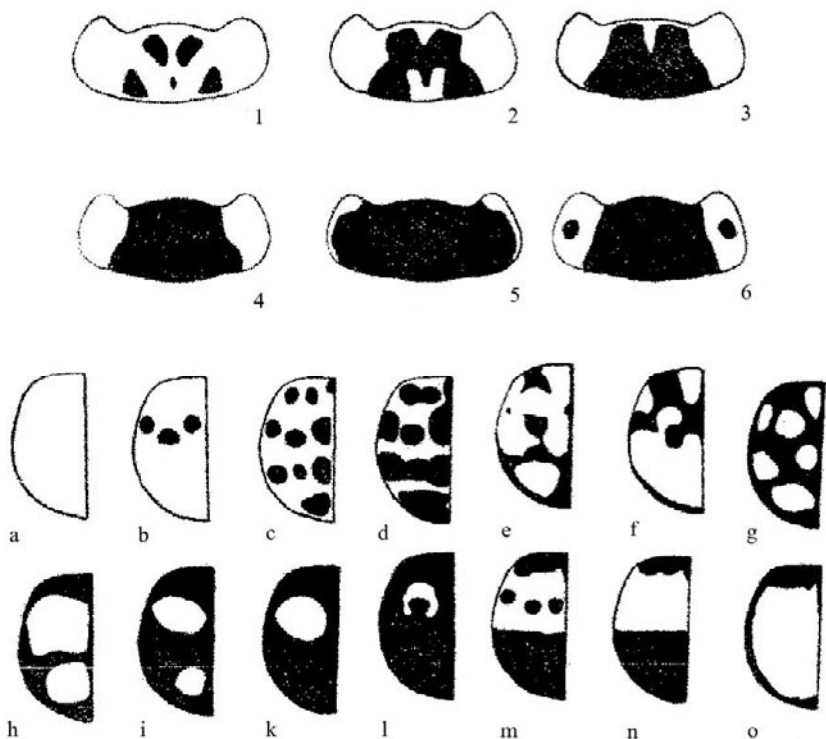
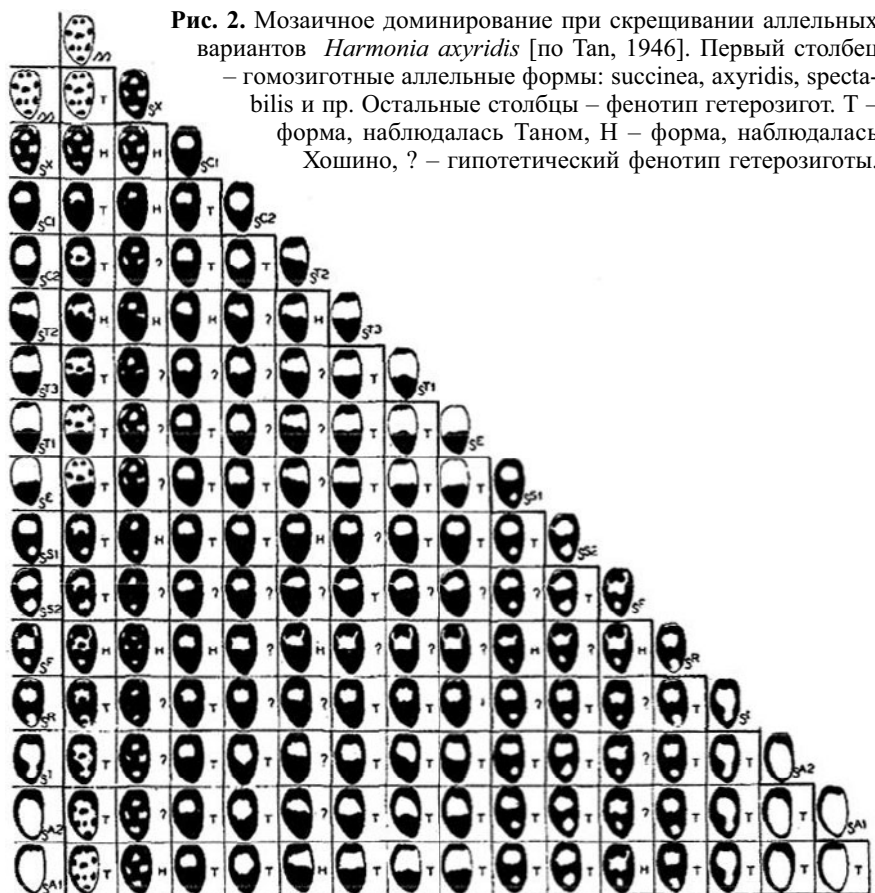


Рис. 1. Варианты рисунка на пронотуме (1–6) и надкрыльях *Harmonia axyridis*. a–d – *succinea*, e–f – гетерозиготные формы, g – *axyridis*, h,i – *spectabilis*, k,l – *conspicua*, m,n – *transversifascia*, o – *aulica* [по Dobzhansky, 1924].

ной Сибири, российского Дальнего Востока, Китая и Японии. Морфа *succinea* весьма изменчива: фон надкрылий желтый или красный, число черных точек на надкрыльях от 0 до 19, при этом некоторые из них могут сливаться. С возрастом жука интенсивность окраски усиливается, желтый цвет переходит в красный, однако, вероятно, есть и генетические различия между «желтыми» и «красными» формами, которые встречаются и среди «взрослых» (перезимовавших) жуков.

У трех других из вышеперечисленных морф фон надкрылий черный, красных (желтых) пятен 12 (*axyridis*), 4 (*spectabilis*), или 2 (*conspicua*). Более редкие морфы, встречающиеся в восточных популяциях, следующие: *transversifascia*, *equicolor*, *forficula*, *tripunctata*, *intermedia*, *aulica*. Характерные для этих морф рисунки на надкрыльях схематически представлены на рис. 2 (левый столбец).



Наследование описанных выше вариантов *H. axyridis* было изучено известным китайским генетиком Таном (Tan Jiazhen или С.С. Tan, 1909–2008), который в США был аспирантом Ф.Г. Добржанского. Результаты попарных скрещиваний большинства морф показали, что все эти морфы определяются различными аллелями одного гена, обозначенного *S*. Рецессивная аллель, *s*, определяет рисунок succinea. Ряд доминирования наиболее частых аллелей следующий: $S^C > S^S > S^X > s$ (conspicua > spectabilis > axyridis > succinea) [Tan, 1946]. Комаи для тех же аллелей рекомендует обозначения: $h^C > h^S > h^X > h$ [Komai, 1956].

На рис. 2 представлены результаты всевозможных скрещиваний. Их анализ позволил Тану [Tan, 1946] сформулировать правило мозаичного доминирования при скрещиваниях *H. axyridis*: если какая-либо часть над-

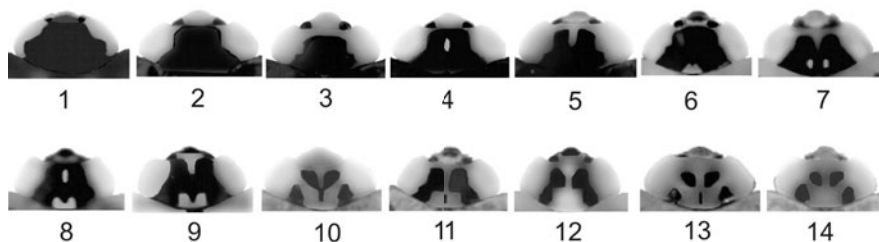


Рис. 3. Изменчивость узора на пронотуме у *Harmonia axyridis*.

крылья у одного из гомозиготных родителей черная, то эта часть будет черной и у гетерозиготы. Проявление этого правила показано на рис. 2.

Не менее чем рисунки на надкрыльях изменчивы рисунки на пронотуме (переднеспинке) (рис. 3). Генетически эти варианты не были проанализированы, но рассмотрение собранного в природе материала показывает, что хотя у жуков морфы *succinea* встречаются все типы рисунков, преобладает тип 9 (в изученном материале он составляет 50%), довольно часты также типы 11 и 13. У черных морф наблюдаются лишь типы 1–9, с преобладанием типа 2. При этом независимо от фенотипа элитр, у самок частоты более меланизированных типов рисунка пронотума (типы 1–9) выше, чем у самцов, а частота менее меланизированных (10–14) ниже [Блехман, 2007]. Эти наблюдения показывают, что либо признаки надкрылий и пронотума детерминированы одними и теми же аллелями гена *S*, либо проявление гена (генов), определяющих рисунок на пронотуме, модифицируется аллелями гена *S*.

Еще один морфологический признак, по которому в популяциях *H. axyridis* наблюдается полиморфизм, это присутствие или отсутствие элитрального гребня – валика, располагающегося поперек надкрылий в их задней части (см. рис. 1). Проведенный Хосино генетический анализ показал, что присутствие/отсутствие гребня определяется аллелями одного гена, при этом присутствие гребня – доминантный признак, его отсутствие – рецессивный [Hosino, 1936, цит. по Komai, 1956].

У *H. axyridis*, в отличие от большинства других видов кокцинеллид, наблюдается четкий половой диморфизм. Особи мужского и женского пола отличаются по окраске головы: у самцов лоб, наличник и верхняя губа светлые, у самок перечисленные части головы черные, только на лбу имеется треугольной формы белое пятно (рис. 4). Наиболее четко эти различия заметны у черных морф, но и у жуков морфы *succinea* различие самцов и самок не вызывает затруднения.

У жуков морфы *succinea* между самцами и самками заметна также разница по пигментации надкрылий: у самцов черные пятна обычно меньших размеров и их число меньше, чем у самок.

В заключение надо сказать о наследственной, модификационной изменчивости. Мичи и др. в эксперименте показали сильное влияние температурных условий развития на пигментацию [Michie et al., 2010]. Эффект этот особенно заметен на фоне проявления аллели *succinea*: у жуков, развитие которых происходило при 14°C, 21°C или 28°C, изменялось как число черных пятен, так и их размеры. Жуки, выросшие при 14°C, имели 19 пятен, в то время как выросшие при 28°C в среднем лишь 8. С повышением температуры уменьшался и размер пятен. У черных морф температурные условия развития оказывали слабое влияние лишь на размер пятен. Авторы данного исследования отмечают адаптивное значение описанного ими влияния температуры: с увеличением пигментации усиливается поглощение тепла, что должно быть благоприятно в условиях холодного климата.

Таким образом, наблюдаемое в природе разнообразие особей *H. axyridis* по окраске и рисунку на надкрыльях очевидно имеет в основном генетический характер. Большое число аллелей гена S обуславливают различные типы рисунка; к этому добавляются варианты, характерные для гетерозигот между разными аллелями. Наконец, на генетически обусловленные варианты накладываются эффекты среды – температура развития сказывается на проявлении черного рисунка на надкрыльях. Все это делает вид *H. axyridis* одним из самых полиморфных среди жуков семейства кокцинеллид и, соответственно, особо привлекательным для генетических исследований.

Молекулярные основы полиморфизма у *Harmonia axyridis* были расшифрованы в 2018 году в результате исследований, проведенных двумя группами ученых – одной, интернациональной, преимущественно французской, в Европе, другой в Японии. Обращает на себя внимание число соав-



Рис. 4. Копулирующие самец и самка *Harmonia axyridis*, самец – форма *spectabilis*, самка – форма *succinea*. Видна разница в окраске головы у самца и самки.

торов в вышедших публикациях – в первой [Gautier et al., 2018] 21, во второй [Ando et al., 2018] 20 соавторов. То, что эти работы были выполнены такими большими коллективами, говорит о разнообразии примененных методов и о трудоемкости исследования. Действительно, был использован как классический генетический метод – скрещивания с последующим анализом потомства [Ando et al., 2018], так и различные методы молекулярной биологии, необходимые для идентификации гена, ответственного за изучаемый признак (окраску надкрылий и узор на них), определения последовательности нуклеотидов в этом гене и выявление молекулярной структуры его аллельных вариантов [Ando et al., 2018; Gautier et al., 2018].

Оказалось, что ключевым геном, ответственным за рисунок надкрылий является ген *pannier*, известный у дрозофилы. Ген *pannier* (*pnr*) *Drosophila melanogaster* был ранее тщательно изучен. Продуктом этого гена является транскрипционный фактор, белок с «цинковыми пальцами». Мутации в гене *pnr* у дрозофилы влияют на развитие щетинок на среднеспинке мухи, изменяя проявление генов *scute-achaete*.

Для доказательства того, что именно та последовательность в геноме *H. axyridis*, которая гомологична последовательности гена *pnr* дрозофилы, отвечает за накопление черного пигмента в надкрыльях *H. axyridis*, была сконструирована специальная двуцепочечная РНК (RNAi). Эта RNAi инъецировалась в личинки или куколки жуков и вызывала так называемый нокдаун гена. Жуки, вышедшие из обработанных куколок, обладали красными, без черных пятен, надкрыльями. Накопление черного пигмента также не происходило в голове и переднеспинке. На образование красного пигмента (каротиноида) нокдаун гена *pnr* не влиял.

При изучении последовательности нуклеотидов в гене *pnr* у четырех изученных морф *H. axyridis* (*conspicua*, *spectabilis*, *axyridis*, *succinea*) не были обнаружены не-синонимичные замены в кодирующей части гена, т.е. его белковые продукты у четырех форм были идентичны.

При анализе экспрессии гена в разных частях элитр в ходе развития было установлено соответствие участков активной экспрессии гена и тех частей надкрыльев, которые у взрослых особей имеют черную окраску.

Последовательности нуклеотидов в 5' некодирующей области и в первом интроне гена *pnr* оказались различными у жуков с аллелями *spectabilis* и *succinea*. Кроме того, в первом интроне была обнаружена инверсия размером примерно в 50 т.п.н. [Ando et al., 2018; Gautier et al., 2018].

Сопоставление последовательностей нуклеотидов в кодирующей части гена *pnr* показало, что последовательность аллели *succinea* является предковой, три другие аллели имеют общее происхождение и более «молодые», чем *succinea* [Ando et al., 2018].

При сравнении размеров некодирующих районов локуса *pnr* у 20 различных видов насекомых из разных отрядов оказалось, что у *H. axyridis* этот район самый большой, размером 153–172 т.п.н.; у взятой для сравнения не-полиморфной 7-точечной божьей коровки *Coccinella 7-punctata* он длиной 95 т.п.н., у *Drosophila melanogaster* всего лишь 20 т.п.н.

Можно предположить (вероятно, это будет выяснено в ближайшее время), что сходную молекулярную основу имеет полиморфизм и у других видов божьих коровок.

1.4. Географическая изменчивость *H. axyridis*

Изучение географической изменчивости рисунка элитр у *H. axyridis* было начато Ф.Г. Добржанским [Dobzhansky, 1924, 1933, 1937], который в целом верно выделил основные классы рисунка, хотя к тому времени генетика этого признака у *H. axyridis* еще не была изучена, и он ошибочно разделил класс *succinea* на три: *succinea*, *frigida* и *19-signata*. Описав на относительно ограниченном материале географическую изменчивость этого вида, он высказал предположение о делении ареала *H. axyridis* на 3 географические зоны:

1. западная – от Иртыша до западного Забайкалья и Монголии, в популяциях которой доминирует тип *axyridis*, встречаясь со 100% частотой в Томске, с частотой 99.95% – в Горном Алтае, 99.1% – в Енисейской губернии, 84.9% – в Иркутской губернии и около 50% – в Западном Забайкалье. Частота жуков с элитрами *succinea* (*succinea*+*frigida*+*19-signata*), соответственно, на западе этой зоны минимальна, в Иркутской губернии – 15.1%, а в Западном Забайкалье (западнее 110° в. д.) достигает почти 50%. Другие типы рисунков в выборках из этой зоны Ф.Г. Добржанским обнаружены не были.

2. восточная – Восточная Сибирь, Маньчжурия, Китай и Корея, популяции которой наиболее гетерогенны, тип *axyridis* везде встречается очень редко, а *succinea* преобладает, встречаясь в Восточном Забайкалье (восточнее 110° в. д.) уже с 70% частотой, которая увеличивается по мере продвижения на восток, достигая 75.4% – в Хабаровске, и 85.6% – во Владивостоке. В Маньчжурии, Корее и Китае частота типа *succinea* несколько падает в направлении с севера на юг, достигая в Центральном Китае 70.4%. Типы рисунка *conspicua* и *spectabilis*, появившись в Восточном Забайкалье с низкой частотой, в остальных участках этой зоны встречаются с суммарной частотой примерно 24% в Хабаровске и 13% – во Владивостоке. В Маньчжурии, Корее и Китае суммарная частота этих типов несколько увеличивается в направлении с севера на юг, что соответствует обратному направлению изменчивости типа *succinea*.

3. Япония – где вновь с ощутимой частотой (4.5%) появляется тип *axyridis*, содержание *succinea* падает до 19.4%, *spectabilis* составляет 16.4%, а тип *conspicua* превалирует.

Ф.Г. Добржанский считал, что характер географической изменчивости рисунка элитр у *H. axyridis* указывает на начальную стадию дифференциации вида из единой смешанной популяции на относительно мономорфные географические расы, и такая смешанная популяция находится в Китае и Восточной Сибири, а в Западной Сибири эта дифференциация уже практически завершилась.

После исследований Ф.Г. Добржанского на российской части ареала географическая изменчивость *H. axyridis* повторно долгое время не изучалась. Н.Н. Воронцовым были опубликованы некоторые новые данные, принципиально не отличающиеся от данных Ф.Г. Добржанского, и которые сам автор рассматривал лишь как предварительные [Воронцов, 1983]. Позднее были опубликованы результаты исследований фенотипического состава некоторых популяций Приморья [Богданов, Гагальчий, 1986; Холин, 1990]. При этом данные по Владивостоку, которые приводят эти авторы, не совпадают. Так, Л.В. Богданов и Н.Г. Гагальчий отмечают статистически значимые сдвиги в составе популяции по сравнению с данными Ф.Г. Добржанского, приводя значения для частоты *succinea* – 90–95% за период 1978–1981 гг. [Богданов, Гагальчий, 1986], в то время как С.К. Холин, обнаружив в 1983–1987 гг. 88–91% жуков с элитрами *succinea* в осенних выборках, отмечает стабильность популяции Владивостока по сравнению с двадцатыми годами [Холин, 1990]. Подробно и на массовом материале географическая изменчивость *H. axyridis* изучена в популяциях Восточного Забайкалья [Корсун, 2004]. Этим автором приводятся данные по выборкам из Бурятии (Агинский автономный округ) и Восточного Забайкалья (25 локалитетов). Для бурятской популяции характерна низкая (2.4%) частота фенотипа *succinea* и высокая (86.7%) – *axyridis*. Типы *conspicua* и *spectabilis* здесь составляют в сумме около 10% от общего объема выборки. Далее в Восточном Забайкалье частота *succinea* резко возрастает до 43.5% и далее в юго-восточном направлении меняется в целом клинально до юго-востока Читинской области, где этот тип встречается с частотой 88.4–92.1%. Частоты типа *axyridis* в целом изменяются аналогично, но, соответственно, в обратном направлении – от 86.7% в Бурятии до полного исчезновения на юго-востоке Читинской области. Частоты *conspicua* и *spectabilis* меняются от полного отсутствия в некоторых выборках на северо-западе области, до более 12% в ее юго-восточной части, однако направления этих изменений в пределах исследованной области от популяции к популяции различны. О.В. Корсун отмечает, что в целом клинальный характер измен-

чивости в исследованном им районе нарушается фенотипической спецификой отдельных популяций, которую сложно объяснить определенными физико-географическими или экологическими особенностями среды.

Анализ генетической структуры российских популяций *H. axyridis* по комплексу всех трех морфологических признаков [Блехман, 2009; Блехман и др., 2010; Блехман, 2014] показал, что в пределах видового ареала есть две зоны клинальной изменчивости. В популяциях, занимающих территорию от Прибайкалья (Иркутская обл.) до юго-востока Читинской обл. включительно, наблюдается клинальная географическая изменчивость рисунка элитр. Частота фенотипа *succinea* меняется от 6% – в Иркутске, до 74% – в Н. Цасучее, а фенотипа *axyridis*, соответственно, от 94% до 23%. Фенотипы *conspicua* и *spectabilis* впервые появляются в забайкальских популяциях. Их частота увеличивается с запада на восток от 0.5% – в Байкальске, до 3% – в Н. Цасучее (юго-восток Читинской обл.). Частота аллеля *г* уменьшается с запада на восток от 91% в Иркутске до 70% в Н. Цасучее. В Японии, где после Ф.Г. Добржанского географическая изменчивость *H. axyridis* изучалась подробно [Komai et al., 1950; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969], также наблюдается клинальная изменчивость рисунка элитр и элитрального гребня в направлении с северо-запада на юго-восток. Доля фенотипа *succinea* уменьшается на острове Хоккайдо от 60 до 40%; в северной части острова Хонсю доля *succinea* уменьшается от 40 до 30%, в центральной части Хонсю – от 30 до 20% в районе Нагоя-Гифу и до 15% в Киото и Осака. На острове Сикоку доля этого фенотипа снижается примерно до 10%, а на самом южном из четырех основных островов японского архипелага – Кюсю – до 2–6%. Относительная частота фенотипа *conspicua* меняется в противоположном направлении, увеличиваясь от 30–40% на острове Хоккайдо до почти 50% в северной части острова Хонсю, 60–70% в центральной части Хонсю (Нагоя-Гифу) и на острове Сикоку и возрастая свыше 80% на острове Кюсю. Частоты фенотипов *spectabilis* и *axyridis* не показали подобных закономерностей. Частоты типа *spectabilis* колеблются в разных популяциях от 7% в Токио, до более 25% на юге Хонсю и на Хоккайдо. На Сикоку частота этого типа составляет около 20%, а на Кюсю – свыше 10%. Частота типа *axyridis* на Хоккайдо ниже 1% (как и в популяциях Дальнего Востока), на Хонсю колеблется на уровне 3–6%, в отдельных популяциях повышаясь до 14.5% (Санадзи (Sanagé) – местность между городами Тойота и Сето в префектуре Айти), на Сикоку она составляет 6–8%, а на Кюсю вновь резко снижается до 2%. Частота аллеля *г* (соответственно и доля жуков без элитрального гребня) увеличивается в том же направлении от 7% на Хоккайдо до 94% на юге Японии. При этом отчетливый клинальный характер изменчивости этого признака наблюдается южнее Сангарского пролива (пролив Цугару), разделяю-