

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Национальный исследовательский Томский государственный университет»

На правах рукописи



Киреева Татьяна Николаевна

МОРФОМЕТРИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ *APIS MELLIFERA* L.
В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

03.02.04 – Зоология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук, доцент
Островерхова Надежда Васильевна

Томск – 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. МЕДОНОСНАЯ ПЧЕЛА <i>APIS MELLIFERA</i> L.: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	12
1.1. Подвиды медоносной пчелы <i>Apis mellifera</i> и их распространение на территории Европы и России.....	13
1.2. Методы исследования медоносной пчелы.....	29
1.3. Современное состояние популяций <i>Apis mellifera</i> в Европе и России.....	37
1.4. Генетическое разнообразие медоносных пчел, обитающих на территории Европы и России.....	45
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	57
2.1. Характеристика региона и материала исследования.....	57
2.2. Алгоритм исследования.....	62
2.3. Методы исследования.....	64
2.4. Статистическая обработка результатов.....	69
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ПОРОДНОГО СОСТАВА МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ.....	71
3.1. Разнообразие медоносных пчел по локусу COI–COII мтДНК.....	71
3.2. Характеристика морфометрической изменчивости медоносных пчел ..	78
3.3 Характеристика процесса гибридизации медоносных пчел на пасеках Томской области.....	86
ГЛАВА 4. РАЗНООБРАЗИЕ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ ПО КОМПЛЕКСУ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ	95
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	111
СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ.....	118
СПИСОК ТЕРМИНОВ И ОПРЕДЕЛЕНИЙ.....	119
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	120
ПРИЛОЖЕНИЕ А.....	150

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Медоносная пчела *Apis mellifera* L. представляет огромный научный и практический интерес в связи со своей экологической ролью в экосистемах и огромному хозяйственному значению (Кривцов, 2008, 2011а; Причард, 2008; Форнара, 2012; Ильясов и др., 2015а; Ильясов, 2016; Шарипов, 2016; Johnson et al., 2009; Featherstone, 2009; Hedtke et al., 2011; Chen et al., 2013; Dietemann et al., 2013; Meixner et al., 2013, 2014а; vanEngelsdorp et al., 2009, 2012, 2017; Oliver, 2014; Pinto et al., 2014; Muñoz et al., 2014а, 2015, 2017; Wallberg et al., 2014; Lee et al., 2015; Péntek-Zakar, et al., 2015; Cridland et al., 2017; Danner et al., 2017; Doublet et al., 2017; Ricigliano et al., 2017).

Посещая около 80% перекрестно-опыляемых растений, как дикорастущих, так и сельскохозяйственных, медоносные пчелы тем самым способствуют получению максимальных урожаев с улучшенной товарностью продукции. Опыление растений пчелами отражается на питательных и вкусовых качествах плодов и посевных кондициях семян. Пчелы способствуют семеноводству важнейших многолетних кормовых культур – красного клевера и люцерны, возделывание которых не только создает хорошую кормовую базу для животноводства, но и улучшает плодородие почвы, снижает качественный и количественный уровень сорняков, поддерживает жизнедеятельность местной фауны (Черевко, Аветисян, 2002). Велика роль медоносных пчел и как производителей специфических продуктов – меда, воска, пыльцы, маточного молочка, прополиса и яда, несущих собой питательное и целебное воздействие на организм человека (Самохвалова, Кононов, 2005). В связи с этим медоносная пчела имеет огромную народно-хозяйственную и экологическую значимость, представляя собой важный элемент почти всех наземных экосистем и одну из основ продовольственной безопасности.

В настоящее время многие аспекты биологии медоносной пчелы становятся актуальными в связи с возрастанием деструктивных процессов, протекающих в популяциях медоносной пчелы во всем мире, включая Россию. К такому роду

процессов относятся массовая гибель пчелиных семей в результате снижения уровня приспособленности медоносных пчел к факторам окружающей среды, а также высокий уровень гибридизации пчел. Основной причиной гибридизации и потери чистопородности медоносных пчел является бесконтрольный завоз и научно необоснованное воспроизведение пчелиных семей разных пород (Плахова, 2003; Бородачев, Савушкина, 2007; Кривцов, 2008; Монахова и др., 2009; Кривцов и др., 2010а; Ильясов и др., 2015а, б; Ильясов, 2016; Jensen et al., 2005; Miguel et al., 2007; Pritchard, 2009; Soland-Reckeweg et al., 2009; Hedtke et al., 2011; Oleksa et al., 2011; Meixner et al., 2013; Muñoz et al., 2014b; Nedic et al., 2014; Pinto et al., 2014; Uzunov et al., 2014; Wallberg et al., 2014; Péntek-Zakar, et al., 2015; Nelson et al., 2017).

На территории Европы, где традиционно разводилась темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. (эволюционная линия М) произошло вытеснение и замещение данной породы пчелами других подвидов, таких как *Apis mellifera carnica* Poll., *Apis mellifera ligustica* Sp. и др. (эволюционная линия С), завезенных на данную территорию человеком. В результате интенсивного обмена генами между пчелами разных подвидов возник массив гибридных пчел с измененным генотипическим составом, а темная лесная пчела *A. m. mellifera* признана подвидом, который находится под угрозой полного исчезновения (Jensen, Pedersen, 2005; Jensen et al., 2005; Soland-Reckeweg et al., 2009; Pinto et al., 2014).

Для пчеловодства России межпородная гибридизация пчел также является острой проблемой, требующей принятия мер по сохранению генофондов отечественных популяций (пород, подвидов) пчел (Плахова, 2003; Гранкин и др., 2004, 2016; Кривцов, Гранкин, 2004; Бородачев, Савушкина, 2007, 2012; Гранкин, 2008; Кривцов, 2008; Кривцов и др., 2010а, 2011; Сафиуллин и др., 2010; Саттаров, 2012; Лебедев и др., 2013; Земскова и др., 2015). Особое значение имеет проблема сохранения генофонда уникальной породы медоносной пчелы – среднерусской породы *A. m. mellifera*, представляющей основу пчеловодческой отрасли регионов с суровыми природно-климатическими условиями, таких как Урал, Сибирь и Дальний Восток (Бородачев, Савушкина, 2015).

Успех в сохранении генофонда медоносной пчелы может быть достигнут только при четкой идентификации породной принадлежности исследуемых пчел с применением комплекса методов (Daly, 1991; Daly et al., 1995; Fransis et al., 2014a). В условиях возрастающей гибридизации использование классического морфометрического метода и/или метода, основанного на анализе митохондриального генома (мтДНК), является недостаточно информативным и позволяет рассмотреть только материнскую составляющую в геноме пчел. Для достоверной дифференциации пород и подвидов медоносной пчелы необходим поиск и использование диагностических ДНК-маркеров ядерного генома, среди которых высокоинформативными являются микросателлитные локусы. Эти локусы представляют собой важный инструмент для таксономической оценки, выявления внутри- и межпородного генетического разнообразия, установления уровня интрогрессии между разными линиями и породами пчел (Зиновьева и др., 2011а, б, 2013; Кривцов и др., 2011; Николенко и др., 2013; Ильясов и др., 2016а; Franck et al., 1998, 2000а, б, 2001; De La Rua et al., 2002а, б, 2003; Solignac et al., 2003; Bodur et al., 2007; Soland-Reckeweg et al., 2009; Canovas et al., 2011; Nikolova, 2011; Oleksa et al., 2011; Meixner et al., 2013).

Несмотря на то, что медоносная пчела *A. mellifera* в мире является достаточно активно изучаемым насекомым, на территории России исследования популяций медоносной пчелы немногочисленны, в основном исследуются популяции уральской и центральной части страны (Кривцов, 2003; Кривцов, Гранкин, 2004; Удина и др., 2010; Зиновьева и др., 2011а; Непейвода и др., 2011; Форнара, 2012; Калашников, 2013; Калашников и др., 2013; Николенко и др., 2013; Форнара и др., 2015; Гатауллин и др., 2016; Каскинова и др., 2016; Ильясов, 2016). Фрагментарны и недостаточно полные данные по популяциям медоносной пчелы, обитающей на территории Сибири. В основном изучаются такие аспекты медоносной пчелы, как биологические и экстерьерные показатели местных пчел (Кемеровская, Новосибирская области), тогда как исследования генетических особенностей пчел Сибири – единичны (Краноярский край) (Кашковский, 1970, 1987; Бородачев и др., 2013; Люто и др., 2015, 2016; Плахова, 2003, 2005, 2014;

Ostroverkhova et al., 2017). На территории Томской области исследования медоносной пчелы также носят единичный характер, а оценка породного состава медоносных пчел, характеристика структуры и современного состояния популяций с использованием молекулярно-генетических методов вообще не проводилась.

В связи с вышесказанным, **цель диссертационной работы** – выявить биологическое разнообразие медоносной пчелы *Apis mellifera*, обитающей на территории Томской области, по морфометрическим и молекулярно-генетическим маркерам.

Задачи исследования:

1. С использованием анализа полиморфизма митохондриальной ДНК изучить происхождение пчелиных семей на пасеках Томской области по материнской линии.
2. Охарактеризовать породный состав медоносных пчел на основании данных по вариабельности морфометрических показателей (кубитального и гантельного индексов, дискоидального смещения).
3. Описать генетическое разнообразие медоносных пчел, обитающих в Томской области, по комплексу микросателлитных локусов.
4. Определить роль экологического компонента в формировании генетического разнообразия пчел в различных районах Томской области.
5. На основании данных морфометрического и мтДНК анализа выявить пчелиные семьи среднерусской породы *Apis mellifera mellifera* и описать их генетическое разнообразие по комплексу микросателлитных локусов.

Объектом исследования являются: медоносная пчела, пчелиные семьи, популяции медоносной пчелы.

Предметом исследования является разнообразие медоносных пчел Томской области по комплексу морфометрических и молекулярно-генетических маркеров.

Научная новизна. В работе впервые представлены сведения о породном составе медоносных пчел *A. mellifera*, обитающих на территории Томской области, с использованием данных вариабельности митохондриального ДНК-маркера и установлено происхождение большинства пчелиных семей по материнской линии

от среднерусской породы. Впервые выявлено генетическое разнообразие медоносных пчел Томской области по комплексу маркеров ядерного генома. Впервые определена роль экологического компонента в формировании генетического разнообразия популяций медоносных пчел на пасеках Томской области. Впервые на территории Томской области выявлены локальные популяции *A. m. mellifera*, генетическое разнообразие которых описано с использованием комплекса микросателлитных локусов.

Теоретическая значимость. В результате настоящего исследования получены новые знания в области биологии, экологии и генетики медоносной пчелы. Полученные данные представляют интерес как со стороны общей оценки биоразнообразия медоносных пчел, так и со стороны регионального компонента — биоразнообразия медоносных пчел в Томской области.

Практическая значимость работы заключается в получении сведений о породном составе медоносной пчелы *A. mellifera*, обитающей на территории Томской области. Полученные данные служат дополнением к сведениям о распространении подвидов *A. mellifera* на территории Сибири. В результате исследования составлены карты локализации чистопородных и гибридных семей и пасек в Томской области.

В период проведения настоящего исследования сформирован банк ДНК и морфометрических структур образцов пчел от более 300 пчелиных семей. В результате анализа полиморфизма 10 микросателлитных локусов получен спектр аллелей и разработана шкала длин фрагментов ДНК (стандартная аллельная лестница) для *A. m. mellifera* томской популяции.

На территории Томской области выявлены локальные популяции пчел, соответствующие по комплексу маркеров (морфометрических, молекулярно-генетических) стандартам среднерусской породы медоносной пчелы. Данные популяции (пчелиные семьи) могут быть использованы в качестве исходного материала для формирования племенного ядра пчелорепродуктора, создаваемого в Томской области.

Использованный в диссертационной работе подход, включающий комплексное изучение медоносной пчелы с использованием классических и молекулярно-генетических методов исследования, может быть рекомендован как элемент системы оценки качества пчелиных семей в селекционно-племенной работе в пчелопитомниках и пчелорепродукторах, а также для характеристики выпускаемой продукции (пчеломаток, пчелиных семей, пчелопакетов) действующих отечественных пчелохозяйств.

Материалы работы могут быть использованы в учебном процессе при подготовке бакалавров и магистров по направлению «Зоология беспозвоночных», «Энтомология» (например, дисциплины «Зоология беспозвоночных», «Современные проблемы биологии», «Биология размножения и развития медоносной пчелы», «Большой практикум» и др.).

Методология и методы исследования.

Основной методологический подход настоящего исследования заключается в изучении биоразнообразия *A. mellifera* на уровне пчелиной семьи, поскольку семья медоносных пчел – это целостная биологическая и хозяйственная единица (Коптев, 1979).

Оценку разнообразия медоносной пчелы в Томской области проводили на основании комплексного подхода с использованием морфометрических и молекулярно-генетических маркеров. В качестве морфометрических критериев использованы основные крыловые показатели пчел: кубительный и гантельный индексы, дискоидальное смещение. Морфометрический анализ является важным инструментом при исследовании пчел, однако, в условиях массовой гибридизации этот метод необходимо сочетать с методами, основанных на анализе митотипов и генотипов пчел (Игошин, 2014; Ильясов, 2016а). Поэтому в работе использованы молекулярно-генетические методы исследования, включающие анализ митохондриального (межгенный локус COI–COII мтДНК) и ядерного (микросателлитные локусы) геномов. Определение породного состава пчел проводили с учетом географической локализации пасек.

Положения, выносимые на защиту:

1. Большинство пчелиных семей на пасеках Томской области имеет происхождение по материнской линии от среднерусской породы.
2. Медоносные пчелы, обитающие в южных районах Томской области, характеризуются более высоким генетическим разнообразием по сравнению с медоносными пчелами северных территорий.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертационной работы представлены на 4 научных конференциях: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова (Владивосток, 2015); Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ) (Нижний Новгород, 2015); IV Международная конференция «Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных» (Томск, 2015); II Международная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика Игоря Александровича Шилова (Томск, 2016).

Степень достоверности результатов исследований. Достоверность полученных результатов и выводов обоснована системным подходом к проблеме исследования, выбором методической базы и объемом исследованного материала (более 300 пчелиных семей и около 2000 особей).

Исследования проводились на территории северных и южных районов Томской области, с учетом природно-климатических особенностей регионов и уровня развития пчеловодства. Использован широкий спектр стандартных методов исследования: морфометрических и молекулярно-генетических, базирующихся на апробированной и отработанной методологической основе. Молекулярно-генетические исследования проведены на современном оборудовании в лаборатории молекулярно-генетических исследований кафедры зоологии беспозвоночных БИ ТГУ (выделение ДНК, ПЦР) и на базе Центра коллективного пользования «Медицинская геномика» НИИ медицинской генетики Томского НИМЦ РАН (генотипирование ДНК).

Конкурсная поддержка работы. Исследования были поддержаны грантом Департамента по социально-экономическому развитию села Томской области «Исследование породного состава пчел на пасеках Томской области с помощью современных методов» (2015 г.) (исполнитель); грантом Научного фонда им. Д.И. Менделеева (ТГУ, проект № 8.1.66.2015) по теме «Генетическое разнообразие медоносных пчел среднерусской породы (*Apis mellifera mellifera* L.) на территории Томской области» (2015 г.) (исполнитель); грантом Фонда содействия инновациям. Программа СТАРТ-2 (проект № 12078p/22897) «Создание пчелопитомника для Сибири и Дальнего Востока на основе современных биотехнологических подходов в области генотипирования подвидов, пород и популяций медоносных пчел» (2015–2016 гг.) (исполнитель); грантом РФФИ №16-44-700902p-а «Распространение болезней медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) на пасеках Томской области: генетический аспект» (2016–2018 гг.) (исполнитель).

Публикации. По тематике диссертационного исследования опубликовано 15 научных работ, из которых 6 – в рецензируемых научных журналах, в том числе 3 статьи опубликованы в журналах, входящих в перечень списка ВАК РФ, 3 статьи – в изданиях, включенных в международные базы Web of Sciences и Scopus.

Структура и объем диссертации. Структура диссертационной работы представлена введением, 4 главами, заключением и выводами, списком литературы, приложением. Объем рукописи составляет 163 страницы. В работе представлен иллюстрирующий материал в виде 25 рисунков, 19 таблиц, в том числе 4 таблицы приложения А. Список литературы состоит из 287 источников, в том числе 133 – зарубежных авторов.

Личный вклад автора. Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета в период 2013–2017 гг. под руководством канд. биол. наук, доцента Н. В. Островерховой.

Автор приняла непосредственное участие в организации работы молекулярно-генетической лаборатории, в полной мере овладела

использованными при выполнении исследования молекулярно-генетическими методами, с помощью которых была проведена экспериментальная часть работы. Автором осуществлена статистическая обработка и анализ полученных данных диссертации. Совместная исследовательская работа автора в научном коллективе под руководством Островерховой Н. В. включала в себя обработку материала и подготовка его к исследованию, систематизацию, интерпретацию и обобщение полученных результатов, написание публикаций и представление результатов исследования на научных конференциях. Личный вклад автора в исследование составляет около 90%.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность и признательность научному руководителю кандидату биологических наук, доценту Н. В. Островерховой за многолетнее научное руководство, организацию и наставничество в освоении методами исследовательской работы, неоценимую помощь в подготовке диссертации, постоянную и всестороннюю поддержку в период обучения и совместной работы; старшему преподавателю кафедры зоологии беспозвоночных О. Л. Конусовой за консультационную помощь, наставничество в освоении метода морфометрического анализа, участие в обсуждении результатов исследования; директору НПЦ «АПИС» Ю. Л. Погорелову за всестороннюю помощь и поддержку, консультации по практическим вопросам пчеловодства; всем сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных ТГУ и её руководителю доктору биологических наук, профессору В. Н. Романенко за научное консультирование, поддержку и доброжелательную атмосферу на кафедре.

ГЛАВА 1. МЕДОНОСНАЯ ПЧЕЛА *APIS MELLIFERA* L.: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Медоносная пчела *Apis mellifera* L. – это доместифицированное общественное перепончатокрылое насекомое, существующее в пчелиных сообществах (Арефьев, Лисовенко, 1995). Пчелиная семья – это целостная биологическая и хозяйственная единица, внутри которой отмечается четкая морфологическая и функциональная дифференциация особей (Коптев, 1979). Семья медоносных пчел состоит из одной матки, нескольких тысяч рабочих пчел и нескольких сотен трутней (таблица 1). Все особи выполняют работы в строгом соответствии с потребностью семьи, подчиняются общим инстинктам, которые объединяют семью в единое целое. Единство семьи поддерживается комплексом взаимосвязей между ее членами, среди которых трофические и тактильные контакты (обмен кормом и феромонами), отстройка сотов, сигнальные звуки и движения, поддержание определенной температуры в гнезде, слаженность действий всех особей и матки (Коптев, 1979; Лебедев, Билаш, 1991).

Каждая пчелиная семья отличается большим разнообразием биологических и хозяйственно-полезных признаков и характеризуется специфическими особенностями (Шемяков и др., 1987). К индивидуальным характеристикам семьи относятся специфический запах, агрессивность, зимостойкость, ройливость, способность к сбору меда и прополисированию гнезд (Лебедев, Билаш, 1991). Пчелиная семья способна надежно защищаться от неблагоприятных погодных условий благодаря высоко совершенным средствам регуляции климата внутри гнезда, а также способности мобильно использовать кормовую базу, накапливать и хранить в гнезде значительные запасы корма. Социальная организация семьи обеспечивает высокий адаптационный потенциал *A. mellifera*, что позволяет виду жить в условиях, характеризующихся высокой изменчивостью погодных условий и нестабильной продуктивностью кормового участка (Еськов, 1990).

Таблица 1 – Характеристика особей пчелиной семьи (по Лебедеву, Билаш, 1991; Херольду, Вайсу, 2007)

Показатели	Особи пчелиной семьи и их характеристика		
	Матка	рабочая пчела	трутень
			
Морфологические признаки	Длина тела – 20–25 мм. Масса плодной матки – 200–250 мг; неплодной – 150–200 мг. Голова круглая; тело стройное, брюшко выдается за кончики крыльев; ширина грудки вместе с выступающими крыльями – 4,8 мм. Хорошо развита мандибулярная железа.	Длина тела – 12–14 мм. Масса особи различных пород пчел 90–115 мг. Голова имеет треугольную форму; крылья полностью прикрывают брюшко. Недоразвитые половые органы. Хорошо развиты восковые, пахучие и глоточные железы. На задних лапках имеются приспособления для сбора пыльцы.	Длина тела – 15–17 мм. Масса – 200–250 мг. Крылья длиннее брюшка; тело широкое; крупные фасеточные глаза.
Эмбриональное развитие	Яйцо (3 дня) – открытая личинка (5 дней) – запечатанный расплод (8 дней). Всего – 16 дней.	Яйцо (3 дня) – открытая личинка (6 дней) – запечатанный расплод (12 дней). Всего – 21 день.	Яйцо (3 дня) – открытая личинка (7 дней) – запечатанный расплод (14 дней). Всего – 24 дня.
Продолжительность жизни	До 5 лет (лучшая яйценоскость в первые два года).	Летом – 50–60 дней; в период главного медосбора – 30–35 дней; зимой (в состоянии покоя) – 7–9 месяцев.	В весенне-летний период – 3–4 месяца.
Роль в семье	Воспроизведение потомства – откладка яиц (1500–2000 яиц в сутки).	Уход за маткой, внутриульевые работы, сбор нектара и пыльцы.	Оплодотворение матки.

1.1. Подвиды медоносной пчелы *Apis mellifera* и их распространение на территории Европы и России

Медоносная пчела обладает огромным ареалом, включающим обширные территории на пяти континентах (Еськов, 1990). Большое значение для образования такого широкого ареала имеет адаптивный потенциал вида, позволяющий обитать в местностях, характеризующихся высокой изменчивостью климатических условий (Мурылев и др., 2012).

Медоносная пчела *Apis mellifera* формировалась как вид в течение нескольких десятков миллионов лет, эволюционируя и распространяясь под влиянием постоянно изменяющихся природно-климатических условий. В результате этого образовались подвиды (популяции) пчел, отличающиеся по ряду биологических признаков и приспособленные к различным природно-климатическим условиям (Саттаров, 2011).

На основании морфологических особенностей первоначально выделяли 25 подвидов медоносной пчелы, которые были сгруппированы в четыре эволюционные линии (М, С, О и А), соответствующие географическому происхождению подвидов (рисунок 1) (Ruttner, 1978, 1988).

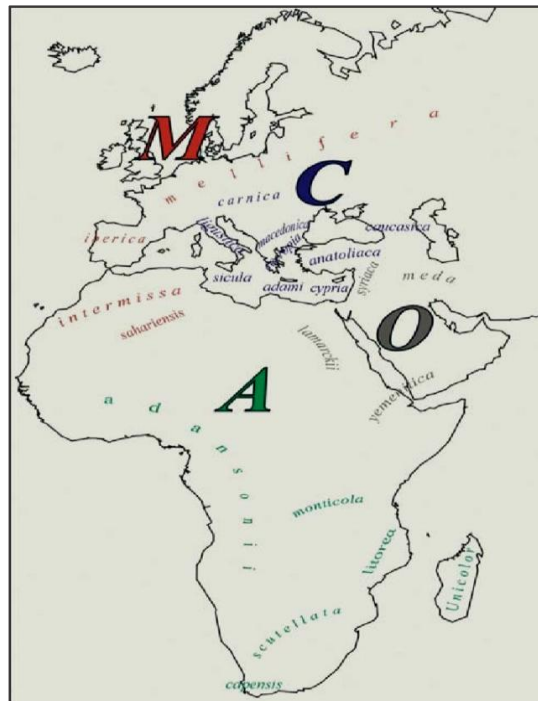


Рисунок 1 – Географическое распределение подвидов *Apis mellifera*, сгруппированных Ф. Руттнером (1988) в четыре эволюционные линии А, М, С и О на основании морфологических признаков (из Le Conte, Navajas, 2008)

Эволюционная линия М («Mellifera») первоначально включала подвиды *Apis mellifera mellifera* и *Apis mellifera iberiensis*, *Apis mellifera intermissa*, *Apis mellifera sahariensis*, *Apis mellifera siciliana* и *Apis mellifera ruttneri* (подвид, описанный в 1997 г. и рассматриваемый как промежуточный между подвидами тропической Африки и западного Средиземноморья). В настоящее время на

основании данных, полученных с использованием молекулярно-генетических маркеров, к линии М отнесены только два подвида медоносной пчелы западной части Средиземноморья и Северо-Западной Европы: *Apis mellifera mellifera* и *Apis mellifera iberiensis* (Sheppard et al., 1997); линия С («Carnica») включает 8 подвидов Юго-Восточной Европы и Восточного Средиземноморья; линия О («Oriental») – 6 подвидов Ближнего Востока и западной части Азии (в том числе подвид *Apis mellifera pomonella*, описанный в 2003 г.) (Sheppard and Meixner, 2003). Линия А является самой большой группой и включает 11 подвидов Африканского континента, включая недавно описанный подвид *Apis mellifera simensis* (таблица 2) (Meixner et al., 2011).

Таблица 2 – Распределение подвидов медоносной пчелы по эволюционным линиям и их географическая локализация на основании данных молекулярно-генетических исследований (из Franck et al., 2001; Alburaki et al., 2011; Meixner et al., 2013)

Географическое распространение подвидов <i>A. mellifera</i> на территории Евразии и Африки		
Африка	Европа	Ближний и Средний Восток (Западная Азия)
Линия А	Линия С	Линия О
<i>A. m. adansonii</i> Latreille, 1804; <i>A. m. capensis</i> Eschscholtz, 1822; <i>A. m. intermissa</i> Buttel-Reepen, 1906; <i>A. m. lamarckii</i> Cockerell, 1906; <i>A. m. litorea</i> Smith, 1961; <i>A. m. simensis</i> Meixner et al., 2011; <i>A. m. monticola</i> Sith, 1961; <i>A. m. nubica</i> Ruttner, 1976; <i>A. m. sahariensis</i> Baldensperger, 1932; <i>A. m. scutellata</i> Lepeletier, 1836; <i>A. m. unicolor</i> Latreille, 1804.	<i>A. m. carnica</i> Pollmann, 1879; <i>A. m. carpatica</i> Foti et al., 1965; <i>A. m. caucasica</i> Pollmann, 1889; <i>A. m. cecropia</i> Kiesenwetter, 1860; <i>A. m. ligustica</i> Spinola, 1806; <i>A. m. ruttneri</i> Sheppard et al., 1997; <i>A. m. sicala</i> Montagano, 1911.	<i>A. m. adamii</i> Ruttner, 1977; <i>A. m. anatoliaca</i> Maa, 1953; <i>A. m. armeniaca</i> Gerstäcker, 1862; <i>A. m. meda</i> Skorikov, 1829.
Линия Y	Линия М	Линия С
<i>A. m. jemenitica</i> Ruttner, 1976.	<i>A. m. mellifera</i> Linnaeus, 1758; <i>A. m. iberiensis</i> Engel, 1999.	<i>A. m. macedonica</i> Ruttner, 1988a; <i>A. m. pomonella</i> Sheppard, Meixner, 2003.
	Линия О <i>A. m. cypria</i> Pollmann, 1879; <i>A. m. remipes</i> Gerstäcker, 1862.	Линия Z <i>A. m. syriaca</i> Skorikov, 1829.
Итого подвидов: 12	Итого подвидов: 11	Итого подвидов: 7

Таким образом, до определенного времени при описании эволюционной истории вида *A. mellifera* в основном рассматривалась модель, основанная на изменчивости мтДНК и включающая три эволюционные линии – А, М и С (Garner et al., 1992; Franck et al., 1998; Meixner et al., 2013). Однако позже было установлено существование четвертой митохондриальной линии, к которой отнесли пчел с вариантами мтДНК, отличающимися от выявленных ранее (Franck et al., 2000a; Palmer et al., 2000). Новые митохондриальные варианты были ассоциированы с морфологической линией О, которая была окончательно установлена и также обозначена линией О (Franck et al., 2000a). В результате возникла путаница при описании данной митохондриальной линии; проведение дополнительных молекулярно-генетических исследований позволило определить линию О, которая была переименована в линию Z, как подгруппу африканской линии А (Alburaki et al., 2011). Также в африканской группе пчел была выделена еще одна митохондриальная линия Y («Yemenitica»), включающая подвиды пчел северо-восточной Африки и Ближнего Востока (Franck et al., 2001; Meixner et al., 2013). Далее на основании молекулярно-генетических исследований полиморфизма ядерных маркеров (анализ однонуклеотидного полиморфизма, SNP – Single nucleotide polymorphism) были выделены группы пчел, распределение которых соответствовало четырем морфологическим эволюционным линиям, предложенным F. Ruttner (Whitfield et al., 2006).

В настоящее время согласно данным морфометрического и молекулярно-генетического анализа вид *A. mellifera* включает 30 подвидов, сгруппированных в пять основных эволюционных линий – А, М, С, О, Y, но также выделяют дополнительные группы, например, линию Z (таблица 2) (Ильясов, 2017). На территории Африки обитают 12 подвидов *A. mellifera*, относящихся к эволюционным линиям А и Y (Республика Йемен). Территорию Ближнего и Среднего Востока заселили подвиды линий О, С и Z (Сирия). В Европе обитают 11 подвидов – представители эволюционных линий М (Северная и Западная Европа, Средиземноморье), С (Центральная и Восточная Европа) и О (юго-восточная Европа) (Franck et al., 2001; Alburaki et al., 2013; Meixner et al., 2013). Вместе с тем,

систематика вида *A. mellifera* не является до конца решенным вопросом, в частности, количество и состав эволюционных линий, статус некоторых подвидов и др. (Ruttner, 1988; Smith, 1991; Garnery et al., 1992; Whitfield et al., 2006; Alburaki et al., 2013). Не менее спорным является вопрос об эволюционной истории подвидов *A. mellifera*. Предлагается несколько гипотез о центрах происхождения подвидов и преемственности эволюционных линий, основанных на морфологических данных (Ruttner, 1978), и данных, полученных на основе анализа полиморфизма мтДНК (Garnery et al., 1992) и ядерной ДНК (SNP) (Whitfield et al., 2006). Возможными центрами происхождения *A. mellifera* рассматриваются Азия, Ближний Восток и Африка с последующей миграцией пчел на территорию Евразии в западном (через Пиренейский полуостров) и восточном направлениях (через Аравийский полуостров) (Ruttner, 1978; Garnery et al., 1992; Whitfield et al., 2006; Cridland et al., 2017).

Подвиды медоносной пчелы *A. mellifera*, обитающие на территории Европы. Дальнейшее расселение пчел на север Евразии способствовало формированию ряда новых подвидов (местных пород пчел), адаптированных к определенным природно-климатическим условиям. Существенную роль в микроэволюционных процессах вида *A. mellifera* сыграло последнее великое оледенение Европы – плейстоценовый Ледниковый период. Предполагается, что во время наступления «ледника» пчелы смогли выжить только в южных районах Европы: Испании, Южной Франции, Италии и на Балканах. Европейские подвиды медоносной пчелы представляют собою результат их вторичного послеледникового расселения, которое шло с территории юга Франции через северные области западной Европы в направлении Урала (Алпатов, 1948; Ruttner, 1992). Медоносная пчела в Европе в настоящее время представлена 10 подвидами, относящимися ко всем эволюционным линиям (рисунок 2).

На территории южных и восточных склонов австрийских Альп (Каринтия), Северных Балкан, Словении (Крайна) обитает подвид *A. m. carnica* (краинская пчела, карника). В настоящее время этот подвид является наиболее популярным среди пчеловодов Европы (после итальянской пчелы) (Muñoz et al., 2009).

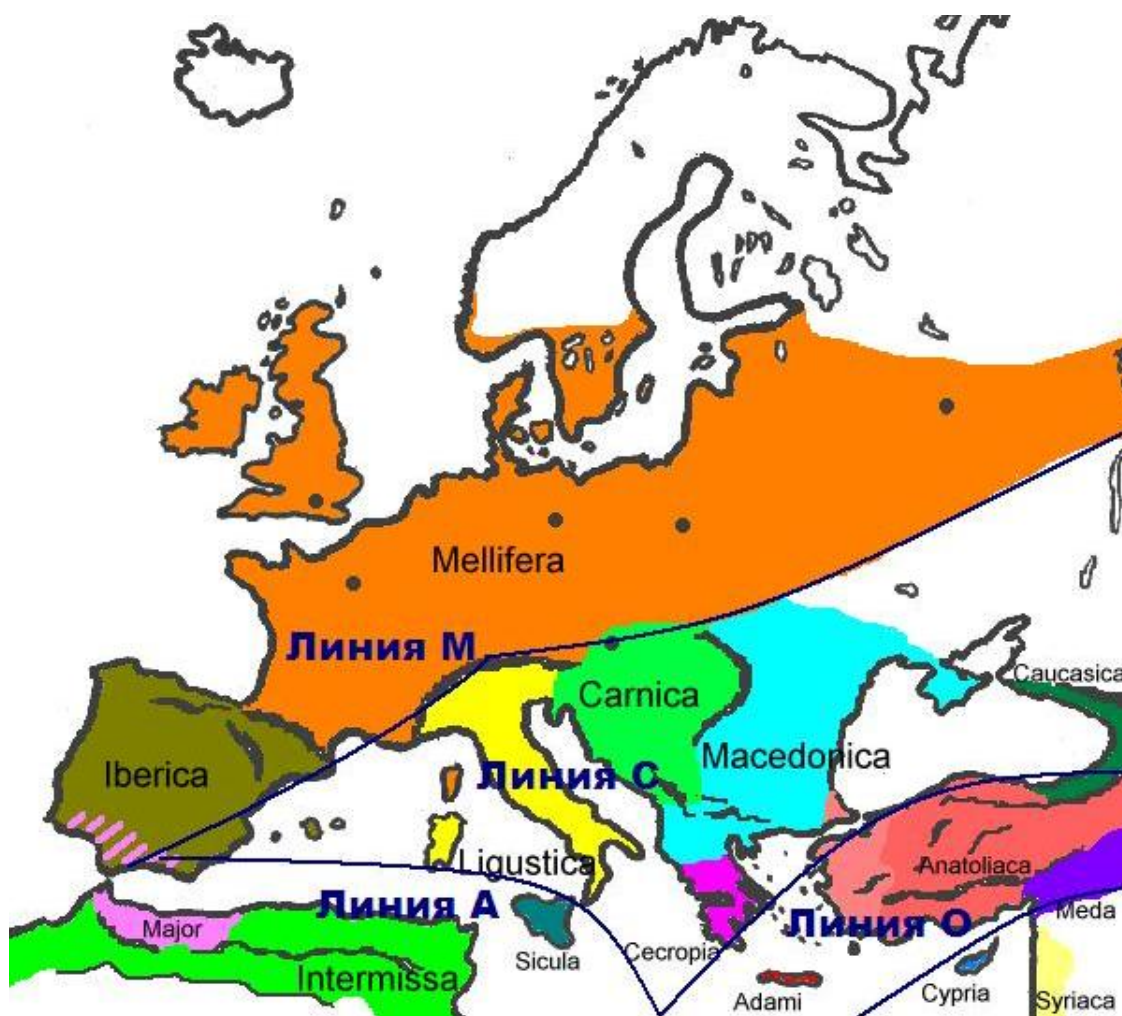


Рисунок 2 – Карта распространения подвидов медоносной пчелы *A. mellifera* на территории Европы (Map by Karl Udo Gerth, located on Wikimedia.org)

Итальянская пчела (*A. m. ligustica*) происходит с территорий континентальной части Италии, расположенной к югу от Альп и к северу от Сицилии. Считается, что итальянская пчела возникла как результат гибридизации двух подвидов *A. m. carnica* и *A. m. mellifera* и дальнейшей длительной изоляции в период последнего оледенения. Данный подвид также широко распространен в Северной и Южной Америке, Новой Зеландии, Австралии, островах Тихого и Атлантического океанов благодаря своей способности адаптироваться к различным климатическим условиям от субтропических до умеренно-континентальных (Алпатов, 1948; Franck et al., 2000a, 2001).

На территории Северной Греции (Македония и Фракия), Республике Македонии и других районах Балканского полуострова обитает македонская пчела

(*A. m. macedonica*) (Ruttner, 1988). Южную часть Греции населяет греческая пчела (*A. m. cecropia*). Считается, что чистопородная греческая пчела встречается только на острове Крит и представлена подвидом *A. m. adami*, тогда как в самой Греции местная пчела представляет собой гибриды между *A. m. cecropia* и *A. m. carnica* (Bouga et al., 2003). К островным пчелам также относится подвид *A. m. cypria*, населяющий остров Кипр. Кипрские пчелы входят в состав группы средиземноморских пчел и близки по происхождению к *A. m. anatoliaca* (Турция) и *A. m. meda* (Иран) (Kandemir et al., 2006).

Пиренейский полуостров (Испания, Португалия) и Балеарские острова преимущественно населяет подвид *A. m. iberiensis*, возникший в результате гибридизации подвидов *A. m. intermissa* и *A. m. mellifera* на юге Иберии (Canovas et al., 2008). На острове Сицилия обитает подвид *A. m. siciliana* (*A. m. sicula*). Считается, что ближайшими родственниками сицилийских пчел являются Телльские пчелы (*A. m. intermissa*), отличающиеся только по нескольким показателям (Северная Африка) (Алпатов, 1948). На основании анализа полиморфизма мтДНК и поведенческих характеристик близким к северо-африканскому подвиду *A. m. intermissa* является эндемичный подвид *A. m. ruttneri* (остров Мальта), описанный в 1997 году Ф. Руттнером (Sheppard et al., 1997).

На территории Северной и Западной Европы, включая Британские острова, обитает подвид *A. m. mellifera* (или темная европейская (лесная) пчела, или среднерусская пчела – термин, принятый в России). В процессе эволюции темная лесная пчела формировалась в условиях сурового климата, что обеспечило данному подвиду преимущество в процессе зимовки в экстремальных условиях и устойчивость к ряду заболеваний (De la Rúa et al., 2009). Имея широкий ареал распространения, подвид представлен разновидностями «местных» пчел (экотипов), отличающихся по физическим и биологическим особенностям (Алпатов, 1948; Николаенко, 2005; Meixner et al., 2010). Например, на территории Восточной Европы (Польша) описаны такие популяции *A. m. mellifera*, как среднеевропейская, вересковая, лесная (боровая) (Кривцов, 1995).

Подвиды медоносной пчелы *A. mellifera*, обитающие на территории России. На территорию европейской части России (а также бывшего СССР) медоносная пчела попала в результате расселения с юга Франции в направлении севера и северо–востока через центральные и северные районы Западной Европы и территорию современных Польши и Прибалтики и дальше на восток – к Уралу (*A. m. mellifera*), а также вдоль побережья Черного моря, восточнее южной части Карпат (*A. m. carpatica*) (рисунок 3) (Губин, 1972). Считается, что в процессе естественного расселения пчелы дошли только до Уральского горного хребта, а в Сибирь были завезены человеком примерно 230 лет назад. В результате активной хозяйственной деятельности человека медоносные пчелы получили распространение и в другие регионы России: Красноярский, Хабаровский и Приморский края, Забайкалье, Центральные и Северные районы (Кривцов, 2009).

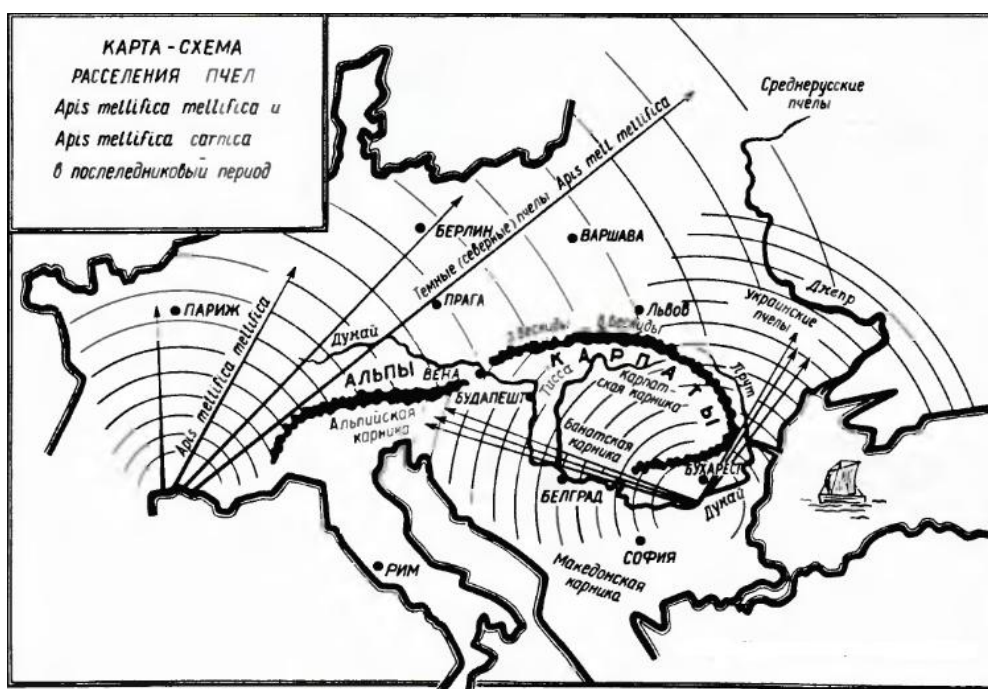


Рисунок 3 – Карта-схема распространения медоносной пчелы на территории Европы
(из Губин, 1972)

Разнообразие ландшафтов и климатических условий на территории России определяют широкое распространение разных подвидов *A. mellifera*. По решению Министерства сельского хозяйства СССР для обозначения подвида медоносной пчелы стали использовать термин «порода», что является не совсем удачным

вариантом для внутривидовой таксономии медоносной пчелы, т. к. употребляется в животноводстве для обозначения новой, искусственно выведенной формы. Тем не менее, термин «порода» укоренился в пчеловодстве и стал широко использоваться в отечественной научной литературе (Николаенко, 2005). В связи с этим, в настоящей работе для обозначения подвидов медоносной пчелы используется термин «порода».

На территории России аборигенными породами рассматриваются следующие: среднерусская (*A. m. mellifera*), карпатская (*A. m. carpatica*), серая горная кавказская (*A. m. caucasica*), желтая кавказская (*A. m. remipes*) и группа дальневосточных пчел (Кривцов и др., 2011б; Бородачев, Савушкина, 2012).

На территории северных и центральных регионов России (включая Сибирь) широко представлена среднерусская порода медоносной пчелы (*A. m. mellifera*) (рисунок 4). В настоящее время насчитывается около 10 популяций *A. m. mellifera*: башкирские бортевые пчелы, обитающих в бортях заповедника Шульган-Таш, татарская (Сабинский и Мамадышский районы) вологодская, орловская, мордовская, марийская, пермская, кемеровская, горно-алтайская, красноярская (Орловская опытная станция) (Кривцов, Сокольский, 2001). Вместе с тем, на территории многих регионов среднерусская пчела значительно метизирована пчелами других пород (Кривцов, 2009; Брандорф, Ивойлова, 2016).

В южных районах страны и на Северном Кавказе преобладают пчелы серой горной кавказской породы (*A. m. caucasica*). В степных районах обитает желтая кавказская порода (*A. m. remipes*): в Краснодарском и Ставропольском краях и Ростовской области порода представлена популяцией широколапой кавказской пчелы, а на Кубани – северокавказской (кубанской) пчелой (Николаенко, 2005; Кривцов, 2009). Селекция и репродукция серых горных кавказских пчел на мировом уровне в настоящее время осуществляется Краснополянской опытной станцией пчеловодства (окр. г. Сочи), имеющей статус племенного завода. Структуру генофонда *A. m. caucasica* составляют абхазская, мегрельская (наибольшая длина хоботка), карталинская и кабахтапинская популяции (Кривцов, Сокольский, 2001).

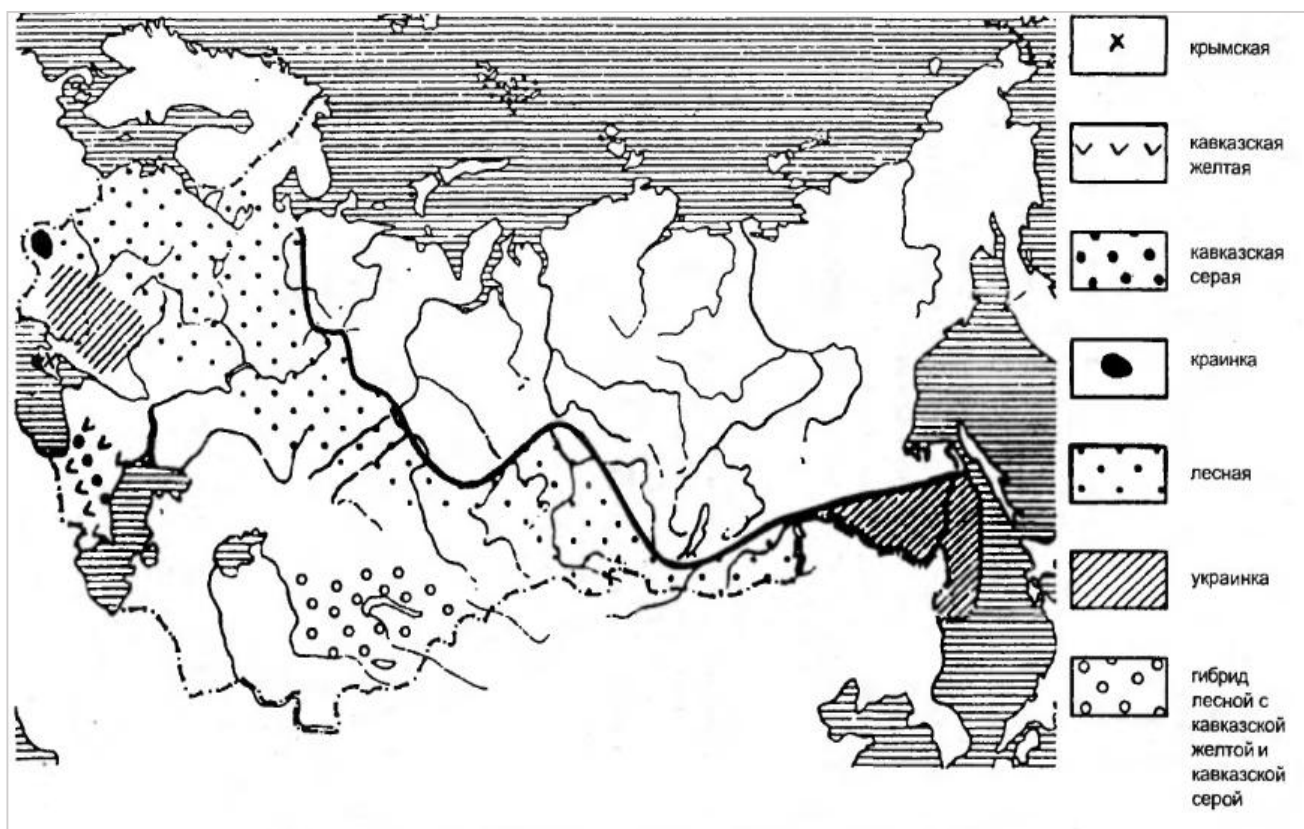


Рисунок 4 – Карта–схема распространения пород медоносной пчелы *A. mellifera* на территории России (из Николаенко, 2005)

В западных и ряде центральных регионов страны распространены пчелы карпатской породы (*A. m. carpatica*) (рисунок 4). Российские и украинские ученые–пчеловоды выделяют эту породу как самостоятельный подвид, которую иностранные ученые считают восточной популяцией краинской пчелы (*A. m. carnica* var. *ukrainica carpatica*) (Губин, 1972; Кривцов, 2009; Зиновьева и др., 2013). Считается, что карпатская порода еще находится в стадии формирования (Кривцов, 2008).

Родиной карпатской породы являются Карпаты. Однако в результате интродукции карпатских пчел в разные регионы России в настоящее время эта порода широко распространена на всей территории страны, и наблюдается возрастающее метизирующее воздействие данных пчел на среднерусскую породу (Николаенко, 2005; Черевко, 2006, Кривцов, 2009). Репродукцией маток карпатской породы занимаются питомники в Закарпатье, Молдавии. В России селекцией и

репродукцией карпатских пчел успешно занимается Майкопский опорный пункт пчеловодства НИИ пчеловодства (Республика Адыгея), а также Кисловодский пчелоразведенческий питомник в Ставропольском крае. Были созданы типы карпатских пчел: Вучковский, Колочавский, Говерла, Раховский и Синевир (Боднарчук и др., 2008).

На Дальнем Востоке (Читинской и Амурской областях, Хабаровском и Приморском краях) обитают дальневосточные пчелы (рисунок 4), представляющие собой особый тип медоносных пчел, сформированный в результате скрещивания пчел украинской, среднерусской, серой горной кавказской и итальянской пород, интродуцированных на данную территорию переселенцами. Вместе с тем, В. В. Алпатовым было доказано, что дальневосточные пчелы наиболее близки к украинской пчеле (Николаенко, 2005).

Характеристика основных пород пчел *A. mellifera*, обитающих на территории России. Согласно плану породного районирования (1979 г.) в различных природно-климатических зонах Российской Федерации (за исключением Дальневосточного края) к разведению рекомендованы три породы медоносной пчелы: среднерусская (*A. m. mellifera*), карпатская (*A. m. carpatica*) и серая горная кавказская (*A. m. caucasica*), характеризующиеся высоким генетическим потенциалом, продуктивностью и отличительными биологическими особенностями (рисунок 5) (Кривцов и др., 2011; Воробьева, 2015).



Рисунок 5 – Рабочие пчелы разных пород медоносной пчелы: А – *A. m. mellifera*;
Б – *A. m. carpatica*; В – *A. m. caucasica*

Среднерусская порода *A. m. mellifera*. Окраска среднерусских пчел темно-серая, без желтизны (рисунок 5, А). Длина хоботка варьирует в пределах 5,9–6,4 мм в зависимости от географической широты местности и сезонных изменений. Ширина третьего тергита – 5 мм. Особи крупнее представителей других пород. Масса однодневных пчел – 110 мг, неплодной матки – 190 мг, плодной – 210 мг и более. При благоприятных условиях в период интенсивного весеннего развития пчелиных семей матки откладывают до 2500–3000 яиц в сутки. Масса отложенных за сутки яиц может превышать массу тела матки (Буренин, Котова, 1984; Кривцов, Сокольский, 2001; Плахова, 2005).

Пчелы среднерусской породы плохо защищают свои гнезда от пчел-воровок и отличаются значительно меньшей склонностью к пчелиному воровству, чем породы южного происхождения. При осмотре гнезда пчелы повисают «гроздьями» на нижнем бруске рамки, передвигаются в затемненные участки, тем самым проявляя отрицательный фототаксис. Отличительной особенностью среднерусских пчел является их злобливость; сильно беспокоятся при осмотре гнезда. Печатка меда «сухая», «высокая» т. е. между заложенным в ячейках медом и восковой крышечкой имеется воздушная прослойка. Пчелы этой породы умеренно прополисуют гнездо (Кривцов, 1995).

В условиях средней полосы России среднерусские пчелы хорошо используют сильный, средне- и позднелетний медосбор, в особенности с липы и гречихи. Западные популяции специализированы на использование медосбора с вереска. Пчелы этой породы имеют пониженную миграционную способность, не используют полифлерный, а также любой относительно слабый, неустойчивый медосбор. Иногда со значительным опозданием переключаются с худших медоносов на лучшие. При наступлении медосбора мед складывают преимущественно в магазинной части гнезда и в значительно меньшем количестве – в расплодной, в которой создают обильные запасы перги. Среднерусские пчелы по воскопродуктивности уступают только итальянской породе (Шемяков и др., 1987; Биляш и др., 1999).

Пчелы среднерусской породы отличаются сильной ройливостью: отмечены случаи, когда в роевое состояние переходили до 80–90% семей на пасеке. У пчел этой породы совершенно отсутствует склонность к тихой смене и сожительству маток (Коптев, 1979; Кривцов, Сокольский, 2001). В период зимовки семьи среднерусских пчел поддерживают довольно высокое содержание диоксида углерода (до 4%) в клубе. В результате этого клуб сохраняет свою устойчивость, а семьи пчел слабо реагируют на резкие изменения температуры воздуха в зимовнике, тем самым определяя высокую зимостойкость пчел этой породы. По зимостойкости среднерусские пчелы превосходят все известные породы пчел (Еськов, 1990; Кривцов, 1995). Среднерусские пчелы устойчивы к гнильцовым заболеваниям, падевому токсикозу и нозематозу. Однако эти пчелы сильно страдают от восковой моли вследствие низких гигиенических способностей (Буренин, Котова, 1984; Кривцов, Сокольский, 2001).

Карпатская порода *A. m. carpatica*. Тело рабочих пчел серое с серебристой опушкой передней части тергитов брюшка (рисунок 5, Б). Согласно стандарту породы, длина хоботка карпатских пчел составляет 6,4–6,7 мм, ширина третьего тергита – варьирует в пределах от 4,4 до 5,1 мм. Масса однодневных рабочих пчел – 110 мг, неплодной матки при выходе из маточника – не менее 190 мг, а плодной матки в начале яйцекладки – не менее 210 мг. В период интенсивного развития пчелиных семей матка откладывает 1100–1800 яиц за сутки (Губин, 1972; Лебедев, 1991; Билаш, Кривцов, 1991).

Отличительная особенность пчел этой породы – миролюбие, позволяющее пчеловоду работать с ними без дыма и защитной сетки, а также спокойное поведение на сотах при осмотре гнезда. Карпатские пчелы также характеризуются хорошей предприимчивостью в отыскании новых источников медосбора (Аветисян и др., 1970).

Печатка меда в период медосбора белая, «сухая», а весной и осенью – смешанная. Карпатские пчелы умеренно обрабатывают гнездо прополисом. Мед складывают сначала в расплодную, а затем в магазинную часть гнезда. Воскопродуктивность довольно высокая, по этому показателю карпатские пчелы

уступают только пчелам среднерусской и итальянской пород (Малков, 1985; Губин, 1972; Кривцов, Лебедев, 2006).

Ценное свойство карпатских пчел – их хорошая ориентация, поэтому они наиболее пригодны для содержания в павильонах и теплицах. Летную деятельность начинают в раннем возрасте. Пчелы интенсивно развиваются в ранневесенний период, поэтому эффективно опыляют сады, легко переключаются с одного вида медоносов на другие, могут собирать нектар с низким содержанием сахаров (Харченко, Рындин, 2003; Гайдар, 2004)

Семьи карпатских пчел малоройливы и, как правило, роится до 5% пчелиных семей. Роевое состояние легко можно затормозить противороевыми мерами. Карпатские пчелы склонны к тихой смене маток. Часто старая матка мирно живет с неплодной 5–6 недель, а иногда уходит и в зиму (Аветисян, 1982; Билаш, Кривцов, 1991; Риб, 2010).

Заканчивая яйцекладку и воспитание расплода в середине–конце августа, карпатские пчелы оказываются хорошо подготовлены к зимовке, которая проходит спокойно с небольшим расходом корма. Зимостойкость карпатских пчел заметно выше, чем у серых горных кавказских пчел, но существенно ниже по сравнению со среднерусскими пчелами. Менее других пород поражаются нозематозом, хорошо зимуют на падевом и вересковом медах (Аветисян, 1970; Кривцов, Лебедев, 2006).

К числу недостатков карпатских пчел относят их высокую склонность к воровству, которая затрудняет осмотр семей в безвзяточное время; безразличное отношение к восковой моли, плохо защищают свои семьи от этих вредителей (Губин, 1972; Затолокин, 2004).

Серая горная кавказская порода *A. m. caucasica*. Цвет хитина рабочих пчел серый с серебристым оттенком (рисунок 5, В). Рабочие пчелы имеют самый длинный среди других пород пчел хоботок, достигающий 7,2 мм. Условная ширина третьего тергита составляет в среднем 4,7 мм. Масса однодневных рабочих пчел равна 90 мг, масса неплодных маток в среднем 180 мг, а плодных – 200 мг. Плодовитость маток в период наиболее интенсивной яйцекладки, не превышает 1500 яиц в сутки (Билаш и др., 1999; Кривцов, 2009).

Одной из особенностей пчел этой породы является их исключительная незлобливость (миролюбие), при осмотре гнезд спокойно работают на сотах. Гнезда от пчел-воровок защищают хорошо, но при этом имеют высокую склонность к пчелиному воровству (Алпатов, 1948; Николаенко, 2005). Серые горные кавказские пчелы отличаются высокой предприимчивостью в отыскании новых источников медосбора, легко переключаются с одного вида медоносов на другой, с худших источников на лучшие. Даже при относительно слабом медосборе эти пчелы собирают значительные запасы меда благодаря ограничению рабочими пчелами яйцекладки матки и полном переключении на сбор меда. Мед в ячейках запечатывают плотно прилегаемыми к нему восковыми крышечками, поэтому медовые соты темные, так называемая «мокрая» печатка. Соседние соты соединяют восковыми перемычками. Для этих пчел характерно чрезвычайно обильное прополисование гнезд, на зиму заделывают им все щели в улье и уменьшают леток (Тименский, 1988; Харитонов, 1995).

Пчелы серной кавказской породы лучше, чем среднерусские пчелы, используют полифлорный медосбор (широкий видовой состав медоносов). Эти пчелы являются хорошими опылителями бобовых культур, фацелии и особенно красного клевера благодаря самому длинному хоботку. При скудном медосборе даже в засушливой местности, или в засушливые годы, серые горные кавказские пчелы в количестве собранного меда превосходят любую другую породу, но уступают среднерусским пчелам при сильном медосборе с гречихи и липы (Тименский, 1988; Биладш и др., 1999). При наступлении медосбора сначала складывают мед в ячейки гнездовых сотов, затем переходят во второй корпус или магазинную надставку. Пчелы этой породы склонны концентрировать запасы меда на минимальном числе сотов. Воскопродуктивность и способность к строительству сотов у серых горных кавказских пчел выражена слабее, чем у пчел других пород из-за меньших по размеру восковых желез (Алпатов, 1948; Кривцов, 2009)

Серые горные кавказские пчелы характеризуются низкой степенью ройливости (роится не более 3% семей пчел в сезон), легко переключаются из роевого состояния в рабочее, для чего достаточно бывает удалить роевые маточники и резко расширить

гнездо даже при слабом медосборе. Значительно выражена склонность к тихой смене и сожительству маток (Билаш и др., 1999; Кривцов, Сокольский, 2001).

Пчелы этой породы плохо переносят зимы средней полосы, чувствительны к примесям пади в зимних кормах, поражаются нозематозом, менее устойчивы к варроатозу и гнильцовым заболеваниям по сравнению с другими породами (Драчев, 1991).

Таким образом, для каждой из вышеописанных пород пчел характерны не только определенные морфологические (экстерьерные) признаки особей, но и биологические особенности пчелиных семей, такие как плодовитость, темп развития, отношение к определенным видам медоносных растений, медо- и воскопродуктивность, зимостойкость, и др. Кроме того, каждая порода пчел отличается высокой продуктивностью только при наличии оптимальных для нее климатических условий и определенного типа медосбора. Так, обладая исключительной зимостойкостью, пчелы среднерусской породы приспосабливаются к жизненным условиям в холодных районах (до 60 с.ш.), где не могут обитать пчелы других пород (Шемякин и др., 1987). В результате эволюции, протекавшей в довольно суровых климатических условиях, у среднерусских пчел выработались определенные приспособления к неблагоприятной погоде. Например, их ректальные железы выделяют в 2,5 раза больше каталазы (фермент, расщепляющий перекись водорода – источник молекулярного кислорода в тканях пчелы), чем у серых горных кавказских пчел. Кроме того, матки после окончания взятка быстро прекращают откладку яиц, что позволяет пчелиным семьям подготовиться к зимовке (Жеребкин, 1979; Кашковский, 1987). В связи с этими особенностями среднерусская пчела *A. m. mellifera* является незаменимой для центральных и северных районов европейской части России, Урала и Сибири (Гранкин, 1997).

1.2. Методы исследования медоносной пчелы

Морфометрический анализ является классическим методом различения внутривидовых таксонов медоносной пчелы (Губин, 1972; Еськов, 1990). Основы метода морфометрии были заложены Г. А. Кожевниковым (1900, 1906), который предложил методику измерения хитиновых частей медоносных пчел. В дальнейшем морфометрический метод был усовершенствован, и количество изучаемых признаков значительно увеличилось (Алпатов, 1948; Alpatov, 1929; Goetze, 1940; Ruttner et al., 1978).

Основными морфометрическими показателями медоносной пчелы являются длина хоботка, некоторые параметры переднего крыла, расстояние между выступами третьего тергита брюшка, длина и ширина воскового зеркала, тарзальный индекс, но информативность данных экстерьерных признаков различна. Так, наиболее информативными морфологическими признаками являются ширина и длина переднего крыла и характер его жилкования: кубитальный и гантельный индексы, дискоидальное смещение (Губин, 1970; Шарипов, 2008; Авдеев и др., 2009); наименее информативными – длина и ширина третьего тергита и стернита брюшка, длина хоботка, тарзальный индекс (Гранкин, 2008; Юмагузин, 2016). Одним из контрастных породоопределяющих признаков является кубитальный индекс, который вместе с дискоидальным смещением позволяет сделать вывод о породной принадлежности изучаемых пчел. Оценочную шкалу идентификации пчел по дискоидальному смещению в жилковании крыла разработал в 1964 году G. Goetze (Кривцов, 2003). Каждая порода медоносной пчелы характеризуется специфическими экстерьерными признаками (таблица 3).

Морфометрический анализ является важным инструментом при классификации пчел, однако, некоторые экстерьерные признаки значительно подвержены влиянию условий среды обитания и естественного отбора (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002; Franck et al., 2000a). Кроме того, в условиях гибридизации пчел морфометрический метод оказывается

малоинформативным: характерно значительное увеличение размаха вариаций морфометрических признаков, в результате чего их значения не соответствуют стандартам пород, разводимых в России (Игошин, 2014).

Таблица 3 – Экстерьерные показатели рабочих пчел среднерусской, карпатской и серой горной кавказской пород (по Коптеву, 1973; Николаенко, 2005; Кодесь, Поповой, 2008; Авдееву и др., 2009)

Признак		Породы пчел		
		среднерусская	карпатская	серая горная кавказская
Длина хоботка, мм		6,0–6,4	6,3–6,7	6,7–7,2
Длина крыла, мм		9,1–9,6	9,3–9,6	9,1–9,5
Ширина крыла, мм		2,92–3,31	3,25±0,09	3,02–3,41
Длина 3-го тергита, мм		2,35±0,01	2,34±0,01	2,26±0,004
Ширина 3-го тергита, мм		4,8–5,2	4,4–5,1	4,4–5,0
Число зацепок, шт		20,7	21,6	20,6
Кубитальный индекс, %		60–65	33–43	50–55
Гантельный индекс, отн. ед.		0,700–0,925	не менее 0,920	–
Дискоидальное смещение, %	положительное	0	100	3
	нейтральное	6	0	26
	отрицательное	94	0	71
Окраска тергитов брюшка	серая	100	0	100
	серая с желтизной	0	100	0
Примечание. Экстерьерные данные пчел представлены либо в виде среднего, либо интервального значений.				

В связи с этим, наряду с морфометрическим методом, особенно при комплексном исследовании пчел, широко используются другие подходы, включающие анализ **этологических, физиологических, цитологических, биохимических и генетических особенностей**. У разных пород пчел изучаются **поведенческие признаки**, такие как злобивость, ройливость, гигиенические особенности поведения, мобилизационная активность на источники медосбора, флоромиграция и флороспециализация, поведение на соте при осмотре гнезда, прополисование гнезда, печатка меда и т. д. (Кривцов, 2003). Данные этологические критерии в большинстве случаев используют для хозяйственной оценки пчелиных семей с целью выявления взаимосвязей и корреляций с продуктивностью, а также при изучении уровня физического развития и качества особей (Юмагужин, 2016). Особое значение для качественной характеристики пчел

имеет анализ адаптационных особенностей к условиям среды, например, характеристики развития и реакции пчел на неблагоприятные внешние воздействия (Кривцов, 2003). Однако большинство этологических признаков являются качественными, методики их анализа несовершенны, а результаты исследований противоречивы и слабо сопоставимы (Талипов и др., 2007).

Среди биохимических и цитологических маркеров (проводится исследование активности некоторых ферментов, белковых спектров гемолимфы и др.) активно используется метод спектрофотометрического определения активности каталазы ректальных желез медоносных пчел (Кривцов, 2003; Юмагужин, 2016). Показано, что активность этого фермента сильно зависит от сезона года и неодинакова у различных групп пчел.

Секвенирование генома *A. mellifera* в 2006 году (Honey Bee Genome Sequencing Consortium, 2006) значительно расширило возможности исследований медоносной пчелы, включающих как теоретически значимые проблемы, эволюционные вопросы, так и некоторые прикладные задачи. Молекулярно-генетические маркеры используются для описания генетической структуры различных популяций медоносной пчелы, характеристики внутри- и межпородного генетического разнообразия и гибридизации различных пород, выявления эволюционных взаимоотношений и адаптационного потенциала пчел разного происхождения (эволюционных линий А, М, С и О) (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков., 2002; Колбина и др., 2011; Брандорф и др., 2012; Форнара и др., 2015; Ильясов, 2016; Garnery et al., 1992; Frank et al., 2000a; Whitfield et al., 2006; Bodur et al., 2007; Dall'olio et al., 2007; Miguel et al., 2007; Soland-Reckeweg et al., 2009; Muñoz et al., 2009, 2015, 2017; Canovas et al., 2011; Nikolova et al., 2011; Oleksa et al., 2011; Meixner et al., 2013, 2014a, 2015; Wallberg et al., 2014). В настоящее время метод ДНК-маркирования является перспективным и в селекционной работе для генетической паспортизации видов сельскохозяйственных животных, в том числе медоносной пчелы (Чудинов и др., 2008).

Молекулярно-генетические методы. Впервые молекулярно-генетический подход, а именно анализ полиморфизма аллозимных локусов, был использован для идентификации подвидов медоносной пчелы во второй половине XX века (Richardson et al., 1986; Behura, 2006). Несмотря на недостаточную информативность данного подхода из-за низкого уровня полиморфизма привлекавшихся к исследованию аллозимов у перепончатокрылых насекомых (Badino et al., 1988; Sheppard, Berlocher, 1984; Sheppard, 1988), применение данного метода позволило изучить изменчивость некоторых ферментов у отдельных подвидов и популяций медоносной пчелы, в частности у медоносных пчел среднерусской породы башкирской популяции (Косарев и др., 1999, 2000; Юмагужин, 2016).

Анализ полиморфизма митохондриальной ДНК оказался достаточно информативным подходом для идентификации подвидов медоносной пчелы, несмотря на материнский характер наследования мтДНК, и наряду с морфометрическим методом наиболее часто используется в популяционно-генетических исследованиях медоносных пчел (Cornuet et al., 1991b; Hall et al., 1991; Franck et al., 2000a). Например, межгенный локус COI–COII мтДНК, также, как и фрагмент гена второй субъединицы NADH-дегидрогеназы (ND2), широко применяется для дифференциации подвидов медоносной пчелы разных эволюционных линий, в том числе для идентификации темной лесной пчелы *A. m. mellifera* (Монахова и др., 2009; Ильясов и др., 2015б; Cornuet, Garnery, 1991a; Garnery et al., 1992; Franck et al., 2000b; Sheppard, Smith, 2000).

Первоначально для исследования вариабельности мтДНК использовался метод ПДРФ (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов, RFLP), а также секвенирование нуклеотидной последовательности мтДНК (Hall, Smith, 1991; Garnery et al., 1992, 1993, 1995; De la Rúa et al., 1998, 2000, 2001a, b; Franck et al., 1998, 2000b, 2001; Palmer et al., 2000; Clarke et al., 2001; Jensen et al., 2005). Например, с использованием метода ПДРФ были изучены особенности мтДНК разных подвидов медоносной пчелы, включая *A. m. mellifera*, на территории Франции, Италии, Норвегии, Швеции, Дании, Шотландии, Англии, Ирландии

(Franck et al., 1998, 2000b; Jensen et al., 2005). Затем исследования медоносных пчел стали проводиться с использованием методов, основанных на полимеразной цепной реакции (ПЦР, PCR), а именно методом RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA, амплификация ДНК со случайно выбранными праймерами) и локус-специфичной ПЦР (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002; Crozier et al., 1991; Hall, Smith, 1991; Garnery et al., 1998a; Nielsen et al., 2000; De la Rúa et al., 2002a, 2006; Pinto et al., 2003). Так, метод RAPD с использованием праймеров OPA-01 и OPA-04 был применён для идентификации подвидов *A. m. mellifera* и *A. m. caucasica* (Ильясов и др., 2008a). С помощью метода ПЦР исследована вариабельность локуса COI–COII и фрагмента гена ND2 мтДНК у медоносных пчел разных подвидов, обитающих на территории Европы и России (Ильясов и др., 2008b; Кривцов и др., 2010б; Островерхова и др., 2015a; Форнара и др., 2015; Быкова и др., 2016; Ильясов, 2016; Cornuet et al., 1991a; Arias, Sheppard, 1996).

Подвиды медоносной пчелы различаются по структуре локуса COI–COII мтДНК. Межгенный локус COI–COII мтДНК – это АТ–богатый район, который включает концевые участки генов цитохромоксидазы I и II, ген тРНК и повторяющиеся элементы Р и Q. Элемент Р имеет длину 54 пн и полностью состоит из нуклеотидов А и Т; размер элемента Q – 196 пн (рисунок 6) (Cornuet et al., 1991a; Garnery, 1993).

У пчел среднерусской породы эта область образована 3'-концом гена цитохромоксидазы I – геном тРНК Leu – элементом Р – двумя элементами Q – 5'-концом гена цитохромоксидазы II (Никоноров и др., 1998). У среднерусской пчелы описаны также более редкие варианты локуса COI–COII, включающие три и более Q-элементов (вариант PQQQ, PQQQQ, PQQQQQ и др.) (Саттаров, 2009). У «южных» пород пчел (кавказской, карпатской и др.) выявлен вариант Q локуса COI–COII, который имеет следующую последовательность: 3'-конец гена цитохромоксидазы I – ген тРНК – Q-элемент – 5'-конец гена цитохромоксидазы II (рисунок 6) (Кривцов и др., 2010б).

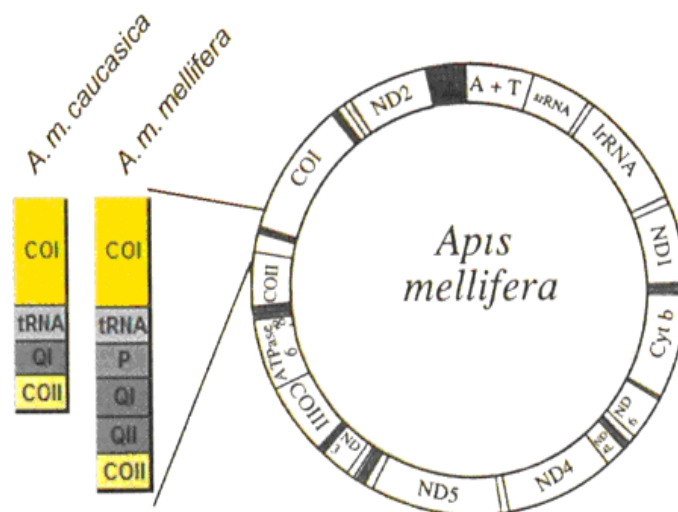


Рисунок 6 – Схема структуры межгенного локуса COI–COII митохондриальной ДНК медоносной пчелы (из Ильясов и др., 2008a)

Таким образом, различия в структуре локуса COI–COII мтДНК у разных подвидов медоносной пчелы (прежде всего, темной лесной пчелы и подвидов южного происхождения) позволяют установить происхождение пчелы по материнской линии. Показано, что медоносные пчелы большинства популяций Урала и Поволжья имеют происхождение по материнской линии от темной лесной пчелы *A. m. mellifera* (Ильясов и др., 2015a).

Генетические исследования в основном подтверждают морфологическую классификацию пород медоносной пчелы (Garner et al., 1993, 1995; Whitfield et al., 2006; Han et al., 2012), однако в некоторых случаях результаты анализа полиморфизма мтДНК и данные морфометрического исследования не согласуются (Garner et al., 1992; Frank et al., 2000a; Meixner et al., 2013).

Серьезным ограничением ДНК–маркеров митохондриального генома является их характер наследования по материнской линии. В связи с этим, использование маркеров ядерного генома является более информативным, так как позволяет получить информацию о происхождении пчелиной семьи и по линии матки, и по линии трутней. Среди маркеров ядерного генома в настоящее время для изучения генетических особенностей пород и популяций медоносной пчелы наиболее активно используются микросателлитные локусы (у медоносной пчелы описано более 2000 микросателлитных локусов) и однонуклеотидные

полиморфизмы (SNP) (Solignac et al., 2003; Meixner et al., 2013). У *A. mellifera* выявлено 8,3 млн SNPs на основе данных 140 секвенированных геномов девяти подвидов, обитающих в Европе, Африке и Америке и относящихся к разным эволюционным линиям (А, М, С и О) (Whitfield et al., 2006; Zayed, Whitfield, 2008; Pinto et al., 2014). Вместе с тем, в настоящее время для идентификации подвидов медоносной пчелы разработано только два набора, основанных на анализе SNP (Spötter et al., 2012; Muñoz et al., 2015). Кроме того, высокая стоимость и сложность анализа SNPs, ограничивает массовое использование наборов (Pinto et al., 2014).

Анализ изменчивости микросателлитных локусов. Микросателлитные локусы, или SSR (Simple Sequence Repeats), STR (Short Tandem Repeats) – это фрагменты ДНК с большим количеством tandemно повторяющихся идентичных «мотивов» или «повторов», представляющих собой короткие последовательности из нескольких (от одной до шести) пар нуклеотидов, например, CACACACACA (Животовский, 1980; Tautz, 1990). Микросателлитные локусы могут состоять из однотипных последовательностей ($N_1N_2...N_n$), либо включать несколько мотивов последовательностей, например, $(CA)_n(GT)_n$. Составные микросателлитные локусы могут содержать между повторами вставочные последовательности, так называемые «спейсеры», например, $(GA)_n(N)_n(CT)_n$. В зависимости от количества повторяющихся нуклеотидов выделяют локусы с моно-, ди-, три-, тетра-, пента- и гексануклеотидными последовательностями.

Микросателлитные локусы имеют ряд преимуществ перед другими маркирующими системами: они множественны, высокополиморфны, широко распространены по всем хромосомам, легко выявляются и идентифицируются (Solignac et al., 2003). Высокая скорость мутирования и большой процент гетерозиготности микросателлитных локусов определяют широкое применение данных маркеров в изучении родства, генеалогии, внутривидовой вариабельности и гибридизации, динамики популяции, картировании генов количественных признаков (Quantitative trait loci, QTL) и филогеографии (Moritz, Gardner, 1988). Наконец, микросателлитные локусы используются для оценки генетической дифференциации в тех случаях, когда не обнаруживается различий по аллозимным

маркерам, например, у организмов с низкой изменчивостью ферментных локусов среди близкородственных популяций или экологических групп одного вида, а также для определения происхождения интродуцированных популяций и принадлежности отдельных особей к конкретной популяции (Алтухов, Салменкова, 2002).

Медоносная пчела является одним из первых видов общественных насекомых (наряду со шмелями), для которой разработан анализ микросателлитных локусов (Estoup et al., 1993). Данные маркеры широко используются в популяционно-генетических исследованиях медоносной пчелы для характеристики генетической структуры популяций и степени инбредности, оценки генетических расстояний между семействами, линиями, породами пчел, в филогенетических исследованиях, при генотипировании пород и подвидов пчел. Также анализ полиморфизма микросателлитных локусов применим для изучения внутри- и межпородного генетического разнообразия, для оценки генетического смешивания пород, выявления вариантов ассоциаций с хозяйственно-значимыми признаками и заболеваемостью пчел (Удина и др., 2010; Зиновьева и др., 2011a, б; 2013; Кривцов и др., 2011; Форнара, 2012; Ильясов и др., 2017; Estoup et al., 1993, 1995; Garnery et al., 1998b; Franck et al., 1998; Bodur et al., 2007; Soland-Reckeweg et al., 2009; Munoz et al., 2009, 2015, 2017; Canovas et al., 2011; Ilyasov et al., 2011; Nikolova, 2011; Oleksa et al., 2011; Bourgeois et al., 2017; Meixner et al., 2013, 2014a, 2015). Так, в соответствии с Федеральным законом о племенном животноводстве и с заключением Комиссии по биологии пчелы и Конгресса «Аrimondia» (2009 г.) применение анализа микросателлитов рекомендовано при определении породной принадлежности пчел дополнительно к морфометрическому методу анализа (Калашников, 2013). Особый интерес исследователей к микросателлитам как высоко информативным и перспективным ДНК-маркерам связан, прежде всего, с необходимостью решения ряда проблем в пчеловодстве.

1.3. Современное состояние популяций *Apis mellifera* в Европе и России

В настоящее время в популяциях медоносной пчелы во всем мире происходят негативные процессы, прежде всего массовая гибель пчелиных семей (снижается уровень адаптированности семей к негативным факторам окружающей среды, таким как паразиты и патогены, пестициды и различные абиотические стрессогенные факторы и т. д.) и межпородная гибридизация пчел, которая является результатом научно необоснованного и бесконтрольного завоза и воспроизведения семей различных пород медоносной пчелы. По мнению многих исследователей это может привести к катастрофическим последствиям, вплоть до исчезновения пчеловодства в ближайшее время (Кривцов, 2008, 2011a; Пономарёв, 2008; Салтыкова и др., 2011; Лебедев и др., 2014, 2015; Саттаров и др., 2014; Pritchard, 2006, 2008; vanEngelsdorp et al., 2009, 2017; Neumann, Carreck, 2010; Williams et al., 2010; Dietemann et al., 2013; Lee et al., 2015a, b; Meixner et al., 2015; Chauzat et al., 2016).

В результате массовой гибридизации пчел, с одной стороны, наблюдается снижение иммунитета пчелиных семей, а, следовательно, и меньшая устойчивость пчел к неблагоприятным факторам окружающей среды, что может приводить к гибели пчел, т. е. процессы бессистемной гибридизации пчел могут быть взаимосвязаны с коллапсом пчелиных семей (Brodschneider et al., 2010; Chauzat et al., 2010; Hedtke et al., 2011; vanEngelsdorp et al., 2012, 2017; Tsuruda et al., 2012; Dietemann et al., 2013; Holloway et al., 2013; Harpur et al., 2017). С другой стороны, массовая гибридизация пчел приводит к потере чистопородности пчел и исчезновению уникальных генофондов аборигенных подвидов медоносной пчелы, приспособленных к местным природно-климатическим условиям обитания (Кривцов, 2008; Саттаров, 2011; Ильясов, 2016), что и наблюдается на территории Европы, где один из уникальных подвидов медоносной пчелы – темная лесная пчела *A. m. mellifera* – в настоящее время признан исчезающим (Jensen, Pedersen, 2005; Muñoz et al., 2015).

Массовая гибридизация пчел и ее последствия. В настоящее время межпородная гибридизация пчел приобрела огромные масштабы, в том числе и в России, отразившись на отрасли пчеловодства во всем мире (Кривцов, 2008; Кичигин, 2009; Кривцов и др., 2011; Genersch, 2010; De la Rúa et al., 2013; Bourgeois et al., 2015a; Harpur et al., 2017). Широкое распространение гибридных форм пчел существенно снизило уровень адаптированности популяций к окружающей среде и как следствие привело к снижению всех хозяйственно-значимых показателей пчелиных семей: яйценоскости маток, зимостойкости, резистентности к патогенам и паразитам, продуктивности (Удалов, 2010). Особенно сильно пострадала от бесконтрольной гибридизации темная лесная пчела *A. m. mellifera* (среднерусская порода), которая практически исчезла в некоторых местах ее традиционного разведения (Черевко, 2005). Потеря уникального генофонда темной лесной пчелы происходит в результате массовой интрогрессии чужеродных генов пчел других подвидов, прежде всего, относящихся к эволюционной линии С. В настоящее время по всему ареалу темной лесной пчелы преобладают гибриды разных поколений с балканской крайнкой, итальянской, карпатской и серой горной кавказской пчелами (Ильясов и др., 2015a; Ильясов, 2016; Николенко и др., 2017; Jensen et al., 2005; Muñoz et al., 2009; Soland-Reckeweg et al., 2009; Oleksa et al., 2011; Pinto et al., 2014; Nedić et al., 2014; Uzunov et al., 2014).

Таким образом, сокращение ареала аборигенных подвидов медоносной пчелы происходит за счет преднамеренной интродукции чужеродных подвидов, обладающих рядом высоких биологических и хозяйственных показателей. Так, на **территорию Европы** (западная и северная регионы) и Великобритании, где традиционно культивировалась темная лесная пчела *A. m. mellifera*, осуществлен активный завоз пчел подвидов южного происхождения (*A. m. carnica*; *A. m. ligustica*; *A. m. cecropia*, эволюционная линия С), характеризующихся миролюбием, хорошей медовой продуктивностью и быстрым ростом семьи в весенний период. **На территории Великобритании** в результате скрещивания темной лесной пчелы (*A. m. mellifera*) с итальянской пчелой (*A. m. ligustica*), а также другими подвидами (*A. m. anatoliaca*, *A. m. cecropia*, *A. m. sahariensis* и

A. m. monticola) была выведена искусственная порода «Бэкфест», получившая в последующем широкое распространение. На территории северо-западной Европы в настоящее время господствующими породами являются краинская и итальянская (Jensen et al., 2005). Известна преднамеренная полная замена аборигенной темной лесной пчелы (*A. m. mellifera*) краинской пчелой *A. m. carnica* в Германии (Kauhausen-Keller, Keller, 1994; Maul, Hähnle, 1994; Jensen, Pedersen, 2005). Пчеловоды скандинавских стран и Британских островов отдают предпочтение пчелам пород *A. m. ligustica*, *A. m. cecropia* и *A. m. carnica*, что привело к сокращению ареала аборигенного для данных территорий подвида *A. m. mellifera* (Dews, Milner, 1991; Jensen, Pedersen, 2005).

Самое широкое распространение по всему миру получила итальянская порода медоносной пчелы *A. m. ligustica*, благодаря преимущественному спросу у пчеловодов, вызванному широким и коммерчески выгодным предложением на поставку маток и семей данной породы. Так, **на территории Южной Европы** завоз итальянской пчелы активно осуществлен на остров Сардиния, вытесняя аборигенный подвид *A. m. mellifera*, а также на остров Сицилия, сокращая ареал подвидов *A. m. intermissa* и *A. m. siciliana* (Franck et al., 2000b; Munoz et al., 2014b).

Для стран восточной Европы процесс гибридизации осуществляется внутри линии С: между подвидами *A. m. carnica*, *A. m. macedonica* и *A. m. cecropia* (Ivanova et al., 2007; Munoz et al., 2009; Nedić et al., 2014).

На территории России проблема гибридизации пчел также является особо острой. Среднерусская пчела является самой распространенной породой в России (районирована в 52 регионах страны) и представляет собой важную основу для пчеловодства (Кривцов, 2011б). Особую ценность эта порода представляет для Северной части страны и особенно Сибири, как наиболее приспособленная к суровым природно-климатическим условиям (Бородачев, Савушкина, 2015). Однако во многих регионах произошла бесплановая метизация (гибридизация) среднерусских пчел пчелами других пород, в основном *A. m. caucasica* и *A. m. carpatica* (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002; Бородачев, Савушкина, 2007; Ильясов и др., 2007а; Конусова и др., 2009; Ильясов и др., 2015а;

Ильясов, 2016). На территорию средней полосы России, где аборигенным подвидом является среднерусская порода (*A. m. mellifera*), для восстановления пчеловодческой отрасли в послевоенное время (50–е гг. XX века) были завезены пчелиные семьи из южных регионов страны: пчелы желтой горной кавказской породы (*A. m. remipes*) и кубанские пчелы (Кривцов, 2003). Для повышения эффективности опыления лугового клевера (*Trifolium pratense* L.) в северные и центральные районы России были интродуцированы серые горные кавказские пчелы (*A. m. caucasica*) (Алпатов, 1948; Брагазин, 2013). В последующем осуществлялся активный завоз (который продолжается и в настоящее время) пчел карпатской породы (*A. m. carpatica*) во все регионы страны, в том числе Урала и Сибири (Николенко, Поскряков, 2002; Кривцов и др., 2008; Колбина, Непейвода, 2009; Островерхова и др., 2012, 2014). Так, на основании анализа морфологических признаков на территории Приенисейской Сибири отмечено формирование двух отличающихся друг от друга локальных популяций *A. mellifera* – северной и южной. В северной популяции медоносных пчел зарегистрированы признаки среднерусской, желтой кавказской и итальянской пород, в южной популяции – признаки среднерусской, серой горной кавказской, желтой кавказской, итальянской и украинской пород медоносной пчелы (Брагазин, 2014).

Для европейской части и юга страны особое значение имеют карпатская и серая горная кавказская породы медоносной пчелы. Однако эти породы пчел также подвержены значительной метизации (гибридизации). Так, например, в Ставропольском крае разводят в основном карпатскую породу пчел, которая во многих местах существенно метизирована серой горной кавказской и кубанской пчелами. В Краснодарском крае, где разводят в основном серую горную кавказскую породу, распространены гибриды между серыми горными кавказскими и карпатскими пчелами (Черевко, 2005).

Таким образом, интенсивная гибридизация пчел является одной из основных причин потери разнообразия популяций *A. mellifera* и сокращения ареала уникальных подвидов медоносной пчелы (Плахова, 2003, 2005). В результате интродукции подвидов южного происхождения (линия С) и отсутствия буферных

зон для содержания разных пород происходит бесконтрольный обмен генами между *A. m. mellifera* и интродуцированными пчелами, что способствует широкому распространению гибридов и сокращению ареала обитания среднерусской пчелы (Кривцов, 2003; Черевко, 2005). В связи с этим, актуальным и необходимым является сохранение популяций аборигенных пчел, прежде всего, темной лесной пчелы *A. m. mellifera*, создание контролируемых территорий и осуществление программ (региональных, национальных, международных), направленных на изучение, сохранение и восстановление популяций и генофондов уникальных подвидов медоносной пчелы.

Темная лесная пчела *A. m. mellifera*: поиск и сохранение популяций. В настоящее время популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* обнаружены на территории некоторых европейских стран, а именно в регионе между Испанией и Норвегией, в Швейцарии, в Дании на острове Лэсё (Læsø) и материковой части, во Франции в Гаскони (рисунок 7) (Ильясов и др., 2015; Jensen et al., 2005; Soland–Reckeweg et al., 2009; Strange et al., 2008; Rortais et al., 2011; Hassett et al., 2018). В России генофондом темной лесной пчелы обладают популяции *A. m. mellifera*, выявленные на территории Южного и Среднего Урала, Пермского края, Республики Башкортостан, Республики Татарстан и Поволжья (Кривцов, Гранкин, 2004). Есть сведения о сохранении массивов темной лесной пчелы в Республике Удмуртия, Кировской области и Алтайском крае (Ильясов и др., 2007а, б; Кривцов, 2011; Брандорф и др., 2012). Наибольшую известность имеют такие локальные популяции среднерусских пчел, как бурзянская бортевая пчела (заповедник «Шульган-Таш»), татарская (Сабинский и Мамадышский районы), пермская, вологодская, орловская (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002; Гранкин и др., 2004; Колбина и др., 2011; Ильясов, 2016). В Сибирском регионе (Красноярский край) также выявлена локальная (енисейская) популяция, пчелы которой соответствуют стандартам, принятым для среднерусской породы (Ostroverkhova et al., 2017).

Сохранившиеся локальные популяции *A. m. mellifera* представляют собой уникальный материал для восстановления генофонда темной лесной пчелы, для

чего необходимо создание контролируемых территорий (заповедных зон и др.) и организация и проведение программ по защите выявленных популяций пчел.



Рисунок 7 – Карта локализации популяций *A. m. mellifera* на территории Европы и России (из Hassett et al., 2018)

В европейских странах для сохранения и восстановления аборигенного подвида *A. m. mellifera* создаются и действуют организации, общества пчеловодов, деятельность которых осуществляется при поддержке правительства, международных ассоциаций с использованием в некоторых случаях законодательного регулирования. Правительственная поддержка по сохранению и восстановлению аборигенной популяции *A. m. mellifera* осуществляется в таких странах, как Дания и Шотландия (Jensen, Pedersen, 2005). В Европейских странах значительная поддержка пчеловодства осуществляется такими международными организациями, как Международная ассоциация исследователей пчел (IBRA, The International Bee Research Association), организованная в 1949 году, Международная ассоциация по сохранению темной лесной пчелы (SICAMM, Societas Internationalis pro Conservatione *A. m. mellifera*), созданная в 1995 году, Европейская ассоциация профессиональных пчеловодов (EPBA, The European

Professional Beekeepers Association), созданная в 1997 году, и др. (Ильясов и др., 2016а, 2017).

На территории России действуют созданные на региональном уровне общества пчеловодов, предпринимаются широкомасштабные мероприятия по сохранению и репродукции среднерусских пчел, создаются научно-исследовательские центры по пчеловодству, племенные заводы этой породы. Примером могут служить Башкирский заповедник по сохранению аборигенных бортовых пчёл – Шульган-Таш (создан в 1958 году), региональный природный заказник «Алтын Солок» (учрежден в 1997 году) и национальный парк «Башкирия» (образован в 1986 году) (Косарев, 2008). В Башкирии также действует научно-исследовательский центр по пчеловодству и апитерапии, главной задачей которого является сохранение и расширение башкирской популяции бортовых пчел. В 2011 году в результате селекционно-племенной работы пчелы этой популяции выделены в отдельный породный тип «Бурзянская бортовая пчела» (Ишемгулов, 2008; Косарев и др., 2011). Для сохранения генетического разнообразия пчел среднерусской породы, обогащения их генофонда в Пермской области создается заказник «Малиновый хутор». В племенных хозяйствах ведется производство пакетов пчел и репродукция пчелиных маток (Шураков и др., 1999). На территории Татарской республики (Сабинский, Мамадышский и Балтасинский районы) организован государственный заказник по охране и воспроизводству местных среднерусских пчел, и создан породный тип «Татарский», признанный после апробации селекционным достижением (Кривцов, 2011).

На территории Сибири племенных хозяйств по разведению среднерусских пчел нет. Предпринимаются попытки создания контролируемых территорий, где обитает среднерусская пчела, селекционно-племенных центров с целью восстановления популяций *A. m. mellifera* и сохранения ее генофонда. Так, на Алтае в 2017 году создан пчелорепродуктор по культивированию среднерусской породы медоносной пчелы. Но для эффективной работы таких племенных хозяйств необходима разработка научных основ селекционно-племенной работы (изучение современного состояния структуры генофонда популяций медоносной пчелы в

разных регионах России, в том числе среднерусской пчелы разной географической локализации; четкая идентификация породной принадлежности исследуемых пчел; поиск диагностических морфометрических и молекулярно-генетических породоспецифичных маркеров; информативных адаптивно-значимых ДНК-маркеров, а также ДНК-маркеров, ассоциированных с биологическими и хозяйственно-значимыми признаками; проведение генетической паспортизации пчел и др.).

Первым этапом таких исследований является изучение популяционно-генетической структуры медоносной пчелы (Плахова, 2003, 2005; Бородачев, Савушкина, 2007; 2012; Салтыкова и др., 2007, 2011; Кривцов, 2008, 2011а; Монахова и др., 2009; Гранкин, 2004, 2016; Ильясов, 2016; Cornuet, Garnery, 1991а; Daly, 1991; Daly et al., 1995; Clarke et al., 2001; De la Rua et al., 2002а, 2009; Jensen et al., 2005; Soland-Reckeweg et al., 2009; vanEngelsdorp et al., 2009, 2012, 2017; Genersch et al., 2010; Meixner et al., 2010, 2013). Такие исследования проводятся в Европе и России, причем с использованием как классического морфометрического метода, так и молекулярно-генетических маркеров митохондриального и ядерного геномов. Среди ДНК-маркеров ядерного генома наиболее часто для проведения популяционно-генетических исследований применяются микросателлитные локусы, позволяющие описать текущее состояние и структуру популяций, генетическое разнообразие медоносных пчел, установить уровень гибридизации пчел и др. (Зиновьева и др., 2011а, 2013; Кривцов и др., 2011; Николенко и др., 2013; Ильясов и др., 2015; Ильясов, 2016; Estoup et al., 1995; Franck et al., 1998, 2000а, б, 2001; De La Rua et al., 2002b, 2003; Solignac et al., 2003; Bodur et al., 2007; Soland-Reckeweg et al., 2009; Canovas et al., 2011; Nikolova, 2011; Oleksa et al., 2011; Meixner et al., 2013).

1.4. Генетическое разнообразие медоносных пчел, обитающих на территории Европы и России

Популяционно-генетические исследования медоносной пчелы в Европе.

Первые исследования генетического разнообразия медоносных пчел на основании анализа вариабельности микросателлитных локусов были проведены на территории Европы (таблица 4). Целью этих исследований была дифференциация подвидов медоносной пчелы и определение зон гибридизации между ними, а также разработка методической базы по проведению молекулярно-генетического анализа с использованием микросателлитных локусов (Estoup et al., 1993, 1995; Franck et al., 1998; Garnery et al., 1998b; Cornuet et al., 1999). Так, на основе анализа микросателлитных локусов была установлена зона гибридизации между подвидами *A. m. mellifera* и *A. m. ligustica* на территории франко-итальянских Альп и предложен метод дифференциации популяций пчел (Estoup et al., 1993). Проведен анализ полиморфизма 7 микросателлитных локусов у медоносных пчел 9 европейских (изучены подвиды *A. m. mellifera*, *A. m. ligustica*, *A. m. carnica* и *A. m. cecropia*) и африканских (исследованы подвиды *A. m. intermissa*, *A. m. scutellata* и *A. m. capensis*) популяций, и описано от 7 до 30 аллелей для каждого из изученных локусов (Estoup et al., 1995). Результаты, полученные на основании полиморфизма микросателлитных локусов и филогенетического анализа, подтвердили данные морфометрического исследования и анализа полиморфизма мтДНК о существовании трех эволюционных линий, соответствующих географическому происхождению подвидов *A. mellifera* (Estoup et al., 1995). Кроме того, выявлены отличительные особенности медоносных пчел, обитающих на территории Ближнего Востока, и выделена четвертая эволюционная линия О на основе анализа полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов (Franck et al., 2000a).

Таблица 4 – Спектр исследованных микросателлитных локусов и география локализации популяций медоносной пчелы, изученных в отношении изменчивости микросателлитных локусов на территории Европы

Страна, где проводилось исследование	Количество изученных популяций	Исследованные микросателлитные локусы	Авторы публикации
1	2	3	4
Франция, Бельгия, Испания, Греция, Португалия, Пиренейский п-остров, Марокко	15	A43, B124, A88, A113, A28, A24, A007, A008, Ap33, Ap36, Ap43	Garnery et al., 1998
Франция, Испания, Португалия, Марокко	11	A43, B124, A88, A113, A28, A24, A7, A008	Franck et al., 1998, 2000(b), 2001
Испания, Канарские острова	4	B124, A113, A7, A35, A24, A28, A88, A008	De La Rua et al., 2001(a), 2002(a, b), 2003
Франция, Швеция, Италия, Германия, Греция	9	A7, A28, A113, B124, A43, A24, A88	Estoup et al., 1993, 1995
Франция, Италия, Марокко	28	552*	Solignac et al., 2003, 2004, 2007
Словения	10	Ap53, A7, A24, A88, A43, A8	Sušnik et al., 2004
Кипр	12	A7, A8, A28, A88, A113, B124, A43, Ap33, Ap36, Ap43, Ap55, Ap66, Ap81, B24	Kandemir et al., 2006
Турция	12	A24, A113, A7, A43, A28, Ap226, Ap43, Ap68, Ac306	Bodur et al., 2007
Италия, остров Сардиния	4	A113, A7, A88, A(B)24, A107, Ap43, A28, A14	Dall'Olio et al., 2007
Швейцария	<i>A. m. mellifera</i> <i>A. m. carnica</i>	A007, A28, A43, AC306, B24, Ap33, Ap273, Ap226, Ap289	Soland-Reckeweg et al., 2009
Испания	9	A007, A024, A028, A088, Ap043, Ap055, Ap066, Ap081, A107, A113	Canovas et al., 2011
Болгария	21	AC011, A024, A043, A088, Ap226, Ap238, Ap243, Ap249, Ap256	Nikolova et al., 2011, 2012
Польша	3	A7, A24, A28, A88, A113, Ap43, Ap55, Ap66, Ap81	Oleksa et al., 2011
Кипр	6	A7, A8, A28, A88, A113, B124, A43, Ap33, Ap36, Ap43, Ap55, Ap66, Ap81, B24	Papachristoforou et al., 2013
Германия, Австрия, Хорватия, Франция, Италия, Польша, Финляндия, Дания, Болгария, Греция, Македония и др.	21	A008, A079, A088, AC011, AC088, AP224, AP249, AP274, A113, A024, AC306, AP090, AP223, AP226, Ap288, A014, AC087, AP085, AP273, AT005, AT163, AT188, A043, AC139, AP015, AP068, AP238	Francis et al., 2014a

Окончание таблицы 4

1	2	3	4
Польша	<i>A. m. carnica</i> <i>A. m. caucasi</i> <i>ca</i>	AC011, A024, A043, A088, Ap226, Ap238, Ap243, Ap249, Ap256	Nikolova et al., 2015
Ирландия	24	A007, A28, A29, A43, A76, A273, AC306, Ap1, Ap33, Ap226, Ap289, B24	Hassetta et al., 2018
Примечание: *Список 552 микросателлитных локусов представлен в базе данных MolecularEcologyNotes (Solignac et.al, 2003)			

С использованием микросателлитных локусов проведены исследования генетической структуры популяций медоносной пчелы на территории Греции, Словении и Хорватии, Испании, Италии (континентальная часть и острова Сицилии и Сардинии), Швейцарии, Болгарии, Польши, Канарских и Балеарских островов и др. (таблица 4) (Garnery et al., 1998; De La Rua et al., 2001–2003; Franck et al., 2000b, 2001; Susnik et al., 2004; Dall'Olio et al., 2007; Soland-Reckeweg et al., 2009; Nikolova et al., 2011, 2012; Oleksa et al., 2011).

Одно из масштабных исследований посвящено анализу полиморфизма 552 микросателлитных локусов у четырех видов медоносной пчелы *Apis mellifera*, *A. cerana*, *A. dorsata* и *A. florea* и подвидов *A. mellifera*, относящихся к трем митохондриальным линиям А, М и С (Solignac et al., 2003). Показано, что медоносные пчелы африканской линии (ветвь О) имеют более высокую степень генетической изменчивости по сравнению с медоносными пчелами, принадлежащими к линиям М и С. Около 30% описанных локусов являются высоко информативными и могут быть успешно использованы для исследования четырех видов медоносной пчелы (Bodur et al., 2007). Так, микросателлитные локусы были использованы для дифференциации подвидов *A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, *A. m. macedonica*, *A. m. mellifera* и *A. m. siciliana* (Francis et al., 2014a). Кроме того, по сравнению с другими ДНК-маркерами микросателлитные локусы имеют преимущество при изучении гибридных форм в популяциях пчел (Clarke et al., 2001). Установлено, что для описания генетической структуры популяций медоносной пчелы достаточно исследовать по одной особи от 40 семей по 10 микросателлитным локусам (Cornuet et al., 1999).

Таким образом, с использованием молекулярных маркеров (микросателлитных локусов и мтДНК маркеров) были выявлены «чистые» популяции и определен уровень гибридизации разных подвидов медоносной пчелы. Во-первых, выявлены 8 локальных популяций *A. m. mellifera* на Британских островах и в Скандинавии, но отмечено некоторое генетическое «загрязнение» медоносных пчел как результат гибридизации с пчелами подвида *A. m. ligustica* (Jensen et al., 2005). На территории Ирландии выявлена уникальная популяция *A. m. mellifera*, в которой 97,8% исследованных пчел отнесены к темной европейской пчеле (Hasset et al., 2018). Во-вторых, что среди западноевропейских популяций медоносных пчел наиболее изолированными являются популяции иберийских пчел (Franck et al., 1998). В-третьих, установлен высокий уровень интрогрессии генов линии С в М-линию у медоносных пчел в популяциях на территории большинства стран Европы (Garner et al., 1998). Наконец, описано генетическое разнообразие разных подвидов медоносной пчелы. Так, установлено, что подвид *A. m. cypria* (остров Кипр) отличается от других подвидов медоносной пчелы «двойным паттерном»: происхождение от линии С показано в результате анализа мтДНК, принадлежность к линии О – на основании анализа микросателлитных локусов (Papachristoforou et al., 2013). Вместе с тем, медоносные пчелы 12 популяций северной части Кипра отнесены к эволюционной линии О по данным другого исследования вариабельности микросателлитных локусов (Kandemir et al., 2006). Полученные противоречивые результаты свидетельствуют, с одной стороны, об актуальности широкомасштабных популяционно-генетических исследований медоносной пчелы, обитающей в различных природно-климатических условиях, а с другой – о необходимости разработки справочных материалов (стандартов пород) по вариабельности микросателлитных локусов у подвидов медоносной пчелы разного происхождения и различной географической локализации (например, стандартная аллельная лестница и др.).

Исследование генетического разнообразия подвидов медоносной пчелы, обитающей на территории России. Популяционно-генетические исследования медоносной пчелы с использованием ядерных маркеров, в частности микросателлитных локусов, на территории России немногочисленны (таблица 5). В основном, изучаются популяции медоносной пчелы европейской части России и Урала: Башкортостан, Удмуртия, Пермский и Краснодарский края, Рязанская и Кировская области. Известен ряд работ по изучению популяций пчел на территории Закарпатья, Республик Татарстан, Адыгея и Удмуртия, Кавказа и Дальнего Востока (Ильясов, 2006; Ильясов и др., 2007–2008, 2016; Колбина и др., 2009; Зиновьева и др., 2011, 2013; Кривцов и др., 2011; Брандорф и др., 2012; Николенко и др., 2013; 2017; Форнара и др., 2012, 2015, 2016; Ильясов, 2016).

Первые исследования были посвящены изучению полиморфизма микросателлитных локусов у медоносной пчелы *Apis mellifera* в популяциях Республики Башкортостан и Западного Предуралья (Ильясов, 2006; Ильясов и др., 2007–2008, 2016; Колбина и др., 2009). Сотрудниками лаборатории биохимии адаптивности насекомых Института биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН проводятся генетические исследования генофонда популяций башкирской пчелы и бурзянской бортовой темной лесной пчелы (Республика Башкортостан) на основе полиморфизма локуса COI-COII мтДНК (а также локуса ND2) и 9 микросателлитных локусов (Ильясов, 2016). Была установлена принадлежность бурзянской бортовой темной лесной пчелы к подвиду *A. m. mellifera* и показана «чистота» ее генофонда (Николенко, Поскряков, 2002; Ильясов и др., 2007б). Также были выявлены популяции *A. m. mellifera* в других районах на территории Урала при исследовании около 550 пчелиных семей трех районов Республики Башкортостан и 7 районов Пермского края с использованием микросателлитных локусов Ar243 и 4a110 (Ильясов, 2006; Ильясов и др., 2008–2011, 2015б; Николенко и др., 2013, 2017). Кроме того, на основании анализа микросателлитных локусов Ar243, 4a110, A008, A043, A113 и A024 изучены генетические особенности медоносной пчелы *A. m. mellifera* Южно-Уральской горно-лесной популяции (Ильясов и др., 2009; 2010а, б). Общим для этих работ

было использование точечного метода отбора проб, анализ популяции по молекулярно-генетическим характеристикам 40–60 пчелиных семей (Ильясов, 2016а).

Таблица 5 – Спектр исследованных микросателлитных локусов и география локализации популяций медоносной пчелы, изученных в отношении изменчивости микросателлитных локусов на территории Европы

Район исследования	Исследованные микросателлитные локусы	Авторы публикации
Пермский край	Ar243, 4a110	Ильясов, 2006 Ильясов и др., 2007(а, б), 2015б
Республика Башкортостан: Северная и центральная часть Средний и Южный Урал Западное Предуралье	Ar243, 4a110, A008, A043, A113, A024, Ar49, A088, A028	Ильясов и др., 2006, 2008б– 2011; 2015 Колбина и др., 2009 Николенко и др., 2013; 2017 Каскинова и др., 2015, 2016
Республика Удмуртия	Ar243, 4a110	Колбина и др., 2011 Непейвода и др., 2011
Кировская область	Ar243, 4a110,	Брандорф и др., 2012 Ильясов и др., 2012
Рязанская область (г. Рыбное)	A024, A088, A113, Ar043, A014, A028, Arx01, HB- C16-05, HB-HE-03, HB- C16-01	Удина и др., 2010 Зиновьева и др., 2011б, в Калашников и др., 2013
Краснодарский край, Республика Татарстан, Республика Адыгея	A024, A88, A113, Ar043, Arx01, HB-C16-05, HB- THE-03, HB- C16-01	Кривцов и др., 2011 Форнара и др., 2015
Республика Татарстан, Украина, Закарпатье, Красноярский край, Новосибирская область, Архангельская область	A024, A88, A113, Ar043, Arx01, HB-C16-05, HB- THE-03, HB- C16-01	Форнара и др., 2012
Дальний Восток	A024, A88, A113, Ar043, Arx01, HB-C16-05, HB- THE-03, HB- C16-01	Форнара и др., 2016
Кавказ, Карпаты, Поволжье, Урал	Ar243, 4a110, A24, A8, A43, A113, A88, Ar049, A28	Ильясов и др., 2016а

Показано, что на территории Республики Башкортостан популяции северной части ареала башкирской пчелы полиморфны по микросателлитным локусам Ar243, 4a110 и A008, что характеризует их значительную генетическую гетерогенность и высокий уровень биоразнообразия. Для популяций центральной

части Республики Башкортостан характерен низкий уровень генетической подразделенности, избыток гетерозиготности и аутбридинг (Ильясов и др., 2009–2011). На основании анализа полиморфизма микросателлитных локусов Ar243, 4A110, A24, Ar049 и локуса COI-COII мтДНК показана генетическая дифференциация бурзянской популяции от большинства популяций Урала и Поволжья (Николенко и др., 2017). При исследовании 6 популяций медоносной пчелы Западного Предуралья и Республики Башкортостан с использованием микросателлитного локуса 4a110 показано, что на территории Западного Предуралья распространена генетически подразделенная популяция пчел среднерусской породы, частично гибридизованная подвидами из южных регионов страны (Колбина и др., 2009). С целью поиска сохранившихся резерватов аборигенной темной лесной пчелы был проведен анализ состояния генофонда современной популяции *A. m. mellifera* Урала и Поволжья на основании полиморфизма 9 микросателлитных локусов Ar243, 4a110, A24, A8, A43, A113, A88, Ar049 и A28 ядерной ДНК и локуса COI–COII мтДНК. Проведено исследование локальных популяций темной лесной пчелы *A. m. mellifera* (линия М) 49 районов Урала и Поволжья в сравнении с локальными популяциями пчел южных подвидов *A. m. caucasica* и *A. m. carpatica* (эволюционная ветвь С) трех районов Северного Кавказа и Восточных Карпат (Ильясов и др., 2016a).

Изучение структуры локальных популяций медоносной пчелы с помощью микросателлитных локусов проведено также и в других регионах России. С использованием локусов Ar243 и 4a110 исследованы генетические особенности и дифференциация популяций *A. mellifera* в Удмуртии (Непейвода и др., 2011) и Кировской области (Ильясов и др., 2012). Показана неоднородность происхождения исследованных популяций на территории Кировской области, так как были выявлены популяции среднерусской породы и гибридные формы.

Проведенные исследования генетических особенностей уральских и башкирских популяций пчел с использованием как мтДНК-анализа, так и микросателлитных локусов позволили разработать и внедрить систему диагностики породности медоносной пчелы (Николенко и др., 2013). Так,

проведена оценка породности 90 пчелиных семей племенной пасеки Республики Башкортостан с целью молекулярно-генетической сертификации и отбора высококачественных маток и пчелиных семей среднерусской породы. В основу диагностики положен анализ генетической структуры популяций с использованием соответствующих матриц, основанных на исследовании полиморфизма микросателлитных локусов Ar243, 4a110, A008, A043, A113, A024, Ar49, A088 и A028 (Николенко и др., 2013).

Впервые с использованием микросателлитных локусов A24, A28, A88 и A14 проведено генотипирование пород пчел отечественной селекции, полученных с племенных пасек: 1) выборка пчел карпатской породы из Федерального государственного унитарного предприятия племенного хозяйства «Майкопское» Республики Адыгея; 2) выборки пчел среднерусской породы (Владимирская область и Научно-производственного центра по селекции пчел «Татарский»); 3) выборка пчел Краснополянской опытной станции пчеловодства Краснодарского края (п. Красная Поляна); 4) выборка пчел гибридного породного типа «Приокский» (Рязанская область) (Удина и др., 2010; Калашников и др., 2013). Проведена дифференциация основных пород пчел и дана оценка динамики аллелофонда при создании приокского типа среднерусской породы медоносной пчелы *A. mellifera*. Было выявлено, что наиболее четко дифференцированы выборки карпатская и среднерусская, а гибридный породный тип «Приокский» ближе всего по генофонду к Краснополянскому и среднерусскому подвидам (Калашников и др., 2011). На основе полученных данных (анализ варибельности 7 микросателлитных локусов A024, A88, A113, AP043, HB-C16-05, HB-THE-03 и HB-C16-01) была разработана мультилокусная тест-система для характеристики аллелофонда в популяциях медоносной пчелы среднерусской, карпатской, серой горной кавказской пород и дальневосточных пчёл (Зиновьева и др., 2011б; Кривцов и др., 2011; Форнара и др., 2012, 2015).

Вместе с тем, генетическая паспортизации медоносных пчел пока остается нерешенным вопросом, а стандартные общедоступные тест-системы для идентификации пород пчел, в частности, темной лесной пчелы, в настоящее время

находятся на стадии разработки (Ильясов, 2016). Применение анализа полиморфизма мтДНК не исчерпывает всех возможностей получения информации для селекции пчел, поэтому необходима разработка диагностических ДНК-маркеров ядерного генома, в частности микросателлитных локусов (Удина и др., 2010). Применение микросателлитных локусов в качестве диагностических маркеров открывает большие возможности в исследовании пчел, в том числе и в установлении ассоциаций между хозяйственно-полезными признаками и определяющими их генетическими структурами, позволяет проводить селекционную работу с линиями, популяциями и породами пчел.

Исследование медоносной пчелы *A. mellifera* в Сибири. В Сибирь медоносная пчела была завезена более 200 лет назад в период модернизации этой отрасли в России (XVIII–XIX вв) (Тименский, 1988). В 1776–1777 гг. была организована доставка пчел из Башкирии в села Бобровское и Секисовское (окр. Усть-Каменогорска, Бийский округ Томской губернии, ныне регион Восточного Казахстана), которые, однако, погибли из-за недостатка кормов во время зимовки 1778–1779 гг. (Параева, 1970). Повторное «введение» пчел в Сибирь произошло в марте 1786 г., когда начальник Усть-Каменогорского военного гарнизона полковник Н. Ф. Аршеневский доставил из Киева в село Бобровку 12 ульев с медоносными пчелами. В результате интенсивного распространения роев от завезенных пчелиных семей к 1800 г. в окрестностях Усть-Каменогорска и на Алтае уже было организовано несколько пасек. Отсюда в 1801 г. пчелиные семьи были доставлены в район Тюмени, в 1800 и 1807 гг. – в Кузнецк. В 1800 г. томские мещане Василий Петров, Степан Дулетов, Дмитрий Ложников и Андрей Антипин получили пчел из окрестностей Усть-Каменогорска. Это послужило началом их разведения в Томском округе. Из Томской губернии в 1823 г. пчел завезли в Енисейскую губернию. В 20–30-х гг. пасеки возникли в Минусинском и Ачинском округах, в 40-х гг. – в Красноярском и в начале 60-х гг. – в Канском округе. К концу 1893 г. пчеловодство распространилось по всей территории Енисейской губернии. В 1859 г. появились сведения о пчелах в Забайкалье. В 1865 г. их впервые привезли в Приамурье. Таким образом, за короткий исторический период область

распространения медоносных пчел увеличилась в несколько раз (Коптев, 1973; Конусова и др., 2010а).

Местные пчелы Сибири – это обширная популяция, образовавшаяся в результате размножения пчел среднерусской породы. Среднерусские пчелы хорошо приспособились к условиям Сибири, а именно к длительной суровой зимовке и короткому активному летнему сезону. Согласно данным В. С. Коптева (1979), местные пчелы в Сибири имеют самый короткий хоботок (5,95–6,2 мм) и высокое значение кубитального индекса (58% и более), что соответствует экстерьерным показателям среднерусской пчелы. Сходство местных пчел с *A. m. mellifera* проявляется также в темно-серой окраске наружного покрова и характерной «сухой» печатке меда (Коптев, 1979).

Однако, начиная с конца 20 века осуществлялись неоднократные попытки завозов и содержания в Сибири пчел южного происхождения, таких как карпатская (*A. m. carpatica*), кавказская (*A. m. caucasica*) и итальянская (*A. m. ligustica*). Так, например, пчел серой горной кавказской породы неоднократно завозили, начиная с 1926 г., в Кемеровскую область, а с 1942 г. до начала 1980 г. и в Новосибирскую (Аветисян, 1970). В настоящее время на пасеки Урала, Сибири и Алтая особенно активно завозится карпатская порода пчел, как наиболее миролюбивая (Плахова, 2005; Кучер и др., 2016). Несмотря на некоторые преимущества этих пород пчел (миролюбие, низкая степень ройливости), было показано, что завозные породы пчел в природно-климатических условиях Сибири уступают среднерусским пчелам по ряду хозяйственно-полезных показателей. После затяжных холодов, которые в Сибири длятся до двух месяцев, семьи южных пород за это время часто теряют от половины до трех четвертей пчел, тогда как семьи среднерусских пчел не только не ослабевают, а, наоборот, усиливаются. Связано это с тем, что пчелы южного происхождения в холодную весну (когда температура варьирует от 0°C до +10°C) активны, вылетают из ульев и массами гибнут, а среднерусские пчелы не вылетают даже в солнечные дни. Весной среднерусские пчелы отличаются быстрым развитием семей, благодаря высокой яйценоскости маток. Высокая яйценоскость маток, крупный размер рабочих особей говорят о больших потенциальных

возможностях пчел среднерусской породы, что подтверждается их высокой медопродуктивностью (Кашковский, 1970).

Не исключено, что в ряде случаев продуктивность кавказских и итальянских пчел могла быть выше продуктивности местных пчел, если бы не существование в условиях длительного безлётного периода, продолжающегося в Западной Сибири от 5,5 до 7 месяцев. Как правило, зимовка пчел этих пород заканчивается сильным поносом и гибелью значительной части семей. По-видимому, одной из причин плохой зимовки пчел кавказской и итальянской пород на севере и в Сибири является их поздно заканчивающееся развитие осенью. Откладывание яиц матками кавказской и итальянской пород и воспитание расплода продолжается часто и в сентябре, нередко после последнего очистительного облета, тогда как в семьях местных пчел расплод отсутствует. В результате такого запаздывания в переходе от активного состояния к диапаузе пчелиные семьи «южных» пород идут в зиму с пчелами, не освободившись от кала (Аветисян и др., 1970).

С появлением в Сибири (Кемеровская область) завозных пчел с Кавказа были выявлены такие болезни, как американский и европейский гнильцы, мешотчатый расплод, браулез, акарапидоз. Кроме того, в условиях слабого и сильного медосбора серые горные кавказские пчелы и их помеси в Сибири менее продуктивны (Кашковский, 1970).

Близкой к местным среднерусским пчелам по результатам зимовки и медопродуктивности является карпатская порода. Однако, при затяжной холодной весне семьи карпатской породы теряют пчел из-за их активности в холодное время. При наступлении теплой погоды, среднерусские пчелы активно переходят к медосбору, а карпатские пчелы только начинают наращивать семьи. Отличительной особенностью карпатских пчел является их низкая степень ройливости, однако при акклиматизации этих пчел в Сибири они в первую очередь теряют этот важнейший из своих признаков (Кашковский, 1970).

С одной стороны, завоз пчел «южных» пород в новые для них природно-климатические и медосборные условия не всегда дает положительные результаты, часто наблюдается снижение хозяйственно-ценных показателей пчел. С другой

стороны, в результате гибридизации пчел в настоящее время для среднерусской породы, наиболее адаптированной к природно-климатическим условиям Сибири по сравнению с другими породами медоносной пчелы, наблюдается существенное сокращение ареала. Потеря уникального генофонда среднерусской пчелы происходит за счет интрогрессии генов «южных» пород, прежде всего, карпатской породы, что способствует широкому распространению гибридов на пасеках Сибири, включая Томскую область (Островерхова и др., 2012, 2015а, б).

Таким образом, история пчеловодства в Сибири достаточно хорошо изучена. Если почти в течение двух веков в Сибири культивировалась среднерусская порода, как наиболее приспособленная к природно-климатическим условиям Сибири, то в настоящее время наблюдается активный бесконтрольный завоз на пасеки региона пчел южного происхождения, что приводит к массовой межпородная гибридизация медоносных пчел. Характеристика процесса гибридизации и оценка ее последствий, а также определение путей решения проблемы – необходимое условие для успешного развития пчеловодства.

Однако в Сибири, включая Томскую область, исследования медоносной пчелы, немногочисленны, а имеющиеся данные фрагментарны и не дают целостного представления о породном составе, текущем состоянии популяций и их генофонда, степени гибридизации пчел и др. (Плахова, 2003, 2005; Кашковский, Плахова, 2005, 2010; Конусова и др., 2009, 2010б; Бородачев и др., 2013; Островерхова и др., 2012, 2013; Люто и др., 2015, 2016). Кроме того, молекулярно-генетические исследования медоносной пчелы в Томской области вообще не проводились. В связи с этим, актуальным представляется проведение исследований медоносной пчелы, обитающей на территории Томской области, а именно изучение распространения подвидов медоносной пчелы на пасеках области, оценка уровня гибридизации между среднерусской пчелой и породами южного происхождения, поиск и изучение популяций (пасек), где обитает среднерусская пчела *A. m. mellifera*, чему и посвящена настоящая работа.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика региона и материала исследования

Томская область является центром Сибири и расположена в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Площадь территории Томской области составляет 314,4 тыс. км². Рельеф области плоский, с сильной степенью заболоченности. Главной водной артерией области является р. Обь. Климат – умеренно континентальный с коротким и теплым летом, продолжительной и холодной зимой, поздними весенними и ранними осенними заморозками, равномерным увлажнением. Среднегодовая температура воздуха – отрицательная и изменяется от минус 0,6°С на юге до минус 3,5°С на северо-востоке области. Минимум температуры приходится на январь, максимум – на июль. Холодный период с температурами ниже 0°С длится в Томской области 180–200 дней, продолжительность периода с температурой выше 0°С составляет 165–185 дней. Длительность безморозного периода в западных и восточных заболоченных районах составляет 68–90 дней, в долине р. Оби – 113–125 дней. Годовое количество осадков по территории области изменяется в среднем от 400 до 570 мм. На территории Томской области выделяют две природные зоны – тайгу (подзоны средней и южной тайги) и лесостепь (Евсеева, 2001).

В связи с тем, что медоносная пчела представляет собой искусственные популяции, зимовку которых контролирует человек, в настоящем исследовании использован административно-территориальный принцип деления Томской области. Из 16 административных районов области исследовано 13 районов, где зарегистрированы пасеки.

Материалом для изучения разнообразия медоносных пчел *A. mellifera* послужили образцы рабочих особей, полученные с пасек Томской области за период 2010–2017 гг. Исследовано 6 южных (Асиновский, Зырянский, Кожевниковский, Первомайский, Томский, Шегарский) и 7 северных (Бакчарский, Колпашевский, Кривошеинский, Молчановский, Парабельский, Тегульдетский,

Чаинский) районов (Приложение А, таблица А.1). Изучены территории, характеризующиеся различными природно-климатическими условиями (расстояние по меридиану от южных до северных границ обитания изученных выборок пчел составляет около 600 км) и отличающиеся уровнем развития пчеловодства (южные районы характеризуются более развитым пчеловодством по сравнению с северными) (таблица 6).

Таблица 6 – Природно-климатические условия и уровень развития пчеловодства изученных районов Томской области (по Дюкареву и др., 1997)

Район		Кли- мат	Среднемесячная температура, С		Средне-го- довое кол-во осадков, mm	Природно- климати- ческая зона	Уровень развития пчеловод- ства
			июль	Январь			
Северная часть области	Парабельский	континентальный	+18,2	–20,4	495	подзоны средней и южной тайги	низкий
	Колпашевский		+17,9	–21,0	475		средний
	Чаинский		+18,4	–19,5	474		
	Молчановский		+18,1	–19,8	575	подзона южной тайги	выше среднего
	Кривошеинский		+17,9	–20,3	555		средний
	Бакчарский		+18,0	–20,5	550–600		низкий
	Тегульдетский		+18,1	–20,2	487		
Южная часть области	Первомайский	континентальный	+19,5	–19,5	470–485	подзона южной тайги	ниже среднего
	Асиновский		+19,2	–18,0	537		выше среднего
	Шегарский		+18,7	–19,7	500–550	зона подтайги	выше среднего
	Зырянский		+19,1	–17,9	482	подзона южной тайги и зона подтайги	высокий
	Томский		+18,7	–17,1	600–650	зона	
	Кожевниковкий		+18,0	–19,5	500–550	подтайги	средний

Исследование медоносных пчел проводили с использованием морфометрического и молекулярно-генетических методов (таблица 7). С использованием морфометрического метода всего изучен 1201 образец крыльев пчел, полученных от 65 семей с 32 пасек 29 населенных пунктов 10 районов

области, в том числе с 9 пасек 5 северных (Парабельского, Чаинского, Молчановского, Тегульдетского, Кривошеинского) и с 23 пасек 5 южных (Томского, Асиновского, Первомайского, Зырянского, Кожевниковского) (рисунок 8).

Таблица 7 – Численность изученных пчелосемей, особей и пасек Томской области

Количество исследованного материала	Методы исследования		
	морфометрический анализ*	молекулярно-генетические	
		анализ мтДНК*	микросателлитный анализ
пасек	32	65	31
пчелиных семей	65	331	95
пчел	1201	2097	851
Примечание. * – Результаты морфометрического и мтДНК анализа за период 2010–2013 гг. были получены из Банка данных кафедры зоологии беспозвоночных БИ ТГУ.			



Рисунок 8 – Карта локализации населенных пунктов/пасек, где проведен сбор проб медоносных пчел для морфометрического исследования: 1 – с. Парабель; 2 – с. Леботер; 3 – с. Подгорное; 4 – д. Стрельниково; 5 – с. Гореловка; 6 – с. Могочино, с. Волог; 7 – с. Кривошеино; 8 – д. Тихомировка; 9 – урочище Кужербак; 10 – д. Цветковка; 11 – д. Крутоложное; 12 – с. Дубровка; 13 – с. Зырянское; 14 – с. Семилужки, п. Заречный (Малиновское сельское поселение); 15 – д. Березкино, с. Рыбалово, д. Кудринский участок, д. Губино; 16 – п. Синий Утес, д. Магадаево, д. Просекино, с. Коларово, окр. г. Томска; 17 – с. Курлек; 18 – с. Яр; 19 – д. Еловка; 20 – с. Тегульдет. Здесь и на рисунках 9 и 10 – пасеки, расположенные на расстоянии менее 20 км друг от друга, отмечены одной точкой.

С использованием молекулярно-генетических методов (анализ изменчивости локуса COI–COII мтДНК) изучены медоносные пчелы с 65 пасек 13 районов Томской области, в том числе с 22 пасек 16 населенных пунктов 7 северных (Парабельского, Колпашевского, Чаинского, Молчановского, Кривошеинского, Бакчарского и Тегульдетского) и с 43 пасек 31 населенного пункта 6 южных (Первомайского, Асиновского, Шегарского, Зырянского, Томского, Кожевниковского) районов области (рисунок 9).; всего исследовано 331 пчелиная семья, 2097 особей.

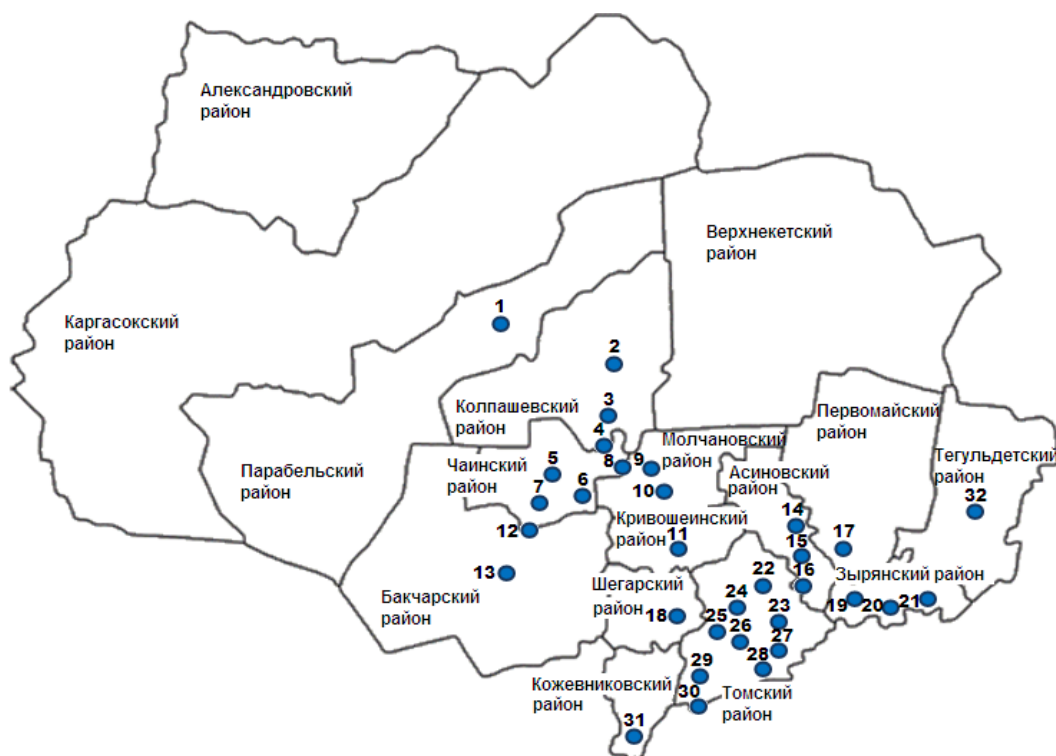


Рисунок 9 – Карта локализации населенных пунктов/пасек, где проведен сбор проб медоносных пчел для молекулярно-генетического исследования (анализ полиморфизма мтДНК)

1 – с. Парабель; 2 – окр. г. Колпашево; 3 – д. Новоабрамкино; 4 – с. Леботер; 5 – с. Подгорное; 6 – д. Стрельниково; 7 – с. Гореловка; 8 – д. Сарафановка; 9 – с. Могочино; 10 – с. Соколовка; 11 – с. Кривошеино; 12 – с. Высокий Яр, д. Крыловка; 13 – с. Бакчар, с. Парбиг; 14 – д. Тихомировка; 15 – урочище Кужербак; 16 – с. Новиковка, д. Цветковка; 17 – д. Крутоложное; 18 – с. Каргала; 19 – с. Дубровка; 20 – с. Зырянское; 21 – с. Окунеево; 22 – д. Кусково; 23 – п. Заречный (Межениновское сельское поселение); 24 – д. Бодажково, с. Семилужки, п. Заречный (Малиновское сельское поселение); 25 – д. Нижне-Сеченово; д. Березкино, с. Зоркальцево, с. Рыбалово, д. Кудринский участок, д. Губино; 26 – п. Синий Утес, д. Магадаево, д. Просекино, с. Коларово, окр. г. Томска; 27 – д. Большое Протопопово; 28 – с. Межениновка; 29 – д. Кандинка, с. Курлек; 30 – с. Яр; 31 – д. Еловка; 32 – с. Тегульдет

Для 851 особи пчел от 95 пчелиных семей проведен анализ ядерного генома – изучена изменчивость 10 микросателлитных локусов. Пчелиные семьи были получены с 31 пасеки 13 районов Томской области, в том числе с 12 пасек 12 населенных пунктов 7 северных (Парабельского, Колпашевского, Чаинского, Молчановского, Кривошеинского, Бакcharского и Тегульдетского) и 19 пасек 18 населенных пунктов 6 южных (Первомайского, Асиновского, Шегарского, Зырянского, Томского, Кожевниковского) районов (рисунок 10).

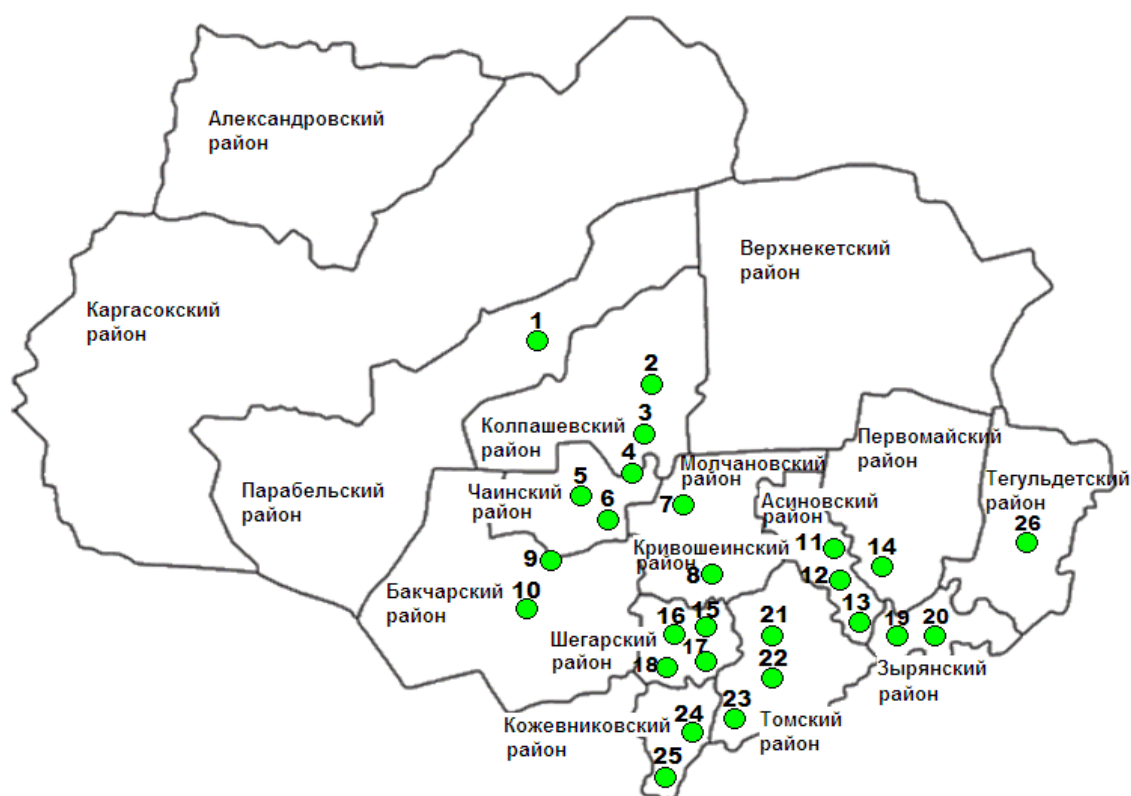


Рисунок 10– Карта локализации населенных пунктов/пасек, где проведен сбор проб медоносных пчел для молекулярно-генетического исследования (микросателлитный анализ)
 1 –с. Парабель; 2 – окр. г. Колпашево; 3 – д. Новоабрамкино; 4 – с. Леботер; 5 – с. Подгорное; 6 –д. Стрельниково; 7 – с. Могочино; 8 – с. Кривошеино; 9 – с. Высокий Яр, д. Крыловка; 10 – с. Бакchar; 11 – д. Тихомировка; 12 – урочище Кужербак; 13 – д. Цветковка; 14 – д. Крутоложное; 15 – с. Ильинка; 16 – с. Монастырка; 17 – д. Каргала; 18 – с. Баткат; 19 – с. Дубровка; 20 – с. Зырянское; 21 – с. Семилужки, п. Заречный (Малиновское сельское поселение); 22 – п. Синий Утес, с. Коларово, окр. г. Томска; 23 – с. Курлек; 24 – с. Кожевниково; 25 – д. Еловка; 26 – с. Тегульдет.

2.2. Алгоритм исследования

Исследование разнообразия медоносных пчел, обитающих на пасеках Томской области, проводилась в несколько этапов (рисунок 11).



Рисунок 11–Алгоритм исследования медоносной пчелы в Томской области

На **первом этапе исследования** был изучен породный состав медоносных пчел и определены подвиды, обитающие на пасеках Томской области. Первоначально для определения происхождения пчелиной семьи по материнской линии был проведен **анализ полиморфизма мтДНК** (изучена вариабельность локуса COI–COII).

С учетом особенностей организации пчелиных семей для изучения полиморфизма мтДНК рекомендовано исследовать одну рабочую пчелу (или трутня) от семьи (Evans et al., 2013). Сбор образцов (качество образца может служить личинка, особь при выходе из ячейки расплода или ульева пчела) должен проводиться тщательным образом, чтобы исключить возможный миграционный дрейф между семьями. Однако при формировании выборок не всегда удается добиться требуемой аккуратности, поэтому во избежание ошибок при определении происхождения пчелиной семьи рекомендуется анализировать большее число особей. Поэтому для более точной оценки генетического разнообразия в данном исследовании от каждой пчелосемьи отбирали минимум 3–5 особей.

В связи с тем, что мтДНК-анализ позволяет установить только материнскую составляющую в геноме медоносной пчелы, при определении породной принадлежности пчел использовали также метод **морфометрического анализа** для выявления особенностей как по линии матки, так и по линии трутней. Исследованы три показателя крыла (кубитальный и гантельный индексы, дискоидальное смещение). Объем выборки для морфометрического анализа составил от 10 до 30 пчел от каждой пчелосемьи.

На основании комплексного исследования, включающего анализ митохондриальной ДНК и данные морфометрического исследования, были выявлены пчелиные семьи среднерусской породы.

На **втором этапе исследования** изучено генетическое разнообразие медоносных пчел, обитающих в Томской области. От каждой пчелиной семьи изучено 5–10 особей. Кроме того, детально описаны генетические особенности пчелиных семей среднерусской породы с использованием микросателлитных локусов. Изучено 13 семей; 10–30 особей от каждой семьи.

На **третьем этапе исследования** проведена оценка особенностей процесса гибридизации пчел на территории Томской области. Первоначально изучено соответствие между вариантами локуса COI–COII мтДНК, специфичными для среднерусской породы, и двумя морфометрическими показателями (кубитальный и гантельный индексы) у медоносных пчел, обитающих на пасеках с однородным и смешанным породным составом. Затем проведена оценка интрогрессии генов у гибридов путем анализа представленности аллелей микросателлитных локусов, характерных для среднерусской и «южных» пород медоносной пчелы.

2.3. Методы исследования

Морфометрический метод. Изучена изменчивость трех показателей крыла (кубитального и гантельного индексов, дискоидального смещения) согласно принятым методикам (Конусова и др., 2010б). Измерения проводили с помощью бинокулярного микроскопа (МБС) и окуляр-микрометра, представляющего собой окуляр, в который вложена стеклянная пластинка с нанесенной на ней шкалой в 100 делений (Островерхова и др., 2005).

Кубитальный индекс определяется отношением длины отрезка DE к длине отрезка CD третьей кубитальной ячейки крыла (рисунок 12, I).

Гантельный индекс определяется отношением длины отрезка SE к длине отрезка AB кубитальной ячейки (рисунок 12, I).

Дискоидальное смещение является качественным признаком и характеризует взаимное расположение трех ячеек: радиальной, третьей кубитальной, дискоидальной. Для показателя «дискоидальное смещение» в выборках пчел устанавливали процентное соотношение особей с различными вариантами его проявления (отрицательное, положительное, нейтральное) (Конусова и др., 2016).

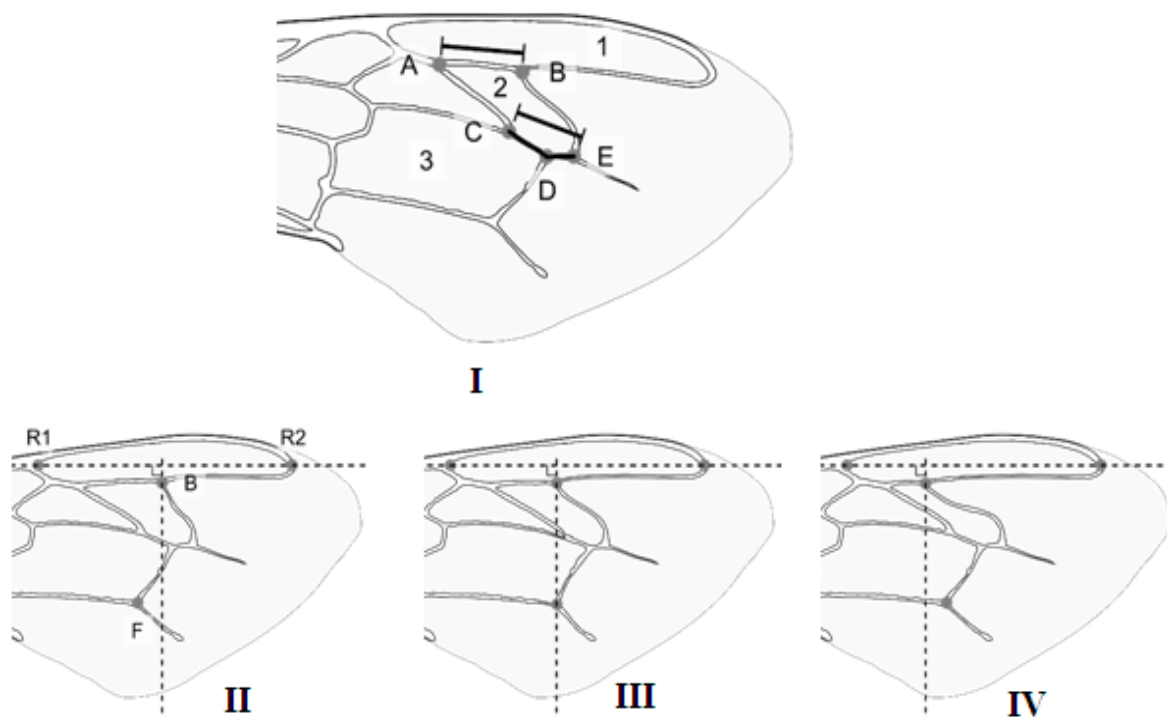


Рисунок 12 – Схема жилкования переднего крыла медоносной пчелы (I) и варианты дискоидального смещения (II, III, IV), с указанием положения горизонтальной и вертикальной линий окуляр–микрометра (пунктирные линии). A, B, C, D, E – ключевые точки и отрезки, использующиеся при определении индексов крыла; ячейки обозначены: 1 – радиальная; 2 – третья кубитальная; 3 – дискоидальная. Варианты дискоидального смещения: II – отрицательное (точка F располагается слева от перпендикулярной линии); III – нулевое (точка F располагается на перпендикулярной линии); IV – положительное (точка F располагается справа от перпендикулярной линии).

Для определения дискоидального смещения, шкала с делениями окуляр–микрометра совмещается с осевой линией радиальной ячейки. Перпендикулярная счетной шкале линия должна проходить через пересечение самой длинной жилки кубитальной ячейки с нижней жилкой радиальной ячейки. Если перпендикуляр проходит через точку F, это свидетельствует о нейтральном (нулевом) дискоидальном смещении; если он окажется «внутри» дискоидальной ячейки (слева от точки F) – дискоидальное смещение отрицательное; «за пределами» ячейки (справа от точки F) – положительное (рисунок 12, II–IV) (Алпатов, 1948; Конусова и др., 2016).

Полученные результаты морфометрического исследования сравнивали со стандартами значений, принятых для рабочих особей разных пород пчел

(Полищук, Пилипенко, 1990; Кривцов и др., 2012; Cauiá et al., 2008). Так, кубитальный индекс рассматривается одним из наиболее информативных показателей при определении породной принадлежности пчел, практически не подвержен сезонным изменениям и слабо коррелирует с остальными экстерьерными признаками (Шарипов, 2008; Юмагужин, 2016). Средние значения кубитального индекса для «южных» пород находятся в пределах 45,3–53,6%. Вместе с тем, отмечено уменьшение среднего значения кубитального индекса (43–33%) для карпатской породы согласно новому уточненному стандарту, предложенному В. А. Гайдаром (2004) (Кадора, 2012). Для среднерусской породы значение кубитального индекса составляет 58–60%, причем согласно стандарту породы, принятому в России, минимальное значение кубитального индекса равно 60%, тогда как по Европейской системе идентификации подвидов медоносной пчелы нижней границей кубитального индекса, характерной для темной лесной пчелы, считается 58% (Авдеев и др., 2009).

Верхнее значение гантельного индекса для среднерусской породы равно 0,923 отн. ед. (Авдеев и др., 2009).

Дискоидальное смещение у среднерусских рабочих пчел – отрицательное (допускается присутствие 5% особей в пчелиной семье с «нулевым» значением). Наоборот, для пчел карпатской породы наблюдается «положительное» дискоидальное смещение (Губин, 1970). У рабочих пчел серой кавказской породы направленность дискоидального смещения неустойчива и колеблется между нейтральным и слабым отрицательным смещением в одних случаях или приближается к устойчиво отрицательному – в других пчелиных семьях (Николаенко, 2005).

Молекулярно-генетические методы. Для молекулярно-генетического анализа были использованы образцы ДНК, выделенные из внутренних органов рабочих особей пчел. Выделение ДНК проводили с использованием гуанидинизотиоцианата и фенол-хлороформной экстракции (Никоноров и др., 1998). Для этого у пчелы выделяли грудные мышцы, которые лизировали в охлажденном буфере, содержащем 4 М гуанидинтиоцианат, 25 мМ цитрат натрия,

100 мМ 2-меркаптоэтанол и 0,5 % саркозил. Затем к лизату последовательно добавляли 0,1 объема 1 М трис-HCl буфера (pH 8,0), равный объем водонасыщенного фенола (pH 8,0) и 0,2 объема смеси хлороформ – изоамиловый спирт (24:1) и энергично встряхивали в течение 15 мин. Смесь центрифугировали в течение 15 мин при 10 000 g, отбирали водно-солевую фазу и осаждали ДНК добавлением двух объемов 96% спирта. Осадок, содержащий ДНК, промывали 70%-м этанолом, высушивали и растворяли в 100 мкл TE-буфера.

Анализ вариабельности локуса COI-COII митохондриальной ДНК.

Изучена вариабельность межгенного локуса цитохромоксидаза I – цитохромоксидаза II (COI–COII) мтДНК. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили согласно описанной методике (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002). Условия ПЦР включали первичную денатурацию (95°C), затем следовали 35 циклов, состоящих из денатурации (95°C – 1 мин), отжига праймеров (57°C – 2 мин), элонгации цепи (72°C – 2 мин); реакцию завершала финальная элонгация (72°C – 7 мин). Праймеры, маркирующие межгенный локус COI–COII мтДНК, имели последовательности:

F-5'– CACATTTAGAAATTCCATTA;

R-5'– АТАААТАТАААТСАТGTGGA.

Продукты амплификации фракционировали в 1,5% агарозном геле, окрашивали в бромистом этидии, визуализировали в ультрафиолетовом свете и документировали с использованием системы гель-документирования Gel-DocXR+ (Bio-Rad) и специальной программы ImageLab 2.0 для визуализации гель-электрофореза.

Анализ вариабельности микросателлитных локусов. Генетическое разнообразие медоносных пчел изучено по комплексу микросателлитных локусов; всего 10 локусов. ПЦР проводили согласно описанной методике (Solignac et al., 2003). Использовали коммерческие праймеры, меченные флуоресцентной меткой HEX, FAM или JOE (таблица 8).

Таблица 8 – Характеристика микросателлитных локусов, последовательность праймеров и условия амплификации

Локус	Хромо- сома	Размер, пн	Мотив	Температура отжига (°C)	Концентра- ция MgCl ₂ , mM	Последовательность праймеров: прямой (F) и обратный (R) (5'→3')
A008 (rs267233127)	2	160	(GA) ₁₅ ...(GCTCG) ₅	55	1,2	F: CGCGAAGGTAAGGTAAATGGAAC R: GGC GGTTAAAGTTCTGG
Ap049 (rs267233076)	1	142	(AGG) ₇	58	1,2	F: CCAATAGCGGCGAGTGTG R: GGGCTTCGTACGTCCACC
AC117 (rs267233481)	12	181	(TTTC) ₅	50	1,5	F: CGGTTCATCTTCCCTTTATTTC R: CCACGGGATTATTATCGTTTATC
A113 (rs267233291)	6	220	(TC) ₅ TT(TC) ₈ TT(T C) ₅	60	1,0	F: CTCGAATCGTGGCGTCC R: CCTGTATTTTGCAACCTCGC
Ap243 (rs267233098)	1	260	(TCC) ₉	50	1,5	F: AATGTCCGCGAGCATCTG R: TGTTTACGAGAATTCGACGGG
A024 (rs267234016)	7	100	(CT) ₁₁	55	1,2	F: CACAAGTTCCAACAATGC R: CACATTGAGGATGAGCG
A043 (rs267233033)	1	140	(CT) ₁₂	55	1,5	F: CACCGAAACAAGATGCAAG R: CCGCTCATTAAGATATCCG
H110 (rs267233914)	5	160	(ATCC) ₄ (ATCT) ₂	56	1,5	F: CGCTCGCGGTGGATTTTCAATTT R: GGCAAAAGTGGCGGAGAAAGA
SV185 (rs267233900)	5	272	(AAC) ₁₂	55	1,5	F: AGCTCACGCAGCACATGC R: GACGTTGTTTCCATCACCCTC
AC216 (rs267233422)	10	95	(ACGC) ₆	50	1,5	F: TGTCGCCTCCATTCCG R: GGTTTAGAATTCGACTCCGT

Условия ПЦР включали первичную денатурацию (94°C) в течение 3 минут, затем следовали 30 циклов, включающих денатурацию (94°C – 30 сек), отжиг праймеров с оптимальной для выбранного микросателлитного локуса температурой (30 сек), элонгацию цепи (72°C – 30 сек); реакцию завершала финальная элонгация (72°C – 10 мин).

Генотипирование выполняли на базе Центра коллективного пользования «Медицинская геномика» НИИ медицинской генетики ТНИМЦ РАН (г. Томск) на генетическом анализаторе ABI Prism 3730 с применением стандартов длины молекул ДНК GeneScan500-ROX в условиях, рекомендуемых производителем. Анализ размера фрагментов осуществляли с помощью программного обеспечения Gene Mapper Software

2.4. Статистическая обработка результатов

Для анализа соответствия изменчивости пороодно-определяющих морфометрических показателей (кубитальный и гантельный индексы, дискоидальное смещение) и вариантов локуса мтДНК у медоносных пчел в условиях массовой гибридизации использовали ряд подходов. С помощью критерия Колмогорова–Смирнова проводилась проверка на нормальность распределения значений кубитального и гантельного индексов. В результате проверки отклонений от нормального распределения не зарегистрировано. Для расчета средних значений признака, ошибки, коэффициента вариации (Cv) и размаха изменчивости (σ) использовали программу Excel. Для вычисления статистически значимых отличий по средним значениям (*t*-критерий) и дисперсии (*F*-критерий) количественных признаков между разными выборками использовали приложение Stat Soft STATISTICA 8.0 for Windows.

Для статистической обработки результатов популяционно-генетических исследований использовали традиционные подходы (Животовский, 1980; Sokal, Rholf, 1980). Проведен анализ частот аллелей микросателлитных локусов, также проведена оценка генетической подразделенности выборок пчел. С

использованием показателей наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности осуществлена оценка аллельного разнообразия в исследуемых популяциях пчел (Животовский, 1980). Оценку статистически значимых различий между наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью проводили с использованием t -критерия Стьюдента.

Для определения уровня генетической гетерогенности выборок пчел, полученных из разных районов и населенных пунктов Томской области был использован метод главных компонент (Principal Component Analysis – PCA).

На основе полученных данных анализа полиморфизма микросателлитных локусов проведена оценка уровня интрогрессии «южных» генов эволюционной линии С (*A. m. carpatica*, *A. m. carnica*) в ядерном геноме медоносных пчел среднерусской породы (эволюционная линия М) и гибридов, обитающих на пасеках Томской области. Данная оценка осуществлена с использованием программы STRUCTURE 2.3.4 на основе байесовского анализа (Bayesian analysis) с применением метода кластеризации Монте-Карло с цепями Маркова (Monte Carlo Markov Chain) (MCMC) при заданном числе кластеров $K=2$ с использованием модели смешивания (Admixture model) и повторности MCMC (iteration) 5000 (Pritchard et al., 2000).

В статистическом анализе полученных результатов использовали программы POPULATIONS 1.2.28, STRUCTURE 2.3.4, STATISTICA 8.0, MICROSOFT EXCEL 2010.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ПОРОДНОГО СОСТАВА МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

С целью изучения разнообразия медоносной пчелы *A. mellifera* и определения подвидов, обитающих на пасеках Томской области, образцы пчел были исследованы с использованием морфометрического (анализ изменчивости трех показателей крыла) и молекулярно-генетического (анализ вариабельности локуса COI–COII мтДНК) методов (Островерхова, Киреева и др., 2015; Конусова, Киреева и др., 2016).

3.1. Разнообразие медоносных пчел по локусу COI–COII мтДНК

Генетическое разнообразие локуса COI–COII мтДНК. У медоносных пчел, обитающих на территории Томской области, было зарегистрировано три варианта локуса COI–COII мтДНК (рисунок 13). Варианты PQQ и PQQQ характерны для среднерусской породы *A. m. mellifera*, тогда как вариант Q – специфичен для пород южного происхождения.

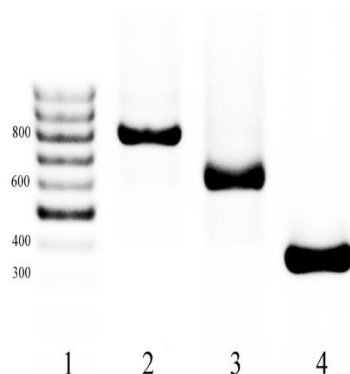
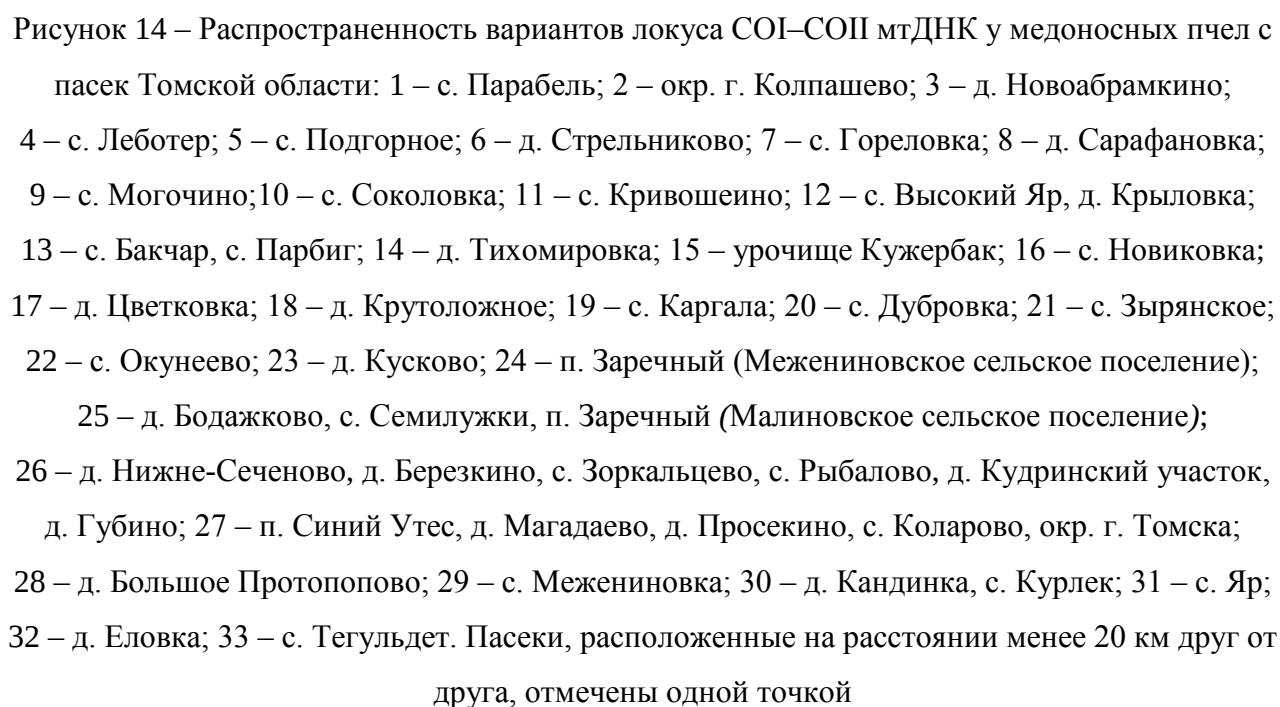


Рисунок 13 – Результаты электрофоретического разделения продуктов ПЦР со специфическими праймерами для выявления полиморфизма локуса COI–COII мтДНК медоносной пчелы. Дорожки: 1 – ДНК-маркер, 100 пн; 2 и 3 – образцы ДНК среднерусской породы, варианты PQQQ и PQQ (800 пн и 600 пн, соответственно); 4 – образец ДНК породы южного происхождения, вариант Q (размер фрагмента 350 пн)

В целом, из исследованной 331 пчелиной семьи 66,2% семей имели происхождение от среднерусской породы по материнской линии, 27,8% – от пород



Для пчелиных семей (идентифицировано 219 семей), имеющих происхождение от среднерусской породы, характерна генетическая гетерогенность по локусу COI–COII: в 84,9% семей регистрировался вариант RQQ, у 10,8% – вариант RQQQ, а у 4,3% семей были выявлены особи или с аллелем RQQ, или с аллелем RQQQ (от общего числа семей среднерусской породы).

Среди пчелиных семей смешанного породного состава (выявлено 20 семей) наиболее часто регистрировались семьи с вариантами RQQ и Q (85,2% семей от общего числа смешанных семей), реже – с вариантами RQQQ и Q (11,1%), а в одной семье (3,7%) в с. Курлек Томского района были выявлены пчелы со всеми зарегистрированными вариантами локуса COI–COII – RQQ, RQQQ и Q (Приложение А, таблица А.2; рисунок 14).

Следует отметить, что представленность разных вариантов мтДНК в смешанных пчелиных семьях оказалась неодинаковой. В 80% смешанных семей у пчел преобладал один из вариантов данного локуса, тогда как в равном соотношении разные варианты локуса COI–COII мтДНК были зарегистрированы у пчел только в 20% семей. Данное явление, возможно, связано с особенностями работы на пасеке, например, смешанные по составу пород семьи образуются при объединении двух семей разного происхождения с целью их усиления. В случаях же, когда происходит «миграционный» обмен между семьями, например, вследствие блуждания и «впрашивания» рабочих пчел, в семьях регистрируется выраженная диспропорция по представленности разных вариантов мтДНК.

Генетическая гетерогенность пасек Томской области. При рассмотрении распределения вариантов мтДНК на уровне пасек, было показано, что доля однородных по локусу COI–COII пасек области составила 64%. Среди этих пасек, однородных по локусу COI–COII, 28% – представлены пчёлами, имеющими вариант RQQ, 28% – с пчелами, у которых выявлен вариант Q, и 8% пасек – с пчелами, имеющими вариант RQQQ.

В 36% случаев на пасеках регистрировались два или три варианта локуса COI–COII мтДНК. Среди пасек со смешанным породным составом 26% пасек представлено пчелами с вариантами RQQ (специфичный для среднерусской

породы) и Q (характерен для пород южного происхождения), а 6% пасек имели пчел с разными вариантами, но специфичными для среднерусской породы (PQQ/PQQQ). На остальных 4% пасек выявлены все три варианта локуса COI–COII мтДНК – PQQ, PQQQ и Q (таблица 9).

Таблица 9 – Распределение пасек Томской области по вариантам локуса COI–COII мтДНК

Варианты локуса COI–COII и их сочетания	Северные районы		Южные районы		Область	
	кол-во пасек, шт.	доля пасек, %	кол-во пасек, шт.	доля пасек, %	кол-во пасек, шт.	доля пасек, %
PQQ	10	45,45	8	18,60	18	27,69
PQQQ	2	9,09	3	6,98	5	7,69
Q	5	22,73	13	30,23	18	27,69
PQQ/Q	5	22,73	12	27,91	17	26,15
PQQQ/Q	0	0,00	2	4,65	2	3,08
PQQ/PQQQ	0	0,00	4	9,30	4	6,15
PQQ/PQQQ/Q	0	0,00	1	2,33	1	1,54
Всего	22		43		65	

Среди 22 пасек северных районов были обнаружены пасеки с пчелами, имеющими варианты PQQ или PQQQ, специфичные для среднерусской породы, пасеки с пчелами южного происхождения (вариант Q) и смешанные пасеки с пчелами разного происхождения (только варианты PQQ и Q). В северных районах преобладали пасеки (77,3%), однородные по генетическому варианту локуса COI–COII. На пасеках южных районов выявлены все три варианта локуса COI–COII мтДНК как по отдельности, так и в разных сочетаниях. А на долю однородных по генетическому варианту локуса мтДНК пасек пришлось 55,8% от их общего числа (43 пасеки) (таблица 9).

Таким образом, у медоносных пчел с пасек Томской области были выявлены варианты локуса COI–COII мтДНК, характерные как для среднерусской породы (2 варианта – PQQ и PQQQ), так и для «южных» пород (1 вариант – Q).

Географическая дифференциация пчелиных семей по локусу COI–COII мтДНК. Географическая дифференциация по вариантам локуса COI–COII мтДНК выявлена и на уровне пчелиных семей, полученных из различных районов Томской области (таблица 10). Так, для северных территорий области в 95,7% случаев пчелиные семьи характеризовались однородными по генетическому варианту локуса мтДНК. Из 188 пчелиных семей 69,1% имели происхождение от среднерусской породы, у которых регистрировались варианты RQQ и вариант RQQQ; 26,6% семей происходили от пород южного происхождения, и только 4,3% имели смешанный состав (регистрировались особи с вариантами локуса COI–COII, характерными для среднерусской и «южных» пород медоносной пчелы). Однородные по варианту локуса COI–COII мтДНК пчелиные семьи были зарегистрированы в Парабельском, Кривошеинском, Тегульдетском районах. В данных районах выявлены только семьи, имеющие происхождение от среднерусской породы: вариант RQQ у пчел с пасек Парабельского и Кривошеинского районов, вариант RQQQ – у пчел с пасек Тегульдетского района.

Пчелиные семьи различного происхождения, в том числе и смешанные семьи, были выявлены на пасеках Колпашевского, Чаинского, Молчановского и Бакcharского районов. При этом, на пасеках Чаинского и Молчановского районов преобладали пчелиные семьи, имеющие происхождение от среднерусской породы (85% и 95%, соответственно), реже встречались семьи южного происхождения. В Чаинском районе также выявлены пчелиные семьи со смешанным породным составом (8%). На пасеках Колпашевского и Бакcharского районов, наоборот, преобладали семьи южного происхождения (93% и 65%, соответственно), причем в Бакcharском районе было зарегистрировано несколько пчелиных семей, особи которых имели варианты RQQ и Q (8%) (рисунок 14, таблица 10).

Для южных районов области однородные по вариантам локуса COI–COII мтДНК пчелиные семьи составили 80,4%, что несколько ниже по сравнению с северными районами (95,7% семей). Из 143 изученных семей однородными по составу были 51,0% семей, имеющих происхождение от среднерусской породы (варианты RQQ или RQQQ), 29,4% – от семей южного происхождения (вариант Q).

Таблица 10 – Географическое распределение пчелосемей по вариантам локуса COI-COII мтДНК

Административ- ный район	Кол-во семей	Регистрируемые в пчелиных семьях варианты локуса COI–COII мтДНК													
		PQQ		PQQQ		Q		PQQ и PQQQ		PQQ и Q		PQQQ и Q		PQQ, PQQQ и Q	
		N	р	N	р	N	Р	N	р	N	р	N	р	N	р
Северные районы															
Парабельский	2	2	1,00												
Колпашевский	29	2	0,07			27	0,93								
Чаинский	74	63	0,85			5	0,07			6	0,08				
Молчановский	22	21	0,95			1	0,05								
Кривошеинский	31	31	1,00												
Бакчарский	26	7	0,27			17	0,65			2	0,08				
Тегульдетский	4			4	1,00										
Итого	188	126		4		50				8					
Южные районы															
Асиновский	21	6	0,29	6	0,29	4	0,19	5	0,24						
Шегарский	3									2	0,67	1	0,33		
Первомайский	2	1	0,50			1	0,50								
Зырянский	30	14	0,47	6	0,20	6	0,20	3	0,10	1	0,03				
Томский	75	21	0,28	7	0,09	31	0,41	1	0,01	12	0,16	2	0,03	1	0,01
Кожевниковский	12	12	1,00												
Итого	143	54		19		42		9		15		3		1	
Всего	331	180	0,54	23	0,07	92	0,28	9	0,03	23	0,07	3	0,01	1	0,03
Примечание: N и р – число и частота пчелиных семей с соответствующим вариантом локуса COI–COII мтДНК															

В отличие от северных районов, в трех южных районах (Томском, Зырянском и Асиновском) выявлено 9 семей (6,3%), имеющих происхождение от среднерусской породы, но характеризующихся наличием разных вариантов локуса мтДНК (PQQ и PQQQ). Доля гибридных семей составила 13,3%.

Пчелиные семьи, имеющие происхождение от среднерусской породы (варианты PQQ и PQQQ), были зарегистрированы на пасеках большинства южных районов области (Асиновском, Первомайском, Зырянском, Томском и Кожевниковском). При этом преобладали пчелы с вариантом PQQ (65,9% от общего числа семей среднерусской породы), реже встречались семьи с пчелами, имеющими вариант PQQQ (23,2%), и смешанные семьи с пчелами, имеющими варианты PQQ или PQQQ (11,0%) (таблица 10). Так, в Кожевниковском районе во всех изученных семьях у пчел выявлен только вариант PQQ; в Асиновском – в 50% семей пчелы имели вариант PQQ и в 50% семей – PQQQ (от числа семей, имеющих происхождение от среднерусской породы). В Первомайском районе половина семей имела происхождение от среднерусской породы (выявлен вариант PQQ) и 50% семей – южного происхождения (вариант Q). Гибридные семьи были выявлены на пасеках Шегарского района: зарегистрированы сочетания вариантов локуса мтДНК – PQQ и Q (67%), PQQQ и Q (33%).

Наибольшим генетическим разнообразием характеризуются семьи, обитающие на пасеках Томского района (у пчел выявлены все три варианта локуса COI–COII мтДНК – PQQ, PQQQ и Q). Из однородных по локусу COI–COII пчелиных семей – 41% семей имели происхождение от «южных» пород (выявлен вариант Q), 37% семей – от среднерусской породы. Кроме того, обнаружены семьи с пчелами, имеющими разные варианты локуса (PQQ/PQQQ/Q). Высокое разнообразие пчел по локусу COI–COII в Томском районе может быть обусловлено близким расположением пасек относительно друг друга, более развитой пчеловодческой отраслью в этом районе. Одной из основных причин наблюдаемой гетерогенности пчелиных семей на пасеках Томского района рассматривается, процесс бесконтрольного и необоснованного с точки зрения породного районирования разведения различных пород медоносной пчелы.

Таким образом, на основе анализа полиморфизма локуса COI–COII мтДНК установлено различное происхождение медоносных пчел на пасеках Томской области и выявлена гетерогенность исследуемых групп пчел. Так, и в северных, и в южных районах регистрировался высокий уровень дифференциации по генетическому разнообразию локуса COI–COII у пчел как населенных пунктов в пределах районов (при исследовании пасек нескольких населенных пунктов в районе), так и пасек в пределах одного населенного пункта.

В связи с тем, что анализ митохондриального генома позволяет установить происхождение медоносной пчелы (пчелиной семьи) только по линии матки и не позволяет оценить вклад «отцовских» генов, пчелы с пасек Томской области были изучены с использованием морфометрического анализа.

3.2. Характеристика морфометрической изменчивости медоносных пчел

Изучена изменчивость трех пороодно-определяющих морфометрических показателей (кубитального и гантельного индексов, дискоидального смещения) у медоносных пчел, обитающих на пасеках Томской области. Для всех изученных морфометрических показателей выявлен значительный уровень вариабельности. Так, для пчел, обитающих на пасеках Томской области, значения кубитального и гантельного индексов зарегистрированы в пределах 1,00–4,09 усл. ед. и 0,643–1,250 усл. ед., соответственно (среднее значение кубитального индекса изменялось в пределах – 1,45–2,58 усл. ед.; среднее значение гантельного индекса – 0,804–1,069 усл. ед.). Минимальное значение кубитального индекса было выявлено у пчел с пасеки с. Кривошеино (Кривошеинский район), максимальное значение – у пчел с пасеки с. Ярское (Томский район). Минимальное значение гантельного индекса обнаружено у пчел с пасеки с. Леботер (Чаинский район), максимальное значение – у пчел с пасеки №1, расположенной в окрестности г. Томска. Что касается качественного показателя «дискоидальное смещение», то у изученных пчел отмечены все три варианта признака (отрицательное, нейтральное и положительное) (таблица 11).

Таблица 11 – Значения морфометрических показателей у рабочих особей пчелиных семей с пасек Томской области

Географическая локализация: район, населенный пункт	№ семьи	Число особей	Варианты локуса COI–COII мтДНК	Кубитальный индекс, усл. ед.		Гантельный индекс, усл. ед.		Дискоидальное смещение, %		
				<i>Lim:</i> <i>min-max</i>	<i>M±m</i>	<i>Lim:</i> <i>min-max</i>	<i>M±m</i>	–	0	+
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
СЕВЕРНЫЕ РАЙОНЫ										
Парабельский										
с. Парабель	1	38	PQQ	1,31–2,31	1,83±0,05	0,714–1,00	0,870±0,020	77,78	19,44	2,78
Чаинский										
с. Подгорное	1	35	Q	1,68–3,21	2,56±0,07	0,879–1,122	0,998±0,010	17,14	51,43	31,42
	2	35	Q	1,35–2,87	2,19±0,10	0,797–1,100	0,910±0,010	34,30	45,70	20,00
	3	35	Q	1,72–3,01	2,53±0,06	0,852–1,178	0,977±0,011	51,40	14,30	34,30
с. Леботер	п	50	PQQ/Q	1,14–2,89	1,91±0,05	0,643–1,030	0,864±0,012	64,52	19,36	16,13
д. Стрельниково	1	30	PQQ	нет данных	2,15±0,10	нет данных	0,883±0,023	44,00	56,00	0,00
с. Гореловка	1	30	PQQ	нет данных	2,15±0,10	нет данных	0,883±0,002	44,00	56,00	0,00
Молчановский										
с. Могочино	1	30	PQQ	1,26–2,56	1,92±0,05	0,806–1,000	0,879±0,010	70,00	30,0	0,00
	2	43	PQQ	1,36–2,00	1,73±0,02	0,693–0,923	0,821±0,006	100,0	0,00	0,00
	3	30	PQQ	1,57–2,82	1,88±0,04	0,770–1,000	0,855±0,015	92,00	8,00	0,00
с. Волог	1	15	PQQ	1,40–2,63	1,98±0,09	0,761–1,000	0,884±0,018	66,70	33,40	0,00
Кривошеинский										
с. Кривошеино	п	55	PQQ	1,00–2,67	1,79±0,07	0,707–1,000	0,884±0,018	27,27	18,18	54,55
Тегульдетский										
с. Тегульдет	1	30	PQQ	1,44–2,10	1,75±0,03	0,692–1,000	0,854±0,011	100,0	0,00	0,00
	2	30	PQQ	1,28–1,90	1,50±0,05	0,707–0,923	0,823±0,012	93,30	6,70	0,00
	3	30	PQQ	1,26–2,22	1,74±0,04	0,701–0,914	0,825±0,010	100,0	0,00	0,00

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЮЖНЫЕ РАЙОНЫ										
Асиновский										
д. Цветковка	1	30	Q	1,68–3,64	2,51±0,06	0,867–1,210	1,050±0,010	4,00	20,00	76,00
д. Тихомировка	1	30	PQQ/Q	1,41–2,82	1,90±0,06	0,656–1,176	0,880±0,018	54,60	35,50	9,90
урочище Кужербак	п	50	PQQ/ PQQQ	1,45–2,91	2,20±0,05	0,733–1,000	0,858±0,012	66,00	32,00	2,00
Первомайский										
д. Крутоложное	1	30	PQQ	1,50–2,72	1,78±0,04	0,800–1,053	0,911±0,031	16,70	76,70	6,60
Зырянский										
с. Зырянское	1	30	PQQ	1,28–2,80	1,73±0,06	0,707–1,000	0,834±0,016	66,7	33,3	0,00
	2	30	PQQ/Q	1,43–2,35	1,86±0,04	0,733–1,057	0,885±0,011	10,00	46,70	43,30
с. Дубровка	1	30	PQQ	1,43–2,47	1,69±0,05	0,672–0,933	0,849±0,011	73,33	26,67	0,00
Томский										
п. Заречный	1	30	PQQQ	1,39–2,33	1,65±0,04	0,712–0,932	0,825±0,009	73,50	26,50	0,00
	2	30	PQQQ	1,19–2,05	1,64±0,06	0,679–1,000	0,865±0,012	73,10	26,90	0,00
с. Семилужки	1	26	PQQ	1,35–2,06	1,64±0,05	0,696–1,000	0,817±0,017	90,00	10,00	0,00
с. Курлек	1	28	PQQQ	1,74–3,29	2,14±0,07	0,857–1,053	0,937±0,100	32,14	57,14	10,72
	2	29	Q	1,30–2,29	1,66±0,04	0,735–0,965	0,878±0,011	72,40	27,60	0,00
с. Коларово	1	30	Q	1,25–2,11	1,70±0,03	0,667–0,917	0,804±0,011	79,40	20,60	0,00
	2	30	PQQ	1,45–2,80	1,78±0,06	0,754–1,000	0,846±0,013	58,30	33,30	8,40
п. Синий Утес	1	30	Q	1,83–2,87	2,37±0,06	0,815–1,053	0,931±0,012	6,70	76,70	16,60
с. Рыбалово	1	30	PQQ	1,13–3,00	1,89±0,05	0,667–1,074	0,864±0,012	63,04	21,74	15,22
д. Губино	1	24	PQQ	1,15–2,53	1,77±0,07	0,714–0,917	0,819±0,012	29,17	20,83	50,00
д. Березкино	1	9	Q	1,29–2,63	1,69±0,15	0,675–0,877	0,767±0,026	0,00	0,00	100
с. Ярское (Яр)	1	10	Q	1,76–4,09	2,58±0,28	0,800–1,000	0,924±0,025	30,00	10,00	60,00
окр. г. Томска	1	30	Q	1,95–3,73	2,53±0,07	0,964–1,250	1,069±0,021	6,67	10,00	83,33
	2	30	Q	1,64–2,69	2,12±0,05	0,722–0,946	0,895±0,011	90,00	6,70	3,30

Окончание таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
д. Кудринский участок	1	16	PQQ/ PQQQ	нет данных	2,12±0,07	нет данных	0,810±0,010	75,00	25,00	0,00
д. Магадаево	1	13	PQQ	1,46–2,21	1,89±0,08	нет данных	нет данных	15,38	84,62	0,00
д. Просекино	1	30	Q	1,33–3,25	1,98±0,07	0,750–1,100	0,911±0,120	26,67	50,00	23,33
Кожевниковский										
д. Еловка	1	30	PQQ	1,36–2,67	1,67±0,05	0,714–0,964	0,845±0,090	63,30	36,60	0,00
СТАНДАРТЫ ПОРОД										
<i>A. m. mellifera</i> **	PQQ/PQQQ			1,30–2,10	1,70	0,600–0,923	–	–	–	–
<i>A. m. mellifera</i> ***				1,30–1,90	1,5–1,7	0,600–0,923	–	91– 95,100	5–10	0,00
<i>Apis mellifera carnica</i> var. <i>ukrainica carpatica</i> **	Q			2,30–3,00	2,65	–	не менее 0,925	0–5	0–20	80–100
<i>A. m. caucasica</i> **	Q			1,70–2,30	2,00	–	не установлен	60–70	20–30	3–5
Примечание. <i>Lim</i> – пределы значения признака; <i>M±m</i> –среднее значение признака (±стандартная ошибка). п – сборный материал, в среднем от 10 семей с пасеки. * – Использованы данные из базы данных кафедры зоологии беспозвоночных. ** – Европейский стандарт подвидов пчел, основанный на значениях кубитального и гантельного индексов (Cauia et al., 2008); *** – Стандарты пород пчел, принятые в России.										

При сравнении полученных значений экстерьерных признаков со стандартными показателями, принятыми для рабочих особей разных пород медоносной пчелы (Полищук, Пилипенко, 1990; Кривцов, 2011; Cauia et al., 2008) установлено, что среди всех исследованных пчелиных семей только для 13,2% семей установлено полное соответствие крыловых параметров стандарту среднерусской породы, для 5,0% – стандарту карпатской породы и для 5,1% – стандарту серой горной кавказской породы. Большинство исследованных семей (55,6%) соответствовало стандарту среднерусской породы по большинству морфометрических показателей, но по отдельным признакам регистрировалось отклонение от стандартных значений, то есть наблюдается влияние пород южного происхождения (гибриды на основе среднерусской породы).

Наблюдалась также противоположная картина, когда пчелиные семьи более соответствовали стандартам пород южного происхождения, но также имели отдельные признаки, характерные для среднерусской породы (гибриды на основе «южных» пород пчел). Так выявлены семьи, пчелы которых имели большинство морфометрических показателей, характерных для карпатской породы (14,4% семей от общего числа исследованных) или кавказской (6,7%).

Распределение чистопородных и гибридных пчел (пчелиных семей) в зависимости от географической локализации пасек. Распределение чистопородных семей и гибридов на пасеках северных и южных районов отличалось (таблица 12). Так, на пасеках северных районов области зарегистрировано около четверти особей (25,78%), соответствующих среднерусской породе по изученным морфометрическим показателям. Неожиданным было выявление пчел (8,72% особей от общего числа исследованных), соответствующих стандарту серой горной кавказской породы. Но значительная часть особей представляла собой гибриды (65,51% от общего числа пчел): 45,16% особей отнесены к группе гибридов на основе среднерусской породы, метизированных пчелами «южных» пород; 20,35% особей являлись гибридами между карпатской и среднерусской породами.

Таблица 12 – Соответствие медоносных пчел, обитающих в разных районах Томской области, стандарту пород согласно данным морфометрического исследования

Породы		Количество особей, шт. (%), показавших соответствие стандартам пород		
		Северные районы	Южные районы	Всего по области
<i>A. m. mellifera</i>		133 (25,78)	26 (3,80)	159 (13,24)
<i>A. m. carpatica</i>		0	60 (8,76)	60 (4,99)
<i>A. m. caucasica</i>		45 (8,72)	16 (2,34)	61 (5,08)
Помеси на основе	<i>A. m mellifera</i>	233 (45,16)	435 (63,50)	668 (55,62)
	<i>A. m carpatica</i>	105 (20,35)	68 (9,93)	173 (14,41)
	<i>A. m.caucasica</i>	0	80 (11,68)	80 (6,66)
Всего особей		516	685	1201

На пасеках южных районов для пчел отмечен более высокий уровень гибридизации, а количество чистопородных пчел было невысоким: 3,80% особей соответствовали стандарту среднерусской породы; 8,76% – стандарту карпатской породы и 2,34% – стандарту серой горной кавказской породы. Основная часть особей (85,11%) представляла собой гибриды между среднерусской пчелой и «южными» породами (63,50%), гибриды между карпатской и среднерусской породами (9,93%) и гибриды между кавказской и среднерусской породами (11,68%) (таблица 12, рисунок 15).

Таким образом, выявлены особенности географического распределения пчелиных семей (пчел) разного происхождения, что может быть связано с разным уровнем развития пчеловодства в северных и южных районах области. Южные районы характеризуются более развитым пчеловодством и активным завозом на пасеки пород медоносной пчелы разного происхождения, а преимущественно гибридов неизвестного происхождения, что приводит к гибридизации пчел.

Несмотря на высокий уровень гибридизации пчел, наблюдаемой в Томской области, были идентифицированы пасеки, где культивируется среднерусская порода. Так, пчелиные семьи, соответствующие стандарту среднерусской породы по комплексу морфометрических параметров, следующие: семья №2 с пасеки

с. Могочино (Молчановский район), семья №1 и №3 с пасеки с. Тегульдэт (Тегульдетский район) и семья с пасеки с. Семилужки (Томский район).

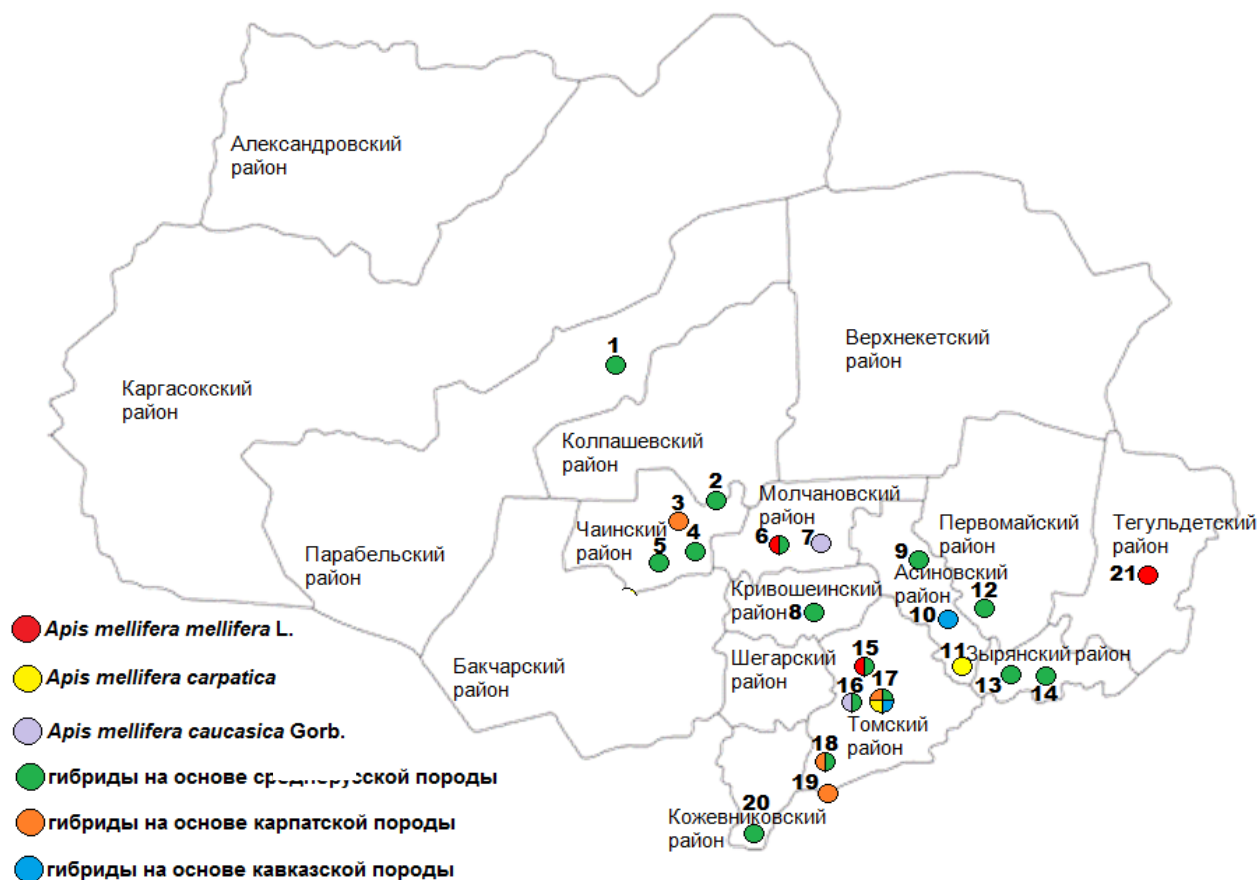


Рисунок 15 – Распределение подвидов и гибридов медоносной пчелы на пасеках Томской области согласно результатам анализа морфометрических показателей: 1 – с. Парабель; 2 – с. Леботер; 3 – с. Подгорное; 4 – д. Стрельниково; 5 – с. Гореловка; 6 – с. Могочино; 7 – с. Кривошеино; 8 – с. Волог; 9 – д. Тихомировка; 10 – урочище Кужербак; 11 – д. Цветковка; 12 – д. Крутоложное; 13 – с. Дубровка; 14 – с. Зырянское; 15 – с. Семилужки, п. Заречный (Малиновское сельское поселение); 16 – д. Березкино, с. Рыбалово. д. Кудринский участок, д. Губино; 17 – п. Синий Утес, д. Магадаево, д. Просекино, с. Коларово, окр. г. Томска; 18 – с. Курлек; 19 – с. Яр; 20 – д. Еловка; 21 – с. Тегульдэт. Пасеки, расположенные на расстоянии менее 20 км друг от друга, отмечены одной точкой.

Средние значения кубитального индекса у пчел с данных пасек находились в пределах от 1,64 до 1,75 усл. ед.; средние значения гантельного индекса – от 0,817 до 0,854 усл. ед. Отрицательное дискоидальное смещение выявлено у всех исследованных пчел семьи №2 с пасеки с. Могочино и семей №1 и №3 с пасеки с. Тегульдэт. Семья с пасеки с. Семилужки имеют допустимый для среднерусской

породы процент пчел с нулевым значением показателя «дискоидальное смещение» (10% особей) (таблица 11).

Для пчел семьи №2 с пасеки с. Тегульдет выявлено отклонение показателя кубитального индекса (1,50 усл. ед.) от Европейского стандарта подвидов пчел (1,70 усл. ед.), однако по морфометрическим стандартам, принятым в России (1,5–1,7) данную семью также можно отнести к пчелам среднерусской породы, с учетом того, что выявленной породе соответствуют значения как гантельного индекса (0,823 усл. ед.), так и показателя «дискоидальное смещение» (6,70% особей с нулевым значением дискоидального смещения) (таблица 11).

Для пчел семьи №3 с пасеки с. Могочино выявлено соответствие стандартам среднерусской породы по показателям «гантельный индекс» и «дискоидальное смещение», однако среднее значение кубитального индекса (1,88 усл. ед.) отклоняется от стандарта породы, что может свидетельствовать о следах гибридизации (влияние пород южного происхождения) (таблица 11).

Кроме пасек, где культивируется среднерусская порода, на территории Томской области обнаружены пасеки, специализирующиеся на разведении пород южного происхождения (карпатской и серой горной кавказской пород). Например, на пасеке №1 (окр. г. Томска) и пасеке в д. Цветковка пчелиные семьи соответствуют стандарту карпатской породы: средние значения кубитального индекса равны 2,53 и 2,51 усл. ед., соответственно; гантельного индекса – 1,069 и 1,050 усл. ед., соответственно. На принадлежность данных семей к карпатской породе также указывает преобладание особей с положительным значением показателя «дискоидальное смещение» (83,33% и 76,00% особей, соответственно) (таблица 11).

Таким образом, согласно данным морфометрического анализа на пасеках Томской области идентифицированы семьи среднерусской породы и пород южного происхождения (карпатской, кавказской). Однако большинство пчелиных семей представлено гибридными формами как на основе среднерусской породы, так и на основе южных пород медоносной пчелы, хотя и преобладают гибриды на основе среднерусской породы.

3.3. Характеристика процесса гибридизации медоносных пчел на пасеках Томской области

Исследование медоносных пчел, обитающих на пасеках Томской области, проведенное с использованием морфометрического (оценка крыловых параметров) и молекулярно-генетического (анализ локуса COI–COII мтДНК) методов, показало, что на территории Томской области сохранились локальные популяции пчел, близких по комплексу признаков к пчелам среднерусской породы, однако, в настоящее время актуальным для области является поток пчел карпатской породы. Существование на одной территории (часто на одной пасеке) разных подвидов медоносной пчелы повышает уровень гибридизации медоносных пчел и создает неблагоприятный фон для сохранения генофонда среднерусской породы, первоначально культивируемой на территории Томской области. С целью характеристики процесса гибридизации пчел, наблюдаемого на пасеках области, первоначально, был проведен сравнительный анализ морфометрической изменчивости медоносных пчел, отличающихся вариантами локуса COI–COII мтДНК, затем – оценка уровня интрогрессии генов между среднерусской пчелой и подвидами южного происхождения на основе данных варибельности микросателлитных локусов.

Характеристика морфометрической изменчивости медоносных пчел, отличающихся вариантами локуса COI–COII мтДНК. Проведен сравнительный анализ морфометрической изменчивости медоносных пчел, имеющих происхождение от среднерусской породы (варианты PQQ и PQQQ локуса COI–COII мтДНК), но полученных с пасек различного породного состава.

Были сформированы две большие группы пчел, имеющие происхождение от среднерусской породы (группы PQQ и PQQQ). Каждая из групп была разнородная по составу: пчелы были получены либо с пасек, где контролируется породность («чистые» пасеки), либо с пасек со смешанным породным составом (гибридные пасеки).

Первая группа, выделенная по варианту RQQ, включала две подгруппы: 1) подгруппа RQQ (пчелы получены с гомогенных («чистых») пасек, все исследованные особи на которых имели только один вариант RQQ локуса COI–COII мтДНК); 2) подгруппа RQQ/Q (все пчелы с вариантом RQQ, но получены с гибридных пасек: на пасеках встречались как пчелы с вариантом RQQ, специфичным для среднерусской породы, так и с вариантом Q, характерным для «южных» пород пчел). Подгруппа RQQ включала 110 образцов пчел, полученных с 5 пасек 5 районов Томской области (д. Стрельниково Чаинского района, с. Парабель Парабельского района, д. Еловка Кожевниковского района, с. Коларово Томского района, с. Кривошеино Кривошеинского района). Подгруппа RQQ/Q включала 48 образцов пчел, полученных с трех гибридных пасек Томской области (с. Леботер Чаинского района, с. Курлек (пасека №1) и с. Семилужки Томского района).

Вторая группа пчел, выделенная по варианту RQQQ, была также разнородной и включала три подгруппы. Первая подгруппа (вариант RQQQ) включала 65 образцов, полученных с пасек с. Рыболово и п. Заречный Томского района. На данных пасеках у всех исследованных пчел был выявлен только один вариант локуса COI–COII мтДНК – RQQQ. Вторая подгруппа включала 50 образцов из смешанных пчелиных семей, полученных с пасек с. Дубровка Зырянского района и урочища Кужербак Асиновского района. Пчелы с данных пасек имели разные варианты мтДНК, но специфичные для среднерусской породы (варианты RQQ и RQQQ). Третья подгруппа была самой разнородной, включала 34 образца, полученных с пасеки №2 с. Курлек (гибридная пасека). В эту подгруппу вошли пчелы с вариантами RQQ или RQQQ, но на пасеке у пчел выявлены все три варианта локуса COI–COII мтДНК – RQQ, RQQQ и Q.

Для выделенных по митохондриальной линии двух групп и пяти подгрупп пчел были рассчитаны усредненные значения кубитального и гантельного индексов и построены вариационные кривые распределения значений этих показателей (таблица 13, рисунки 16–18).

Таблица 13 – Усредненные показатели кубитального и гантельного индексов для медоносных пчёл, отличающихся по варианту локуса COI–COII мтДНК

Кубитальный индекс, % / усл. ед.				
Группы пчел, выделенные по варианту локуса COI–COII мтДНК*				
PQQ (n=158)		PQQQ (n=149)		
56,90±0,754/2,06 σ = 9,483 Cv = 16,67		58,71±0,801/2,12 σ = 9,775 Cv = 16,65		
Подгруппы пчел, выделенные по породному составу пасек («чистые» и гибридные пасеки)				
PQQ (n=110)	PQQ/Q (n=48)	PQQQ (n=65)	PQQQ/PQQ (n=50)	PQQ/PQQQ/Q (n=34)
56,33±0,816/ 2,04 σ = 8,561 Cv = 15,20	58,19±1,633/ 2,10 σ = 11,31 Cv = 19,44	59,59±1,156/ 1,99 σ = 9,775 Cv = 15,64	59,76±1,361/ 2,16 σ = 9,621 Cv = 16,10	55,47±1,788/ 2,00 σ = 10,420 Cv = 18,79
Гантельный индекс, усл. ед.				
Группы пчел, выделенные по варианту локуса COI–COII мтДНК*				
PQQ(n=158)		PQQQ(n=149)		
0,859±0,006 σ = 0,079 Cv = 9,149		0,859±0,006 σ = 0,073 Cv = 8,555		
Подгруппы пчел, выделенные по породному составу пасек («чистые» и гибридные пасеки)				
PQQ (n=150)	PQQ/Q (n=48)	PQQQ (n=65)	PQQQ/PQQ (n=50)	PQQ/PQQQ/Q (n=34)
0,856±0,007 σ = 0,069 Cv = 8,107	0,868±0,011 σ = 0,079 Cv = 9,104	0,832±0,008 σ = 0,064 Cv = 7,683	0,871±0,009 σ = 0,064 Cv = 7,349	0,891±0,015 σ = 0,087 Cv = 9,732
Примечание. * – пчелы имеют происхождение от среднерусской породы по материнской линии (варианты PQQ и PQQQ локуса COI–COII мтДНК).				
Стандарты породы <i>A. m. mellifera</i> L., принятые в России, следующие: кубитальный индекс – $M\pm m$ =. 60–65% (2,3 усл.ед); гантельный индекс – Lim (<i>min-max</i>) = 0,600–0,923 усл. ед., где Lim – пределы значения признака; $M\pm m$ –среднее значение признака ± стандартная ошибка.				

Сравнительный анализ двух групп пчел с вариантами PQQ и PQQQ показал, что усредненное значение кубитального индекса в группе PQQQ (58,71±0,80) несколько выше, чем в группе PQQ (56,90±0,75), тогда как значения гантельного

индекса в данных группах совпадают и равны $0,859 \pm 0,006$. Для этих групп пчел идентичными по значению являются также показатели коэффициента вариации (таблица 13).

Анализ вариационных кривых распределения значений кубитального и гантельного индексов для групп PQQ и PQQQ показал, что кривые распределения значений кубитального индекса близки к нормальному, выделяется основной пик, соответствующий среднему значению кубитального индекса, специфичному для среднерусской породы (рисунок 16). Тогда как вариационные кривые значений гантельного индекса для пчел группы PQQ характеризуются некоторым смещением среднего значения (пик) в сторону более высоких значений, а для пчел группы PQQQ – наличием дополнительных небольших пиков в области высоких значений, специфичных для «южных» пород (рисунок 17). Таким образом, кривые распределения значений гантельного индекса указывают на процесс гибридизации среднерусской породы с породами южного происхождения и помесными формами.

Кривые распределения крыловых параметров подгрупп PQQQ, PQQQ/PQQ и PQQ (с «чистых» пасек) характеризуются наличием четко выраженных «высоких» пиков, находящихся в области значений, соответствующих стандарту среднерусской породы. Общей для всех сравниваемых выборок характеристикой является довольно высокая вариабельность значений кубитального индекса; для гантельного индекса показано соответствие стандартам среднерусской породы у 90% особей. Коэффициенты вариации близки по значениям в разных подгруппах, а также сходны с таковыми значениями основных групп (PQQ и PQQQ).

Для подгрупп пчел, полученных с пасек с разнородным составом пчелиных семей (гибридные пасеки) – подгруппы PQQ/Q и PQQ/PQQQ/Q – было показано наличие процесса гибридизации как по усредненному значению кубитального индекса, так и по усредненному значению гантельного индекса. Для этих двух подгрупп коэффициенты вариации являются самыми высокими: для подгруппы PQQ/Q – $C_v = 19,44$ (кубитальный индекс) и $C_v = 9,104$ (гантельный индекс); для группы PQQ/PQQQ/Q – $C_v = 18,79$ (кубитальный индекс) и $C_v = 9,732$ (гантельный индекс) (таблица 12).

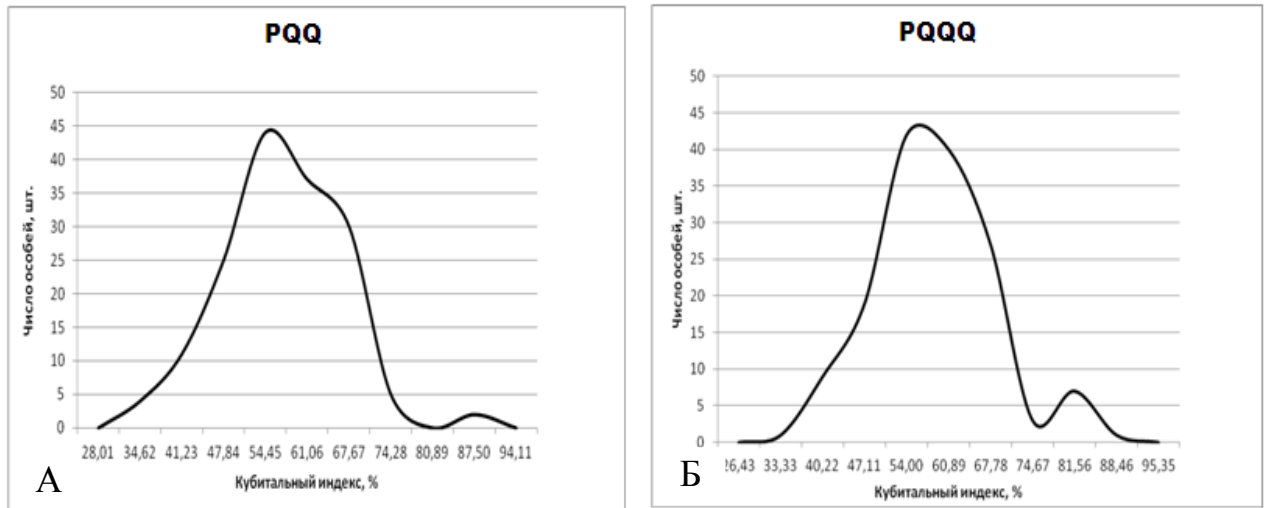


Рисунок 16 – Кривые распределения значений кубитального индекса для пчел группы PQQ (А) и группы PQQQ (Б)

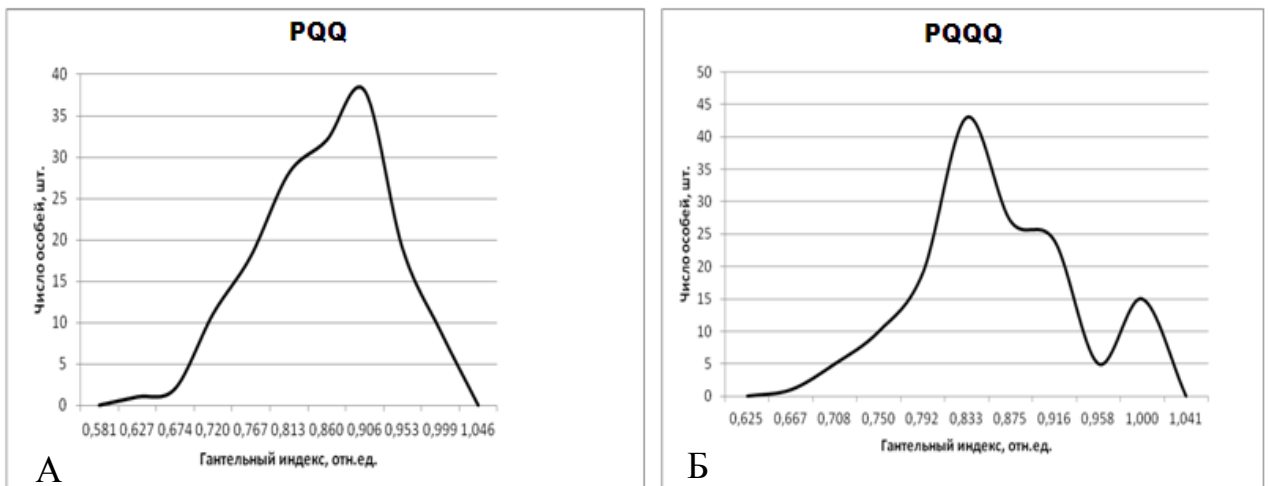


Рисунок 17 – Кривые распределения значений гантельного индекса для пчел группы PQQ (А) и группы PQQQ (Б)

Кривые распределения значений кубитального и гантельного индексов для подгрупп PQQ/Q и PQQQ/PQQ/Q не соответствуют нормальному распределению и показывают кроме основного пика, соответствующего среднерусской породе, несколько дополнительных пиков, что указывает на влияние «южных» пород и наличие гибридов (рисунок 18).

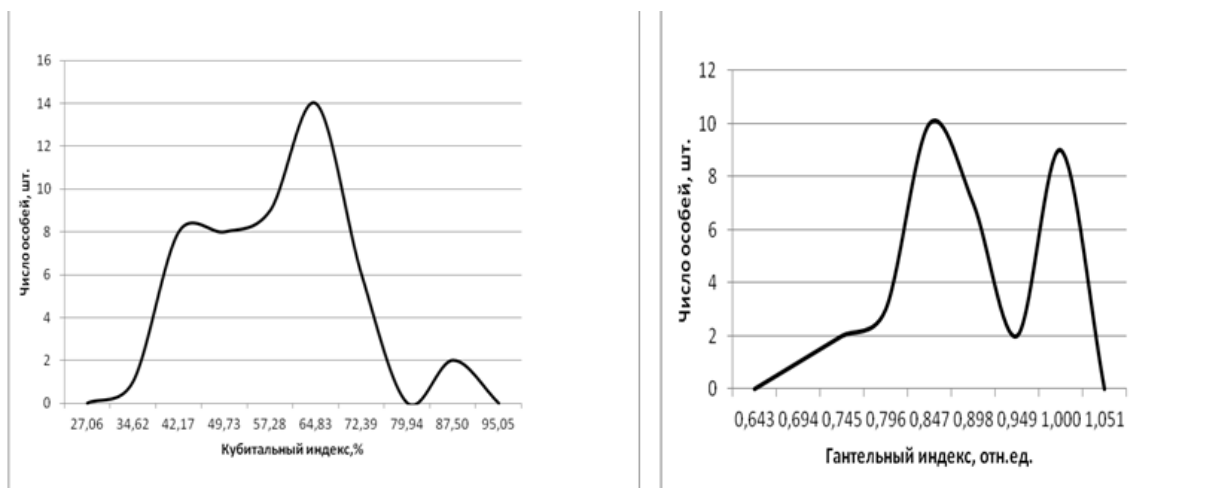


Рисунок 18 – Кривые распределения значений кубитального индекса (А) для пчел подгруппы PQQ/Q и гантельного индекса (Б) для пчел подгруппы PQQQ/PQQ/Q

Таким образом, соответствие нормальному распределению по показателям усредненного значения кубитального и гантельного индексов было показано для выборок пчел групп PQQ и PQQQ и подгрупп PQQQ, PQQQ/PQQ и PQQ (тест Колмогорова-Смирнова), для которых был проведен анализ статистически значимых отличий по средним значениям и дисперсии количественных признаков. Для основных групп митохондриальных линий PQQ и PQQQ статистически значимых отличий по средним значениям признаков и дисперсии не выявлено. Среди подгрупп по среднему значению кубитального индекса отличались подгруппы PQQQ и PQQQ/PQQ от подгруппы PQQ ($t=2,3039$ и $t=2,1615$ соответственно, $p \leq 0,05$). По гантельному индексу статистически значимые различия выявлены между подгруппой PQQQ, для которой показано самое низкое значение гантельного индекса, и подгруппами PQQ ($t=2,2577$, $p \leq 0,05$) и PQQQ/PQQ ($t=3,3288$, $p \leq 0,05$). По дисперсии количественных признаков статистически значимых различий не выявлено между изученными подгруппами.

Проведенные исследования морфометрических особенностей групп пчел, отличающихся вариантами локуса COI–COII мтДНК, позволили выявить митохондриальные линии пчел, наиболее перспективные для племенной работы – линии PQQ, PQQQ и PQQQ/PQQ, причем особый интерес представляет митохондриальная линия PQQQ.

Для групп пчел RQQ и RQQQ был также проведен анализ ассоциаций вариантов локуса мтДНК с морфометрическими показателями – кубитальным и гантельным индексами. Было показано, что в обеих группах пчел, отличающихся вариантами локуса COI–COII мтДНК, встречаются как пчелы, имеющие все признаки среднерусской породы (кубитальный и гантельный индексы), так и пчелы, имеющие все признаки «южных» пород. Причем частота встречаемости таких пчел в обеих группах приблизительно одинаковая: с признаками среднерусской породы – 40,5% пчел в группе RQQ и 45,6% пчел в группе RQQQ; с признаками «южных» пород – 12% в группе RQQ и 10,1% в группе RQQQ. Наконец, около половины пчел в обеих группах имели один из признаков среднерусской породы, а другой – «южной»: 47,5% пчел в группе RQQ и 44,2% пчел в группе RQQQ. Причем в большинстве случаев «южным» признаком являлся кубитальный индекс (более 40% в обеих группах), что не согласуется с результатами по распределению значений количественных признаков, согласно которым первым признаком, изменяющимся у пчел в процессе гибридизации, является гантельный индекс, то есть изменение показателя «кубитальный индекс» также указывает на процесс метисации.

Таким образом, в результате анализа согласованности между данными мтДНК анализа и морфометрического исследования не установлено зависимости между морфометрическими показателями (кубитальный и гантельный индексы) и вариантами локуса COI–COII мтДНК. Вероятно, что изменения морфометрических признаков связаны с влиянием не столько материнского генома (мтДНК), сколько ядерного генома, то есть и материнской, и отцовской составляющих.

В настоящее время в условиях возрастающей межпородной гибридизации пчел наиболее перспективными и информативными рассматриваются микросателлитные локусы, которые были использованы для оценки интрогрессии генов у гибридов, обитающих на территории Томской области.

Оценка интрогрессии генов у гибридов. Для определения уровня интрогрессии генов пород южного происхождения (эволюционная линия С) в М-линию (среднерусская порода) было проведено сравнительное исследование

генетического разнообразия пчел среднерусской, карпатской пород и гибридных пчел с пасек Томской области. Была изучена представленность ядерных генов, характерных для среднерусской и карпатской пород у гибридов на основе данных анализа вариабельности 9 микросателлитных локусов: A008, AC117, AC216, Ap049, A024, H110, SV185, A043 и Ap243.

Для исследования были сформированы 3 выборки пчел: группа пчел среднерусской породы, сформированная на основании данных вариабельности локуса мтДНК и морфометрических показателей (n=90 пчел); группа пчел карпатской породы, представляющая собой пчел, завезенных на территорию Томской области из пчелопитомников карпатской породы (n=120 пчел); группа гибридных пчел (n=130 пчел).

При исследовании генетических особенностей гибридов, обитающих на территории Томской области (проведен анализ доли ядерных генов среднерусской и карпатской пород в геноме пчел выборки гибридных особей), было показано, что у гибридов ядерный геном включает как гены среднерусской, так и карпатской пород, но отмечается большее сходство со среднерусской породой (рисунок 19).

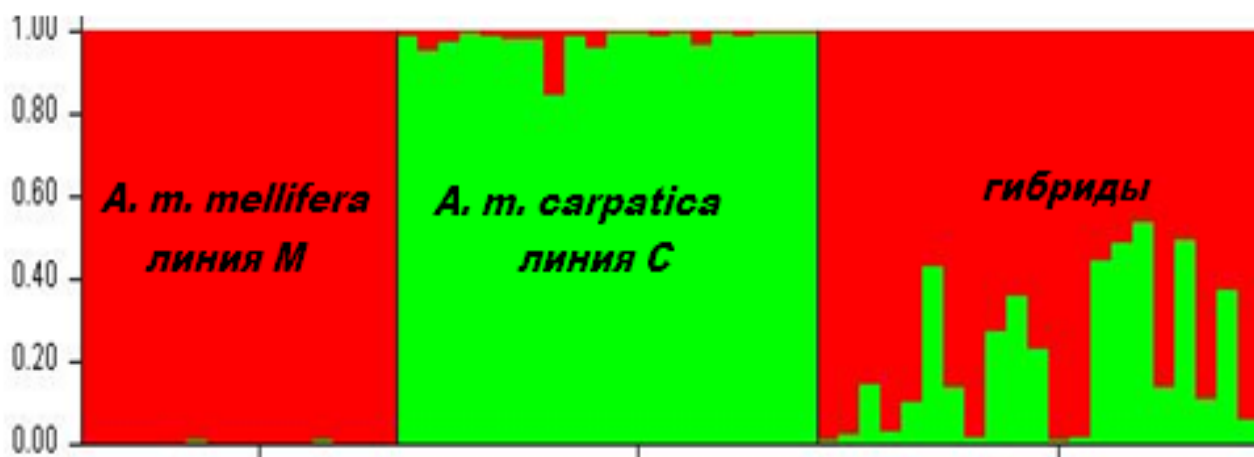


Рисунок 19 – Гистограмма процесса гибридизации (оценка уровня интрогрессии генов между линиями М и С) пчел на территории Томской области, построенная на основе анализа вариабельности 9 микросателлитных локусов.

Красный цвет отражает представленность ядерных генов среднерусской породы, зеленый – представленность ядерных генов карпатской породы

Для пчел карпатской породы, полученных их пчелопитомников и разводимых на пасеках Томской области (районированная карпатская порода), также выявлены следы метисации пчелами среднерусской породы, что свидетельствует об активном процессе гибридизации пчел (отсутствуют буферные зоны на территориях содержания пчел разных пород).

Изучение процесса гибридизации между среднерусской породой (эволюционная линия М) и «южными» породами (линия С) представляет, с одной стороны, теоретический интерес для анализа особенностей замещения генов одного подвида генами другого. Так, в настоящем исследовании показано «вытеснение» генов карпатской породы генами среднерусской пчелы по результатам морфометрического анализа, мтДНК-анализа, а также по данным вариабельности микросателлитных локусов у гибридов, обитающих в Томской области, что может быть результатом адаптации медоносных пчел к суровым природно-климатическим условиям Сибири. С другой стороны, оценка уровня гибридизации популяций медоносной пчелы представляет практический интерес, так как способствует выявлению чистопородных пчелиных семей (популяций), что необходимо для сохранения и восстановления уникального генофонда аборигенных пчел, в том числе среднерусской породы.

ГЛАВА 4. РАЗНООБРАЗИЕ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ ПО КОМПЛЕКСУ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ

Для характеристики разнообразия медоносных пчел, обитающих в Томской области, проведено исследование вариабельности десяти микросателлитных локусов: A008, Ap049, AC117, AC216; Ap243, H110, A024, A113; A043; SV185 (Островерхова, Киреева и др., 2014–2016; Киреева и др., 2015).

Среди изученных микросателлитных локусов девять из десяти оказались полиморфными; для локуса AC216 зарегистрирован только один аллель – 91 пн у всех исследованных пчел. Для полиморфных локусов выявлены различные спектр, и количество аллелей: наибольшее количество аллелей (18 аллелей) выявлено для микросателлитного локуса A113; наименьшее (5 аллелей) – для локуса AC117; среднее число аллелей на локус – 9 (таблица 14; Приложение А, таблица А.3).

Показаны различия в спектре и частоте аллелей изученных локусов у пчел различной географической локализации (северные и южные районы области). Так, максимальное количество аллелей зарегистрировано у пчел с пасек южных районов по локусам A008, AC117, A113, Ap049 и H110; у пчел с пасек северных районов – по локусам A043 и A024. Одинаковое количество аллелей выявлено у пчел с пасек разных районов по локусам Ap243 и SV185 (таблица 14, рисунки 20–22). Так, по локусу A008 для пчел с пасек южных районов выявлено 13 аллелей размером 148–180 пн, тогда как для пчел с пасек северных районов – 10 аллелей размером 150–178 пн. У пчел с пасек как северных, так и южных районов с максимальной частотой встречался аллель «162»; частота регистрации данного аллеля в обеих выборках составила более 40% (рисунок 20). Аллель «162» выявлен у большинства изученных пчел (около 80%) с пасек северных районов (частота регистрации варьировала от 38,5% у пчел с пасек Парабельского района до 90% у пчел с пасек Кривошеинского района). Для пчел с пасек южных районов аллель «162» зарегистрирован у 50% исследованных пчел; минимальная частота данного аллеля, равная 22,9%, отмечена у пчел с пасек Асиновского района, максимальная частота 65,7% – для пчел с пасек Зырянского района.

Таблица 14 – Спектр и частота (>10%) аллелей 9 микросателлитных локусов у медоносных пчёл *A. mellifera* с пасек Томской области

Северные районы			Южные районы			Область		
Общее кол-во аллелей	Размер аллеля, пн	Частота аллеля (±s.e.)	Общее кол-во аллелей	Размер аллеля, пн	Частота аллеля (±s.e.)	Общее кол-во аллелей	Размер аллеля, пн	Частота аллеля (±s.e.)
Локус A008								
10	162	0,79±0,02	13	162	0,51±0,02	14	162	0,64±0,01
	170	0,08±0,01		164	0,10±0,01		170	0,06±0,01
				172	0,11±0,01		172	0,07±0,01
				174	0,12±0,01		174	0,08±0,01
Локус AC117								
4	180	0,36±0,02	5	176	0,12±0,01	5	176	0,11±0,01
	184	0,46±0,02		180	0,32±0,02		180	0,34±0,01
				184	0,50±0,02		184	0,48±0,01
Локус A113								
12	212	0,14±0,01	17	212	0,27±0,02	18	212	0,21±0,01
	218	0,59±0,02		218	0,42±0,02		218	0,50±0,01
	220	0,22±0,02		220	0,14±0,01		220	0,17±0,01
Локус 043								
9	126	0,73±0,02	7	126	0,64±0,02	11	126	0,66±0,01
	140	0,17±0,01		138	0,08±0,01		140	0,21±0,01
				140	0,24±0,02			
Локус Ap049								
6	121	0,10±0,01	7	127	0,46±0,02	9	127	0,56±0,01
	127	0,67±0,02		130	0,30±0,02		130	0,20±0,01
	130	0,10±0,01		139	0,21±0,02		139	0,17±0,01
	139	0,12±0,01						
Локус Ap243								
8	252	0,19±0,02	8	252	0,19±0,02	8	252	0,19±0,01
	255	0,26±0,02		255	0,46±0,02		255	0,36±0,01
	259	0,24±0,02		259	0,07±0,01		259	0,15±0,01
	262	0,22±0,02		262	0,22±0,02		262	0,23±0,01
Локус A024								
8	92	0,43±0,02	7	92	0,31±0,02	8	92	0,37±0,01
	94	0,13±0,01		94	0,11±0,01		94	0,12±0,01
	100	0,18±0,02		100	0,23±0,02		100	0,20±0,01
	102	0,11±0,01		102	0,13±0,01		102	0,12±0,01
	106	0,12±0,01		104	0,10±0,01		106	0,09±0,01
Локус H110								
5	162	0,73±0,02	8	162	0,71±0,02	8	162	0,72±0,01
	170	0,23±0,02		170	0,12±0,01		170	0,17±0,01
Локус SV185								
5	260	0,19±0,02	5	263	0,27±0,02	6	260	0,09±0,01
	263	0,23±0,02		266	0,24±0,02		263	0,25±0,01
	266	0,25±0,02		269	0,37±0,02		266	0,24±0,01
	269	0,33±0,02		272	0,11±0,01		269	0,35±0,01

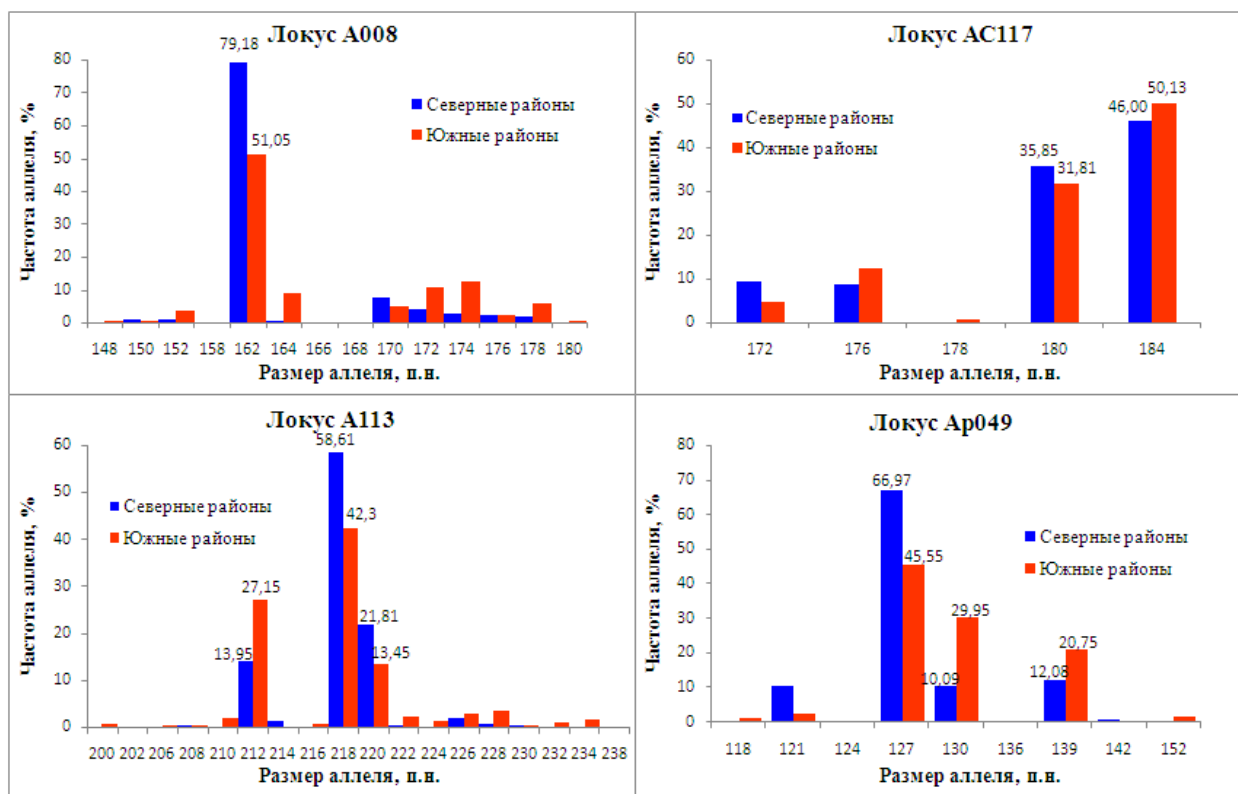


Рисунок 20 – Характеристика аллельного спектра и частота регистрации аллелей микросателлитных локусов A008, AC117, A113 и Ap049 у медоносных пчел с пасек Томской области. Примечание. Ошибка частоты аллеля находится в пределах 0,001–0,020 (данные представлены в таблице А.3, Приложение А).

По локусу AC117 для пчел с пасек южных районов было выявлено 5 аллелей размером от 172 пн до 184 пн; для пчел с пасек северных районов – 4 аллеля размером 172, 176, 180 и 184 пн (Приложение А, таблица А.3). Наиболее часто, как для пчел с пасек северных, так и южных районов области, встречались аллели 180 пн и 184 пн, однако преобладающим был аллель размером 184 пн (частота регистрации аллеля составила 46,0% и 50,1%, соответственно) (рисунок 20). Для пчел с северной части области частота регистрации аллеля «184» варьировала от 41,4% (для пчел с пасек Парабельского и Чаинского районов) до 85,0% (для пчел с пасек Молчановского района). Для пчел с южной части области частота регистрации аллеля «184» варьировала от 46,5% (для пчел с пасек Зырянского района) до 64,8% (для пчел с пасек Томского района) (Приложение А, таблица А.3).

Аллельный спектр локуса A113 для пчел с пасек южных районов представлен 17 аллелями (размер аллелей от 200 пн до 234 пн), для пчел с пасек северных районов – 13 аллелями (размер аллелей 208–238 пн) (Приложение А, таблица А.3). В обоих случаях наиболее часто встречались аллели 212 пн, 218 пн и 220 пн, с преобладанием аллеля 218 пн (рисунок 20, таблица 14). Для пчел с пасек северных районов частота регистрации данного аллеля составила 58,6% (минимальное значение – 36,0% – выявлено у пчел с пасек Бакчарского района, максимальное значение – 78,9% – для пчел с пасек Чаинского района). У пчел с пасек южных районов частота регистрации аллеля 218 пн составила 42,3% (минимальное значение 27,4% выявлено для пчел с пасек Асиновского района, максимальное значение 81,9% – для пчел с пасек Шегарского района) (Приложение А, таблица А.3).

По локусу Ar049 у пчел с пасек южных районов выявлено 7 аллелей, три из которых наиболее часто встречаются – аллели размером 127 пн, 130 пн и 139 пн; для пчел с пасек северных районов из 6 выявленных аллелей наиболее часто встречались аллели размером 121 пн, 127 пн, 130 пн и 139 пн (таблица 14). Для пчел северной и южной части области преобладал аллель размером 127 пн, частота регистрации которого составила 66,97% и 45,55%, соответственно (рисунок 20). Для пчел с пасек северных районов минимальное значение частоты регистрации аллеля 127 пн составило 44,0% у пчел с пасек Бакчарского района, максимальное значение – 88,0% у пчел с пасек Колпашевского района. Для пчел с пасек южных районов частота регистрации аллеля 127 пн варьировала от 32,0% у пчел с пасек Асиновского района до 62,1% у пчел с пасек Зырянского района) (Приложение А, таблица А.3).

Аллельный спектр локуса H110 у пчел с пасек южных районов представлен 8 аллелями (размер аллелей от 152 пн до 170 пн), для пчел с пасек северных районов – 5 аллелями (размер аллелей от 160 пн до 170 пн) (Приложение А, таблица А.3). В обеих выборках наиболее часто встречались аллели размером 162 пн и 170 пн, с преобладанием аллеля 162 пн (рисунок 21). Для пчел с пасек северных районов частота регистрации данного аллеля составила 73,1% (минимальное

значение 24,1% выявлено у пчел с пасек Парабельского района, максимальное значение – 92,0% – у пчел с пасек Бакcharского района). У пчел с пасек южных районов частота регистрации аллеля 162 пн составила 71,4% (минимальное значение 58,6% выявлено у пчел с пасек Кожевниковского района, максимальное значение 91,7% – у пчел с пасек Первомайского района) (Приложение А, таблица А.3).

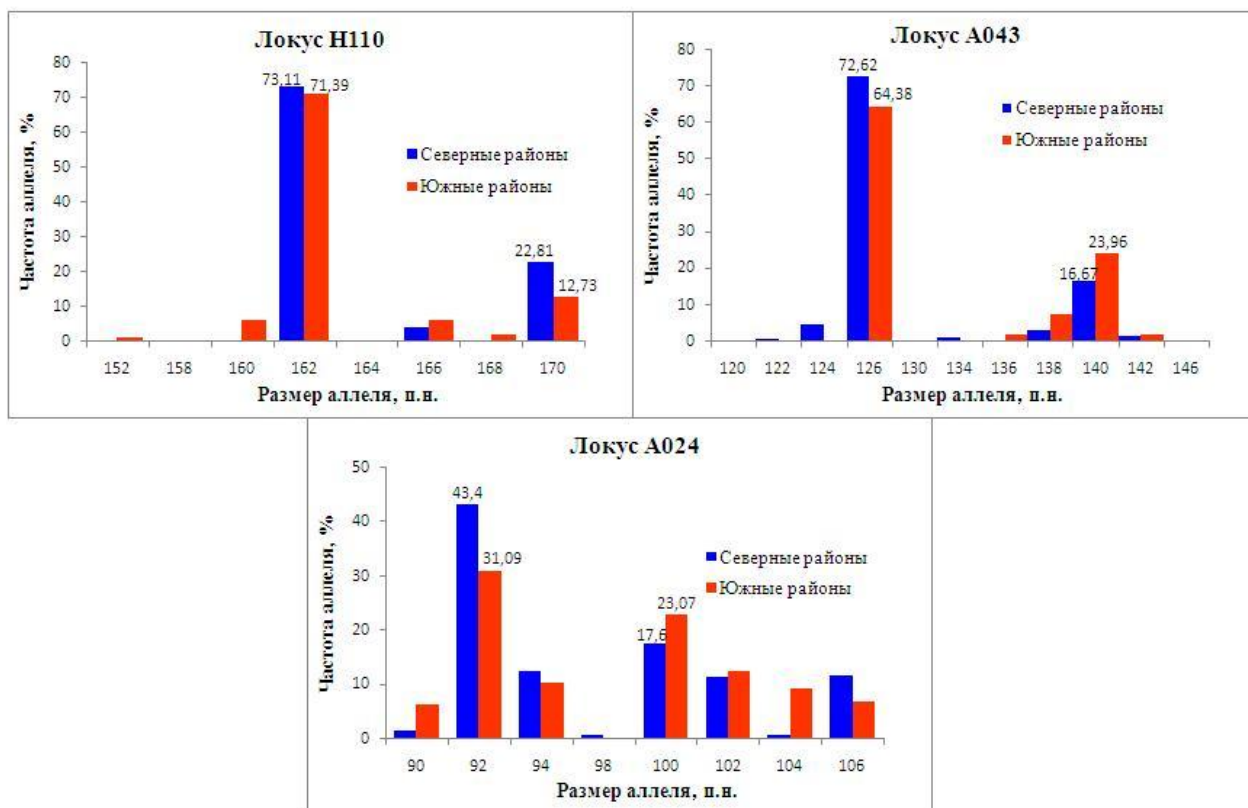


Рисунок 21 – Характеристика аллельного спектра и частота регистрации аллелей микросателлитных локусов H110, A043, A024 у медоносных пчел с пасек Томской области.

Примечание. Ошибка частоты аллеля находится в пределах 0,001–0,020 (данные представлены в таблице А.3, Приложение А).

По локусу A043 наибольшее количество аллелей (9 аллелей) зарегистрировано у пчел с пасек северных районов. Размер аллелей варьировал от 120 пн до 146 пн. У пчел с пасек южных районов по данному локусу зарегистрировано 7 аллелей размером от 124 пн до 142 пн (Приложение А, таблица А.3) В обеих выборках (северные и южные районы) с наибольшей частотой регистрации (72,6% и 64,4%, соответственно) был отмечен аллель размером 126 пн

(рисунок 21). У пчел с пасек северных районов минимальная частота регистрации данного аллеля (46,9%) была отмечена у пчел с пасек Бакчарского района, максимальное значение (88,3%) – у пчел с пасек Кривошеинского района. У пчел с пасек южных районов минимальная частота регистрации аллеля «126» (37,9%) была отмечена у пчел с пасек Асиновского района, максимальное значение (85,0%) – у пчел с пасек Кожевниковского района (Приложение А, таблица А.3).

По локусу A024 было отмечено большее число аллелей (8 аллелей) у пчел с пасек северных районов по сравнению с южными (7 аллелей). Размер выявленных аллелей варьировал от 90 пн до 106 пн, с преобладанием аллеля 92 пн в обеих выборках (таблица 14, рисунок 21). Частота регистрации преобладающего аллеля у пчел с пасек северных районов составила 43,4% (минимальное значение частоты регистрации аллеля, равное 15,3%, выявлено у пчел с пасек Парабельского района, максимальное значение – 74,6% – у пчел с пасек Чаинского района). У пчел с пасек южных районов частота регистрации преобладающего аллеля составила 31,3% (минимальное значение частоты регистрации аллеля – 10,0% – выявлено у пчел с пасек Кожевниковского района, максимальное значение – 55,2% – у пчел с пасек Первомайского района) (Приложение А, таблица А.3).

По локусу Ar243 у пчел с пасек как северных, так и южных районов было зарегистрировано одинаковое количество аллелей (8 аллелей), спектр которых включал аллели размером от 252 пн до 274 пн (таблица 14, Приложение А, таблица А.3). Преобладающий аллель выявлен только у пчел с пасек южных районов области: аллель размером 252 пн зарегистрирован у 46,37% пчел. Тогда как для пчел с пасек северных районов по данному локусу почти с равной частотой регистрации (не превышающей 30%) встречались аллели размером 252 пн, 255 пн, 259 пн и 262 пн (рисунок 22).

Одинаковое количество аллелей (5 аллелей) у пчел с пасек северных и южных районов было выявлено по локусу SV185. У пчел с пасек северных районов размер зарегистрированных аллелей варьировал от 260 п. до 272 пн, у пчел с пасек южных районов – от 263 пн до 278 пн (таблица 14, Приложение А, таблица А.3). С наибольшей частотой в обеих выборках встречался аллель размером 269 пн,

однако, как для пчел с пасек северных районов, так и для пчел с пасек южных районов частота регистрации данного аллеля не превышала 40% и составила 33,07% и 37,09%, соответственно. Примерно с одинаковой частотой регистрации (более 20%) выявлялись аллели размером 263 пн и 266 пн (рисунок 22).

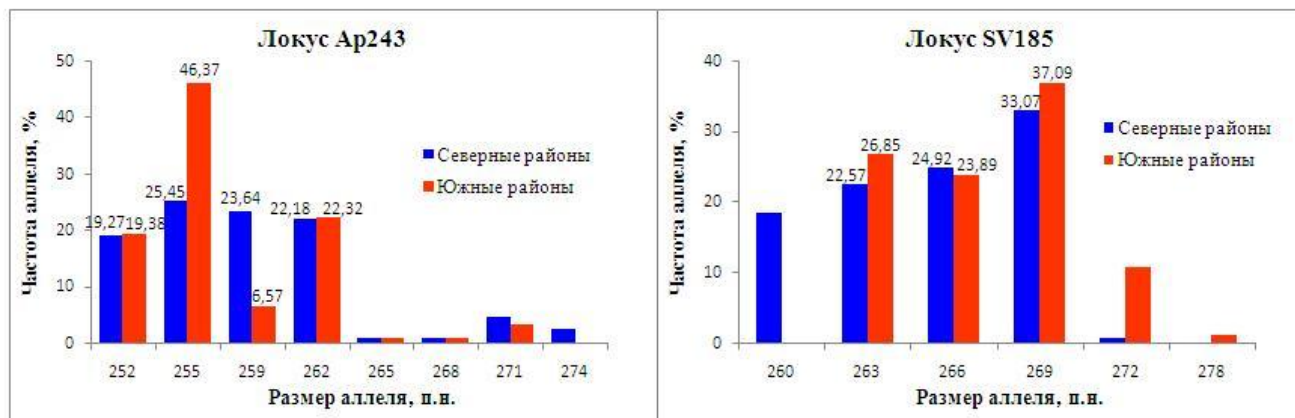


Рисунок 22 – Характеристика аллельного спектра и частота регистрации аллелей микросателлитных локусов Ar243 и SV185 у медоносных пчел с пасек Томской области.

Примечание. Ошибка частоты аллеля находится в пределах 0,002–0,020
(данные представлены в таблице А.3, Приложение А).

С целью оценки генетического разнообразия медоносных пчел на пасеках Томской области был проведен сравнительный анализ значений наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности (таблица 15; Приложение А, таблица А.4). У пчел с пасек как северных, так и южных районов по всем исследованным локусам выявлены более низкие значения наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с ожидаемой, что может быть связано с особенностями репродуктивной биологии пчел.

Для ряда выборок пчел из разных районов области по некоторым локусам были выявлены различия по соотношению наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. Например, для пчел с пасек Парабельского района преобладание значения наблюдаемой гетерозиготности над значением ожидаемой гетерозиготности было выявлено для локусов A008 и H110; для остальных локусов, наоборот, значение ожидаемой гетерозиготности было выше, чем значение

наблюдаемой гетерозиготности. Аналогичная ситуация (более высокие значения наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с ожидаемой гетерозиготностью) была выявлена у пчел с пасек Колпашевского района по локусам A008, A113, A024; у пчел с пасек Чаинского района – по локусам A008, A024, H110, SV185; у пчел с пасек Молчановского района – по локусу Ap049; у пчел с пасек Кривошеинского района – по локусам A113, A043, H110, SV185; у пчел с пасек Бакчарского района – по локусу H110; у пчел с пасек Тегульдетского района – по локусам A043, Ap049, A024, H110, SV185; AC117; у пчел с пасек Первомайского района – по локусам A113, H110, AC117; у пчел с пасек Асиновского района – по локусу H110; у пчел с пасек Шегарского района – по локусам A113, A043, A024, H110, SV185; у пчел с пасек Зырянского района – по локусу Ap049; у пчел с пасек Кожевниковского района – по локусам A008, A113, Ap049 и H110. Для большинства выборок пчел (из 9 районов области) преобладание наблюдаемого уровня гетерозиготности над ожидаемым было выявлено по локусу H110. Для пчел с пасек Томского района по всем микросателлитным локусам было показано преобладание ожидаемого уровня гетерозиготности над наблюдаемым (Приложение А, таблица А.4).

Таблица 15 – Значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в выборках пчел с пасек северных и южных районов Томской области

Локус	Северные районы		Южные районы		Область	
	<i>Ho</i> ±s.e.	<i>He</i> ±s.e.	<i>Ho</i> ±s.e.	<i>He</i> ±s.e.	<i>Ho</i> ±s.e.	<i>He</i> ±s.e.
A008	0,295±0,025	0,364±0,024	0,479±0,026	0,699±0,016	0,391±0,018	0,569±0,015
AC117	0,409±0,027	0,643±0,011	0,367±0,025	0,630±0,011	0,386±0,018	0,638±0,008
A113	0,445±0,027	0,589±0,016	0,577±0,025	0,726±0,011	0,513±0,019	0,672±0,010
A043	0,393±0,027	0,442±0,021	0,355±0,027	0,522±0,018	0,337±0,019	0,514±0,014
Ap049	0,401±0,027	0,517±0,021	0,485±0,026	0,663±0,009	0,446±0,019	0,619±0,011
Ap243	0,364±0,029	0,790±0,005	0,266±0,026	0,692±0,013	0,321±0,020	0,761±0,006
A024	0,610±0,026	0,738±0,012	0,539±0,027	0,806±0,007	0,574±0,019	0,780±0,007
H110	0,396±0,027	0,412±0,019	0,368±0,025	0,466±0,021	0,381±0,018	0,445±0,014
SV185	0,636±0,027	0,743±0,005	0,632±0,026	0,634±0,019	0,721±0,007	0,744±0,005
Примечание. <i>Ho</i> – наблюдаемая гетерозиготность; <i>He</i> – ожидаемая гетерозиготность						

Таким образом, согласно данным анализа полиморфизма ядерной ДНК пчел большее генетическое разнообразие показано для пчел с пасек южных районов Томской области по сравнению с северными районами. Так, по микросателлитным

локусам A008, AC117, A113, Ap049, H110 выявлен более широкий аллельный спектр у пчел, обитающих в южных районах, в отличие от северных районов, причем наибольшее генетическое разнообразие было выявлено для пчел с пасек Томского района. Для локусов A008, A113, Ap049 и H110 для пчел с пасек южной части области были зарегистрированы «легкие» аллельные варианты, в отличие от аллелей, выявленных для пчел с пасек северной части области. Вместе с тем, одни и те же преобладающие аллели были отмечены для пчел с пасек как северных, так и южных районов по большинству изученных микросателлитных локусов (Приложение А, таблица А.3). Только по двум микросателлитным локусам – A043 и A024 – выявлено большее генетическое разнообразие для пчел с пасек северных районов по сравнению с южными. По локусу A043 у пчел северной части области были выявлены как «легкие», так и «тяжелые» аллельные варианты по сравнению с пчелами южных районов. По локусу A024 аллель размером 98 пн был выявлен для пчел только на одной пасеке, расположенной на севере области – в Кривошеинском районе (Приложение А, таблица А.3).

Таким образом, для пчел с пасек южных районов показано большее генетическое разнообразие по большинству изученных локусов по сравнению с пчелами с пасек северных районов области, что может определяться различными факторами, такими как географические (экологические) особенности локализации пасек (специфическая адаптация к местным условиям), породная принадлежность пчелиных семей (происхождение), деятельность человека (различное развитие пчеловодства в разных районах Томской области) и др.

Факторы, определяющие генетическое разнообразие медоносных пчел, обитающих на пасеках Томской области. Для выявления факторов, определяющих генетическое разнообразие и генетическую гетерогенность выборок пчел, полученных с пасек Томской области, был использован метод главных компонент (Principal Component Analysis – PCA). Анализ был проведен на основании данных частот аллелей 9 микросателлитных локусов – A008, A113, AC117, Ap243, H110, A024, A043, Ap049 и SV185. Были изучены выборки пчел с пасек 13 районов Томской области. Согласно полученным результатам

сравниваемые выборки пчел по проанализированным ядерным маркерам образовали кластерные группы, характеризующие различную географическую локализацию (рисунок 23).

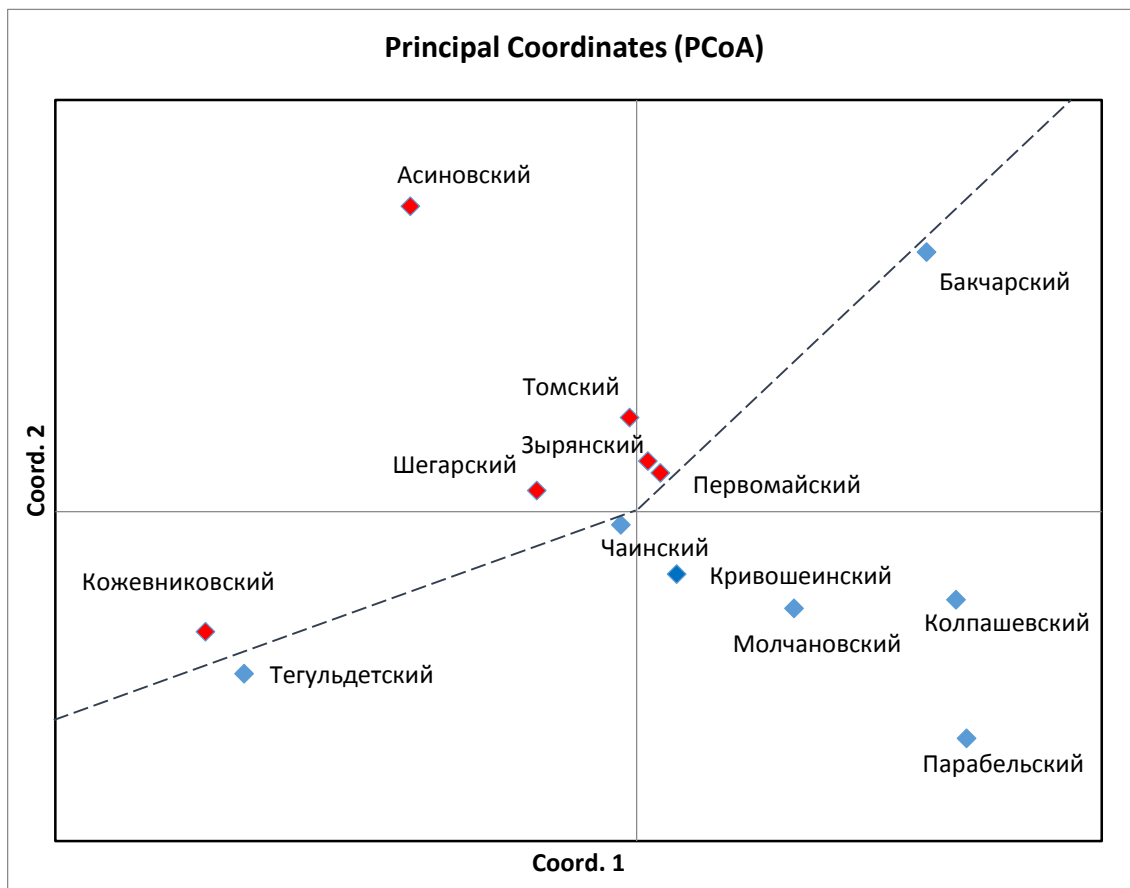


Рисунок 23 – Расположение в пространстве главных компонент выборок медоносных пчел с пасек 13 районов Томской области по данным об изменчивости 9 микросателлитных локусов.

Примечание. Coord. 1 – первая главная компонента, Coord. 2 – вторая главная компонента. Красным цветом отмечены выборки пчел с пасек южных районов; синим – выборки пчел с пасек северных районов.

Суммарно первая и вторая главные компоненты объясняют менее 50% изменчивости, что свидетельствует о том, что географическая локализация если и вносит вклад в определение генетического разнообразия медоносных пчел, но является не единственным фактором. Согласно полученным результатам, по проанализированным генетическим маркерам исследуемые выборки пчел разделяются в зависимости от географической принадлежности (северные и

южные районы), но не образуют четких кластеров (наблюдается значительный разброс выборок пчел, особенно северных районов, что может быть связано с удаленностью и изолированностью пасек этих районов). Наиболее близкими по генетическим особенностям были выборки пчел с пасек южных районов (Томского, Зырянского и Шегарского), характеризующихся высоким уровнем пчеловодства, активным завозом пчелиных семей южного происхождения и большим количеством гибридных пасек. Выборка пчел Первомайского района (слабое развитие пчеловодства) также располагается рядом с этими выборками, но включает только образцы двух семей.

Для оценки роли других факторов, а именно происхождения медоносных пчел (чистопородность, гибриды) в формировании генетического разнообразия медоносных пчел на пасеках Томской области, были проанализированы 24 выборки медоносных пчел, полученные из 24 населенных пунктов Томской области, с использованием метода главных компонент (РСА) по данным о вариабельности 9 микросателлитных локусов для визуализации дистанционности между собой выборок различного происхождения (рисунок 24).

Согласно полученным результатам, по изученным 9 генетическим маркерам сравниваемые выборки пчел четко кластеризуются в зависимости от породной принадлежности. Первая главная компонента объясняет около 30% суммарной изменчивости и дифференцирует выборку пчел, имеющих происхождение от среднерусских пчел, от двух других выборок – выборок гибридных пчел на основе карпатской породы и выборок пчел с пасек со смешанным породным составом.

Наиболее крупный кластер включает выборки пчел среднерусской породы (пчелы с пасек с. Могочино, с. Семилужки, с. Тегульдет, п. Заречный, с. Дубровка) и выборки гибридов на основе среднерусской породы (выборки пчел с пасек с. Леботер, с. Кривошеино, с. Парабель, д. Стрельниково, урочище Кужербак, д. Тихомировка, с. Кожевниково, с. Подгорное и д. Еловка). Вместе с тем, в данную кластерную группу также вошли пчелы, полученные с пасек со смешанным

породным составом (с. Курлек, с. Шегарка) и выборки гибридных пчел на основе карпатской породы (окр. г. Колпашево, д. Новоабрамкино).

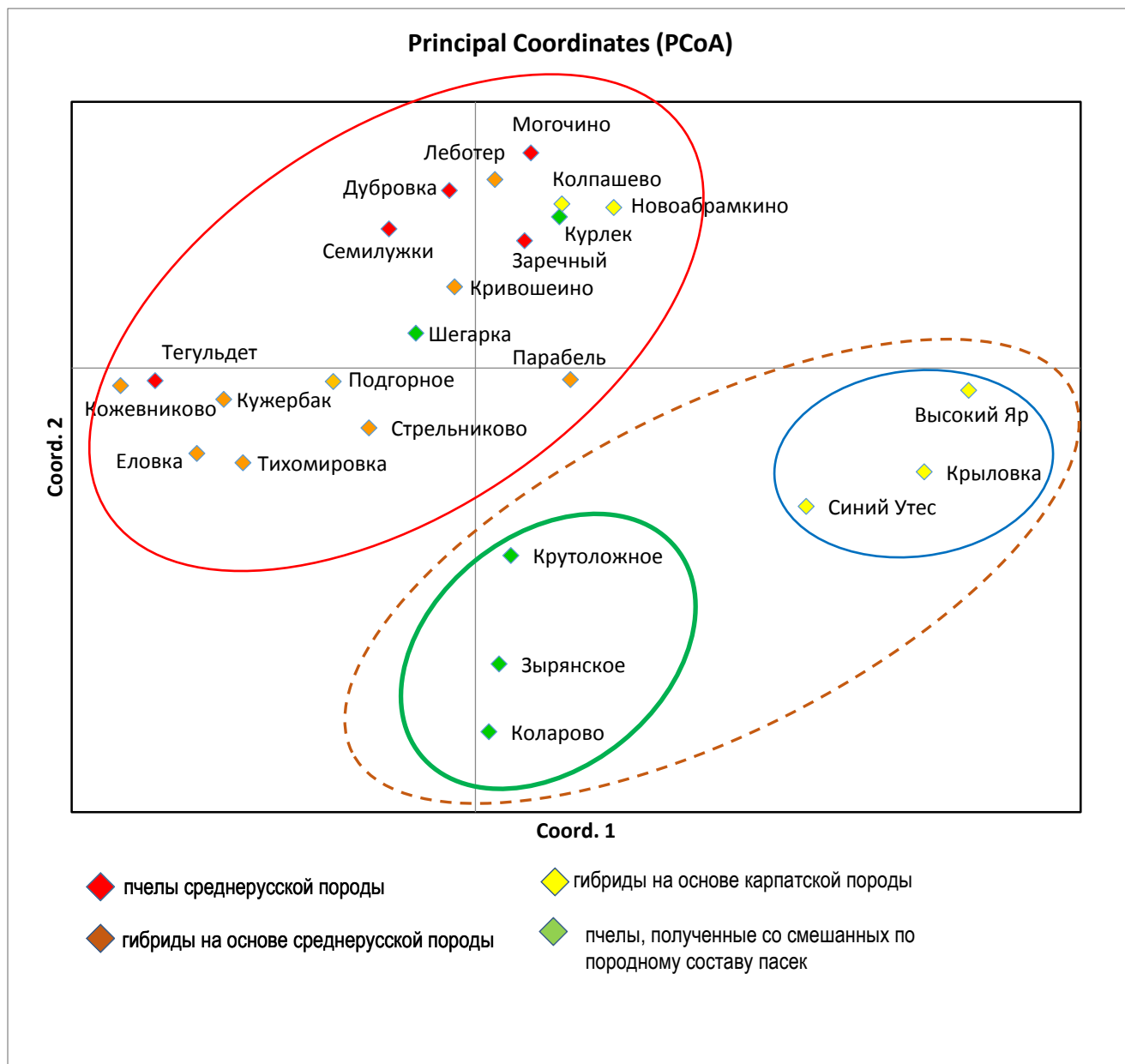


Рисунок 24 – Расположение в пространстве главных компонент выборок медоносных пчел с пасек Томской области, имеющих различное происхождение, по данным об изменчивости 9 микросателлитных локусов

С одной стороны, на данное распределение выборок может оказывать влияние географический фактор (вторая компонента, вероятно, отражает географическую локализацию выборок): выборки пчел с пасек с. Колпашево и д. Новоабрамкино располагаются в Колпашевском районе (наиболее удаленный

северный район Томской области) в отличие от выборок гибридных пчел на основе карпатской породы, образующих отдельный кластер (с. Высокий Яр, д. Крыловка – Бакчарский район, северный район; п. Синий Утес – Томский район, южный район). С другой стороны, выборки пчел могут группироваться в зависимости от степени гибридизации пчел и от соотношения пчел разного происхождения (для смешанных выборок). Так, выборки пчел, полученные с пасек со смешанным породным составом, образуют обособленную периферийную группу (д. Крутоложное, с. Зырянское и с. Коларово), что может быть связано с тем, что в данных выборках преобладают гибридные пчелы на основе «южных» пород. Наоборот, гибридизация со среднерусской породой и, возможно, большее замещение генов «южных» пород «среднерусскими» генами отмечено для пчел выборок с пасек Колпашевского района (окр. г. Колпашево, д. Новоабрамкино), что, возможно, объясняет интеграцию этих выборок в основную группу пчел, имеющих происхождение от среднерусской породы. Кроме того, было показано, что ядерный геном гибридов как на основе среднерусской породы, так и на основе пород «южного» происхождения, более соответствуют среднерусской пчеле (см. главу 3.3).

Таким образом, среди факторов, определяющих генетическое разнообразие медоносных пчел на пасеках Томской области, можно выделить следующие: географическая локализация пасек, породная принадлежность пчелиных семей, а также изолированность пасек и уровень интрогрессии генов в процессе гибридизации. Каждый из предполагаемых факторов не является определяющим, но, вероятно, имеет место их комплексное воздействие на формирование генетического разнообразия пчел, причем значительное влияние на проявление этих факторов оказывает деятельность человека (выбор породы пчел, контроль чистопородности и др.).

Генетическое разнообразие пчелиных семей, соответствующих стандарту среднерусской породы, по комплексу микросателлитных локусов. В результате проведенного комплексного исследования, включающего морфометрический и мтДНК анализ, были определены пчелиные семьи,

соответствующие стандарту среднерусской породы. Всего выявлено 13 пчелиных семей, в том числе 3 семьи с пасеки с. Тегульдет (Тегульдетский район), 3 семьи с пасеки с. Могочино (Молчановский район), 2 семьи с пасеки п. Заречный (Томский район) и 5 семей с пасеки с. Дубровка (Зырянский район). Для пчел с данных пасек был проведен сравнительный анализ генетического разнообразия с целью оценки «чистопородности» семей по ядерному геному (анализ уровня интрогрессии генов линии С («южные» породы) в линию М (среднерусская порода). В качестве контрольной группы использована выборка пчел южного происхождения (карпатская порода, группа сравнения), завезенных на территорию Сибири из пчелопитомников карпатской породы (Россия, Украина). В группу пчел карпатской породы вошли пчелы с пасеки д. Цветковка (Асиновский район) и двух пасек, располагающихся в окрестностях г. Томска (Томский район). Для анализа использованы данные по вариабельности 9 микросателлитных локусов (A008, AC117, AC216, Ap049, A024, H110, SV185, A043 и Ap243) у пчел среднерусской и карпатской пород (таблица 16).

Таблица 16 – Частота регистрации* преобладающих аллелей 9 микросателлитных локусов у пчел среднерусской породы, полученных с пасек Томской области

Размер аллеля, пн	Частота аллелей у пчел среднерусской породы (линия М) с пасек			
	с. Тегульдет	с. Могочино	п. Заречный	с. Дубровка
1	2	3	4	5
Локус A008				
162	0,889±0,023	0,933±0,032	0,750±0,056	0,850±0,046
170	0,072±0,019	0,050±0,028	0	0
172	0	0	0	0,067±0,032
174	0	0	0,117±0,041	0
Локус AC117				
172	0,290±0,034	0	0	0
176	0	0,050±0,028	0,233±0,055	0,067±0,032
180	0,700±0,035	0,100±0,039	0,067±0,032	0
184	0	0,850±0,046	0,700±0,059	0,883±0,041
Локус A113				
212	0	0,167±0,048	0,267±0,057	0
218	0,511±0,036	0,717±0,058	0,350±0,062	0,603±0,064
220	0,489±0,036	0,067±0,032	0,333±0,061	0,190±0,052
0	0	0	0	0,103±0,040

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5
Локус Ap243				
252	0	0	0,105±0,050	0
255	0,524±0,038	0,196±0,053	0,079±0,044	0,111±0,043
259	0	0,268±0,059	0,105±0,05	0
262	0,276±0,034	0,321±0,062	0,342±0,077	0,722±0,061
268	0	0	0,132±0,055	0
271	0,106±0,024	0,143±0,047	0,210±0,066	0
274	0,071±0,020			
Локус A024				
92	0,478±0,037	0	0,283±0,058	0,783±0,053
94	0	0,717±0,058	0,367±0,062	0
100	0,073±0,019	0	0,150±0,046	0,217±0,053
102	0	0,250±0,056	0,200±0,052	0
106	0,449±0,037			
Локус A043				
126	0,798±0,030	0,750±0,056	0,850±0,046	0,931±0,033
138	0	0,200±0,052	0,067±0,032	0
140	0,163±0,028	0,050±0,028	0	0,069±0,033
Локус Ap049				
120	0,360±0,037	0	0	0
127	0,610±0,037	0,750±0,056	0,617±0,063	0,800±0,052
130	0	0,117±0,041	0,383±0,063	0,200±0,052
139	0	0,133±0,044	0	0
Локус H110				
162	0,687±0,035	0,800±0,052	0,950±0,028	0,793±0,053
166	0	0,083±0,036	0	0
170	0,313±0,035	0,117±0,041	0,050±0,028	0,207±0,053
Локус SV185				
263	0,186±0,030	0,321±0,062	0,483±0,065	0,310±0,061
266	0,110±0,024	0,143±0,047	0,100±0,039	0,224±0,055
269	0,703±0,034	0,536±0,067	0,383±0,063	0,448±0,065
Примечание. Приведена частота регистрации аллелей (± ошибка). Частота аллелей более 25% выделена жирным шрифтом.				

В результате анализа вариабельности 9 микросателлитных локусов установлено что наиболее «чистыми» являются пчелы от семей, полученных с пасек с. Тегульдет и с. Дубровка, ядерный геном которых представлен генами пчел среднерусской породы. Некоторое влияние пород южного происхождения

показано для одной семьи с пасеки с. Могочино и двух семей с пасеки п. Заречный (обнаружена незначительная доля генов карпатской породы) (рисунок 25).

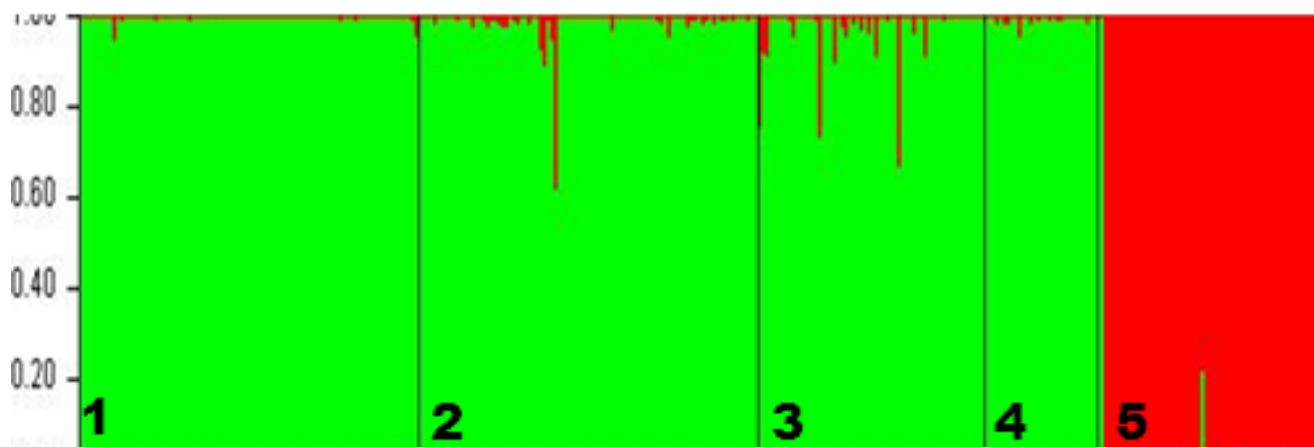


Рисунок 25 – Гистограмма уровня интрогрессии генов у пчел от семей среднерусской породы, построенная на основе анализа вариабельности 9 микросателлитных локусов:

1 – пчелы с пасеки с. Тегульдет; 2 – пчелы с пасеки с. Могочино; 3 – пчелы с п. Заречный; 4 – пчелы с пасеки с. Дубровка; 5 – пчелы карпатской породы. Зеленый цвет отражает представленность ядерных генов, характерных для среднерусской породы *A. m. mellifera*, красный цвет – представленность генов карпатской породы *A. m. carpatica* (медоносные пчелы от семей, завезенных на территорию Томской области).

Таким образом, в результате анализа особенностей генетического разнообразия пчелиных семей, соответствующих стандарту среднерусской породы, по комплексу микросателлитных локусов было выявлено, что пчелиные семьи с пасеки с. Тегульдет, с. Дубровка, а также две семьи с пасеки с. Могочино являются наиболее «чистопородными». Данный фрагмент исследования представляет значительный интерес для практического пчеловодства, так как выявленная группа пчел среднерусской породы с пасек Томской области может служить в качестве исходного материала для племенного ядра в пчелопитомнике для селекционно-племенной работы по культивированию и сохранению среднерусской породы медоносной пчелы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате комплексного исследования медоносной пчелы *Apis mellifera* представлена морфометрическая и генетическая характеристика медоносных пчел, обитающих на территории Томской области.

Анализ митохондриального генома позволил установить происхождение пчел по материнской линии; было выявлено три варианта локуса COI–COII мтДНК – варианты RQQ и RQQQ, специфичные для среднерусской породы, и вариант Q, характерный для пород южного происхождения. Большинство пчелиных семей на пасеках Томской области имеет происхождение от среднерусской породы медоносной пчелы. Характеристика разнообразия медоносных пчел Томской области на основании данных анализа мтДНК (локус COI–COII) показала сложный и мозаичный характер структуры популяции, особенно в южных районах области. Геногеографическая карта генофонда митохондриальной ДНК медоносной пчелы Томской области характеризуется определенной специфичностью и отличается от других территорий России, например, Бурзянского района Республики Башкортостан, где сохранился резерват генофонда *A. m. mellifera*, локализованный в специализированном заповеднике бортевых пчел «Шульган-Таш» (Ильясов и др., 2007а; Ильясов, 2016). На территории Томской области выявлено лишь несколько локальных популяций с однородным по генетическому (породному) составу пчел, имеющих происхождение от среднерусской породы по материнской линии. В большинстве случаев регистрировался высокий уровень дифференциации исследованных пасек по генетическому разнообразию локуса COI–COII мтДНК. Очевидно, что между локальными популяциями медоносной пчелы, обитающих на территории Томской области, происходит непрерывный поток генов как под воздействием антропогенных, так и естественных факторов (что особенно характерно для южных районов, и Томского района, в частности).

Для более детальной характеристики породного состава медоносных пчел на территории области был использован морфометрический метод, позволяющий

оценить не только материнскую, но и отцовскую составляющую в геноме пчелы, и была проведена оценка изменчивости основных экстерьерных показателей (кубитального и гантельного индексов, дискоидального смещения). В результате морфометрического исследования пчел было показано, что большинство пчелиных семей на пасеках Томской области представлено гибридами между среднерусской породой и породами южного происхождения (преимущественно карпатской породой). Вместе с тем были выявлены отдельные пасеки (пчелиные семьи), где культивируется среднерусская порода медоносной пчелы, которые были детально исследованы, в том числе с использованием маркеров ядерного генома (комплекс микросателлитных локусов).

Данные, полученные в результате морфометрического анализа, позволили установить, что в условиях гибридизации для определения породной принадлежности важно учитывать не только особенности мтДНК, но и морфометрические показатели. При этом важным является определение согласованности изменчивости пороодно-определяющих морфометрических показателей и вариантов локуса мтДНК. Первоначально был проведен сравнительный анализ морфометрических особенностей медоносных пчел, имеющих различное происхождение, а затем исследована согласованность изменчивости пороодно-определяющих морфометрических признаков у медоносных пчел, имеющих происхождение от среднерусской породы по материнской линии (варианты RQQ и RQQQ локуса мтДНК). В результате данного фрагмента исследования выявлен высокий уровень гибридизации, показано несоответствие данных морфометрического исследования и анализа мтДНК для большинства гибридных семей: практически не регистрируется соответствие между заключением о принадлежности к породе на основании данных по вариантам мтДНК и специфичными для различных пород морфометрическими показателями. Было показано, что гибридные семьи преимущественно распространены на пасеках, где не контролируется породность медоносных пчел, тогда как наибольшее соответствие значений морфометрических показателей стандарту среднерусской породы показано для выборки пчел, имеющих варианты RQQQ и

PQQ, обитающих на пасеках, где контролируется породность разводимых пчел. Кроме того, на основании данных об изменчивости 9 микросателлитных локусов была проведена оценка интрогрессии генов пород медоносной пчелы южного происхождения (эволюционная линия С) в М-линию (среднерусская порода) и показано, что ядерный геном гибридных пчел более соответствует среднерусской породе (наблюдается замещение «южных» генов генами среднерусской пчелы), что может быть результатом адаптации медоносных пчел к суровым природно-климатическим условиям Сибири. Следы метисации пчелами среднерусской породы были отмечены также для пчел карпатской породы, полученных их пчелопитомников и разводимых на пасеках Томской области (районированная карпатская порода).

С целью оценки генетического разнообразия исследованных выборок, а также выявления диагностических маркеров, определения генетической консолидированности и генеалогических различий между популяциями было проведено исследование полиморфизма микросателлитных локусов у пчел, которое позволило описать генетическое разнообразие медоносных пчел в Томской области, включая среднерусскую породу. Показано, что большее генетическое разнообразие по большинству исследованных микросателлитных локусов показано для пчел с пасек южных районов Томской области, что может быть связано с более развитым пчеловодством на юге области, активным завозом пчелосемей различного происхождения на данную территорию, а также отражать роль географических (экологических) факторов. Установлено, что генетическое разнообразие медоносных пчел, обитающих на пасеках Томской области, определяется не отдельно взятым показателем (географическая локализация и изолированность пасек, породная принадлежность пчел (происхождение), уровень интрогрессии генов в процессе гибридизации), а комплексным воздействием вышеназванных факторов, на проявление которых значительное влияние оказывает деятельность человека (контроль чистопородности пчелиных семей, выбор породы пчел и др.).

Результаты, полученные при исследовании variability 9 микросателлитных локусов у медоносных пчел, обитающих в Томской области, являются первичными данными для разработки общей универсальной шкалы длин фрагментов ДНК исследованных микросателлитных локусов, что, в свою очередь, позволит генотипировать пчел и выполнять внутривидовые и межвидовые сравнения, временной и пространственный мониторинг генофондов. Так, были описаны локусы, которые представляют интерес для выделения экотипов *A. m. mellifera*. Прежде всего, это локус A008, для которого специфический спектр аллелей был обнаружен у пчел *A. m. mellifera*, живущих в Сибири, по сравнению с пчелами этого подвида из популяций Европы и Урала (Ильсов, 2016; Franck et al., 1998; Garnery et al., 1998b).

При исследовании полиморфизма микросателлитного локуса A8 (=A008) у пчел 17 популяций Европы было зарегистрировано 14 аллелей размером от 116 пн до 166 пн, причем аллели «158», «160», «162» и «164» рассматриваются как диагностические, и, хотя они описаны у пчел *A. m. mellifera* (линия М), считаются определяющими принадлежность пчел к линии С, то есть для линии М являются привнесенными пчелами другой эволюционной ветви (процесс интрогрессии). Наиболее часто в популяциях медоносных пчел Франции, Бельгии и Швеции (*A. m. mellifera*, линия М) встречается аллель размером 148 пн (частота регистрации аллеля 26,7–96,9%), который не зарегистрирован у пчел в популяции Греции (*A. m. macedonica*, линия С), то есть вероятно, аллель маркирует пчел линии М. Более «тяжелые» аллели размером 158–164 пн описаны у пчел *A. m. mellifera* (линия М) и *A. m. macedonica* (линия С), но у пчел *A. m. mellifera* эти аллели встречаются с низкой частотой (10,0–11,7%) и характерны для пчел, имеющих митохондриальный гаплотип линии С (вариант Q) (Franck et al., 1998; Garnery et al., 1998b). Для пчел *A. m. mellifera* уральской (бурзянской) популяции наиболее часто встречающимся аллелем был аллель размером 154 пн (Ильсов, 2016). У пчел, обитающих на территории Томской области, также выявлено 14 аллелей локуса A008 размером 154–178 пн, то есть зарегистрированы более «тяжелые» варианты по сравнению со спектром аллелей у пчел европейских и бурзянской популяций, у

которых вообще не выявлены аллели размером более 166 пн. На территории Томской области у пчел преобладает аллель «162», тогда как аллель «148», наиболее часто встречающийся у пчел *A. m. mellifera* на территории Европы, вообще не обнаружен. Аллель «162», вероятно, является специфичным для среднерусских пчел (*A. m. mellifera*, линия М), обитающих на территории Томской области, так как выявлен во всех пчелиных семьях, имеющих происхождение от среднерусской породы. Таким образом, результаты настоящего исследования в отношении спектра аллелей локуса A008 у пчел не согласуются с данными по европейским популяциям, согласно которым аллели размером более 158 пн рассматриваются как специфичные для линии С и не характерные для *A. m. mellifera*. Кроме того, выявлены различия в спектре аллелей локуса A008 у пчел томской и бурзянской популяций. Вероятно, следует рассматривать выявленные аллели не только и не столько как определяющие генетическое разнообразие разных пород (происхождение пчел), но как связанные с географическими и экологическими условиями обитания (специфические адаптации к местным условиям) (De la Rúa et al., 2009; Meixner et al., 2013), поскольку исследованы разные экотипы медоносных пчел (европейская, уральская и сибирская популяции).

Кроме микросателлитного локуса A008, интерес для дальнейшего исследования в плане включения ДНК-маркеров в диагностические панели представляют локусы A043 и A113, аллели которых 126 пн и 218 пн, соответственно, можно рассматривать как маркеры адаптации к условиям Сибири; частота этих аллелей была высокой у особей *A. m. mellifera*, живущих в Сибири и у гибридов; и эти аллели не являются специфическими для «южных» пород пчел (Ostroverkhova et al., 2017). Для оценки адаптивного и избирательного потенциала пчел необходимо продолжить генетико-географическое исследование медоносных пчел, принимая во внимание не только породу пчел, но и климатические условия (экологические факторы), которые влияют на формирование специфичности в структуре генофонда пчел в разных регионах.

Разработка диагностических ДНК-маркеров позволит проводить оценку породности и качества пчел и пчелосемей, что является научной основой генетической паспортизации медоносных пчел – одной из основных задач племенной работы в пчеловодстве. Так, детальное исследование медоносных пчел среднерусской породы по комплексу микросателлитных локусов, выполненное в настоящей работе, позволило выявить пчелиные семьи с некоторых пасек Томской области (с. Могочино, с. Тегульдет и др.), которые могут быть использованы в качестве исходного материала для селекционно-племенной работы.

По результатам комплексного исследования медоносных пчел, обитающих на территории Томской области, можно сделать следующие **выводы**:

1. Три варианта локуса COI–COII мтДНК (PQQ и PQQQ, характерные для среднерусской породы, и Q, специфичный для «южных» пород) зарегистрированы у медоносных пчел, обитающих на пасеках Томской области. Происхождение по материнской линии от среднерусской породы имели 66% пчелиных семей, от пород южного происхождения – 28% семей и смешанное происхождение имели 6% семей.

2. Полное соответствие стандарту среднерусской породы по данным исследования морфометрических показателей установлено только для 13,2% семей, стандарту карпатской породы – для 5,0% семей, стандарту серой горной кавказской породы – для 5,1% семей. Большинство пчелиных семей представляют собой гибриды, основная часть которых (55,6%) – гибриды на основе среднерусской породы, 14,4% – гибриды на основе карпатской породы и 6,7% – гибриды на основе кавказской породы.

3. Среди 10 изученных микросателлитных локусов 9 локусов были полиморфными; по локусу AC216 выявлен только один аллель у всех исследованных пчел. Наибольшее генетическое разнообразие по полиморфным локусам у пчел, обитающих в Томской области, показано по микросателлитным локусам A008 (зарегистрированы 14 аллелей), A113 (18 аллелей) и A043 (11 аллелей); наименьшее – по локусу AC117 (5 аллелей). По всем исследованным локусам выявлены более низкие значения наблюдаемой гетерозиготности по

сравнению с ожидаемой, но статистически значимые различия между значениями наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью показаны только для локуса *Ar243*.

4. Более высокое генетическое разнообразие показано для медоносных пчел, обитающих в южных районах области, по сравнению с пчелами с пасек северных районов по микросателлитным локусам *A008*, *AC117*, *Ar049*, *H110* и *A113*, но преобладали одни и те же общие аллели у пчел с пасек разной географической локализации. Для пчел с пасек южных районов выявлены более короткие аллельные варианты по локусам *A008*, *A113*, *Ar049* и *H110*, тогда как для пчел северных территорий характерны более длинные аллели этих локусов.

5. Пчелиные семьи среднерусской породы, выявленные на территории Томской области (с. Тегульдет, с. Дубровка, с. Могочино) могут служить в качестве первичного материала для племенного ядра в пчелопитомнике среднерусской породы.

Данные о породном составе медоносной пчелы *A. mellifera*, обитающей на территории Томской области, полученные в данном исследовании, послужат дополнением к сведениям о распространении подвидов *A. mellifera* на территории Сибири и сведениям о разнообразии медоносной пчелы на территории всей России, что, в конечном итоге, направлено на выявление и сохранение популяций и генофонда уникального подвида медоносной пчелы – среднерусской породы *A. m. mellifera*.

СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ

мтДНК – митохондриальная ДНК

н.п. – населенный пункт

окр. – окрестность

п. – поселок

с. – село

пн – пара нуклеотидов

ПДРФ – полиморфизм длин рестрикционных фрагментов, RFLP

ПЦР – полимеразная цепная реакция, PCR

A. m. mellifera – среднерусская порода (*Apis mellifera mellifera* L.)

A. m. carpatica – карпатская порода (*Apis mellifera carpatica* Avet.)

A. m. carnica – порода карника (*Apis mellifera carnica* Pol.)

A. m. ligustica – итальянская порода (*Apis mellifera ligustica* Spin.)

A. m. caucasica – серая горная кавказская порода (*Apis mellifera caucasica* Gorb.)

PQQ, PQQQ, Q – варианты локуса COI–COII мтДНК

COI–COII – locus между генами цитохромоксидазы I и цитохромоксидазы II

Но – наблюдаемый уровень гетерозиготности

Не – ожидаемый уровень гетерозиготности

PCA – метод главных компонент (Principal Component Analysis)

SNP – однонуклеотидный полиморфизм (Single Nucleotide Polymorphism)

SNPs – однонуклеотидные полиморфизмы

STR – микросателлитные повторы (Short Tandem Repeat)

RAPD – амплификация ДНК со случайно выбранными праймерами (Random Amplified Polymorphic DNA)

QTL – картирование генов количественных признаков (Quantitative trait loci)

COLOSS – Международная ассоциация по предотвращению массовой гибели пчелиных семей (Prevention of COlony LOSSes)

COLOSS GEI – Экспериментальный проект по изучению влияния факторов внешней среды на генотип медоносных пчел (Genotype-Environment Interactions)

СПИСОК ТЕРМИНОВ И ОПРЕДЕЛЕНИЙ

Аллель – вариант гена.

Микросателлитные локусы – фрагменты ДНК с большим количеством tandemно повторяющихся идентичных «мотивов» или «повторов», представляющих собой короткие последовательности из нескольких (от одной до шести) пар нуклеотидов (также SSR (Simple Sequence Repeats), STR (Short Tandem Repeats)).

Порода – многочисленная, целостная группа животных одного вида, созданная творческим трудом человека, имеющая общую историю развития, характеризующаяся специфическими морфологическими и хозяйственно-полезными свойствами и типом телосложения, которые передаются по наследству, и имеющую в своей структуре необходимое количество линий.

«Южные» породы – группа пород южного происхождения, относящаяся к эволюционным линиям C/O (*A. m. carpatica*, *A. m. carnica*, *A. m. caucasica*, *A. m. ligustica* и др.).

Коллапс пчелиных семей – массовая гибель пчелиных семей в период зимовки и после зимовки, а также внезапное исчезновение пчелиных семей без видимых на то причин (слет пчел, синдром разрушения пчелиных семей).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авдеев Н. В. Выявление уровня «генетического загрязнения» по характеристикам жилкования крыла / Н. В. Авдеев, Н. Е. Макарова, А. В. Петухов // Пчеловодство. – 2009. – № 7. – С. 28–30.
2. Аветисян Г. А. Карпатские пчелы в Рязанской области / Г. А. Аветисян, С. М. Подковко, А. П. Угроватов // Пчеловодство. – 1970. – № 9. – С. 18–21.
3. Аветисян Г. А. Пчеловодство / Г. А. Аветисян. – М.: Колос, 1982. – 295 с.
4. Алпатов В. В. Породы медоносной пчелы и их использование в сельском хозяйстве / В. В. Алпатов. – М.: Московское общество испытателей природы, 1948. – 183 с.
5. Алтухов Ю. П. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова // Генетика. – 2002. – Т. 38, № 9. – С. 1173–1195
6. Арефьев В. А., Лисовенко Л. А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов / В. А. Арефьев, Л. А. Лисовенко. – М.: Изд-во ВНИРО, 1995. – 407 с.
7. Билаш Г. Д. Селекция пчел / Г. Д. Билаш, Н. И. Кривцов. – М.: Агропромиздат, 1991. – 304 с.
8. Билаш Г. Д. Календарь пчеловода / Г. Д. Билаш, Н. Н. Кривцов, В. И. Лебедев. – М.: Изд-во «Нива России», 1999. – 256 с.
9. Боднарчук Л. И. Карпатские пчелы, какие же они? / Л. И. Боднарчук [и др.] // Пчеловодный вестник. – 2008. – № 2. – С. 1–2.
10. Бородачев А. В. Состояние генофонда среднерусских пчел / А. В. Бородачев, Л. Н. Савушкина // Пчеловодство. – 2007. – № 5. – С. 12–14.
11. Бородачев А. В. Сохранение и рациональное использование генофонда пород медоносной пчелы / А. В. Бородачев, Л. Н. Савушкина // Пчеловодство. – 2012. – № 4. – С. 3–5.
12. Бородачев А. В. Биологические признаки среднерусских пчел красноярской популяции / А. В. Бородачев, Л. Н. Савушкина, Н. Н. Гранкин //

Апитерапия сегодня : материалы XVI Всерос. науч. конф. Рыбное, 05–06 октября 2012 г. – Рыбное, 2013. – С. 215–217.

13. Бородачев А. В. Породы и типы пчёл для разведения в Сибири / А. В. Бородачев, Л. Н. Савушкина // Современное состояние и перспективы развития пчеловодства в Сибири : материалы регион. науч.-практ. конф. Красноярск, 26 марта 2015 г. – Красноярск, 2015. – С. 23–28.

14. Брагазин А. А. Экстерьерные отличия пород медоносной пчелы *Apis mellifera* L. / А. А. Брагазин // Принципы экологии. – 2013. – Т. 2, № 2. – С. 6–13.

15. Брагазин А. А. Обоснование использования экстерьерных признаков пород медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в процедуре биомониторинга : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / А. А. Брагазин. – Нижний Новгород, 2014. – 115 с.

16. Брандорф А. З. Популяционно-генетическая дифференциация медоносных пчел Кировской области / А. З. Брандорф [и др.] // Пчеловодство. – 2012. – № 7. – С. 14–16.

17. Брандорф А. З. Популяционная структура медоносных пчел Кировской области / А. З. Брандорф, М. М. Ивойлова // Биомика. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 73–75.

18. Быкова Т. О. К оценке морфогенетического разнообразия медоносной пчелы *Apis mellifera* L. из горно-лесной зоны Крыма / Т. О. Быкова, Т. А. Триселева, А. В. Ивашов, А. Ф. Сафонкин // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – № 6. – С. 625–630.

19. Буренин Н. Л. Справочник по пчеловодству / Н. Л. Буренин, Г. Н. Котова. – Москва: Колос, 1984. – 286 с.

20. Воробьева С. Л. Характеристика экологических факторов, влияющих на жизнедеятельность пчелиных семей в природно-климатических условиях Среднего Предуралья : дис. ... докт. с.- х. наук : 06.02.10 / С. Л. Воробьева. – Ижевск, 2015. – 272 с.

21. Гайдар В. А. Морфоэтологический стандарт карпатских пчел / В. А. Гайдар // Пчеловодство. – 2004. – № 6. – С. 14–15.

22. Гатауллин А. Р. Генетическая структура уральской популяционной системы темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. / А. Р. Гатауллин, А. А. Каримова, А. Г. Николенко // Биомика. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 82–83.

23. Гранкин Н. Н. Селекция и воспроизводство среднерусских пчёл для центральных и северных областей России : автореф. дис. ... докт. с.-х. наук : 06.02.01 / Н. Н. Гранкин. – Москва, 1997. – 38 с.

24. Гранкин Н. Н. Сохранить генофонд среднерусских пчел / Н. Н. Гранкин, С. С. Сафиуллин, С. З. Стехин // Пчеловодство. – 2004. – № 4. – С. 16–18.

25. Гранкин Н. Н. Селекция и воспроизводство внутрипородного типа "Орловский" среднерусских пчел / Н. Н. Гранкин // Ученые записки орловского государственного университета. Серия: естественные, технические и медицинские науки. – 2008. – № 4. – С. 102–108.

26. Гранкин Н. Н. Состояние, проблемы и перспективы рационального использования генофонда медоносных пчел России / Н. Н. Гранкин [и др.] // Актуальные проблемы естественнонаучного образования, защиты окружающей среды и здоровья человека. – 2016. – Т. 4, № 4. – С. 109–115.

27. Губин В. К. К изучению кубитального индекса / В. К. Губин // Пчеловодство. – 1970. – № 9. – С. 25–27.

28. Губин В. А. Карпатская популяция краинки / В. А. Губин // Пчеловодство. – 1972. – № 5. – С. 28–31.

29. Драчев В. В. Искусство пчеловодства / В. В. Драчев – Минск: Ураджай, 1991. – 97 с.

30. Дюкарев А. Г. Природно-ресурсное районирование Томской области / А. Г. Дюкарев [и др.] // РАН: Сибирское отделение. Томск, 1997. – 40 с.

31. Евсеева Н. С. География Томской области. Природные условия и ресурсы / Н. С. Евсеева. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2001. – 223 с.

32. Еськов Е. К. Экология медоносной пчелы / Е. К. Еськов. – М.: Россельхозиздат, 1990. – 221 с.

33. Жеребкин М. В. Зимовка пчёл / М. В. Жеребкин. – М.: Россельхозиздат, 1979. – 151 с.

34. Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия / Л. А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 4, № 6. – С. 828–836.
35. Затолокин О. А. Пчеловодство: Практическое руководство / О. А. Затолокин. – М.: АСТ; Донецк; Сталкер. – 2004. – 351 с.
36. Земскова Н. Е. Перспективная стратегия или логико-смысловая модель сохранения самарской популяции среднерусского подвида медоносной пчелы / Н. Е. Земскова, В. Р. Туктаров, В. Н. Саттаров // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 1. – С. 1675.
37. Зиновьева Н. А. Дифференциация основных пород пчел с использованием микросателлитов / Н. А. Зиновьева [и др.] // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П.А. Костычева. – 2011а. – № 4. – С. 23–27.
38. Зиновьева Н. А. Оценка изменчивости аллелофонда микросателлитов при создании специализированных линий медоносной пчелы среднерусской породы / Н. А. Зиновьева [и др.] // Достижения науки и техники АПК. – 2011б. – № 10. – С. 51–52.
39. Зиновьева Н. А. Микросателлиты как инструмент для оценки динамики аллелофонда при создании Приокского типа среднерусской породы медоносной пчелы *Apis mellifera* / Н. А. Зиновьева [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2011в. – № 6. – С. 75–79.
40. Зиновьева Н. А. Дифференциация карпатских и краинских пчел с использованием микросателлитов / Н. А. Зиновьева [и др.] // Пчеловодство. – 2013. – № 1. – С. 14–17.
41. Игошин О. Ю. Совершенствование технологии содержания и разведения пчёл в условиях Ульяновской области : дис. ... канд. с.-х. наук : 06.02.10 / О. Ю. Игошин. – Ульяновск, 2014. – 162 с.
42. Ильясов Р. А. Полиморфизм *Apis mellifera mellifera* L. на Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.15 / Р. А. Ильясов. – Уфа, 2006. – 38 с.

43. Ильясов Р. А. Локальные популяции *Apis mellifera mellifera* L. на Урале / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. В. Петухов, А. Г. Николенко // Генетика. – 2007а. – Т. 43, № 6. – С. 855–858.
44. Ильясов Р. А. Пчелы среднерусской расы *Apis mellifera mellifera* L. на Урале / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2007б. – Т. 75, № 4. – С. 146–148.
45. Ильясов Р. А. Характеристика популяции пчел юго-запада Свердловской области / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, В. С. Филатов, А. Г. Николенко // Пчеловодство. – 2008а. – № 5. – С. 18–19.
46. Ильясов Р. А. Изучение пчел северного Башкортостана / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Вестник Мордовского Университета. – 2008б. – №2. – С. 136–137.
47. Ильясов Р. А. Распределение аллелей микросателлитных локусов и локуса COI-COII мтДНК в популяции южной части ареала башкирских пчёл / Р. А. Ильясов., А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Материалы Всероссийской конференции «Полевые и экспериментальные исследования биологических систем». – Ишим, 2009. – С. 70–75.
48. Ильясов Р. А. Оценка популяционно-генетической структуры населения медоносной пчелы Среднего и Южного Урала / Р. А. Ильясов, А. В. Петухов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Пчеловодство – XXI век. Пчеловодство, апитерапия и качество жизни. Материалы международной конференции. – М.: Пищепромиздат, 2010а. – С. 55–59.
49. Ильясов Р. А. Молекулярная характеристика населения медоносной пчелы центральной части Республики Башкортостан на основе анализа микросателлитных локусов / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Экологический мониторинг и биоразнообразие. – 2010б. – С. 65–68.
50. Ильясов Р. А. Популяционная генетика медоносной пчелы центральной части Республики Башкортостан и анализ таксономии подвидов / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Мир пчёл. Основные направления развития пчеловодства и апитерапии на современном этапе. – Ижевск, 2011. – С. 51–57.

51. Ильясов Р. А. Генотипический и фенотипический анализ генофонда популяции *Apis mellifera* L. в Кировской области / Р. А. Ильясов [и др.] // Биомика – наука XXI века. Материалы III Всероссийской школы-конференции молодых ученых Уфимского научного центра РАН и Волго-Уральского региона по физико-химической биологии и биотехнологии. – Уфа, 2012. – Т. 3. – № 1. – С. 47–49.

52. Ильясов Р. А. Анализ состояния генофонда современной популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* Урала и Поволжья / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. В. Петухов, А. Г. Николенко // Биомика. – 2015а. – Т. 7, № 3. – С. 167–191.

53. Ильясов Р. А. Генетическая дифференциация локальных популяций темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. на Урале / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. В. Петухов, А. Г. Николенко // Генетика. – 2015б. – Т. 51, № 7. – С. 792–798.

54. Ильясов Р. А. Генетическая структура популяции и филогенетическое положение темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. Урала и Поволжья : дис. ... докт. биол. наук : 03.02.07 / Р. А. Ильясов. – Уфа, 2016. – 326 с.

55. Ильясов Р. А. Молекулярно-генетический анализ пяти сохранившихся резерватов темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* Урала и Поволжья / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. В. Петухов, А. Г. Николенко // Генетика. – 2016а. – Т. 52, № 8. – С. 931–942.

56. Ильясов Р. А. Микро- и макроэволюция медоносной пчелы *Apis mellifera* / Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Биомика. – 2017. – Т. 9, № 2. – С. 60–70

57. Ишемгулов А. М. Башкирская порода пчел / А. М. Ишемгулов // Пчеловодство. – 2008. – № 7. – С. 10–11.

58. Кадора С. А. Кубитальный индекс как один из основных породопределяющих признаков / С. А. Кадора // Пчеловодство. – 2012. – № 3. – С. 17–18.

59. Калашников А. Е. Изучение дифференциации отечественных популяций медоносной пчелы *Apis mellifera* и их инфицированности РНК-содержащими

вирусами с помощью молекулярно-генетических методов : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.07 / А. Е. Калашников. – Дубровицы, 2013. – 245 с.

60. Калашников А. Е. Генетическая дифференциация популяций медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) и распространение РНК-содержащих вирусов пчел на фоне эпизоотии клеща *Varroa destructor* на территории Удмуртии / А. Е. Калашников, И. В. Масленников, Л. М. Колбина, И. Г. Удина // Сельскохозяйственная биология. – 2013. – № 4. – С. 88–92.

61. Каскинова М. Д. Анализ генетической структуры популяций медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) / М. Д. Каскинова, Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Генетика. – 2015. – Т. 51, № 10. – С. 1199–1202.

62. Каскинова М. Д. Генетические показатели бурзянской популяции *Apis mellifera mellifera* L. / М. Д. Каскинова [и др.] // Биомика. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 117–124.

63. Кашковский В. Г. Результаты испытания разных пород пчел в Западной Сибири / В. Г. Кашковский. – Тр. Кем. гос. с.-х. опыт, станции. Кемерово, 1970. – Вып. 4. – С. 145–163.

64. Кашковский В. Г. Среднерусские пчелы в Сибири / В. Г. Кашковский // Пчеловодство. – 1987. – № 1. – С. 9–10.

65. Кашковский В. Г. Неиспользуемые резервы Сибири / В. Г. Кашковский, А. А. Плахова // Пчеловодство. – 2005. – № 9. – С. 16.

66. Кашковский В. Г. Пчеловодство и использование пчел для опыления сельскохозяйственных культур / В. Г. Кашковский, А. А. Плахова. – Новосибирск: СП «Наука» РАН, 2010. – 220 с.

67. Киреева Т. Н. Морфометрический и молекулярно-генетический анализ медоносных пчел (*Apis mellifera* L.) на пасеках Томской области / Т. Н. Киреева [и др.] // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных : сборник материалов IV Международной конф. Томск, 26–28 октября 2015 г. – Томск, 2015. – С. 258–264.

68. Кичигин Е. А. Коллапс пчелиных семей: возможная причина / Е. А. Кичигин // Пчеловодство. – 2009. – № 6. – С. 26–28.

69. Кодесь Л. Г. Природная принадлежность дальневосточных пчел / Л. Г. Кодесь, И. В. Попова // Пчеловодство. – 2008. – № 7. – С. 12–14.
70. Кожевников Г. А. Кавказские породы пчел в связи с вопросом о породах пчел вообще / Г. А. Кожевников // Вестник русского общества пчеловодства. – 1900. – № 15. – С. 1–24.
71. Кожевников Г. А. Современное состояние вопроса о видах и породах пчел / Г. А. Кожевников // Вестник русского общества пчеловодства. – 1906. – № 6–7. – С. 99–106.
72. Колбина Л. М. Породный состав пчел Удмуртии / Л. М. Колбина, С. Н. Непейвода // Пчеловодство. – 2009. – № 5. – С. 6–7.
73. Колбина Л. М. Генетическая дифференциация популяций медоносных пчел *Apis mellifera* L. в Удмуртской Республике / Л. М. Колбина [и др.] // Аграрная наука Евро-северо-востока. – 2011. – Т. 6, № 25. – С. 46–50.
74. Конусова О. Л. Медоносная пчела и пчеловодство в Томской области: прошлое, настоящее и будущее / О. Л. Конусова [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – № 4 (8). – Р. 15–28.
75. Конусова О. Л. Пчеловодство Томской области: прошлое и настоящее / О. Л. Конусова, Н. В. Островерхова, Ю. Л. Погорелов // Пчеловодство. – 2010а. – № 4. – С. 60–61.
76. Конусова О. Л. Биологическая и хозяйственная оценка семей медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) в некоторых районах Томской области / О. Л. Конусова [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2010б. – № 1 (9). – Р. 29–41.
77. Конусова О. Л. Характеристика морфометрической изменчивости медоносных пчел *Apis mellifera* L., отличающихся вариантами локуса COI-COII мтДНК / О. Л. Конусова [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2016. – № 1 (33). – С. 62–81.
78. Коптев В. С. Сибирское пчеловодство / В. С. Коптев. – Новосибирск: Наука, 1973. – 148 с.

79. Коптев В. С. Разведение и содержание пчел в Сибири / В. С. Коптев. – Новосибирск: Западно-Сибирское книжное издательство, 1979. – 104 с.
80. Косарев М. Н. Аллозимная изменчивость пчелы медоносной (*Apis mellifera* L.) / М. Н. Косарев, З. Ф. Урманцева, Ф. Г. Юмагужин, Ю. А. Янбаев // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: сборник научных трудов. – Миасс: Геотур, 1999. – С. 28–31.
81. Косарев М. Н. Изоферментный состав малатдегидрогеназы и сорбитолдегидрогеназы бурзянской популяции медоносной пчелы / М. Н. Косарев, А. Г. Маннапов, Ф. Г. Юмагужин, Ю. А. Янбаев // Актуальные проблемы производства и переработки продуктов животноводства и птицеводства: сборник научных трудов. – Уфа, 2000. – С. 158–160.
82. Косарев М. Н. Сохранение генофонда башкирской пчелы / М. Н. Косарев // Пчеловодство. – 2008 – № 7. – С. 8–10.
83. Косарев М. Н. Селекция породного типа «Бурзянская бортевая пчела» / М. Н. Косарев, А. Я. Шарипов, Ф. Г. Юмагужин, Л. Н. Савушкина // Пчеловодство. – 2011. – № 6. – С. 10–13.
84. Кривцов Н. И. Среднерусские пчелы / Н. И. Кривцов. – СПб.: Лениздат, 1995. – 123 с.
85. Кривцов Н. И. Породы пчел / Н. И. Кривцов, С. С. Сокольский. – Сочи, 2001. – 25 с.
86. Кривцов Н. И. Идентификация внутривидовых таксонов пчелы медоносной / Н. И. Кривцов // Пчеловодство. – 2003. – № 8. – С. 23–25.
87. Кривцов Н. И. Среднерусские пчелы и их селекция / Н. И. Кривцов, Н. Н. Гранкин. – Рыбное, 2004. – 120 с.
88. Кривцов Н. И. Разведение и содержание пчелиных семей с основами селекции / Н. И. Кривцов, В. И. Лебедев. – М.: Колос, 2006. – 368 с.
89. Кривцов Н. И. Генофонд пчел *Apis mellifera mellifera* в России / Н. И. Кривцов // Пчеловодство – XXI век. Темная пчела (*Apis mellifera* L.) в России : материалы междунар. конф. Москва, 19–22 мая, 2008 г. – Москва, 2008. – С. 22–27.

90. Кривцов Н. И. Селекционные признаки пчел / Н. И. Кривцов // Пчеловодство. – 2009. – № 2. – С. 20–22.
91. Кривцов Н. И. Пчеловодство России / Н. И. Кривцов, В. И. Лебедев, Л. В. Прокофьева // Пчеловодство. – 2010а. – № 3. – С. 3–5.
92. Кривцов Н. И. Идентификация пород и популяций медоносной пчелы с использованием метода ПЦР / Н. И. Кривцов [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2010б. – № 6. – С. 26–29.
93. Кривцов Н. И. Пчеловодство России: состояние и место в мире / Н. И. Кривцов // Достижения науки и техники АПК. – 2011а. – № 9. – С. 15–16.
94. Кривцов Н. И. Порода пчел для северных областей России / Н. И. Кривцов // Медовый мир – 2011 : материалы Междунар. научно-практ. конф. Ярославль, 6–11 октября 2011 г. – Ярославль, 2011б. – С. 25–26.
95. Кривцов Н. И. Дифференциация основных пород пчел с использованием микросателлитов / Н. И. Кривцов, Н. А. Зиновьева, А. В. Бородачев, В. И. Лебедев, М. С. Форнара // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П. П. Костычева. – 2011. – № 4 (12). – С. 23–27.
96. Кривцов Н. И. Биологические, морфологические и генетические особенности пчел разных видов / Н. И. Кривцов [и др.] // Пчеловодство. – 2012. – № 1. – С. 14–17.
97. Кучер А. Н. Изучение генетического разнообразия медоносных пчел: некоторые проблемы и пути их решения / А. Н. Кучер [и др.] // Биомика. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 128–141.
98. Лебедев В. И. Биология медоносной пчелы / В. И. Лебедев, Н. Г. Билаш. – М.: Агропромиздат, 1991. – 239 с.
99. Лебедев В. И. Пчеловодство России: состояние, проблемы и место в мире / В. И. Лебедев, Л. В. Прокофьева, Ю. В. Докукин // Пчеловодство. – 2013. – № 4. – С. 3–5.
100. Лебедев В. И. Преодоление кризиса в российском пчеловодстве / В. И. Лебедев, Л. В. Прокофьева, Ю. В. Докукин // Пчеловодство. – 2014. – № 6. – С. 4–6.

101. Лебедев В. И. Состояние и перспективы отечественного пчеловодства / В. И. Лебедев, Ю. В. Докукин, Л. В. Прокофьева // Пчеловодство. – 2015. – № 5. – С. 3–5.
102. Люто А. А. Морфологические показатели крыльев пчел Манского и Енисейского районов Красноярского края / А. А. Люто, О. В. Иванова, Л. П. Толстопятов // Пчеловодство. – 2015. – № 9. – С. 21–22.
103. Люто А. А. Идентификация пчел Енисейского района Красноярского края по экстерьерным признакам / А. А. Люто, Л. В. Ефимова, П. В. Сундеев, О. В. Иванова // Аграрный научный журнал. – 2016. – № 12. – С. 19–23.
104. Малков В. В. Племенная работа на пасеке / В. В. Малков. – М.: Россельхозиздат, 1985. – 176 с.
105. Монахова М. А. Генетическая паспортизация *A. mellifera*. Проблемы и методы / М. А. Монахова, И. И. Горячева, Н. И. Кривцов // Пчеловодство. – 2009. – № 4. – С. 12–13.
106. Мурылёв А. В. Адаптации медоносных пчел *Apis mellifera mellifera* L. и *Apis mellifera carpathica* к низким зимним температурам / А. В. Мурылёв, А. В. Петухов, В. Ю. Липатов // Экология. – 2012. – № 5. – С. 386–388.
107. Непейвода С. Н. Анализ генетической дифференциации популяций *Apis mellifera* в Удмуртии / С. Н. Непейвода [и др.] // Пчеловодство. – 2011. – № 10. – С. 12–13.
108. Николаенко В. П. Племенная работа с пчёлами / В. П. Николаенко. – Ростов-на-Дону: Баро-Пресс, 2005. – 144 с.
109. Николенко А. Г. Полиморфизм локуса COI-COII митохондриальной ДНК медоносной пчелы *Apis mellifera* L. на Южном Урале / А. Г. Николенко, А. В. Поскряков // Генетика. – 2002. – Т. 38, № 4. – С. 458–462.
110. Николенко А. Г. Опыт молекулярно-генетической сертификации пасеки / А. Г. Николенко, Р. А. Ильясов, А. В. Поскряков, В. О. Кугейко // Пчеловодство. – 2013. – № 5. – С. 14–15.
111. Николенко А. Г. Молекулярно-генетическая система контроля племенной ценности темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. (Hymenoptera:

Apidae) для ускоренной селекции породных линий / А. Г. Николенко, М. Д. Каскина, А. Р. Гатауллин, Е. С. Салтыкова // XV съезд Русского энтомологического общества : материалы съезда Новосибирск, 31 июля–07 августа 2017. – Новосибирск, 2017. – С. 359–360.

112. Никоноров Ю. М. Использование метода ПЦР для контроля чистопородности пчелосемей *Apis mellifera mellifera* L. в условиях южного Урала / Ю. М. Никоноров [и др.] // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 11. – С. 1574–1577.

113. Островерхова Г. П. Биологическая и хозяйственная оценка пчелиной семьи (*Apis mellifera* L.) / Г. П. Островерхова, О. Л. Конусова, Ю. Л. Погорелов // Методическое пособие. – Томск: Изд-во НТЛ, 2005. – 76 с.

114. Островерхова Н. В. Оценка гибридных популяций медоносной пчелы / Н. В. Островерхова [и др.] // Пчеловодство. – 2012. – № 3. – С. 14–17.

115. Островерхова Н. В. Популяционно-генетическая структура медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) в районе д. Леботёр Чаинского района Томской области / Н. В. Островерхова [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. – № 1 (21). – С. 161–172.

116. Островерхова Н. В. Популяционно-генетическая характеристика пчел Томской области / Н. В. Островерхова [и др.] // Пчеловодство. – 2014. – № 3. – С. 16–18.

117. Островерхова Н. В. Генетическое разнообразие локуса COI-COII мтДНК медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в Томской области / Н. В. Островерхова [и др.] // Генетика. – 2015а. – Т. 51, № 1. – С. 89–100.

118. Островерхова Н. В. Характеристика генетического разнообразия медоносных пчел (*Apis mellifera* L.) Томской популяции по комплексу ДНК-маркеров / Н. В. Островерхова [и др.] // Чтения памяти А. И. Куренцова. – 2015б. – Вып. XXVI. – С. 227–240.

119. Параева Л. К. Медоносные растения Западной Сибири / Л. К. Параева. – Новосибирск: Наука, 1970. – 167 с.

120. Плахова А. А. Опасность бесконтрольного массового скрещивания пчел / А. А. Плахова // Пчеловодство. – 2003. – № 4. – С. 20–21.

121. Плахова А. А. Западная Сибирь: результаты интродукции медоносных пчёл / А. А. Плахова // Пчеловодство. – 2005. – № 7. – С. 12–14.

122. Плахова А. А. Определение продуктивных показателей пчел в сильных и слабых семьях на севере Западной Сибири / А. А. Плахова // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2014. – № 2. – С. 57–59.

123. Полищук В. П. Пчеловодство. Справочное пособие / В. П. Полищук, В. П. Пилипенко. – Киев: «Выща школа», 1990. – 312 с.

124. Пономарёв А. Гибель пчел продолжается / А. Пономарёв // Пчеловодство. – 2008. – № 7. – С. 30.

125. Причард Д. О роли ДНК в эволюционных связях подвидов *Apis mellifera* / Д. Причард // Пчеловодство – XXI век. Темная пчела (*Apis mellifera* L.) в России : материалы междунар. конф. Москва, 19–22 мая, 2008 г. – Москва, 2008. – С. 32–33.

126. Риб Р. Д. Пакетное пчеловодство / Р. Д. Риб. – М.: Издатель, 2010. – 286 с.

127. Салтыкова Е. С. Внутривидовые различия в механизмах формирования защитных процессов у медоносной пчелы *Apis mellifera* / Е. С. Салтыкова, Г. В. Беньковская, А. Г. Николенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2007. – Т. 43, № 2. – С. 162–167.

128. Салтыкова Е. С. Проблема коллапса семей пчел в мире и на пороге России / Е. С. Салтыкова, Л. Р. Гайфуллина, А. В. Поскряков, А. Г. Николенко // Пути развития пчеловодства в России через успешный опыт регионов России, стран СНГ и Дальнего Зарубежья : материалы Междунар. научно-практ. конф. Ярославль, 6–11 октября 2011 г. – Ярославль, 2011. – С. 65–67.

129. Самохвалова Р. И. Пути повышения экономической эффективности производства продукции пчеловодства / Р. И. Самохвалова, Д. Л. Кононов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2005. – № 4 (20). – С. 75–78.

130. Саттаров В.Н. Породный состав пчёл горно-лесной зоны Башкортостана // Пчеловодство. – 2009. – № 7. – С. 20–21.

131. Саттаров В. Н. Морфология медоносных пчел *Apis mellifera* L. и стратегия сохранения их в Республике Башкортостан : дис. ... докт. биол. наук : 06.02.01 / В. Н. Саттаров. – Уфа, 2011. – 395 с.

132. Саттаров В. Н. Пути сохранения башкирской популяции среднерусской породы пчел / В. Н. Саттаров // Пчеловодство. – 2012. – № 9. – 12–13.

133. Саттаров В. Н. Коллапс пчелиных семей (КПС): возможная разгадка! / В. Н. Саттаров, В. Р. Туктаров, Л. Ф. Биглова // Научно-методический электронный журнал «Концепт». – 2014. – Т. 20. – С. 611–615.

134. Сафиуллин Р. Р. Селекция среднерусских пчел в Республике Татарстан / С. С. Сафиуллин [и др.] // Пчеловодство. – 2010. – № 4. – С. 12–14.

135. Талипов А. Н. Морфологическая и генетическая изменчивость пчелы медоносной (*Apis mellifera mellifera* L.) в Башкирском Зауралье/ А. Н. Талипов, Ю. А. Янбаев, Ф. Г. Юмагужин. Уфа: РИО БашГУ, 2007. – 106 с.

136. Тименский П. И. Приусадебная пасека / П. И. Тименский. – Москва: Агропромиздат, 1988. – с. 272

137. Удалов М. Б. Проблемы интродукции и внутривидовой гибридизации *Apis mellifera* / М. Б. Удалов, С. Г. Козьминов, Г. В. Беньковская // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2010. – Т. 12, №1 (3). – С. 835–837.

138. Удина И. Г. Обнаружение вируса деформации крыла у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. на пасеках в Московской области методом ОТ-ПЦР / И. Г. Удина [и др.] // Вопросы вирусологии. – 2010. – № 5. – С.37–40.

139. Форнара М. С. Характеристика аллелофонда и дифференциация пород и популяций медоносной пчелы с использованием микросателлитов : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.07 / М. С. Форнара. – Дубровицы: ГНУ ВИЖ Россельхозакадемии, 2012. – 144 с.

140. Форнара М. С. Морфометрическая и молекулярно-генетическая дифференциация линий и семей медоносной пчелы *Apis mellifera caucasica* L., разводимых в районе Большого Сочи / М. С. Форнара [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2015. – Т. 50, № 6. – С. 776–784.

141. Форнара М. С. Исследование аллелофонда и генетической дифференциации дальневосточных пчел / М. С. Форнара, А. С. Крамаренко, М. А. Шаров, Н. А. Зиновьева // Достижения науки и техники АПК. – 2016. – Т. 30. – № 10. – С. 101–104.

142. Харитонов Н. Н. Эффективность использования определенного типа медосбора – важный селекционный признак пчелиной семьи / Сборник научно-исследовательских работ по пчеловодству. – Рыбное, 1995. – С.343–360.

143. Харченко Н. А. Пчеловодство / Н. А. Харченко, В. Е. Рыдин. – М.: Академия, 2003. – 368 с.

144. Херольд Э., Вайс К. Новый курс пчеловодства. Основы теоретических и практических знаний / Э. Херольд, К. Вайс. – М.: АСТ Астрель, 2009. – 368 с.

145. Черевко Ю. А. Пчеловодство. Приусадебное хозяйство / Ю. А. Черевко, Г. А. Аветисян. – М.: ЮНИОН-паблик, 2002. – 320 с.

146. Черевко Ю. А. Планы породного районирования и метизация пчел / Ю. А. Черевко // Пчеловодство. – 2005. – № 5. – С. 34–35.

147. Черевко Ю. А. Флороспециализация и флоромиграция карпатских пчел / Ю. А. Черевко // Пчеловодство. – 2006. – № 8. – С. 24–25.

148. Чудинов О.С. Молекулярно-генетическая идентификация различных пород пчёл / О. С. Чудинов, Н. И. Кривцов, А. Б. Абрамова // Пчеловодство – XXI век. Тёмная пчела (*Apis mellifera* L.) в России. Материалы международной конференции. – М.: Пищепромиздат, 2008. – С. 111–116.

149. Шарипов А. Я. К вопросу изучения изменчивости морфологических параметров крыльев медоносной пчелы / А. Я. Шарипов // Пчеловодство – XXI век. Темная пчела (*Apis mellifera* L.) в России : материалы междунар. конф. Москва, 19–22 мая, 2008 г. – Москва, 2008. – С. 388–392.

150. Шарипов А. Я. Популяционно-экологические и селекционные подходы к сохранению природной популяции среднерусской пчелы (*Apis mellifera mellifera* L.) в государственном заповеднике «Шульган-Таш» : дис. ... докт. с- х. наук : 06.02.07 / А. Я. Шарипов. – Уфа, 2016. – 306 с.

151. Шеметков М. Ф. Продукты пчеловодства и здоровье человека Минск / М. Ф. Шеметков, Д. К. Шапиро, И. К. Данусевич. – Издательство «Ураджай» Государственного комитета, 1987. – 102 с.
152. Шураков А. И. Сохранение генофонда среднерусских пчел и основные направления развития пчеловодства в Пермской области. / А. И. Шураков [и др.]. – Пермь: Перм. Гос. Пед. Ун-т., 1999. – 31 с.
153. Юмагужин Ф. Г. Тарзальный индекс при идентификации темной лесной пчелы башкирской популяции / Ф. Г. Юмагужин // Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. Республики Башкортостан. – М.: ООО «Товарищество научных изданий КМК», 2016. – С. 231–236.
154. Юмагужин Ф. Г. Оценка генофонда бурзянской бортовой темной лесной пчелы с использованием изоферментных маркеров / Ф. Г. Юмагужин // Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. Республики Башкортостан. – М.: ООО «Товарищество научн. Изданий КМК», 2016. – С. 221–223
155. Alburaki M. Mitochondrial structure of Eastern honey bee populations from Syria, Lebanon and Iraq / M. Alburaki [et al.] // *Apidologie*. – 2011. – Vol. 42. – P. 628–641.
156. Alburaki M. A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria / M. Alburaki, B. Bertrand, H. Legout // *BMC Genetics*. – 2013. – Vol. 14. – P. 117.
157. Alpatov V. V. Biometrical studies on variation and races of the honeybee *Apis mellifera* L. / V. V. Alpatov // *Quarterly Review of Biology*. – 1929. – Vol. 4. – P. 1–58.
158. Arias M. C. Molecular phylogenetics of honey bee subspecies (*Apis mellifera*) inferred from mitochondrial DNA sequence / M. C. Arias, W. S. Sheppard // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1996. – Vol. 5, is. 3. – P. 557–566.
159. Badino G. Allozyme variability in Greek honeybees (*Apis mellifera* L.) / G. Badino, G. Celebrano, A. Manino, M. D. Ifantidis // *Apidologie*. – 1988. – Vol. 19, is. 4. – P. 377–386.
160. Behura S. K. Molecular marker systems in insects: Current trends and future avenues / S. K. Behura // *Molecular Ecology*. – 2006. – Vol. 15, is. 11. – P. 3087–3113.

161. Bodur C. Genetic structure of honeybee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) populations of Turkey inferred from microsatellite analysis / C. Bodur, M. Kence, A. Kence // Journal of Apicultural Research. – 2007. – Vol. 46, is. 1. – P. 50–56.
162. Bouga M. Allozyme variability and phylogenetic relationships in honey bee (Hymenoptera: Apidae: *Apis mellifera*) populations from Greece and Cyprus / M. Bouga, G. Kiliyas, P. C. Harizanis, V. Papasotiropoulos, S. Alahiotis // Biochemical Genetics. – 2005. – Vol. 43. – P. 471–483.
163. Bourgeois A. L. Molecular genetic analysis of tracheal mite resistance in honey bees / A. L. Bourgeois [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2015a. – Vol. 54, is. 4. – P. 314–320.
164. Bourgeois L. Tracking the genetic stability of a honey bee (Hymenoptera: Apidae) breeding program with genetic markers / L. Bourgeois, L. Beaman // Journal of Economic Entomology. – 2017. – Vol. 110, is. 4. – P. 1419–1423.
165. Brodschneider R. Surveys as a tool to record winter losses of honey bee colonies: a two year case study in Austria and South Tyrol / R. Brodschneider, R. Moosbeckhofer, K. Crailsheim // Journal of Apicultural Research. – 2010. – Vol. 49, is. 1. – P. 23–30.
166. Cánovas F. Geographical patterns of mitochondrial DNA variation in *Apis mellifera iberiensis* (Hymenoptera: Apidae) / F. Cánovas, P. De la Rúa, J. Serrano, J. Galián // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2008. – Vol. 46, is. 1. – P. 24–30.
167. Cánovas F. Microsatellite variability reveals beekeeping influences on Iberian honeybee populations / F. Cánovas, P. De la Rúa, J. Serrano, J. Galián // Apidologie. – 2011. – Vol. 42, is. 3. – P. 235–251.
168. Cauia E. Preliminary researches regarding the genetic and morphometric characterization of honeybee (*A. mellifera* L.) from Romania / E. Cauia [et al.] // Scientific Papers Animal Science and Biotechnologies. – 2008. – Vol. 41, is. 2. – P. 278–286.

169. Chauzat M. P. A case control study and a survey on mortalities of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in France during the winter of 2005-6 / M. P. Chauzat [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2010. – Vol. 49. – P. 40–51.

170. Chauzat M. P. Risk indicators affecting honeybee colony survival in Europe: one year of surveillance / M. P. Chauzat [et al.] // Apidologie. – 2016. – Vol. 47, is. 3. – P. 348–378.

171. Chen Y. P. Genome sequencing and comparative genomics of honey bee microsporidia, *Nosema apis* reveal novel insights into host-parasite interactions / Y. P. Chen [et al.] // BMC Genomics. – 2013. – Vol. 14. – P. 451–467.

172. Clarke K. E. Origin of honeybees (*Apis mellifera* L.) from the Yucatan peninsula inferred from mitochondrial DNA analysis / K. E. Clarke, B. P. Olroyd, J. Javier // Molecular Ecology. – 2001. – Vol. 10. – P. 1347–1355.

173. Cornuet J. M. Mitochondrial-DNA variability in honeybees and its phylogeographic implications / J. M. Cornuet, L. Garnery // Apidologie. – 1991a. – Vol. 22, is. 6. – P. 627–642.

174. Cornuet J. M. Putative origin and function of the intergenic region between COI and COII of *Apis mellifera* L. mitochondrial DNA / J. M. Cornuet, L. Garnery, M. Solignac // Genetics. – 1991b. – Vol. 128, is. 2. – P. 393–403.

175. Cornuet J. M. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals / J. M. Cornuet [et al.] // Genetics. – 1999. – Vol. 153. – P. 1989–2000.

176. Crozier Y. C. An improved test for Africanized honeybee mitochondrial DNA / Y. C. Crozier, S. Koulanos, R. H. Crozier // Experientia. – 1991. – Vol. 47, is. 9. – P. 968–969.

177. Cridland J. M. The complex demographic history and evolutionary origin of the western honey bee, *Apis mellifera* / J. M. Cridland, N. D. Tsutsui, S. R. Ramírez // Genome Biology and Evolution. – 2017. – Vol. 9, is. 2. – P. 457–472.

178. Dall'Olio R. Genetic characterization of Italian honeybees, *Apis mellifera ligustica*, based on microsatellite DNA polymorphisms / R. Dall'Olio,

A. Marino, M. Lodesani, R. F. A. Moritz // *Apidologie*. – 2007. – Vol. 38, is. 2. – P. 207–217.

179. Daly H. V. Systematics and identification of Africanized honey bees / H. V. Daly // *The «African» honey bee*. – Westview Press, Boulder, CO, USA, 1991. – P. 13–44.

180. Daly H. V. Honey bee morphometrics: linearity of variables with respect to body size and classification tested with European worker bees reared by varying ratios of nurse bees / H. V. Daly [et al.] // *Journal of Apicultural Research*. – 1995. – Vol. 34, is. 3. – P. 129–145.

181. Danner N. Honey bee foraging ecology: Season but not landscape diversity shapes the amount and diversity of collected pollen / N. Danner, A. Keller, S. Härtel, I. Steffan-Dewenter // *PLoS One*. – 2017. – Vol. 12, is. 8. – e0183716. – 14 p.

182. De la Rúa P. Mitochondrial variability of honeybee populations from the Canary Islands / P. De la Rúa, J. Galián, J. Serrano // *Molecular Ecology*. – 1998. – Vol. 7, is. 11. – P. 1543–1547.

183. De la Rúa P. mtDNA variation in *Apis cerana* populations from the Philippines / P. De la Rúa [et al.] // *Heredity*. – 2000. – Vol. 84. – P. 124–130.

184. De la Rúa P. Genetic structure and distinctness of *Apis mellifera* L. populations from the Canary Islands / P. De la Rúa, J. Galián, J. Serrano, R. F. A. Moritz // *Molecular Ecology*. – 2001a. – Vol. 10. – P. 1733–1742.

185. De la Rúa P. Molecular characterization and population structure of the honeybees from the Balearic Islands (Spain) / P. De la Rúa, J. Galián, J. Serrano, R. F. A. Moritz // *Apidologie*. – 2001b. – Vol. 32. – P. 417–427.

186. De la Rúa P. Biodiversity of *Apis mellifera* populations from Tenerife (Canary Islands) and introgressive hybridization with East European races / P. De la Rúa, J. Serrano, J. Galian // *Biodiversity and Conservation*. – 2002a. – Vol. 11, is. 1. – P. 59–67.

187. De la Rúa P. Microsatellite analysis of non-migratory colonies of *Apis mellifera iberica* from south-eastern Spain / P. De la Rúa, J. Galian, J. Serrano,

R. F. A. Moritz // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2002b. – Vol. 40. – P. 164–168.

188. De la Rúa P. Genetic structure of Balearic honey bee populations based on microsatellite polymorphism / P. De la Rúa, J. Galian, J. Serrano, R. F. A. Moritz // Genetics Selection Evolution. – 2003. – Vol. 35. – P. 339–350.

189. De la Rúa P. Molecular characterization and population structure of *Apis mellifera* from Madeira and the Azores / P. De la Rúa, J. Galián, B. V. Pedersen, J. Serrano // Apidologie. – 2006. – Vol. 37, is. 6. – P. 699–708.

190. De la Rúa P. Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees / P. De la Rúa [et al.] // Apidologie. – 2009. – Vol. 40, is. 3. – P. 263–284.

191. De la Rúa P. Conserving genetic diversity in the honey bee. Comments on Harpur et al. (2012) / P. De la Rúa [et al.] // Molecular Ecology. – 2013. – Vol. 22, is. 12. – P. 3208–3210.

192. Dews J. E. Breeding better bees using simple modern methods / J. E. Dews, E. Milner. – Derby, UK: British Isle Bee Breeder's Association, 1991. – 64 p.

193. Dietemann V. Standard methods for varroa research / V. Dietemann [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2013. – Vol. 52, is. 1. – P. 1–9.

194. Doublet V. Unity in defence: honeybee workers exhibit conserved molecular responses to diverse pathogens / V. Doublet [et al.] // BMC Genomics. – 2017. – Vol. 18. – P. 207–224.

195. Estoup A. Characterization of (GT)_n and (CT)_n microsatellites in two insect species *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* / A. Estoup, M. Solignac, M. Harry, J. M. Cornuet // Nucleic Acids Research. – 1993. – Vol. 21, is. 6. – P. 1427–1431.

196. Estoup A. Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models / A. Estoup, L. Garnery, M. Solignac, J. M. Cornuet // Genetics. – 1995. – Vol. 140. – P. 679–695.

197. Evans J. D. Standard methodologies for molecular research in *Apis mellifera* / J. D. Evans [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2013. – Vol. 52, is. 4. – P. 1–53.

198. Featherstone D. Colony collapse cured? / D. Featherstone // Nature. – 2009. – Vol. 458, is. 7241. – P. 949.
199. Francis R. M. The genetic origin of honey bee colonies used in the COLOSS Genotype-Environment Interactions Experiment: a comparison of methods / R. M. Francis [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2014a. – Vol. 53, is. 2. – P. 188–204.
200. Franck P. The origin of west European subspecies of honey bees (*Apis mellifera*): New insights from microsatellite and mitochondrial data / P. Franck, L. Garnery, M. Solignac, J. M. Cornuet // Evolution. – 1998. – Vol. 52, is. 4. – P. 1119–1134.
201. Franck P. Molecular confirmation of a fourth lineage in honey bees from the Near East / P. Franck, L. Garnery, M. Solignac, J. M. Cornuet // Apidologie. – 2000a. – Vol. 31. – P. 167–180.
202. Franck P. Hybrid origin of honey bees from Italy (*Apis mellifera ligustica*) and Sicily (*A. m. sicula*) / P. Franck [et al.] // Molecular Ecology. – 2000b. – Vol. 9. – P. 907–921.
203. Franck P. A genetic diversity of the honey bee in Africa: microsatellite and mitochondrial data / P. Franck, L. Garnery, A. Loiseau // Heredity. – 2001. – Vol. 86. – P. 420–430.
204. Garnery L. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis / L. Garnery, J. M. Cornuet, M. Solignac // Molecular Ecology. – 1992. – Vol. 1. – P. 145–154.
205. Garnery L. A simple test using restricted PCR-amplified mitochondrial-DNA to study the genetic-structure of *Apis mellifera* L. / L. Garnery, M. Solignac, G. Celebrano, J. M. Cornuet // Experientia. – 1993. – Vol. 49, is. 11. – P. 1016–1021.
206. Garnery L. Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honey bee populations / L. Garnery, E. H. Mosshine, B. P. Oldroyd, J. M. Cornuet // Molecular Ecology. – 1995. – Vol. 4. – P. 465–471.

207. Garnery L. Genetic diversity of the West European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). I. Mitochondrial DNA / L. Garnery [et al.] // Genetics Selection Evolution. – 1998a. – Vol. 30. – P. S31–S47.

208. Garnery L. Genetic diversity of the West European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). II. Microsatellite loci / L. Garnery [et al.] // Genetics Selection Evolution. – 1998b. – Vol. 30. – S49–S74.

209. Genersch E. The German bee monitoring project: a long term study to understand periodically high winter losses of honey bee colonies / E. Genersch [et al.] // Apidologie. – 2010. – Vol. 41. – P. 332–352.

210. Goetze G. K. L. Die beste Biene / G. K. L. Goetze. – Leipzig: Liedlof Loth Michaelis, 1940. – 200 p.

211. Hall H. G. Distinguishing African and European honey bee matrilineages using amplified mitochondrial DNA / H. G. Hall, D. R. Smith // PNAS. – 1991. – Vol. 88. – P. 4548–4552.

212. Han F. From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? / F. Han, A. Wallberg, M. T. Webster // Ecology and Evolution. – 2012. – Vol. 2. – P. 1949–1957.

213. Harpur B. A. Queens and workers contribute differently to adaptive evolution in bumble bees and honey bees / B. A. Harpur [et al.] // Genome Biology and Evolution. – 2017. – Vol. 9, is. 9. – P. 2395–2402.

214. Hassett J. A significant pure population of the dark European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) remains in Ireland / J. Hassett [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2018. – Vol. 57, is. 3. – P. 337–350.

215. Hedtke K. Evidence for emerging parasites and pathogens influencing outbreaks of stress-related diseases like chalkbrood / K. Hedtke, P. M. Jensen, A. B. Jensen, E. Genersch // Journal of Invertebrate Pathology. – 2011. – Vol. 108, is. 3. – P. 167–173.

216. Holloway B. A. Fine mapping identifies significantly associating markers for resistance to the honey bee brood fungal disease, Chalkbrood / B. A. Holloway,

M. R. Tarver, T. Rinderer // Journal of Apicultural Research. – 2013. – Vol. 52, is. 3. – P. 134–140.

217. Ilyasov R. A. Phylogenetic relationships of dark European honeybees *Apis mellifera mellifera* L. from the Russian Ural and West European populations / R. A Ilyasov [et al.] // Journal of Apicultural Science. – 2011. – Vol. 55, is. 1. – P. 67–76.

218. Ivanova E. N. Allozyme variability in honey bee populations from some mountainous regions in the southwest of Bulgaria / E. N. Ivanova, T. A. Staykova, M. Bouga // Journal of Apicultural Research. – 2007. – Vol. 46, is. 1. – P. 3–7.

219. Jensen A. B. Honeybee Conservation: a case story from Læsø island, Denmark / A. B. Jensen, B. V. Pedersen // Beekeeping and conserving biodiversity of honeybee. Sustainable bee breeding. – Hebden Bridge: Northern Bee Books, 2005. – P. 142–164.

220. Jensen A. B. Varying degrees of *Apis mellifera ligustica* introgression in protected populations of the black honeybee, *Apis mellifera mellifera*, in northwest Europe / A. B. Jensen, K. A. Palmer, J. J. Boomsma, B. V. Pedersen // Molecular Ecology. – 2005. – Vol. 14. – P. 93–106.

221. Johnson R. M. Changes in transcript abundance relating to colony collapse disorder in honey bees (*Apis mellifera*) / R. M. Johnson, J. D. Evans, G. E. Robinson, M. R. Berenbaum // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – Vol. 106, is. 35. – P. 14790–14795.

222. Kandemir I. Genetic characterization of honey bee (*Apis mellifera cypria*) populations in Northern Cyprus / I. Kandemir, M. D. Meixner, A. Ozkan, W. S. Sheppard // Apidologie. – 2006. – Vol. 37. – P. 547–555.

223. Kauhausen-Keller D. Morphometrical control of pure race breeding of honeybee (*Apis mellifera* L.) / D. Kauhausen-Keller, R. Keller // Apidologie. – 1994. – Vol. 25. – P. 133–143.

224. Le Conte Y. Climate change: impact on honey bee populations and disease. In Climate change: impact on the epidemiology and control of animal diseases. Y. Le Conte, M. Navajas // Rev. sci. tech. Off. int. Epiz. – 2008. Vol. 27, is. 2. – P.499–510.

225. Lee K. V. Honey bee surveillance: a tool for understanding and improving honey bee health / K. V. Lee [et al.] // *Current Opinion in Insect Science*. – 2015a. – Vol. 10. – P. 1–8.

226. Map by Karl Udo Gerth, located on Wikimedia.org https://commons.wikimedia.org/wiki/File:EU_Apis_Mellifera_L_Map.svg [Electronic resource] (access data: 18.08.2018).

227. Meixner M. D. Conserving diversity and vitality for honey bee breeding / M. D. Meixner [et al.] // *Journal of Apicultural Research*. – 2010. – Vol. 49, is. 1. – P. 85–92.

228. Meixner M. D. The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of *Apis mellifera* – *Apis mellifera simensis* n. ssp. / M. D. Meixner, M. A. Leta, N. Koeniger, S. Fuchs // *Apidologie*. – 2011. – Vol. 42. – P. 425–437.

229. Meixner M. D. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera* / M. D. Meixner [et al.] // *Journal of Apicultural Research*. – 2013. – Vol. 52, is. 4. – P. 1–28.

230. Meixner M. D. Honey bee genotypes and the environment / M. D. Meixner [et al.] // *Journal of Apicultural Research*. – 2014a. – Vol. 53, is. 2. – P. 183–187.

231. Meixner M. D. Effects of genotype, environment and their interactions on honey bee health in Europe / M. D. Meixner, P. Kryger, C. Costa // *Current Opinion in Insect Science*. – 2015. – Vol. 10. – P. 177–184.

232. Miguel I. 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 / I. Miguel [et al.] // *Apidologie*. – 2007. – Vol. 38, is. 2. – P. 141–155.

233. Morris J. A. Calculating confidence intervals for relative risks (odds ratios) and standardised ratios and rates / J. A. Morris, M. J. Gardner // *British Medical Journal (Clinical Research Ed.)*. – 1988. – Vol. 296. – P. 1313–1316.

234. Muñoz I. Population genetic structure of coastal Croatian honey bees (*Apis mellifera carnica*) / I. Muñoz, R. Dall'olio, M. Lodesani, P. De la Rua // *Apidologie*. – 2009. – Vol. 40, is. 6. – P. 617–626.

235. Muñoz I. Effects of queen importation on the genetic diversity of Macaronesian island honey bee populations (*Apis mellifera* Linneaus 1758) / I. Muñoz, M. A. Pinto, P. De la Rúa // Journal of Apicultural Research. – 2014a. – Vol. 53, is. 2. – P. 296–302.

236. Muñoz I. Estimating introgression in *Apis mellifera siciliana* populations: are the conservation islands really effective? / I. Muñoz, R. Dall'olio, M. Lodesani, P. De La Rúa // Insect Conservation and Diversity. – 2014b. – Vol. 7, is. 6. – P. 563–571.

237. Muñoz I. Reduced SNP panels for genetic identification and introgression analysis in the dark honey bee (*Apis mellifera mellifera*) / I. Muñoz [et al.] // PLoS One. – 2015. – Vol. 10, is. 4. – e0124365. – 18 p.

238. Muñoz I. SNPs selected by information content outperform randomly selected microsatellite loci for delineating genetic identification and introgression in the endangered dark European honeybee (*Apis mellifera mellifera*) / I. Muñoz [et al.] // Molecular Ecology Resources. – 2017. – Vol. 17, is. 4. – P. 783–795.

239. Nedić N. Detecting population admixture in the honey bees of Serbia / N. Nedić [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2014. – Vol. 53, is. 2. – P. 303–313.

240. Nelson R. M. Genomewide analysis of admixture and adaptation in the Africanized honeybee / R. M. Nelson [et al.] // Molecular Ecology. – 2017. – Vol. 26, is. 14. – P. 3603–3617.

241. Neumann P. Honey bee colony losses / P. Neumann, N. L. Carreck // Journal of Apicultural Research. – 2010. – Vol. 49, is. 1. – P. 1–6.

242. Nielsen D. J. Improved polymerase chain reaction–based mitochondrial genotype assay for identification of the Africanized honey bee (Hymenoptera: Apidae) / D. J. Nielsen [et al.] // Annals of Entomological Society of America. – 2000. – Vol. 93, is. 1. – P. 1–6.

243. Nikolova S. R. Genetic variability of local Bulgarian honey bees *Apis mellifera macedonica* (*rodopica*) based on microsatellite DNA analysis / S. R. Nikolova // Journal of Apicultural Science. – 2011. – Vol. 55, is. 2. – P. 117–129.

244. Nikolova S. Genetic variability in a local Bulgarian honey bee population / S. Nikolova, E. Ivanova // Acta Zoologica Bulgarica. – 2012. – Vol. 64. – P. 199–204.

245. Nikolova S. R. Microsatellite DNA polymorphism in selectively controlled *Apis mellifera carnica* and *Apis mellifera caucasica* populations from Poland / S. R. Nikolova, M. Bienkowska, D. Gerula, E. N. Ivanova // Archives of Biological Sciences. – 2015. – Vol. 67, is. 3. – P. 889–894.

246. Oleksa A. Nuclear and mitochondrial patterns of introgression into native dark bees (*Apis mellifera mellifera*) in Poland / A. Oleksa, I. Chybicki, A. Tofilski, J. Burczyk // Journal of Apicultural Research. – 2011. – Vol. 50, is. 2. – P. 116–129.

247. Oliver R. What's happening to the bees? – Part 6: mitotypes, genotypes, and tradeoffs in fitness [Electronic resource] / R. Oliver // American Bee Journal. – 2014. – <http://scientificbeekeeping.com/whats-happening-to-the-bees-part-6-mitotypes-genotypes-and-tradeoffs-in-fitness/> (access data: 20.05.2018).

248. Ostroverkhova N. V. Genetic diversity of honeybees in different geographical regions of Siberia / N. V. Ostroverkhova [et al.] // International Journal of Environmental Studies. – 2017. – Vol. 74, is. 5. – P. 771–781.

249. Palmer M. R. Turkish honey bees: genetic variation and evidence for a fourth lineage of *Apis mellifera* mtDNA / M. R. Palmer, D. R. Smith, O. Kaftanoğlu // Journal of Heredity. – 2000. – Vol. 91. – P. 42–66.

250. Papachristoforou A. Genetic characterization of the Cyprian honey bee (*Apis mellifera cypria*) based on microsatellites and mitochondrial DNA polymorphisms / A. Papachristoforou [et al.] // Journal of Apicultural Science. – 2013. – Vol. 57, is. 2. – P. 127–134.

251. Péntek-Zakar A. Population structure of honey bees in the Carpathian Basin (Hungary) confirms introgression from surrounding subspecies / A. Péntek-Zakar, E. Oleksa, T. Borowik, S. Kusza // Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 5, is. 23. – P. 5456–5467.

252. Pinto M. A. Identification of Africanized honey bee (Hymenoptera: Apidae) mitochondrial DNA: validation of a rapid polymerase chain reaction–based assay / M. A. Pinto [et al.] // Annals of the Entomological Society of America. – 2003. – Vol. 96, is. 5. – P. 679–684.

253. Pinto M. A. Genetic integrity of the dark European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) from protected populations: a genome-wide assessment using SNPs and mtDNA sequence data / M. A. Pinto [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2014. – Vol. 53, is. 2. – P. 269–278.

254. Pritchard J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – Vol. 155, is. 2. – P. 945–959.

255. Pritchard D. J. Honey bee conservation in the 21st Century / D. J. Pritchard // Bee Craft. – 2006. – Vol. 88, № 3. – P. 20–22. – Vol. 88, is. 5. – P. 19–20.

256. Pritchard D. J. Nature reserves and honey bees / D. J. Pritchard // Conservation Land Management. – 2008. – Vol. 6, is. 2. – P. 20.

257. Pritchard D. J. Is the dark bee really native to Britain and Ireland? / D. J. Pritchard // Bee Improvement and Conservation Magazine. – 2009. – Vol. 30. – P. 11–17.

258. Richardson B. J. Allozyme electrophoresis. A handbook for animal systematics and population studies / B. J. Richardson, P. R. Baverstock, M. Adams. – Sydney: Academic Press, 1986. – 420 p.

259. Ricigliano V. A. The impact of pollen consumption on honey bee (*Apis mellifera*) digestive physiology and carbohydrate metabolism / V. A. Ricigliano [et al.] // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. – 2017. – Vol. 96, is. 2. – e21406. – 14 p.

260. Rortais A. Review of the *DraI* COI-COII test for the conservation of the black honey bee (*Apis mellifera mellifera*) / A. Rortais [et al.] // Conservation Genetics Resources. – 2011. – Vol. 3, is. 2. – P. 383–391.

261. Ruttner F. Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. / F. Ruttner, L. Tassencourt, J. Louveaus // Apidologie. – 1978. – Vol. 9, is. 4. – P. 363–381.

262. Ruttner F. Biogeography and taxonomy of honey bees / F. Ruttner. – Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1988. – 284 p.

263. Ruttner, F. Naturgeschichte der Honigbienen / F. Ruttner. – Munich: Ehrenwirth, 1992. – 455 p
264. Sheppard W. S. Enzyme polymorphism in *Apis mellifera* from Norway / W. S. Sheppard, S. H. Berlocher // Journal of Apicultural Research. – 1984. – Vol. 23. – P. 64–69.
265. Sheppard W. S. Comparative study of enzyme polymorphism in United States and European honey bee (Hymenoptera: Apidae) populations / W. S. Sheppard // Annals of the Entomological Society of America. – 1988. – Vol. 81. – P. 886–889.
266. Sheppard W. S. *Apis mellifera ruttneri*, a new honey bee subspecies from Malta / W. S. Sheppard, M. C. Arias, A. Grech, M. D. Meixner // Apidologie. – 1997. Vol. 28. – P. 287–293.
267. Sheppard W. S. Identification of African derived bees in the Americas: a survey of method / W. S. Sheppard, D. R. Smith // Ann. Ent. Soc. Am. – 2000. Vol. 93, is. 2. – P. 159–176.
268. Sheppard W. S. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia / W. S. Sheppard, M. D. Meixner // Apidologie. – 2003. – Vol. 34, is. 4. – P. 367–375.
269. Smith D. R. Mitochondrial DNA and honey bee biogeography / Diversity in the genus *Apis*. – Oxford: Westview Press and IBH Pub., 1991. – P. 131–176.
270. Sokal R. R. Biometry / R. R. Sokal, F. J. Rohlf. – New-York: W. H. Freeman and Co., 1980. – 856 p.
271. Soland-Reckeweg G. Gene flow in admixed populations and implications for the conservation of the Western honeybee, *Apis mellifera* / G. Soland-Reckeweg [et al.] // Journal of Insect Conservation. – 2009. – Vol. 13. – P. 317–328.
272. Solignac M. Five hundred and fifty microsatellite markers for the study of the honey bee (*Apis mellifera* L.) genome / M. Solignac [et al.] // Molecular Ecology Notes. – 2003. – Vol. 3. – P. 307–311.
273. Solignac M. A Microsatellite-based linkage map of the honeybee, *Apis mellifera* L. / M. Solignac [et al.] // – Genetics. – 2004. – V. 167. – P. 253–262.

274. Solignac M. A third-generation microsatellite-based linkage map of the honey bee, *Apis mellifera*, and its comparison with the sequence-based physical map / M. Solignac [et al.] // Genome Biology. – 2007. – V. 8, is. 4. – P. 66.
275. Spötter A. Development of a 44K SNP assay focussing on the analysis of a varroa-specific defence behaviour in honey bees (*Apis mellifera carnica*) / A. Spötter [et al.] // Molecular Ecology Resources. – 2012. – Vol. 12, is. 2. – P. 323–332.
276. Strange J. P. Morphological and molecular characterization of the Landes honey bee (*Apis mellifera* L.) ecotype for genetic conservation / J. P. Strange, L. Garnery, W. S. Sheppard // Journal of Insect Conservation. – 2008. – Vol. 12. – P. 527–537.
277. Sušnik S. Molecular characterisation of indigenous *Apis mellifera carnica* in Slovenia / S. Sušnik, P. Kozmus, J. Poklucar, V. Meglič // Apidologie. – 2004. – Vol. 35, is. 6. – P. 623–636.
278. Tautz D. Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences / D. Tautz // DNA Fingerprinting: State of the Science / Eds S. D. J. Pena, J. T. Chakraborty, J. T. Epplen, A. J. Jeffreys. – Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, 1990. – P. 21–28.
279. Tsuruda J. M. High-resolution linkage analyses to identify genes that influence *Varroa* sensitive hygiene behavior in honey bees / J. M. Tsuruda [et al.] // PLoS One. – 2012. – Vol. 7, is. 11. – e48276-10. – 8 p.
280. Uzunov A. Genetic structure of *Apis mellifera macedonica* in the Balkan Peninsula based on microsatellite DNA polymorphism / A. Uzunov [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2014. – Vol. 53, is. 2. – P. 288–295.
281. vanEngelsdorp D. Colony Collapse Disorder: a descriptive study / D. vanEngelsdorp [et al.] // PloS One. – 2009. – Vol. 4, is. 8. – e6481. – 17 p.
282. vanEngelsdorp D. A national survey of managed honey bee 2010–11 winter colony losses in the USA: results from the Bee Informed Partnership / D. vanEngelsdorp [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2012. – Vol. 51. – P. 115–124.
283. vanEngelsdorp D. Colony Collapse Disorder (CCD) and bee age impact honey bee pathophysiology / D. vanEngelsdorp [et al.] // PLoS One. – 2017. – Vol. 12, is. 7. – e0179535. – 23 p.

284. Wallberg A. A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera* / A. Wallberg [et al.] // Nature Genetics. – 2014. – Vol. 46, is. 10. – P. 1081–1088.

285. Whitfield C. W. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera* / C. W. Whitfield [et al.] // Science. – 2006. – Vol. 314, is. 5799. – P. 642–645.

286. Williams G. R. Colony Collapse Disorder in context / G. R. Williams [et al.] // BioEssays. – 2010. – Vol. 32, is. 10. – P. 845–846.

287. Zayed A. A genome-wide signature of positive selection in ancient and recent invasive expansions of the honey bee *Apis mellifera* / A. Zayed, C. W. Whitfield // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2008. – Vol. 105, is. 9. – P. 3421–3426.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Общая характеристика материала и результатов исследования

Таблица А.1 – Районы локализации и численность изученных образцов пчел (пчелиных семей) с пасек Томской области

Административный район	Населенный пункт	Методы и количество исследованных образцов (семей), шт.		
		Морфометрический анализ	Молекулярно-генетический анализ	
			мтДНК	микросателлиты
1	2	3	4	5
Северные районы				
Парабельский	с. Парабель	38 (2)	28 (2)	36 (1)
Колпашевский	окр. г. Колпашево	–	13 (1)	13 (1)
	д. Новоабрамкино	–	125 (28)	37 (1)
Чаинский	с. Леботер	50 (10)	54 (10)	30 (6)
	с. Подгорное	105 (3)	108 (21)	15 (10)
	д. Стрельниково	30 (3)	172 (42)	13 (1)
	с. Гореловка	30 (3)	5 (1)	–
Молчановский	с. Соколовка	–	22 (2)	–
	д. Сарафановка	–	109 (16)	–
	с. Могочино	103 (3)	–	90 (3)
	с. Волог	15 (1)	–	–
Кривошеинский	окр. с. Кривошеино	55 (3)	180 (31)	30 (6)
Бакчарский	с. Парбиг	–	72 (10)	–
	окр. с. Бакчар	–	6 (1)	20 (4)
	с. Высокий Яр	–	44 (9)	15 (3)
	д. Крыловка	–	30 (6)	15 (4)
Тегульдетский	с. Тегульдет	90 (3)	13 (4)	90 (3)
Всего по северным районам:		516 (31)	996 (188)	404 (43)
Южные районы				
Первомайский	д. Крутоложное	30 (1)	4 (2)	30 (2)
Асиновский	уручище Кужербак	50 (10)	51 (10)	15 (10)
	д. Тихомировка	30 (1)	21 (5)	15 (5)
	с. Новиковка	–	25 (5)	–
	д. Цветковка	30 (1)	30 (1)	32 (1)
Шегарский	д. Каргала	–	21 (3)	7 (1)
	с. Баткат	–	–	10 (1)
	с. Монастырка	–	–	9 (1)
	с. Ильинка	–	–	10 (1)
Зырянский	с. Зырянское	60 (2)	48 (9)	30 (5)
	с. Дубровка	30 (1)	96 (19)	30 (10)
	с. Окунеево	–	10 (2)	–

Продолжение таблицы А.1

1	2	3	4	5
Томский	с. Межениновка	–	10 (2)	–
	д. Губино	24 (1)	48 (6)	–
	д. Магадаево	13 (1)	14 (3)	–
	д. Кандинка	–	26 (5)	–
	д. Просекино	30 (1)	46 (7)	–
	д. Бодажково	–	43 (4)	–
	д. Нижне-Сеченово	–	8 (2)	–
	п. Синий Утес	30 (1)	56 (3)	24 (1)
	с. Зоркальцево	–	7 (1)	–
	с. Рыбалово	30(1)	88 (2)	–
	д. Кудринский участок	16 (1)	16 (1)	–
	с. Курлек	57 (2)	184 (25)	50 (2)
	с. Коларово	60 (2)	36 (3)	20 (1)
	с. Семилужки	26 (1)	26 (1)	26 (1)
	п. Заречный (Межениновское сельское поселение)	–	15 (1)	–
	п. Заречный (Малиновское сельское поселение)	60 (2)	22 (2)	60 (2)
	д. Кусково	–	9 (1)	–
	д. Большое Протопопово	–	7 (1)	–
	д. Березкино	9 (1)	8 (1)	–
Кожевниковский	с. Яр	10 (1)	10 (1)	–
	окр. г. Томска	60 (2)	36 (3)	49 (2)
	д. Еловка	30 (1)	80 (12)	15 (3)
	с. Кожевниково	–	–	15 (3)
Всего по южным районам:		685 (34)	1101(143)	447 (52)
Всего по Томской области:		1201 (65)	2097(331)	851 (95)

Всего по северным районам:
населенных пунктов – 16: пасек – 22: пчелосемей – 188: пчел – 996

Продолжение таблицы А.2

1	2	3	4	5	6	7
ЮЖНЫЕ РАЙОНЫ						
7. Асиновский	21	127				0,37/0,44/ 0,19
урочище Кужербак	10	51	PQQ, PQQQ		0,16/0,84/0	
д. Тихомировка	5	21	PQQ, Q		0,40/0/0,60	
с. Новиковка	5	25	PQQ, PQQQ		0,84/0,16/0	
д. Цветковка	1	30	Q		0/0/1,00	
8. Первомайский	2	4				0,50/0/0,50
д. Крутоложное	2	4	PQQ, Q		0,50/0/0,50	
9. Шегарский	3	21				0,13/0,17/ 0,70
с. Каргала: пасека-1	1	10	PQQ, Q	0,10/0/ 0,90	0,13/0,17/ 0,70	
пасека-2	1	7	PQQ, Q	0,29/0/ 0,71		
пасека-3	1	4	PQQ Q, Q	0/0,50/ 0,50		
10. Зырянский	30	154				0,55/0,23/ 0,22
с. Зырянское: пасека-1	4	18	PQQQ	0/1,00/0	0,06/0,44/ 0,50	
пасека-2	5	30	PQQ, Q	0,10/0/ 0,90		
с. Дубровка	19	96	PQQ, PQQQ		0,84/0,16/0	
с. Окунеево	2	10	Q		0/0/1,00	
11. Томский	75	715				0,40/0,12/ 0,48
с. Межениновка	2	10	PQQ, Q		0,90/0/0,10	
д. Губино: пасека-1	2	10	PQQ	1,00/0/0	0,50/0/0,50	
пасека-2	2	9	Q	0/0/1,00		
пасека-3	1	24	PQQ	1,00/0/0		
пасека-4	1	5	Q	0/0/1,00		
д. Магадаево	3	14	PQQ		1,00/0/0	
д. Кандинка	5	26	PQQ, Q		0,17/0/0,83	
д. Просекино: пасека-1	5	35	PQQ, Q	0,20/0/ 0,80	0,38/0/0,62	
пасека-2	2	11	PQQ, Q	0,82/0/ 0,18		

Всего по южным районам: населенных пунктов – 31; пасек – 43; пчелосемей – 143; пчел – 1101	
Всего: населенных пунктов – 47; пасек – 65; пчелосемей – 331; пчел – 2097	0,60/0,09/ 0,31

Таблица А.3 – Характеристика аллельного спектра* микросателлитных локусов у медоносных пчел с пасек Томской области

Размер аллеля, пн	Частота аллелей микросателлитных локусов у медоносных пчёл с пасек разных районов области												
	Северные районы							Южные районы					
	Парабельский N=36	Колпашевский N=50	Чаинский N=58	Молчановский N=30	Кривошеинский N=30	Бакчарский N=50	Тегульдетский N=90	Первомайский N=30	Асиновский N=62	Шегарский N=36	Зырянский N=60	Томский N=209	Кожевниковский N=30
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Локус A008													
148												0,006± 0,004	
150							0,033± 0,013					0,009± 0,005	
152			0,046± 0,020					0,080± 0,038			0,019± 0,013	0,060± 0,013	
158												0,003± 0,003	
162	0,385± 0,068	0,840± 0,037	0,898± 0,029	0,933± 0,032	0,900± 0,039	0,510± 0,050	0,889± 0,023	0,680± 0,066	0,229± 0,038	0,306± 0,054	0,657± 0,046	0,574± 0,026	0,535± 0,066
164						0,020± 0,014			0,074± 0,024	0,375± 0,057	0,056± 0,022	0,065± 0,013	0,035± 0,024
166				0,017± 0,016									
168										0,014± 0,014			
170	0,596± 0,068	0,020± 0,014	0,009± 0,009	0,050± 0,028			0,072± 0,019		0,057± 0,021	0,014± 0,014	0,056± 0,022	0,063± 0,013	

Продолжение таблицы А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
172	0,019± 0,019	0,050± 0,022	0,028± 0,016		0,083± 0,036	0,153± 0,036	0,006± 0,005	0,180±0, 054	0,066± 0,022	0,153±0, 042	0,194± 0,038	0,051± 0,012	0,224± 0,055
174		0,050± 0,022	0,018± 0,013		0,017± 0,017	0,061± 0,024		0,060±0, 034	0,328± 0,043	0,028±0, 019	0,019± 0,013	0,128± 0,018	0,035± 0,024
176		0,040± 0,020				0,122± 0,033			0,016± 0,012			0,028± 0,009	0,086± 0,037
178						0,133± 0,034			0,229± 0,038	0,111±0, 037		0,006± 0,004	0,086± 0,037
180												0,009± 0,005	
Локус A113													
200													0,083± 0,036
202												0,003± 0,003	
206											0,018± 0,012		
208		0,020± 0,014										0,009± 0,005	
210						0,010± 0,010					0,044± 0,019	0,026± 0,009	0,033± 0,023
212	0,422± 0,061	0,030± 0,017	0,061± 0,023	0,167± 0,048	0,100± 0,039	0,410± 0,049		0,278±0, 061	0,581± 0,044		0,053± 0,021	0,323± 0,025	0,050± 0,028
214	0,125± 0,041												0,017± 0,017
216											0,044± 0,019		
218	0,391± 0,061	0,760± 0,043	0,789± 0,038	0,717± 0,058	0,567± 0,064	0,360± 0,048	0,511± 0,037	0,463±0, 068	0,274± 0,040	0,819±0, 045	0,430± 0,046	0,363± 0,026	0,533± 0,064

Продолжение таблицы А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
220	0,016± 0,015	0,170± 0,038	0,096± 0,028	0,067± 0,032	0,233± 0,055	0,130± 0,034	0,489± 0,037	0,037±0, 026	0,073± 0,023	0,139±0, 041	0,158± 0,034	0,148± 0,019	0,250± 0,056
222	0,047± 0,026										0,053± 0,021	0,035± 0,010	
224			0,009± 0,009						0,008± 0,008	0,042±0, 024	0,035± 0,017	0,009± 0,005	
226			0,035± 0,017	0,033± 0,023	0,050± 0,028	0,050± 0,022		0,037±0, 026			0,044± 0,019	0,017± 0,007	
228		0,020± 0,014	0,009± 0,009	0,017± 0,016		0,010± 0,010		0,111±0, 043	0,008± 0,008		0,105± 0,029	0,044± 0,011	0,017± 0,017
230					0,050± 0,028						0,018± 0,012		0,017± 0,017
232								0,074±0, 036	0,024± 0,014				
234									0,032± 0,016			0,023± 0,008	
238						0,030± 0,017							
Локус 043													
120							0,006± 0,006						
122	0,057± 0,028												
124	0,086± 0,033	0,020± 0,014										0,005± 0,005	
126	0,843± 0,044	0,870± 0,034	0,745± 0,042	0,750± 0,056	0,883± 0,041	0,469± 0,051	0,798± 0,030	0,571±0, 066	0,379± 0,045	0,694±0, 054	0,813± 0,037	0,608± 0,033	0,850± 0,046
130												0,009± 0,006	

Продолжение таблицы А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
134							0,034± 0,014						
136									0,017± 0,012	0,014±0, 014		0,041± 0,013	
138			0,038± 0,018	0,200± 0,052		0,020± 0,014		0,107±0, 041	0,017± 0,012			0,171± 0,025	0,017± 0,017
140	0,014± 0,0142	0,100± 0,030	0,217± 0,040	0,050± 0,028	0,083± 0,036	0,429± 0,050	0,163± 0,028	0,304±0, 061	0,578± 0,046	0,264±0, 052	0,152± 0,034	0,153± 0,024	0,133± 0,044
142		0,010± 0,010			0,017± 0,016	0,082± 0,028		0,018±0, 018	0,009± 0,009	0,028±0, 019	0,036± 0,018	0,014± 0,008	
146					0,017± 0,016								
Локус Ap049													
118									0,033± 0,016			0,003± 0,003	0,017± 0,017
121						0,400± 0,020	0,361± 0,037		0,033± 0,016		0,026± 0,015	0,022± 0,008	0,033± 0,023
124												0,003± 0,003	
127	0,500± 0,069	0,880± 0,032	0,825± 0,036	0,750± 0,056	0,643± 0,064	0,440± 0,050	0,611± 0,037	0,534±0, 065	0,320± 0,042	0,486±0, 059	0,621± 0,045	0,433± 0,028	0,417± 0,064
130	0,462± 0,069	0,120± 0,032	0,053± 0,021	0,117± 0,041	0,143± 0,047	0,080± 0,027	0,006± 0,006	0,034±0, 024	0,279± 0,041	0,444±0, 059	0,285± 0,042	0,268± 0,025	0,533± 0,064
136			0,009± 0,009										
139	0,039± 0,0267		0,114± 0,030	0,133± 0,044	0,214± 0,055	0,440± 0,050		0,431±0, 065	0,336± 0,043	0,069±0, 0300	0,069± 0,024	0,239± 0,024	
142, 152							0,023± 0,012					0,032± 0,010	

Продолжение таблицы А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Локус Ap243													
252	0,250± 0,088	0,196± 0,053	0,188± 0,044	0,036± 0,025	0,133± 0,044	0,696± 0,048		0,500± 0,079		0,091±0, 035	0,370± 0,048	0,238± 0,030	
255			0,275± 0,050	0,196± 0,053	0,300± 0,059		0,524± 0,038		0,822± 0,035	0,288±0, 056	0,060± 0,024	0,524± 0,035	0,633± 0,062
259	0,750± 0,088	0,804± 0,053	0,038± 0,021	0,268± 0,059	0,400± 0,063	0,206± 0,042		0,450± 0,079		0,121±0, 040	0,080± 0,027	0,019± 0,010	
262			0,488± 0,056	0,321± 0,062	0,050± 0,028	0,098± 0,031	0,276± 0,034		0,161± 0,034	0,500±0, 062	0,390± 0,049	0,117± 0,022	0,333± 0,061
265			0,012± 0,012		0,083± 0,036			0,025± 0,025	0,009± 0,008		0,030± 0,017		
268					0,033± 0,023		0,024± 0,012	0,025± 0,025	0,009± 0,008		0,040± 0,020	0,024± 0,011	0,017± 0,017
271				0,143± 0,047			0,106± 0,024				0,030± 0,017	0,073± 0,018	0,017± 0,017
274				0,036± 0,025			0,071± 0,020					0,005± 0,005	
Локус A024													
90	0,069± 0,030				0,609± 0,054				0,025± 0,014	0,014±0, 014	0,348± 0,044		
92	0,153± 0,042	0,430± 0,049	0,746± 0,041		0,638± 0,063	0,350± 0,047	0,477± 0,037	0,552± 0,065	0,333± 0,043	0,431±0, 058	0,398± 0,045	0,226± 0,026	0,100± 0,039
94	0,528± 0,059	0,040± 0,019		0,717± 0,058				0,035±0, 024	0,033± 0,016			0,248± 0,026	
98					0,086± 0,037								
100	0,111± 0,037	0,350± 0,048	0,219± 0,039		0,103± 0,040	0,330± 0,047	0,073± 0,019	0,293± 0,059	0,133± 0,031	0,361±0, 057	0,246± 0,040	0,222± 0,025	0,217± 0,053

Продолжение таблицы А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
102	0,097± 0,035	0,180± 0,038	0,035± 0,017	0,250± 0,056	0,052± 0,029	0,310± 0,046		0,121± 0,043	0,242± 0,039	0,028± 0,019	0,609± 0,008	0,163± 0,023	0,083± 0,036
104	0,042± 0,024			0,033± 0,023		0,010± 0,010			0,233± 0,039			0,141± 0,021	
106					0,017± 0,017		0,449± 0,037			0,167± 0,044			0,600± 0,063
Локус Н110													
152													0,138± 0,045
158												0,009± 0,005	
160	0,018± 0,018											0,139± 0,019	
162	0,241± 0,058	0,800± 0,040	0,750± 0,041	0,800± 0,052	0,767± 0,055	0,920± 0,027	0,687± 0,035	0,917± 0,036	0,831± 0,034	0,750± 0,051	0,818± 0,037	0,615± 0,027	0,586± 0,065
164												0,006± 0,004	
166	0,259± 0,059	0,030± 0,017	0,009± 0,009	0,083± 0,036		0,020± 0,014		0,017± 0,016	0,073± 0,023	0,014± 0,014	0,009± 0,009	0,089± 0,016	0,086± 0,037
168	0,019± 0,018											0,041± 0,012	
170	0,463± 0,068	0,170± 0,038	0,241± 0,040	0,117± 0,041	0,233± 0,055	0,060± 0,024	0,312± 0,035	0,067± 0,032	0,097± 0,027	0,236± 0,050	0,173± 0,036	0,101± 0,016	0,190± 0,052
Локус SV185													
260	0,167± 0,054	0,330± 0,047	0,323± 0,046			0,450± 0,050							

Окончание таблицы А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
263	0,292± 0,066	0,280± 0,045	0,108± 0,031	0,321± 0,062	0,350± 0,062	0,200± 0,040	0,186± 0,030	0,304± 0,061	0,213± 0,046	0,276± 0,051	0,265± 0,044	0,260± 0,025	0,365± 0,067
266	0,167± 0,054	0,350± 0,048	0,510± 0,049	0,143± 0,047	0,217± 0,053	0,240± 0,043	0,111± 0,024	0,089± 0,038	0,225± 0,047	0,289± 0,052	0,235± 0,042	0,263± 0,025	0,212± 0,057
269	0,375± 0,069	0,040± 0,020	0,059± 0,023	0,536± 0,067	0,433± 0,064	0,060± 0,024	0,704± 0,035	0,429± 0,066	0,400± 0,055	0,382± 0,056	0,431± 0,049	0,334± 0,027	0,346± 0,066
272						0,050± 0,022		0,179± 0,051	0,163± 0,041	0,026± 0,018	0,029± 0,017	0,133± 0,019	0,077± 0,037
278										0,026± 0,018	0,039± 0,019	0,010± 0,006	
Локус AC117													
172	0,017± 0,017	0,010± 0,010	0,095± 0,027			0,010± 0,010	0,289± 0,034	0,129± 0,046	0,082± 0,025		0,018± 0,012	0,003± 0,003	0,293± 0,060
176	0,189± 0,051	0,146± 0,036	0,095± 0,027	0,050± 0,028	0,100± 0,039	0,160± 0,037	0,011± 0,008	0,056± 0,031	0,098± 0,027	0,069± 0,030	0,246± 0,040	0,105± 0,017	0,190± 0,052
178												0,017± 0,007	
180	0,379± 0,064	0,073± 0,026	0,397± 0,045	0,100± 0,039	0,317± 0,060	0,160± 0,037	0,698± 0,035	0,815± 0,053	0,312± 0,042	0,306± 0,054	0,272± 0,042	0,227± 0,023	0,517± 0,066
184	0,414± 0,065	0,771± 0,043	0,414± 0,046	0,850± 0,046	0,583± 0,064	0,670± 0,047			0,508± 0,045	0,625± 0,057	0,465± 0,047	0,648± 0,026	

Таблица А.4 – Соотношение наблюдаемого уровня к ожидаемому уровню гетерозиготности (h_o / h_e) в выборках пчел с пасек Томской области

Районы области	Микросателитные локусы								
	A008	A113	A043	Ap049	Ap243	A024	H110	SV185	AC117
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Парабельский	0,615±0,095/ 0,496±0,036	0,344±0,084/ 0,651±0,032	0,029±0,028/ 0,278±0,066	0,154±0,071/ 0,536±0,027	0,167±0,108/ 0,375±0,087	0,444±0,083/ 0,669±0,049	0,741±0,084/ 0,659±0,034	0,792±0,083/ 0,719±0,028	0,586±0,092/ 0,649±0,027
$D \pm s.e.$	+0,239±0,154	-0,472±0,096	-0,897±0,146	-0,713±0,056	-0,556±0,191	-0,336±0,267	+0,123±0,468	+0,161±0,213	-0,096±0,430
Колпашевский	0,320±0,066/ 0,287±0,058	0,420±0,069/ 0,392±0,054	0,180±0,054/ 0,233±0,053	0,200±0,057/ 0,211±0,049	0,107±0,059/ 0,316±0,064	0,700±0,065/ 0,659±0,022	0,280±0,064/ 0,330±0,052	0,680±0,066/ 0,689±0,014	0,375±0,070/ 0,379±0,056
$D \pm s.e.$	+0,113±0,015	+0,072±0,279	-0,226±0,397	-0,053±0,153	-0,661±0,129	+0,063±0,133	-0,152±0,140	-0,012±0,140	-0,010±0,2028
Чаинский	0,204±0,055/ 0,190±0,050	0,351±0,063/ 0,362±0,055	0,377±0,067/ 0,396±0,047	0,175±0,050/ 0,304±0,052	0,125±0,052/ 0,650±0,033	0,491±0,066/ 0,395±0,045	0,429±0,066/ 0,379±0,042	0,628±0,068/ 0,620±0,031	0,328±0,062/ 0,654±0,023
$D \pm s.e.$	+0,072±0,196	-0,031±0,153	-0,047±0,135	-0,423±0,125	-0,808±0,083	+0,244±0,117	+0,130±0,127	+0,012±0,139	-0,499±0,171
Молчановский	0,100±0,055/ 0,126±0,056	0,400±0,089/ 0,453±0,069	0,300±0,084/ 0,395±0,065	0,433±0,091/ 0,406±0,069	0,393±0,092/ 0,763±0,024	0,300±0,084/ 0,423±0,058	0,333±0,086/ 0,339±0,071	0,500±0,094/ 0,589±0,040	0,233±0,077/ 0,265±0,070
$D \pm s.e.$	-0,207±0,283	-0,117±0,191	-0,241±0,162	+0,067±0,178	-0,485±0,423	-0,485±0,423	-0,018±0,183	-0,152±0,168	-0,119±0,286
Кривошеинский	0,167±0,068/ 0,183±0,063	0,767±0,077/ 0,609±0,054	0,233±0,077/ 0,212±0,067	0,286±0,085/ 0,520±0,059	0,200±0,073/ 0,722±0,034	0,448±0,092/ 0,561±0,069	0,467±0,091/ 0,358±0,058	0,800±0,073/ 0,643±0,024	0,500±0,091/ 0,549±0,044
$D \pm s.e.$	-0,088±0,214	+0,258±0,241	+0,099±0,208	-0,451±0,115	-0,723±0,150	-0,201±0,236	+0,304±0,160	+0,245±0,145	-0,090±0,215
Бакчарский	0,653±0,068/ 0,675±0,039	0,440±0,070/ 0,682±0,026	0,571±0,071/ 0,589±0,024	0,580±0,070/ 0,605±0,025	0,391±0,072/ 0,464±0,050	0,540±0,071/ 0,672±0,010	0,160±0,052/ 0,150±0,047	0,680±0,066/ 0,694±0,028	0,400±0,069/ 0,499±0,048
$D \pm s.e.$	-0,039±0,137	-0,355±0,611	-0,030±0,139	-0,041±0,188	-0,156±0,132	-0,197±0,118	+0,069±0,171	-0,020±0,139	-0,199±0,540
Тегульдеский	0,156±0,038/ 0,204±0,039	0,461±0,053/ 0,499±0,004	0,382±0,051/ 0,336±0,039	0,663±0,051/ 0,497±0,022	0,576±0,054/ 0,633±0,027	0,899±0,032/ 0,565±0,016	0,466±0,053/ 0,430±0,026	0,535±0,054/ 0,458±0,038	0,487±0,053/ 0,427±0,029
$D \pm s.e.$	-0,236±0,233	-0,078±0,098	+0,137±0,475	+0,334±0,077	-0,089±0,098	+0,592±0,043	+0,084±0,100	+0,167±0,109	+0,143±0,097
Первомайский	0,480±0,099/ 0,495±0,072	0,704±0,088/ 0,688±0,044	0,536±0,094/ 0,569±0,047	0,448±0,092/ 0,527±0,028	0,350±0,107/ 0,546±0,035	0,517±0,093/ 0,594±0,046	0,167±0,068/ 0,155±0,060	0,607±0,092/ 0,684±0,032	0,370±0,093/ 0,316±0,074
$D \pm s.e.$	-0,031±0,221	+0,023±0,190	-0,059±0,178	-0,149±0,158	-0,359±0,143	-0,129±0,162	+0,075±0,221	-0,113±0,175	+0,171±0,221
Асиновский	0,623±0,062/ 0,774±0,018	0,242±0,055/ 0,581±0,036	0,207±0,053/ 0,522±0,026	0,607±0,063/ 0,705±0,014	0,237±0,055/ 0,298±0,047	0,433±0,064/ 0,756±0,016	0,306±0,059/ 0,295±0,050	0,650±0,075/ 0,718±0,023	0,197±0,0551/ 0,628±0,029

Окончание таблицы А.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$D \pm s.e.$	$-0,195 \pm 0,120$	$-0,583 \pm 0,056$	$-0,604 \pm 0,056$	$-0,140 \pm 0,250$	$-0,204 \pm 0,133$	$-0,427 \pm 0,352$	$+0,037 \pm 0,129$	$-0,095 \pm 0,157$	$-0,687 \pm 0,152$
Шегарский	$0,389 \pm 0,081 /$ $0,729 \pm 0,028 /$	$0,333 \pm 0,077 /$ $0,308 \pm 0,063$	$0,472 \pm 0,083$ $0,447 \pm 0,051$	$0,500 \pm 0,083 /$ $0,561 \pm 0,026$	$0,394 \pm 0,085 /$ $0,644 \pm 0,039$	$0,750 \pm 0,072 /$ $0,656 \pm 0,028$	$0,417 \pm 0,082 /$ $0,382 \pm 0,054$	$0,737 \pm 0,071 /$ $0,693 \pm 0,020$	$0,500 \pm 0,083 /$ $0,511 \pm 0,044 /$
$D \pm s.e.$	$-0,467 \pm 0,108$	$+0,084 \pm 0,170$	$+0,056 \pm 0,161$	$-0,109 \pm 0,149$	$-0,389 \pm 0,242$	$+0,144 \pm 0,490$	$+0,092 \pm 0,161$	$+0,064 \pm 0,157$	$-0,022 \pm 0,183$
Зырянский	$0,389 \pm 0,066 /$ $0,523 \pm 0,049 /$	$0,702 \pm 0,066 /$ $0,766 \pm 0,033 /$	$0,214 \pm 0,055 /$ $0,316 \pm 0,050 /$	$0,586 \pm 0,065 /$ $0,528 \pm 0,037$	$0,320 \pm 0,066 /$ $0,698 \pm 0,028 /$	$0,458 \pm 0,065 /$ $0,660 \pm 0,013 /$	$0,255 \pm 0,059 /$ $0,301 \pm 0,048 /$	$0,628 \pm 0,068 /$ $0,686 \pm 0,024 /$	$0,421 \pm 0,066 /$ $0,649 \pm 0,021 /$
$D \pm s.e.$	$-0,257 \pm 0,409$	$-0,084 \pm 0,291$	$-0,321 \pm 0,129$	$+0,109 \pm 0,265$	$-0,541 \pm 0,073$	$-0,307 \pm 0,097$	$-0,153 \pm 0,138$	$-0,086 \pm 0,134$	$-0,352 \pm 0,431$
Томский	$0,432 \pm 0,037 /$ $0,639 \pm 0,026 /$	$0,651 \pm 0,036 /$ $0,737 \pm 0,014 /$	$0,432 \pm 0,047 /$ $0,576 \pm 0,031 /$	$0,376 \pm 0,039 /$ $0,682 \pm 0,013 /$	$0,223 \pm 0,041 /$ $0,649 \pm 0,027 /$	$0,570 \pm 0,043 /$ $0,792 \pm 0,005 /$	$0,385 \pm 0,037 /$ $0,582 \pm 0,027 /$	$0,623 \pm 0,039 /$ $0,734 \pm 0,008 /$	$0,355 \pm 0,037 /$ $0,517 \pm 0,025 /$
$D \pm s.e.$	$-0,324 \pm 0,438$	$-0,117 \pm 0,444$	$-0,249 \pm 0,573$	$-0,449 \pm 0,618$	$-0,656 \pm 0,058$	$-0,280 \pm 0,078$	$-0,339 \pm 0,351$	$-0,150 \pm 0,075$	$-0,314 \pm 0,602$
Кожевниковский	$0,759 \pm 0,079 /$ $0,647 \pm 0,053$	$0,733 \pm 0,081 /$ $0,642 \pm 0,051$	$0,233 \pm 0,077 /$ $0,259 \pm 0,067 /$	$0,633 \pm 0,088 /$ $0,541 \pm 0,031$	$0,333 \pm 0,086 /$ $0,487 \pm 0,044 /$	$0,533 \pm 0,091 /$ $0,576 \pm 0,056 /$	$0,759 \pm 0,080 /$ $0,594 \pm 0,057$	$0,539 \pm 0,098 /$ $0,696 \pm 0,027 /$	$0,517 \pm 0,093 /$ $0,612 \pm 0,037 /$
$D \pm s.e.$	$+0,173 \pm 0,154$	$+0,143 \pm 0,243$	$-0,101 \pm 0,195$	$+0,172 \pm 0,520$	$-0,316 \pm 0,132$	$-0,074 \pm 0,210$	$+0,277 \pm 0,210$	$-0,226 \pm 0,158$	$-0,153 \pm 0,168$
Примечание: h_o и h_e – соответственно, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность с ошибкой; D – относительное отклонение наблюдаемой гетерозиготности от ожидаемой с ошибкой ($\pm s.e.$).									