

УДК 591.15:575.17-576.3

## ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *HARMONIA AXYRIDIS* PALL. ПО КОМПЛЕКСУ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОЛИМОРФНЫХ ПРИЗНАКОВ И ИЗМЕНЧИВОСТИ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА *COI*

А.В. Блехман<sup>1</sup>, И.А. Захаров<sup>2</sup>, И.И. Горячева<sup>2</sup><sup>1</sup>Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва;<sup>2</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, г. Москва; e-mail: cytogen-idb@yandex.ru

Проанализирована географическая изменчивость *H. axyridis* по трем морфологическим полиморфным признакам. Начаты исследования полиморфизма гена *COI* мтДНК. Показано, что в пределах российской части видового ареала есть “западная” и “восточная” группы популяций, различия между которыми по комплексу изученных признаков соответствуют подвидовому уровню. Утверждается, что зона клинальной изменчивости морфологических признаков, расположенная в Забайкалье, образована в результате вторичной гибридизации “западной” и “восточной” групп популяций, обособившихся в эпоху последнего оледенения, а затем восстановивших единство видового ареала.

**Ключевые слова:** *Harmonia axyridis*, полиморфизм, географическая изменчивость.

Результаты исследования географической изменчивости рисунка элитр *Harmonia axyridis* Pallas (1773) (Coleoptera, Coccinellidae), предпринятого нами ранее [1, 2], позволили предположить наличие у этого вида двух подвидов с ориентировочной границей между ними по байкальскому разлому. Более поздние данные о географической изменчивости рисунка элитр, полученные нами и другими авторами по популяциям Забайкалья [3], а также результаты изучения географической изменчивости наличия элитрального гребня [4] и рисунка пронотума [5] при их совместном анализе позволяют дополнить картину внутривидовой дифференциации вида и восстановить его эволюционную историю.

Анализ долговременной изменчивости в нескольких популяциях из разных частей ареала [6] и сравнение наших данных с данными Ф.Г. Добржанского [7] не выявили однонаправленной долговременной динамики ни по одному из признаков. В связи с этим для анализа географической изменчивости выборки за разные годы из одних и тех же популяций были объединены.

Частоты основных фенотипов элитр (с учетом не опубликованных ранее данных) и доли особей, не имеющих элитрального гребня (рецессивных гомозигот), приведены в табл. 1, данные которой показывают, что западные популяции (от Новосибирска до дер. Б. Яломан) четко отличаются от всех остальных. Они практически мономорфны по рисунку элитр, а встречаемость жуков без элитрального гребня в них варьирует без определенного географического направления.

Выборки из восточных популяций, обитающих от с. Капцагайтуй (юго-восток Читинской обл.) до бухты Троица (Ю. Приморье), также очень сходны меж-

ду собой. Фенотип *axyridis* встречается здесь очень редко, *succinea* — с частотой 85–94%, а меланисты — *conspicua* и *spectabilis* — с суммарной частотой 6–15%. По результатам кластерного анализа (рис. 1) изменчивость между выборками этой группы также не имеет определенного географического направления.

Доля особей без элитрального гребня в этих выборках составляет 0,7–2,7%, а результаты их кластерного анализа [4] также показали отсутствие направленной географической изменчивости между популяциями этой группы. По распределению фенотипов пронотума [5] различия между восточными популяциями также незначительны и не имеют географического направления. Таким образом, по морфологическим признакам внутри вида четко выделяются две достаточно однородные группы популяций, географически удаленные друг от друга — западная и восточная. Уровень различий между ними по двум морфологическим признакам с известной генетической детерминацией по 75%-му критерию, принятому в классической систематике, соответствует подвидовому. Между этими группами популяций на участке ареала от Иркутска до Н. Цасучея (табл. 1) наблюдается четкая клинальная изменчивость частот рисунка элитр. Частота фенотипа *axyridis* падает от 94 до 23%, а фенотипа *succinea* растет от 6 до 74%, при этом в районе оз. Байкал наблюдается скачкообразное изменение между популяциями пос. Листвянка и Байкальск. Появляются восточнее оз. Байкал и фенотипы *conspicua* и *spectabilis*. В то же время по встречаемости элитрального гребня выборки из прибайкальских популяций не отличаются от выборки из Байкальска и зона клинальной изменчивости этого признака (о наличии которой

Таблица 1

Географическая изменчивость рисунка элитр и наличия элитрального гребня

Локалитет	Объем выборки	Частоты фенотипов элитр (в %)				Доля жуков без элитрального гребня (в %)
		<i>conspicua</i>	<i>spectabilis</i>	<i>axyridis</i>	<i>succinea</i>	
г. Новосибирск	817			99,88 ± 0,12	0,12 ± 0,12	74,91 ± 1,52
г. Кемерово	345			99,71 ± 0,29	0,29 ± 0,29	80,87 ± 2,12
г. Горно-Алтайск	362			100,00		69,74 ± 5,27
д. Б. Яломан	36			100,00		
г. Иркутск	218			94,04 ± 1,60	5,96 ± 1,60	83,49 ± 2,51
д. Байкал	354			89,27 ± 1,64	10,73 ± 1,64	81,36 ± 2,07
пос. Листвянка	322			85,40 ± 1,97	14,60 ± 1,97	82,33 ± 2,42
Байкальск	217	0,46 ± 0,46		49,77 ± 3,39	49,77 ± 3,39	84,93 ± 2,42
с. Малета*	85	2,35 ± 1,64	2,35 ± 1,64	51,76 ± 5,42	43,53 ± 5,38	
с. Н. Нарым*	232			37,50 ± 3,18	62,50 ± 3,18	
г. Чита*	392	2,04 ± 0,71	2,55 ± 0,80	31,89 ± 2,35	63,52 ± 2,43	
пос. Н. Цасучей	61		3,28 ± 2,28	22,95 ± 5,38	73,77 ± 5,63	49,18 ± 6,4
с. Капцагайтуй*	216	6,48 ± 1,68	5,09 ± 1,50		88,43 ± 2,18	
пос. Широкий	4285	6,98 ± 0,39	5,86 ± 0,36	0,21 ± 0,07	86,95 ± 0,51	
пос. Архара	1737	4,49 ± 0,50	4,78 ± 0,51		90,73 ± 0,70	1,09 ± 0,25
с. Пашково	337	4,15 ± 1,09	6,82 ± 1,37		89,02 ± 1,70	1,48 ± 0,66
пос. Теплоозерск	250	8,00 ± 1,72	7,60 ± 1,68		84,40 ± 2,29	0,8 ± 0,56
заповедник Бастак	83	7,23 ± 2,84	7,23 ± 2,84		85,54 ± 3,86	2,13 ± 1,22
Сихотэ-Алиньский заповедник	2908	4,37 ± 0,38	4,50 ± 0,38		91,13 ± 0,53	0,93 ± 0,23
с. Дубовый ключ	866	5,54 ± 0,78	3,12 ± 0,59		91,34 ± 0,96	0,69 ± 0,28
заповедник Кедровая падь	772	3,37 ± 0,65	3,11 ± 0,62		93,52 ± 0,89	
бухта Емор	202	2,97 ± 1,19	3,47 ± 1,29		93,56 ± 1,73	
г. Владивосток	11560	5,67 ± 0,22	6,35 ± 0,23	0,01 ± 0,01	88,20 ± 0,30	1,46 ± 0,12
о. Русский	433	5,31 ± 1,08	6,47 ± 1,18		88,22 ± 1,55	
о. Попова	3011	4,42 ± 0,37	4,98 ± 0,40	0,03 ± 0,03	90,57 ± 0,53	
бухта Троица	441	7,03 ± 1,22	8,84 ± 1,35		84,13 ± 1,74	2,71 ± 0,77

\*Данные О.В. Корсуна (2004).

указывает частота жуков без элитрального гребня в Н. Цасучее) начинается восточнее. Распределение типов рисунка пронотума у жуков с элитрами фенотипа *succinea* [5] в забайкальских популяциях также в целом показывает клинальную изменчивость. Кроме того, популяции этой зоны характеризуются относительно повышенной генетической гетерогенностью [2, 4–6]. Сочетание однонаправленной клинальной изменчивости разных признаков в одной и той же географической зоне и повышенной генетической гетерогенности популяций из этой зоны говорит о том, что мы имеем дело с зоной вторичной гибридизации, а не центром адаптивной дивергенции вида, как считал Ф.Г. Добржанский [7].

Для уточнения внутривидовой дифференциации *H. axyridis* и локализации границ зоны гибри-

дизации нами начаты исследования полиморфизма митохондриального гена *COI*. Изменчивость последовательности нуклеотидов участка этого гена длиной 648 п.н. пока проанализирована в трех популяциях *H. axyridis*: Горно-Алтайска, Владивостока и Денвера (США) (считается, что источником инвазии этого вида в США является Китай). Всего мы обнаружили 10 гаплотипов, нуклеотидные последовательности которых зарегистрированы нами в базе данных GenBank.

На дендрограмме сходства нуклеотидных последовательностей, построенной методом neighbor-joining с использованием двухпараметрической модели эволюции Кимуры, видны два кластера (рис. 2). Один из них образован последовательностями, встречающимися только в Горно-Алтайске, второй —

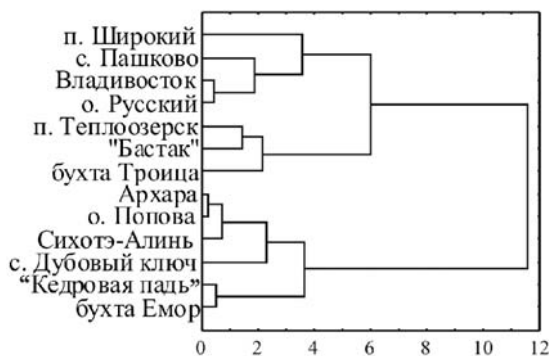


Рис. 1. Результаты кластерного анализа выборок из восточной группы популяций по распределению фенотипов элиты

последовательностями из всех трех популяций. Общим для всех выборок является один гаплотип, шесть встречаются только в Горно-Алтайске, один — только во Владивостоке.

Распределение обнаруженных гаплотипов в выборках (табл. 2) показывают, что популяция Горно-Алтайска значительно отличается от популяций Владивостока и Денвера, очень сходных между собой, что подтверждает высокий уровень различий между западной и восточной группами популяций.

Межпопуляционная изменчивость участка гена *COI* мтДНК

Популяция	Объем выборки	Доли гаплотипов, %									
		G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9	G10
г. Горно-Алтайск	27	33,33	48,15	3,70	3,70	3,70	3,70	03,70			
г. Владивосток	22	81,82							4,55	9,09	4,55
г. Денвер	25	92,00							4,00	4,00	

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронцов Н.Н., Блехман А.В. Феногеография и геогеография окраски надкрылий в популяциях восточно-азиатской коровки *Harmonia (Lais) axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) // Докл. АН СССР. 1986. Т. 286. № 1. С. 205—208.
2. Захаров И.А., Блехман А.В. Популяционная генетика кокциnellид: старые и новые проблемы // Эволюция, экология, биоразнообразие: Мат-лы конф. памяти Николая Николаевича Воронцова (1934—2000). Москва, 26—27 декабря 2000 г. М.: Издат. отдел УНЦ ДО, 2001. С. 134—149.
3. Корсун О.В. Полиморфизм в природных популяциях божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Insecta: Coleoptera, Coccinellidae) Восточного Забайкалья // Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе: Мат-лы региональной

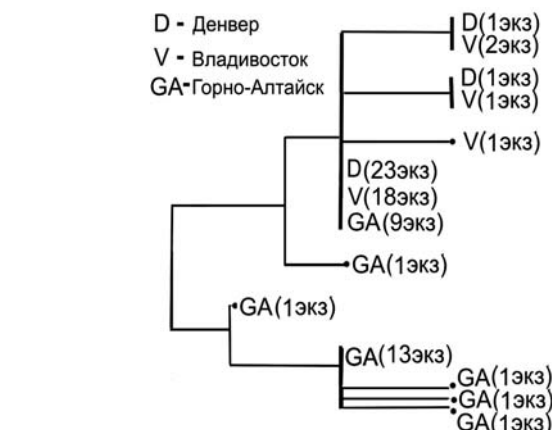


Рис. 2. Схема дендрограммы сходства последовательностей нуклеотидов

Полученная картина географической изменчивости *H. axyridis* по комплексу проанализированных признаков, по нашему мнению, говорит о том, что в эволюционном прошлом вида единый ареал распался на две части, полностью изолированные друг от друга в течение длительного времени, после которого единство ареала было восстановлено. Вероятнее всего, такие изменения ареала происходили во

Таблица 2

время последнего плейстоценового оледенения, когда этот вид мог сохраниться как в дальневосточном регионе, так и на Алтае (причем в нескольких небольших изолированных рефугиумах), а с наступлением потепления в голоцене восстановить единство ареала с образованием в Сибири зоны вторичной интеграции.

науч.-практ. конф. Благовещенск, 21—23 декабря 2004 г. Т. 1. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2004. С. 195—199.

4. Блехман А.В. Популяционная изменчивость встречаемости элитрального гребня у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas // Генетика. 2008. Т. 44. № 11. С. 1553—1557.

5. Блехман А.В. Изменчивость рисунка пронотума у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) // Экологическая генетика. 2007. Т. 5. № 2. С. 25—36.

6. Блехман А.В. Внутривидовая и географическая изменчивость широкоареального вида *Harmonia axyridis* Pallas по комплексу полиморфных признаков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.

7. Dobrzansky Th. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* // Biol. Zbl. Vol. 44. N 6. P. 401—421.

**INTRASPECIFIC DIFFERENTIATION IN *HARMONIA AXYRIDIS* PALL.  
BY COMPLEX OF MORPHOLOGICAL POLYMORPHIC FEATURES  
AND VARIABILITY OF MITOCHONDRIAL GENE *COI***

*A.V. Blekhman, I.A. Zakharov, I.I. Goryacheva*

The geographic variability of *Harmonia axyridis* was studied by three morphological features. The authors started a study of cytochrome c oxidase subunit I (*COI*) polymorphism too.

The authors' results revealed two geographically separated zones inside Russian part of the species range. Interpopulational differences detected by complex of polymorphic features are minimal inside both zones. At the same time, the differences between populations of Western and Eastern zones satisfy to subspecies level. A zone of clinal variability of morphological traits is located in Transbaikalia, obviously, it is originated by secondary contact of "Western" and "Eastern" groups of populations separated during last glaciation and then joined again.

**Key words:** *Harmonia axyridis*, geographic variability, polymorphism.

**Сведения об авторах**

*Блехман Алла Венеаминовна* — канд. биол. наук, науч. сотр. Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 119991, г. Москва, ул. Вавилова 26. Тел./факс: (499)135-75-83; e-mail: cytogen-idb@yandex.ru

*Захаров Илья Артемьевич* — чл.-корр. РАН, консультант Института общей генетики им. Н.И. Вавилова, 119991, г. Москва ул. Губкина 3. E-mail: iaz34@mail.ru

*Горячева Ирина Игоревна* — канд. биол. наук, зав. группой Института общей генетики им. Н.И. Вавилова, 119991, г. Москва, ул. Губкина 3. Тел. (499)135-43-13; e-mail: iigoryacheva@mail.ru