

ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА ТОЛСТОГУЗОВА
аспирант кафедры зоологии и экологии эколого-биологиче-
ского факультета, Петрозаводский государственный
университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
olga.tukacheva.91@mail.ru

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЛЯБЗИНА
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии
и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский
государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
slyabzina@petrsu.ru

**АНАЛИЗ РИСУНКА НАДКРЫЛЬЕВ МОГИЛЬЩИКА ЧЕРНОБУЛАВОГО
NICROPHORUS VESPILLOIDES (SILPHIDAE, COLEOPTERA)**
ИЗ ТРЕХ РАЙОНОВ КАРЕЛИИ*

Дается анализ рисунка надкрыльев могильщика чернобулавого *Nicrophorus vespilloides* из трех районов Карелии. Фотографии с изображением правого надкрылья жука обрабатывали с помощью программы Quantum GIS. Привязка снимков осуществлялась к единому контуру надкрыльев. Была найдена общая площадь надкрылья, рассчитаны площадь и доля темных участков надкрылья. Для оценки сходства выборок был проведен дисперсионный анализ полученных значений. Установлено достоверное сходство выборок из г. Петрозаводска и пгт Пряжа. Все жуки имеют плавно переходящий рисунок, от более светлого к почти полностью темному, доля темных участков часто встречаемой вариации – 58–60 %. Сходство рисунков объясняется близким расположением районов и перемещением особей. В выборке из пгт Пряжа обнаружен редкий, очень темный рисунок, с долей темных участков – 74–76 %. Особи из с. Кончезеро отличаются более темной частой вариацией рисунка – 61–63 %, при этом среди остальных вариаций преобладают более светлые. Выявлена неодинаковая изменчивость элементов рисунка. Размеры пятен варьируют сильнее, чем перемычек, что может быть связано с порядком заполнения пигментом элементов рисунка.

Ключевые слова: *Nicrophorus vespilloides*, жук-могильщик, рисунок надкрыльев, вариации рисунка, аберрация, непрерывная изменчивость

ВВЕДЕНИЕ

Могильщик чернобулавый (*Nicrophorus vespilloides* (Hbst, 1807)) – обычный вид для Республики Карелия, встречающийся в течение всего вегетационного периода и многочисленный в лесных биоценозах [5]. Рисунок надкрыльев у этого вида характеризуется яркой окраской – три черные параллельные перевязи на оранжевом фоне, соединенные между собой темными перемычками вдоль шва надкрыльев. Перевязи имеют многочисленные зазубрины, число которых изменчиво.

На сегодняшний день визуальный метод является основным в фенотипических исследованиях. Метод включает выделение и анализ фенов – отдельных наследственно обусловленных признаков индивида, и формирование атласов возможных вариаций рисунка [12]. Примером служит каталог вариаций Е. Н. Хорольской (2006), составленный при изучении меланизированного рисунка переднеспинки клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (L., 1758).

Морфологическая изменчивость проявляется в выраженности элементов и цветовой гамме рисунка. Морфологическую изменчивость покровов у жуков исследуют по окраске эллтр или переднеспинки [7], [8]. Известна работа, доказывающая взаимосвязь между рисунком надкрыльев и переднеспинки. У самок *Harmonia axyridis* (Pall., 1773) выявлена прямая зависимость размеров темных участков переднеспинки от интенсивности пятен надкрыльев [14].

Целью работы является изучение морфологической изменчивости рисунка надкрыльев могильщика чернобулавого из трех районов Карелии с помощью программы Quantum GIS 2.2.0-Valmiera.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в трех районах Карелии в период 2012–2015 годов: в биогеоценозах с. Кончезеро (Кондопожский район, 62°06' с. ш., 34°00' в. д.), пгт Пряжа (Пряжинский район, 61°41' с. ш., 33°37' в. д.) и парковых зонах г. Петрозаводска (61°47' с. ш., 34°22' в. д.) (рис. 1).

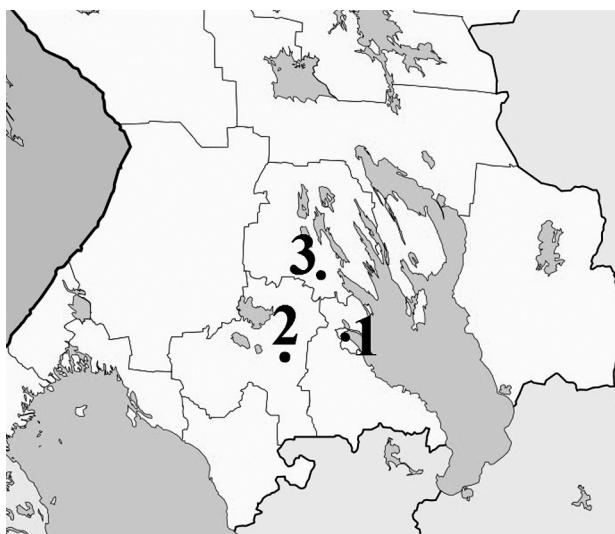


Рис. 1. Районы исследования в Карелии: 1 – г. Петрозаводск; 2 – пгт Пряжа (Пряжинский район); 3 – с. Кончезеро (Конопожский район)

Для отлова жуков использовались почвенные ловушки с трупными приманками мелких позвоночных животных массой 20–390 г (птица, рыба, грызуны). Ловушки были размещены на расстоянии не менее 50 м друг от друга. Отловленных жуков фотографировали на фоне миллиметровой бумаги и отпускали обратно на приманку. Для исключения повторного отлова ставили индивидуальную метку на надкрыльях. Меченых особей в последующих сборах не учитывали. Всего было собрано 280 особей (табл. 1).

Таблица 1
Количество *Nicrophorus vespilloides*,
отловленных в трех районах исследования

с. Кончезеро (Конопожский район)	пгт Пряжа (Пряжинский район)	г. Петрозаводск	Всего
127	93	60	280

Полученные фотографии обрабатывали в среде Quantum GIS 2.2.0-Valmiera (<http://qgis.org/downloads/>). По отобранному, образцовому изображению определили координаты привязки, в векторном слое обрисовали единый для всех особей контур надкрыльев. Растворные снимки внедряли в среду Quantum GIS 2.2.0-Valmiera по рассчитанным контрольным точкам. Путем ректификации подгоняли фотографии к общему контуру надкрыльев.

Дальнейшую обработку проводили по правому надкрылью. Для каждой особи была найдена общая площадь надкрылья, вручную обрисованы участки темного цвета как векторный регион в одном общем векторном слое. Затем рассчитывали их площадь (мм^2) и долю (%) от общей площа-

ди надкрылья. Характер распределения признака оценивали с помощью критерия Пирсона (χ^2).

Для изучения изменчивости отдельных элементов рисунка был использован экспресс-метод расчета стандартного отклонения [3]. Выбор этого метода обусловлен отсутствием необходимости в высокой точности полученных результатов. Для анализа было выбрано четыре элемента рисунка: визуально наиболее изменчивые пятна верхней и средней черной перевязи и перемычки (рис. 2).

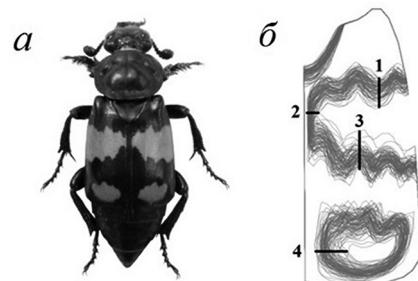


Рис. 2. *Nicrophorus vespilloides*: а – внешний вид; б – сравниваемые участки общего контура рисунка надкрыльев: 1, 3 – пятна, 2, 4 – перемычки

При неизменном масштабе для каждого элемента рисунка были промерены расстояния (мм) от контура с наименьшей изменчивостью (условно принят за точку отсчета) до ближайшего и самого дальнего контуров. Величину стандартного отклонения (S) рассчитывали по формуле [3]:

$$S = (x_{\max} - x_{\min})/d,$$

где x_{\max} и x_{\min} – максимальное и минимальное значения измеренных расстояний между контурами (мм);

d – величина, изменяющаяся от 1 до 4 в зависимости от объема выборки.

Попарное сравнение изменчивости размеров пятен и перемычек проводили с использованием критерия Фишера (F).

Общая характеристика рисунка. Во всех случаях у отловленных особей из трех районов распределение значений доли темных участков соответствует нормальному, графики отображают непрерывную изменчивость исследуемого признака (рис. 3). Все жуки имеют плавно переходящий рисунок, за исключением очень темного рисунка надкрыльев одной особи, отловленной в пгт Пряжа.

Рисунок надкрыльев у жука-могильщика чернобулавого из с. Кончезеро имеет одну типичную форму, доля темных участков варьирует от 49 до 71 %. У часто встречаемой вариации темный контур занимает от 61 до 63 % от общей площади надкрылья и встречается в большинстве случа-

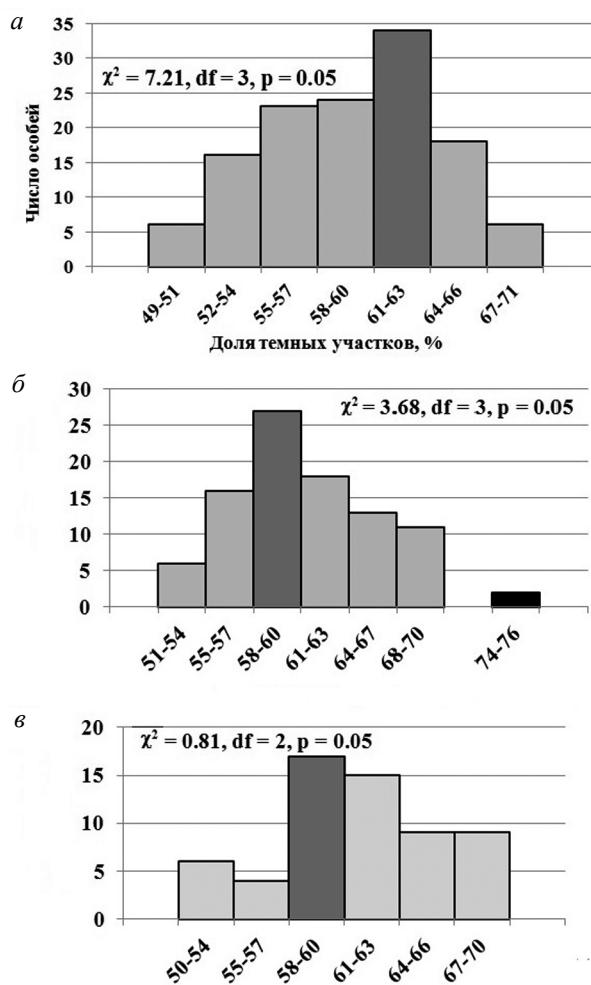


Рис. 3. Гистограммы распределения доли темных участков надкрыльев у *Nicrophorus vespilloides* из трех районов исследования: *а* – с. Кончезеро, *б* – пгт Пряжа, *в* – г. Петрозаводск

ев (34 особи из 127). Редкие вариации типичной формы характеризуются либо очень светлой окраской надкрыльев (доля темных участков – 49–51 %), либо, наоборот, преобладанием темного рисунка – 67–71 %, встречаемость таких вариаций невысокая (12 особей) (см. рис. 3а).

Рисунок надкрыльев у жуков-могильщиков из пгт Пряжа имеет две формы: типичную, доля темного – 51–70 %, и аберрационную – 74–76 %. Часто встречающаяся вариация типичной формы отмечена у 27 особей, черный рисунок занимает от 58 до 60 % поверхности надкрылья. Светлая вариация с долей темного – 51–54 %, очень темная вариация – 68–70 % отмечены у небольшого числа особей (см. рис. 3б). Однако в данной популяции выявлена аберрационная форма, которая отличается очень темным рисунком надкрыльев (доля черных участков – 74–76 %) и нечеткой выраженностью темных элементов рисунка.

Рисунок надкрыльев у жуков из г. Петрозаводска представлен только типичной формой, где темная часть занимает от 50 до 70 % площади надкрылья. Часто встречающаяся вариация с долей черных участков от 58 до 60 % отмечена у 17 из 60 особей (см. рис. 3в).

Достоверно выявлено сходство выборок из г. Петрозаводска и пгт Пряжа ($F = 4,25$, $df = 2,277$; $p = 0,0152$; $\eta^2 = 0,97$) (рис. 4).

Таким образом, рисунок и окраска надкрыльев у жука-могильщика чернобулавого *N. vespilloides* из трех районов Карелии очень схожи и практически не отличаются в выборках из г. Петрозаводска и пгт Пряжа. Типичная форма имеет характерный черный рисунок: узкая кайма по нижнему боковому краю и шву надкрыльев и три поперечные перевязи – у основания, посередине и на вершине, все элементы темного рисунка надкрыльев присутствуют и хорошо выражены, доля темного варьирует от 49 до 71 % (рис. 5).

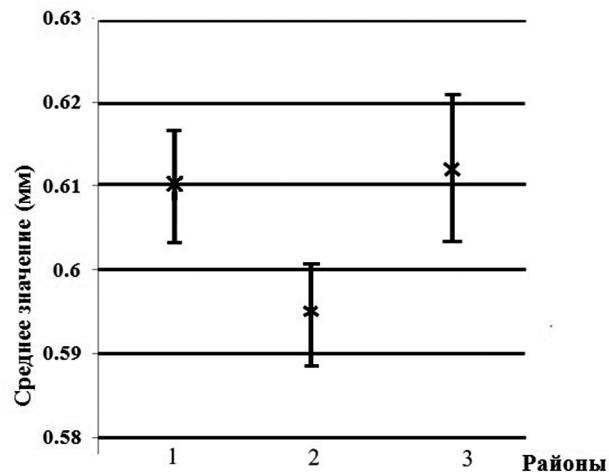


Рис. 4. Средние значения доли темных участков надкрыльев в выборках из трех районов исследования: 1 – пгт Пряжа; 2 – с. Кончезеро; 3 – г. Петрозаводск

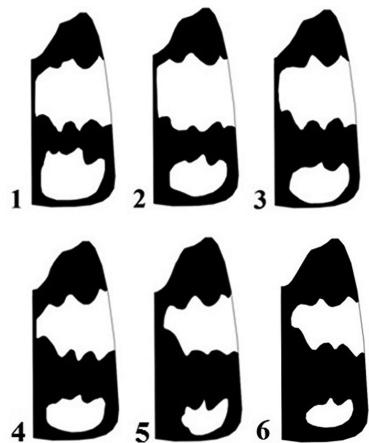


Рис. 5. Вариации рисунка надкрыльев *Nicrophorus vespilloides*: 1–5 – вариации типичной формы, 6 – аберрация

Изменчивость отдельных элементов рисунка. Во всех популяциях изменчивость пятен достоверно выше изменчивости перемычек (табл. 2).

Таблица 2
Статистическое оценивание изменчивости
отдельных элементов рисунка

Nicrophorus vespilloides

	<i>n</i>	<i>S</i> пятен	<i>S</i> перемычек	$F_{\text{эмп}}$	$F_{\text{табл}} (0,05; df1; df2)$
с. Кончезеро	127	20	6	11,10	1,34
		27,5	16	2,90	
пгт Пряжа	93	15,3	12,5	1,54	1,41
		12,3	4,8	6,65	
г. Петрозаводск	60	23,5	4,6	25,82	1,54
		22,5	16,7	1,81	

ОБСУЖДЕНИЕ

Факторов, влияющих на изменчивость рисунка у насекомых, может быть несколько. Чаще всего изменчивость доказывают влиянием абиотических и антропогенного фактора [2], [4], [13], [17]. Генотип определяет спектр возможностей развития признака, а их реализацию – условия, в которых происходит развитие организма [6]. Один из важных факторов – температура. Например, Д. Гоулсон [17] наблюдал появление более темных особей имаго капустной совки *Mamestra brassicae* (L., 1758) при воздействии низких температур на личинок. Влияние высокой влажности на увеличение числа темных особей коровки *Harmonia axyridis* (Pall., 1773) отмечал в своей работе С. К. Холин [11].

Другая причина вариаций рисунка – мимикрия. Вид *Nicrophorus tomentosus* (Weber, 1801) во время полета имитирует шмелей. Благодаря желтому опушению и способности «выворачивать» надкрылья нижней, желтой, стороной вверх, эти жуки спасаются от нападения птиц во время полета [16].

Разнообразие окраски в популяциях насекомых также объясняется воздействием антропогенного фактора. Например, существует прямая зависимость фенотипического разнообразия популяции у клопа *Lygus rugulipennis* (Popp., 1911) от антропогенного влияния [2]. Е. В. Аксёновко и В. Б. Голуб [1], изучая фены олёнки рябой *Oxythyrea funesta* (Poda, 1761), объясняют сдвиг частот вариаций признаков в сторону более редких увеличением антропогенной нагрузки в районе исследования. Возникновение специфических, редких форм рисунка насекомых А. Ю. Левых и Г. Г. Пузынина [4] также рассматривают как ответ на действие антропогенного фактора.

У близкого вида могильщика-исследователя *Nicrophorus investigator* (Zett., 1824) известны рисунки надкрыльев, в которых пятна практически полностью сливаются между собой и с перемычками, образуя черный вариант рисунка [13].

Меланизированные элементы рисунка надкрыльев у клопа-солдатика зависят от топографического расположения внутренних органов [11]. Выдвинута идея о возможной взаимосвязи между наиболее изменчивым элементом рисунка клопа-солдатика и жировым телом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные с помощью программы Quantum GIS, позволяют не только качественно, но и количественно оценить изменчивость исследуемого признака. Выборки могильщика чернобулавого из г. Петрозаводска и пгт Пряжа достоверно схожи. Для них характерна одна часто встречающаяся вариация рисунка с долей темных участков от 58 до 60 %. Сходство рисунков обусловлено близким расположением районов и перемещением особей. Могильщики чернобулавые из с. Кончезеро отличаются преобладанием более светлых особей, при этом темные участки часто встречающейся вариации занимают 61–63 % от общей площади надкрылья. Также установлено, что изменчивость пятен рисунка достоверно выше изменчивости перемычек, что может быть связано с порядком заполнения пигментом элементов рисунка.

* Работа выполнена в рамках комплекса мероприятий Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксёновко Е. В., Голуб В. Б. Анализ популяционно-фенетической структуры олёнки рябой *Oxythyrea funesta* (Poda) (Coleoptera, Scarabaeidae) // Вестник Мордовского университета. 2009. № 1. С. 6–7.
2. Голуб В. Б., Лихман Н. С. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности // Вестник ВГУ. 2003. № 1. С. 41–45.
3. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
4. Левых А. Ю., Пузынин Г. Г. Фенетический анализ популяций животных в условиях урбоэкосистемы // Вестник Тюменского государственного университета. 2013. № 6. С. 87–95.

5. Лябзина С.Н., Узенбаев С.Д. Экология жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2013. № 2 (131). С. 27–31.
6. Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.
7. Платова Н.Г., Пак И.В. Оценка полиморфизма рисунка надкрыльй и переднеспинки колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, обитающего в Тюменской области // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтования. 2012. № 12. С. 104–107.
8. Тимофеев-Ресовский Н.В., Свиридов Ю.М. Об адаптивном полиморфизме в популяциях божьей коровки двуточечной // Проблемы кибернетики. 1965. № 16. С. 137–146.
9. Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. 1966. С. 114–130.
10. Трофимов И.Е. Некоторые результаты популяционно-фенотипического анализа *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) из Калужского городского бора // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 6. С. 658–664.
11. Холин С.К. Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток, 1988. Т. 146. С. 106–116.
12. Хорольская Е.Н., Батлукова И.В., Глотов В.А. Спектр изменчивости меланизированного рисунка переднеспинки клопа-солдатика // Научные ведомости. 2006. № 3. С. 186–189.
13. Хорольская Е.Н., Батлукова И.В. Оценка биоиндикационной значимости изменчивости элементов меланизированного рисунка покрова клопа-солдатика // Вестник КрасГАУ. 2011. № 3. С. 88–93.
14. Яблоков А.В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.
15. Anderson R. S., Peck S. B. Geographic patterns of colour variation in North American *Nicrophorus* burying beetles (Coleoptera: Silphidae) // Journal of Natural History. 1986. Vol. 20. № 2. P. 283–297.
16. Bezzerez A. L., Loeffbourrow S. A. Melanic facial patterns and their significance in the multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) // Am. Midl. Nat. 2014. Vol. 172. № 2. P. 366–371.
17. Goulson D. Determination of larval melanisation in the cabbage moth, *Mamestra brassicae* and the role of melanism in thermoregulation // Heredity. 1994. Vol. 73. P. 471–479.
18. Heinrich B. A heretofore unreported instant color change in a beetle, *Nicrophorus tomentosus* Weber (Coleoptera: Silphidae) // Northeastern Naturalist. 2012. Vol. 19. № 2. P. 345–352.
19. Pukowski E. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // Zeitschrift fur Morphologie und Oekologie der Tiere. 1933. Vol. 27. № 3. P. 518–586.
20. Seo M. J., Kim G. H., Youn Y. N. Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra // J. Appl. Entomol. 2008. Vol. 132. № 3. P. 239–247.

Tolstoguzova O. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Lyabzina S. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

ANALYSIS OF THE *NICROPHORUS VESPILLOIDES* (SILPHIDAE, COLEOPTERA) ELYTRA PATTERN FROM THREE REGIONS OF KARELIA

Nicrophorus vespilloides populations from three regions of Karelia were analyzed. Morphological variability of *Nicrophorus vespilloides* elytra pattern was investigated using Quantum GIS 2.2.0 program. General contour of the right beetle elytra was made for all images of *Nicrophorus vespilloides*. The total elytra area and dark parts proportion and area were found. It was revealed that these populations have very similar elytra patterns. The proportion of dark areas varies from 49 to 71 %. *Nicrophorus vespilloides* from the southern region of Karelia have lighter elytra color than that of the individuals from the northern regions. Also it was found that the pattern spots are more variable than the bridges. It may be caused by conditions of pigment filling of the pattern elements.

Key words: *Nicrophorus vespilloides*, burying beetle, elytra pattern, pattern variations, aberration, continuous variability

REFERENCES

1. Aksenenko E. V., Golub V. B. Analysis of the *Oxythyrea funesta* (Poda) (Coleoptera, Scarabaeidae) population-phenetic structure [Analiz populyatsionno-feneticeskoy struktury olenki ryaboy *Oxytherea funesta* (Poda) (Coleoptera, Scarabaeidae)]. *Vestnik Mordovskogo universiteta*. 2009. № 1. P. 6–7.
2. Golub V. B., Likhman N. S. Phenetic analysis of bug groups, *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae) from Voronezh and its surroundings [Feneticcheskiy analiz gruppiprovok klopa *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae), naselyayushchikh g. Voronezh i ego okrestnosti]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2003. № 1. P. 41–45.
3. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2011. 302 p.
4. Lev'ykh A. Yu., Puzynina G. G. Phenetic analysis of animal populations in conditions of urboecosystem [Feneticcheskiy analiz populyatsiy zhivotnykh v usloviyakh urboekosistem]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2013. № 6. P. 87–95.
5. Lyabzina S. N., Uzembayev S. D. Ecology of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Karelia [Ekologiya zhukov-merovoedov (Coleoptera, Silphidae) v Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2013. № 2 (131). P. 27–31.

6. Markov A. *Rozhdenie slozhnosti. Evolyutsionnaya biologiya segodnya: neozhidannye otkrytiya i novye voprosy* [A birth of complexity. Evolutionary biology today: unexpected discoveries and new questions]. Moscow, Astrel', CORPUS Publ., 2010. 527 p.
7. Pautova N. G., Pak I. V. Estimation of polymorphism regardind a pattern of anterior back and elytrons with Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) inhabiting in Tuymen oblast [Otsenka polimorfizma risunka nadkryliy i perednespinki koloradskogo zhuka *Leptinotarsa decemlineata* Say, obitayushchego v Tuymenskoy oblasti]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2012. № 12. P. 104–107.
8. Timofeev-Resovskiy N. V., Svirzhev Yu. M. On adaptive polymorphism in populations of *Harmonia axyridis* [Ob adaptivnom polimorfizme v populyatsiyakh bozh'ey korovki dvutochechnoy]. *Problemy kibernetiki*. 1965. № 16. P. 137–146.
9. Timofeev-Resovskiy N. V., Ivanov V. I. Some questions of phenogenetics [Nekotorye voprosy fenogenetiki]. *Aktual'nye voprosy sovremennoy genetiki*. 1966. P. 114–130.
10. Trofimov I. E. Some results of the population-phenetic analysis of *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) from a Kaluga urban pinery [Nekotorye rezul'taty populyatsionno-fenotipicheskogo analiza *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) iz Kaluzhskogo gorodskogo bora]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2008. Vol. 87. № 6. P. 658–664.
11. Kholin S. K. Phenotypic variability of *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) in the Primorsky region in geographical and chronological aspects [Fenotipicheskaya izmenchivost' *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) v Primorskem krae v geograficheskom i khronologicheskom aspektakh]. *Rol' nasekomykh v biotsenozakh Dal'nego Vostoka*. Vladivostok, 1988. Vol. 146. P. 106–116.
12. Khorol'skaya E. N., Batlutskaya I. V., Glotov V. A. Variability of *Pyrrhocoris apterus* L. melanized pronotal pattern [Spektr izmenchivosti melanizirovannogo risunka perednespinki klopa-soldatika]. *Nauchnye vedomosti*. 2006. № 3. P. 186–189.
13. Khorol'skaya E. N., Batlutskaya I. V. Estimation of the bioindication significance of the element variability of the *Pyrrhocoris apterus* vestiture melanized pattern [Otsenka bioindikatsionnoy znachimosti izmenchivosti elementov melanizirovannogo risunka pokrova klopa-soldatika]. *Vestnik KrasGAU*. 2011. № 3. P. 88–93.
14. Yablokov A. V. *Fenetika* [Phenetics]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 132 p.
15. Anderson R. S., Peck S. B. Geographic patterns of colour variation in North American *Nicrophorus* burying beetles (Coleoptera; Silphidae) // *Journal of Natural History*. 1986. Vol. 20. № 2. P. 283–297.
16. Bezzerezides A. L., Loeffbourrow S. A. Melanic facial patterns and their significance in the multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) // *Am. Midl. Nat.* 2014. Vol. 172. № 2. P. 366–371.
17. Goulson D. Determination of larval melanisation in the cabbage moth, *Mamestra brassicae* and the role of melanism in thermoregulation // *Heredity*. 1994. Vol. 73. P. 471–479.
18. Heinrich B. A heretofore unreported instant color change in a beetle, *Nicrophorus tomentosus* Weber (Coleoptera: Silphidae) // *Northeastern Naturalist*. 2012. Vol. 19. № 2. P. 345–352.
19. Pukowski E. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // *Zeitschrift fur Morphologie und Oekologie der Tiere*. 1933. Vol. 27. № 3. P. 518–586.
20. Seo M. J., Kim G. H., Youn Y. N. Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra // *J. Appl. Entomol.* 2008. Vol. 132. № 3. P. 239–247.

Поступила в редакцию 04.03.2016