

DOI: 11.3969/j.issn.1674-232X.2012.02.008

异色瓢虫鞘翅色斑变异多样性研究进展

唐斌^{1,2}, 诸佶¹, 郭红双¹, 方丹¹, 沈祺达¹,
郑笑笑¹, 王世贵¹, 张帆², 王甦²

(1. 杭州师范大学生命与环境科学学院, 浙江 杭州 310036; 2. 北京市农林科学院植保环保所, 北京 100097)

摘要: 异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas), 在亚洲地区是一种十分重要的捕食性天敌昆虫。从上个世纪起, 异色瓢虫在遗传学、进化论学说、种群动态学、生物防治等多个领域被人们广泛研究。异色瓢虫鞘翅色斑变异为科学家长期关注和研究的热点, 色斑变异主要是其黑色部分(含黑色素)和非黑色部分(含类胡萝卜素衍生物)的分布范围与布局发生了更动。同时, 不同色斑由一系列复等位基因所控制, 表现为镶嵌显性遗传, 镶嵌显性是控制黑色素形成的基因起支配作用; 另外, 外界一些环境因素也可能导致异色瓢虫鞘翅色斑多样, 例如鞘翅色斑的频率可随季节的变化而变化。文章对引起异色瓢虫鞘翅色斑变异的各方面原因进行了分析研究和探讨。

关键词: 异色瓢虫; 色斑变异; 镶嵌显性遗传; 多样性

中图分类号: S476.2; Q781

文献标志码: A

文章编号: 1674-232X(2012)02-0132-05

异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas), 属鞘翅目瓢虫科, 它分布广泛, 西至阿尔泰山脉, 东到太平洋沿岸, 北即西伯利亚南部, 南达中国南方。在俄罗斯阿尔泰山脉以东的广大地区及萨哈林岛、库页岛、中国、蒙古、朝鲜、日本等地均有分布, 所以异色瓢虫又被称为亚洲瓢虫^[1-2]。异色瓢虫是农业和林业上一种重要的捕食性天敌昆虫, 除在分布广泛地区应用之外, 美国和西欧等地还通过引进异色瓢虫用于害虫防治^[3-6]。

异色瓢虫为完全变态昆虫, 发育过程包括卵期、幼虫期(四个龄期)、蛹期和成虫期。其中在四龄幼虫发育后期至蛹期前的一个阶段也被称为预备蛹期。虫卵一般呈椭圆形, 长 1.2 mm 左右, 颜色呈现黄色, 当接近孵化时颜色变深。卵块簇状排列, 有数个到数十个组成^[7]。幼虫体长随发育时间逐渐增加, 一龄幼虫的体长约 2.0 mm, 发育至四龄后, 体长增长至 6.0~10.0 mm^[8]。幼虫底色以黑色为主, 从二龄起背脊及腹侧面的某些突起会变成橙色, 至四龄时整个腹侧面的突起均为橙色。成虫长 4.9~8.2 mm, 宽 4.0~6.6 mm, 虫体呈适度的短小椭圆状凸面体, 大约只有宽度的四分之五。头部呈橙黄色、橙色、黑色, 有时呈黑色带有黄色的斑^[9-10]。前背板为淡黄色, 中央有黑色的斑点。斑点多样, 可以是四个黑点, 可以是两条曲线状黑斑, 也可以是一个黑色“M”型黑斑或者是不规则四边形黑斑^[11]。

异色瓢虫又以色斑型变化极其繁杂而闻名。根据调查显示, 黄底型是长春市异色瓢虫中最为丰富的变

收稿日期: 2011-11-04

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2008BADA5B02); 国家自然科学基金项目(31071731, 31000880); 杭州市科技局计划项目(20091133B08); 杭州师范大学优秀中青年教师支持计划项目(JTAS2011-01-031); 杭州师范大学挑战杯学生科研项目(1183XXZ04); 杭州师范大学“本科教学创一流工程”学生科研项目。

通信作者: 王甦(1978—), 男, 博士, 从事异色瓢虫生理生化等相关领域研究。E-mail: septempunctata@yahoo.com.cn

形^[12],而北京、山西、保定等地异色瓢虫色斑调查结果都是明显变型最多^[13-14]. 在新疆伊犁地区,花斑型所占比例较高,而在我国东部地区,花斑型所占比例较低^[1]. 文章综述了异色瓢虫色斑多样性情况及潜在的可能原因.

1 异色瓢虫的鞘翅色斑多样性

1.1 异色瓢虫的色斑多样性

异色瓢虫的鞘翅颜色变化丰富,形成各种各样的色斑. 这些色斑是一系列等位基因综合表达的结果^[12]. 成虫色斑通常是由黑色或者淡黄色作为底色,镶嵌以黑色或者红色圆点状色块,类型多样,亚洲许多地区的色斑种类都在数十种以上,其中黑底型(melanic)和黄底型(又称非黑底型,non-melanic)的比例常伴随季节变化而变化^[15-16]. 异色瓢虫的色斑变异在不同地区之间更为明显,在其原产地亚洲中部及东部地区,异色瓢虫以黑底为主;而在其引入北美地区,则以黄底型为主^[17-18].

1.2 异色瓢虫的鞘翅色斑分类

异色瓢虫鞘翅的颜色范围可以从橙黄色到红色,带有 0-19 个黑点,或为黑底带有红色斑点^[9],主要分为 4 种类型. 黄底型(ss):鞘翅的底色一般为橙黄色,斑点从没有到多至 19 个黑色斑点,1933 年谈家桢等根据黑色斑点的数目与位置,把黄底型(ss)分成若干等级. 同时发现黑色斑点既由遗传基因决定,也受环境条件特别是蛹期温度的影响. 花斑型(S^xS^x):鞘翅的底色为黑色,上有几个橙红色斑点. 斑点大小及斑点间联合的情况,也多有变化. 这种类型在阿尔泰、叶尼塞斯克地区很多,在日本也常见,但在我国则比较少见. 二窗型(S^oS^o):鞘翅底色为黑色,在左右翅的中上部有一个较大的橙红色斑点. 四窗型(S^sS^s):鞘翅底色为黑色,左右翅各有两个橙红色斑点,上边的一对较大,下边的一对较小^[19-21].

1931 年,外国学者 Mader 将异色瓢虫分为 93 个斑型^[22],1932 年 Korshefsky 则将异色瓢虫分为 105 种^[23],而中国科学家谈家桢和李汝琪将异色瓢虫分为 95 个变形^[24]. 根据现有的调查发现,中国异色瓢虫种类大多有 200 余种,其中以黄底型为主. 长白山地区异色瓢虫色斑类型达 176 种^[16],黑龙江帽儿山地区异色瓢虫色斑类型达 126 种^[25],山西省异色瓢虫色斑类型达 76 种^[14],北京地区异色瓢虫色斑类型达 50 种^[13].

2 异色瓢虫色斑变化多样的潜在原因分析

2.1 异色瓢虫色斑变化多样的外在原因

研究发现外界一些环境因素可能导致瓢虫鞘翅色斑多样^[26-28]. 异色瓢虫鞘翅色斑的频率可随季节的变化而变化^[29]. 不同季节异色瓢虫黑底型和非黑底型成虫频率不同,其中雄性色斑变异是雌性选择交配行为的一个重要因子. 由于各种色斑型间的交配行为,非黑底的比例在春季显著增多,这是因为在春季黑底型和非黑底型的雌虫均喜欢选择非黑底型的雄性交配,但在夏季却是非黑底型的成虫交配率低于黑底型的^[30-31]. 而庚镇城等则认为这种异色瓢虫色斑季节性的变异现象是由于保护色所引起的^[12,21].

昆虫的多型现象存在明显的空间变异现象,可能是复杂的地理环境导致各地区异色瓢虫色斑种类不一致^[12,15]. 异色瓢虫丰富的色斑类型很可能是适应外界环境的一种变异现象. 工业的污染、农药的过量使用以及温度的改变都可能影响异色瓢虫的色斑变异^[32-33].

2.2 异色瓢虫色斑变化多样的内在原因

异色瓢虫色斑类型的差异主要表现在翅鞘及前胸板的斑型以及鞘翅的颜色不同. 早在 19 世纪末期,就已有分类学者对异色瓢虫的鞘翅斑型进行了研究. 但是到目前为止,异色瓢虫色斑变异的内在原因还没有完全弄清楚.

谈家桢研究发现异色瓢虫鞘翅色斑的遗传由一系列复等位基因所制约,并表现为镶嵌显性遗传,一些变型为镶嵌杂合体,并不能稳定遗传^[3,19-21,34]. 程琳等通过对不同色斑的异色瓢虫进行 SPAR 分析后认为,异色瓢虫的亲缘关系的远近与其色斑型无明显相关性,但是部分异色瓢虫亲缘关系与其底色之间或者

色斑形状之间存在一定的关联性,符合形态分类学标准^[35-36].李加慧等研究认为,遗传的多样性几乎存在于每个种群之中,同时在种群中也发现高比率的基因流动,这可能导致异色瓢虫种群之中的基因区分度不高.物种内高水平的遗传多样性可能是该虫快速适应新的栖息地并且快速扩张分布范围的潜在原因^[37-38].

3 异色瓢虫色斑多样性的潜在分子机制

3.1 异色瓢虫鞘翅色斑的遗传与镶嵌显性

异色瓢虫色斑变异的问题,长期为分类学者和遗传进化论学者所关注.通过观察异色瓢虫鞘翅斑纹的镶嵌显性遗传现象,既能具体而形象地了解基因与表现型的关系,也可以在成虫羽化的过程中观察到基因表达所具有的时空特异性^[21,39];此外,对研究等位基因的遗传规律与种下分类标准的建立,都有着很高的应用价值^[40].

谈家桢先生曾在 20 世纪 30 年代对异色瓢虫遗传机制进行过研究,指出异色瓢虫的鞘翅色斑由 30 个以上的复等位基因所控制,并按镶嵌显性方式遗传.镶嵌显性现象可以分成 2 种情形:“包括式”与“重叠式”.谈家桢先生认为,异色瓢虫鞘翅色斑的变异是黑色部分(含黑色素)与非黑色部分(含类胡萝卜素衍生物)的分布范围与布局的更动所引起的.这与鞘翅的黑化过程(羽化后开始,约经 6 h)中,鞘翅内部体液中的酶有关系.镶嵌显性就对控制形成黑色素酶的基因起着支配性作用^[21].

3.2 异色瓢虫鞘翅色斑与黑化的关系

有学者认为异色瓢虫的遗传衍替可能与控制昆虫体表颜色变化的基因有关.郑毅等研究后认为,异色瓢虫鞘翅的颜色主要分为黑色、黄色和中间过渡色,这种变异可能是昆虫表皮的黑化现象^[41-42].昆虫黑化的基因是可以遗传的,大多数昆虫的黑化是受单基因控制的,并遵循孟德尔显性遗传规律,也有一些昆虫的黑化是受多基因调控的^[43-44].

3.3 异色瓢虫的同工酶比较

异色瓢虫是一个典型的多型性物种,其群体包含着许多色斑类型.但是它们之间可以自由交配,因而组成了一个孟德尔式群体(Mendelian population)^[21].异色瓢虫色斑的这种多态虽然是较少见的,但并非特殊的现象.同工酶是生物体内生理功能相同,而结构和理化性质不同的一组酶.同工酶为基因编码的蛋白质,是基因的直接产物,在进化中具有一定的保守性.由于同工酶技术所检测到的是与基因座位明确相对应的蛋白,符合孟德尔遗传定律且大多呈共显性,所以比较容易分析^[39].实验证明,异色瓢虫不同色斑型可以通过酯酶、苹果酸脱氢酶和过氧化物酶同工酶进行区分.从酯酶同工酶特征看:鞘翅黑色部分与非黑色部分的比例与酯酶没有明显相关,但色斑相近,其酯酶酶谱也接近,说明异色瓢虫成虫色斑型的变异与酯酶同工酶的变化有相关性^[45].

4 结语与展望

异色瓢虫是我国多种蚜虫、蚧类的优势种天敌,是我国重要的天敌昆虫资源.我国是农业大国,且富有异色瓢虫资源,因此在异色瓢虫的开发利用方面具有明显的优势和较大的空间^[46].同时,异色瓢虫还具有非常多的鞘翅色斑变化,不同色斑之间交配后的产卵量和产卵前期都有差别^[47-48],其遗传多样性方面的研究具有重要的理论和实际意义.

包括昆虫在内的许多生物类群的细胞核基因组中有类线粒体基因(又称线粒体假基因)的存在^[49].利用线粒体 DNA 作为子标记,已广泛应用于昆虫系统学研究之中,为研究昆虫的遗传多样性增添了一种可行的办法.目前,常用来研究昆虫分子系统学的线粒体基因主要有 CO I、16S 核糖体 RNA(16S rRNA)和还原型烟酰胺嘌呤二核苷酸第 1 亚基(ND1)等^[50-51].通过对携带不同遗传信息的 mtDNA 序列的研究,可以对形态分类不能解决的类群之间的情况进行分析和探讨.异色瓢虫的遗传多样性处于较高水平,不同色斑型之间相似程度较高^[35].虽然,众多不同地区异色瓢虫的各种色斑型所占的比例不一样,但这从某种意义上说明环境能够影响色斑的变化.如果从基因和分子水平上研究异色瓢虫的色斑变异原因,环境则最多

是起诱导瓢虫体内相关基因的表达或者变化,从而导致最终的色斑变异.但是关于到底是哪些基因,又是怎样控制着异色瓢虫的色斑变化或者变异等方面却少有研究.所以,采用线粒体DNA作为分子标记,进行异色瓢虫色斑多样性的研究,探讨异色瓢虫的色斑变异及其机理,无论在遗传学领域还是其他领域,都不失为一项很有价值的研究课题.

参考文献:

- [1] 虞国跃. 瓢虫, 瓢虫[M]. 北京: 化学工业出版社, 2008.
- [2] 虞国跃. 异色瓢虫与隐斑瓢虫的区别及其色斑型和横脊的频率[J]. 昆虫知识, 2010, 47(3): 568-576.
- [3] 王小艺, 沈佐锐. 异色瓢虫的应用研究概况[J]. 昆虫知识, 2002, 39(4): 255-261.
- [4] Roy H E, Brown P, Majerus M E N. *Harmonia axyridis*: a successful biocontrol agent or an invasive threat? [M]//Eilenberg J, Hokkanen H (eds). An ecological and societal approach to biological control. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2006.
- [5] Roy H E, Brown P M J, Rothery P, et al. Interactions between the fungal pathogen *Beauveria bassiana* and three species of ladybird: *Harmonia axyridis*, *Coccinella septempunctata* and *Adalia bipunctata*[J]. Bio Control, 2008, 53(1): 265-276.
- [6] Lombaert E, Guillemaud T, Cornuet J M, et al. Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird[J]. PLoS One, 2010, 5(3): e9743.
- [7] El-Sebaey IIA, El-Gantiry A M. Biological Aspects and Description of Different Stages of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. Bulletin of the Faculty of Agriculture, 1999, 50: 87-97.
- [8] 荆英, 张永杰, 马端燕. 山西省异色瓢虫生物学特性研究[J]. 山西农业大学学报, 2002, 4(1): 42-45.
- [9] Koch R L. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of Its Biology, Uses in Biological Control, and Non-target Impacts[J]. Journal of Insect Science, 2003(3): 1-16.
- [10] Kuznetsov V N. Lady Beetles of Russian Far East[J]. Center for Systematic Entomology, 1997(1): 1-248.
- [11] Chapin J B, Brou V A. *Harmonia axyridis* (Pallas), the Third Species of the Genus to Be Found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. Proceedings of the Entomological Society Washington, 1991, 93: 630-635.
- [12] 杜文梅, 陈丽玲, 阮长春, 等. 长春市异色瓢虫色斑类型调查与研究[J]. 中国农学通报, 2010, 26(4): 258-266.
- [13] 吴锯文, 王军, 石宝才, 等. 北京异色瓢虫色斑类型考察[J]. 植物保护, 1987, 13: 16-18.
- [14] 荆英, 张永杰, 马端燕. 山西省异色瓢虫色斑类型考察[J]. 山西农业大学学报, 2001, 21: 230-232.
- [15] Dobzhansky T. Geographical variation in ladybeetles[J]. The American Naturalist, 1933, 67: 97-126.
- [16] 袁荣才, 张富满, 文贵柱, 等. 长白山异色瓢虫色型的考察与研究[J]. 吉林农业科学, 1994(4): 45-50.
- [17] Heimpel G E, Lundgren J G. Sexual Ration of Commercially Reared Biological Control Agents[J]. Biological Control, 2000, 19: 77-93.
- [18] Seo M J, Youn Y N. The asian ladybird, *Harmonia axyridis*, as biological control agents. I. Predacious behavior and feeding ability [J]. Korean Journal of Applied Entomology, 2000, 39: 59-71.
- [19] Tan C C, Li J C. Inheritance of the elytral colour patterns in the lady-bird, *Harmonia axyridis*[J]. The American Naturalist, 1934, 68: 252-265.
- [20] Tan C C. Mosaic Dominance in the Inheritance of Color Patterns in the Lady-bird Beetle *Harmonia axyridis*[J]. Genetics, 1946, 31: 195-210.
- [21] 庚镇城, 谈家桢. 异色瓢虫的几个遗传学问题[J]. 自然杂志, 1980(3): 512-518.
- [22] Mader L. Evidenz der Paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild I[J]. Theil, 1926-1937: 338.
- [23] Korschefsky R. Coleopterourm Catalogues[M]. Berlin: W. Junk, 1932.
- [24] Tan C C, Li J C. Variation in the color patterns in the Lady-bird beetle *Ptychanatis axyridis* Pall[J]. Peking Natural History Bulletin [J]. 1932-1933, 7: 175-193.
- [25] 刘建武. 帽儿山地区不同色斑类型异色瓢虫形态多样性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006.
- [26] Majerus M E N, O'Donald P, Weir J. Female mating preference is genetic[J]. Nature, 1982, 300: 521-523.
- [27] Majerus M E N, O'Donald P, Weir J. Evidence for preferential mating in *Adalia bipunctata*[J]. Heredity, 1982, 49: 37-49.
- [28] Majerus M E N, O'Donald P, Kearns P W E, et al. Genetics and the evolution of femal choice[J]. Nature, 1986, 321: 164-167.
- [29] Wang Su, Michaud J P, Tan Xiaoling, et al. The aggregation behavior of *Harmonia axyridis* in its native range in Northeast China [J]. Biocontrol, 2011, 56(2): 193-206.
- [30] Osava N, Nishida T. Seasonal Variation in Elytral Color Polymorphism in *Harmonia axyridis* (The Ldybird Beetle): the Role of Non-random Mating[J]. Heredity, 1992, 9: 297-302.
- [31] Wang Su, Michaud J P, Zhang Runzhi, et al. Seasonal cycles of assortative mating and reproductive behaviour in polymorphic populations of *Harmonia axyridis* in China[J]. Ecological Entomology, 2009, 34(4): 483-494.
- [32] Brakfield P M. Ecological studies on the polymorphic ladybird *Adalia bipunctata* in The Netherlands. I. Population biology and geographical variation in melanism[J]. Journal of Animal Ecology, 1984, 53: 761-774.

- [33] Brakfield P M. Ecological studies on the polymorphic ladybird *Adalia bipunctata* in The Netherlands. II. Population dynamics, differential timing of reproduction and thermal melanism[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1984, 53: 775-790.
- [34] 谈家桢, 胡楷. 异色瓢虫 (*Harmonia axyridis*) 鞘翅色斑二个新等位基因和嵌镶显性遗传学说的再证实[J]. *动物学研究*, 1980(1): 277-285.
- [35] 程琳, 迟德富, 张晟名, 等. 帽儿山地区不同色斑型异色瓢虫的 SPAR 分析[J]. *东北林业大学学报*, 2009, 37(5): 108-111.
- [36] Michie L J, Mallard F, Majerus M E, et al. Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis*[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2010, 23(8): 1699-1707.
- [37] Lombaert E, Malausa T, Devred R, et al. Phenotypic variation in invasive and biocontrol populations of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*[J]. *Bio Control*, 2008, 53: 89-102.
- [38] 李加慧, 苏智慧, 庞红. 异色瓢虫不同地理种群的 ISSR 种群多样性分析[J]. *环境昆虫学报*, 2009, 31: 311-319.
- [39] 张思宇, 迟德富, 李鹤, 等. 不同色斑型异色瓢虫的同工酶比较[J]. *昆虫知识*, 2008, 45: 426-431.
- [40] 郑毅, 迟德富, 杜波, 等. 不同色斑型异色瓢虫 CO I 和 CO II 基因序列系统进行分析[J]. *昆虫知识*, 2009, 46(6): 866-872.
- [41] Hodek I, Honek A. *Ecology of Coccinellidae*[M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996.
- [42] True J R. Insect melanism: the molecules matter[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(12): 640-647.
- [43] Wappner P, Hopkins T L, Kramer K J, et al. Role of catecholamines and β -alanine in puparial color of wild type and melanic mutants of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*)[J]. *Journal of Insect Physiology*, 1996, 42: 455-461.
- [44] Wittkopp P J, Carroll S B. Kopp A Evolution in Black and White: Genetic Control of Pigment Patterns in *Drosophila*[J]. *Trends in Genetics*, 2003, 19: 495-504.
- [45] 杨秀芬, 宗良炳. 异色瓢虫鞘翅色斑型间的四种同工酶比较研究[J]. *华中农业大学学报*, 1990, 9: 68-73.
- [46] 王延鹏, 吕飞. 异色瓢虫开发利用研究进展[J]. *华东昆虫学报*, 2007, 16: 310-314.
- [47] 李亚杰, 张时敏, 杨金宽, 等. 异色瓢虫生活习性的初步观察[J]. *昆虫知识*, 1979(4): 155-156.
- [48] 辛海泉. 吉林省部分地区异色瓢虫鞘翅色斑多态的群体遗传学分析[D]. 吉林: 东北师范大学, 2009.
- [49] Michael S C, Soowon C, Felix A H S. The Current State of Insect Molecular Systematics: A Thriving Tower of Babel[J]. *Annual Review of Entomology*, 2000, 45: 1-45.
- [50] 付景, 张迎春. 27 种瓢虫 mtDNA_COI 基因序列分析及系统发育研究(鞘翅目: 瓢虫科)[J]. *昆虫分类学报*, 2006, 28: 179-186.
- [51] 姚大彬. 基于 16S rRNA 和 12S rRNA 基因序列的帽儿山地区异色瓢虫分子系统发育关系研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.

Studies of the Diversity of Multiple Elytral Color Morphs of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae)

TANG Bin^{1,2}, ZHU Ji¹, GUO Hong-shuang¹, FANG Dan¹, SHEN Qi-da¹,
ZHENG Xiao-xiao¹, WANG Shi-gui¹, ZHANG Fan², WANG Su²

(1. College of Life and Environment Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China;

2. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: *Harmonia axyridis* (Pallas) is a well-known aphid predator in its native Asian range. Throughout the last century, *H. axyridis* has been studied quite extensively in the fields of genetics, evolution, population dynamics and biological preventive treatment. Scientists have focused on the stain variation of *H. Axyridis's elytron* for a long time, the main reason for which is the distribution and layout of black parts (including melanin) and non-black parts (including carotenoids) have changed. Simultaneously, different stains are controlled by a series of multiple alleles, which reflects as mosaic dominance heredity. Mosaic dominance controls the formatin of melanin. Besides, envionmental factors may also influence the variation, such as the frequency of elytron stains is related with the season changes. This paper analyzed and discussed the reasons for the stain variation of *H. axyridis's elytron*.

Key words: *Harmonia axyridis* (Pallas); stain variation; mosaic dominance heredity; multiformity