

ТРИ СЦЕНАРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОДВИДОВ ПЧЕЛЫ *Apis mellifera**

Исследования, основанные на анализе полиморфизма нуклеотидной последовательности мтДНК [6], гена 2 субъединицы NADH-дегидрогеназы мтДНК [4], рестрикционного полиморфизма эндонуклеазой *DraI* локуса *COI-COII* мтДНК (Palmer et al., 2000) и полиморфизма микросателлитных локусов [5], позволили подразделить подвиды пчел на четыре эволюционные ветви: А, М, С и О.

По данным [9], названные четыре эволюционные ветви имели несколько иной состав: в ветвь 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 также подразделялась на 5 подвидов — *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. macedonica*, *A. m. cecropia*, *A. m. sicula*; ветвь О — на 7 подвидов — *A. m. caucasica*, *A. m. armeniaca*, *A. m. cypria*, *A. m. adami*, *A. m. meda*, *A. m. anatoliaca*, *A. m. syriaca*. Такое распределение было подтверждено данными морфологических исследований (Cornuet, 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 террито-

рию Сирии, вошли в эволюционную ветвь Z [3]. Пчелы подвида *A. m. syriaca* долгое время относились к эволюционной ветви О только потому, что в исследованиях использовались насекомые-гибриды эволюционной ветви О и пчел 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 [3] (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*; 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*; ветвь О — 6 подвидов: *A. m. remipes*, *A. m. armeniaca*, *A. m. adami*, *A. m. meda*, *A. m. cypria*, *A. m. anatoliaca*; ветвь Z — подвид *A. m. syriaca*; 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*; ветвь Y — подвид *A. m. jemenitica*.

В зависимости от методов исследований вследствие интрогрессии подвидов на смежных границах ареалов данные по составу эволюционных ветвей могут претерпевать незначительные изменения [7]. Существует три сценария расселения медоносной пчелы в пределах Старого Света (см. рис. 2).

1. Гипотеза F.Ruttner, построенная на основе анализа морфологических показателей. Согласно данной гипотезе, пчелы первоначально мигрировали на Ближний Восток, а оттуда — в Африку и Европу (см. рис. 2). В результате все эволюционные ветви дивергировали от эволюционной ветви О [9].

*Окончание. Начало см. №1, 2018.

2. Гипотеза M.C.Arias, W.S.Sheppard, построенная на анализе нуклеотидной последовательности гена *ND2* мтДНК, данных полиморфизма микросателлитных локусов и ПЦР-ПДРФ-анализа эндонуклеазой *DraI* локуса *COI-COII* мтДНК [4, 5]. Согласно этой гипотезе пчелы мигрировали в Восточную Европу через Ближний Восток. В это же время произошла миграция пчел в Африку. Далее они из Северо-Западной Африки мигрировали в Западную Европу (см. рис. 2). Гипотеза предполагает, что эволюционные ветви С и А дивергировали от эволюционной ветви О, а ветвь М — от ветви А.

3. Гипотеза C.W.Whitfield et al. 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 (см. рис. 2). В результате все эволюционные ветви дивергировали от эволюционной ветви А [11].

Наиболее достоверным сценарием расселения подвидов следует считать современный сценарий C.W.Whitfield et al., исходящий 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 сыграло последнее оледенение плейстоценового периода, которое началось около 110 тыс. лет назад и закончилось около 10 тыс. лет назад и изолировало пчел почти на 100 тыс. лет на Апеннинском, Пиренейском и Балканском полуостровах [11].

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 Франции и Словении. Одновременно там происходила экспансия *A. m. mellifera* вдоль Лигурийского побережья и *A. m. carnica* вдоль Адриатического побережья. В процессе гибридизации двух подвигов: *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 [5].

Изолированные в течение 6 тыс. лет популяции медоносной пчелы *A. mellifera* после ледникового периода приобрели значительные морфологические, поведенческие, генетические, биохимические и биологические

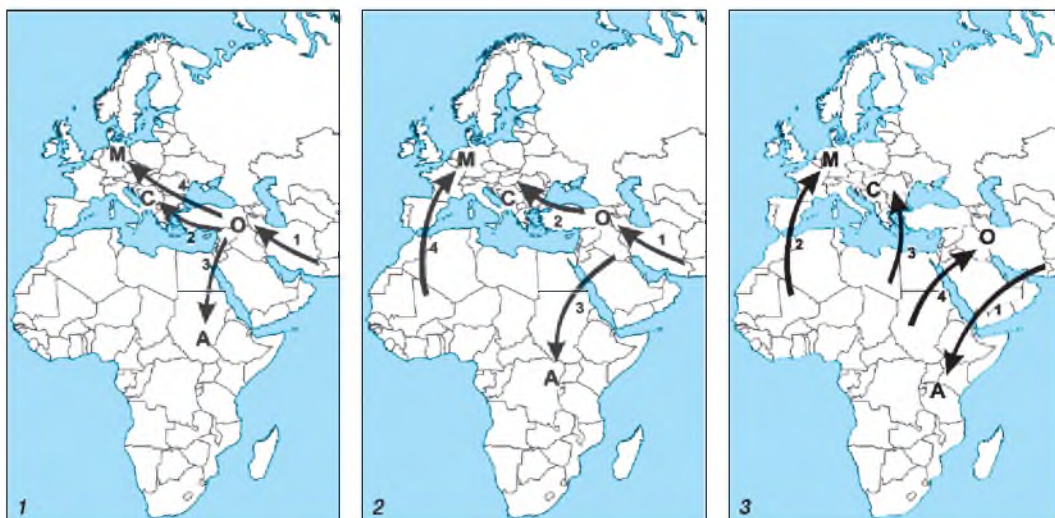


Рис. 2. Три гипотезы экспансии медоносной пчелы: 1 — гипотеза F.Ruttner (1988); 2 — гипотеза M.C.Arias, W.S.Sheppard (1996); 3 — гипотеза C.W.Whitfield et al. (2006)

различия, приспособляющие их к разным климатическим условиям среды обитания. Различия между популяциями пчел оказались столь существенными, что стали приравниваться к различиям на уровне подвидов [10].

В результате изоляции на средиземноморских островах сформировалось четыре подвида пчел: *A. m. siciliana* — на Сицилии, *A. m. ruttneri* — на Мальте, *A. m. cyprica* — 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 происхождение (Sheppard et al., 1997), а подвиды *A. m. cyprica* и *A. m. adami* — ближневосточное происхождение (Bouga et al., 2005).

Несмотря на то что имеются три гипотезы экспансии медоносной пчелы в Европу, Азию и Ближний Восток, они не оказывают существенного влияния на современные представления таксономии. Первые доказательства о дифференциации медоносной пчелы на 25 подвидов и 4 эволюционные ветви были получены на основе данных морфологических исследований еще в середине XX в. профессором F. Ruttner. [9]. Современные молекулярно-генетические исследования полиморфизма ядерного и митохондриального геномов признают дифференциацию медоносной пчелы *A. mellifera* на 30 подвидов (географических рас) и их подразделение на 6 эволюционных ветвей: А, М, С, О, Y, Z. К сожалению, достижения по генетике и таксономии не оказали существенного положительного влияния на сохранение чистопородных генофондов европейских подвидов пчел. Возможно, в Африке еще есть чистопородные генофонды местных подвидов пчел в связи с низким уровнем экономического развития многих стран.

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

*Институт биохимии и генетики Уфимского
научного центра Российской академии наук*

Виды пчел *A. cerana* и *A. mellifera* географически были разобщены более миллиона назад и до активного вмешательства человека в последние сотни лет не контактировали друг с другом. Независимо друг от друга *A. cerana* и *A. mellifera* подразделились на десятки подвидов, адаптированных к широкому спектру климатических условий от 30° ю. ш. до 47° с. ш. Значительный прогресс в микроэволюции медоносной пчелы *A. mellifera* был достигнут в плейстоценовый ледниковый период, когда популяции пчел были изолированы в многочисленных рефугиумах в течение 100 тыс. лет. В статье рассмотрены гипотезы широкой экспансии вида и формирования подвидов медоносной пчелы на основе данных полиморфизма ядерной и митохондриальной ДНК.

Ключевые слова: медоносная пчела, *Apis mellifera*, *Apis*

cerana, подвиды, SNP, однонуклеотидный полиморфизм, эволюция.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильясов Р.А., Поскряков А.В. Филогенетика подвидов *Apis mellifera* // Пчеловодство. — 2006. — № 7.
2. Ильясов Р.А., Процалькин М.Ю., Поскряков А.В., Лелей А.С., Николенко А.Г. Сохранение восковой пчелы *A. cerana* на Дальнем Востоке // Пчеловодство. — 2013. — № 9.
3. Alburaki M., Bertrand B., Legout H. A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria // BMC Genetics. — 2013. — V. 14.
4. 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.
5. 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.
6. Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis // Molecular Ecology. — 1992. — V. 1. — No. 3.
7. 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.
8. Ruttner F., Tassencourt L., Louveaux J. Biometrical statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. // Apidologie. — 1978. — V. 9.
9. Ruttner F. Biogeography and taxonomy of honeybees. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1988.
10. Ruttner F. Naturgeschichte der Honigbienen. — Munich: Ehrenwirth, 1992.
11. 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.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ: Ильясов Рустем Абузарович, д-р биол. наук, ст. науч. сотр., e-mail: apismell@hotmail.com, тел.: 8-(347)-235-60-88, 8-(917)-461-23-86; Поскряков Александр Витальевич, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., e-mail: possash@yandex.ru, тел. 8-(917)-470-62-18; Николенко Алексей Геннадьевич, д-р биол. наук, проф., зав. лабораторией биохимии адаптивности насекомых, e-mail: a-nikolenko@yandex.ru, тел. 8-(960)-807-58-93.

THREE SCENARIO OF EVOLUTION OF HONEYBEE *APIS MELLIFERA* SUBSPECIES

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

The bee species *A. cerana* and *A. mellifera* geographically diverged more than millions years ago, and they did not contact each other before active human transporting in the last hundreds of years. Regardless of each other, *A. cerana* and *A. mellifera* subdivided into dozens of subspecies, which adapted to a wide range of climatic conditions from 30° of the south latitude to 47° of the north latitude of the Old World. Probably, a wide diversity of natural and climatic conditions led to the origin of 30 subspecies. Significant progress in the microevolution of the honeybee *A. mellifera* was achieved in the Pleistocene glacial period, when populations of bees were isolated in numerous refugia within 100 thousand years. In the article considered the hypotheses of wide expansion of species and of origin of honeybee subspecies based on polymorphism of nuclear and mitochondrial DNA. Keywords: honeybee, *Apis mellifera*, *Apis cerana*, subspecies, SNP, single nucleotide polymorphism, evolution.