

Ilyasov R.A., Nikolenko A.G., Poskryakov A.V. Novye predstavleniia o filogenetike pchely vida *Apis mellifera* L. Materialy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii "Ekologiya, evoliuciia i sistematika zhivotnyh". Riazan'. 2009. S. 315-316.

Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина
Национальный парк "Мещерский"
Окский государственный природный биосферный заповедник
Министерство природопользования и экологии Рязанской области
Комитет по делам молодежи Рязанской области
Рязанский областной совет молодых ученых
Рязанское отделение Союза охраны птиц России

Экология, эволюция и систематика животных

**Материалы Всероссийской
научно-практической конференции
с международным участием
17–19 ноября 2009 г.**

Avtor e-mail: apismell@hotmail.com



Рязань
НП "Голос губернии"
2009

Зависимость сопоставимого стандартного обмена (a) от времени происхождения таксона (t) в классах Amphibia, Reptilia и Aves

Таксон	Геологический период	t, млн лет	a, мВт	Таксон	Геологический период	t, млн лет	a, мВт
Класс Amphibia				Отряд Anura			
Отряд Caudata				Rhacophoridae	Нижняя юра	-200	0.89
Plethodontidae	Мел	-121	0.35	Leptodactylidae	Верхняя юра	-157	0.70
Cryptobranchidae	Мел	-121	0.49	Pipidae	Нижний мел	-145	0.98
Salamandridae	Верхний мел	-97	0.42	Discoglossidae	Эоцен	-55	0.58
Ambystomatidae	Верхний мел	-97	0.57	Bufonidae	Эоцен	-55	1.05
Hynobiidae	Верхний мел	-97	0.37	Ranidae	Эоцен	-55	1.08
Sirenidae	Палеоцен	-66	0.35	Pelobatidae	Эоцен	-45	1.18
Amphiumidae	Палеоцен	-66	0.40	Microhylidae	Миоцен	-23	0.50
Proteidae	Плейстоцен	-2	0.41	Hylidae	Миоцен	-23	0.92
Класс Reptilia				Отряд Lacertilia (продолжение)			
Отряд Serpentes				Agamidae	Верхний мел	-97	0.91
Boidae	Верхний мел	-97	0.83	Anguidae	Верхний мел	-97	0.54
Colubridae	Олигоцен	-34	0.86	Helodermatidae	Верхний мел	-97	0.97
Viperidae	Миоцен	-23	0.75	Teiidae	Верхний мел	-97	0.67
Отряд Crocodylia				Varanidae	Верхний мел	-97	1.00
Crocodylidae	Верхний мел	-97	0.88	Amphisbaenidae	Эоцен	-55	0.56
Отряд Testudines				Gekkonidae	Эоцен	-55	0.44
Testudinidae	Верхний мел	-97	0.91	Scincidae	Эоцен	-55	0.59
Отряд Lacertilia				Xantusiidae	Эоцен	-55	0.50
Iguanidae	Верхняя юра	-157	0.87	Anniellidae	Эоцен	-45	0.49
Lacertidae	Верхняя юра	-157	1.46	Trogonophidae	Плейстоцен	-2	0.21
Класс Aves							
Anseriformes	Верхний мел	-97	24.25	Procellariiformes	Эоцен	-45	29.07
Gruiformes	Эоцен	-55	21.03	Sphenisciformes	Олигоцен	-34	22.34
Ralliformes	Эоцен	-55	22.32	Columbiformes	Олигоцен	-34	21.93
Cuculiformes	Эоцен	-55	21.07	Piciformes	Олигоцен	-34	27.78
Falconiformes	Эоцен	-55	21.90	Lariformes	Олигоцен	-34	30.43
Trogoniformes	Эоцен	-55	21.83	Coraciiformes	Олигоцен	-34	26.59
Charadriiformes	Эоцен	-55	29.33	Psittaciformes	Олигоцен	-34	26.57
Passeriformes	Эоцен	-55	37.24	Apodiformes	Олигоцен	-34	26.52
Alciformes	Эоцен	-55	43.30	Struthioniformes	Миоцен	-23	24.25
Strigiformes	Эоцен	-52	18.46	Caprimulgiformes	Плиоцен	-5	15.91
Pelecaniformes	Эоцен	-50	28.29	Rheiformes	Плиоцен	-5	23.65
Galliformes	Эоцен	-47	22.75	Apterygiformes	Плейстоцен	-2	11.88
Ciconiiformes	Эоцен	-46	23.52	Casuariiformes	Плейстоцен	-2	16.76

поведенческая адаптация, поиск оптимальных для выживания вида условий среды и т.п.

Литература

- Зотин А.А., Лампрехт И., Зотин А.И. Тепловые барьеры в процессе прогрессивной эволюции животных и человека // Известия РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 305–315.
- Зотин А.И. Бионенергетическая направленность эволюционного прогресса организмов // Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука. 1984. С. 269–274.
- Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции (Термодинамические основы биологической эволюции). М.: Наука. 1999. 320 с.
- Зотин А.И., Зотин А.А. Прогрессивная эволюция: термодинамическая основа // Известия РАН. Сер. биол. 1995. № 4. С. 389–397.
- Зотин А.И., Коноглев В.А. Направление эволюционного прогресса организмов // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука. 1976. С. 230–235.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФИЛОГЕНЕТИКЕ ПЧЕЛЫ ВИДА *APIS MELLIFERA* L.

Р.А. Ильясов, А.В. Поскряков, А.Г. Николенко

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН
apismell@hotmail.com

Пчела *Apis mellifera* имеет необычайно огромный естественный ареал распространения, который простирается от юга Скандинавского полуострова на севере до мыса Доброй Надежды на юге; от Даккара на западе до Урала, Маскада и западных границ Китая на востоке (Sheppard, Meixner, 2003). Было показано, что разные популяции пчел на всей занимаемой территории являются подвидами и способны скрещиваться между собой и оставлять плодовитое

потомство (Ruttner et al., 1988). Благодаря продолжительной географической изоляции и экологической адаптации произошла глубокая дифференциация пчел, в результате чего возникло большое многообразие подвидов.

Ранее с использованием мультивариантного анализа морфометрических признаков было определено существование 25 подвидов пчел (Ruttner, 1992). Данные современной номенклатуры, основанные на молекулярных данных также подтверждают существование 25 подвидов пчел, но с поправкой на подвидовой состав. Так в современную международную номенклатуру не включен подвид *A. m. major* из Марокко и Северной Африки, который был принят за экотип *A. m. intermissa*. Украинские пчелы, ранее относимые к подвиду *Apis mellifera acervorum*, были отнесены к подвиду *Apis mellifera sossimai*. По нашим последним данным, основанным на изучении мтДНК, возможно, что они не являются отдельным подвидом, а лишь экотипом *Apis mellifera macedonica*. Также не до конца выяснен таксономический статус подвидов пчел *Apis mellifera rodopica* из Болгарии и *Apis mellifera ruttneri* из Мальты, существование которых не признается широко. Недавно открытый новый подвид *Apis mellifera pomonella*, обитающий в Тянь-Шани на границе между Казахстаном и Китаем, по нашему мнению, возможно, необходимо добавить в официальный список подвидов современной номенклатуры *A. mellifera*. В этой работе мы изложили новые представления о филогенетике подвидов *A. mellifera*.

В работе были использованы пчелы подвида *A. m. mellifera* из бурзянской и татышлинской популяций Республики Башкортостан и вишерской и южно-прикамской популяций Пермского края, которые были ранее выделены нами на основе изучения полиморфизма межгенного локуса COI-COI мтДНК (Ильясов и др., 2006). Также были использованы пчелы из украинской популяции с пасеки

А.Д. Комиссара под Киевом. Для проведения секвенционного анализа было взято по три образца из каждой популяции.

При сравнении нуклеотидной последовательности фрагмента гена ND2 мтДНК уральских и украинских пчел с последовательностью бурзянской бортовой пчелы (DQ181611), взятой в качестве референсной, всего наблюдались нуклеотидные замены в 12 позициях. Между всеми уральскими пчелами наблюдалось 5 сайтов замен, где замена в позиции 536 Т на С в двух пчелах DQ181614 и DQ181618 приводила к замене в позиции 12 аминокислотной последовательности Ile на Thr. Украинские пчелы различались от референсной последовательности сайтами замен в 8 позициях, где замена в позиции 987 являлась трансверсией. Между собой украинские пчелы практически не различались – наблюдалась всего одна замена нуклеотидной последовательности фрагмента гена ND2 мтДНК в позиции 1099, которая не приводит к заменам в аминокислотной последовательности.

На основе сравнительного анализа нуклеотидной последовательности фрагмента гена ND2 мтДНК пчел популяций *A. m. mellifera* на Урале с использованием компьютерной программы MEGA 3.1 методом кластеризации ближайшего соседа была построена дендрограмма. На дендрограмме наблюдался низкий уровень дифференциации представителей разных популяций *A. m. mellifera* на Урале. Однако можно отметить, что все три представителя вишерской популяции (DQ181617–19), а также один представитель южно-прикамской популяции (DQ181621) все же в некоторой степени отличаются от всех представителей других популяций Урала, хотя эти различия очень незначительны. Такие различия представителей вишерской популяции, возможно, являются результатом длительной изоляции видового ареала в условиях крайнего севера. Известно, что семьи пчелы из этой популяции неоднократно завозились на пасеки юга Пермского края, что и, возможно, объясняет группировку вместе с пчелами вишерской популяции представителя южно-прикамской популяции (DQ181621). Большие различия наблюдались между представителями уральских и украинских популяций, что обусловлено, несомненно, их принадлежностью к разным подвидам – *A. m. mellifera* и *A. m. macedonica*, соответственно.

Для определения филогенетического паттерна вида *A. mellifera* и выявления положения в нем уральских и украинских пчел было проведено сравнение нуклеотидной последовательности фрагмента гена ND2 мтДНК просеквенированных нами пчел с последовательностями пчел разных других подвидов *A. mellifera*, просеквенированных М.С. Ариас, W.S. Sheppard (1996), W.S. Sheppard, M.D. Meixner (2003). Нуклеотидная последовательность фрагмента гена ND2 мтДНК подвиды пчелы *A. m. anatoliaca* была взята в качестве референсной последовательности и использована для сравнения с последовательностями всех образцов пчел. При сравнении секвенсов всех образцов пчел наблюдались нуклеотидные замены в 28 позициях. Из всех замен 8 относились к трансверсиям, а 20 – к транзициям, что вполне укладывалось в рамки законов молекулярной эволюции.

На основе сравнения нуклеотидных последовательностей с использованием программы MEGA 3.1 и метода кластеризации ближайшего соседа была построена дендрограмма генетических отношений подвидов *A. mellifera* с видами *Apis cerana* и *Mellipona bicolor*, где последние были взяты в качестве внешней группы. На дендрограмме наблюдалась группировка образцов пчел на четыре эволюционные ветви, что не противоречило результатам F. Ruttner (1988). Однако состав этих ветвей отличался от представленного F. Ruttner (1988) и был в некоторой степени схож с представленными в работе М.С. Ариас, W.S. Sheppard (1996). Однако четыре эволюционные ветви были все же названы А, М, С и О сходно с F. Ruttner (1988).

Эволюционная ветвь А объединяла большинство представителей африканских подвидов пчел. Эта эволюционная ветвь подразделялась на две группы, одна из которых объединяла *A. m. sahariensis* (U35762) и *A. m. intermissa* (U35751) из Марокко, *A. m. sicula* (U35765) с Сицилии и *A. m. iberica* (U35750) из Португалии. Другая группа объединяла большинство южно-африканских подвидов пчел как *A. m. adansonii* из Нигерии (U35743), *A. m. scutellata* (U35764) и *A. m. capensis* (U35747) из ЮАР, *A. m. monticola* (U35761)

из Кении и африканизированных пчел из Бразилии (U35745–46). Кроме того, выделялась еще одна небольшая третья группа африканских пчел, объединяющая представителей подвидов *A. m. scutellata* (U35763) из Кении и *A. m. adansonii* (U35744) из Сенегала, то есть на территории, огибающей пустыню Сахара.

Эволюционная ветвь О была очень малочисленной и объединяла представителей подвидов *A. m. meda* (U35756) и *A. m. syriaca* (AY618920) из Сирии и *A. m. lamarckii* (U35753) из Египта.

Эволюционная ветвь М объединяла в основном всех представителей *A. m. mellifera* уральских (DQ181611–22) и европейских популяций из Швейцарии (AY114495), Франции (U35758), Испании (U35759) и Норвегии (U35760). Однако в эту группу также вошли по два представителя подвидов *A. m. sicula* (AY114493–94) с Сицилии и *A. m. ligustica* (U35752 и AY114490) из Италии, которые попали в эту группу, возможно, благодаря первоначальной гибридизации с завезенными туда *A. m. mellifera*. По нашим данным только *A. m. mellifera* является единственным представителем эволюционной ветви М.

Эволюционная ветвь С была наиболее многочисленной как по числу подвидов, так и по числу образцов и объединяла подвиды пчел Средиземноморья, Ближнего Востока и Кавказа – *A. m. ligustica* из Италии, *A. m. carnica* из Германии, Австрии и Словении, образцы *A. m. macedonica* из Греции и Украины с пасеки А.Д. Комиссара проанализированные нами, *A. m. cecropia* из Греции, *A. m. sicula* с Сицилии, *A. m. cypria* с Кипра, *A. m. adami* с Крита, *A. m. caucasica* с Кавказа, *A. m. meda* из Сирии, *A. m. anatoliaca* из Турции, *A. m. syriaca* из Сирии и *A. m. pomonella* с Тянь-Шаня. Однако по составу подвидов этой эволюционной ветви наблюдались различия с F. Ruttner et al. (1988), которые относили подвиды *A. m. caucasica*, *A. m. adami*, *A. m. cypria*, *A. m. meda*, *A. m. anatoliaca* и *A. m. syriaca* к эволюционной ветви О.

Проведенное исследование показало генетическое родство уральских и западноевропейских популяций *A. m. mellifera*. Возможно, что подвид *A. m. mellifera* является единственным представителем внутривидовой эволюционной ветви М, в которую, таким образом, не следует включать не только африканские подвиды *Apis mellifera sahariensis* и *Apis mellifera intermissa*, но и испанский подвид *Apis mellifera iberica*, что противоречит гипотезе F. Ruttner (1988). Показано, что предковой формой вида *Apis mellifera* L. могли быть пчелы эволюционной ветви С, а не О, как считал ранее F. Ruttner (1988). Результаты анализа украинских пчел, подтвердили их принадлежность к подвиду *A. m. macedonica*. Было подтверждено, что подвиды *A. mellifera* подразделяются на 4 эволюционные ветви, а не 3, как считали ранее.

Литература

- Ильясов Р.А., Петухов А.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г. На Урале сохранились четыре резервата пчелы среднерусской расы *Apis mellifera mellifera* L. // Пчеловодство. 2006. № 2. С. 19.
- Arias M.C., Sheppard W.S. Molecular phylogenetics of honey bee subspecies (*Apis mellifera* L.) inferred from mitochondrial DNA sequence // Molecular phylogenetics and evolution. 1996. Vol. 5. № 3. P. 557–566.
- Engel M.S. The Taxonomy of Recent and Fossil Honey Bees (Hymenoptera: Apidae) // J. Hym. Res. 1999. Vol. 8. № 2. P. 165–196.
- Ruttner F. Biogeography and Taxonomy of Honeybees // Springer Verlag, Berlin, Germany. 1988. 284 p.
- Ruttner F. Naturgeschichte der Honigbienen // Ehrenwirth Verlag, Munich, Germany. Grenoble. Bukarest. Apimondia. 1992. P. 380–383.
- Sheppard W.S., Meixner D. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia // Apidologie. 2003. Vol. 34. P. 367–375.

АНАЛИЗ ВРЕМЕННОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МОЛЛЮСКОВ

О.П. Кодолова, Е.А. Жуковская, О.Ю. Правдухина

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
opkodorova@pochtamt.ru

Для исследования популяционной структуры в настоящее время широко используют электрофоретически выявляемые полиморфные локусы общих белков и ферментов, частоты аллелей и генотипы которых могут служить биохимико-генетическими маркерами при дифференцировании популяций, а также изучении процессов, проходящих внутри популяции (Алтухов, 2003). Одна-