

APIS MELLIFERA MELLIFERA L.

**РЕСПУБЛИКИ
БАШКОРТОСТАН**



Уфимский научный центр Российской академии наук
ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН
ФГБУН «Уфимский институт химии» РАН
Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш»
ФГБОУ ВО «Башкирский государственный педагогический университет
им. М. Акмуллы»
ФГБОУ ВО «Башкирский государственный аграрный университет»
ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет»

ТЕМНАЯ ЛЕСНАЯ ПЧЕЛА
APIS MELLIFERA MELLIFERA L.
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2016

УДК 638.123.52

*Публикуется по решению Ученого совета института биохимии и генетики
Уфимского научного центра Российской академии наук.*

Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. Республики Башкортостан.

Под ред. Р.А. Ильясова, А.Г. Николенко, Н.М. Сайфуллиной. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 320 с., 20 вкл.

Коллективная научная монография представляет собой собрание теоретических и экспериментальных работ сотрудников научных центров Республики Башкортостан, занимающихся решением задач по сохранению генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы. Книга рекомендована для преподавателей, студентов, научных сотрудников, пчеловодов в качестве учебно-методического пособия, научно-практического руководства и справочника в области пчеловодства.

Редакторы:

к.б.н. Р.А. Ильясов, д.б.н., проф. А.Г. Николенко, к.б.н. Н.М. Сайфуллина

Авторы:

Н.М. Абдулгазина, М.Ф. Абдуллин, М.В. Бакалова, Г.В. Беньковская, В.А. Вахитов, В.А. Выдрина, Л.Р. Гайфуллина, А.М. Гареева, А.Р. Гатауллин, М.Г. Гиниятуллин, Н.Е. Земскова, Р.А. Ильясов, А.Р. Ишбирдин, Г.Ю. Ишмуратов, Н.М. Ишмуратова, А.А. Каримова, М.Н. Косарев, В.О. Кугейко, Р.Г. Курманов, Р.Т. Матниязов, Г.С. Мишуковская, А.Г. Николенко, М.С. Онучин, А.В. Петухов, А.В. Поскрязов, Е.С. Салтыкова, В.Н. Саттаров, А.А. Саттарова, Г.Я. Суюндукова, Г.А. Толстикова, В.Р. Туктаров, Ю.В. Туктарова, Н.А. Уразбахтина, Р.Г. Фархутдинов, Р.Р. Хисамов, С.П. Циколенко, З.В. Шареева, А.Я. Шарипов, В.М. Шафикова, Д.В. Шелехов, Ф.Г. Юмагужин, М.П. Яковлева, Ю.А. Янбаев

Рецензенты:

А.С. Лелей, д.б.н., проф., заведующий лабораторией энтомологии Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток)

В.А. Книсс, д.б.н., проф. кафедры физиологии человека и зоологии Башкирского государственного университета (Уфа)

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 16-14-00001, не подлежит продаже



ISBN 978-5-9908416-0-4

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2016

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2016

Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences
Institute of Biochemistry and Genetics
Ufa Institute of Chemistry
Nature Reserve “Shulgan-Tash”
Bashkir State Pedagogical University
Bashkir State Agrarian University
Bashkir State University

DARK FOREST BEE
APIS MELLIFERA MELLIFERA L.
OF THE REPUBLIC
OF BASHKORTOSTAN

KMK Scientific Press

Moscow ❖ 2016

UDC 638.123.52

Published by the decision of the Academic Council of the Institute of Biochemistry and Genetics of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

Dark forest bee *Apis mellifera mellifera* L. of the Republic of Bashkortostan. R.A. Ilyasov, A.G. Nikolenko, N.M. Saifullina (eds.). Moscow: KMK Scientific Press, 2016. 320 p., 20 color inserts.

The collective monograph is a collection of theoretical and experimental studies of the scientists of different scientific centers of the Republic of Bashkortostan involved in problems of the gene pool preservation of the dark forest bee of Bashkir population. This book recommended for teachers, students, researchers, beekeepers as scientific and practical manual, guide and reference book in the field of the beekeeping.

Editors:

Ph.D. R.A. Ilyasov, Dr., Prof. A.G. Nikolenko, Ph.D. N.M. Saifullina

Authors:

N.M. Abdulgazina, M.F. Abdullin, M.V. Bakalova, G.V. Benkovskaya, V.A. Vahitov, V.A. Vydrina, L.R. Gaifullina, A.M. Gareeva, A.R. Gataullin, M.G. Giniyatullin, N.E. Zemskova, R.A. Ilyasov, A.R. Ishbirdin, G.Y. Ishmuratov, N.M. Ishmuratova, A.A. Karimova, M.N. Kosarev, V.O. Kugeiko, R.G. Kurmanov, R.T. Matniyazov, G.S. Mishukovskaya, A.G. Nikolenko, M.S. Onuchin, A.V. Petukhov, A.V. Poskryakov, E.S. Saltykova, V.N. Sattarov, A.A. Sattarova, G.Y. Suyundukova, G.A. Tolstikov, V.R. Tuktarov, Y.V. Tuktarova, N.A. Urazbakhtina, R.G. Farkhutdinov, R.R. Khisamov, S.P. Tsikolenko, Z.V. Shareeva, A.Y. Sharipov, V.M. Shafikova, D.V. Shelekhov, F.G. Yumaguzhin, M.P. Yakovlev, Y.A. Yanbaev

Reviewers:

A.S. Lelei, Dr., Prof., Head of the Laboratory of Entomology, Biology and Soil Institute, FEB RAS (Vladivostok)

V.A. Kniss, Dr., Prof. of the Department of Human Physiology and Zoology of the Bashkir State University (Ufa)

ISBN 978-5-9908416-0-4

© Partnership research KMK, edition, 2016

© Group of authors, text, illustrations, 2016

Таким образом, популяция северного ареала башкирской пчелы *A. m. mellifera* характеризуется устойчивым соотношением внутри- и межгрупповой компонент генного разнообразия, что отражает баланс процессов интеграции и дифференциации видового генофонда. Данное равновесное соотношение может сохраняться только при стабильных значениях популяционных характеристик (F -коэффициенты и гетерозиготность) на исторически сложившемся оптимальном уровне.

Анализ структуры популяции медоносной пчелы северного ареала Республики Башкортостан по морфометрическим данным показал наличие 79% пазек с содержанием семей *A. m. mellifera* и 21% — с присутствием гибридных пчелиных семей.

Кластерный анализ по данным морфометрических исследований экстерьерных признаков позволил отнести популяцию медоносной пчелы северного ареала Республики Башкортостан (Бирский, Мишкинский, Караидельский районы) к подвиду *A. m. mellifera*.

Высокие уровни показателей частот встречаемости комбинаций, характеризующих пчел *A. m. mellifera* (PQ, PQQ, PQQQ), межгенного локуса COI-COII мтДНК, в целом, по исследуемым районам (0,94–0,98) позволяют говорить об их происхождении от темной лесной пчелы по материнской линии.

Анализ полиморфизма микросателлитных локусов ap243, 4a110 и A8 ядерной ДНК выявил генетическое родство между исследуемой популяцией северного ареала башкирской пчелы и сравниваемыми бурзьянской и татышлинской. Анализ F -статистики и гетерозиготности в популяции северного ареала башкирской пчелы позволили выявить отсутствие статистически значимой генетической дифференциации ($F_{ST} = 0,015$) и инбридинга ($F_{IS} = 0,122$ и $F_{IT} = 0,135$), а близкие значения наблюдаемых (0,435) и ожидаемых (0,485 и 0,493) значений гетерозиготности отражают равновесное состояние популяции по Харди-Вайнбергу.

5.11. Генетическая дифференциация уральской популяции темной лесной пчелы

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

Естественный ареал медоносной пчелы *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 включает Европу, Африку и Западную Азию (Ильясов, Поскряков, 2006; Miguel et al., 2011). Вид подразделяется на 29 подвидов (Garnery et al., 1992; Estoup et al., 1995, Franck et al., 2000b; Meixner et al., 2011; Papachristoforou et al., 2013), которые группируются в четыре эволюционные ветви: африканская ветвь (А), ближневосточная ветвь (О) и две европейские ветви (С) и (М) (Ruttner, 1988; Sheppard et al., 1997; Engel, 1999; Sheppard, Meixner, 2003; Miguel et al., 2011; Meixner et al., 2013; Pinto et al., 2014). Митохондриальная ДНК (мтДНК) и исследования по микросателлитным локусам также подтвердили данные по морфометрии о подразделении подвидов пчел на четыре эволюционные ветви (Estoup et al., 1995; Franck et al., 2001; Jensen et al., 2005).

Новая эволюционная ветвь Y была открыта на основе DraI RFLP локуса COI-COII мтДНК в Республике Йемен, где обитает *A. m. yemenitica* (Franck et al., 2001) и Z в Сирии, где обитает *A. m. syriaca* (Alburaki et al., 2013). Поэтому согласно современным молекулярным данным 29 подвидов пчел *A. mellifera* подразделяются на 6 эволюционных ветвей А, М, С, О, Y, Z (Alburaki et al., 2013).

Из 29 подвидов пчел только один *Apis mellifera mellifera* Linnaeus, 1758, называемый в мире темной европейской, а в России темной лесной пчелой, имеет огромный ареал

распространения, протяженный вдоль всей Северной Европы, покрытой лесной и лесостепной растительностью. Этот подвид медоносной пчелы *A. m. mellifera* уникально адаптирован к экстремально холодным и длительным зимам и болезням длительных зимовок, таким как нозематоз, а также к сбору годового запаса меда в короткий период бурного цветения липы в условиях резко-континентального климата Европы (Николенко, Поскряков, 2002; Meixner et al., 2014).

В последнее время ареал *A. m. mellifera* существенно сократился по причине интенсивных вырубок лесов, интенсивной интродукции на северные территории южных подвидов, распространения новых патогенов, таких как нозематоз типа С, вызываемый микроспоридией *Nosema ceranae* Fries et al. 1996, варроатоз и аскосфероз. Многочисленные эксперименты по скрещиванию разных подвидов медоносной пчелы в условиях одной пасеки привели к неконтролируемой гибридизации подвидов во всем ареале (Николенко, Поскряков, 2002; Jensen, Pedersen, 2005; Ильясов и др., 2007). В коммерческом пчеловодстве Европы и России на данный момент преобладают интродуцированные в Северную Европу, южные подвиды, такие как *A. m. ligustica* Spinola, 1806, *A. m. carnica* Pollmann, 1879, *A. m. caucasica* Gorbachev, 1916, *A. m. carpatica* Foti et al., 1962 и *A. m. armeniaca* Skorikov, 1929.

Вследствие гибридизации и неограниченного потока генов между естественными и коммерческими популяциями пчел (Peer, 1957; Jensen et al., 2005), генофонд аборигенных темных лесных пчел *A. m. mellifera* считают утраченными во многих странах Европы (Jensen, Pedersen, 2005). Так, в Германии, в результате массовой интродукции южных пчел, произошла полная замена подвида *A. m. mellifera* подвидом *A. m. carnica* (Kauhausen-Keller, Keller, 1994; Maul, Hähnle, 1994). В России подвид *A. m. mellifera* был практически повсеместно заменен подвидами *A. m. caucasica* и *A. m. carpatica* (Николенко, Поскряков, 2002; Ильясов и др., 2007). В скандинавских странах и на Британских островах большинство пчеловодов предпочитает разводить *A. m. ligustica*, *A. m. carnica* или искусственно выведенную линию бэкфаст (Jensen, Pedersen, 2005). Таким образом, в последние несколько десятков лет естественный ареал *A. m. mellifera* значительно сократился во всех странах Европы.

Однако, по ранее опубликованным морфологическим исследованиям пчел на территории Пермского края и Республики Башкортостан, можно предположить, что генофонд темной лесной пчелы *A. m. mellifera* еще не утрачен полностью в России (Петухов и др., 1996; Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002; Гранкин и др., 2004; Ильясов и др., 2007, 2008). По морфометрическим данным, сейчас пчеловодство России содержит достаточные для восстановления генофонда *A. m. mellifera* ресурсы, расположенные на территории Республик Башкортостан, Татарстан и Удмуртия, Алтайского и Пермского краев и Кировской области (Никоноров и др., 1998; Гранкин и др., 2004; Ильясов и др., 2007).

В России ежегодно происходит снижение продуктивности пчелиных семей, их массовая гибель после зимовки, что является результатом снижения адаптированности к условиям среды обитания вследствие гибридизации с южными подвидами (Никоноров и др., 1998; Гранкин и др., 2004; Ильясов и др., 2007). Бурзянская популяция темной лесной пчелы *A. m. mellifera* сохраняется в основном благодаря усилиям сотрудников заповедника «Шульган-Таш» и географической изоляции горно-лесными массивами уральских хребтов (Никоноров и др., 1998; Ильясов и др., 2007; Бородачев, Савушкина, 2012). В России до сих пор не отработаны правовые механизмы сохранения генофон-

да местных пчел от гибридизации. Любая сохранившаяся популяция темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в России находится под постоянной угрозой исчезновения в результате гибридизации с интродуцированными подвидами пчел (Гранкин и др., 2004; Бородачев, Савушкина, 2007, 2012).

Для восстановления аборигенного генофонда медоносной пчелы *A. m. mellifera* на Урале необходима точная идентификация подвидов. До недавнего времени в России для идентификации подвидов пчел использовались только морфометрические методы исследования (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскрязков, 2002). Несмотря на то, что морфометрические признаки являются важными при классификации пчел, их трудно использовать для идентификации подвидов, поскольку они сильно подвержены влиянию условий среды обитания и естественного отбора (Franck et al., 2000b). Генетический маркер, такой как межгенный локус COI-COII мтДНК, уникальный для рода *Apis*, является самым информативным в исследованиях пчел (Cornuet et al., 1991). Вариативность длины нуклеотидной последовательности этого локуса используется для дифференцировки подвидов четырех эволюционных ветвей и идентификации темной лесной пчелы *A. m. mellifera* (Garnery et al., 1992; Franck et al., 2000a; Sheppard, Smith, 2000).

Наш метод дифференциации подвида *A. m. mellifera* от подвидов *A. m. caucasica* и *A. m. carnica* эволюционной ветви С позволяет выполнить исследование по изучению сохранившегося генофонда темной лесной пчелы на территории Республики Башкортостан и Пермского края. Метод основан на четких различиях вариантов локуса COI-COII мтДНК у представителей эволюционных ветвей М и С, где варианты PQ, PQQ и PQQQ встречаются только у подвида *A. m. mellifera* (эволюционная ветвь М), а Q — только у интродуцированных из южных регионов подвидов (эволюционная ветвь С) (Garnery et al., 1992). Этот метод был модифицирован сотрудниками Института биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН и позволяет амплифицировать фрагменты ДНК пчел на 200 п.н. короче, чем европейские исследователи, что ускоряет и упрощает анализ пчел (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскрязков, 2002).

Микросателлитные локусы также являются уникальными маркерами для изучения популяционно-генетической структуры и уровня гибридизации подвидов пчел (Cornuet, Garnery, 1991; Clarke et al., 2001, 2002). Наши исследования в основном ориентированы на изучение популяции пчел *A. m. mellifera* Республики Башкортостан и Пермского края. Часть исследованных островков популяции пчел на Урале подвержена гибридизации с подвидами эволюционной ветви С — *A. m. caucasica* и *A. m. carpatica*. Цель нашего исследования — получить сведения о сохранении и генетической структуре популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на Урале на основе изучения полиморфизма митохондриального (COI-COII) и ядерного (микросателлиты ar243 и 4a110) локусов.

Для исследования были отобраны образцы рабочих пчел из 11 пасек трех районов Республики Башкортостан и 11 пасек семи районов Пермского края. Образцы пчел были законсервированы в 96%-ном этаноле. Всего были проанализированы пчелы из 550 семей на Урале (Южный и Средний Урал) (рис. 71).

Тотальная ДНК была выделена из грудных мышц набором для выделения геномной ДНК из тканей животных «ДНК-Экстран-2» (Синтол). ПЦР локуса COI-COII мтДНК был выполнен по ранее опубликованному методу (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскрязков, 2002). Статистическую обработку проводили с использованием программ



Рис. 71. Географическое расположение на территории Республики Башкортостан (Южный Урал) и Пермского края (Средний Урал) сохранившихся островков популяций темной лесной пчелы *A. m. mellifera*.

Два микросателлитных локуса 4a110 и ap243, ранее описанные для *A. mellifera* (Haberl, Tautz, 1999; Solignac et al., 2003), были использованы в исследовании генетической структуры темной лесной пчелы подвиды *A. m. mellifera* на Урале. ПЦР был выполнен в объеме 15 μ L содержащей 50–200 нМ каждого праймера, 100 μ M каждого dNTP, 1,2–1,5 mM MgCl₂, 1 \times буфер (10 mM Tris-HCl, pH 8,3, 50 mM KCl, 0,5 U Taq полимеразы (Sintol) and 2 μ L экстракта ДНК. Условия ПЦР состоят из начальной денатурации в течение 3 мин при 94 °C, 30 циклов с денатурацией в течение 30 сек при 94 °C, отжигом в течение 30 сек при 55 °C и элонгацией в течение 30 сек при 72 °C и завершающей элонгации в течение 5 мин при 72 °C. Фрагментарный анализ продуктов ПЦР был выполнен на автоматическом секвенаторе Applied Biosystem Sequencer. В изученных нами островках сохранившейся популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на Урале были зафиксированы 3 аллеля микросателлитного локуса ap243 (254 п.н., 257 п.н. и 260 п.н.) и 3 аллеля микросателлитного локуса 4a110 (160 п.н., 163 п.н. и 168 п.н.).

Поиск сохранившихся островков популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в Республике Башкортостан и Пермском крае был выполнен на основе полиморфизма

FSTAT 2.9.3.2 и Генератор 4.2.2. Дендрограмма была построена с использованием программы STATISTICA 8.0.

Межгенный локус COI-COII мтДНК, расположенный между 3'-концом гена COI и 5' концом гена COII, был амплифицирован с использованием локус-специфичных олигонуклеотидных праймеров F-Nik: CACATTTAGAAATCCATTA и R-Nik: ATAAATATAAATCATGTGGA, используя модифицированные условия, описанные Никоноровым и др. (1998), позволяющие получать более короткие амплифицированные фрагменты ДНК — на 200 п.н. короче разработанных ранее европейскими исследователями (Никоноров и др., 1998).

У медоносной пчелы подвиды *A. m. mellifera* эволюционной ветви М амплифицируются фрагменты PQ размером 400 п.н., PQQ размером 600 п.н. и PQQQ размером 800 п.н., а у южных подвидов эволюционной ветви С — только фрагмент Q размером 300 п.н. (рис. 72) (Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002). Такой уникальный полиморфизм длин межгенного локуса COI-COII мтДНК служит маркером для четкой дифференциации местных и интродуцированных подвидов пчел в условиях России.

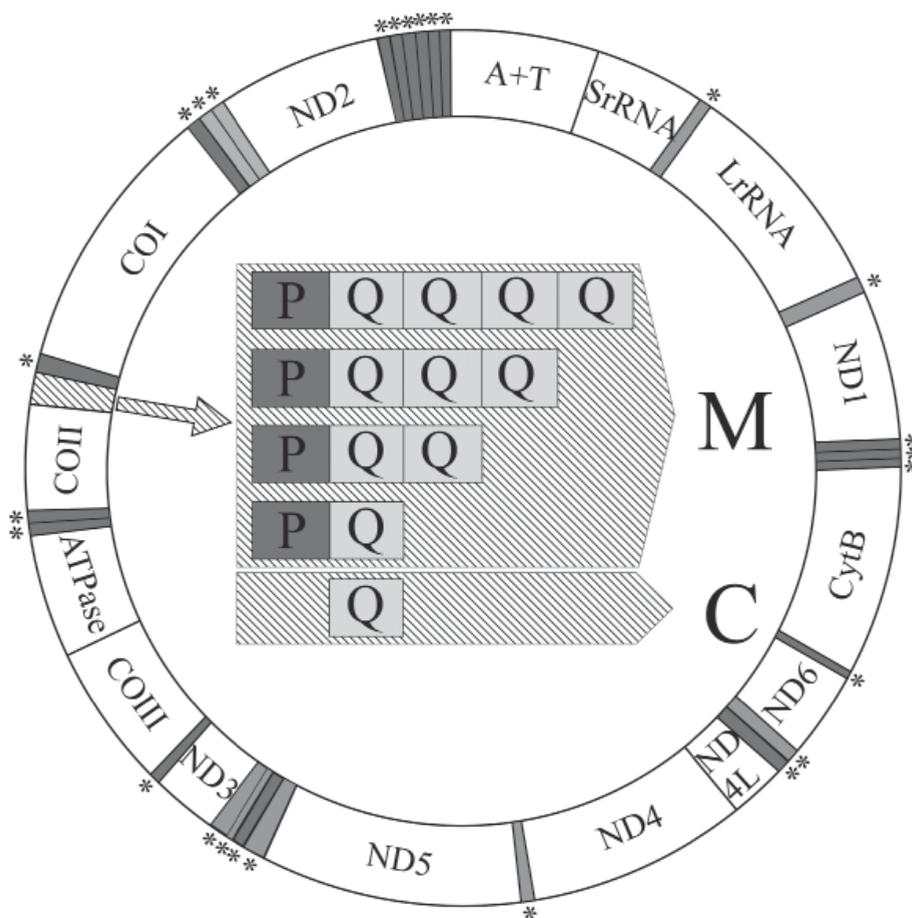


Рис. 72. Локализация межгенного локуса COI-COII мтДНК на кольцевой митохондриальной ДНК медоносной пчелы *A. mellifera* и особенности ее внутривидового полиморфизма. * — обозначены гены транспортной РНК.

длин амплифицированных фрагментов локуса COI-COII мтДНК, где более длинный фрагмент PQQ характеризует местных уральских пчел *A. m. mellifera*, тогда как более короткий фрагмент Q — характеризует интродуцированные южные подвиды пчел эволюционной ветви С.

Частоты вариантов PQQ и Q варьировали в сохранившихся островках популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* Республики Башкортостан и Пермского края в пределах от 0,57 до 1,00 (табл. 1). Вишерская, Татышлинская и Бурзянская популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* характеризовались очень высокой частотой варианта PQQ — 0,99, а Южно-Прикамская популяция пчел — более низкой частотой 0,90. Высокая частота варианта PQQ ($\geq 0,90$) позволяет сделать заключение об их принадлежности к подвиду *A. m. mellifera* по материнской линии. Иглинская популяция медоносной пчелы характеризовалась более низкой частотой варианта PQQ — 0,57, что

позволяет предположить о ее гибридизации с интродуцированными южными подвидами пчел эволюционной ветви С.

Частоты аллелей двух микросателлитных локусов ar243 и 4a110 распределялись в сохранившихся островках популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* неравномерно (табл. 101). В популяции темной лесной пчелы на Урале наиболее часто встречались аллели размером 254 и 257 п.н. локуса ar243, и аллели размером 160 и 168 п.н. Локуса 4a110.

Таблица 101.

Частоты вариантов PQQ (ветвь М) и Q (ветвь С) локуса COI-COII мтДНК (26) и аллелей микросателлитных локусов ar243 и 4a110 (Haberl, Tautz, 1999; Solignac et al., 2003) в популяциях темной лесной пчелы

Популяция	Бурзянская	Татышлинская	Вишерская	Южно-Прикамская	Иглинская
Выборка	N = 66	N = 111	N = 33	N = 111	N = 229
варианты COI-COII					
PQQ	0,99	0,99	1,00	0,90	0,57
Q	0,01	0,01	0,00	0,10	0,43
аллели ar243					
254 п. н.	0,45	0,37	0,36	0,38	0,77
257 п. н.	0,32	0,54	0,43	0,45	0,16
260 п. н.	0,23	0,09	0,21	0,17	0,07
аллели 4a110					
160 п. н.	0,58	0,48	0,57	0,48	0,71
163 п. н.	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01
168 п. н.	0,42	0,52	0,43	0,51	0,28

Генетические расстояния D (Nei, 1978) между островками сохранившейся популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на Урале были рассчитаны с использованием программы FSTAT на основе частот аллелей микросателлитных локусов ar243 и 4a110 и изменялись от 0,01 до 0,12 (табл. 102). Генетические расстояния между островками *A. m. mellifera* на Урале — Вишерской, Южно-Прикамской, Татышлинской и Бурзянской варьировали от 0,01 до 0,03, тогда как расстояния с гибридной Иглинской популяцией варьировали от 0,05 до 0,12. Большие генетические расстояния между островками популяции пчел *A. m. mellifera* на Урале являются показателями их генетической отдаленности друг о друга, что может быть следствием гибридизации с неродственными подвидами.

На основе полученных частот микросателлитных локусов ar243 и 4a110 в популяции пчел *A. m. mellifera* на Урале были рассчитаны генетические характеристики и коэффициенты F-статистики (Wright, 1978) (табл. 103). В популяционной генетике медоносной пчелы F-статистика позволяет рассчитать статистически значимый наблюдаемый и ожидаемый по Харди-Вайнбергу уровни гетерозиготности в популяции.

Таблица 102.

Генетические расстояния D (Nei, 1978) между популяциями медоносной пчелы *A. m. mellifera* на Урале, полученные на основе частот аллелей микросателлитных локусов ар243

Популяция	Бурзянская	Татышлинская	Вишерская	Южно-Прикамская	Иглинская
Бурзянская	0,00	0,03	0,01	0,02	0,05
Татышлинская		0,00	0,02	0,01	0,12
Вишерская			0,00	0,01	0,09
Южно-Прикамская				0,00	0,10
Иглинская					0,00

* $P < 0,05$

F -статистика также может рассматриваться как мера корреляции между генами на разных уровнях подразделенности популяции, которая зависит от таких эволюционных процессов, как мутация, миграция, естественный отбор, инбридинг и эффект Валунда.

Таблица 103.

Коэффициенты F -статистики и гетерозиготность в популяции (Wright, 1978) темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на Урале, полученные на основе частот аллелей микросателлитных локусов ар243 и 4а110

F_{ST}^*	F_{IS}	F_{IT}	H_o	H_s	H_T
0,01	0,24	0,25	0,35	0,47	0,48

* F_{ST} — коэффициент подразделенности популяции; F_{IS} — коэффициент инбридинга особей в субпопуляциях; F_{IT} — коэффициент инбридинга особей во всей популяции; H_o — наблюдаемая гетерозиготность во всей популяции; H_s — ожидаемая гетерозиготность в субпопуляциях; H_T — ожидаемая гетерозиготность во всей популяции.

Положительное значение коэффициентов инбридинга F_{IS} и F_{IT} показывает преобладание близкородственного скрещивания в популяции пчел на Урале на уровне субпопуляции и на уровне всей популяции. Близкое к нулю значение коэффициента F_{ST} характеризует низкий уровень генетической подразделенности популяции, то есть выделенные нами локальные популяции *A. m. mellifera* на Урале генетически близки друг с другом. В популяции пчел на Урале распределение частот аллелей и генотипов не соответствует равновесному распределению по Харди-Вайнбергу, что вызвано активными генетическими процессами и негативным воздействием условий окружающей среды. Все островки популяции темной лесной пчелы на Урале характеризуются дефицитом гетерозигот на уровне субпопуляции и всей популяции. Дефицит гетерозигот, как известно, характерен для многих популяций пчел *A. mellifera*, не подверженных интродукции и миграции и, вероятно, связан с особенностями биологии и развития пчел — гаплодиплоидная смена поколений большого количества семей, расположенных в резко ограниченном пространстве.

Дендрограмма, визуализирующая генетические взаимоотношения всех островков популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на Урале, была построена в программе

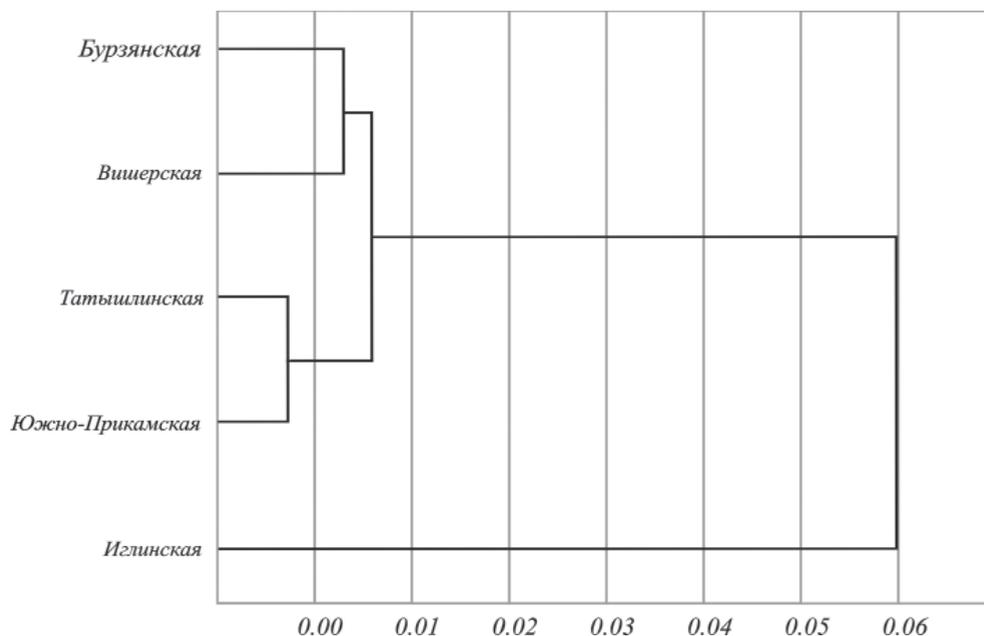


Рис. 73. Дендрограмма генетических взаимоотношений популяций темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на Урале, построенная на основе изучения полиморфизма микросателлитных локусов ar243 и 4a110.

STATISTICA 8.0 на основе генетических расстояний D (Nei, 1978) методом группировки ближайших соседей (Saitou, 1987) (рис. 73).

На дендрограмме Иглинская популяция располагается отдельно от всех остальных, которые, в свою очередь, группируются вместе. Такое расположение свидетельствует о значительной генетической отдаленности Иглинской популяции от других островков популяции темной лесной пчелы, что, вероятно, является результатом гибридизации местных пчел с интродуцированными южными подвидами эволюционной ветви С. Совместная группировка остальных четырех островков популяции темной лесной пчелы говорит об их генетическом родстве по ядерным локусам. Таким образом, на дендрограмме четко выделяются четыре сохранившихся островка популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera*: Вишерская, Южно-Прикамская, Татышлинская и Бурзянская.

В результате проведенных генетических исследований на основе анализа локусов митохондриальной ДНК (COI-COII мтДНК) и ядерной ДНК (два микросателлитных локуса ar243 и 4a110) популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* на территории Урала — Республика Башкортостан (Южный Урал) и Пермский край (Средний Урал) — нами были обнаружены четыре островка сохранившейся популяции темной лесной пчелы: Вишерская, Южно-Прикамская, Татышлинская и Бурзянская. Мы надеемся, что данные, полученные в статье, позволят выполнить новые проекты по поиску новых локализаций сохранившейся популяции темной лесной пчелы *A. m. mellifera* в России и других странах. В дальнейшем мы планируем расширить число анализируемых локусов и территорию исследований.