



ОБЗОР СОВРЕМЕННОЙ ТАКСОНОМИИ АЗИАТСКИХ И ЕВРОПЕЙСКИХ ПЧЕЛ РОДА *APIS*

Ильясов Р.А.^{1,7}, Дар С.А.², Дукку У.Х.³, Кандемир И.⁴, Ли М.Л.^{5,7}, Озкан Коса А.⁶, Николенко А.Г.¹, Квон Х.В.⁷

¹ Уфимский федеральный исследовательский центр, Институт биохимии и генетики, пр. Октября, 71, Уфа, 450054, Россия, E-mail: apismell@hotmail.com

² Шер-э-Кашмирский университет сельскохозяйственных наук и технологий, Кашмир, Джамму и Кашмир, 192401, Индия, E-mail: sadar@skuastkashmir.ac.in

³ Факультет биологических наук, Университет Абубакар Тафава Балева, Баучи, 740004, Нигерия, E-mail: udukku@yahoo.com

⁴ Департамент биологии Факультет науки Университет Анкары, Бешевлер, Анкара, 06100, Турция, E-mail: ikandemir@gmail.com

⁵ Национальный институт сельскохозяйственных наук, 166 Нонсёнмён-ро, Исё-мён, Ванджу-гун, Джоллабук-до, 55365, Корея; Исследовательский центр конвергенции векторов насекомых, Национальный университет Инчхон, Академи Ро 119, Ёнсу-гу, Сонгдо-дон, Инчхон, 22012, Корея, E-mail: mllee6@korea.kr

⁶ Кафедра гастрономии и кулинарного искусства, Факультет изящных искусств Университета Малтепе, Академгородок Мармара, 34857, Малтепе / Стамбул Турция, E-mail: aysa.queenbee@gmail.com

⁷ Отделение наук о жизни, отдел биологических наук, Центр исследования конвергенции векторов насекомых, Национальный университет Инчхон, Академи Ро 119, Ёнсу-гу, Сонгдо-дон, Инчхон, 22012, Корея, E-mail: hwwkwn@inu.ac.kr

Резюме

Медоносные пчелы рода *Apis* принадлежат к семейству Apidae и суперсемейству Apoidea в отряде насекомых Hymenoptera. Количество видов *Apis* и методы их идентификация всегда были предметом споров, где количество изменялось у разных авторов от 6 до 24. В то время как *Apis mellifera* населяет Западную Азию, Африку и Европу, ареалы всех других видов, включая *Apis cerana*, ограничены Азией. *A. mellifera* и *A. cerana* - два вида, широко используемые в сельском хозяйстве для опыления, производства меда и других продуктов. Они обладают широким ареалом и населяют места с климатом от резко континентального до тропического. Внутривидовая таксономия для обоих видов не завершена и противоречива. В этом обзоре проанализированы все доступные исследования *A. mellifera* и *A. cerana* с целью упорядочить современную таксономию медоносных пчел. Мы пересмотрели внутривидовую таксономию европейских и азиатских пчел и показали существование 27 подвидов для *A. mellifera* и 7 подвидов для *A. cerana*. Однако эти данные не являются окончательными, поскольку некоторые подвиды *A. mellifera* и *A. cerana* остаются еще неисследованными.

Ключевые слова: *Apis mellifera*, *Apis cerana*, таксономия, эволюция, медоносные пчелы, *Apis*, подвиды, подвиды

Цитирование: Ильясов Р.А., Дар С.А., Дукку У.Х., Кандемир И., Ли М.Л., Озкан Коса А., Николенко А.Г., Квон Х.В. Обзор современной таксономии азиатских и европейских пчел рода *Apis* // Биомика. 2019. Т.11(2). С. 212 – 241. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-21

REVIEW OF THE CURRENT TAXONOMY OF ASIAN AND EUROPEAN HONEY BEES OF THE GENUS *APIS*

Ilyasov R.A.^{1,7}, Dar S.A.², Dukku U.H.³, Kandemir I.⁴, Lee M.L.^{5,7}, Özkan Koca A.⁶, Nikolenko A.G.¹, Kwon H.W.⁷

¹ Ufa Federal Research Center, Institute of Biochemistry and Genetics, Prospect Oktyabrya 71, Ufa, 450054, Russia, E-mail: apismell@hotmail.com

² Sher-e-Kashmir University of Agricultural Sciences and Technology of Kashmir, Jammu and Kashmir, 192401, India, E-mail: sadar@skuastkashmir.ac.in

³ Department of Biological Sciences, Abubakar Tafawa Balewa University, Bauchi, 740004, Nigeria, E-mail: udukku@yahoo.com

⁴ Department of Biology Faculty of Science Ankara University, Beşevler/Ankara, 06100, Turkey, E-mail: ikandemir@gmail.com

⁵ National Institute of Agricultural Science, 166 Nongsaengmyeong-ro, Iseo-myeon, Wanju-gun, Jeollabuk-do, 55365, Korea, E-mail: mlee6@korea.kr

⁶ Department of Gastronomy and Culinary Arts Faculty of Fine Arts Maltepe University, Marmara Education Village, 34857, Maltepe/Istanbul Turkey, E-mail: ayca.queenbee@gmail.com

⁷ Division of Life Sciences, Major of Biological Sciences, and Convergence Research Center for Insect Vectors, Incheon National University, Academy-ro 119, Yeonsu-gu, Songdo-dong, Incheon, 22012, Korea, E-mail: hwkwon@inu.ac.kr

Resume

Honey bees of the genus *Apis* belong to the family Apidae and the superfamily Apoidea in the order of insects Hymenoptera. The number of *Apis* species and their identification methods are discussed. According to different authors, the number of species of the genus varied from 6 to 24. While *Apis mellifera* inhabits West Asia, Africa and Europe, the ranges of all other species, including *Apis cerana*, are limited to Asia. *A. mellifera* and *A. cerana* are two species widely used in agriculture for the pollination, the production of honey and other products. They have adapted to wide climatic conditions. Intraspecific taxonomy for both species is incomplete and contradictory. In this review, all available studies of *A. mellifera* and *A. cerana* are analyzed to ordering the modern taxonomy of honey bees. We found that there are 27 subspecies for *A. mellifera* and 7 subspecies for *A. cerana*. However, these data are not ultimate, since some subspecies of *A. mellifera* and *A. cerana* remain unexplored.

Keywords: *Apis mellifera*, *Apis cerana*, taxonomy, evolution, honey bees, *Apis*, subspecies, species

Citation: Ilyasov R.A., Dar S.A., Dukku U.H., Kandemir I., Lee M.L., Özkan Koca A., Nikolenko A.G., Kwon H.W. Review of the current taxonomy of Asian and European honey bees of the genus *Apis*. *Biomics*. 2019. V.11(2). P. 212 – 241. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-21 (In Russian)

Введение

Перепончатокрылые - большой отряд насекомых, состоящий из пчел, пилильщиков, муравьев и ос. В настоящее время описано около 150 000 живых и около 2000 вымерших видов перепончатокрылых [Mayhew 2007, Janke et al. 2013, Aguiar et al. 2013].

Медоносные пчелы - социальные насекомые, родственные муравьям и осам и известные своей ролью в опылении растений и производстве воска и меда. Пчелы являются монофилетической линией внутри суперсемейства Apoidea и в настоящее время расцениваются как клада Anthophila [Michener, 2000; Danforth et al., 2006]. Они распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, в соответствии с ареалами цветковых энтомофильных растений. Некоторые виды, включая шмелей, безжалых и медоносных пчел, являются социальными и живут большими колониями. Пчелы приспособились к питанию пыльцой и нектаром в качестве источника энергии и белка. Большая часть нектара и пыльцы используется в качестве пищи для личинок.

Пчеловодство существует на протяжении тысячелетий со времен Древнего Египта. Опыление культур медоносной пчелой ещё более важно, чем её продукты как с коммерческой, так и с экологической точки зрения. Уменьшение количества диких медоносных пчел привело к увеличению стоимости

опыления пасечными пчелами.

Большой проблемой в изучении медоносных пчел является их филогенетика и эволюция. Ключевой вопрос кроется в изучении эволюционных взаимоотношений шмелей, безжалых, орхидных и медоносных пчел. Этот вопрос изучался с использованием трех методов, основанных на измерении морфометрических показателей, полиморфизме митохондриальной ДНК (мтДНК) и ядерной ДНК (яДНК). Отсутствие консенсуса в таксономии показывает сложность и необходимость дополнительных исследований.

Единый род *Apis* медоносных пчел входит в семейство Apidae. Все виды медоносных пчел рода *Apis* очень похожи по поведению, социальной биологии, морфологии, архитектуре гнезд и питанию. *Apis mellifera* - один из наиболее хорошо изученных видов медоносных пчел, хотя многие вопросы его биологии, таксономии и эволюции остаются без ответа. Тем не менее, несмотря на большое сходство между видами медоносных пчел, наблюдаются большие различия в поведении и экологии.

Виды медоносных пчел рода *Apis* сгруппированы в три линии: карликовые пчелы *Apis andreniformis* и *Apis florea*, гигантские пчелы из группы *Apis dorsata* и пчелы со закрытыми гнездами *Apis koschevnikovi*, *Apis cerana* и *A. mellifera*. Каждый из этих

видов встречается в широком диапазоне климатических условий и мест обитания. Каждая из трех линий включает множество экологически и морфологически дифференцированных аллопатрических подвидов и симпатрических видов. Некоторые популяции, например, на островах архипелагов Малайзии, Филиппин, Индонезии и Японии географически изолированы.

Систематика и номенклатура медоносных пчел рода *Apis* довольно сложны. Мaa [1953] различал 24 вида медоносных пчел и три рода. Некоторые ученые склонны игнорировать классификацию Мaa и делят пчел на четыре вида: *A. mellifera* - западная скрытно гнездящаяся пчела; *A. cerana* - восточная скрытно гнездящаяся пчела; *A. dorsata* - гигантская пчела; *A. florea* - карликовая пчела.

Sakai с соавт. [1986] с помощью кладистического анализа выявили 23 вида и подвида медоносных пчел. Их кладистический и фенетический анализ основан на анализе поведенческих, биохимических и морфологических признаков. Однако их данные трудно оценить, поскольку они недостаточно объяснили используемые методы.

Дальнейшее изучение азиатских пчел позволяет вновь открыть два вида Мaa *A. koschevnikovi* (*A. vechti*) [Koeniger et al., 1988; Tingek et al., 1988] and *A. andreniformis* [Wu, Kuang, 1987; Otis, 1991]. Другие виды *Apis nuluensis* [Tingek et al., 1996] и *Apis nigrocincta* [Hadisoelilo, Otis, 1996] были обнаружены на Борнео и Сулавеси, соответственно, но их диагностические признаки ещё точно не определены.

Три вида рода *Apis* в Азии: *A. florea* F. *A. dorsata* F. and *A. cerana* F. симпатричны на большей части их ареалов. Европейская пчела *A. mellifera* является экзотичной для Азии, и ее ареал является аллопатричным на протяжении большей его части. Ruttner [1987] проанализировал географическое распределение *A. cerana*, который встречается очень широко в восточной и южной Азии, его ареал простирается от Японии на востоке до Афганистана на западе и от Явы на юге до Уссури к северу. *A. cerana* встречается не только в субтропических и тропических регионах Азии, но и в холодном климате, таком как северный Китай, Сибирь, и на больших высотах гор в Центральной Азии (Koeniger et al., 1976b). Michener [1974] показал широкое распространение *A. cerana* в Юго-Восточной Азии, простирающееся от Шри-Ланки до островов Малуку. Peng с соавт. [1989] и Otis [1991] сообщили о распространении подвида *A. cerana* в Китае и рассмотрели распространение в Китае пчел *A. indica*. Таким образом, пчелы *A. mellifera* L. были распространены по всей Европе, Африке и *A. cerana* F. по всей Азии, и были разделены на множество подвидов, а в настоящее время распространены на

всех континентах, за исключением Антарктиды [Ruttner, 1988].

В настоящее время большинством ученых признан 31 подвид *A. mellifera* [Ruttner, 1988; Engel, 1999; Sheppard, Meixner, 2003; Chen et al., 2016]. Эти подвиды в течение тысячелетий колонизировали обширный регион, характеризующийся разнообразием климата и растительности, подразделяясь на современные подвиды, которых ранее идентифицировали на морфологической и поведенческой основе, а сегодня с помощью методов молекулярной биологии [De La Rua et al., 2005; Plyasov et al., 2011; Meixner et al., 2013]. После разработки многомерных статистических методов Daly и Balling [1978] и Ruttner с соавт. [1978], они были использованы Ruttner [1988] для изучения медоносных пчел рода *Apis*. Современные многомерные методы классификации медоносных пчел, изначально разработаны DuPraw [1965] и модифицированы Ruttner [1988] и Daly [1992]. Ruttner [1987] идентифицировал четыре подвида *A. cerana*: *Apis cerana indica*, *Apis cerana japonica*, *Apis cerana cerana*, и *Apis cerana himalaya* - на основе метода главных компонент, кластерного и дискриминантного анализа. В последнее время предпринимаются дальнейшие попытки различить подвиды *A. mellifera* и *A. cerana* с помощью многомерных статистических методов [Verma et al., 1994; Hepburn et al., 2001; Kandemir et al., 2005; Radloff et al., 2005a; Takahashi et al., 2007; Tan et al., 2008; Özkan Koca et al., 2009; Abrol, 2013].

Ruttner с соавт. [1978], основываясь на многовариантном анализе, предположил, что Ближний Восток и северо-восточная Африка могут быть центром происхождения подвидов медоносной пчелы *A. mellifera*. Они предположили, что виды расходятся по трем эволюционным ветвям: североафриканская и западноевропейская ветвь М, северно-средиземноморская ветвь С и южно-центральноафриканская ветвь А. Эта классификация позже была улучшена добавлением четвертой эволюционной ветви О, включающей подвиды Среднего и Ближнего Востока [Ruttner, 1988]. Вариации митохондриальной ДНК были использованы для доказательства наличия трех линий А, М и С в Юго-Восточной Европе, Западной Европе и Африке [Smith, Brown, 1988; Cornuet, Garnery, 1991] и по митохондриальному полиморфизму на Ближнем Востоке существование четвертой линии О было доказано [Arias, Sheppard, 1996; Palmer et al., 2000].

Аналогичная структура линий подвидов медоносных пчел также была получена по результатам микросателлитного анализа [Estoup et al., 1995]. Основное различие, обеспечиваемое этими молекулярными маркерами, заключалось в явной

генетической путанице между ветвями М и А на иберийском полуострове [Smith, 1991a; Franck et al., 1998]. Изменения в митохондриальных геномах и морфологических параметрах могут предоставить информацию о различных масштабах времени. Некодирующие области мтДНК быстро эволюционируют, но они не зависят напрямую от естественного отбора. Наоборот, морфологические признаки могут зависеть от селективного давления, создаваемого условиями окружающей среды [Herburn, Radloff, 1997]. МтДНК передается из поколения в поколение по материнской линии благодаря материнскому наследованию без рекомбинации неповрежденными, если не принимать во внимание случайные мутации. Таким образом, данные мтДНК предоставляют информацию о биогеографических закономерностях, обусловленных генетическим дрейфом, миграциями и мутациями, тогда как морфология подвержена естественному отбору.

Гаплотипы мтДНК оказались полезным инструментом для изучения структуры популяций медоносных пчел (Hall, Smith, 1991; Smith, 1991b). Несмотря на то, что *A. cerana*, как сообщается, имеет множество географических вариаций [Маа, 1953; Peng et al., 1989; Ruttner, 1988], исследования мтДНК и яДНК *A. cerana* и других азиатских видов медоносных пчел очень ограничены по сравнению с западными видами медоносных пчел *A. mellifera* [Cornuet, Garnery, 1991; Sihanuntavong et al., 1999; Ferreira et al., 2009]. Исследования разнообразия митохондриальных гаплотипов [Herburn et al., 2001; Smith et al., 2002] и морфологических гаплотипов [Ruttner, 1988; Radloff et al., 2005a] в ареале *A. cerana* и *A. mellifera* свидетельствует о его высоком биологическом разнообразии. Недавние полногеномные исследования *A. mellifera* [Weinstock et al., 2006; Wallberg et al., 2014] и *A. cerana* [Park et al., 2015; Diao et al., 2018; Yokoi et al., 2018] пролили свет на их эволюцию, адаптацию, генетическое разнообразие и изменчивость. Оценка генетического разнообразия естественных популяций медоносных пчел является первым шагом к генетическому улучшению видов медоносных пчел. Экологические и биологические различия между экотипами и подвидами медоносных пчел предоставляют отличную возможность для их генетического улучшения путем селекции и дальнейшего отбора.

Разнообразие пчел рода *Apis*

Медоносные пчелы (род *Apis*) принадлежат к семейству Apidae (социальные пчелы) и суперсемейству Apoidea (все пчелы) в отряде насекомых Hymenoptera (пчелы, осы, муравьи и др.). Основываясь на анализе существующих и вымерших видов, Kotthoff с соавт. [2013] выдвинули гипотезу,

что пчелы рода *Apis* возникли в Европе в олигоцене и распространились в Азию посредством юго-восточной миграции, и диверсифицировались на обоих континентах в течение миоцена. Затем пчелы вторглись в Северную Америку из Азии через Берингов пролив. В конце миоцена *Apis* вторгся в Африку из Европы через Пиренейский полуостров и впоследствии превратился в современный вид *A. mellifera*. В то время как древние климатические условия в Азии способствовали дальнейшей диверсификации, в результате которой эволюционировали все современные виды *Apis*, кроме *A. mellifera*, условия в Европе и Северной Америке привели к исчезновению рода. После этого *A. mellifera* расширила свою территорию от Африки до Европы и Западной Азии во время голоцена. Между тем Северная Америка оставалась лишенной медоносных пчел до их повторного завоза людьми в 17 веке н.э. Примеры ископаемых медоносных пчел включают: *A. armbrusteri* Zeuner 1931; *A. dalica* Engel et al. 2018, и *A. nearctica* Engel et al. 2009 из миоцена в Европе, Азии и Северной Америке, соответственно. В Африке единственными окаменелостями на сегодняшний день являются находки современных *A. mellifera* из позднего четвертичного периода Восточной Африки [Engel et al., 2018; Kotthoff et al., 2013; Engel et al., 2011; Engel et al., 2009; Engel et al., 2006].

Количество существующих видов *Apis* и их соответствующие диагностические признаки были предметом дискуссий в течение последних нескольких десятилетий и варьируются от двадцати четырех [Маа, 1953] до десяти [Lo et al., 2010] или шести [Engel, 1999]. Большие противоречия отмечаются в исследованиях некоторых популяций пчел Юго-Восточной Азии [Koeniger et al., 2010; Radloff et al., 2011]. В комбинированном анализе Engel и Schultz [1997] были признаны следующие виды: *A. mellifera* Linnaeus 1758, *A. cerana* Fabricius 1793, *A. koschevnikovi* Enderlein 1906, *A. nuluensis* Tingek et al. 1996, *A. florea* Fabricius 1787, *A. andreniformis* Smith 1858, *A. dorsata* Fabricius 1793 and *A. laboriosa* Smith 1871 (в то время авторы не считали *Apis nigrocincta* отличным от *Apis cerana*). Впоследствии вид *A. nigrocincta* Smith 1861 был добавлен в этот список разнообразия медоносных пчел [рис. 1] [Hadisoesilo et al., 1995; Hadisoesilo, Otis, 1996; 1998; Engel, 1999; Smith et al., 2000; 2003]. Виды *Apis* делятся на три линии: (1) пчелиные гнезда с несколькими сотами (*A. mellifera*; *A. cerana*, *A. koschevnikovi*, *A. nigrocincta* и *A. nuluensis*); (2) карликовые пчелы с открытыми сотами (*A. florea* и *A. andreniformis*) и (3) гигантские пчелы с открытыми сотами (*A. dorsata* и *A. laboriosa*). Все виды с открытым гнездом строят одну соту. Филогенетические анализы, основанные на маркерах ядерной ДНК (яДНК) и

митохондрий (мтДНК), также решительно поддерживают кластеризацию этих видов в три отдельные группы [Willis et al., 1992; Tanaka et al., 2001; Arias; Sheppard, 2005; Raffiudin, Crozier, 2007].

В то время как естественный ареал *A. mellifera* охватывает Западную Азию (Средний и Ближний Восток), Африку и Европу, остальные виды этого рода обитают в Азии. До вмешательства человека *A. mellifera* был аллопатричен с другими видами *Apis* в Азии [Ruttner, 1988]. Теперь он симпатричен с *A. florea* в Омане, Иордании и Судане после появления *A. mellifera* в Омане [Dutton et al., 1981] и *A. florea* в других странах (Lord, Nagi, 1987;

Mogga, Ruttner, 1988; Haddad et al., 2009]. Более того, *A. mellifera* был завезен человеком на все другие континенты, кроме Антарктиды [Meixner et al., 2013], и интенсивно используется для опыления и производства меда во всем мире. Из девяти видов *Apis*, упомянутых выше, только *A. mellifera* (европейская или западная медоносная пчела) и *A. cerana* (азиатская или восточная медоносная пчела) были «одомашнены» (Koeniger, 1976a) и имеют существенное коммерческое значение. Эта статья посвящена внутривидовой таксономии этих двух видов.

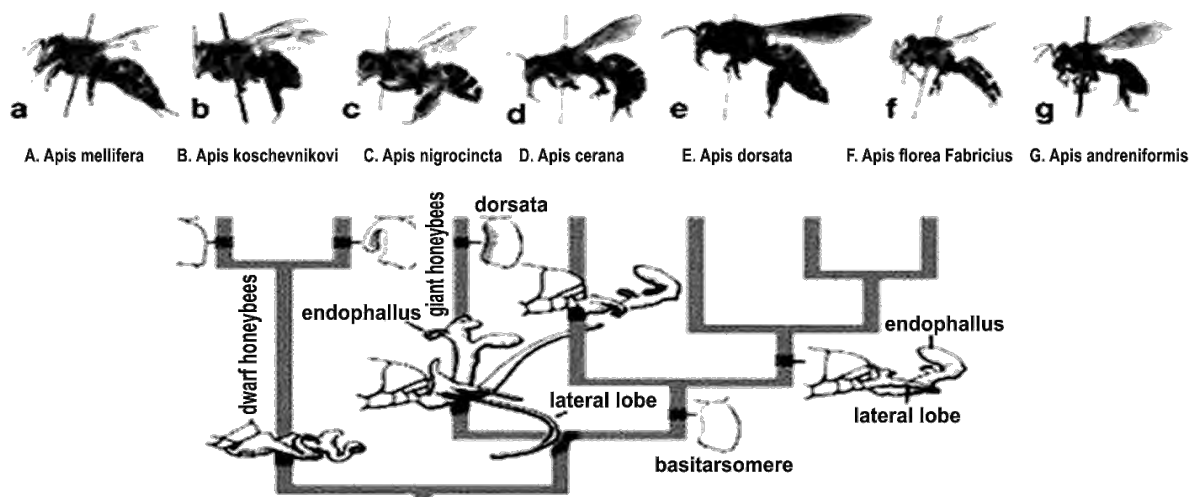


Рис. 1. Разнообразие медоносных пчел. A. *Apis mellifera* Linnaeus; B. *Apis koschevnikovi* Enderlein; C. *Apis nigrocincta* Smith; D. *Apis cerana* Fabricius; E. *Apis dorsata* Fabricius; F. *Apis florea* Fabricius; G. *Apis andreniformis* Smith [Gupta, 2014]
Fig. 1. Honey bee diversity. A. *Apis mellifera* Linnaeus; B. *Apis koschevnikovi* Enderlein; C. *Apis nigrocincta* Smith; D. *Apis cerana* Fabricius; E. *Apis dorsata* Fabricius; F. *Apis florea* Fabricius; G. *Apis andreniformis* Smith. [Gupta, 2014]

Видообразование *Apis cerana* в Азии

A. cerana, или азиатская медоносная пчела (или восточная медоносная пчела) - это маленькие медоносные пчелы Индии и стран Юго-Восточной Азии, таких как Малайзия, Индонезия, Филиппины, Сингапур, Таиланд, Вьетнам, Бангладеш и Шри-Ланка, и стран северо-восточной Азии, таких как Китай, Монголия, Тайвань, Корея (север и юг), Япония и Дальний Восток России.

Этот вид является родственным видом *A. koschevnikovi*, и оба находятся в том же подрode, что и европейская медоносная пчела *A. mellifera*. Существует около 20000 видов пчел, принадлежащих к суперсемейству Apoidea. Медоносные пчелы рода *Apis* принадлежат к небольшой подгруппе этого суперсемейства, состоящей из девяти видов, и *A. cerana* является одним из пяти гнездящихся в полостях видов [Arias, Sheppard, 2005; Raffiudin, Crozier, 2007; Koeniger et al., 2010]. Главная цель этого обзора - признание генетического разнообразия

A. cerana и *A. mellifera*. Первоначальные исследования пчел относятся к «расам», «штаммам» и «подвидам» [Ruttner, 1988]. Отдельные исследования отмечают, что вид *A. cerana* мог быть подвергнут «криптическому видообразованию», следовательно, его таксономия еще не решена полностью [Oldroyd, Wongsiri, 2006]. Три варианта, которые когда-то считались членами *A. cerana*, теперь распознаются как отдельные виды, например, *A. nigrocincta*, *A. koschevnikovi* и *A. nuluensis* [Lo et al., 2010]. В настоящее время признанные варианты *A. cerana* (например, *indica*, *japonica*, *javana*), позволяющие избежать путаницы, следует называть «генотипами» в определенных случаях.

Дифференциация *A. cerana* среди симпатрических пчел среднего размера

Симпатрическое состояние *A. cerana* с другими пчелами среднего размера - *A. koschevnikovi*, *A. nigrocincta* и *A. nuluensis* в юго-восточной Азии, к

сожалению, означает то, что в предыдущей литературе *A. cerana* может ошибочно включать данные, полученные о других видах [Hepburn et al., 2001]. Для решения этой проблемы, Radloff et al. [2011] перечисляют биометрические показатели, которые в комбинации могут различать эти четыре вида. Во-первых, кубитальные индексы передних крыльев, которые составляют 3,9 для *A. cerana*, 7,2 для *A. koschevnikovi*, 3,7 для *A. nigrocincta* и 2,4 для *A. nuluensis*, могут позволить быстро различить при парных сравнениях всех, за исключением *A. cerana* и *A. nigrocincta*. Для различения *A. cerana* от *A. nigrocincta* можно использовать три признака: (1) длина базальной части радиальной клетки переднего крыла, которая составляет 1,2 мм у *A. cerana* и 1,8 мм у *A. nigrocincta*; (2) длина апикальной части радиальной ячейки, которая составляет 1,8 мм у *A. cerana* и 1,1 мм у *A. nigrocincta*; (3) длина хоботка,

которая составляет 1,8 мм у *A. cerana* и 3,7 мм у *A. nigrocincta*.

Распространение *A. cerana*

Вид *A. cerana* очень широко распространен в умеренной и тропической Азии, простираясь от Афганистана до Кореи и Японии, на севере в предгорьях Гималаев и на востоке России и на юг через Индонезию [рис. 2] [Ruttner, 1988; Crane, 1999; Hepburn, Radloff, 2011; Koetz, 2013]. Ареал *A. cerana* охватывает многие климатические зоны, от тропических лесов и саванны до пастбищ в средних широтах, от влажных континентальных лиственных лесов до тайги [Hepburn, Radloff, 2011]. В настоящее время ареал *A. cerana* расширился по всему миру из-за вмешательства человека [Koetz, 2013].

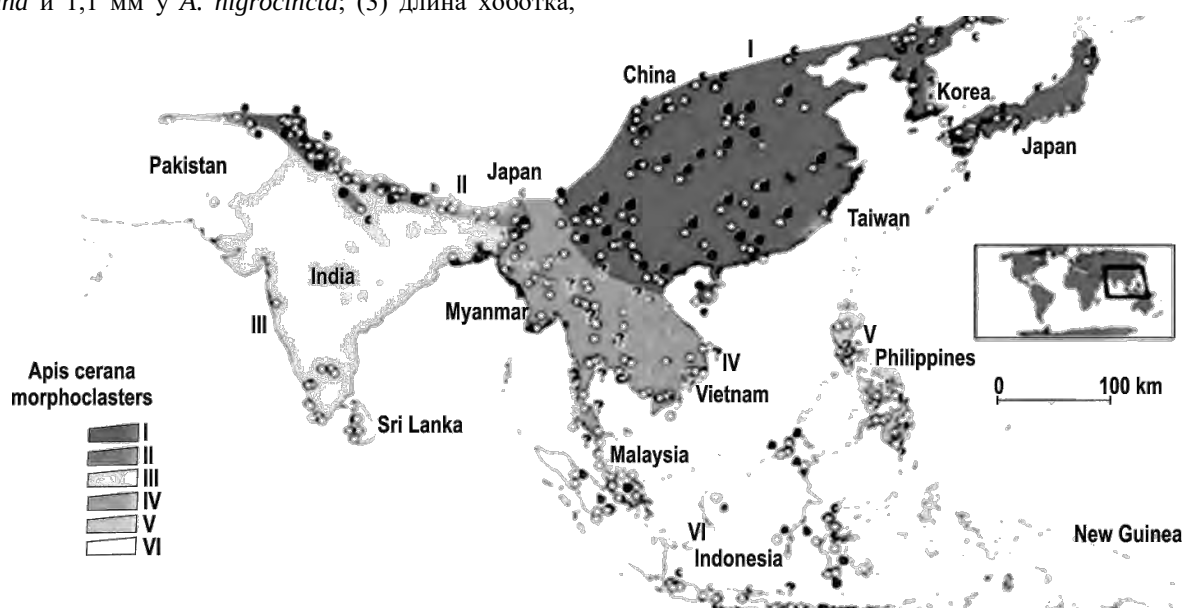


Рис. 2. Распределение *A. cerana*. Различные оттенки изображают различные морфокластеры *A. cerana* на основе комплекса многомерного морфометрического анализа [Radloff et al., 2010].

Fig. 2. The distribution of *A. cerana*. Different highlights depict different *A. cerana* morphoclasters based on a complex of multivariate morphometric analysis) [Radloff et al., 2010].

A. cerana также называют восточной медоносной пчелой, потому что она широко распространена по всей Азии, от Ирана на востоке до Пакистана на западе и от Японии на севере до Филиппин на юге [Ruttner, 1988]. Таким образом, *A. cerana* живет не только в тропических и субтропических районах Азии, но и в более холодных районах, таких как Сибирь и Маньчжурия, Северный Китай и высокогорная зона Гималайского региона [Koeniger, 1976a].

Ареал *A. cerana* в юго-восточной Азии на западе от линии Уоллеса в Индонезии (остров Флорес) позднее был расширен, поскольку в 1970-х

годах в Новую Гвинею был введен генотип Java *A. cerana* [Annand, 2009; Anderson, 2010]. В настоящее время *A. cerana* встречается по всей Новой Гвинее (включая Папуа-Новую Гвинею), на ее прибрежных островах и на Соломоновых островах [Anderson, 2010; Anderson et al., 2012]. *A. cerana* встречается только в отдаленных горных районах, почти как реликт, который вскоре может стать «исчезающим видом» [Ruttner, 1988]. Однако в некоторых частях Соломоновых островов произошло совершенно противоположное, где интродукция *A. cerana* привела к полному исчезновению экзотических популяций *A. mellifera* на некоторых островах [Anderson, 2010].

A. cerana является седьмым по величине из девяти видов медоносных пчел [Koeniger et al., 2010]. Некоторые генотипы *A. mellifera* меньше, чем средние генотипы *A. cerana*, поэтому нет существенной разницы между наименьшими генотипами обоих видов [Ruttner, 1988]. *A. cerana* была преднамеренно завезена с Явы в индонезийскую провинцию Папуа-Новая Гвинея в конце 1970-х годов. Затем он распространился по всей Новой Гвинее [Anderson, 1994]. В 1993 году рои *A. cerana* были обнаружены на островах Бойгу, Сайбай и Дауан в проливе Торреса [Dunn, 1992]. *A. cerana* не раз была перехвачена и уничтожена на судах в австралийских морских портах с 1995 года, а именно в Кернсе, Брисбене, Мельбурне и Южной Австралии [Barry et al., 2010]. Гнездо было найдено в Дарвине в 1998 году - оно было уничтожено и была разработана программа уничтожения и наблюдения за этим видом [Anderson, 2010]. В 2003 году *A. cerana* была обнаружена на 1000 километров дальше на восток на Соломоновых островах [Anderson et al., 2012].

Значение *A. cerana* в Азии

Восточная медоносная пчела *A. cerana* признается важным местным опылителем сельскохозяйственных культур в Азии и основным производителем меда, воска и др. [Dietz, 1992]. Пчеловодство пропагандируется как экономическая концепция для производства меда в каждой стране. Однако его роль в повышении продуктивности сельского хозяйства и поддержании биоразнообразия является более важной. До сегодняшнего дня большинство правительств делали упор на пчеловодстве для увеличения производства меда, что привело к широкому распространению *A. mellifera* в азиатских странах.

В целях повышения продуктивности *A. mellifera* был вложен ряд ресурсов, времени и многих исследований [Partap, 2011]. Несмотря на то, что *A. mellifera* производит большое количество меда на колонию, местный *A. cerana* имеет явные преимущества перед *A. mellifera*. Для производства большого количества меда *A. mellifera* требуется интенсивное управление, стандартизированное оборудование и большие площади для кормления. Кроме того, раса *A. mellifera*, завезенная в азиатский регион, не очень подходит для холодных горных районов. *A. cerana* проявляет высокую устойчивость к сезонным низким температурам и, как следствие, является первой активной медоносной пчелой в прохладное утро в северных тропиках и единственным видом, значительно распространяющимся к северу от тропиков. [Corlett, 2011].

С другой стороны, *A. cerana* очень подходит

для мелкого стационарного пчеловодства. Эта пчела очень хорошо приспособлена к холодным горным условиям, и колонии можно держать в одном и том же месте в течение всего года без особых затрат. *A. cerana* адаптировался к местным болезням, паразитам и врагам и не нуждается ни в каких лекарствах или химикатах для их лечения. Кроме того, пчелы *A. cerana* являются лучшими опылителями ранних цветущих культур и флоры [Partap, 2011].

Сообщается, что *A. cerana* более эффективный опылитель плодовых и овощных культур, чем *A. mellifera*. Partap и Verma [1992; 1994] и Verma и Partap [1993; 1994], полевыми экспериментами, проведенными в долине Катманду в Непале показали, что фуражиры *A. cerana* начинали опылять цветную капусту и обыкновенную капусту утром ранее и останавливались вечером позже по сравнению с *A. mellifera*. Кроме того, у пчел *A. cerana* количество сборщиков пыльцы превосходило количество сборщиков нектара, тогда как у *A. mellifera* это соотношение было обратным.

A. cerana соответствует *A. mellifera* по уровню коммерческого использования и обладает высоким потенциалом для дальнейшего генетического улучшения путем селекции на основе молекулярных маркеров. В настоящее время *A. cerana* находится под угрозой из-за распространения корейского вируса мешотчатого расплода (kSBV) и импорта *A. mellifera* [Choi et al., 2010; Koetz, 2013; Vung et al., 2017; Ilyasov et al., 2018].

Классическая морфометрия и морфологические признаки *A. cerana*

Классификация медоносных пчел постепенно отошла от фиксированных абстракций системы Линнея к анализу динамики популяции в многомерных вероятностных терминах [Ruttner, 1988; Hepburn, Radloff, 1998; Hepburn et al., 2001]. Современная классификация медоносных пчел основана на многовариантных методах анализа, первоначально предложенных DuPraw [1964; 1965] и в значительной степени разработанных Ruttner с соавт. [1978], Ruttner [1988] и Daly [1991; 1992]. Ruttner [1988] выполнил новаторскую задачу по предоставлению первой многомерной аналитической попытки всесторонней макроуровневой классификации медоносных пчел для рода *Apis*, включая также биогеографию медоносных пчел в Азии. Это послужило поводом для многих последовательных региональных исследований медоносных пчел в Азии [Verma, 1990; 1992].

Вместо простого описания символов в отдельных пчелах, многомерный аналитический метод использует числовые данные, полученные в результате точных измерений символов колонии для

статистического анализа. Набор морфологических признаков размера тела, цвета, вен крыла и волосатости измеряется. Однако не существует общепринятого стандартного набора символов для использования в классической морфометрии медоносной пчелы. Ruttner с соавт. [1978] перечислил всего 41 морфологический признак рабочих

медоносных пчел, отобранных из нескольких источников [Алпатов, 1948; DuPraw, 1964; Goetze, 1964] для статистического анализа географической изменчивости *A. mellifera*. Они состоят из семнадцати символов размера, тринадцати длины и углов вены крыла, семи цветных символов, трех символов волос и ряда крючков [Табл., 1 и Рис. 3].

Таблица 1.

Список символов, используемых для морфометрического анализа медоносных пчел [Ruttner et al., 1978]

Table 1. List of the characters used for the morphometrical analysis of honey bees [Ruttner et al., 1978]

№	Признак	Автор
1	Длина волосков тергита 5	Goetze
3	Ширина полосы томентума на стороне тергита 4	Goetze
4	Ширина темной полосы между томентумом и задним краем тергита	Goetze
5	Длина растянутого хоботка (язычок + подбородок + нижний подбородок)	Alpatov
6 - 8	Длина задней ноги (Бедро №6, голень №7, плюсна №8)	Alpatov
9	Ширина плюсны 3	Alpatov
10 - 12	Пигментация тергита 2 - 1, оценивается по 10-балльной шкале между самыми темными (0) и самыми яркими (9)	Goetze
13, 14	Диаметр тергита 3 и 4, продольный	Alpatov
15	Стернит 3, продольный	Alpatov
16, 17	Восковое зеркальце, стернит 3, продольный и поперечный	Alpatov
18	Дистанция между восковым зеркальцем, тергитом 3	Ruttner
19, 20	Стернит 5, продольный и поперечный	Ruttner
21, 22	Переднее крыло, длина и ширина	Alpatov
23, 24	Пигментация щитка	Ruttner
25, 26	Пигментация верхней губы	Ruttner
27 - 30	Сегмент А и В кубитальной ячейки 3, правый и левый	Alpatov
31 - 41	11 углов между линиями, соединяющими точки пересечения жилок на переднем крыле (№31 = angle A 4, 32 = B 4, 33 = D 7, 34 = E 9, 35 = G 19, 36 = J 10, 37 = J 16, 38 = K 19, 39 = L 13, 40 = N 23, 41 = O 26)	Goetze
42	Количество крючков на заднем крыле	DuPraw

По-видимому, эти признаки наиболее популярны у большинства исследователей *A. cerana*, а также *A. mellifera*. Verma с соавт. [1994] перечислил всего 55 признаков для морфометрического исследования *A. cerana* в Индии, которое состояло из

девятнадцати символов на переднем крыле, двенадцати на животе, десяти на заднем крыле, шести на языке, четырех на антенне и четыре на задних ногах.

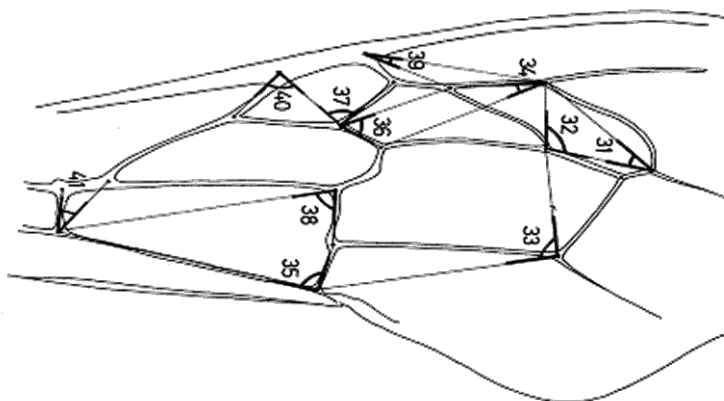


Рис. 3. Углы жилкования крыльев *A. cerana* [№31 - 41] Номера поворотов "31~41" [Ruttner, 1988].

Fig. 3. Angles of wing venation of *A. cerana* [No. 31 - 41] Turn numbers "31~41" [Ruttner, 1988].

Требования к сбору образцов для морфометрических исследований *A. cerana*

Поскольку генофонд колоний медоносных пчел образован одной маткой и множеством трутней [Moritz, Southwick, 1992], внутрисемейная генетическая вариация количественных признаков, особенно морфологических признаков, может быть выше, чем для межколонийной [Adams et al., 1977; Oldroyd, Moran, 1983; Rinderer et al., 1990; Oldroyd et al., 1991]. Следовательно, при анализе морфологии на уровне популяции дефицит образцов медоносных пчел из каждой колонии может быть компенсирован анализом большего числа колоний. Доказано, что выборки из пяти колоний в каждой местности с 10 пчелами в колонии показали себя адекватными при анализе морфологических данных при изучении популяций медоносных пчел [Radloff et al., 2003]. В морфологическом анализе было показано, что количество отобранных колоний влияет на изменение средних значений символов больше, чем количество отобранных пчел в колонии. Тем не менее, морфологические признаки, связанные с размером и расположением крыльев, значительно меньше подвержены влиянию пигментации [Alpatov, 1929; Falconer, 1989; Radloff et al., 2003]. Показано, что сезонные колебания влияют на большее количество

морфологических признаков *A. cerana* [Mattu, Verma, 1984] и *A. mellifera* [Mihailov, 1927; Gromisz, 1962; Antontseva, 1975; Mizis, 1976; Dianov, 1977]. Таким образом, рекомендуется собирать образцы летом или осенью и обрабатывать погружением в горячую воду или эфирной анестезией для расширения хоботка. Дифференциация и идентификация медоносных пчел должны основываться на методах анализа основных компонентов (PCA), факторного анализа (FA), кластеризации k-средних и кластерного анализа линейного анализа (LDA) в программах Stat Graphics Plus, Statistica, SPSS и JMP [Meixner et al., 2013].

Морфогенетическое разнообразие *A. cerana*

Значительная генетическая и морфологическая изменчивость была показана в пределах *A. cerana*, охватывающей широкий диапазон климатических зон [Ruttner, 1988; Smith et al., 2000; Radloff et al., 2010]. Обширные дебаты появились после того, как Fabricius в 1793 году впервые опубликовал реклассификацию и переименование видов *A. cerana*. Недавнее использование более сложных морфологических и генетических методов начало проливать свет на таксономию и подгруппы *A. cerana*.

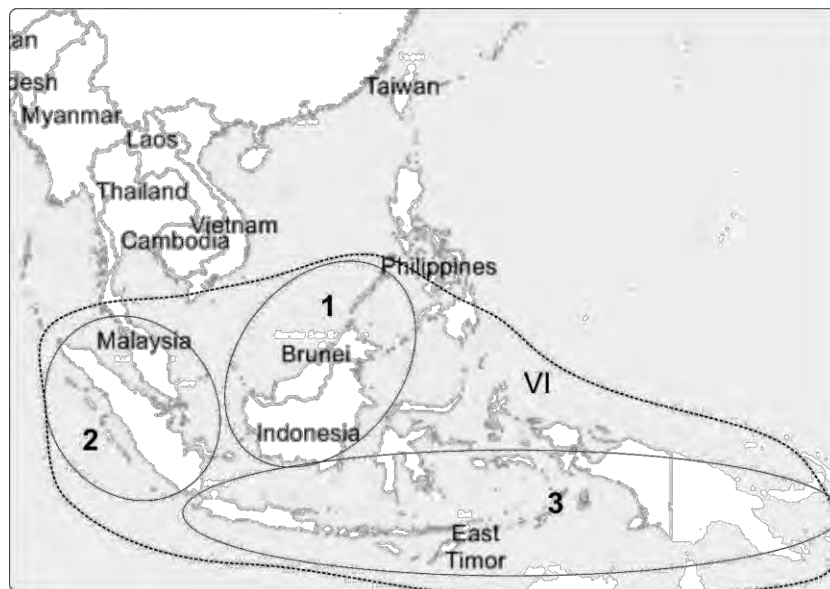


Рис. 4. Подгруппы, обнаруженные в морфокластере VI, индо-малайской *A. cerana* согласно [Radloff et al., 2010].

(1) Палаван (Филиппины), Северный Борнео (Малайзия) и Калимантан (Индонезия);

(2) Малайский полуостров, Суматра и некоторые острова Сулавеси;

(3) Индонезия (Ява, Бали, Ириан Джая, некоторые острова Сулавеси и Суматра).

Fig. 4. The subgroupings found within morphocluster VI, the Indo-Malayan *A. cerana* according to [Radloff et al., 2010]. (1) Palawan (Philippines), North Borneo (Malaysia) and Kalimantan (Indonesia); (2) Malay Peninsula, Sumatra, and some Sulawesi; (3) Indonesia (Java, Bali, Irian Jaya, some Sulawesi, Sumatra).

Морфологически и генетически *A. cerana* подразделяется на весь спектр. Последние исследования показали, что существует шесть «морфокластеров» [рис. 4], то есть группировки внутри *A. cerana*, основанные на сложном статистическом многомерном морфометрическом анализе 12 морфологических признаков [Radloff et al., 2010]. Генетический штамм *A. cerana*, обнаруженный в Новой Гвинее и на Соломоновых островах (согласно определению D. Anderson, личное общение), попадает в морфокластер VI, который распространен в южном Таиланде, Малайзии и Индонезии (рис. 4 [Radloff et al., 2010]). Морфокластеры V и VI (филиппинская и индо-малайская группы соответственно) также встречаются в тропическом влажном климате. Все остальные морфокластеры встречаются вне влажного тропического климата, хотя некоторые подкластеры могут попадать во влажный / сухой тропический или субтропический климат (в пределах морфокластера I: Индия, центральный и восточный Китай и японские подкластеры, в пределах морфокластера IV:

Таиландский подкластер). Тонкая морфологическая дифференциация была обнаружена в некоторых морфокластерах, что обычно связано с биогеографическими и климатическими границами [Radloff et al., 2010].

В индо-малайском морфокластере VI (содержащем генотип *A. cerana* Java) были обнаружены три основные подгруппы [Radloff et al., 2005b; Radloff et al., 2010]: (1) Палаван (Филиппины), Северный Борнео (Малайзия) и Калимантан (Индонезия); (2) Малайский полуостров, Суматра и некоторые острова Сулавеси; (3) Индонезия (Ява, Бали, Ириан-Джая, некоторые острова Сулавеси и Суматра. Здесь следует отметить, что морфологическое подразделение, особенно основанное на чрезвычайно тонких изменениях, обнаруженных у *A. cerana*, не подразумевает разделения на штаммы и изменений в поведении или генетике.

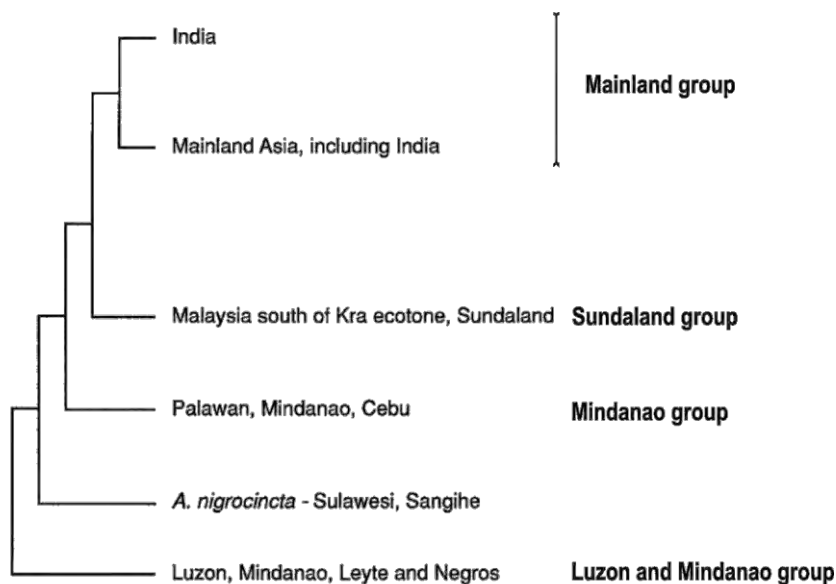


Рис. 5. Филогенетическое древо основных гаплотипов *A. cerana* (митохондриальные ДНК-подгруппы) и соответствующие им географические регионы [Smith et al., 2000]. Также показано расположение *A. nigrocincta* в древе.
Fig. 5. Phylogenetic tree of the main *A. cerana* haplotypes (mitochondrial DNA subgroupings) and their corresponding geographic regions [Smith et al., 2000]. The placement of *A. nigrocincta* within the tree also shown.

Генетическое разнообразие *A. cerana*

Большинство последних генетических исследований в целом согласны с морфологическими исследованиями. Они делят виды на четыре основные генетические группы [рис. 4] [Smith, 2011; Smith et al., 2000]. Одна из этих групп (группа Sundaland) соответствует морфокластеру VI (= индо-малайская *A. cerana*), который содержит генотип *A. cerana* Java [рис. 5]. Эта генетически и морфологически отличная

подгруппа ограничена азиатскими тропиками к югу от 10° северной широты [Smith et al., 2000; Rueppell et al., 2011; Smith, 2011; Songram et al., 2006]. Дальнейшее генетическое подразделение можно найти в группе Сундаленд / Индо-Малайя. Здесь уместен тот факт, что образцы *A. cerana* из Явы, Бали, Флореса, Тимора и Сулавеси объединяются вместе, как и из Бали и Ломбока [Smith et al., 2000; Smith, 2011]. Генетическая кластеризация в группе Sundaland

/ Indo-Malayan, по-видимому, связана с расположением на континентальном шельфе Сундаленда и колебаниями уровня моря во время плейстоценового оледенения. Острова на Зондском шельфе (Суматра, Ява, Бали, Ломбок, Тимор и Флорес) были соединены сушей в периоды оледенения, тогда как Борнео и Сулавеси оставались разделенными глубокими каналами [Smith, 2011]. Здесь следует отметить, что четкие генетические границы между популяциями (например, между группой из материковой Азии и группой из Сундаленда / Индо-Малайи) связаны конкретно с используемым генетическим маркером. Митохондриальная ДНК наследуется по материнской линии, и поэтому любой поток генов и примеси между популяциями представляет поток женских генов (миграция), тогда как поток генов трутней невидим с использованием этого маркера. Различия в ядерном геноме развивались гораздо медленнее и наследовались как по материнской, так и по отцовской линии [Smith, 2011]. Кроме того, митохондриальная ДНК дает хорошую картину прошлых популяционных генетических событий, в то время как она дает мало или вообще не дает информации об адаптации к локальной среде [Smith, 2011]. Это означает, что дифференциация в группе Сундаленда / Индо-Малайи (как, впрочем, между и внутри других морфокластеров) очень незначительна, и широкие различия в среде обитания, а не генетические различия, могут объяснить различия в поведении.

Подвиды и расы *A. cerana*

Хотя пчелы *A. cerana* должны были иметь общего предка с *A. mellifera*, они эволюционировали в отдельные виды. Невозможно скрестить *A. cerana* с *A. mellifera*, даже используя инструментальное осеменение, потому что эти два вида в настоящее время генетически несовместимы, и жизнеспособные яйца не могут возникнуть в результате перекрестного оплодотворения. Другие различия включают их различные реакции на болезни, заражения и хищников. *A. cerana* устойчива к *Varroa* и имеет эффективную стратегию защиты от гигантского шершня, от которой пчелы *A. mellifera* не имеют защиты. *A. cerana*, однако, очень чувствителен к клещам *Acarine*, которые прибыли с появлением пчел *A. mellifera* на территорию *A. cerana*. Он также очень восприимчив к вирусу мешотчатого расплода и гнильцу, но мало чувствителен к *Nosema*. Высокая степень изменения размера и окраски, вероятно, может отражать экологическое разнообразие *A. cerana*. Влияние широты и высоты на размер рабочих пчел было также обнаружено для *A. cerana* во Вьетнаме. Этот широкий климатический диапазон привел к существенным различиям между

географическими расами медоносных пчел. Тропические и умеренные расы особенно заметно различаются по размеру тела, гнезда и колонии, а также по скоплению и побегу. Умеренные и субтропические расы хранят большее количество пищи, чем тропические расы, которые характеризуются более мигрирующим, роящимся и скрывающимся поведением, чем первые. Внутривидовая классификация видов азиатских медоносных пчел *A. cerana* находится в состоянии потока и неопределенности [Heburn et al., 2001]. Исследования, проведенные Международным центром комплексного развития горных районов (ICIMOD), показывают, что популяции *A. cerana* можно разделить на три подвида, а именно *A. c. cerana*, *A. c. himalaya*, and *A. c. indica*. Из них ареал *A. c. cerana* простирается через северо-западные Гималаи в Индии, северо-западную пограничную провинцию Пакистана и район Непала Джумла. *A. c. himalaya* встречается в холмах Непала, Уттар-Прадеша, Северо-восточных Гималаев и Бутана, *A. c. indica* встречается на равнинах и в предгорьях региона.

Подобные исследования, проведенные в Китае, показывают наличие пяти подвидов *A. cerana*. К ним относятся *A. c. cerana*, *A. c. skorikovi*, *A. c. abaensis*, *A. c. hainanensis*, и *A. c. indica* [Zhen-Ming et al., 1992; Partap, 1999]. Морфометрический анализ *A. cerana* F. в Китае показал, что «восточно-китайская раса», принадлежащая «*A. c. cerana*», и «раса Южного Юньнани» - это «*A. c. indica*», «раса Южный Юньнань» и «раса Аба» (*Aba cerana*) может быть дискриминирована. Однако этот анализ не смог провести различие между «расой Южного Юньнани» (*A. c. indica*), «расой Хайнаня» (*Hainan cerana*) и «расой Тибета» (*Tibet cerana*). Молекулярный анализ показал, что митохондриальные генотипы *A. cerana* были такими же, как и у всех образцов, происходящих из Индии, без изменений и принадлежащих к группе *A. cerana* «Материковая Азия». Было подтверждено, что митохондриальные генотипы *A. cerana* в южной части провинции Ганьсу и в северной части Аба были в изобилии. Описание следующих видов доступно в литературе.

1. *A. c. cerana* - этот подвид с самым большим размером тела *A. cerana* встречается в северных районах Китая, на северо-западе Индии, на севере Пакистана и Афганистана и на севере Вьетнама. В среднем длина хоботка и переднего крыла составляет 5,25 и 8,63 мм соответственно, и они обнаружены в Афганистане, Пакистане, Северной Индии, Китае и Северном Вьетнаме.

2. *A. c. indica* - этот подвид имеет наименьший размер тела, обитает на юге Индии, на юге Таиланда, Камбоджи и Вьетнама. Длина хоботка и переднего

крыла составляет 4,58-4,78 мм и 7,42-7,78 мм соответственно [Ruttner, 1988]. Он также распространяется в Шри-Ланке, Бангладеш, Бирме, Малайзии, Индонезии и на Филиппинах.

3. *A. cerana japonica* - этот подвид эндемичен для умеренного климата Японии, за исключением острова Хоккайдо. Этот подвид делится на два отдельных экотипа: Хонсю и Цусима. Размер тела *A. c. japonica* относительно большой, со средней длиной хоботка 5,18 мм и средней длиной переднего крыла 8,69 мм. *A. c. japonica* постепенно была заменена на интродуцированную *A. mellifera* [Okada, 1986].

4. *A. c. skorikovi* или *A. c. himalaya* - размер тела этого подвида является промежуточным между *A. c. cerana* и *A. c. indica*. Встречается на востоке Гималаев от Непала до северного Таиланда. В среднем длина хоботка и переднего крыла составляет 5,14 и 8,03 мм соответственно. Он является аборигенным для Азии между Афганистаном и Японией, а также от России и Китая на севере до южной Индонезии. Недавно завезен в Папуа-Новую Гвинею и обнаружен в Центральной и Восточной частях Гималаев [Ruttner, 1988]. *A. cerana* строит гнездо, состоящее из серии параллельных гребней, похожих на *A. mellifera*, и строит свое гнездо внутри полости.

5. *A. c. nuluensis* - подвид медоносной пчелы, описанный в 1996 году Tingek, Koeniger, and Koeniger. Географическое распространение подвида - это остров Борнео в Юго-Восточной Азии, политически разделенный между Индонезией, Малайзией и Брунеем. *A. c. nuluensis* является одним из ряда азиатских медоносных пчел, в том числе более неясных *A. koschevnikovi* и *A. nigrocincta* (последний из которых имеет близлежащую среду обитания на соседних островах Сулавеси и Минданао). Хотя этот вид был первоначально описан как вид, с тех пор было определено, что он представляет географическую расу (подвид) широко распространенного *A. cerana* [Engel, 1999]. Как и многие пчелы, *A. c. nuluensis* подвержен заражению паразитическим клещом *Varroa*, хотя в данном случае особый вид - *Varroa underwoodi* (в этом аспекте *A. c. nuluensis* аналогичен *A. nigrocincta*).

Морфокластеры *A. cerana*

Radloff et al. [2010] подразделил *A. cerana* на шесть кластеров, указанных ниже:

1. Морфокластер I: Северная *cerana*. Пчела распространяется из северного Афганистана и Пакистана через северо-запад Индии, через южный Тибет, север Мьянмы, Китай, а затем на северо-восток в Корею, на Дальний Восток России и в Японию. Эти пчелы ранее были названы так: *A. c. skorikovi*, *A. c. abansis*, *A. c. abanensis*, *A. c. bijieca*, *A. c. cathayca*, *A. c. cerana*, *A. c. fantsun*, *A. c. hainana*, *A. c. hainanensis*, *A. c. heimifeng*, *A. c. indica*, *A. C. japonica*, *A. c. javana*,

A. c. kweiyanga, *A. c. maerkang*, *A. c. pekinga*, *A. c. peroni*, *A. c. skorikovi*, *A. c. shankianga* and *A. c. twolareca*.

Шесть субкластеров или популяций морфометрически различимы в этом морфокластере:

(а) группа "Indus" в Афганистане, Пакистане и Кашмире;

(б) группа "Himachali" в Химачал-Прадеш, Индия;

(с) группа "Aba" в южных провинциях Ганьсу и в центральной и северной частях провинции Сычуань в Китае, северном Китае и России (более крупные пчелы);

(d) подкластер в центральном и восточном Китае;

(е) «южный» субкластер *cerana* в южной части провинции Юньнань, Гуандун, Гуанси и Хайнань в Китае;

(f) группа "*Japonica*" в Японии и Корее.

2. Морфокластер II: Гималайская *cerana*. Он включает пчел северной Индии: (а) северо-запад, (в) северо-восток; и некоторые из южного (с) Тибета и Непала. Эти пчелы ранее были названы *A. c. skorikovi*, *A. c. indica*, *A. c. himalayana*, и *A. c. himalaya*. В этом морфокластере различимы два подкластера: (а) пчелы с северо-запада - группа «Холмы» и (б) - северо-восточные пчелы - группа «Ганг».

3. Морфокластер III: Индийская равнинная *cerana* встречается на равнинах центральной и южной Индии и Шри-Ланки как довольно однородная популяция, давно известная как "равнинная *cerana*" для этого субконтинента. Эти пчелы только ранее назывались *A. c. indica*. Разновидность «Равнин» в пределах Morphocluster III (ранее *A. cerana indica*) недавно была генетически выделена в новый вид (*A. indica*) [Lo et al., 2010].

4. Морфокластер IV: индокитайская *cerana* образуют компактную группу в Мьянме, северном Таиланде, Лаосе, Камбодже и более южном Вьетнаме. Пчелы морфокластера IV ранее назывались *A. c. indica* и *A. c. javana*.

5. Морфокластер V: Филиппинская *cerana* ограничен Филиппинами, но исключает большую часть острова Палаван. Пчелы этого скопления ранее назывались *A. philippina*, *A. c. philippina*, и *A. c. samarensis*. На этих островах есть подгруппы, называемые, соответственно, основными группами островов: пчелами "Лусон", пчелами "Минданао" и пчелами "Висайи".

6. Морфокластер VI: индо-малайская *cerana*, простирается от южного Таиланда до Малайзии и Индонезии. Эта большая территория состоит из морфометрически довольно однородной пчелы ниже Южно-Китайского моря. Эти пчелы ранее назывались *A. cerana*, *A. indica*, *A. javana*, *A. c. johni*, *A. lieftincki*,

A. peroni, *A. vechti linda* и *A. v. vechti*. В этом морфокластере различимы три подкластера:

а) пчелы Филиппин (Палаван), Малайзии (Северный Борнео), Индонезии (Калимантан).

(б) Малайский полуостров, Суматра и некоторые пчелы Сулавеси.

(в) Индонезия (Ява, Бали, Ириан Джая, некоторые острова Сулавеси и Суматра).

Экотипы *A. cerana* в Индии

Всесторонние исследования биометрии и таксономии *A. cerana* в Индии выявили внутривидовую вариацию в индийской *A. cerana* на семь экотипов, указанных Kshirsagar [1983] и переопределенных [таблица 2]. Вполне возможно, что

дальнейшие подробные исследования позволят обнаружить дополнительные экотипы и расы.

Заметки об *A. cerana* в странах Северо-Восточной Азии

Два северо-восточных азиатских подвида *A. cerana* описаны недавно с использованием мтДНК (полный геном), яДНК (два гена) и морфологии (шесть параметров): *A. cerana koreana* и *A. cerana ussuriensis* (Ilyasov et al., 2018; Ilyasov et al., 2019). Подвиды *A. c. koreana* и *A. c. ussuriensis* были отделены от китайского *A. c. cerana* и японского *A. c. japonica* подвидов на 0,8% в яДНК, на 2,6% в мтДНК и на 2,2% в морфологии в среднем.

Таблица 2.

Экотипы of *A. cerana* F. в Индии
Table 2. Ecotypes of *A. cerana* F. in India

Регион	Широта	Долгота	Расположение	Примечание
Кашмирская долина	34°05'	1.586	Srinagar, Jammu and Kashmir	Самый большой экотип в стране
Западные Гималаи	31°43'	761	Mandi, Himachal Pradesh	Возможно включает в себя следующие два варианта
Западные Подгималаи	30°05'	700	Kangra, Himachal Pradesh	Возможно вариант западных Гималаев
Предгорья Западных Подгималаев	30°10'	630	Ranipokhari, Uttar Pradesh	Возможно вариант западных Гималаев, а не экотип
Восточные Гималаи	26°53'	1.500	Kurseong, West Bengal	Verma [1992] предполагает наличие 3 рас в этом регионе
Индо-Гангские равнины и холмы Аравалли	29°13'	440	Haldwani, Uttar Pradesh	Mahabaleshwar включен из-за его большой высоты
	26°06'	53	Muzaffarpur, Bihar	
	26°05'	54	Guahati, Assam	
	24°36'	1.195	Mount Abu, Rajasthan	
	17°56'	1.382	Mahabaleshwar, Maharashtra	
Центральная Индия	20°48'	27	Cuttack, Orissa	
Полуостровная Индия	17°50'	767	Lammasingi, Andhra Pradesh	
	17°00'	670	Petlond, Maharashtra	
Западные и Восточные Гаты	15°20'	700	Castle Rock, Karnataka	Kodaikanal включен благодаря своей большой высоте
	14°57'	700	Yellapur, Karnataka	
	12°57'	650	Sakleshpur, Karnataka	
	10°14'	2.343	Kodaikanal, Tamilnadu	
Западные и Восточные прибрежные полосы полуостровов	14°25'	0	Kumtha, Karnataka	Самый маленький экотип в стране
	11°55'	0	Pondicherry, Pondicherry	
	10°46'	97	Palghat, Kerala	
	08°44'	51	Tirunelveli, Tamil Nadu	
	08°05'	37	Kanyakumari, Tamil Nadu	

Предполагалось, что больше всего исторических миграций из Южной в Северную Азию происходило через Корейский полуостров в двух направлениях: на Дальний Восток России и Японский архипелаг в период оледенения 30 тысяч лет назад [Ilyasov et al., 2018; Ilyasov et al., 2019] [рис. 6]. Филогенетические деревья, основанные на мтДНК, яДНК и морфологии, полностью соответствуют друг другу, что показывает раздельное расположение всех четырех северных подвидов *A. c. cerana*, *A. c.*

japonica, *A. c. koreana*, *A. c. ussuriensis*. Среднее филогенетическое дерево, построенное с использованием алгоритма соединения соседей и евклидовых расстояний, основанное на данных всех мтДНК, яДНК и морфологии образцов *A. cerana* и укорененное в выборке вне группы *A. mellifera*, показывает разницу между анализируемыми подвидами [Ilyasov et al., 2018; Ilyasov et al., 2019] [рис. 7].



Рис. 6. Географическое распределение образцов *A. cerana*, использованных для сравнительного анализа полных последовательностей мтДНК и двух возможных путей их миграции в северной Азии (Ilyasov et al., 2019).

Fig. 6. Geographical distribution of *A. cerana* samples used in a comparative analysis of complete mtDNA sequences and two possible ways of their migration in northern Asia (Ilyasov et al., 2019).

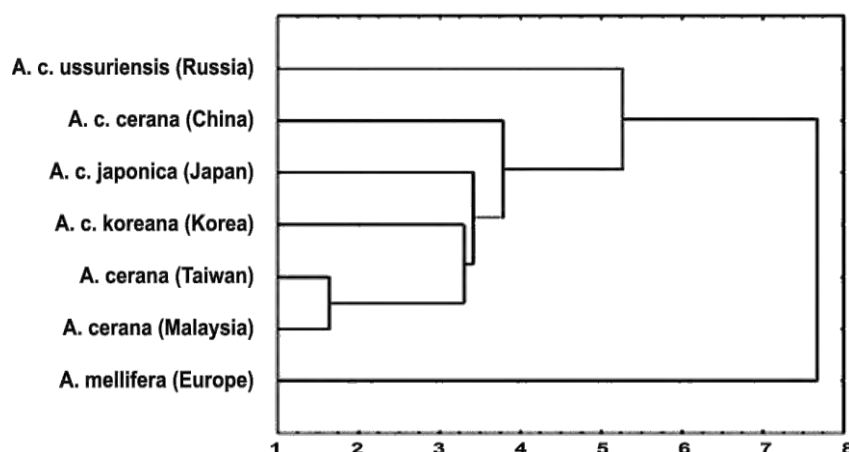


Рис. 7. Согласованное филогенетическое дерево, построенное с использованием алгоритма соединения соседей и евклидовых расстояний, основанное на данных мтДНК, яДНК и морфологии образцов

A. cerana и основанное на *A. mellifera* в качестве образца вне группы.

Fig. 7. The consensus phylogenetic tree constructed using a Neighbor-joining algorithm and Euclidian distances based on the mtDNA, nDNA, and morphology data of *A. cerana* samples and rooted with the *A. mellifera* as an out-group sample.

Эволюция и распространение европейской пчелы *A. mellifera*

Этот раздел включает в себя классические морфометрические и геометрические морфометрические исследования линий и подвидов европейской медоносной пчелы *A. mellifera*. Сначала кратко рассматриваются виды и подвиды *A. mellifera*. Затем упоминаются методологии, используемые для различения европейских линий пчеловодства и подвидов, и обсуждаются основные исследования в этой области. Географическое происхождение *A. mellifera* не установлено. В то время как некоторые авторы [Ruttner et al., 1978; Ruttner, 1988; Garnery et al., 1993; Han et al., 2012; Wallberg et al., 2014] предполагают азиатское происхождение пчел, другие предполагают африканское происхождение [Wilson, 1971; Whitfield et al., 2006; Kotthoff et al., 2013].

Вид *A. mellifera* имеет большое значение для сельского хозяйства, окружающей среды и мировой экономики. Этот вид имеет широкий географический ареал, и подвиды встречаются в природе почти во всей Европе, Африке, на Ближнем Востоке и в Центральной Азии [Ruttner, 1988; Sheppard, Meixner, 2003; Chen et al., 2016], и различаются по поведению, физиологии и

морфология [Ruttner, 1988]. Кроме того, подвиды западной медоносной пчелы широко распространены за пределами их естественного ареала благодаря экономическим выгодам, связанным с опылением и производством меда. На этой большой территории вид занимает довольно разнообразные экологические районы, от пустынь до тропических лесов и от горных районов до болот. Совокупный эффект экологических изменений, охлаждения и смены растительности привел к широко распространенному морфологическому и поведенческому разнообразию видов. В пределах обширной области распространения были описаны многочисленные подвиды [Engel, 1999; Ruttner, 1988; Sheppard et al., 1997]. Используя классическую морфометрию, Ruttner [1988] классифицировал *A. mellifera* в 24 географических подвида. В обзоре внутривидовой классификации *A. mellifera* Engel [1999] добавил четыре подвида и оставил синоним *A. m. remipes*, Gerstaecker как действительное имя для *A. m. armeniaca*. Кроме того, были описаны три новых подвида, а именно: *A. m. pomonella* [Sheppard, Meixner, 2003], *A. m. simensis* [Meixner et al., 2011] и *A. m. sinixinyuan* [Chen et al., 2016]. Детали подвида *A. mellifera* приведены в табл. 3 и на рис. 8.

Таблица 3.

Подвиды *Apis mellifera* Linnaeus по Ruttner [1988; 1992], Engel [1999], Sheppard и Meixner [2003], Meixner et al. [2011], Chen et al. [2016].

Table 3. *Apis mellifera* Linnaeus, subspecies based on Ruttner [1988; 1992], Engel [1999], Sheppard and Meixner [2003], Meixner et al. [2011], Chen et al. [2016].

Регионы	Название подвидов	Общее название	Морфометрические линии	Распространение
Ближний Восток - Восточный (Восточное Средиземноморье и Иран)	<i>Apis mellifera adami</i> Ruttner 1975	Критская пчела	О	Средиземноморский остров Крит
	<i>Apis mellifera pomonella</i> Sheppard, Meixner 2003	Тянь-Шаньская пчела	О	Тянь-Шаньские горы Средней Азии
	<i>Apis mellifera cypria</i> Pollman 1879	Кипрская пчела	О	Только на Кипре
	<i>Apis mellifera syriaca</i> Skorikov 1929	Сирийская пчела	О	Вдоль восточных берегов Средиземного моря, от Сирии на севере до пустыни Негев на юге.
	<i>Apis mellifera meda</i> Skorikov 1929	Серединная пчела	О	Иран, Ирак, северная Сирия и южная Турция
	<i>Apis mellifera caucasica</i> Gorbachev 1916 Новое имя: <i>Apis mellifera</i>	Кавказская пчела	О	Кавказские горы

	<i>caucasia</i> Engel 1999			
	<i>Apis mellifera armeniaca</i> Skorikov 1929 Новое имя: <i>Apis mellifera remipes</i> Gerstaecker 1862	Армянская пчела	О	Армения
	<i>Apis mellifera anatoliaca</i> Maa 1953	Анатолийская пчела	О	Турция
Тропическая Африка	<i>Apis mellifera lamarkii</i> Cockerell 1906	Египетская пчела	А	Нильская долина Египта
	<i>Apis mellifera yemenitica</i> Ruttner 1988 Новое имя: <i>Apis mellifera jemenitica</i> Engel 1999 ¹	Арабская или Нубийская пчела	А	Засушливые зоны Восточной Африки и Аравийского полуострова. Встречается в Чаде, Саудовской Аравии, Сомали, Судане и Йемене.
	<i>Apis mellifera litorea</i> Smith 1961	Восточно-Африканская пчела	А	Восточное побережье тропической Африки
	<i>Apis mellifera adansonii</i> Latreille 1804	Западно-Африканская пчела	А	От Нигера на севере до Замбии на юге; и из Сенегала на западе в Судан на востоке.
	<i>Apis mellifera scutellata</i> Lepeletier 1835	Африканская пчела	А	Юго-Восточная Африка, от Южной Африки до Сомали.
	<i>Apis mellifera monticola</i> Smith 1961	Восточно-Африканская горная пчела	А	Горы восточной Африки
	<i>Apis mellifera capensis</i> Escholtz 1821	Капская пчела	А	Кейп регион Южной Африки
	<i>Apis mellifera unicolor</i> Latreille 1804	Малагасийская пчела	А	Мадагаскар
	<i>Apis mellifera simensis</i> Meixner et al. 2011 ²	Эфиопская горная пчела	А	Горные системы Эфиопии
Восточное Средиземноморье и Юго-Восточная Европа	<i>Apis mellifera macedonica</i> Ruttner 1988	Македонская пчела	С	От юга Румынии на севере до северной Греции на юге
	<i>Apis mellifera ligustica</i> Spinola 1806	Итальянская пчела	С	Итальянский полуостров
	<i>Apis mellifera carnica</i> ³ Pollman 1879	Карниольская пчела	С	К югу от Альп, к западу от северной Италии и к востоку до Сербии и Румынии

	<i>Apis mellifera cecropia</i> Kiesenweiter 1860	Греческая пчела	C	Греция и окружающие Эгейские острова
	<i>Apis mellifera sicula</i> Montagano 1911 Новое имя: <i>Apis mellifera siciliana</i> Grassi 1881	Сицилийская пчела	C/A	Средиземноморский остров Сицилия
Западное Средиземноморье и Северо-Западная Европа	<i>Apis mellifera mellifera</i> Linnaeus 1758	Западно-Европейская пчела	M	Западная и Центральная Европа
	<i>Apis mellifera iberica</i> Goetze 1964 Новое имя: <i>Apis mellifera iberiensis</i> Engel 1999	Иберийская пчела	M	Пиренейский полуостров
	<i>Apis mellifera sahariensis</i> Baldensperger 1924	Сахарская пчела	M	Northwestern Africa, along the southern side of Atlas mountains
	<i>Apis mellifera intermissa</i> Maa 1953 ⁴	Теллийская пчела	M	К северу от Атласских гор, от Марокко на западе до Туниса на востоке
	<i>Apis mellifera ruttneri</i> Sheppard et al. 1997	Мальтийская пчела	M/A	Только средиземноморский остров Мальта
Малоизвестные подвиды	<i>Apis mellifera Artemisia</i> Engel 1999 ⁵	Русская степная пчела	-	Central Russian Steppes
	<i>Apis mellifera sinisxinyuan</i> Chen et al. 2016	Синьюаньская пчела	-	Синьюань, Китай
	<i>Apis mellifera sossimai</i> Engel 1999	Украинская пчела	-	В основном в Украине
	<i>Apis mellifera taurica</i> Alpatov 1938 ⁶	Крымская пчела	-	По северно-центральному берегу Черного моря, в Крыму

¹ *A. m. nubica* Ruttner 1976 это синоним *A. m. jemenitica* в то время как *A. m. sudanensis* и *A. m. bandasii*, *nomina nuda*, используются для описания популяций этого подвида [Engel, 1999].

² Новое подвиговое название для медоносных пчел Эфиопии, предложенное авторами для замены нескольких *nomina nuda*, ранее встречавшихся в литературе [Meixner et al., 2011].

³ *A. m. carpathica* Foti 1965, согласно Ruttner [1988], субпопуляции *A. m. carnica*.

⁴ *Apis mellifera intermissa* Maa и *A. m. major* Ruttner с соавт. 1978 синонимы [Engel, 1999]

⁵ Замена предложена Engel [1999] для *A. m. acervorum* Skorikov 1929 и *A. m. cerifera* Gestäcker 1862, соответственно, для занятых подвиговых таксонов.

⁶ Этот подвид был отброшен Ruttner [1988] из-за недостатка информации, но поддерживается Engel [1999].

Классическая морфометрия *A. mellifera*

Классическая морфометрия (также называемая традиционной морфометрией), основанная на измерении морфометрических признаков, широко использовалась для того, чтобы сначала выделить подвиды, а затем сгруппировать их в эволюционные линии [Alpatov, 1929; DuPraw, 1964; 1965; Daly et al., 1982; Ruttner, 1988]. Более ранние методы классификации медоносных пчел были основаны главным образом на качественных характеристиках морфологии. Хотя эти методы адекватны при различении более высоких таксонов, эти методы оказались недостаточными при различении подвидов пчел. Это вызвало необходимость эволюции классической морфометрии. Вместо простого описания символов отдельных медоносных пчел в этом методе

используются числовые данные, полученные в результате точных измерений, на основании которых для статистического анализа получают средние значения символов колоний [Ruttner, 1988]. Концепция численной таксономии была введена в таксономию медоносных пчел DuPraw [1964; 1965] и получила дальнейшее развитие у Ruttner с соавт. [1978]. В этом случае измеряется набор морфологических признаков размера тела, цвета и оперения. Хотя пока еще не существует общепринятого стандартного набора символов для использования в классической морфометрии, стандартные 36 символов, составленные из нескольких источников и использованные Ruttner [1988] в его монографии или подмножестве из них, представляются наиболее предпочтительными [таблица 4].

Таблица 4.

Стандартные морфометрические символы. Для символов, описанных в Ruttner [1988], даны символы с сокращениями согласно Ruttner с соавт. [1978].

Table 4. Standard morphometric characters. For characters described in Ruttner [1988], characters are given, with abbreviations according to Ruttner et al. [1978].

Признак	Ruttner	Сокращение *	Признак	Ruttner	Сокращение *
Волоски			Цвет		
Длина покровных волос на тергите 5	h	HLT5	Пигментация щитка, купола	Sc	PSC1
Ширина томентума на 4-м тергите	a	TOM A	Пигментация щитка, В и К	B, K	PSC2
Ширина полосы сзади от томентума	b	TI			
			Крылья		
Размер			Передние крылья		
Хоботок	-	PROBL	Длина переднего крыла	F _L	FWL
Бедро	Fe	FEM	Ширина переднего крыла	F _w	FWW
Голень	Ti	TIB	Кубитальная ячейка, расстояние а	a	CUBA
Длина плюсны	M _L	TAL	Кубитальная ячейка, расстояние б	b	CUBB
Ширина плюсны	M _T	TAW	Углы переднего крыла		
3-й тергит, продольный	T ₃	T3	Угол крыла A1	A1	A1
4-й тергит, продольный	T ₄	T4	Угол крыла A4	A4	A4
Стернит 3, продольный	S ₃	LS3	Угол крыла B3	B3	B3
Восковое зеркальце стернит 3 продольный	W _L	WML	Угол крыла B4	B4	B4
Восковое зеркальце стернит 3, поперечный	WT	WMT	Угол крыла D7	D7	D7
Расстояние между	W _D	WD	Угол крыла E9	E9	E9

восковыми зеркальцами стернита 3					
Стернит 6, продольный	L ₆	S6L	Угол крыла G7	G7	G7
Стернит 6, трансверсаль	T ₆	S6T	Угол крыла G18	G18	G18
Длина задней ноги	Fe + Ti + M _L	LEG	Угол крыла J10	J10	J10
			Угол крыла J16	J16	J16
	Цвет		Угол крыла K19	K19	K19
Пигментация 2-го тергита	-	PT2	Угол крыла L13	L13	L13
Пигментация 3-го тергита	-	PT3	Угол крыла N23	N23	N23
Пигментация тергита 4	-	PT4	Угол крыла O26	O26	O26

* Используемые аббревиатуры взяты из Meixner с соавт. [2013]

* The used abbreviations are taken from Meixner et al. [2013]

Индексы, рассчитанные между 36 морфометрическими признаками, также используются в различных исследованиях. Кроме того, существуют дополнительные символы, которые редко измеряются [Meixner et al., 2013]. Meixner с соавт. [2013] сообщили, что наборы символов, приведенные в таблице 4, использовались во многих исследованиях, но были значительные различия в количестве и выборе символов, которые использовались во многих исследованиях, начиная с исследования Ruttner. В частности, крыло, которое является наиболее часто используемой частью для различения видов, его

форма была охарактеризована с использованием углов и измерений длины жилы [Ruttner, 1988]. Полезность углов крыла в филогенетических исследованиях была хорошо показана Diniz-Filho с соавт. [2000].

Подвиды *A. mellifera*, идентифицированные по морфометрическим признакам, сгруппированы в четыре эволюционные ветви, показаны в Таблице 3 и на Рис. 8 [Ruttner, 1988; 1992; Sheppard et al., 1997; Engel, 1999; Sheppard, Meixner, 2003; Meixner et al., 2013; Chen et al., 2016]. Эти подвиды также описаны как «географические расы», потому что их распределение соответствует различным географическим областям.

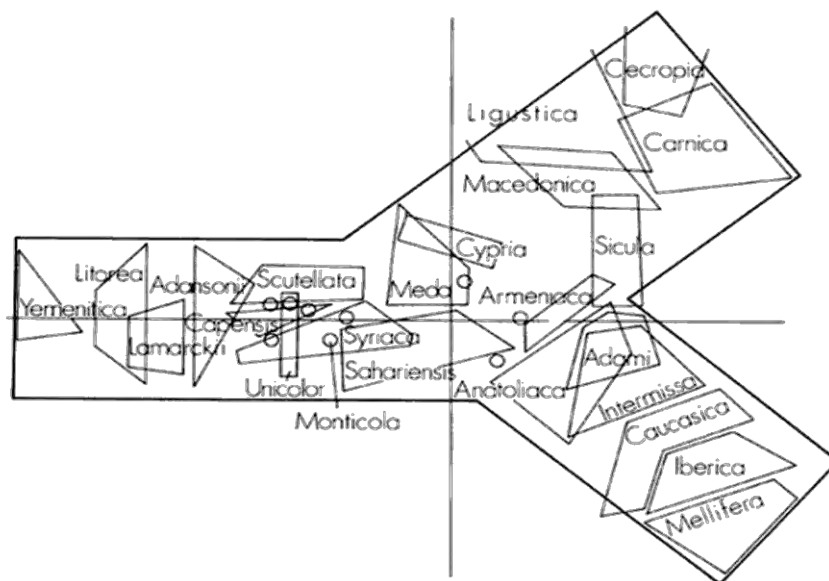


Рис. 8. Графическое представление анализа основных компонентов всех 24 подвидов *A. mellifera* [Ruttner, 1988].
Fig. 8. Graphical presentation of the principal component analysis of all 24 subspecies of *A. mellifera* [Ruttner, 1988].

Kauhausen-Keller с соавт. [1997] провели морфометрические исследования по микро-таксономии видов *A. mellifera*. Данные состояли из 34 символов, взятых из банка морфометрических данных о пчелах в Oberursel, Германия [Ruttner et al., 1978], которые использовались при анализе основных компонентов (PCA). Анализ был выполнен на 252 образцах, представляющих 21 подвид *A. mellifera*. В этом исследовании трехмерная диаграмма рассеяния PCA показывает четыре четко разделенных ветви

четырёх эволюционных линий: «А» с образцами из тропической Африки, «С» с образцами из юго-восточной Европы и центрального Средиземноморья, «М» с образцами из западного Средиземноморья и Северной Европы, а также «О» с образцами из Кавказа и Ближнего Востока [рис. 9]. Кроме того, в анализе PCA, примененном в этом исследовании, выявлено распределение подвида в каждой эволюционной ветви.

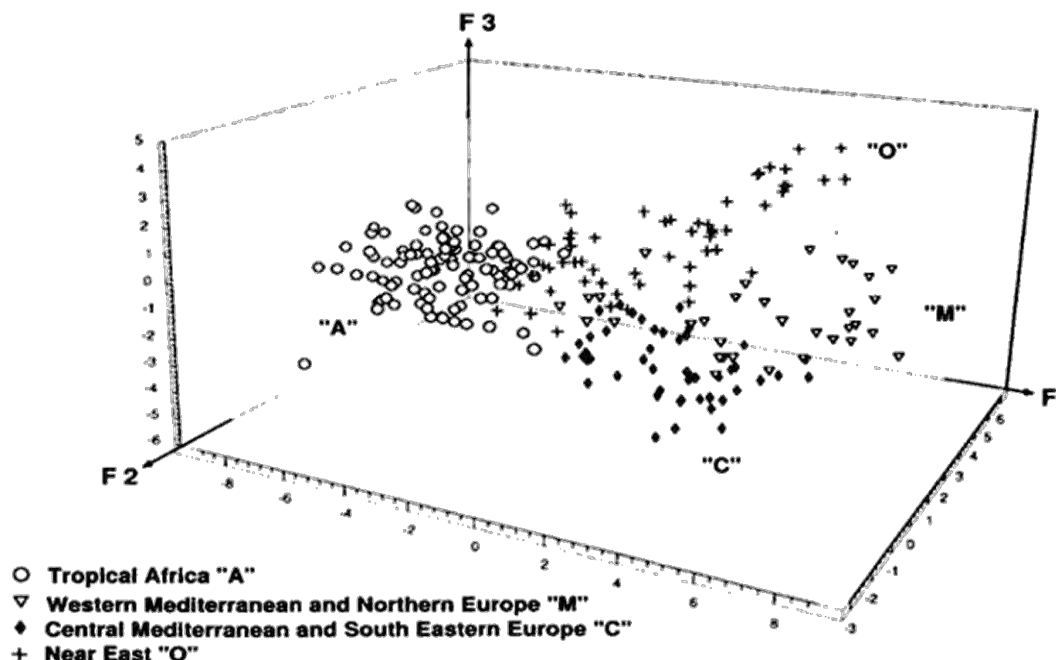


Рис. 9. Пространственное распределение групп подвидов в результате анализа главных компонентов по морфометрическим признакам [Kauhausen-Keller et al., 1997].

Fig. 9. Spatial allocation of groups of subspecies resulting from a principal components analysis on morphometric characters [Kauhausen-Keller et al., 1997].

В дополнение к классической морфометрии, биохимические и молекулярные методы, включая анализ изозимов, полиморфизма митохондриальной ДНК, ядерной ДНК и микросателлитов, были использованы для оценки подвидового разнообразия *A. mellifera* [Sheppard; Smith, 2000]. Молекулярный анализ в основном подтвердил морфологическое происхождение, с небольшими несоответствиями [Franck et al., 1998; Whitfield et al., 2006; Alburaki et al., 2011].

Геометрическая морфометрия *A. mellifera*

Один из вариантов классической морфометрии - это геометрическая морфометрия (GM), которая анализирует форму органа (такого как

крыло) на основе координат выбранных ориентиров, таких как пересечение вен [Rohlf, Marcus, 1993; Francoy et al., 2008; Tofilski, 2004; 2008; Kandemir et al., 2011]. В настоящее время в основном используются координаты 19 ориентиров на переднем крыле, как определено Smith с соавт. [1997] [рис. 10]. Согласно Bookstein [1991], использование безразмерных координат вместо расстояний, поворотов или углов приводит к более исчерпывающим описаниям геометрических форм в биологии. В то время как традиционная морфометрия ограничена расстоянием и отношениями расстояний, GM не только косвенно включает эти измерения, но также позволяет проводить анализ формы с использованием ориентиров.

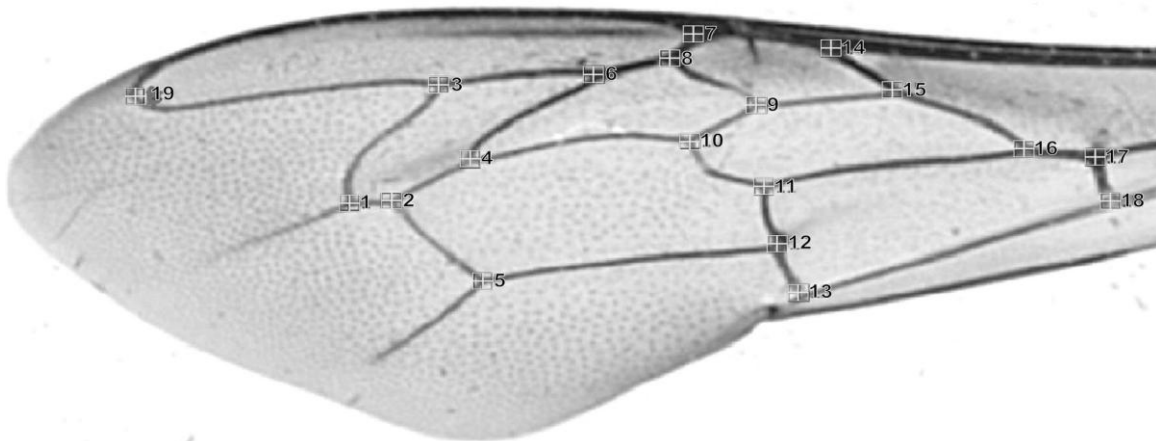


Рис. 10. Расположение 19 ориентиров на левом переднем крыле *A. mellifera*, использованных при геометрическом морфометрическом анализе.

Fig. 10. Location of the 19 landmarks, on the left forewing of *A. mellifera*, used in the geometric morphometrics analysis.

В процессе измерения координаты ориентиров накладываются на перемещение, масштабирование и вращение, поэтому влияние размера устраняется [Rohlf, Slice, 1990; Bookstein, 1991]. После наложения конфигурации ориентиры отличаются только по форме. Затем различия в форме можно анализировать с помощью многомерных статистических методов [Rohlf; Marcus, 1993; Zelditch et al., 2004]. По существу, один и тот же набор или немного уменьшенный набор координат ориентира использовались в большинстве исследований перепончатокрылых [Robin, 2012] и вариации формы крыла различных насекомых на разных таксономических уровнях [De La Riva et al., 2001; Pretorius, Scholtz, 2001; Monteiro et al., 2002; Houle et al., 2003; Schachter-Broide et al., 2004; Pretorius, 2005; Aytekin et al., 2007; Sadeghi et al., 2009].

Передние крылья применялись во всех исследованиях, но некоторые авторы также использовали данные по задним крыльям [Klingenberg et al., 2001; Aytekin et al., 2007; Kandemir et al., 2009; Dolati et al., 2013]. Кроме того, вариация формы крыла на основе геометрической морфометрии использовалась для идентификации и различения видов медоносных пчел [Oleksa, Tofilski, 2015; Santoso et al., 2018] и подвидов [Francoy et al., 2008; Tofilski, 2008], наследуемости форма крыла [Monteiro et al., 2002] и влияние гибридизации на флуктуирующую асимметрию [Schneider et al., 2003].

Использование геометрической морфометрии для выявления дифференциации и гибридизации у пчел в Греции [Bouga, Hatjina, 2005], вероятно, было самым ранним применением этого метода для изучения подвидовой изменчивости *A. mellifera*. Предыдущие исследования [Tofilski, 2008; Francoy et al., 2008; 2009; Miguel et al., 2011; Kandemir et al., 2011] дают убедительную демонстрацию полезности основанного на ориентированной геометрической морфометрии для микротаксономии медоносных пчел, включая дискриминацию медоносных пчел и подвидов. Другие исследования показали, что этот метод позволяет легче, быстрее и точнее распознавать подвиды и касты *A. mellifera*, чем классическая морфометрия [Özkan Koca, Kandemir, 2013; Rafie et al., 2014; Rašić et al., 2015; Gomeh et al., 2016]. Например, при их переопределении подвидовой таксономии *A. mellifera* с использованием ориентированной геометрической морфометрии, Kandemir с соавт. [2011] показали, что подход геометрической морфометрии обеспечил последовательную дискриминацию между четырьмя линиями медоносных пчел и 24 подвидами, как и в предыдущих исследованиях, основанных на классической морфометрии [Рис. 11]. Недавно Barour и Baylac [2016] использовали этот метод для различения трех африканских подвидов - *A. m. intermissa*, *A. m. sahariensis* и *A. m. capensis* - с очень высокой степенью перекрестной проверки - 96,7%.

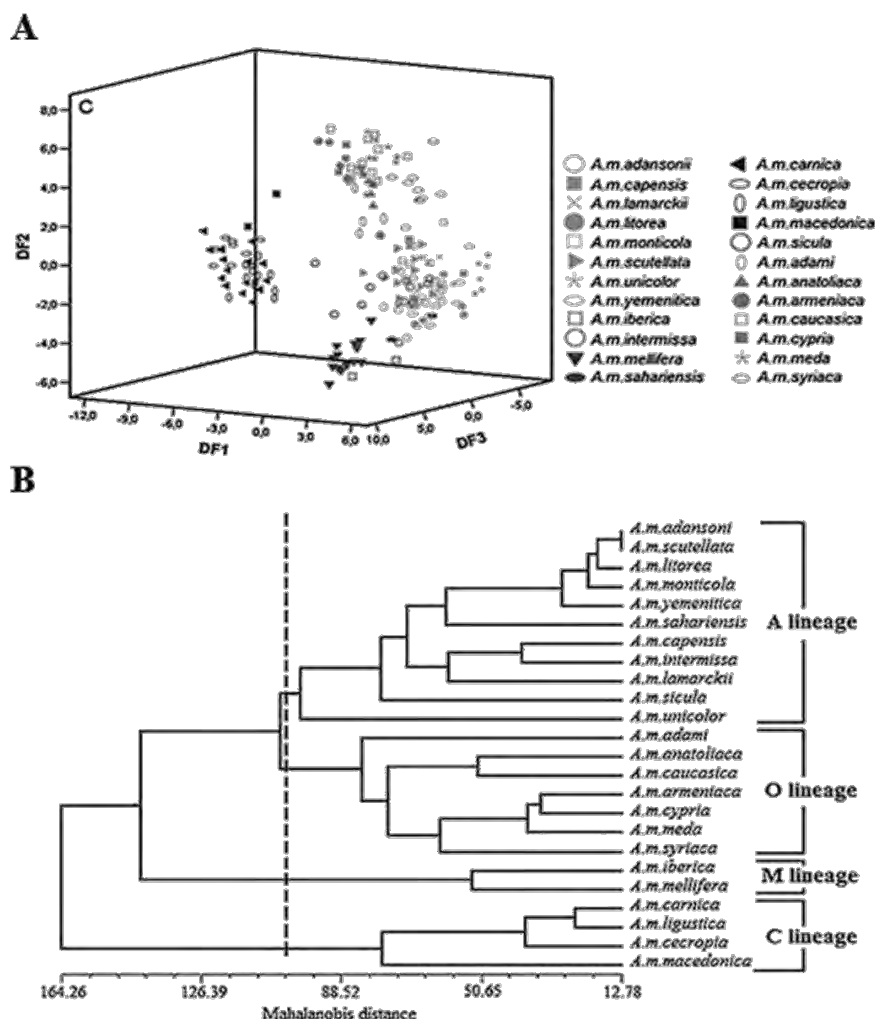


Рис. 11. Дискриминация подвидов медоносных пчел по методу геометрической морфометрии.

(А) Диаграмма рассеяния, показывающая различие подвидов медоносных пчел;
(В) Дендрограмма UPGMA, показывающая связь между подвидами медоносных пчел [Kandemir et al., 2011].

Fig. 11. Discrimination of honey bee subspecies based on the landmark-based-GM method.

(А) A scatter plot showing the discrimination of honey bee subspecies;
(В) UPGMA phenogram showing the relationship among honey bee subspecies [Kandemir et al., 2011].

Таким образом, анализ геометрической морфометрии формы крыла может быть использован в качестве надежного и мощного инструмента для различения подвидов медоносных пчел, оценки и определения подвидовой таксономии медоносных пчел и может иметь преимущества по сравнению с классической морфометрией. Кроме того, Bloch с соавт. [2010] сослались на метод контуров для одной клетки крыла, чтобы идентифицировать подвид *A. mellifera* в древнем пчеловодстве в библейские времена в долине реки Иордан. Bloch с соавт. [2010] также предположили, что основанный на контурах анализ геометрической морфометрии одной клетки крыла может быть полезным инструментом для

ископаемых пчел, а контур клетки крыла может быть полезен для идентификации, например, образцов медоносных пчел с поврежденными крыльями.

Следовательно, морфометрический подход был применен в ряде различных методов к проблемам у европейской пчелы, *A. mellifera*, и оказался полезным для ответа на важные вопросы. Это особенно полезно для различения популяций, подвидов и филогении. Геометрические морфометрические методы кажутся такими же чувствительными, как и традиционные методы для многих задач. Наилучшим подходом было бы объединить морфометрические (традиционные и геометрические морфометрические методы) и

генетические методы, чтобы помочь ответить на вопросы систематики и таксономии во многих группах насекомых, включая *A. mellifera*.

Заключение

Медоносные пчелы *A. mellifera* и *A. cerana* встречаются в самых разных средах обитания и климатических условиях от холодного резко континентального климата до жаркого тропического климата. На основании обзора современной литературы продемонстрирована их внутривидовая таксономия. Ранее считалось, что *A. mellifera* подразделяется на тридцать подвидов, что *A. cerana* подразделяется на двадцать два подвида. В настоящем исследовании мы пересмотрели внутривидовую таксономию европейских и азиатских пчел и доказали наличие 27 подвидов для *A. mellifera* и 7 подвидов для *A. cerana*. Существуют перспективы для дальнейших исследований пчел с использованием молекулярно-генетических методов, чтобы найти и доказать все неизученные и менее известные подвиды во всем их ареале.

Благодарности

Данная работа финансировалась за счет средств Минобрнауки (госзадание № АААА-А16-116020350026-0), Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (грант № 17-44-020648 Поволжье), Национального исследовательского фонда (NRF) правительства Кореи (MSIP) (грант № 2016R1A2B3011742), Программы совместных исследований в области развития науки и техники в сельском хозяйстве (RDA) (грант № PJ012526), а также стипендии в докторантуре в Инчхонском национальном университете (2017–2019).

Acknowledgements

We grateful for Russian Government Assignments (RGA) (the Grant No. No. АААА-А16-116020350026-0), Russian Found of Basic Research (RFBR) (the Grant No. 17-44-020648 Povolzhye), the National Research Foundation (NRF) of the Korea government (MSIP) (the Grant No. 2016R1A2B3011742), the Cooperative Research Program for Agriculture Science and Technology Development (RDA) (the Grant No. PJ012526), and the Postdoctoral Fellowships in the Incheon National University (2017–2019).

References

1. Abrol D.P. Asiatic honey bee *Apis cerana*: Biodiversity conservation and agricultural production. 2013. Heidelberg: Springer Verlag.
2. Adams J., Rothman E.D., Kerr W.E., Paulino Z.L. Estimation of sec alleles and queen matings from

diploid male frequencies in a population of *Apis mellifera*. Genetics. 1977. 86: 583-596.

3. Aguiar A.P., Deans A.R., Engel M.S., Forshage M., Huber J.T., Jennings J.T. et al. Order Hymenoptera. Zhang Z.-Q. (ed). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). Zootaxa. 2013. 3703. p. 51-62. doi: 10.11646/zootaxa.3703.1.12
4. Alburaki M., Moulin S., Legout S., Alburaki A., Garnery L. Mitochondrial structure of Eastern honey bee populations from Syria, Lebanon and Iraq. Apidologie. 2011. 42: 628-641. doi: 10.1007/s13592-011-0062-4
5. Alpatov W.W. Biometrical studies on variation and races of the honey bee *Apis mellifera* L. The Quarterly Review of Biology. 1929. 4: 1-58. doi: 10.1086/394322
6. Alpatov W.W. 1948. The races of honey bees and their use in agriculture (in Russian). Sredi Prirody. 4. MOIP Press, Moscow.
7. Anderson D.L. Non-reproduction of *Varroa jacobsoni* in *Apis mellifera* colonies in Papua New Guinea and Indonesia. Apidologie. 1994. 25: 412-421.
8. Anderson D.L. Control of Asian honey bees in the Solomon Islands. 2010. Bruce, ACT: Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR).
9. Anderson D.L., Annand N., Lacey M., Ete S. Control of Asian honey bees in Solomon Islands. 2012. Canberra, ACT: Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR).
10. Annand N. The Solomon Experience with Asian Honey Bees. The Australasian Beekeeper. 2009. (online). <http://www.theabk.com/article/solomon-experience-asian-honey-bees>
11. Antontseva P.V. Seasonal changes in external characters of local bees of the Dzhungarskü Alatau (mountains). Proceedings of Alma-Ata and Semipalatinsk Zooveterinary Institutes. 1975. 36: 31-32.
12. Arias M.C., Sheppard W.S. Molecular phylogenetics of honey bee subspecies (*Apis mellifera* L.) inferred from mitochondrial DNA sequence. Molecular Phylogenetics and Evolution. 1996. 5: 557-566. doi: 10.1006/mpev.1996.0050
13. Arias M.C., Sheppard W.S. Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae: Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution. 2005. 37: 25-35. doi: 10.1016/j.ympev.2005.02.017
14. Aytekin A.M., Terzo M., Rasmont P., Çağatay N. Landmark-based geometric morphometric analysis of wing shape in *Sibiricobombus Vogt* (Hymenoptera: Apidae: *Bombus latreille*). Annales Societe Entomologique de France. 2007. 43: 95-102. doi: 10.1080/00379271.2007.10697499
15. Barour C., Baylac M. Geometric morphometric discrimination of the three African honey bee subspecies

- Apis mellifera intermissa*, *A. m. sahariensis* and *A. m. capensis* (Hymenoptera, Apidae): Fore wing and hind wing landmark configurations. *Journal of Hymenoptera Research*. 2016. 52: 61-70. doi: 10.3897/jhr.52.8787
16. Barry S., Cook D., Duthie R., Clifford D., Anderson D. Future surveillance needs for honey bee biosecurity. 2010. Canberra: Rural Industries Research and Development Corporation.
17. Bloch G., Francoy T.M., Wachtel I., Panitz-Cohen N., Fuchs S., Mazar A. Industrial apiculture in the Jordan valley during Biblical times with Anatolian honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. 107: 11240-11244. doi: 10.1073/pnas.1003265107
18. Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. 1991. Cambridge University Press, New York. doi: 10.1017/cbo9780511573064
19. Bouga M., Hatjina F. Genetic variability in Greek honey bee (*A. mellifera* L.) populations using geometric morphometrics analysis. 2005. Balkan Scientific Conference of Biology Plovdiv, Bulgaria. 598-602.
20. Chen C., Liu Z., Pan Q., Chen X., Wang H., Guo H. et al. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinixinyuan* n. ssp. *Molecular Biology and Evolution*. 2016. 33: 1337-1348. doi: 10.1093/molbev/msw017
21. Choi Y.S., Lee M.Y., Hong I.P., Kim N.S., Kim H.K., Lee K.G. et al. Occurrence of sacbrood virus in Korean apiaries from *Apis cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Apiculture (Korea)*. 2010. 25: 187-191.
22. Corlett R.T. Honey bees in natural ecosystems. Hepburn H.R., Radloff S.E. (eds). *Honey bees of Asia*. 2011. Springer, Berlin. p. 215-225.
23. Cornuet J.-M., Garnery L. Mitochondrial DNA variability in honey bees and its phylogeographic implications. *Apidologie*. 1991. 22: 627-642.
24. Crane E. The world history of beekeeping and honey hunting. 1999. Routledge, New York.
25. Daly H.V. Systematics and identification of Africanized honey bees. Spivak M., Fletcher D.J.C., Breed M.D. (eds). The "African" Honey Bee. 1991. Westview, Boulder. p. 13-44.
26. Daly H.V. A statistical and empirical evaluation of some morphometric variables of honey bee classification. Sorenson J.T., Footitt R. (eds). *Ordination in the Study of Morphology, Evolution. and Systematics of Insects: Applications and Quantitative Genetic Rationales*. 1992. Elsevier, Amsterdam. p. 127-255.
27. Daly H.V., Balling S.S. Identification of Africanized honey bees in the western hemisphere by discriminant analysis. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 1978. 51: 857-869.
28. Daly H.V., Hoelmer K., Norman P., Allen T. Computer assisted measurement and identification of honey bees. *Annals of the Entomological Society of America*. 1982. 75: 591-594. doi: 10.1093/aesa/75.6.591
29. Danforth B.N., Sipes S., Fang J., Brady S.G. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. 103: 15118-15123. doi: 10.1073/pnas.0604033103
30. De La Riva J., Le Pont F., Ali V., Matias A., Mollinedo S., Dujardin J.P. Wing geometry as a tool for studying the *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) complex. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2001. 96: 1089-1094. doi: 10.1590/S0074-02762001000800011
31. De la Rua P., Hernandez-Garcia R., Jimenez Y., Galian J., Serrano J. Biodiversity of *Apis mellifera iberica* (Hymenoptera: Apidae) from north-eastern Spain assessed by mitochondrial analysis. *Insect Systematics and Evolution*. 2005. 36: 21-28.
32. Dianov P.A. Chronographic variability of parameters of honey bees from the mountainous zone of Kazakhstan. *Izvestiya Akademii Nauk Kazakhstana seriya Biologicheskaya*. 1977. 1: 38-40.
33. Diao Q., Sun L., Zheng H., Zeng Z., Wang S., Xu S. et al. Genomic and transcriptomic analysis of the Asian honey bee *Apis cerana* provides novel insights into honey bee biology. *Scientific Reports*. 2018. 8: 1-14. doi: 10.1038/s41598-017-17338-6
34. Dietz A. Honey bees of the world. Graham J.M. (ed). *The hive and the Honey Bee*. 1992. Dadant and Sons, Inc. Hamilton, Illinois, USA. p. 23-71.
35. Diniz-Filho J.A.F., Hepburn H.R., Radloff S., Fuchs S. Spatial analysis of morphometrical variation in African honey bees (*Apis mellifera* L.) on a continental scale. *Apidologie*. 2000. 31: 191-204. doi: 10.1051/apido:2000116
36. Dolati L., Rafie N.J., Khalesro H. Landmark-based morphometric study in the fore and hind wings of an Iranian race of European honey bee (*Apis mellifera meda*). *Journal of Apicultural Research*. 2013. 57: 187-197. doi: 10.2478/jas-2013-0028
37. Dunn K.J. Exotic Asian bee detected in Torres Strait. *Bee Briefs*. 1992. 9: 18-19.
38. DuPraw E.J. Non-Linnean taxonomy. *Nature*. 1964. 202: 849-852. doi: 10.1038/202849a0
39. DuPraw E.J. Non-Linnean taxonomy and the systematics of honey bees. *Systematic Zoology*. 1965a. 14: 1-24. doi: 10.2307/2411899
40. Dutton R.W., Ruttner F., Berkeley A., Manley M.J.D. Observations on the morphology, relationships and ecology of *Apis mellifera* of Oman. *Journal of Apicultural Research*. 1981. 20: 201-214. doi: 10.1080/00218839.1981.11100498
41. Enderlein G. New honeybees and contribution to

- the distribution of the genus *Apis*. Stettiner Entomologische Zeitung. 1906. 67, 331–334 (in German).
42. Engel M.S. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera Apidae *Apis*). Journal of Hymenoptera Research. 1999. 8: 165–196. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7_18
 43. Engel M.S. A giant honey bee from the Middle Miocene of Japan (Hymenoptera: Apidae). American Museum Novitates. 2006. 3504, 1–12.
 44. Engel M.S., Schultz T.R. Phylogeny and behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae). Annals of the Entomological Society of America. 1997. 90: 43–53.
 45. Engel M.S., Wang B., Alqarni A.S., Jia L.B., Su T., Zhou Z.K., Wappler T. A primitive honey bee from the Middle Miocene deposits of southeastern Yunnan, China (Hymenoptera, Apidae). Zookeys. 2018. 775: 117–129. doi: 10.3897/zookeys.775.24909
 46. Engel M.S., Hinojosa-Diaz I.A., Rasnitsin A.P. A honey bee from the Miocene of Nevada and the biogeography of *Apis* (Hymenoptera: Apidae, Apini). Proceedings of the California Academy of Sciences. 2009. 60: 23–38.
 47. Estoup A., Garnery L., Solignac M., Cornuet J. Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: Hierarchical genetic structure and tests of infinite allele and stepwise mutation models. Genetics. 1995. 140: 679–695.
 48. Fabricius J.C. Mantissa Insectorum Sistemae nuper Detectae adiectis Characteribus Genericis, Differentiis Specificis, Emendationibus, Observationibus. 1787. V. 1. Proft, Hafniae, Copenhagen, Denmark. xx + 348 pp.
 49. Fabricius J.C. Entomologia Systematica Emendata et Aucta. Secundum Classes, Ordines, Genera, Species adiectis Synonymis, Locis, Observationibus, Descriptionibus. 1793. V. 2. Proft, Hafniae, Copenhagen, Denmark. viii + 519 pp.
 50. Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. 1989. Longman, New York.
 51. Ferreira K.M., Line e Salvia O., Arias M.C., Del Lima M.A. Cytochrome b variation in *Apis mellifera* samples and its association with *COI-COII* patterns. Genetica. 2009. 135: 149–155.
 52. Foti N., Lungu M., Pelimon C., Barac I., Copaitici M., Marza E. Researches on morphological characteristics and biological features of the bee population in Romania. Proceedings of XXth Jubilar International Congress of Beekeeping Apimondia. Apimondia, 1965. Bucharest, Romania: 171–176.
 53. Francoy T.M., Wittmann D., Drauschke M., Müller S., Steinhage V., Bezerra-Laure M.A.F. et al. Identification of Africanized honey bees through wing morphometrics: two fast and efficient procedures. Apidologie. 2008. 39: 488–494. doi: 10.1051/apido:2008028
 54. Francoy T.M., Wittmann D., Steinhage V., Drauschke M., Müller S., Cunha D.R. et al. Morphometric and genetic changes in a population of *Apis mellifera* after 34 years of Africanization. Genetics and Molecular Research. 2009. 8: 709–717. doi: 10.4238/vol8-2kerr019
 55. Garnery L., Solignac M., Celebrano G., Cornuet J.M. A simple test using restricted PCR-amplified mitochondrial DNA to study the genetic structure of *Apis mellifera* L. Experientia. 1993. 49: 1016–1021. doi: 10.1007/BF02125651
 56. Garnery L., Franck P., Baudry E., Vautrin D., Cornuet J.M., Solignac M. Genetic diversity of the West European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). II. Microsatellite loci. Genetics Selection Evolution. 1998b. 30: S49–S74.
 57. Gerstaecker A. Hymenoptera, Hautflügler. In: Peters, Naturwissenschaftliche Reise nach Mosambique auf Befehl seiner Majestat des Königs Friedrich Wilhelm IV in den Jahren 1842 bis 1848 ausgeführt. Zoologie, 1862. V. Insecten und Myriopodes. Reimer, Berlin. pp. 438–526.
 58. Goetze G.K.L. Die Honigbiene in Natürlicher und Künstlicher Zuchtauslese. 1964. Parey, Hamburg.
 59. Gomeh H., Rafie J.N., Modaber M. Comparison of standard and geometric morphometric methods for discrimination of honey bees populations (*Apis mellifera* L.) in Iran. Journal of Entomology and Zoology Studies. 2016. 4: 47–53.
 60. Gromisz M. Season variations of wing measurements and cubital index of honey bee (*Apis mellifera* L.). Pszczelnicze Zeszyty Naukowe. 1962. 6: 113–120.
 61. Gupta R.K. Taxonomy and distribution of different honey bee species. In: Beekeeping. for Poverty Alleviation and Livelihood Security. 2014. Springer, Dordrecht. pp. 63–103.
 62. Haddad N., Fuchs S., Hepburn H.R., Radloff S.E. *Apis florea* in Jordan: Source of the founder population. Apidologie. 2009b. 40: 508–512. doi: 10.1051/apido/2009011
 63. Hadisoesilo S., Otis G.W. Drone flight times confirm the species status of *Apis nigrocincta* Smith, 1861 to be a species distinct from *Apis cerana* F, 1793, in Sulawesi, Indonesia. Apidologie. 1996. 27: 361–369.
 64. Hadisoesilo S., Otis G.W., Meixner M. Two distinct populations of cavity-nesting honey bees (Hymenoptera, Apidae) in South Sulawesi, Indonesia. Journal of the Kansas Entomological Society. 1995. 68: 399–407.
 65. Hall H.G., Smith D.R. Distinguishing African and European honey bee matrilineages using amplified mitochondrial DNA. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of the United

States of America. 1991. 88: 4548-4552.

66. Han F., Wallberg A., Webster M.T. From where did the Western honey bee (*Apis mellifera*) originate? Ecology and Evolution. 2012. 2: 1949-1957. doi: 10.1002/ece3.312
67. Hepburn H.R., Radloff S.E. Biogeographical correlates of population variance in the honey bees (*Apis mellifera* L.) of Africa. Apidologie. 1997. 28: 243-258.
68. Hepburn H.R., Radloff S.E. Biogeography of the dwarf honey bees, *Apis andreniformis* and *Apis florea*. Apidologie. 2011a. 42: 293-300. .
69. Hepburn H.R., Smith D.R., Radloff S.E., Otis G.W. Intraspecific categories of *Apis cerana*: morphometric, allozymal and mtDNA diversity. Apidologie. 2001. 32: 3-23.
70. Hepburn H.R., Radloff S.E. Honey bees of Africa. 1998. Springer Verlag, Berlin.
71. Houle D., Mezey J., Galpern P., Carter A. Automated measurement of *Drosophila* wings. BMC Evolutionary Biology. 2003. 3: 25. doi: 10.1186/1471-2148-3-25
72. Ilyasov R.A., Kutuev I.A., Petukhov A.V., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. Phylogenetics relationships of dark european honeybees *Apis mellifera mellifera* L. from the Russian Ural and West European populations. Journal of Apicultural Science. 2011. 55(1): 67-76.
73. Ilyasov A.R., Lee M.L., Proshchalykin M., Lelej A., Lim S.H., Kim D.I. et al. Phylogenetic relationships of Russian Far-East *Apis cerana* with other north Asian populations. Journal of Apicultural Science. 2019. (in press).
74. Ilyasov R.A., Park J., Takahashi J., Kwon H.W. Phylogenetic uniqueness of honey bee *Apis cerana* from the Korean peninsula inferred from the mitochondrial, nuclear and morphological data. Journal of Apicultural Science. 2018. 62: 189-214.
75. Janke A., Klopstein S., Vilhelmsen L., Heraty J.M., Sharkey M., Ronquist F. The Hymenopteran Tree of life: evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2013. 8: e69344. doi: 10.1371/journal.pone.0069344
76. Kandemir İ., Özkan A., Fuchs S. Reevaluation of honey bee (*Apis mellifera*) microtaxonomy: a geometric morphometric approach. Apidologie. 2011. 42: 618-627. doi: 10.1007/s13592-011-0063-3
77. Kandemir İ., Kence M., Kence A. Morphometric and electrophoretic variation in different honey bee (*Apis mellifera* L.) populations. Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences. 2005. 29: 885-890.
78. Kandemir İ., Moradi M.G., Özden B., Özkan A. Wing geometry as a tool for studying the population structure of dwarf honey bees (*Apis florea* Fabricius 1876) in Iran. Journal of Apicultural Research. 2009. 48: 238-246. doi: 10.3896/ibra.1.48.4.03
79. Kauhausen-Keller D., Ruttner F., Keller R. Morphometric studies on the microtaxonomy of the species *Apis mellifera* L. Apidologie. 1997. 28: 295-307. doi: 10.1051/apido:19970506
80. Klingenberg C.P., Badyaev A.V., Sowry S.M., Beckwith N.J. Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. The American Naturalist. 2001. 157: 11-23. doi: 10.1086/317002
81. Koeniger N. Interspecific competition between *Apis florea* and *Apis mellifera* in the tropics. Bee World. 1976a. 57: 110-112.
82. Koeniger N. Neue Aspekte der Phylogenie innerhalb der Gattung *Apis*. Apidologie. 1976b. 7: 357-366. doi: 10.1051/apido:19760406
83. Koeniger N., Koeniger G., Tingek S. Honey bees of Borneo: exploring the centre of *Apis* diversity. Natural History Publication (Borneo), 2010. Kota Kinabalu.
84. Koeniger N., Koeniger G., Tingek S., Mardan M., Rinderer E. Reproductive isolation by different time of drone flight between *Apis cerana* Fabricius, 1793 and *Apis vechti* (Maa, 1953). Apidologie. 1988. 19: 103-106.
85. Koetz A.H. Ecology, behaviour and control of *Apis cerana* with a focus on relevance to the Australian incursion. Insects. 2013. 4: 558-592. doi: 10.3390/insects4040558
86. Kotthoff U., Wappler T., Engel M.S., Ali J. Greater past disparity and diversity hints at ancient migrations of European honey bee lineages into Africa and Asia. Journal of Biogeography. 2013. 40: 1832-1838. doi: 10.1111/jbi.12151
87. Kshirsagar K.K. 1983. Morphometric studies on the Indian hive bee, *Apis cerana indica* F. 1. Morphometric characters useful in identification of intraspecific taxa. pp. 254-261. In: Proceedings of the 2nd International Conference on Apiculture in Tropical Climates, New Delhi.
88. Linnaeus C. Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, ed. 10, 1758. vol. 1 Reformata. Sal viae, Holmiae, Stockholm, Sweden. 824 pp.
89. Lo N., Gloag R.S., Anderson D.L., Oldroyd B.P. A molecular phylogeny of the genus *Apis* suggests that the giant honey bee of the Philippines, *A. breviligula* Maa and the plains honey bee of southern India, *A. indica fabricius*, are valid species. Systematic Entomology. 2010. 35: 226-233. doi: 10.1111/j.1365-3113.2009.00504.x
90. Lord W.G., Nagi S.K. *Apis florea* discovered in Africa. Bee World. 1987. 68: 39-40. doi:

10.1080/0005772X.1987.11098907

91. Maa T.C. An enquiry into the systematics of the tribus Apidini or honey bees (Hymenoptera). *Treubia*. 1953. 21: 525-640.
92. Mattu V.K., Verma L.R. Morphometric studies on the Indian honey bee, *Apis cerana indica* F. effect of seasonal variations. *Apidologie*. 1984. 15: 63-74.
93. Mayhew P.J. Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews*. 2007. 82: 425-454. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00018.x
94. Meixner M.D., Leta M.A., Koeniger N., Fuchs S. The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of *Apis mellifera*: *Apis mellifera simensis* n. ssp. *Apidologie*. 2011. 42: 425-437. doi: 10.1007/s13592-011-0007-y
95. Meixner M.D., Pinto M.A., Bouga M., Kryger P., Ivanova E., Fuchs S. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*. 2013. 52: 1-28. doi: 10.3896/ibra.1.52.4.05
96. Michailov A.S. Über die Saison-Variabilität der Honigbiene. *Archiv für Bienenkunde*. 1927. 8: 16-24.
97. Michener C.D. The social behaviour of the bees. 1974. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
98. Michener C.D. The Bees of the World. 2000. Johns Hopkins University Press.
99. Miguel I., Baylac M., Iriondo M., Manzano C., Garnery L., Estonba A. Both geometric morphometric and microsatellite data consistently support the differentiation of the *Apis mellifera* M evolutionary branch. *Apidologie*. 2011. 42: 150-161. doi: 10.1051/apido/2010048
100. Mizis A.P. External morphological characters of the Lithuanian honey bee and their correlation variability. 1976. In: Proceedings of International Symposium on Bee Genetics, Selection and Reproduction, Moscow. pp. 153-156.
101. Mogga J., Ruttner F. *Apis florea* in Africa: Source of the founder population. *Bee World*. 1988. 69: 100-103. doi: 10.1080/0005772X.1988.11098960
102. Monteiro L.R., Diniz-Filho J.A.F., Dos Reis S.F., Araújo E.D. Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution*. 2002. 56: 563-572. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01367.x
103. Moritz R.F.A., Southwick E.E. Bees as Superorganisms. 1992. Springer-Verlag, Berlin.
104. Okada I. 1986. Biological characteristics of the Japanese Honey bee, *Apis cerana japonica*. pp 119-122. In: Proceedings of the 30th International Apiculture Congress, Apimondia, Nagoya.
105. Oldroyd B.P., Wongsiri S. Asian Honey bees: Biology, Conservation and Human Interactions. 2006. Harvard University Press, Cambridge.
106. Oldroyd B.P., Moran C. Heritability of worker characters in the honey bee (*Apis mellifera*). *Australian Journal of Biological Sciences*. 1983. 36: 323-332.
107. Oldroyd B.P., Rinderer T.E., Buco S.M. Heritability of morphological characters used to distinguish European and Africanized honey bees. *Theoretical and Applied Genetics*. 1991. 82: 499-504.
108. Oleksa A., Tofilski A. Wing geometric morphometrics and microsatellite analysis provide similar discrimination of honey bee subspecies. *Apidologie*. 2015. 46: 49-60. doi: 10.1007/s13592-014-0300-7
109. Otis G.W. A review of the diversity of species within *Apis*. Smith D.R. (ed). *Diversity in the Genus Apis*. 1991. Westview Press, Oxford, UK. p. 29-50.
110. Özkan Koca A., Kandemir İ. Comparison of two morphometric methods for discriminating honey bee (*Apis mellifera* L.) populations in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*. 2013. 37: 205-210. doi: 10.3906/zoo-1104-10
111. Özkan Koca A., Gharleko M.M., Özden B., Kandemir İ. Multivariate morphometric study on *Apis florea* distributed in Iran. *Turkish Journal of Zoology*. 33: 93-102.
112. Palmer M.R., Smith D.R., Kaftanoglu O. 2000. Turkish honey bees: genetic variation and evidence for a fourth lineage of *Apis mellifera* mtDNA. *Journal of Heredity*. 2009. 91: 42-46.
113. Park D., Jung J.W., Choi B., Jayakodi M., Lee J., Lim J. et al. Uncovering the novel characteristics of Asian honey bee, *Apis cerana*, by whole genome sequencing. *BMC Genomics*. 2015. 16: 1-16.
114. Partap U. Conservation of endangered Himalayan honey bee, *Apis cerana* for crop pollination. *Asian bee Journal*. 1999. 1:44-49.
115. Partap U. The pollination role of honey bees. Hepburn H.R., Radloff S.E. (eds). *Honey bees of Asia*. 2011. Springer, Berlin. p. 227-255.
116. Partap U., Verma L.R. Floral biology and foraging behaviour of *Apis cerana* on lettuce crop and its impact on seed production. *Progressive Horticulture*. 1992. 24:42-47.
117. Partap U., Verma L.R. Pollination of radish by *Apis cerana*. *Journal of Apicultural Research*. 1994. 33: 237-241.
118. Peng Y.S., Nasr M.E., Locke S.J. Geographical races of *Apis cerana* Fabricius in China and their distribution. Review of recent Chinese publications and a preliminary statistical analysis. *Apidologie*. 1989. 20: 9-20.
119. Pretorius E. Using geometrics to investigate wing dimorphism in males and females Hymenoptera-a case study based on the genus *Tachysphex* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). *Australian Journal of Entomology*. 2005. 44: 113-121. doi: 10.1111/j.1440-6055.2005.00464.x
120. Pretorius E., Scholtz C.H. Geometric

- morphometrics and the analysis of higher taxa: a case study based on the metendosternite of the Scarabaeoidea (Coleoptera). Biological Journal of the Linnean Society. 2001. 74: 35-50. doi: 10.1111/j.1095-8312.2001.tb01375x
121. Radloff S.E., Hepburn C., Hepburn H.R., Hadisoelilo S., Fuchs S., Tan K. et al. Population structure and classification of *Apis cerana*. Apidologie. 2010. 41: 589-601. doi: 10.1051/apido/2010008
122. Radloff S.E., Hepburn H.R., Lindsey J.B. Quantitative analysis of intracolony and intercolony morphometric variance in honey bees, *Apis mellifera* and *Apis cerana*. Apidologie. 2003. 34: 339-351. doi: 10.1051/apido:2003034
123. Radloff S.E., Hepburn H.R., Fuchs S. The morphometric affinities of *Apis cerana* of the Hindu Kush and Himalayan regions of western Asia. Apidologie. 2005a. 36: 25-30.
124. Radloff S.E., Hepburn H.R., Hepburn C., Fuchs S., Otis G.W., Sein M.M. et al. Multivariate morphometric analysis of *Apis cerana* of southern mainland Asia. Apidologie. 2005b. 36: 127-139.
125. Raffiudin R., Crozier R.H. Phylogenetic analysis of honey bee behavioral evolution. Molecular Phylogenetics and Evolution. 2007. 43: 543-552. doi: 10.1016/j.ympev.2006.10.013
126. Rafie J.N., Mohamadi R., Teimory H. Comparison of two morphometrics methods for discriminating of honey bee (*Apis mellifera meda* Sk.) populations in Iran. International Journal of Zoology and Research. 2014. 4: 61-70.
127. Rašić S., Mladenović M., Stanisavljević L. Use of geometric morphometrics to differentiate selected lines of Carniolan honey bees (*Apis mellifera carnica*) in Serbia and Montenegro Archives of Biological Science Belgrade. 2015. 67: 929-934. doi: 10.2298/abs140224054r
128. Rinderer T.E., Daly H.V., Sylvester H.A., Collins A.M., Buco S.M., Hellmich R.L. et al. Morphometric differences among Africanized and European honey bees and their F1 hybrids (Hymenoptera: Apidae). Annals of the Entomological Society of America. 1990. 83: 346-351.
129. Rohlf F.J. Relative warps analysis and example of its application to mosquito wings. Marcus L.F., Bello E., Garcia-Valdesas A. (eds). Contributions to morphometrics. 1993. C.S.C.I., Madrid. p. 131-160.
130. Rohlf F.J., Slice D.E. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Zoology. 1990. 39: 40-59. doi: 10.2307/2992207
131. Rueppell O., Hayes A.M., Warrit N., Smith D.R. Population structure of *Apis cerana* in Thailand reflects biogeography and current gene flow rather than *Varroa* mite association. Insectes Sociaux. 2011. 58: 445-452.
132. Ruttner F. African races of honey bees. Proceedings of the Thirtieth International Apicultural Congress, Apimondia. 1976. pp. 1-20.
133. Ruttner F. The evolution of honey bees. Menzel R., Mercer A. (eds). Neurobiology and Behavior of honey bees. 1987. Springer, Berlin. p. 8-20.
134. Ruttner F. Biogeography and Taxonomy of Honey bees. 1988. Springer-Verlag Heidelberg GmbH, Berlin. doi: 10.1007/978-3-642-72649-1
135. Ruttner F. Naturgeschichte der Honigbienen. 1992. Ehrenwirth Verlag, München.
136. Ruttner F., Tassencourt L., Louveaux J. Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. Apidologie. 1978. 9: 363-381. doi: 10.1051/apido:19780408
137. Sadeghi S., Adriaens D., Dumont H.J. Geometric morphometric analysis of wing shape variation in ten European populations of *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) (Zygoptera: Odonata). Odonatologica. 2009. 38: 343-360.
138. Sakai L., Keene D., Engvall E. Fibrillin, a new 350-kD glycoprotein, is a component of extracellular microfibrils. Journal of Cell Biology. 1986. 103: 2499-2509.
139. Santoso M.A.D., Juliandi B., Raffiudin R. Honey bees species differentiation using geometric morphometric on wing venations. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2018. 197: 012015. doi: 10.1088/1755-1315/197/1/012015
140. Schachter-Broide J., Dujardin J.-P., Kitron U., Gürtler R.E. Spatial structure of *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) populations from Northwestern Argentina using wing geometric morphometry. Journal of Medical Entomology. 2004. 14: 643-649. doi: 10.1603/0022-2585-41.4.643
141. Schneider S.S., Leamy L.J., Lewis L.A., DeGrandi-Hoffman G. The influence of hybridization between African and European honey bees, *Apis mellifera*, on asymmetries in wing size and shape. Evolution. 2003. 57: 2350-2364. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00247.x
142. Schulz D.J., Vermiglio M.J., Huang Z.Y., Robinson G.E. Effects of colony food storage on social interactions in honey bee colonies. Insectes Sociaux. 2002. 49: 50-55.
143. Sheppard W. S., Meixner M.D. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia. Apidologie. 2003. 34: 367-375.
144. Sheppard W.S., Smith D.R. Identification of African-derived bees in the Americas: a survey of methods. Annals of the Entomological Society of America. 2000. 93: 159-176. doi: 10.1603/0013-8746(2000)093(0159:IOADBI)2.0.CO;2
145. Sheppard W.S., Arias M.C., Grech A., Meixner M.D. *Apis mellifera ruttneri*, a new honey bee subspecies

- from Malta. *Apidologie*. 1997. 28: 287-293. doi: 10.1051/apido:19970505
146. Sihanuntavong D., Sittipraneed S., Klinbunga S. Mitochondrial DNA diversity and population structure of the honey bee, *Apis cerana*, in Thailand. *Journal of Apicultural Research*. 1999. 38: 211-219.
147. Smith D.R. African bees in the Americas: Insights from biogeography and genetics. *Trends in Ecology and Evolution*. 1991a. 6: 17-21.
148. Smith D.R. Mitochondrial DNA and honey bee biogeography. Smith D.R. (ed). *Diversity in the Genus Apis*. 1991b. Westview Press, Boulder, Colorado. p. 131-176.
149. Smith D.R. Genetic diversity in Turkish honey bees. *Uludağ Arıcılık Dergisi*. 2002. 2(8): 10-17. DOI: 10.1080/09064700600641681
150. Smith D.R. Asian honey bees and mitochondrial DNA. Hepburn H.R., Radloff S.E. (eds). *Honey bees of Asia*. 2011. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. New York, USA. p. 69-94.
151. Smith D.R., Brown W.M. Mitochondrial DNA restriction site polymorphism in American and Africanized honey bees (*Apis mellifera*). *Experientia*. 1988. 44: 257-260.
152. Smith D.R., Crespi B.J., Bookstein F.L. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization. *Journal of Evolutionary Biology*. 1997. 10: 551-574. doi: 10.1007/s000360050041
153. Smith D.R., Villafuerte L., Otis G., Palmer M.R. Biogeography of *Apis cerana* F. and *A. nigrocincta* Smith: insights from mtDNA studies. *Apidologie*. 2000. 31: 265-279.
154. Smith F. Catalogue of the hymenopterous insects collected at Sarawak, Borneo; Mount Ophir, Malacca; and at Singapore, by A. R. Wallace. *Proceedings of the Linnean Society*, 1858. London 2: 42-130.
155. Smith F. A catalogue of the aculeate Hymenoptera and Ichneumonidae of India and the eastern Archipelago. *Journal of the Linnean Society*. 1871. 11: 285-415.
156. Songram O., Sittipraneed S., Klinbunga S. Mitochondrial DNA diversity and genetic differentiation of the honey bee (*Apis cerana*) in Thailand. *Biochemical Genetics*. 2006. 44: 256-269.
157. Takahashi J., Yoshida T., Takagi T., Akimoto S., Woo K.S., Deowanish S. et al. Geographic variation in the Japanese islands of *Apis cerana japonica* and in *A. cerana* populations bordering its geographic range. *Apidologie*. 2007. 38: 335-340.
158. Tan K., Yang M.X., Radloff S.E., Hepburn H.R., Zhang Z.Y., Luo L.J. et al. Dancing to different tunes: heterospecific deciphering of the honey bee waggle dance. *Naturwissenschaften*. 2008. 95: 1165-1168.
159. Tanaka H., Roubik D.W., Kato M., Liew F., Gunsalam G. Phylogenetic position of *Apis nuluensis* of northern Borneo and phylogeography of *A. cerana* as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Insectes Sociaux*. 2001. 48: 44-51. doi: 10.1007/pl00001744
160. Tingek S., Mardan M., Rinderer T.E., Koeniger N., Koeniger G. Rediscovery of *Apis vechtii* (Maa, 1953): The Saban Honey Bee. *Apidologie*. 1988. 19: 97-102.
161. Tingek S., Koeniger G., Koeniger N. Description of a new cavity nesting species of *Apis* (*Apis nuluensis* n. sp.) from Sabah, Borneo, with notes on its occurrence and reproductive biology. *Senckenbergiana Biologica*. 1996. 76: 115-119.
162. Tofilski A. DrawWing, a program for numerical description of insect wings. *Journal of Insect Science*. 2004. 4: 1-5. doi: 10.1673/031.004.1701
163. Tofilski A. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honey bee subspecies. *Apidologie*. 2008. 39: 558-563. doi: 10.1051/apido:2008037
164. Verma L.R. *Beekeeping in Integrated Mountain Development*. 1990. Oxford and IBH, New Delhi.
165. Verma L.R. *Honey bees in Mountain Agriculture*. 1992. Oxford and IBH, New Delhi.
166. Verma L.R., Partap U. The Asian Hive Bee, *Apis cerana*, as a Pollinator in Vegetable Seed Production. 1993. ICIMOD, Kathmandu.
167. Verma L.R., Partap U. Foraging behaviour of *Apis cerana* on cabbage and cauliflower and its impact on seed production. *Journal of Apicultural Research*. 1994. 33: 231-236.
168. Verma L.R., Mattu V.K., Daly H.V. Multivariate morphometrics of the Indian honey bee in the northwest Himalayan region. *Apidologie*. 1994. 25: 203-223.
169. Vung N.N., Lee M.L., Lee M.Y., Kim H.K., Kang E.J., Kim J.E. et al. Breeding and selection for resistance to sacbrood virus for *Apis cerana*. *Journal of Apiculture*. 2017. 32: 345-352.
170. Wallberg A., Han F., Wellhagen G., Dahle B., Kawata M., Haddad N. et al. A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera*. *Nature Genetics*. 2014. 46: 1081-1088. doi: 10.1038/ng.3077
171. Weinstock G.M., Robinson G.E., Gibbs R.A., Worley K.C., Evans J.D., Maleszka R. et al. Insights into social insects from the genome of the honey bee *Apis mellifera*. *Nature*. 2006. 443: 931-949. doi: 10.1038/nature05260
172. Whitfield C.W., Ben-Shahar Y., Brillet C., Leoncini I., Crauser D., Le Conte Y. et al. Genomic dissection of behavioral maturation in the honey bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. 103: 16068-16075.
173. Willis L.G., Winston M.L., Honda B.M. Phylogenetic relationships in the honey bee (genus *Apis*)

- as determined by the sequence of the cytochrome oxidase II region of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1992. 1: 169-178. doi: 10.1016/1055-7903900013-7
174. Wilson, E.O. *The Insect Societies*. 1971. Harvard University Press, Massachusetts, USA.
175. Wu Y., Kuang B. Two species of small honey bee - a study of the genus *Micrapis*. *Bee World*. 1987. 68: 153-155.
176. Yokoi K., Uchiyama H., Wakamiya T., Yoshiyama M., Takahashi J.I., Nomura T. et al. The draft genome sequence of the Japanese honey bee, *Apis cerana japonica* (Hymenoptera: Apidae). *European Journal of Entomology*. 2018. 115: 650-657. doi: 10.14411/eje.2018.064
177. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. *Geometric Morphometrics For Biologists: A Primer*. 2004. Elsevier Academic, New York, USA. doi: 10.1016/b978-012778460-1/50007-7
178. Zeuner F.E. Die Insektenfauna des Bottinger Marmors. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie*. 1931. 9: 247-406.
179. Zhen-Ming J., Guanhang Y., Shuangxiu H., Shikui L., Zaijin R. 1992. The advancement of apicultural science and technology in China. Verma L.R. (ed). *Honey bees in mountain agriculture*. Oxford and IBH, New Delhi. p. 133-147.