

УДК 575.22 : 595.763.7 (571.63) : 591.151

© 1990 г.

**СТАБИЛЬНОСТЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА  
ПО ОКРАСКЕ НАДКРЫЛИЙ  
HARMONIA AXURIDIS PALL. (COCCINELLIDAE, COLEOPTERA)  
В ПРИМОРСКОМ КРАЕ**

ХОЛИН С. К.

В 1981–1987 гг. в Приморском крае были проведены наблюдения частот фенотипов в популяциях жука *Harmonia axyridis* Pall. В большинстве популяций, исследованных в отношении хронологического изменения частот фенотипов, частоты флуктуировали с очень малой амплитудой. Данные по перезимовавшим популяциям показывают отсутствие различий в выживаемости между жуками с разными фенотипами. Между ними отмечено случайное скрещивание. Обсуждаются возможные причины наблюдаемой стабильности полиморфизма в популяциях вида. Предполагается, что ее поддержание можно объяснить с помощью модели «multi-niche polymorphism».

В ряде исследований генетический полиморфизм на популяционном уровне рассматривается как универсальная адаптивная стратегия, позволяющая популяции наиболее полно и эффективно использовать гетерогенность среды [1, 2]. Согласно такому представлению, полиморфная популяция на любые изменения в среде должна реагировать изменением своего генетического состава, что, однако, наблюдается не всегда. Наряду с популяциями с «гибким» полиморфизмом встречаются популяции с «жестким» типом полиморфизма, генетический состав которых остается неизменным даже при очень сильных воздействиях среды [3–7]. Известны примеры, когда полиморфизм стабильно сохранялся в популяции в течение нескольких тысяч лет [8, 9]. Однако обнаружение такой стабильности стало возможным благодаря специально спланированным исследованиям не отдельных элементарных популяций, а их совокупности — популяционной системы [10].

Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. обладает чрезвычайной как генетической, так и фенотипической изменчивостью окраски надкрыльев. Хорошо изучена геногеография этого вида [11–17]. Проведенные хронологические наблюдения показали существование как стабильности [13, 14], так и нестабильности [14, 18] генетического состава популяций *H. axyridis*. В частности, отмечено [16, 17], что в популяциях этого вида в Приморском крае по крайней мере за последние 50 лет не произошло существенных изменений в частотах генотипических форм. В данном сообщении дополнительно рассматриваются некоторые аспекты временной (хронологической) изменчивости популяций *H. axyridis* в Приморье, а также возможные причины, обуславливающие стабильность полиморфизма в популяциях этого вида.

**Фенотипический состав колоний *Harmonia axyridis* Pall.  
в местах зимовок в разные годы**

Таблица 1

Год, сезон	Частота фенотипов, %				Число изученных особей
	<i>succinea</i>	<i>spectabilis</i>	<i>conspicua</i>	другие	
<b>Окрестности с. Дубовый Ключ</b>					
1981 г., осень	90,94±0,43	4,77±0,32	4,18±0,30	0,11±0,05	4403
1982 г., осень	90,91±1,94	5,45±1,53	3,64±1,26	—	220
1984 г., весна	90,58±0,64	4,26±0,46	5,11±0,51	0,05±0,05	1900
1985 г., осень	89,86±0,90	4,98±0,65	4,98±0,65	0,18±0,13	1124
1987 г., весна	91,48±0,55	4,32±0,40	4,12±0,39	0,08±0,05	2523
1987 г., осень	89,19±1,05	5,23±0,75	5,57±0,77	—	879
$\chi^2$ , df=5	5,40	2,50	4,83	—	
<b>г. Владивосток</b>					
1976—1980 гг. *	89,01±0,65	5,95±0,49	5,04±0,46	—	2303
1983 г., осень	88,58±0,92	5,96±0,68	5,38±0,65	0,08±0,08	1208
1985 г., осень	88,96±0,66	5,31±0,48	5,52±0,48	0,18±0,09	2228
1986 г., осень	89,95±1,49	4,90±1,07	4,90±1,07	0,25±0,24	408
1987 г., весна	91,43±2,12	4,57±1,58	4,00±1,48	—	175
1987 г., осень	89,21±1,03	5,95±0,78	4,84±0,71	—	908
$\chi^2$ , df=5	1,60	1,83	1,33	—	
<b>Уссурийский заповедник</b>					
1966 г., осень	94,07±1,14	2,59±0,97	3,33±1,09	—	207
1974, 1981 гг. *	91,21±0,90	3,43±0,58	5,15±0,70	0,20±0,14	990
1985 г., осень	90,74±0,96	3,86±0,64	5,29±0,74	0,11±0,11	907
1986 г., осень	92,54±0,93	2,86±0,59	4,60±0,74	—	804
$\chi^2$ , df=3	4,23	1,71	2,03	—	

\* Данные взяты из [16].

Таблица 2

**Фенотипический состав микропопуляций *Harmonia axyridis* Pall.  
на соевых полях (с. Дмитриевка) в разные годы**

Год	Частота фенотипов, %				Число изученных особей
	<i>succinea</i>	<i>spectabilis</i>	<i>conspicua</i>	другие	
1981	91,09±2,83	3,96±1,94	4,95±2,16	—	101
1982	96,19±1,87	0,95±0,95	2,86±1,63	—	105
1983	92,19±1,56	2,33±0,87	5,32±1,29	0,33±0,33	301
1984	93,13±2,21	2,29±1,31	3,82±1,67	0,76±0,76	131
1985	92,54±2,27	2,98±1,47	4,48±2,07	—	134
1986	90,36±2,29	6,02±1,85	3,61±1,45	—	166
1987	92,59±2,52	1,85±1,30	5,56±2,20	—	108
$\chi^2$ , df=6	3,80	6,78	1,77	—	

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для *H. axyridis* известно более десятка дискретных фенотипических форм, различающихся рисунком и насыщенностью черной окраски. Характер изменчивости окраски надкрылий и ее наследственная природа описаны ранее [13, 19—21].

Фенотипический состав микропопуляций *Harmonia axyridis* Pall. из окрестности с. Бровничи на разных стадиях жизненного цикла

Время, состояние микропопуляции	Частота фенотипов, %				Число изученных особей
	succinea	spectabilis	conspicua	другие	
Июнь 1984 г., вылет с зимовки	90,60±0,84	4,58±0,60	4,66±0,61	0,16±0,12	1202
Июнь 1984 г., начало размножения	90,55±1,33	5,75±1,05	3,49±0,83	0,21±0,21	487
Август 1984 г., жуки второго поколения	89,82±0,93	4,90±0,66	5,28±0,69	—	1061
Май 1985 г., вылет с зимовки	89,52±1,14	4,89±0,81	5,03±0,82	0,69±0,31	716
$\chi^2$ , df=3	0,80	1,04	2,59	—	

Таблица 4

Фенотипический состав выборок перезимовавших и погибших во время зимовки жуков *Harmonia axyridis* Pall.

Жуки	Частота фенотипов, %				Число изученных особей
	succinea	spectabilis	conspicua	другие	

## с. Бровничи

Погибшие	91,59±0,91	5,35±0,74	4,06±0,64	—	935
Выжившие	90,60±0,84	4,33±0,59	4,91±0,62	0,16±0,12	1202
$\chi^2$ , df=1	0,00	0,32	0,53	—	

## с. Дубовый Ключ

Погибшие	90,16±1,19	4,29±0,81	5,40±0,90	0,15±0,15	630
Выжившие	90,58±0,67	4,26±0,46	5,11±0,51	0,05±0,05	1900
$\chi^2$ , df=1	0,11	0,01	0,10	—	

Примечание. Распределение частот фенотипов погибших и выживших жуков статистически не различаются в обоих случаях:  $\chi^2=2,12$  и  $2,77$  соответственно ( $df=3$ ,  $P>0,49$ ).

Рассматриваемый материал состоит из 27 выборок, взятых в шести точках Приморского края в 1981–1987 гг. Общий объем материала – более 24 000 жуков. Любая из изученных группировок жуков условно рассматривается как микропопуляция, поскольку установление истинных границ популяций – задача чрезвычайно сложная (в данной ситуации автор следует взглядам Шварца и др. [22] на вопрос об определении границ популяций). Места сбора материала указаны в табл. 1–4. Сбор жуков проведен главным образом во время их осенней миграции на зимовку или в момент вылета из мест зимовки. В других случаях сбор жуков проводили в течение одного сезона либо в течение ряда лет в период размножения.

Частоты фенотипов везде выражены в процентах. Однородность частот фенотипов в последовательном ряду выборок и достоверность различия распределений частот фенотипов в разных выборках оценивали по критерию  $\chi^2$  [23, 24].

*Динамика частот фенотипов за ряд лет.* Для большинства изученных к настоящему времени популяций *H. axyridis* обнаружена значительная стабильность фенотипического состава в течение последовательного ряда лет [13, 14, 25]. Единственным хорошо документированным примером долговременного направленного изменения частот фенотипов является популяция в районе г. Сува в Японии [14]. Здесь более чем за 50 лет частота светлой формы *succinea* упала с 42—43 до 17,5%, а частота темной формы *conspicua* увеличилась с 42 до 64%.

В популяциях *H. axyridis* Приморского края, как было показано [17], не отмечено существенных изменений фенотипического состава. Анализ отдельных микропопуляций за ряд лет показывает, что во всех случаях наблюдается высокая стабильность частот фенотипов (см. табл. 1). Выборки за ряд лет из мест зимовок жуков в окрестностях с. Дубовый Ключ, г. Владивосток и Уссурийского заповедника однородны по распределению частот фенотипов ( $\chi^2=8,87$ ,  $df=15$ ,  $P>0,80$ ;  $\chi^2=13,65$ ,  $df=15$ ,  $P>0,50$ ;  $\chi^2=7,36$ ,  $df=9$ ,  $P>0,60$ ; соответственно). В микропопуляциях жуков на соевых полях в окрестности с. Дмитриевка в течение семи лет наблюдались относительно более заметные колебания частот фенотипов (см. табл. 2). В целом распределение частот фенотипов здесь неоднородно ( $\chi^2=30,82$ ,  $df=18$ ,  $P<0,05$ ), но различия по частотам отдельных фенотипов незначимы (критерий однородности  $\chi^2$ , см. табл. 2). Колебания частот фенотипов в данном случае скорее носят случайный (стохастический) характер, чем связаны с изменениями среды. В целом же данные демонстрируют высокую стабильность фенотипического состава отдельных микропопуляций *H. axyridis* в Приморье.

*Сезонная динамика полиморфизма.* Многолетняя стабильность фенотипического состава популяций не исключает возможности сезонных колебаний частот фенотипов [26]. Сезонная динамика полиморфизма объясняется циклическими колебаниями приспособленности генотипов [27]. Если зимой меланисты у коровки *Adalia bipunctata* L. выживают хуже чем немеланисты [26], то летом они получают преимущество, предположительно, благодаря большей активности при спаривании [28].

Сезонные колебания частот фенотипов отмечены и для *H. axyridis* на юге Китая [18]. Но в данном случае повышение частоты темной формы *conspicua* летом и понижение ее в зимние месяцы связывают с изменением влажности воздуха, а все наблюдения были проведены лишь в течение одного года.

В табл. 1 в отдельных случаях представлены пары выборок, взятых осенью и весной. Между этими выборками отсутствуют какие-либо различия в частотах фенотипов, что указывает на сходную выживаемость жуков в период зимовки.

Более подробные наблюдения, проведенные в микропопуляции в окрестности с. Бровничи, показывают практически полное отсутствие каких-либо изменений частот фенотипов в летний период и период зимовки (см. табл. 3). Распределение частот фенотипов во всех выборках однородно ( $\chi^2=2,81$ ,  $df=9$ ,  $P>0,95$ ).

*Выживаемость жуков разных фенотипов во время зимовки.* Отсутствие различий в частотах между выборками жуков, вылетающих с зимовки, и жуков, погибших во время зимовки (см. табл. 4), показывает, что жуки с разными фенотипами (и соответственно генотипами) имеют сходную приспособленность к условиям зимовки. Это подтверждают данные,

Система спаривания между жуками разных фенотипов в микропопуляции в окрестности с. Бровничи (1984 г.)

Тип пары	Число пар					
	Июнь		Август		В целом	
	О	Е	О	Е	О	Е
succinea × succinea	61	59,5	180	174,3	241	233,7
succinea × spectabilis	5	6,7	14	19,9	19	26,3
succinea × conspicua	5	4,9	21	19,6	26	24,6
другие	1	0,8	1	2,2	2	2,9
Всего		72		216		288
$\chi^2$		0,52		2,69		2,86
P		>0,90		>0,40		>0,40

Примечание. О — наблюдаемое и Е — ожидаемое число пар.

приведенные выше, и говорит о том, что зимовка не вызывает изменений фенотипического состава микропопуляций (сравн. данные табл. 3 и табл. 4 для микропопуляции с. Бровничи). Интересно, что в популяции г. Сува (Япония) выживаемость жуков с фенотипами succinea, spectabilis и conspicua примерно одинакова (как и в нашем случае), а выживаемость жуков с фенотипом ахуридис примерно в 2 раза выше [29]. Однако частота этого фенотипа оставалась неизменной в течение 50 лет, тогда как частоты форм succinea и spectabilis, как отмечено выше, претерпели сильные направленные изменения.

*Система скрещивания между жуками разных фенотипов.* В микропопуляции окрестности с. Бровничи получены данные, позволяющие охарактеризовать выбор партнера для спаривания у жуков разных фенотипов. Система скрещивания в полиморфных популяциях может иметь важное значение как один из наиболее сильных факторов, способных вызвать изменения в генетической структуре популяций [30].

В табл. 5 приведены результаты наблюдения за относительной частотой встречаемости различных типов пар при спаривании. Результаты, полученные для жуков, выпедших с зимовки (июнь), и жуков нового поколения (август), показывают, что наблюдаемые значения статистически значимо не отличаются от ожидаемых. На основе этих данных можно заключить, что в данной микропопуляции наблюдается случайное скрещивание жуков с разными фенотипами.

Случайное скрещивание обнаружено также в трех других микропопуляциях (в них динамика полиморфизма не прослеживалась, поэтому эти данные из-за экономии места не приводятся). Исходя из этого можно предположить, что случайное скрещивание характерно для популяций Н. ахуридис в Приморье. Случайное скрещивание обнаружено также в популяции этого вида на юге Китая при более высоких частотах фенотипов spectabilis и conspicua [25].

Наличие случайного скрещивания и одинаковой выживаемости жуков разных фено(гено-)типов на зимовках позволяет предположить, что в микропопуляциях Н. ахуридис Приморья отсутствует сезонная динамика полиморфизма. Подробный анализ микропопуляций окрестностей с. Бровничи подтверждает это.

В целом приведенные данные показывают, что у *H. axyridis* в При- море наблюдается «жесткий» тип полиморфизма. Причем стабильность частот фенотипов наблюдается в отрезки времени разной протяженности от одного года до десятков лет [17].

Высокая «жесткость» полиморфизма ограничивает возможности оценки его функциональной роли и требует рассмотрения взаимодействия генетических и экологических параметров популяции [2]. Выше было отмечено, что высокая стабильность полиморфизма обнаруживается при анализе популяционных систем, а нестабильность и высокая изменчивость — на уровне элементарных популяций [10]. В нашем случае высокая стабильность, вероятно, наблюдается также благодаря тому, что мы анализируем выборки из крупных скоплений жуков (зимовки, совокупность выборок из размножающихся микропопуляций), приближающихся по своим характеристикам к популяции. А более заметная неустойчивость фенотипического состава обнаруживается в микропопуляциях жуков на соевых полях, представляющих часть более обширной пространственной группировки жуков.

Обнаружено, что в генетически стабильных популяциях *H. axyridis* особи разных фенотипов предпочитают разные локальные местообитания. Такие различия вызывают как микростациальную (локальную) фенотипическую неоднородность популяций [29], так и образование фенотипических групп микропопуляций, связанных с различными типами ландшафтов [17]. По сути такая фенотипическая изменчивость относится к так называемому «multi-niche polymorphism» [31]. Необходимые условия возникновения и поддержания такого типа полиморфизма описаны достаточно хорошо [31–34]. Среди насекомых известно много примеров генетической изменчивости, связанной с выбором местообитания (обзор [35]). Так, например, использование в качестве основы указанной модели позволило провести очень результативное исследование полиморфного вида пенницы *Philaenus spumarius* L. [36, 37], генетическая изменчивость которой в значительной степени связана с генетическими различиями в выборе кормового растения.

*H. axyridis* — широкий олигофаг. Жуки этого вида могут обитать в самых различных биотопах, где имеется их основной корм — тли. Различия в фенотипическом составе групп жуков на разных растениях следует, очевидно, связывать с различиями в предпочтении видов жертв. Математическое моделирование ситуации генетически определяемого выбора ниш в гетерогенной среде [38] показывает, что различное предпочтение ниш может увеличивать эффект естественного отбора, направленного на поддержание полиморфизма. Поддержание полиморфизма возможно и без действия естественного отбора внутри ниши, но эффект предпочтения ниш зависит от наличия различной относительной приспособленности генотипов внутри одной ниши и емкости ниши.

Таким образом выявляются три основных фактора, благоприятствующих возникновению высоко стабильного полиморфизма у *H. axyridis*. Это — состояние панмиксии и отсутствие дифференциальной выживаемости генотипов, что приводит к отсутствию сезонной динамики полиморфизма, и генетически обусловленный выбор ниш, эффект которого, вероятно, вызывает стабильность в более широких пределах популяционных систем и на продолжительных отрезках времени. Однако последнее требует дальнейшего подтверждения более подробными наблюдениями генетической изменчивости в пищевых предпочтениях у *H. axyridis*.

В заключение автор выражает признательность за критический просмотр рукописи Н. Н. Воронцову и А. П. Крюкову, а также за содействие в проведении исследования В. Н. Кузнецову и В. С. Арефину.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Dobzhansky Th.* The genetics of the evolutionary process. N. Y., L.: Columb. Univ. Press, 1970. 505 p.
2. *Сергиевский С. О.* Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Вопросы теории адаптации. Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 160. С. 41.
3. *Dobzhansky Th.* Rigid vs flexible chromosomal polymorphism in *Drosophila* // Amer. Naturalist. 1962. V. 96. P. 321.
4. *Dobzhansky Th.* Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura* // Ecological genetics and evolution. Oxford: Blackwell, 1971. P. 109.
5. *Сергиевский С. О., Захаров И. А.* Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata* (L.): концепция «жесткого» и «гибкого» полиморфизма // Исследования по генетике. Вып. 9. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 112.
6. *Захаров И. А., Сергиевский С. О.* Генетический полиморфизм божьих коровок *Adalia* группы «*bipunctata*» // Фенетика популяций. Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1985. С. 112.
7. *Сергиевский С. О.* Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)) // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. С. 491.
8. *Алгузов Ю. П., Калабушкин Б. А.* Стабильный полиморфизм в современной и ископаемой популяциях моллюска *Littorina squallida* // Докл. АН СССР. 1974. Т. 215. С. 1477.
9. *Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А.* Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения // Бюл. МОИП. 1972. Вып. 43. С. 114.
10. *Алгузов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.
11. *Dobzhansky Th.* Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen // Biol. Zbl. 1924. B. 44. S. 401.
12. *Komai T., Hosino Y.* Contribution to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. 1. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridges // Genetics. 1950. V. 35. P. 589.
13. *Komai T.* Genetics of lady-beetles // Adv. Genet. 1956. V. 8. P. 155.
14. *Komai T., Chino M.* Observations on geographic and temporal variations in the lady-beetle *Harmonia axyridis*. 1. Elytral patterns // Proc. Japan Acad. 1969. V. 45. P. 284.
15. *Воронцов Н. Н.* Генетика и география // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1983. С. 200.
16. *Воронцов Н. Н., Блехман А. В.* Фено- и геогеография окраски надкрылий в популяциях восточноазиатской коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) // Докл. АН СССР. Т. 286. С. 205.
17. *Холли С. К.* Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток, 1988. С. 106.
18. *Tan C. C.* Seasonal variation of colour patterns in *Harmonia axyridis* // Proc. 8th Int. Congr. Genet. 1948. P. 669.
19. *Tan C. C., Li J. C.* Inheritance of the elytral color patterns of the ladybird beetle *Harmonia axyridis* // Amer. Naturalist. 1934. V. 68. P. 252.
20. *Hosino Y.* Genetical studies on the pattern type on the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pall. // J. Genetics. 1940. V. 40. P. 215.
21. *Tan C. C.* Mosaic dominance in the inheritance of the colour patterns in ladybird beetle, *Harmonia axyridis* // Genetics. 1946. V. 31. P. 195.
22. *Шварц С. С., Гурвич Э. Д., Ищенко В. Г., Сосин В. Ф.* Функциональное единство популяций // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. С. 3.
23. *Живоговский Л. А.* Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. Т. 8. М.: ВИНТИ. 1983. С. 76.
24. *Глаголов Н. В., Живоговский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н.* Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 264 с.
25. *Косан А., Тан К.* Генетические проблемы *Harmonia axyridis* Pall. // Идэн, Heredity, 1983. V. 37. P. 48 (на яп. языке).
26. *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* // Biol. Zbl. 1940. B. 60. S. 130.

27. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирижев Ю. М. Об адаптивном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* (L.) // Пробл. кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 137.
28. Лусис Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata* L. // Latv. Entomol. 1961. № 4. С. 3.
29. Kotai T., Chino M., Hosino Y. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia* 2. Microgeographic variations // Genetics. 1951. V. 36. P. 382.
30. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Наука, 1978. 555 с.
31. Prout T. Sufficient conditions for multiple niche polymorphism // Amer. Naturalist. 1968. V. 102. P. 493.
32. Levene H. Genetic equilibrium, when more than one ecological niche is available // Amer. Naturalist. 1953. V. 87. P. 331.
33. Bulmer M. G. Multiple niche polymorphism // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 254.
34. Maynard Smit J., Hoekstra R. Polymorphism in a varied environment: How robust are the models? // Genet. Res. 1980. V. 35. P. 47.
35. Futuyma D. J., Peterson S. C. Genetic variation in the use of resources by insects // Ann. Rev. Entomol. 1985. V. 30. P. 217.
36. Halkka O., Raatikainen M., Halkka L. Conditions requisite for stability of polymorphic balance in *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera) // Genetica. 1976. V. 46. P. 67.
37. Halkka O., Mikkola E. The selection regime of *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera) // Measuring selection in natural populations. Lecture Notes in Biomath. 1977. V. 19. P. 445.
38. Garcia-Dorado A. The effect of niche preference on polymorphism protection in a heterogenous environment // Evolution. 1986. V. 40. P. 936.

Биолого-почвенный институт ДВО  
АН СССР, Владивосток

Поступила в редакцию  
3.XI.1989  
Окончательный вариант получен  
5.III.1990

**STABILITY OF THE GENETICAL POLYMORPHISM IN COLOUR  
OF HARMONIA AXYRIDIS PALL. (COCCINELLIDAE, COLEOPTERA)  
IN MARITIME PROVINCE, USSR**

KHOLIN S. K.

*Institute of Biology and Pedology Academy of Sciences  
of the USSR, Far East Division, Vladivostok*

Summary

Frequencies of phenotypes were recorded in 1981–1987 in 6 populations of *Harmonia axyridis* in Maritime Province, USSR. In many of the populations investigated with regard to the temporal constancy of the phenotypes frequencies, the frequency fluctuates over a very small amplitude. Data for hibernating populations have not indicated a difference in winter survivorship between the phenotypic classes. Non-assortative mating with elytra colour is demonstrated. The possible causes of stability of the polymorphism within populations is discussed. It is proposed that maintenance of genetical stability can be explained by means of model of multi-niche polymorphism.