

УДК 638.12 : 631.523.5

ТРИ СЦЕНАРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОДВИДОВ ПЧЕЛЫ *Apis mellifera*

Медоносные пчелы трибы Apini, шмели трибы Bombini и тропические безжалые пчелы трибы Meliponini относятся к семейству общественных насекомых Apidae. Общественные виды пчел гнездятся семьями, состоят из фертильной самки, которая откладывает яйца и поддерживает численность семьи, и рабочих особей — ее потомков — занимающихся хозяйственными работами. Размер семьи у разных видов варьирует: у шмелей — это обычно несколько десятков особей, у безжалых и медоносных пчел — десятки тысяч (Michener, 2007).

Считается, что пчелы рода *Apis* эволюционировали от хищных ос, перешедших на питание нектаром. Они появились на планете вместе с цветковыми растениями в меловом периоде 146–74 млн лет назад в условиях тропического климата. Согласно палеонтологическим исследованиям, 140 млн лет назад территория современной Европы относилась к зоне тропического климата. Последующее похолодание привело к формированию на севере Евразии видов пчел, строящих гнезда в полостях — *Apis cerana* и *Apis mellifera*, а на юге Евразии сохранились виды пчел, строящие гнезда открыто, — *Apis dorsata* и *Apis florea* (Winston, 1991).

Самый древний из известных ископаемых видов пчел — безжалая пчела *Trigona prisca*, окаменелости которой возрастом 96–74 млн лет найдены в отложениях верхнего мелового периода в США в Нью-Джерси. Следы предшественников пчел рода *Apis* впервые обнаружены на территории Западной Германии в отложениях нижнего миоцена возрастом 25–22 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 Азии, Африки и Европы. Это является дока-

зательством того, что род *Apis* возник позже других родов и содержит четыре 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 nulesis* (Tingek et al., 1988).

Виды пчел *A. cerana* и *A. mellifera* были географически изолированы от 1,3 млн до 500 тыс. лет назад, и до настоящего времени, до вмешательства человека, между собой не контактировали.

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 континентальных. Это стало возможным благодаря освоению различных полостей для строительства, где можно было поддерживать постоянную температуру в холодные и в жаркие периоды года. Другое преимущество им дала способность особей к коммуникации, вследствие чего более эффективно стали использоваться пищевые ресурсы (Seeley, 2009).

Биология видов *A. cerana* и *A. mellifera* сходна — оба устраивают гнезда в полостях в виде вертикальных двусторонних 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). Оба могут содержаться в современных перемещаемых ульях.

Интересно, что по сравнению с видами рода *Apis* виды рода *Melipona* имеют более сильные и продуктивные семьи. Племена индейцев Центральной и Южной Америки разводят безжалых пчел рода *Melipona* в своеобразных ульях уже 1000 лет. Но не следует полагать, что эти пчелы спокойны

и удобны в работе. В случае опасности они массово нападают на человека, нанося болезненные укусы мощными челюстями. Некоторые виды даже выделяют едкий яд, который вызывает сильные ожоги кожи. К сожалению, в наши дни разведение безжалых пчел рода *Melipona* не рассматривается (Oldroyd, Wongsiri, 2006).

Человек предпочел разводить *A. mellifera*, поскольку по силе семей и продуктивности *A. cerana* 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, сохранившаяся в заповеднике «Кедровая Падь», насчитывает менее 100 семей [2].

Эволюция медоносной пчелы началась в Юго-Восточной Азии, где зародились основные виды рода *Apis*. Экспансия пчел на запад в Европу и на 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 [1].

В результате миграций и изоляций пчел до появления современного человека в Европе сформировались естественные ареалы подвидов. Современные ареалы 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 настоящее время ученые полагают, что вид *A. mellifera* подразделяется на 30 подвидов, распространившихся естественным путем по всей территории Старого Света (Péntek-Zakar et al., 2015). Окончательное формирование подвидов медоносной пчелы в Европе произошло в конце плейстоценового периода, около 10 тыс. лет назад [10].

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. se-*

crovia. С Балканского и Аппенинского полуостровов подвиды пчел распространились по всей Центральной и Восточной Европе, эволюционировав 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*. В дальнейшем подвид *A. m. mellifera* распространился через территорию Франции в Северную, 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) [9]. Современная таксономия опирается на генетические и морфологические методы исследования и выделяет 30 подвидов медоносной пчелы (Papachristoforou et al., 2013).

В Африке — 12 подвидов: *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* и *A. m. nubica* (Ruttner, 1976) — Северо-Восточная Африка (Сомали, Уганда, Судан, Йемен); *A. m. lamarkii* (Cockerell, 1906) — Северо-Восточная Африка (Египет); *A. m. litorea* (Smith, 1961) — Юго-Восточная Африка; *A. m. simensis* (Meixner et al., 2011) — Восточная Африка (Эфиопия); *A. m. monticola* (Sith, 1961) — Юго-Восточная Африка (горы Элгон, Килиманджаро, Кения, Мери); *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 — 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* (Gerstaecker, 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) — 7 подвидов медоносной пчелы: *A. m. adamii* (Ruttner, 1977) — остров Крит; *A. m. anatoliaca* (Маа, 1953) — Турция, Ирак; *A. m. armeniaca* (Gerstaecker, 1862) — Кавказские горы, Армения; *A. m. macedonica* (Ruttner, 1988) — Македония, Украина; *A. m. meda* (Skorikov, 1829) — Ирак, Иран; *A. m.*

potonella (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 числе подвидов (Engel, 1999). Неопределенным статусом в наши дни обладают 11 подвидов, достоверность существования которых вызывает сомнения: *A. m. germanica* (Pollmann, 1879) — Германия; *A. m. ussuriensis* (Lawrjochin, 1960) — Дальний Восток; *A. m. hymettea* (Pollmann, 1879); *A. m. nigrita* (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* (Gerstaecker, 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 [8]. Ветвь А включала подвиды, населяющие Африку; ветвь М — подвиды *A. m. iberiensis* и *A. m. mellifera* Западной и Северной Европы; ветвь С — подвиды Средиземноморья, Восточной Европы, Ближнего Востока. Полиморфизм рестрикционных фрагментов мтДНК (Smith, et al. 1997), нуклеотидной последовательности локусов мтДНК [6], 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. В ветвь О вошли подвиды пчел Ближнего и Среднего Востока: *A. m. armeniaca*, *A. m. meda*, *A. m. anatoliaca*, *A. m. syriaca*, *A. m. cypria*, *A. m. adamii* [9], в обновленную ветвь С — подвиды Восточной Европы и Северного Средиземноморья: *A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, *A. m. macedonica*, *A. m. cecropia*, *A. m. caucasica*, *A. m. sicula*.

Окончание следует

Р.А.ИЛЬЯСОВ, А.В.ПОСКРЯКОВ, А.Г.НИКОЛЕНКО

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской академии наук

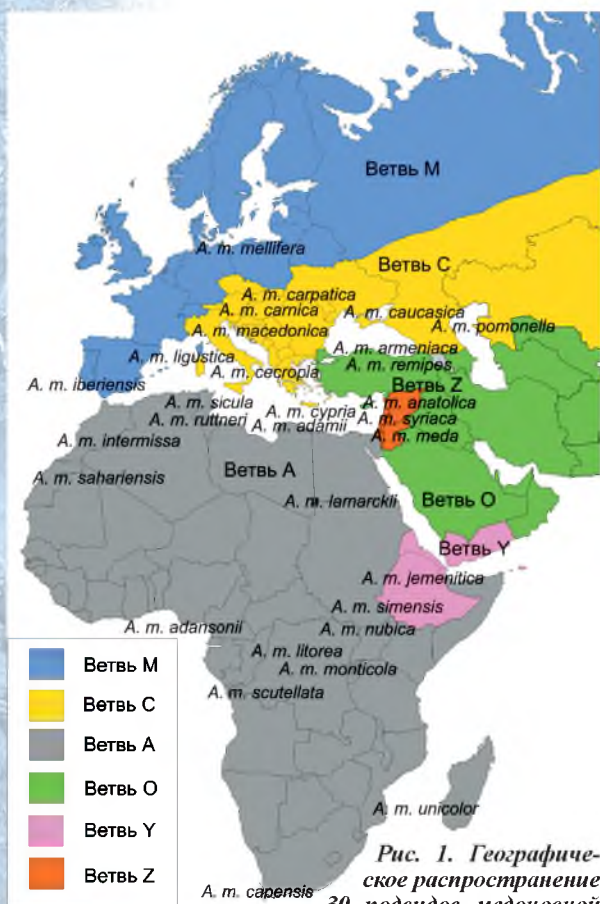


Рис. 1. Географическое распространение 30 подвидов медоносной пчелы *A. mellifera* и географические границы шести эволюционных ветвей А, М, С, О, Y, Z