



БИОМИКА/BIOMICS

<http://biomics.ru>



МАКРО- И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ *APIS MELLIFERA*

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

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской академии наук
450054, г. Уфа, Пр. Октября, 71, * E-mail: apismell@hotmail.com

Резюме

Медоносная пчела *Apis mellifera* L. это единственный вид общественных насекомых, который повсеместно разводится человеком. Кроме медоносной пчелы существуют такие виды пчел, как, восковая пчела *Apis cerana*, малая индийская пчела *Apis florea*, гигантская индийская пчела *Apis dorsata*, обитающие в Юго-Восточной Азии. Близкородственные виды пчел *A. cerana* и *A. mellifera* дивергировали аллопатрически от 500 тыс. до 1,3 млн. лет назад, и в течение этого времени не контактировали, в результате чего приобрели устойчивую репродуктивную изоляцию. Таким образом геномы этих видов надежно защищены, но угроза конкурентного вытеснения *A. cerana* существует. В последние 100 лет пчела медоносная *A. mellifera* активно завозится в Азию и постепенно вытесняет *A. cerana* и *A. florea*. Независимо друг от друга у пчел видов *A. cerana* и *A. mellifera* сформировались подвиды под действием широкого диапазона условий окружающей среды. Нами представлены основные гипотезы экспансии *A. mellifera* и формирования подвидов. Несмотря на то, что *A. mellifera* более конкурентоспособна по сравнению с *A. cerana*, эта пчела в результате внутривидовой гибридизации, подвержена угрозе потери биоразнообразия генофонда и приспособленности к условиям среды обитания.

Ключевые слова: медоносная пчела, *Apis mellifera*, *Apis cerana*, подвиды, генофонд, SNP, однонуклеотидный полиморфизм, гибридизация, эволюция. Макроэволюция медоносной пчелы

Введение

Пчелы рода *Apis* эволюционировали от хищных ос, перешедших на питание нектаром. Они появились на планете вместе с цветковыми растениями в Меловом периоде от 146 до 74 млн. лет назад в условиях тропического климата. Окаменелости показывают, что 140 млн. лет назад на территории современной Европы существовал тропический климат. Последующее охлаждение климата привело к формированию на севере видов пчел, строящих гнезда в полостях - *Apis cerana* и *Apis mellifera*, а на юге сохранились виды пчел, строящие гнезда открыто - *Apis dorsata* и *Apis florea* [Winston, 1991; Michener, 2007].

Самая древняя из известных ископаемых видов пчел — безжальная пчела *Trigona prisca*, окаменелости которой были найдены в отложениях верхнего мелового периода в США в Нью-Джерси возрастом от 96 до 74 млн. лет. Следы предшественников пчел рода *Apis* впервые были обнаружены на территории Западной Германии в

отложениях Нижнего Миоцена возрастом от 22 до 25 млн. лет. В отложениях Верхнего Миоцена в Азии были обнаружены окаменевшие фрагменты гигантских пчел *Apis dorsata* возрастом 12 млн. лет. Виды пчел *A. florea*, *A. dorsata*, *A. cerana* и *Apis mellifera* дивергировали в отдельные виды уже в период олигоцена около 33 млн. лет назад [Koeniger et al., 1996].

Пчелы рода *Apis*, в отличие от пчел других родов, имели естественное распространение только на территории Старого Света, которая включает Азию, Африку и Европу. Это является доказательством того, что род *Apis* возник позже других родов и содержит 4 вида: *A. florea* - малые, *A. dorsata* - гигантские, *A. cerana* - восточные, *A. mellifera* - западные медоносные пчелы. Часто выделяют пчел *Apis laboriosa* и *Apis andreniformis* как отдельные виды, но, возможно, они являются экотипами *A. dorsata* и *A. florea* на последней стадии видообразования [Радченко, Песенко, 1994]. Не определен также статус пчел из Юго-Восточной

Азии *Apis koschevnikovi* и *Apis nulensis* [Tingek et al., 1988].

Виды пчел *A. cerana* и *A. mellifera* были географически изолированы во время плейстоценового ледникового периода от 500 тыс. до 1,3 млн. лет назад, и до вмешательства человека они не контактировали. Ареалы *A. cerana* и *A. mellifera* сближены в единственном месте — на территории Афганистана, где их разделяет друг от друга 600 км [Radloff et al., 2010].

Виды пчел *A. cerana* и *A. mellifera* имели сходную эволюцию и дивергировали на несколько десятков подвидов, приспособленных к жизни в разных климатических условиях: от жарких тропических до холодных континентальных 47° с. ш. Это стало возможным благодаря обретению гнезд в полостях, где создавалась постоянная температура путем образования клубов пчел в холодные и испарения воды в жаркие времена года. Другое преимущество им дала способность к коммуникации особей друг с другом, благодаря чему более эффективно стали использоваться пищевые ресурсы [Seeley, 2009].

Биология *A. cerana* и *A. mellifera* сходна — оба вида могут содержаться в современных перемещаемых ульях. Оба устраивают свои гнезда в полостях в виде вертикальных двухсторонних сот с шестиугольными ячейками из воска, вырабатываемого рабочими особями. Соты обычно многофункциональны и используются как для хранения меда и пыльцы, так и для выращивания расплода [Tan et al., 2007].

Интересно, что по сравнению с видами рода *Apis* виды рода *Melipona* имеют большую численность и продуктивность семей. Племена индейцев Центральной и Южной Америки разводят безжалых пчел рода *Melipona* в своеобразных ульях уже 1000 лет. Но не следует полагать, что безжалые пчелы спокойны и удобны в разведении. В случае опасности они массово нападают на человека, нанося болезненные укусы мощными челюстями. Некоторые виды даже выделяют едкий яд, который вызывает сильные ожоги кожи. В наши дни разведение безжалых пчел рода *Melipona* не рассматривается [Oldroyd, Wongsiri, 2006].

Человек больше предпочитает разводить *A. mellifera*, чем *A. cerana*, поскольку по численности семей и продуктивности *A. cerana* обычно уступает *A. mellifera*. Это привело к быстрому вытеснению и замене восточных пчел западными [Nanork et al., 2007]. Так, по результатам наших популяционно-генетических исследований на основе анализа нуклеотидной последовательности гена *COI* мтДНК, на Дальнем Востоке России *A. cerana* является вымирающим видом, и популяция сохранилась в

заповеднике “Кедровая Падь” в количестве менее 100 семей [Ильясов и др., 2013].

Микроэволюция медоносной пчелы

Эволюция медоносной пчелы началась в Юго-Восточной Азии, где зародились основные виды пчел рода *Apis*. Экспансия пчел на запад в Европу и Ближний Восток запустила процесс интенсивной микроэволюции с формированием множества подвидов, адаптированных к различным условиям среды. Процесс микроэволюции пчел сопровождался постоянным чередованием миграций с освоением новой климатической зоны и продолжительных изоляций на обитаемой территории [Ильясов, Поскряков, 2006].

В результате миграций и изоляций пчел до появления современного человека в Европе сформировались естественные аборигенные ареалы подвидов. Современные ареалы подвидов пчел в Европе отличаются от естественных и сформированы под влиянием человека. Периодически возникают споры о таксономическом составе популяции пчел того или иного региона. Это происходит из-за естественного обмена генетическим материалом в пограничных зонах, а также искусственной гибридизации в результате вмешательства человека.

Современные исследователи полагают, что вид *A. mellifera* подразделяется на 30 подвидов, распространенных естественным путем по всей территории Старого Света [Péntek-Zakar et al., 2015]. Возникновение подвидов медоносной пчелы в Европе произошло в результате последнего Ледникового периода 10 тыс. лет назад, когда Альпы, Пиренейские и Балканские горные цепи играли роль естественного изолирующего географического барьера [Ruttner, 1992].

После завершения Ледникового периода 4 тыс. лет назад на территории Иберийского полуострова сформировался подвид *A. m. mellifera*, называемый темной лесной пчелой. На Аппенинском полуострове возник подвид *A. m. ligustica*, а на Балканском - *A. m. cecropia*. С Балканского и Аппенинского полуостровов подвиды пчел распространились по всей Центральной и Восточной Европе, эволюционируя в современные подвиды. Образование новых подвидов и рост внутривидового таксономического разнообразия в условиях широкого ареала медоносной пчелы в различных климатических условиях — процесс непрерывный и глобальный [Jensen et al., 2005]. Так, подвид *A. m. mellifera* на юге Иберийского полуострова в результате скрещивания с африканским подвидом *A. m. intermissa* эволюционировал в подвид *A. m. iberiensis*. Одновременно *A. m. mellifera* проник на север через Францию в Северную и Западную Европу

до Уральских гор [Carreck, 2008]. Современные молекулярно-генетические исследования на основе митотипов локуса *COI-COII* и *ND2* мтДНК и микросателлитных локусов ядерной ДНК показали, что все северные европейские медоносные пчелы эволюционной ветви М произошли из предковой популяции пчел Иберийского полуострова, которая стала ценным генетическим резервом разнообразия митотипов группы М [Miguel et al., 2007].

Первоначальная систематика медоносной пчелы *A. mellifera* исходила из морфологических исследований и выделяла 25 подвидов [Goetze, 1964; Ruttner, 1988]. Современная же систематика опирается на генетические и морфологические методы исследования и выделяет 30 подвидов медоносной пчелы [Papachristoforou et al., 2013].

В Африке встречается 12 подвидов медоносной пчелы: *A. m. adansonii* Latreille, 1804 - Западная Африка; *A. m. capensis* Eschscholtz, 1822 - Южная Африка, ЮАР; *A. m. intermissa* Buttel-Reepen, 1906 - Северная Африка (Алжир, Марокко); *A. m. jemenitica* Ruttner, 1976 - Северо-Восточная Африка, Сомали, Уганда, Судан, Йемен; *A. m. lamarckii* Cockerell, 1906 - Северо-Восточная Африка, Египет; *A. m. litorea* Smith, 1961 - Юго-Восточная Африка; *A. m. simensis* Meixner et al., 2011 (Эфиопия); *A. m. monticola* Sith, 1961 - Юго-Восточная Африка, горы Элгон, Килиманджаро, Кения, Мериу; *A. m. nubica* Ruttner, 1976 - Северо-Восточная Африка, Сомали, Уганда, Судан, Йемен; *A. m. sahariensis* Baldensperger, 1932 - Северная Африка (Алжир, Марокко); *A. m. scutellata* Lepeletier, 1836 - Центральная и Западная Африка; *A. m. unicolor* Latreille, 1804 - остров Мадагаскар.

В Европе встречается 11 подвидов медоносной пчелы: *A. m. carnica* Pollmann, 1879 - Словения, южная часть Австрийских Альп, север Балканского полуострова; *A. m. carpatica* Foti et al., 1965 - Карпатские горы, Закарпатская область Украины; *A. m. caucasica* Pollmann, 1889 - Кавказские горы, Краснодарский край; *A. m. cecropia* Kiesenwetter, 1860 - Южная Греция; *A. m. cypria* Pollmann, 1879 - остров Кипр; *A. m. iberiensis* Engel, 1999 - Испания и Португалия; *A. m. ligustica* Spinola, 1806 - Италия; *A. m. mellifera* Linnaeus, 1758 - Северная Европа; *A. m. remipes* Gerstäcker, 1862 - долины Кавказских гор, Каспийское море, Иран, Грузия, Армения; *A. m. ruttneri* Sheppard et al., 1997 - остров Мальта; *A. m. sicula* Montagano, 1911 - остров Сицилия.

На территории Ближнего и Среднего Востока (Западная Азия) встречается 7 подвидов медоносной пчелы: *A. m. adamii* Ruttner, 1977 - остров Крит; *A. m. anatoliaca* Маа, 1953 - Турция, Ирак; *A. m. armeniaca* Gerstäcker, 1862 - Кавказские горы, Армения; *A. m.*

macedonica Ruttner, 1988a - Македония, Украина; *A. m. meda* Skorikov, 1829 - Ирак, Иран; *A. m. pomonella* Sheppard, Meixner, 2003 - Тянь-Шань; *A. m. syriaca* Skorikov, 1829 - Сирия, Палестина, Иордания.

Ареалы обитания описанных 30 подвидов медоносной пчелы *A. mellifera* представлены на карте (рис. 1).

Вопрос систематики медоносной пчелы остается открытым, поскольку нет окончательного ответа о точном количестве подвидов [Engel, 1999]. Неопределенным статусом в наши дни обладают 11 следующих подвидов медоносной пчелы, поскольку не установлена достоверность их существования: *A. m. germanica* Pollmann, 1879 - Германия; *A. m. ussuriensis* Lawrjochin, 1960 - Дальний Восток; *A. m. hymettea* Pollmann, 1879; *A. m. nigrata* Lucas, 1882; *A. m. banatica* Grozdanic, 1926; *A. m. rodopica* Petrov, 1991 - Родопские горы, Болгария; *A. m. artemisia* Engel, 1999 - Юг России; *A. m. remipes* Gerstäcker, 1862 - Армения; *A. m. major* Ruttner et al., 1978 - Северная Африка, Алжир, Марокко; *A. m. sossimai* Engel, 1999 - Украина; *A. m. taurica* Alpatov, 1935 - Крымский полуостров.

Есть вероятность того, что данные подвиды пчел были ошибочно выделены в самостоятельные таксоны, так как их классификация проведена на основе единичных музейных образцов.

Первоначально путем морфологических исследований подвиды пчел подразделялись на 3 эволюционные ветви А, М и С [Ruttner et al., 1978]. Ветвь А включала подвиды пчел, населяющих Африку. Ветвь М включала два подвида *A. m. iberiensis* и *A. m. mellifera* Западной и Северной Европы. Ветвь С включала подвиды Средиземноморья, Восточной Европы, Ближнего Востока. Полиморфизм рестрикционных фрагментов мтДНК [Smith et al., 1997], нуклеотидной последовательности локусов мтДНК [Garner, 1992], а также микросателлитных локусов ядерной ДНК [Estoup et al., 1995] позволил разделить подвиды пчел только на 3 эволюционные ветви А, М и С.

В дальнейшем, на основе расширенного набора морфологических параметров, эволюционная ветвь С стала подразделяться на две ветви С и О. Ветвь О стала включать подвиды пчел Ближнего Востока [Ruttner, 1988]. В обновленную ветвь С входили подвиды Восточной Европы и Северного Средиземноморья: *A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, *A. m. macedonica*, *A. m. cecropia*, *A. m. caucasica*, *A. m. sicula*). Эволюционная ветвь О содержала в себе подвиды Ближнего и Среднего Востока: *A. m. armeniaca*, *A. m. meda*, *A. m. anatoliaca*, *A. m. syriaca*, *A. m. cypria*, *A. m. adami*.



Рисунок 1. Географическое распределение 30 подвидов медоносной пчелы *A. mellifera* шести эволюционных ветвей A, M, C, O, Y, Z.

Исследования, основанные на анализе полиморфизма нуклеотидной последовательности мтДНК [Garner, 1992], гена 2 субъединицы NADH-дегидрогеназы мтДНК [Arias, Sheppard, 1996], рестрикционного полиморфизма эндонуклеазой *DraI* локуса *COI-COII* мтДНК [Palmer et al., 2000] и полиморфизма микросателлитных локусов [Franck et al., 2000], позволили подразделить подвиды пчел на 4 эволюционные ветви: А, М, С и О.

По данным F. Ruttner [1988], подвиды пчел подразделялись на 4 эволюционные ветви, где в состав ветви А входили 8 подвидов: *A. m. lamarckii*, *A. m. litorea*, *A. m. scutellata*, *A. m. monticola*, *A. m. adansonii*, *A. m. unicolor*, *A. m. capensis*, *A. m. jemenitica*; ветвь М состояла из 5 подвидов: *A. m. mellifera*, *A. m. major*, *A. m. iberiensis*, *A. m. sahariensis*, *A. m. intermissa*; ветвь С подразделялась на 5 подвидов: *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. macedonica*, *A. m. cecropia*, *A. m. sicula*; ветвь О - 7 подвидов: *A. m. caucasica*, *A. m. armeniaca*, *A. m. cyprica*, *A. m. adami*, *A. m. meda*, *A. m. anatoliaca*, *A. m. syriaca*. Такое распределение подвидов пчел на эволюционные ветви было подтверждено данными морфологических исследований [Cognuet, Fresnaye, 1989].

В пределах этих молекулярно-генетических исследований были внесены минимальные изменения в классификацию пчел, где африканские подвиды *A. m. major*, *A. m. sahariensis*, *A. m. intermissa* были отнесены к эволюционной ветви А, а в составе эволюционной ветви М осталось только два подвида *A. m. iberiensis* и *A. m. mellifera*. Подвид *A. m. caucasica*, который первоначально входил в состав ближневосточной эволюционной ветви О, перешел в эволюционную ветвь С [Smith et al., 1991].

На основе современных исследований микросателлитных локусов и *DraI* RFLP локуса *COI-COII* мтДНК выявились новые ранее неизвестные по морфометрическим исследованиям эволюционные ветви: пчелы подвида *A. m. jemenitica*, обитающие на территории Республики Йемен, были отнесены к эволюционной ветви Y [Franck et al., 2001], а пчелы подвида *A. m. syriaca*, освоившие территорию Сирии, вошли в эволюционную ветвь Z [Alburaki et al., 2013]. Пчелы подвида *A. m. syriaca* долгое время относились к эволюционной ветви О, только потому, что в исследованиях использовались пчелы, относящиеся к эволюционной ветви О, гибридные с пчелами из Турции [Meixner et al., 2013].

Таким образом, по современным молекулярно-генетическим данным, подвиды пчел *A. mellifera* подразделяются на шесть эволюционных ветвей: А, М, С, О, Y, Z. Подвиды пчел эволюционной ветви О распространены на Ближнем Востоке, ветви А — в Тропической Африке, ветви С — в Средиземноморье, Центральной и Восточной

Европе, ветви М — в Северной и Западной Европе, ветви Y - на территории Республики Йемен, ветви Z - в Сирии [Alburaki et al., 2013] (рис. 2).

Современное распределение 30 подвидов пчел в 6 эволюционных ветвях выглядит следующим образом. Эволюционная ветвь М включает 2 подвида: *A. m. mellifera*, *A. m. iberiensis*. Эволюционная ветвь С - 9 подвидов: *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. carpatica*, *A. m. macedonica*, *A. m. cecropia*, *A. m. sicula*, *A. m. pomonella*, *A. m. ruttneri*, *A. m. caucasica*. Эволюционная ветвь О - 6 подвидов: *A. m. remipes*, *A. m. armeniaca*, *A. m. adami*, *A. m. meda*, *A. m. cyprica*, *A. m. anatoliaca*. Эволюционная ветвь Z - 1 подвид: *A. m. syriaca*. Эволюционная ветвь А - 11 подвидов: *A. m. sahariensis*, *A. m. intermissa*, *A. m. lamarckii*, *A. m. litorea*, *A. m. scutellata*, *A. m. monticola*, *A. m. adansonii*, *A. m. unicolor*, *A. m. capensis*, *A. m. simensis*, *A. m. nubica*. Эволюционная ветвь Y - 1 подвид: *A. m. jemenitica*.

В зависимости от методов исследований вследствие интрогрессии подвидов на смежных границах ареалов подвидовой состав эволюционных ветвей может претерпевать незначительные изменения [Плюсов et al., 2011]. Существует три сценария расселения медоносной пчелы в пределах Старого Света (рис. 2).

1. Гипотеза F. Ruttner [1988] на основе анализа морфологических показателей. Согласно данной гипотезе, пчелы первоначально мигрировали на Ближний Восток, а оттуда — в Африку и Европу (рис. 2). В результате, все эволюционные ветви дивергировали от эволюционной ветви О.

2. Гипотеза M. C. Arias, W. S. Sheppard [1996] путем анализа нуклеотидной последовательности гена *ND2* мтДНК и P. Franck et al. (2001) [Franck et al., 2001], полиморфизма микросателлитных локусов и ПЦР-ПДРФ анализа эндонуклеазой *DraI* локуса *COI-COII* мтДНК. Согласно этой гипотезе, пчелы через Ближний Восток мигрировали в Восточную Европу. В это же время произошла миграция пчел в Африку. Далее они из Северо-Западной Африки мигрировали в Западную Европу (рис. 2). Гипотеза предполагает, что эволюционные ветви С и А дивергировали от эволюционной ветви О, а ветвь М — от А.

3. Гипотеза C. W. Whitfield et al. [2006] исходит из полногеномного анализа SNPs. Согласно этой гипотезе, пчелы первоначально обитали в Африке, откуда произошли три последовательные экспансии на Север в Евразию: первая — в Западную Европу, вторая — на Ближний Восток, третья — в Средиземноморье и Южную Европу (рис. 2). В результате, все эволюционные ветви дивергировали от эволюционной ветви А.

Наиболее достоверным сценарием расселения подвидов следует считать современный сценарий C. W. Whitfield et al. (2006) [Whitfield et al., 2006] исходя

из полногеномного анализа однонуклеотидных замен. Таким образом, будем придерживаться гипотезы, согласно которой все подвиды пчел Европы и Ближнего Востока возникли в результате массовых экспансий из Африки в Евразию — через средиземноморские острова, Иберийский и

Аравийский полуострова. Дальнейшие микроэволюционные процессы на севере происходили под действием природно-климатических и экологических факторов. Основную роль в формировании подвидов сыграл плейстоценовый ледниковый период около 110 тыс. лет назад.

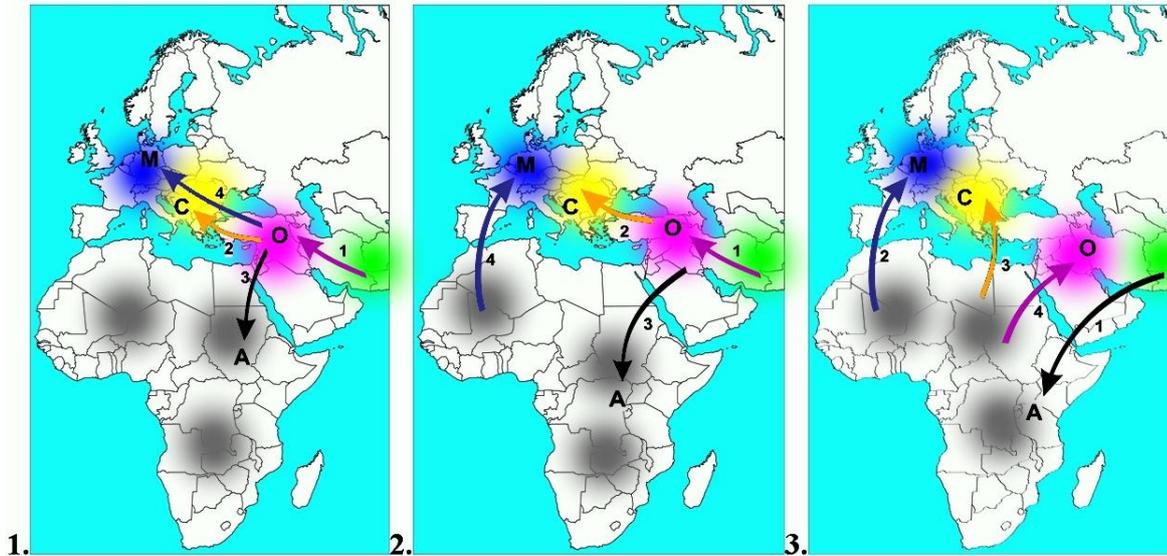


Рисунок 2. Гипотезы экспансии медоносной пчелы. 1. - гипотеза F. Ruttner (1988) [Ruttner, 1988].

2. - гипотеза M. C. Arias, W. S. Sheppard (1996) [Arias, Sheppard, 1996].

3. - гипотеза C. W. Whitfield et al. (2006) [Whitfield et al., 2006].

Последующая миграция *A. m. mellifera* с Иберийского полуострова на север сопровождалась одновременной экспансией *A. m. intermissa* из Северной Африки на Юг Иберийского полуострова, гибридизация которых на полуострове привела к возникновению популяции подвида *A. m. iberiensis*.

До ледникового периода *A. m. carnica* попала на Аппенинский полуостров из нынешних Франции и Словении. Одновременно там происходила экспансия *A. m. mellifera* вдоль Лигурийского побережья и *A. m. carnica* вдоль Адриатического побережья. В процессе гибридизации двух подвидов *A. m. carnica* и *A. m. mellifera* и последующего отбора в условиях длительной изоляции зародилась популяция *A. m. ligustica*, которая в последующем значительно дивергировала от первоначальных подвигов [Franck et al., 2000].

Изолированные в течение 6 тыс. лет популяции медоносной пчелы *A. mellifera* после Ледникового периода приобрели значительные морфологические, поведенческие, генетические, биохимические и биологические различия, приспособляющие их к разным климатическим условиям среды обитания. Различия между популяциями пчел оказались столь существенными, что стали приравниваться к различиям на уровне подвигов [Ruttner, 1992; Adam, 1983].

В результате изоляции на средиземноморских островах сформировалось четыре подвида пчел: *A. m. siciliana* - на Сицилии, *A. m. ruttneri* - на Мальте, *A. m. cypria* - на Кипре и *A. m. adami* - на Крите. Данные популяции пчел имеют различное материковое происхождение. Например, подвиды *A. m. siciliana* и *A. m. ruttneri* имеют африканское [Sheppard et al., 1997], а подвиды *A. m. cypria* и *A. m. adami* - ближневосточное происхождение [Bouga et al., 2005].

Ареалы подвигов медоносной пчелы

Аборигенные популяции пчел разных подвигов с относительно чистым генофондом в Европе еще сохранились, несмотря на массовую гибридизацию. Так, сохранение чистопородного аборигенного генофонда *A. m. cypria* на Кипре показано на основе полиморфизма аллозимных локусов [Ильясов и др., 2016]. На острове Касос в Греции сохранилась пчела подвида *A. m. cecropia*, тогда как на материковой части оказались распространены пчелы гибридного происхождения между подвидами *A. m. cecropia*, *A. m. macedonica*, *A. m. adami*, *A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, *A. m. caucasica* и бэкфаст [Bouga, Natjina, 2013].

Анализ полиморфизма микросателлитных локусов показал, что на территории материковой

Италии сохранилась чистопородная популяция *A. m. ligustica* [Dall'Olio et al., 2007]. На острове Сицилия существует небольшая популяция аборигенной пчелы подвида *A. m. siciliana*, которая берет начало от чистопородной популяции *A. m. siciliana* с Липарских (Эолийских) островов [Costa, 2013].

Аборигенные чистопородные популяции *A. m. carnica* еще имеются в Словении, Хорватии, Сербии и Словакии [Stevanovic, Stanimirovic, 2004; Chlebo, Kopernicku, 2004]. Популяция пчел подвида *A. m. syriaca*, аборигенная для Сирии, Ливана и Палестины [Buttel-Reeren, 1906], в генетической чистоте обитает в Иордании [Haddad, Fuchs, 2004].

На территории Западной Европы

сохранилась чистопородная популяция темной лесной пчелы *A. m. mellifera* [Jensen et al., 2005], представляющая генофонд, ценный для селекции по таким хозяйственно-полезным признакам, как повышенная устойчивость к заболеваниям и длительная безоблетная зимовка при низких температурах [Ильясов и др., 2016].

Чистопородные популяции *A. m. mellifera* сохранились также в Швейцарии [Soland-Reckeweg et al., 2009], в Дании на острове Лэсо и материковой части [Kryger et al., 2013], во Франции в Гаскони [Strange et al., 2008] и в России на Урале [Ильясов и др., 2014] (рис. 3).

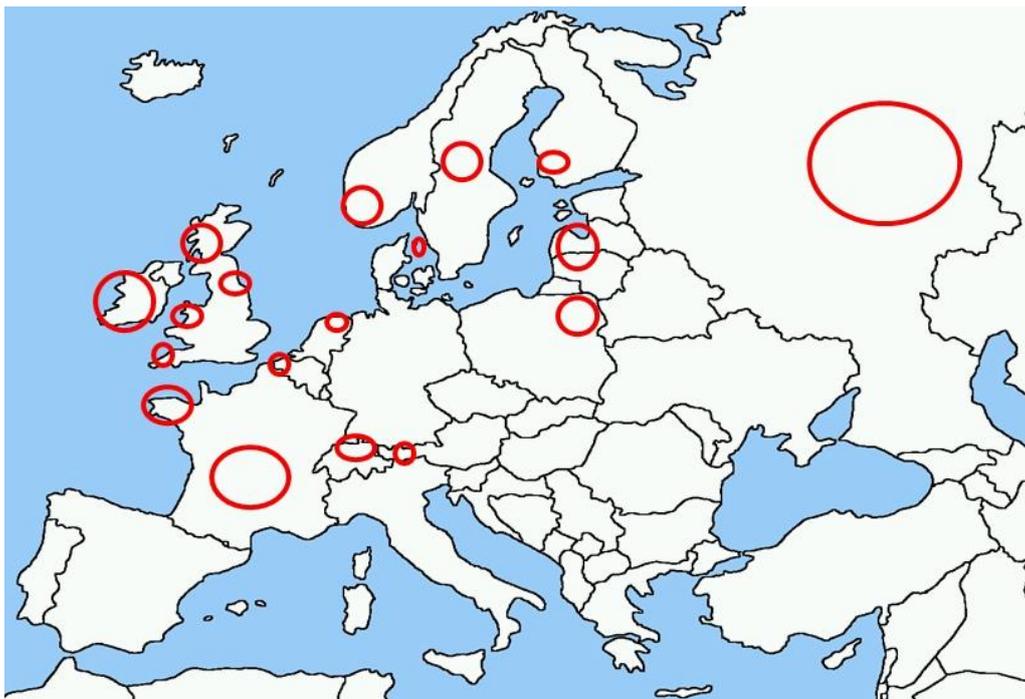


Рисунок 3. Популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в Европе с относительно чистым сохранившимся генофондом.

В России имеются значительные массивы чистопородных популяций темной лесной пчелы *A. m. mellifera* [Ильясов и др., 2015]. Чистопородный генофонд темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в России сохранился преимущественно на Урале — в Пермском крае [Коробов, 1995], в Республике Башкортостан [Ильясов и др., 2015], а также в Поволжье в Республике Татарстан [Сафиуллин, 2013], в Республике Удмуртия [Колбина и др., 2011] и в Кировской области [Брандорф и др., 2012].

Популяция бурзянской бортевой пчелы является самой известной и сохраняется в условиях бортевого пчеловодства, дикого обитания и пасек с рамочными ульями в горно-лесной зоне Южного Урала во владениях Государственного природного

биосферного заповедника “Шульган–Таш”, Регионального природного заказника “Алтын Солок” и Национального парка “Башкирия”. Дикие и бортевые пчелы представляют большой интерес для пчеловодов и ученых всего мира, так как по ним можно сделать реконструкцию эволюции пчел и изучить механизмы адаптациогенеза в природных условиях [Ильясов и др., 2015].

В Европе генофонд темной лесной пчелы сохранился в охраняемых и неохраняемых законодательством популяциях. В странах Евросоюза на региональном уровне приняты законодательства о сохранении местных пчел. Так, генофонд темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в следующих странах охраняется законом: в Дании (остров Лэсо), в

Шотландии (острова Колонсай и Оронсай), в Голландии (остров Тексел), во Франции (остров Уэссан), в Швейцарии (регион Гларус).

Сохранение генофонда темной лесной пчелы естественными факторами среды без законодательного регулирования происходит в следующих странах Европы: в Великобритании (острова Мэн, Гернси и Джерси) и во Франции (остров Корсика).

Пчеловоды Великобритании и других стран Северо-Западной Европы заинтересованы в сохранении и разведении своего аборигенного подвида *A. m. mellifera*. С этой целью были созданы и действуют международные организации.

Так, при поддержке правительства Дании и Европейского Союза обществом пчеловодов Дании Danmarks Biavlerforening (BIAVL) (1866) и с участием Общества пчеловодов острова Лэсо The Læsø Beekeepers' Association (LBA) (1989) в 1993 году на острове Лэсо организован резерват по сохранению и восстановлению *A. m. mellifera* [Jensen, Pedersen, 2005].

В 1912 году при поддержке правительства образовалась ассоциация по сохранению темной лесной пчелы в Шотландии The Scottish Beekeepers Association (SBO) с резерватами аборигенной популяции на островах Colonsay и Oronsay.

Местное пчеловодство в Европейских странах поддерживается международными ассоциациями — Международной ассоциацией по сохранению темной лесной пчелы Societas Internationalis pro Conservazione *A. m. mellifera* (SICAMM) (основана в 1995 г.), Европейской ассоциацией профессиональных пчеловодов The European Professional Beekeepers Association (EPBA) (1997), Международной ассоциацией исследователей пчел The International Bee Research Association (IBRA) (1949).

В Великобритании действуют следующие крупные ассоциации по сохранению местных пчел: Ассоциация по улучшению и селекции пчел Bee Improvement, Bee Breeders' Association (BIBBA) (1964); Ассоциация пчеловодов Британии The British Beekeepers Association (BBKA) (1874). В Ирландии работают следующие крупные ассоциации: Ассоциация пчеловодов Ольстера Ulster beekeepers association (UBKA) (1942); Федерация ассоциаций ирландских пчеловодов Federation of Irish Beekeepers' Associations (FIBKA) (1881); Общество аборигенной ирландской пчелы The Native Irish Honey Bee Society (NIHBS) (2012).

Охрана темной лесной пчелы в Голландии обеспечивается Ассоциацией пчеловодов Голландии The Holland Area Beekeepers Association (HABA) (1902), в Норвегии — Ассоциацией пчеловодов

Норвегии The Norwegian Beekeepers Association, Norges Birøkterlag (NBA) (1884), в Финляндии — Ассоциацией пчеловодов Финляндии The Finnish Beekeepers' Association (FBA) (1916), в Швейцарии — Швейцарской ассоциацией друзей пчел Der Verein Schweizerischer *Mellifera* Bienenfreunde (VSMB) (1993), на Канарских островах Ла Пальма — Ассоциацией пчеловодов Ла Пальма La Palma Beekeepers' Association при поддержке правительства (1996).

Во Франции в Гаскони и в заповеднике Севенны при поддержке Союза пчеловодов Франции The Union of French Beekeepers (UNAF), основанного в 1946 году, сохранился экотип темной лесной пчелы *A. m. mellifera*, уникально адаптированный к позднему и обильному цветению обыкновенного вереска *Calluna vulgaris* [Ameline et al., 2013]. В России на Урале в Бурзянском районе Республики Башкортостан сохранился бурзянский бортовой экотип темной лесной пчелы, адаптированный к обильному цветению липы сердцевидной *Tilia cordata* [Ильясов и др., 2015].

Самая известная в мире популяция темной лесной пчелы — бурзянская популяция. Бурзянская темная лесная пчела обитает в бортах в природных условиях в горно-лесной зоне Южного Урала на территории Государственного природного биосферного заповедника “Шульган-Таш”, Регионального природного заказника “Алтын Солок” и Национального парка “Башкирия”. Дикие бортовые пчелы представляют большой интерес для пчеловодов и ученых всего мира, так как по ним можно сделать реконструкцию естественной истории пчел [Ильясов и др., 2015].

Бурзянская популяция темной лесной пчелы *A. m. mellifera* сохраняется в основном благодаря работе администрации Государственного природного биосферного заповедника “Шульган-Таш” (основан в 1958 г.), Национального парка “Башкирия” (основан в 1986 г.), Природного парка “Мурадымовское ущелье”, заказников “Алтын Солок” (основан в 1997 г.) и “Икский”. Комплекс перечисленных выше природоохранных организаций в 2012 г. получил статус комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО “Башкирский Урал”, основным объектом охраны которого является темная лесная бортовая пчела [Ильясов и др., 2015].

В России в целом, за исключением особо охраняемых природных территорий, правовые механизмы защиты и сохранения генофонда местных пчел от гибридизации на данный момент не отработаны. Федеральный закон о пчеловодстве в России не принят. Конечно, существуют региональные законы о пчеловодстве в Пермском крае; республиках Татарстан и Башкортостан;

Самарской и Архангельской областях, но, к сожалению, они не способны защитить местных пчел, поскольку отсутствует исполняющий вектор. Ветеринарные станции и отделы по пчеловодству не обладают полномочиями по наказанию нарушителей регионального закона о пчеловодстве. Таким образом, любая сохранившаяся чистопородная популяция темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в России не защищена и находится под постоянной угрозой гибридизации.

Таким образом, доказательства дифференциации медоносной пчелы на 25 подвидов и 4 эволюционные ветви были первоначально получены на основе данных морфологических исследований еще в середине 20 века профессором F. Ruttner. На основе молекулярно-генетических исследований полиморфизма ядерного и митохондриального геномов была выявлена дифференциация медоносной пчелы *A. mellifera* на 30 подвидов или географических рас, и их подразделение на 6 эволюционных ветвей А, М, С, О, У, Z. Глубокие знания по генетике и таксономии пчел не помогли и во многих странах Европы генофонды подвидов были утеряны.

Наиболее предпочтительная для содержания в странах Западной и Северной Евразии темная лесная пчела подвида *A. m. mellifera*, приспособленная к обитанию на северной границе ареала вида, сейчас сохранилась с относительно чистым генофондом только в виде небольших островков на территории некоторых стран Европы. Поскольку, потеря чистоты генофонда является необратимым процессом, то для успешного сохранения подвидов были созданы особо охраняемые природные территории, национальные парки и заповедники в странах, где темная лесная пчела является местным подвидом. В России темная лесная пчела *A. m. mellifera* законодательно охраняется в пределах Государственного природного биосферного заповедника “Шульган–Таш”, Регионального природного заказника “Алтын Солок” и Национального парка “Башкирия”.

Литература

1. Брандорф А. З., Ивойлова М. М., Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Популяционно-генетическая дифференциация медоносных пчел Кировской области // Пчеловодство. 2012. № 7. С. 14 - 16.
2. Ильясов Р. А., Косарев М. Н., Юмагужин Ф. Г. Бурзянская бортевая пчела *A. m. mellifera* на Южном Урале // Биомика. 2014. Т. 6. № 4. С. 190 - 195.
3. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Петухов А. В., Николенко А. Г. Генетическая дифференциация локальных популяций темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. на Урале // Генетика. 2015. Т. 51. № 7. С. 792 - 798.
4. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Петухов А. В., Николенко А. Г. Молекулярно-генетический анализ пяти сохранившихся резерватов темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* Урала и Поволжья // Генетика. 2016. Т. 52. № 6. С. 931 - 942.
5. Ильясов Р. А., Поскряков А. В. Филогенетика подвидов *Apis mellifera* // Пчеловодство. 2006. № 7. С. 18 - 19.
6. Ильясов Р. А., Прощалыкин М. Ю., Поскряков А. В., Лелей А. С., Николенко А. Г. Сохранение восковой пчелы *A. cerana* на Дальнем Востоке // Пчеловодство. 2013. № 9. С. 56 - 57.
7. Колбина Л. М., Непейвода С. Н., Воробьева С. Л., Санникова Н. А., Масленников И. В., Ильясов Р. А., Николенко А. Г. Генетическая дифференциация популяций медоносных пчел *Apis mellifera* L. в Удмуртской Республике // Аграрная наука Евро-северо-востока. 2011. Т. 6. № 25. С. 46 - 50.
8. Коробов Н. В. В Пермской области дела идут хорошо // Пчеловодство. 1995. № 4. С. 7.
9. Радченко В. Г., Песенко Ю. А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 1994. 350 с.
10. Сафиуллин Р. Р. Племенные ресурсы среднерусских пчел Республики Татарстан // Пчеловодство. 2013. № 3. С. 8 - 9.
11. Adam B. In search of the best strains of bees. Hamilton, Illinois: Dadant and Sons, 1983. 206 p.
12. Alburaki M., Bertrand B., Legout H. A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria // BMC Genetics. 2013. V. 14. P. 117.
13. Ameline L. P., Bertrand S., Edmond D., Floriane L. Preserving local bee population and beekeeping heritage in a french national park // XXXXIII International Apicultural Congress Apimondia. Kyiv: Apimondia. 2013. P. 125.
14. Arias M. C., Sheppard W. S. Molecular phylogenetics of honey bee subspecies (*Apis mellifera* L.) inferred from mitochondrial DNA sequence // 1996. V. 5. No. 3. P. 557 - 566.
15. Bouga M., Hatjina F. *Apis mellifera cecropia* and *Apis mellifera adami*: the neglected subspecies of *A. mellifera* honey bee // XXXXIII International Apicultural Congress Apimondia. Kyiv, Ukraine,: Apimondia. 2013. P. 127.
16. Bouga M., Kiliyas G., Harizanis P. C., Papasotiropoulos V., Alahiotis S. Allozyme variability and phylogenetic relationships in honey bee (Hymenoptera: Apidae: *Apis mellifera*)

- populations from Greece and Cyprus // *Biochemical Genetics*. 2005. V. 43. P. 471 - 483.
17. Buttel-Reepen H. Mitteilungen aus dem zoologischen museum in Berlin. Berlin: Springer Netherlands, 1906. V. 3. 117 p.
 18. Carreck N. L. Are honey bees (*Apis mellifera* L.) native to the British Isles? // *Journal of Apicultural Research*. 2008. V. 47. No. 4. P. 318 - 322.
 19. Chlebo R., Kopernicky M. Queen breeding programme in Slovakia // *First European Conference of Apidology*. Udine: Apimondia. 2004. P. 43.
 20. Cornuet J., Fresnaye J. Biometrical study of honey bee populations from Spain and Portugal // *Apidologie*. 1989. V. 20. No. 1978. P. 93 - 101.
 21. Costa C. Reintroduction plan for the endangered sicilian black bee *Apis mellifera siciliana* // XXXXIII International Apicultural Congress Apimondia. Kyiv, Ukraine: Apimondia. 2013. P. 124.
 22. Dall'Olio R., Marino A., Lodesani M., Moritz R. F.A. Genetic characterization of Italian honeybees, *Apis mellifera ligustica*, based on microsatellite DNA polymorphisms // *Apidologie*. 2007. V. 38. No. 2. P. 207 - 217.
 23. Engel M. S. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera, Apidae, Apis) // 1999. V. 8. No. 2. P. 165 - 196.
 24. Estoup A., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.M. Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models // *Genetics*. 1995. V. 140. P. 679 - 695.
 25. Franck P., Garnery L., Celebrano G., Solignac M., Cornuet J.M. Hybrid origins of honeybees from Italy (*Apis mellifera ligustica*) and Sicily (*A. m. sicula*) // *Molecular Ecology*. 2000. V. 9. No. 7. P. 907 - 921.
 26. Franck P., Garnery L., Loiseau A., Oldroyd B. P., Hepburn H. R., Solignac M., Cornuet J.M. Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data // *Heredity*. 2001. V. 86. No. 4. P. 420 - 430.
 27. Garnery L., Cornuet J.-M., Solignac M. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis // *Molecular Ecology*. 1992. V. 1. No. 3. P. 145 - 154.
 28. Goetze G. K. L. Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese. Hamburg: Verlag Paul Parey, 1964. V. 2. 120 p.
 29. Haddad N. J., Fuchs S. Conservation of *Apis mellifera syriaca* in Jordan // *First European Conference of Apidology*. Udine: Apimondia. 2004. P. 46 - 47.
 30. Ilyasov R. A., Kutuev I. A., Poskryakov A. V., Petukhov A. V., Nikolenko A. G. Phylogenetic relationships of dark European honeybees *Apis mellifera mellifera* L. from the Russian Ural and west European populations // *Journal of Apicultural science*. 2011. V. 55. No. 1. P. 67 - 77.
 31. Jensen A. B., Palmer K. A., Boomsma J. J., Pedersen B. V. Varying degrees of *Apis mellifera ligustica* introgression in protected populations of the black honeybee, *Apis mellifera mellifera*, in northwest Europe // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. No. 1. P. 93 - 106.
 32. Jensen A. B., Pedersen B. V. Honeybee Conservation: a case story from Læsø island, Denmark // *Beekeeping and conserving biodiversity of honeybee*. Sustainable bee breeding. Hebden Bridge: Northern Bee Books. 2005. P. 142 - 164.
 33. Koeniger N., Koeniger G., Gries M., Tingek S., Kelitu A. Observations on colony defense of *Apis nuluensis* Tingek, Koeniger and Koeniger, 1996 and predatory behavior of the hornet, *Vespa multimaculata* Perez, 1910 // *Apidologie*. 1996. V. 27. No. 5. P. 341 - 352.
 34. Kryger P., Francis R. M., Amiri E., Meixner M. Genetic diversity and honey bee vitality // XXXXIII International Apicultural Congress Apimondia. Kyiv, Ukraine: Apimondia. 2013. P. 110.
 35. Meixner M. D., Pinto M. A., Bouga M., Kryger P., Ivanova E., Fuchs S. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera* // *Journal of Apicultural research*. 2013. V. 52. No. 4. P. 1 - 28.
 36. Michener C. D. The bees of the world. Baltimore, London: John Hopkins University Press, 2007. 953 p.
 37. Miguel I., Iriondo M., Garnery L. Gene flow within the M evolutionary lineage of *Apis mellifera*: role of the Pyrenees, isolation by distance and post-glacial recolonization routes in the Western Europe // *Apidologie*. 2007. V. 38. P. 141 - 155.
 38. Nanork P., Wongsiri S., Oldroyd B. P. Preservation and loss of the honey bee (*Apis*) egg-marking signal across evolutionary time // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2007. V. 61. No. 10. P. 1509 - 1514.
 39. Oldroyd B. P., Wongsiri S. Asian Honey Bees (Biology, Conservation, and Human Interactions). Cambridge, Massachusetts and London, England: Harvard University Press, 2006. 325 p.
 40. Palmer M. R., Smith D. R., Kaftanoglu O. Turkish honeybees: genetic variation and evidence of a fourth lineage of *Apis mellifera* mtDNA // *Journal of Heredity*. 2000. V. 91. P. 42 - 46.
 41. Papachristoforou A., Rortais A., Bouga M. Genetic characterization of the Cyprian honey bee (*Apis mellifera cypria*) based on microsatellites and mitochondrial DNA polymorphisms // *Journal of Apicultural Science*. 2013. V. 57. P. 127 - 134.
 42. Péntek-Zakar E., Oleksa A., Borowik T., Kusza S. Population structure of honey bees in the Carpathian Basin (Hungary) confirms introgression from

- surrounding subspecies // Ecology and Evolution. 2015. V. 5. No. 23. P. 5456 - 5467.
43. Radloff S. E., Hepburn C., Hepburn H. R., Fuchs S., Hadisoeso S., Tan K., Engel M. S., Kuznetsov V. Population structure and classification of *Apis cerana* // Apidologie. 2010. V. 41. P. 589 - 601.
 44. Ruttner F., Tassencourt L., Louveaux J. Biometrical statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. // Apidologie. 1978. V. 9. P. 363 - 382.
 45. Ruttner F. Biogeography and taxonomy of honeybees. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1988. 288 p.
 46. Ruttner F. Naturgeschichte der Honigbienen. Munich: Ehrenwirth, 1992. 455 p.
 47. Seeley T. D. The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies. Cambridge: Harvard University Press, 2009. 295 p.
 48. Sheppard W. S., Arias M. C., Grech A., Meixner M. D. *Apis mellifera ruttneri*, a new honey bee subspecies from Malta // Apidologie. 1997. V. 28. P. 287 - 293.
 49. Smith D. R., Palopoli M. F., Taylor B. R., Garnery L., Cornuet J.M., Solignac M., Brown W. M. Geographical overlap of two mitochondrial genomes in Spanish honeybees (*Apis mellifera iberica*) // Journal of Heredity. 1991. V. 82. P. 96 - 100.
 50. Smith D. R., Slaymaker A., Palmer M., Kaftanoglu O. Turkish honey bees belong to the east Mediterranean mitochondrial lineage // Apidologie. 1997. V. 28. P. 269 - 274.
 51. Soland-Reckeweg G., Heckel G., Neumann P., Fluri P., Excoffier L. Gene flow in admixed populations and implications for the conservation of the Western honeybee, *Apis mellifera* // Journal of Insect Conservation. 2009. V. 13. P. 317 - 328.
 52. Stevanovic J., Stanimirovic Z. Conservation of indigenous honeybee ecotypes in Serbia // First European Conference of Apidology. Udine: Apimondia. 2004. P. 38 - 39.
 53. Strange J. P., Garnery L., Sheppard W. S. Morphological and molecular characterization of the Landes honey bee (*Apis mellifera* L.) ecotype for genetic conservation // Journal of Insect Conservation. 2008. V. 12. No. 5. P. 527 - 537.
 54. Tan K., Warrit N., Smith D.R. Mitochondrial DNA diversity of chinese *Apis cerana* // Apidologie. 2007. V. 38. No. 3. P. 238 - 246.
 55. Tingek S. M., Mardan M., Rinderer T. E., Koeniger N., Koeniger G. Rediscovery of *Apis vechti* (Maa, 1953): the Saban honey bee // Apidologie. 1988. V. 19. No. 1. P. 97 - 102.
 56. Whitfield C. W., Behura S. K., Berlocher S. H., Clark A. G., Johnston J. S., Sheppard W. S., Smith D. R., Suarez A. V., Weaver D., Tsutsui N. D. Thrice out of Africa: Ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera* // Science. 2006. V. 314. No. 5799. P. 642 - 645.
 57. Winston M. L. The biology of the honey bee. Cambridge: Harvard University Press, 1991. 294 p.

Macro- and microevolution of honeybee *Apis mellifera*

* Ilyasov R.A., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G.

Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa Scientific Center, Russian Academy of Sciences
450054, Ufa, Prospekt Oktyabrya, 71 * E-mail: apismell@hotmail.com

Resume

The honeybee *Apis mellifera* L. is the only species of social insect that is bred everywhere by man. Besides the honeybee, there are bee species such as, the wax bee *Apis cerana*, the small Indian bee *Apis florea*, the giant Indian bee *Apis dorsata*, inhabiting Southeast Asia. The close related species of *A. cerana* and *A. mellifera* diverged allopatrically from 500,000 to 1.3 million years ago, and during this time they were not contacted, resulting in a stable reproductive isolation. Thus, the genomes of these species are reliably protected, but the threat of competitive displacement of *A. cerana* exists. At the last 100 years, honeybee *A. mellifera* is actively imported to Asia and gradually displaces *A. cerana* and *A. florea*. Regardless of each other, *A. cerana* and *A. mellifera* species were formed subspecies as a result of habitat in a wide range of conditions. We have presented the main hypotheses of the expansion of *A. mellifera* and the origin of subspecies. Despite the fact that *A. mellifera* is more competitive than *A. cerana*, this honeybee species is subject to the threat of loss of biodiversity of the gene pool and adaptation to environmental conditions as a result of intraspecific hybridization.

Keywords: honeybee, *Apis mellifera*, *Apis cerana*, subspecies, gene pool, SNP, single nucleotide polymorphism, hybridization, evolution.