

Avtor e-mail: apismell@hotmail.com

*Подписывайтесь
на журнал
“ПЧЕЛОВОДСТВО”!*

*I полугодие
2007 года
Индекс 70,739*



Il'iasov R.A., Poskriakov A.V. Filogenetika podvidov Apis mellifera.
Pchelovodstvo. 2006. •7. S. 18-19.

ФИЛОГЕНЕТИКА ПОДВИДОВ *Apis mellifera* L.

Вид *A. mellifera* L. занимал естественный ареал, охватывающий всю Африку и Европу, а также часть Ближнего Востока. По F.Ruttner (1992), вид подразделяется на 25 подвидов. W.S.Sheppard и M.D.Meixner (2003) совсем недавно в горах Тянь-Шаня в Центральной Азии обнаружили еще один *A. m. rotomella*. Большое число подвидов обусловлено, по-видимому, изоляцией и последующим накоплением генетических различий. В результате действия антропогенных факторов постоянно происходит их интенсивная гибридизация. Интродукция разных подвидов *A. mellifera* произошла в Северную и Южную Америку, Австралию и Азию, что дало начало гибридным популяциям. Случайно возникшие популяции африканизированных пчел в Южной Америке — потомки *A. m. scutellata* и гибридованных подвидов из Европы: *A. m. mellifera*, *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. caucasica*, *A. m. iberica* (D.R.Smith, 1991) — представляют большую опасность не только для населения, но и для пчеловодства этого региона.

В связи с высоким уровнем интеграции геномов разных подвидов, что является следствием повсеместной интродукции пчел, филогения *A. mellifera* не доработана. Несколько лет назад филогенетика пчел была основана только на изучении морфометрии (F.Ruttner, 1992). Первые критерии для внутривидовой систематики *A. mellifera* были разработаны В.В.Алпатовым (1948) и G.Goetze (1940, 1964). Европейская морфометрическая система приняла окончательный вид после модификации F.Ruttner (1978).

По F.Ruttner (1978), согласно морфометрическим характеристикам вид *A. mellifera* L. делится на четыре группы: А, М, С и О (табл.). Группа А включает африканские подвиды, группа М — подвиды из Северной Европы, с Пиренейского полуострова и из Северной Африки. В группу С входят подвиды из Центральной и Восточной Европы и с Балканского полуострова, в группу О — с Кавказа, Средиземноморья и Ближнего Востока.

Факт невозможности морфометрической идентификации подвидов при гибридизации популяций предопределяет использование в популяционных исследованиях молекулярных маркеров. В последнее время применяют молекулярно-генетические методы, которые позволяют точно идентифицировать подвиды независимо от степени их интрогрессии.

Использование RFLP мтДНК (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов мито-

хондриальной ДНК) (D.R.Smith, 1991; L.Garnery *et cetr.*, 1992; M.D.Meixner *et cetr.*, 1993; и др.) и ядерной ДНК (H.G.Hall, 1998), RAPD (полиморфизм длин фрагментов, амплифицированных случайно выбранными праймерами) (A.Blanchetot, 1991, 1992; G.J.Hunt, D.Page, 1995), микросателлитного полиморфизма (S.Tares *et cetr.*, 1993; A.Estoup *et cetr.*, 1995), секвенирования мтДНК (M.C.Arias и W.S.Sheppard, 1996) оказалось эффективным в филогенетике и систематике подвидов. Исследования D.R.Smith (1991) с использованием метода RFLP и Cornuet (1991), Garnery *et cetr.* (1992) методом секвенирования мтДНК показали филогенетическую картину, где имеется четыре подвидовые группы *Apis mellifera*, как и у F.Ruttner (1978). Однако группы М и О (F.Ruttner, 1978) по составу значительно отличаются. Результаты работ M.C.Arias и W.S.Sheppard (1996) по секвенированию и сравнению нуклеотидной последовательности гена Nd2 мтДНК подтверждают ранние молекулярно-генетические исследования D.R.Smith (1991), Cornuet (1991) и Garnery (1992).

M.C.Arias и W.S.Sheppard (1996) выделили четыре группы, где группа I содержит преимущественно африканские подвиды, группа II объединяет подвиды Среднего Востока и Северо-Восточной Африки, *A. m. mellifera* и *A. m. ligustica* формируют группу III, группу IV составляют подвиды Средиземноморья (см. табл.).

Африканской группе подвидов (группа I) M.C.Arias и W.S.Sheppard (1996) соответствует предложенная F.Ruttner (1978) группа А; группе подвидов Северного Средиземноморья (группа IV) — группа С; *A. m. mellifera* (группа III) — группа М. Группа IV соответствует группе С, исключая *A. m. meda*, которая, по F.Ruttner (1988), принадлежит группе О. M.C.Arias и W.S.Sheppard (1996) подтверждают аналогию группы II с группой О. Однако их сходство только внешнее, а по составу они различны. Группа О содержит *A. m. meda*, но не содержит *A. m. lamarckii*. Гипотезу родства по происхождению подвидов Среднего Востока и Африки подтверждает состав группы II, которая объединяет *A. m. lamarckii* из Египта и *A. m. meda* из Сирии. Два образца *A. m. meda* располагаются в разных группах: один — с африканскими подвидами, другой — с северо-средиземноморскими. Это подтверждает гипотезу, что Ближний Восток может быть центром происхождения вида (F.Ruttner, 1988; L.Garnery, 1992; M.C.Arias

and W.S.Sheppard, 1996). Дополнительное исследование подвидов из Турции, с Восточного Средиземноморья и Кавказа, таких, как *A. m. anatoliaca* и *A. m. caucasica*, позволит решить вопрос родства подвидов.

Исследования A.Estoup (1995) по семи микросателлитным локусам A113, B124, A7, A24, A28, A88, A43 подтверждают существование и состав трех эволюционных ветвей M, C и A, ранее выделенных F.Ruttner (1978). Ветвь M представлена тремя популяциями из Avignon (Южная Франция, *A. m. mellifera*), Valenciennes (Северная Франция, *A. m. mellifera*) и Umea (Швеция, *A. m. mellifera*). Ветвь C представлена популяцией из Forli (Италия, *A. m. ligustica*), Berlin (Германия, *A. m. carnica*), Chalkidiki (Греция, *A. m. cecropia*). Ветвь A представлена популяциями из Johannesburg (Южная Африка, *A. m. scutellata*), Cape Town (Южная Африка, *A. m. capensis*) и Tinzit (Марокко, *A. m. intermissa*) (см. табл.).

Сравнительная таблица результатов филогенетических исследований трех авторов показывает, что у M.C.Arias и W.S.Sheppard (1996) из 16 сравниваемых подвидов только 8 подвидов соответствуют группам F.Ruttner (1988), а у A.Estoup (1995) из 7 подвидов — только 6. Возможно, это объясняется разной эволюционной значимостью локусов, использованных в данном сравнении. Каждый локус имеет свой коэффициент отбора, что является решающим

фактором в установлении частот аллелей, на основании чего определяется степень родства между сравниваемыми подвидами.

Морфометрические методы, несмотря на значимость в филогенетических исследованиях, при современном уровне гибридизации подвидов, а также сильной изменчивости признаков невозможно использовать в идентификации подвидов (Н.Н.Гранкин, 1997). Молекулярно-генетические методы при своей точности также не могут являться самыми совершенными из-за неравномерности накопления мутаций, существования горизонтального переноса генетического материала, неоднозначности процессов сплайсинга и частот использования кодонов (В.В.Гречко, 2002; Е.Е.Еськов, 1995).

Морфометрические методы не могут быть использованы отдельно от молекулярно-генетических, так как каждый морфометрический признак на молекулярном уровне кодируется несколькими генами, куда включены структурные и регуляторные гены, и зависит от случайности мутаций в каждом из них. Молекулярно-генетические методы не могут подменить морфометрические, поскольку непосредственной точкой приложения естественного отбора являются фенотипы, коррелированные с генотипами, но не отображающие их непосредственно (Л.П.Татаринов, 1984). Однако молекулярно-генетические методы все же чаще позволя-

ют получить однозначные результаты. Например, идентификация подвидов *A. m. mellifera* и *A. m. caucasica* осуществляется по длине амплифицируемого фрагмента межгенного локуса COI-COII мтДНК (Ю.М.Никоноров с соавт., 1998; А.Г.Николенко и А.В.Поскряков, 2002).

Таким образом, современные филогенетические исследования проводят с использованием как морфологических, так и молекулярно-генетических методов. Схемы родства подвидов, построенные на основе использования разных методов, имеют определенную степень сходства в числе групп, однако часто возникают разногласия по вопросу состава каждой. Возможно, это следствие разной эволюционной значимости и коэффициента отбора локусов и выборки образцов, которые могли оказаться гибридными. Филогенетика пчел только начинает развиваться и сейчас представляет безграничное поле для дальнейших исследований. Конечная картина филогенетических отношений подвидов пчел должна получиться только на основе совокупного анализа всех накопленных за продолжительный период материалов по данной теме.

Р.А.ИЛЬЯСОВ, А.В.ПОСКРЯКОВ

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской академии наук
E-mail: apismell@hotmail.com

Состав групп F.Ruttner (1988), M.C.Arias and W.S.Sheppard (1996) и A.Estoup (1995)

F.Ruttner		M.C.Arias		A.Estoup	
Группа	Подвиды	Группа	Подвиды	Группа	Подвиды
A	<i>A. m. monticola</i>	I	<i>A. m. monticola</i>	I	<i>A. m. capensis</i>
	<i>A. m. adansonii</i>		<i>A. m. adansonii</i>		<i>A. m. intermissa</i>
	<i>A. m. capensis</i>		<i>A. m. capensis</i>		<i>A. m. scutellata</i>
	<i>A. m. lamarckii</i>		<i>A. m. intermissa</i>		
	<i>A. m. yemenitica</i>		<i>A. m. sahariensis</i>		
	<i>A. m. litorea</i>		<i>A. m. sicula</i>		
	<i>A. m. scutellata</i>		<i>A. m. iberica</i>		
	<i>A. m. unicolor</i>		<i>A. m. scutellata</i>		
M	<i>A. m. mellifera</i>	III	<i>A. m. mellifera</i>	II	<i>A. m. mellifera</i>
	<i>A. m. iberica</i>		<i>A. m. ligustica</i>		
	<i>A. m. intermissa</i>				
	<i>A. m. sahariensis</i>				
	<i>A. m. major</i>				
C	<i>A. m. ligustica</i>	IV	<i>A. m. ligustica</i>	III	<i>A. m. ligustica</i>
	<i>A. m. carnica</i>		<i>A. m. carnica</i>		<i>A. m. carnica</i>
	<i>A. m. macedonica</i>		<i>A. m. macedonica</i>		<i>A. m. cecropia</i>
	<i>A. m. cecropia</i>		<i>A. m. meda</i>		<i>A. m. cecropia</i>
	<i>A. m. sicula</i>				
O	<i>A. m. meda</i>	II	<i>A. m. meda</i>		
	<i>A. m. caucasica</i>		<i>A. m. lamarckii</i>		
	<i>A. m. armeniaca</i>				
	<i>A. m. anatoliaca</i>				
	<i>A. m. syriaca</i>				
	<i>A. m. cypria</i>				
	<i>A. m. adami</i>				