

***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. Выдрин, 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

трация аллеля 1 будет сказываться и в составе генотипов других соседствующих семей. Видимо, такой сценарий и реализован в исследованных нами выборках, приводя к «мозаичности» генетической структуры и высокому уровню различий генофонда в пределах бурзянской популяции темной лесной пчелы.

Таким образом, в целях мониторинга состояния популяции бурзянской бортовой темной лесной пчелы необходимо периодически исследовать динамику частоты аллеля 1 локуса *Mdh-1*, который кодирует синтез фермента малатдегидрогеназы. Повышение частоты аллеля гомозигот *Mdh-1*<sup>1/1</sup> и гетерозигот *Mdh-1*<sup>1/2</sup> будет свидетельствовать об усилении гибридизации аборигенной пчелы и нежелательным изменениям генофонда популяции.

## 5.6. Ареал бурзянской популяции темной лесной пчелы

*А.Г. Николенко, Р.А. Ильясов, А.В. Поскрjakов*

Массовая гибель пчел, происходящая в последние годы в Северной Америке, еще раз подчеркивает особую значимость сохранения генофонда медоносной пчелы. В начале XIX в. подвид *Apis mellifera mellifera*, наиболее приспособленный к условиям северной части видового ареала, занимал всю площадь лесной и лесостепной зон Евразии от Атлантики до Алтая. В эпоху освоения Нового Света темная лесная пчела преобладала в пчеловодстве Северной Америки и Австралии. Этот подвид является генетической основой самой важной для пчеловодства России. Резкое сокращение ареала темной лесной пчелы в Европе началось в середине XIX в., когда благодаря появлению рамочного пчеловодства, методов искусственного получения пчелиных маток и широкому развитию железнодорожного сообщения балканская пчела карника (*Apis mellifera carnica* Poll.) вытеснила аборигенную для Германии *A. m. mellifera*. Главный ущерб при этом наносит неконтролируемое скрещивание подвидов, дающее во 2–3-м поколении менее жизнеспособные и продуктивные формы. Во многих странах Северной и Центральной Европы подвид оказался под угрозой исчезновения. В России пик сокращения генофонда темной лесной пчелы пришелся на периоды Великой Отечественной войны и реализации послевоенного плана породного районирования пчел. Одной из причин катастрофического сокращения ареала подвида была слабая разработанность методов его идентификации.

В 1988 г. в ходе решения проблемы дифференциации итальянской пчелы (*Apis mellifera ligustica* Spin.) и африканизированной пчелы был получен первый высокоэффективный ДНК-маркер для пчеловодства (Smith, Brown, 1988). Успех позволил относительно быстро разработать комплекс генетических маркеров, в том числе и для идентификации подвида *A. m. mellifera*. Первые исследования показали, что французские популяции *A. m. mellifera* гибридизованы подвидами линии С, группой эволюционно близких средиземноморских подвидов (Ruttner, 1988). Популяция на границе с Италией была гибридизована итальянской *A. m. ligustica*, а на немецкой границе — балканской *A. m. carnica* (Garneru et al., 1998a,b). На Пиренейском полуострове для подвидов линии М *A.m.mellifera* и *Apis mellifera iberica* Goetze был установлен клин интродукции с юга на север подвидами африканской линии А (Garneru et al., 1995; Franck et al., 1998). В России сохранность генофонда *A. m. mellifera* на начальном этапе молекулярно-генетических исследований была показана лишь для бурзянской популяции (Николенко, Поскрjakов, 2002).

Итоги поискам интактных популяций темной лесной пчелы в Западной Европе подвела работа А.В. Jensen с соавторами (2005): анализ полиморфизма ядерной и митохондриальной ДНК позволил предположить сохранность восьми локальных популяций *A. m. mellifera* на Британских островах и в Скандинавии. Параллельно нами было показано существование нескольких аналогичных популяций на Урале (Ильясов и др., 2007а). Общим для этих работ было использование точечного метода отбора проб, когда о популяции судят по молекулярно-генетическим характеристикам 40–60 пчелиных семей, т.е. выявляют лишь сам факт ее существования.

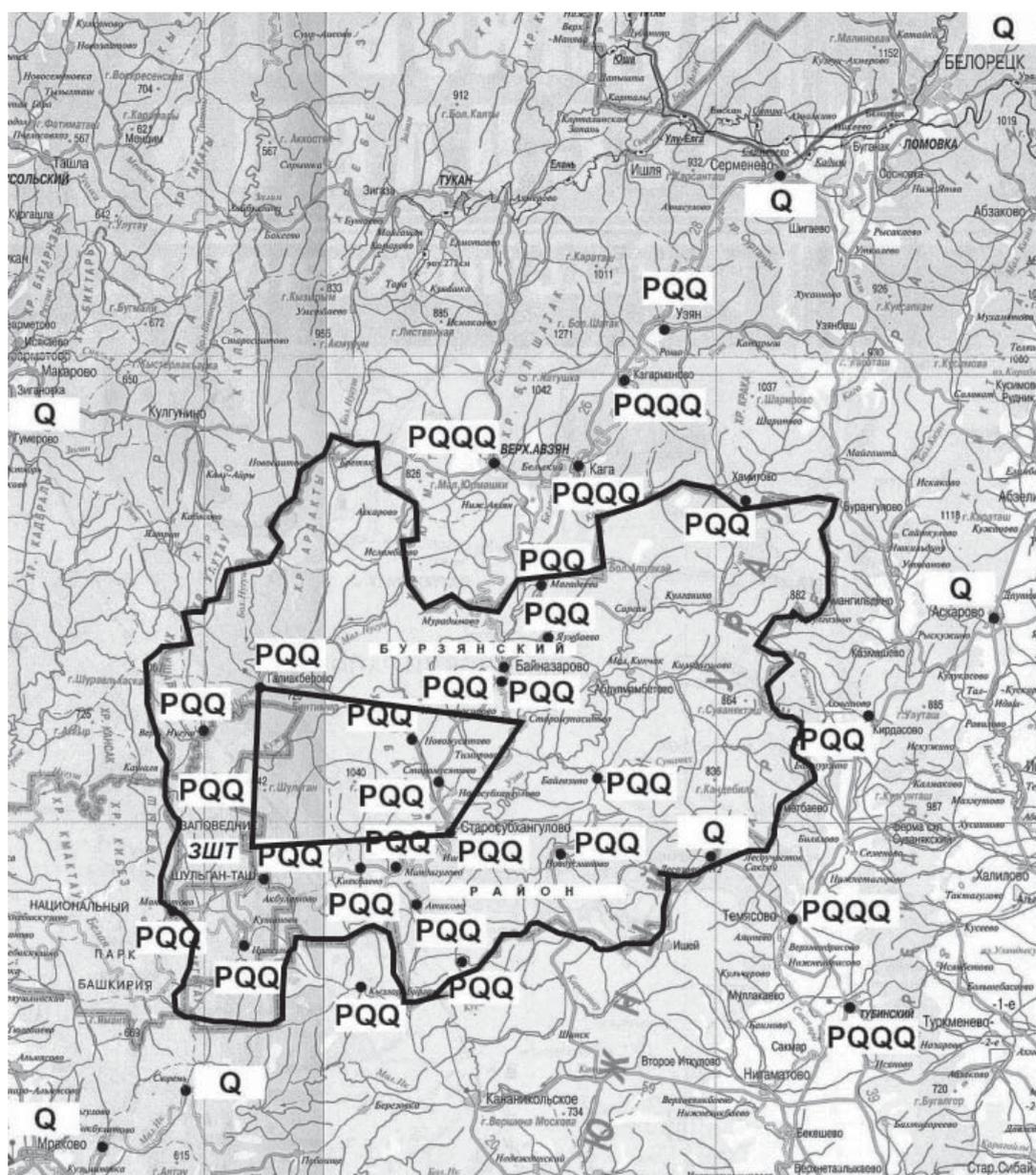
Цель работы заключалась в детальном молекулярно-генетическом анализе популяции темной лесной пчелы по всему предполагаемому ареалу на примере бурзянской пчелы. Эта пчела длительное время является объектом научных изысканий (Газизов, 2007), однако практически все исследователи ограничивались небольшой территорией, включавшей заповедник бортевых пчел «Шульган-Таш» и прилегающие к нему пасеки. Вопросы о границах бурзянской популяции в целом, структуре ареала, состоянии генофонда, степени генетического родства бортевых и пасечных пчел и ряд других оставались открытыми.

Пробы по 10 пчел из 495 семей (132 пасеки, 35 населенных пунктов, 22 борти) собраны в 2008–2010 гг. на территории Бурзянского и граничащих с ним районов Республики Башкортостан. ДНК выделяли из мышц торакса медоносной пчелы, фиксированной в 96%-ном этаноле. Выделение проводили по ранее описанному методу смесью гуанидинтиоцианат-фенол-хлороформ (Chomzynski, Sacchi, 1987).

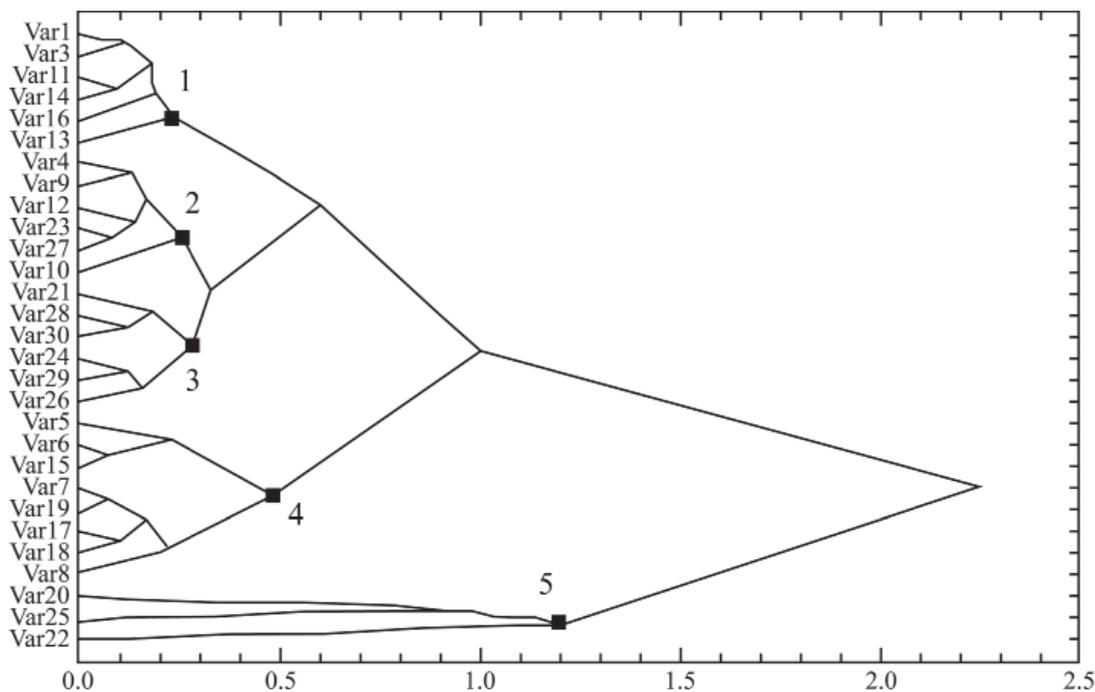
Были амплифицированы микросателлитные локусы ядерной ДНК (ядДНК) Ap243, 4A110, A24 и Ap049, ранее предложенные в качестве маркеров для *A. mellifera* (Estoup et al., 1994, 1995; Franck et al., 1998). Полимеразная цепная реакция (ПЦР) была выполнена в термоциклере «Терцик» в объеме 20 мкл, содержащем 50–200 нМ каждого праймера, 100 мкМ каждого dNTP, 1,2–1,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 1× буфер (10 мМ Tris-HCl, pH 8,3, 50 мМ KCl), 0,5 Ед Taq полимеразы и 2 мкл ДНК. Условия ПЦР: 3 мин 94 °С, далее 30 циклов с денатурацией 30 сек при 94 °С, отжигом 30 сек при 55–60 °С, элонгацией 60 с при 72 °С и конечной элонгацией 3 мин при 72 °С. Регион митохондриальной ДНК (мтДНК), включающий ген тРНК leu, межгенный участок COI-COII и 5'-конец COII субъединицы гена, был амплифицирован ранее разработанными праймерами (Николенко, Поскряков, 2002) с описанным выше составом реакционной смеси при температурном режиме 3 мин 94 °С, 30 циклов с денатурацией 30 сек при 94 °С, отжигом 30 сек при 45–50 °С, элонгацией 60 сек при 72 °С и конечной элонгацией 3 мин при 72 °С. Продукты ПЦР были визуализированы на фотосистеме Vilber Lourmat в 8%-ном полиакриламидном и 1,5%-ном агарозном гелях с использованием ТВЕ-буферного раствора и окрашивания бромистым этидием.

Данные по микросателлитным локусам яДНК (Ap243, 4A110, A24, Ap049) и локусу COI-COII мтДНК были статистически обработаны с использованием компьютерных программ FSTAT ver. 1.2, POPULATION ver. 1.2.28, STATISTICA ver. 6.0.

Географическое распределение вариантов локуса COI-COII мтДНК показано на рис. 62. Наблюдается разделение генофонда медоносной пчелы на три зоны. В центре присутствует только вариант PQQ, далее идут две области, где появляется вариант RQQQ, а в двух выборках — PQ. По периметру расположены выборки, включающие вариант Q.



**Рис. 62.** Географическое распределение вариантов локуса COI-COII мтДНК. Черными точками отмечены пункты взятия проб. Обозначения: (PQQ) — в выборке присутствует только вариант PQQ; (PQQQ) — в выборке помимо PQQ присутствует вариант PQQQ; (Q) — в выборке помимо других присутствует вариант Q. Черный контур — ядро популяции по Г.А. Кожевникову (1930). Серый контур в центре — Бурзянский район, в юго-восточной части района — заповедник бортевых пчел «Шульган-Таш» (ЗШТ), на западе — национальный парк «Башкирия».



**Рис. 63.** Дендрограмма генетических отношений ( $F_{st}$ ) субпопуляций медоносной пчелы на Урале, построенная на основе полиморфизма микросателлитных локусов Ar243, 4A110, A24 и Ar049 яДНК. Информация о субпопуляциях приведена в табл. 93. Кластеры субпопуляций: 1 — выборки из северной и западной (включая заповедник «Шульган-Таш») частей бурзянской популяции; 2 — выборки из центральной части бурзянской популяции; 3 — выборки из популяций *A.m.mellifera* Среднего Урала и Прикамья; 4 — выборки из южной и юго-восточной частей бурзянской популяции; 5 — выборки из популяций южных подвидов.

В 1991 г. J.M. Cornuet с соавторами установили дифференцирующие возможности локуса COI-COII применительно к европейским условиям: у подвида *A. m. mellifera* в подавляющем большинстве случаев наблюдалась нуклеотидная последовательность, обозначаемая PQQ, у подвидов средиземноморской линии С, основных генетических загрязнителей генофонда темной лесной пчелы, был фиксирован вариант Q (Cornuet et al., 1991). В настоящее время принято считать, что *A. m. mellifera*, в отличие от линии С, присущи все варианты, содержащие элемент P (PQ, PQQ, PQQQ, PQQQQ) (Jensen et al., 2005). Более того, обнаружено, что на Среднем Урале (Пермский край, Республика Удмуртия, север Республики Башкортостан) длинные варианты локуса COI-COII встречаются с относительно высокими частотами (Ильясов и др., 2007; Удина и др., 2008).

Таким образом, географическое распределение вариантов локуса COI-COII можно интерпретировать следующим образом. В выборках на всей территории Бурзянского района вариант PQQ наблюдается с частотой 1,00, что, возможно, соответствует цен-

тральной зоне ареала. В 1928–1929 гг. экспедиция Г.А. Кожевникова отметила зону скопления обслуживаемых бортей на несколько меньшей территории, вблизи деревень Галиакберово, Гадельгареево, Мунасипово и Старосубхангулово (Кожевников, 1931). На севере и юго-востоке наблюдаются две области, где помимо основного варианта PQQ, присутствует вариант PQQQ (0,29–1,00), а в двух выборках — вариант PQ (0,12 и 0,25). Обе области расположены вдоль транспортных магистралей на пути к Бурзянскому району, что допускает возможность завоза пчелиных семей извне. Эти области мы отнесли к периферии ареала — краевым зонам. Располагающаяся по периметру карты область с присутствием варианта Q свидетельствует о приближении к зоне гибридизации подвидов.

Для анализа полиморфизма четырех микросателлитных локусов Ar243, 4A110, A24 и Ar049 яДНК были использованы только выборки достаточного размера (близкие к величине 20 пчелиных семей из одного или двух близко расположенных населенных пунктов). Для сравнения взяты ранее полученные данные по аналогичным выборкам из популяций Урала и Прикамья, а также из популяций южных подвидов. Были рассчитаны величины Fst и построена дендрограмма, отражающая генетические отношения субпопуляций (рис. 63).

Первым, как и ожидалось, от основного массива отделяется кластер № 5, содержащий маркерные выборки из популяций южных подвидов. Далее наблюдается разделение двух групп, включающих большинство выборок из бурзянской популяции (кластеры № 1 и № 4) и группы выборок с территории Среднего Урала и Прикамья (кластер № 3).

Кластер № 1 включает в себя западные субпопуляции (заповедник «Шульган-Таш»), субпопуляции севера центральной части бурзянской популяции и почти всю северо-восточную периферию ареала вплоть до серменевской субпопуляции, где уже наблюдается появление варианта Q локуса COI-COII (табл. 93).

Таблица 93.

Сравнительный анализ характера кластеризации субпопуляций на основе полиморфизма яДНК с учетом полиморфизма мтДНК

Кластер по яДНК	Var	Субпопуляция	Популяция, зона по мтДНК (регион)	Кол. семей	Q	PQ	PQQ	PQQQ	Подвид
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1	Бортевая	Бурзянская, центр, «Шульган-Таш»	22	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	3	Коранелгинская	Бурзянская, центр, «Шульган-Таш»	46	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	11	Новомусятовская	Бурзянская, центр	16	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	13	Байназаровская	Бурзянская, центр	17	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	14	Авзянская	Бурзянская, периферия	17	0,00	0,12	0,59	0,29	<i>A. m. mellifera</i>
	16	Серменевская	Бурзянская, гибридная зона	19	0,11	0,11	0,67	0,11	–

Таблица 93. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	4	Иргизлинская	Бурзянская, центр	18	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	9	Старосубхангуловская	Бурзянская, центр	40	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	12	Байгазинская	Бурзянская, центр	17	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	10	Старомусятовская	Бурзянская, центр	22	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	23	Кушнаренковская	Республика Башкортостан	27	0,11	0,00	0,89	0,00	–
	27	Красноуфимская	Свердловская область	20	0,94	0,00	0,06	0,00	Гибрид
3	21	Улутелякская	Республика Башкортостан	17	0,18	0,00	0,82	0,00	–
	28	Кукморская	Республика Татарстан	24	0,42	0,00	0,58	0,00	Гибрид
	30	Камбарская	Среднеуральская, Респ. Удмуртия	23	0,00	0,09	0,56	0,35	<i>A. m. mellifera</i>
	24	Уинская	Среднеуральская, Пермский край	23	0,09	0,00	0,39	0,52	<i>A. m. mellifera</i>
	29	Татышлинская	Среднеуральская, Респ. Башкортостан	39	0,05	0,00	0,87	0,08	<i>A. m. mellifera</i>
	26	Красновишерская	Красновишерская Пермский край	33	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
4	5	Киекбаевская	Бурзянская, центр	23	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	6	Миндигуловская	Бурзянская, центр	20	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	7	Атиковская	Бурзянская, центр	23	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	8	Канская	Бурзянская, центр	26	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
	17	Темясовская	Бурзянская, периферия	24	0,00	0,00	0,67	0,33	<i>A. m. mellifera</i>
	18	Тубинская	Бурзянская, периферия	20	0,00	0,00	0,00	1,00	<i>A. m. mellifera</i>
	15	Узянская	Бурзянская, периферия	15	0,00	0,00	0,67	0,33	<i>A. m. mellifera</i>
	19	Матраевская	Зилаирская	22	0,00	0,00	1,00	0,00	<i>A. m. mellifera</i>
5	20	Григорьевская	Республика Алтай	12	0,92	0,00	0,08	0,00	<i>A. m. carpatica</i>
	25	Закарпатская	Закарпатская область, Украина	15	1,00	0,00	0,00	0,00	<i>A. m. carpatica</i>
	22	Сочинская	Краснодарский край	15	1,00	0,00	0,00	0,00	<i>A. m. caucasica</i>

Аналогично образован кластер № 4. Он объединяет выборки как из центральной части, так и с периферии из южной и юго-восточной частей бурзянской популяции. Таким образом, в обоих случаях полиморфизм яДНК не дублирует данные по мтДНК, показавшие четкое разделение ареала бурзянской популяции на центр и периферию.

Анализ полиморфизма мтДНК (рис. 62) свидетельствует об отсутствии сколько-нибудь существенного завоза пчелиных семей на территорию Бурзянского района. Этому способствуют как менталитет жителей, так и меры администрации района. Маловероятен и значительный вывоз семей за пределы района. Основным фактором необычного, узко протяженного выравнивания генофонда по яДНК в обоих случаях может выступать лишь интенсивный поток генов в виде трутневого фона. В качестве дополнительного фактора сглаживания различий между центром и периферией можно предположить трутневый фон свободно обитающих пчел: субпопуляции кластеров расположены вдоль почти необитаемых лесов на хребтах Южного Урала и водозаборах рек Нугуш, Ик и др.

В кластер № 3 группируются почти все выборки из популяций, расположенных значительно севернее района исследований. В наших предыдущих исследованиях генофонд локальных популяций *A. m. mellifera*, обнаруженных на Урале представлялся генетически однородным (Ильясов и др., 2007). Четкое отделение кластера № 3 от кластеров № 1 и № 4, с одной стороны, позволяет говорить об определенной степени генетической уникальности бурзянской популяции и предположить существование в какой-либо форме границы между этой популяцией и популяциями *A. m. mellifera* Среднего Урала и Прикамья. Возможен плавный градиент, но более вероятно разделение популяций обширной гибридной зоной. В нашем исследовании возможности для поиска этой границы были лимитированы географическими рамками исследования. Другим следствием полученной кластеризации и ряда предварительных результатов может быть гипотеза о существовании генетически единой среднеуральской популяции, охватывающей как минимум север Республики Башкортостан и юг Пермского края (табл. 93). Кластер № 2, в котором соседствуют выборки из центра бурзянской популяции и из двух гибридных северных субпопуляций, требует дальнейшего анализа и обсуждения полученных данных.

Таким образом, в последние годы консервационная генетика (conservation genetics) из раздела популяционной генетики постепенно превращается в равнозначное последнее направление исследований. Именно в этом русле нами впервые в мире проведен детальный геногеографический анализ естественно сложившейся и длительное время существующей популяции темной лесной пчелы. Определены приблизительные границы ареала, показана генетическая подразделенность популяции, выделены центральная, периферическая и гибридная зоны. Определены основные направления интрогрессии южных подвидов (рис. 62).

Показано генетическое родство (разной степени) бортовых пчел с пасечными пчелиными семьями в пределах ареала популяции. Генетические процессы между ними требуют отдельного обсуждения. Генетическая уникальность как бортовой, так и бурзянской популяции в целом предполагалась многими авторами (Газизов, 2007), однако нам впервые удалось показать на подробном экспериментальном материале генетическую дифференциацию бурзянской популяции от большинства популяций Урала и Поволжья.

Полученные результаты позволяют предполагать существование двойной генетической границы ареала, которая должна быть присуща естественной (длительно су-

ществующей) популяции медоносной пчелы в силу биологических особенностей вида: радиус удаления от семьи матки и трутней во время спаривания может достигать 12 км, дальность полета пчелиного роя — 40 км и более. Впрочем, двойная генетическая граница должна быть свойственна и популяциям многих видов с протяженным сплошным ареалом.

Показано существование естественного интенсивного трутневого фона — третьего (не по значимости) механизма, определяющего генетическую стабильность естественной популяции, помимо изоляции и социального фактора, известных ранее: активное ядро генофонда популяции формирует краевые зоны, которые, в свою очередь, защищают это ядро. Таким образом, помимо искусственных технологий — популяции закрытого типа и принципа двойной замены маток — возможна стратегия естественного сохранения генофонда медоносной пчелы, дающая более стабильный результат.

## 5.7. Полиморфизм митохондриальной ДНК темной лесной пчелы А.Г. Николенко, А.В. Поскряков

Естественный ареал медоносной пчелы *Apis mellifera* L. охватывает значительную часть Старого Света: всю Африку, Европу и Ближний Восток. В пределах этого ареала вид *A. mellifera*, для которого характерно исключительно высокое внутривидовое биоразнообразие, подразделяется как минимум на 24 подвида (Ruttner, 1988). Тем не менее, только темная лесная пчела *A. m. mellifera* освоила огромную территорию вдоль северной границы видового ареала. Эта территория протянулась вдоль лесной и лесостепной зон через всю Европу. *A. m. mellifera* уникально адаптирована к холодной продолжительной зиме, сопутствующим длительной зимовке болезням (прежде всего нозематозу), а также к бурному, но кратковременному летнему медосбору.

Современный ареал *A. m. mellifera* существенно сократился из-за интенсивной вырубке лесов, агрессивной интродукции других рас пчел, распространения новых паразитов и болезней (варроатоз, аскосфероз), сосредоточения пасек, специализирующихся на разведении и продаже пчел, преимущественно на юге Европы. Благодаря человеку гибридные формы пчел получили широкое распространение, что существенно снизило уровень адаптированности популяций к окружающей среде (Черевко, 1995). В настоящее время по всему ареалу темной лесной пчелы преобладают гибриды разных поколений с балканской краинкой, итальянской и серой горной кавказской пчелами. По данным ВИБВА (Bee Improvements and Bee Breeders' Association), приведенным в Интернете, за пределами России небольшие островки чистых линий *A. m. mellifera*, возможно, сохранились в Великобритании, на Скандинавском полуострове и в Польше.

Россия, вероятно, еще обладает резервами для восстановления генофонда *A. m. mellifera*. К тому же освоение огромных нектароносных ресурсов России, расположенных в центральных и северных районах европейской части страны, на Урале и особенно в Сибири, просто невозможно без использования богатейшего генофонда самой зимостойкой из всех пчел — темной лесной пчелы (Гранкин, 1997). Среди популяций темной лесной пчелы наиболее известны башкирская, алтайская и полесская (Билаш, 1991).

Фактические данные о состоянии генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы в последнее десятилетие не публиковались. С одной стороны, спе-