

ОСОБЕННОСТИ ТАКСОНОМИИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ *APIS MELLIFERA*^{1,2}Р.А. Ильясов, ¹А.Ю. Ильясова, ³В.Н. Саттаров¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия²Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия³Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, Уфа, Россия

E-mail: wener5791@yandex.ru

Для цитирования: Ильясов Р.А., Ильясова А.Ю., Саттаров В.Н. Особенности таксономии медоносной пчелы *Apis mellifera* // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2025. – № 2(75). – С. 170–185. – DOI 10.31677/2072-6724-2025-75-2-170-185.

Ключевые слова: медоносная пчела, подвиды, систематика, таксономия, методы идентификации.

Реферат. Таксономическая классификация медоносной пчелы (*Apis mellifera*) представляет собой сложную задачу, обусловленную рядом факторов. Среди них выделяются гибридизация между подвидами, размытость границ их ареалов, несовершенство методов идентификации и интенсивное антропогенное воздействие. Эти факторы существенно затрудняют классификацию и систематизацию подвидов, что делает проблему актуальной для исследований. В статье описывается распределение 30 подвидов медоносной пчелы по шести эволюционным линиям (А с подлиниями Z, M, C и O с X, Y). Ареал вида охватывает три региона: Африку (11 подвидов), Западную Азию и Ближний Восток (7 подвидов), а также Европу (12 подвидов). Особое внимание уделяется переходным зонам, таким как Средиземноморье, где гибридизация между различными подвидами приводит к формированию популяций с промежуточными морфометрическими и генетическими характеристиками, что усложняет их систематизацию. Пчеловодство, как антропогенная деятельность, оказывает значительное влияние на распространение подвидов за пределы их естественных ареалов. Примером служит интродукция итальянской пчелы (*A. m. ligustica*) и краинской пчелы (*A. m. carnica*) в Северную и Западную Европу, вызвавшая генетическое смешение с популяциями темной лесной пчелы (*A. m. mellifera*). Современные методы исследования, такие как секвенирование генома и фрагментный анализ микросателлитных локусов, позволяют проводить детальный анализ эволюционных связей между подвидами. Однако механизмы адаптации пчел к различным экологическим условиям недостаточно изучены. Генетическая и морфологическая характеристика подвидов играет ключевую роль в определении их таксономического статуса. Для сохранения генетического разнообразия пчел необходимо снижение антропогенного воздействия и контроль за гибридизацией в пограничных зонах. Это позволит сохранить уникальные генетические линии и адаптивные способности пчел, что имеет большое значение для сохранения биоразнообразия и развития пчеловодства.

TAXONOMICAL FEATURES OF THE HONEY BEE *APIS MELLIFERA*^{1,2}R.A. Ilyasov, ¹A.Yu. Ilyasova, ³V.N. Sattarov¹Institute of Developmental Biology. N.K. Koltsova RAS, Moscow, Russia²Russian State Agrarian University - MSKHA named after K.A. Timiryazeva, Moscow, Russia³Bashkir State Pedagogical University. M. Akmully, Ufa, Russia

E-mail: wener5791@yandex.ru

Keywords: honey bee, subspecies, systematics, taxonomy, identification methods.

Abstract. Taxonomic classification of the honey bee (*Apis mellifera*) is a complex task caused by a number of factors. Among them are hybridization between subspecies, blurred boundaries of their ranges, imperfect identification methods and intense anthropogenic impact. These factors significantly complicate the classification and systematization of subspecies, which makes the problem relevant for research. The article describes the distribution of 30 subspecies of honey bee in six evolutionary lines (A with sublineages Z, M, C and O with X, Y). The species range covers three regions: Africa (11 subspecies), West Asia and the Middle East (7 subspecies), and Europe (12 subspecies). Particular attention is paid to transitional zones, such as the Mediterranean, where hybridization between different subspecies leads to the formation of populations with intermediate morphometric and genetic characteristics, which complicates their systematization. Beekeeping, as an anthropogenic activity,

has a significant impact on the spread of subspecies beyond their natural ranges. An example is the introduction of the Italian honeybee (*A. m. ligustica*) and the Carniolan honeybee (*A. m. carnica*) to Northern and Western Europe, which caused genetic mixing with populations of the dark forest honeybee (*A. m. mellifera*). Modern research methods, such as genome sequencing and fragment analysis of microsatellite loci, allow for a detailed analysis of the evolutionary relationships between subspecies. However, the mechanisms of bee adaptation to various environmental conditions are insufficiently studied. Genetic and morphological characteristics of subspecies play a key role in determining their taxonomic status. To preserve the genetic diversity of bees, it is necessary to reduce anthropogenic impact and control hybridization in border zones. This will preserve the unique genetic lines and adaptive abilities of bees, which is of great importance for the conservation of biodiversity and the development of beekeeping.

Медоносная пчела (*Apis mellifera*) является одним из наиболее изученных видов насекомых, что обусловлено ее экономической значимостью как основного опылителя растений и производителя меда, воска и других продуктов пчеловодства. Однако идентификация подвидов этого вида остается сложной задачей, обусловленной географическим распространением, морфологическими и генетическими различиями между популяциями [1–3].

Первоначальное описание вида *Apis mellifera* было выполнено Карлом Линнеем в середине XVIII в., что заложило основу для дальнейшего изучения этого таксона [4]. В XIX и XX вв., благодаря развитию морфометрических методов и аллозимного анализа, было установлено, что данный вид представлен 20–30 подвидами, которые дифференцируются по внешним морфологическим признакам – длина и ширина тергита, стернита, правого переднего крыла и др. [5–9]. Исследователи разделили эти подвиды на три эволюционные группы, основываясь на морфологических признаках: А, М и С [10, 11].

Однако дальнейшие исследования продемонстрировали, что морфометрические параметры зачастую не являются надежным индикатором генетической изоляции популяций. Это объясняется высокой степенью изменчивости количественных признаков, обусловленной комплексным воздействием экологических факторов. Исследования в области популяционной биологии выявили, что морфометрические характеристики, такие как размеры и форма организмов, могут значительно варьироваться даже в пределах одной популяции, что затрудняет использование этих параметров для оценки генетической изоляции. Экологические условия, такие как климат и доступность ресурсов, оказывают существенное влияние на

формирование морфологических признаков. В результате даже близкородственные популяции, обитающие в разных экологических нишах, могут демонстрировать значительные различия в своих показателях [1].

Молекулярная биология второй половины XX в. произвела революцию в таксономических исследованиях, кардинально изменив методологические подходы и концептуальные основы классификации живых организмов. Введение методов молекулярного анализа, таких как полимеразная цепная реакция (ПЦР), секвенирование ДНК и сравнение нуклеотидных последовательностей, позволило значительно повысить точность и объективность классификаций. Данные методы позволили ученым не только верифицировать существующие таксономические схемы, но и выявить новые филогенетические связи между различными группами живых организмов, что существенно расширило наше понимание эволюционных процессов и структурной организации биоразнообразия на Земле. Так, Franck et al. и Meixner et al. предложили добавить к существующим линиям А, М и С новые О и У, что стало результатом исследований, проведенных на основе микросателлитов и генетических маркеров [12–15]. Эти методы показали, что некоторые морфологически различимые подвиды пчел принадлежат к одной эволюционной линии, тогда как другие, похожие внешне, генетически разнообразны [16].

Географическое распространение *Apis mellifera* усугубляет сложности классификации. Подвиды часто описываются как географические расы, что приводит к нечетким границам между их ареалами. В Африке, например, популяции *A. m. adansonii* и *A. m. jemenitica* демонстрируют гибридные черты, что затрудняет их разграничение [17–19]. В Европе и на

Ближнем Востоке наблюдается постепенное изменение признаков между *A. m. intermissa* и *A. m. iberiensis*, что связано с градиентными переходами как в геноме, так и в морфологии [20, 21]. Переходные зоны между популяциями, характеризующиеся смешением признаков, подтверждают поток генов между подвидами, что противоречит строгому таксономическому разделению [1].

Современные исследования в области систематики и филогенетики стремятся к интеграции морфометрических, аллозимных и молекулярных данных с целью создания унифицированной системы классификации. В частности, Smith и Brown [22] продемонстрировали, что комбинирование генетических и морфологических маркеров значительно повышает точность идентификации подвидов пчел. Тем не менее, несмотря на значительные достижения в методологии, даже комплексное применение этих подходов не решает всех вопросов. Гибридные формы, транспортировка пчелиных семей и повышенная генетическая гетерогенность продолжают оставаться источниками дискуссий относительно количества подвидов пчел и их эволюционных взаимоотношений. Эти вопросы требуют дальнейшего изучения и анализа с использованием более сложных моделей и методов, таких как геномное секвенирование и популяционная генетика, для более точного понимания таксономического разнообразия и эволюционных процессов в популяциях пчел [1].

В области систематики и таксономии медоносных пчел продолжают интенсивные дискуссии относительно целесообразности объединения или разделения линий О и Y, а также пересмотра границ между подвидами категориями в зонах симпатрии. Часть исследователей предлагает рассматривать гибридные популяции, такие как Бэкфаст и Приморская пчела, как самостоятельные таксономические единицы, что обусловлено их уникальными фенотипическими и генотипическими характеристиками. В то же время сторонники градуалистического подхода выступают за отказ от жесткой таксономической категоризации в пользу континуума генетических и феноти-

пических изменений, наблюдаемых в зонах смежных ареалов [20–25].

Антропогенные факторы, такие как активная транспортировка семей медоносных пчел из одних регионов в другие, значительно усложняют процесс сохранения естественных ареалов и генетических границ популяций. В результате наблюдается смешение генофондов, что затрудняет объективное определение границ между подвидами и их генетическими изолятами.

Современная таксономическая структура *Apis mellifera* остается неоднозначной. Интеграция данных, полученных в области биологии, морфометрии, генетики и экологии необходима для построения единой классификации, но требует дальнейшего развития и анализа. Молекулярные методы, такие как секвенирование полного генома, могут значительно уточнить эволюционные связи между подвидами, однако их применение в настоящее время ограничено объемом доступных данных [1–3].

Цель статьи – провести всесторонний анализ существующих методов идентификации подвидов медоносной пчелы, а также предложить классификацию медоносной пчелы, основанную на результатах морфометрических, аллозимных и генетических исследований.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ПОДВИДОВ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Методы идентификации пчел демонстрируют значительное разнообразие в зависимости от применяемых подходов и технологических решений. В их числе выделяются морфометрические исследования, направленные на анализ внешних характеристик пчелиных особей, а также анализ аллозимов – изучение генетических маркеров, кодирующих ферменты.

Кроме того, современные молекулярные методы, такие как секвенирование ДНК, позволяют проводить высокоточный генетический анализ и выявлять генетические различия между пчелами (табл. 1).

Таблица 1

Методы идентификации таксономической принадлежности медоносной пчелы *Apis mellifera*
Methods of taxonomic identification of the honey bee *Apis mellifera*

Метод	Описание	Автор
<i>Морфометрические методы</i>		
Измерение частей тела	Измерение 36 характеристик тела (длина, ширина крыльев, мандибул и других частей) для дискриминации подвидов	Ruttner (1988)
Анализ формы и жилкования крыльев	Классическая морфометрия крыльев использует 11 углов между 18 соединениями жилкования крыла, анализ формы с использованием методов DAWINO и геометрической морфометрии	DuPraw (1965), Bookstein (1991), Miguel et al. (2011)
<i>Биохимические методы на основе аллозимов</i>		
Малатдегидрогеназа (MDH1)	Фермент с семью аллелями, различия между подвидом	Smith & Glenn (1995)
Малик-энзим (ME)	Имеет четыре аллеля для определения подвидов	Sheppard & Berlocher (1985)
Эстераза (EST-3)	Фермент с восьмью аллелями для дискриминации подвидов	Ivanova et al. (2010)
Щелочная фосфатаза (ALP)	Фермент с тремя аллелями	Ivanova et al. (2010)
Фосфоглюкомутаза (PGM)	Имеет пять аллелей	Ivanova et al. (2010)
Гексокиназа (HK)	Полиморфизм с пятью аллелями	Del Lama et al. (1990)
<i>Методы на основе митохондриальной ДНК (мтДНК)</i>		
Полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (RFLP)	Анализ длины рестрикционных фрагментов ДНК с помощью рестрикционных ферментов	Smith & Brown (1988), Garnery et al. (1992)
Полиморфизм ПЦР-продуктов мтДНК	Амплификация ПЦР-продуктов с использованием специфических и случайных праймеров	Hunt & Page (1994), Suazo et al. (1998)
Секвенирование мтДНК	Поиск SNPs в мтДНК, включая межгенные последовательности (IGS)	Franck et al. (1998), Pinto et al. (2012, 2014)
<i>Методы на основе ядерной ДНК (ядДНК)</i>		
Полиморфизм ПЦР-продуктов яДНК	Короткие tandemные повторы, STR	Estoup et al., 1995; Franck et al., 2001; Solignac et al., 2003
Секвенирование яДНК	Идентификация однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs) в ядерной ДНК	Whitfield et al. (2006), Ilyasov et al. (2015)
Полногеномное секвенирование яДНК	Использование NGS для полного секвенирования генома	Weinstock et al. (2006), Wallberg et al. (2019)

Данные методы находят широкое применение в различных областях, включая пчеловодство, энтомологию и генетику, что подчеркивает их значимость для научного сообщества и практических приложений [1–3].

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Морфометрические методы идентификации подвидов медоносных пчел можно классифицировать на две основные категории: анализ количественных характеристик морфологических па-

раметров тела и детальное изучение структурных особенностей крыльев.

1. Измерение частей тела

Классическая морфометрия пчел включает детальное измерение 36 характеристик различных сегментов или частей их тела, таких как длина и ширина тергита, стернита, воскового зеркала и т.д., параметры крыльев и хоботка, а также другие значимые метрические показатели [8].

2. Анализ формы крыльев

Существует несколько подходов к измерению крыльев:

Классическая морфометрия крыльев – метод фиксирует вариации в форме крыльев путем вычисления 11 углов между 18 соединениями жилкования крыла, что составляет подмножество из 17 углов [26].

Метод DAWINO (Discriminant Analysis with Numerical Output) – включает полный набор углов, используемых в классической морфометрии, дополненный семью линейными измерениями, пятью индексами и одной площадью. Метод позволяет более точно классифицировать подвиды, учитывая дополнительные параметры, которые могут быть полезны для идентификации [27].

Геометрическая морфометрия – использует координаты точек, известные как реперы, которые анализируются многомерными статистическими методами [28].

МЕТОДЫ НА ОСНОВЕ АЛЛОЗИМОВ

Представленные методы основаны на вариативности изоферментов и включают анализ полиморфизма различных ферментов у подвидов пчел:

Малатдегидрогеназа (MDH1, EC 1.1.1.37) – фермент имеет семь аллелей, что позволяет выявить различия между подвидами [29].

Малик-энзим (ME, EC 1.1.1.40) – существует четыре аллеля данного фермента, которые могут быть использованы для идентификации подвидов [30–32].

Эстераза EST-3 (EC 3.1.1) – фермент имеет восемь аллелей, которые также помогают в различении подвидов [33].

Щелочная фосфатаза (ALP, EC 3.1.3.1). Полиморфизм этого фермента выражен в трех аллелях [33].

Фосфоглюкомутаза (PGM, EC 5.4.2.2) – фермент, имеющий пять аллелей, которые могут быть использованы для дискриминации подвидов [33].

Гексокиназа (HK, EC 2.7.1.1) – полиморфизм гексокиназы включает пять аллелей [34].

МЕТОДЫ НА ОСНОВЕ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК (МТДНК)

Данные методы идентификации используют нуклеотидный полиморфизм для определения таксономической принадлежности пчел. Существует три основных подхода:

- *Полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (RFLP)*. Метод использует рестрикцион-

ные ферменты для анализа полиморфизма длины фрагментов мтДНК [11, 22, 35]. Дополнительно RFLP фрагменты, амплифицированные методом ПЦР (PCR-RFLP), используются для идентификации подвидов [16, 33].

- *Полиморфизм ПЦР-продуктов*. Включает использование специфических праймеров для амплификации ПЦР-продуктов, а также праймеров для амплификации случайных полиморфных ДНК (RAPD) [36]. Метод позволяет выявить полиморфизм в мтДНК у различных подвидов пчел.

- *Секвенирование мтДНК* – направлен на поиск однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs) в мтДНК [12, 16, 37–39]. Секвенирование может быть выполнено как на полном, так и на частичном митохондриальном геноме или межгенных последовательностях (IGS). Одной из наиболее полиморфных межгенных последовательностей является участок между генами COI и COII мтДНК [16, 37].

МЕТОДЫ НА ОСНОВЕ ЯДЕРНОЙ ДНК (НДНК)

Ядерный геном медоносной пчелы представляет собой высокоорганизованную структуру, содержащую 246 млн пар нуклеотидов, распределенных по 16 хромосомам и кодирующих около 10 тыс. генов. Эта сложная генетическая архитектура обеспечивает функционирование, адаптацию вида к различным экологическим условиям, а также формирует социальную организацию и репродуктивные стратегии.

- *Полиморфизм ПЦР-продуктов*. Этот метод включает использование специфических праймеров для амплификации ПЦР-продуктов, а также случайных праймеров RAPD, позволяющих выявить полиморфизмы в ядерной ДНК [16, 37].

- *Секвенирование нДНК*. Секвенирование ядерной ДНК направлено на поиск однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs), обнаруживающих полиморфизмы в различных генах [38–40].

- *Полное геномное секвенирование*. Включает использование технологий нового поколения (NGS) для секвенирования полного генома пчелы [38, 40], что позволяет получить данные обо всех генетических вариациях в геноме, что обеспечивает наиболее полное представление о таксономической принадлежности [1].

Наиболее полиморфными локусами ядерной ДНК являются микросателлитные последовательности, также известные как короткие

тандемные повторы (STR). Эти генетические маркеры характеризуются высокой степенью вариабельности, что делает их незаменимыми в молекулярно-генетических исследованиях. Для их детекции применяется метод полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием специфических праймеров, что позволяет с высокой точностью амплифицировать и анализировать эти уникальные генетические элементы [21, 41].

Методы идентификации таксономической принадлежности пчел охватывают широкий спектр подходов, от морфометрической оценки до молекулярных изысканий. Каждый из них имеет свои положительные и отрицательные стороны, и, большей частью, только их комбинация обеспечивает получение точных результатов. При этом важно учитывать, что выбор метода зависит от целей исследования, доступных ресурсов и специфики рассматриваемого материала или объекта. Современные технологии, такие как полное геномное секвенирование и геометрическая морфометрия, предоставляют новые возможности для более точного и детализированного определения подвидов медоносных пчел [1].

ПОДВИДЫ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ: СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ И ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ

Изначально *A. mellifera* на основе морфометрических данных 20 подвидов подразделялась на три эволюционные линии (А, М, С) [10, 11, 22, 35, 41]. В дальнейшем, с использованием морфометрических и молекулярных данных, классификация была расширена до четырех линий (А, М, С, О), с включением около 25 подвидов пчел [8, 11, 20, 22, 41, 42].

На современном этапе развития систематики медоносной пчелы специалисты на основе молекулярных данных классифицируют шесть линий (А (+ подлиния Z), М, С, О (+ подлиния X), Y) охватывающих около 30 подвидов [1, 13, 43].

Основной проблемой при идентификации подвидов является наличие переходных зон между ареалами, что приводит к градиентным изменениям морфометрических и молекулярных характеристик. Эти переходные зоны отмечаются между различными подвидами как в Африке, так и в Европе, и на Ближнем Востоке. Например, подобное фиксируется между подвидами *A. m. adansonii* и *A. m. jemenitica*, *A. m. sahariensis* и *A. m. intermissa*, *A. m. intermissa* и *A. m. major*, *A. m. intermissa* и *A. m. scutellata*, *A. m. capensis*

и *A. m. unicolor*, *A. m. simensis* и *A. m. nubica*, *A. m. litorea* и *A. m. monticola* в Африке [17–19]. В Европе переходные зоны наблюдаются между *A. m. intermissa* и *A. m. iberiensis*, а также *A. m. iberiensis* и *A. m. mellifera* [11, 17, 20]. На Ближнем Востоке такие зоны отмечаются между ареалами подвидов *A. m. meda* и *A. m. anatoliaca*, *A. m. anatoliaca* и *A. m. syriaca*, *A. m. syriaca* и *A. m. lamarckii* [42–44].

Классификационные данные подвидов пчел могут отличаться в зависимости от примененных методов или оцененных признаков, например: *A. m. adansonii*, *A. m. monticola*, *A. m. scutellata*, *A. m. capensis* и *A. m. unicolor* не отличаются по мтДНК, но по морфометрическим признакам и аллозимам имеют четкую дифференциацию [8, 13–15, 45]. Подвиды *A. m. rodopica* и *A. m. macedonica* не отличаются по аллозимам, но дифференцируются по морфометрическим признакам, мтДНК и микросателлитам [44].

Эволюционные линии медоносной пчелы могут быть определены различными методами. Одним из значимых достижений стало использование молекулярных маркеров (мтДНК (mtDNA), микросателлиты), что позволило провести дополнительные исследования в области филогенетики *Apis mellifera*. Так, исследование mtDNA продемонстрировало, что подвиды *A. m. syriaca*, *A. m. anatoliaca* и *A. m. meda*, которые ранее были отнесены к линии О на основе морфометрии, генетически ближе к подвиду *A. m. lamarckii*, соответствующему линии А [16, 21].

Однако такие современные методы не всегда дают однозначные результаты. Например, подвид *A. m. caucasia*, который морфологически относился к линии О, по данным mtDNA был перемещен в линию С [21, 43]. Это свидетельствует о том, что филогенетические связи внутри *Apis mellifera* крайне сложны и требуют дальнейшего изучения, особенно с применением методов, способных учитывать не только генетические, но и экологические аспекты адаптации подвидов.

На основании актуальных научных данных предполагается существование 30 подвидов медоносной пчелы. Все остальные подвиды, количество которых превышает указанное, либо классифицируются как синонимы, либо остаются недостаточно изученными из-за отсутствия сохраненных образцов. Эти подвиды не включены в современный систематизированный перечень. Географическое распространение подвидов медоносной пчелы представлено на рис. 1.



Рис. 1. Подвиды медоносной пчелы
Subspecies of honey bee

Согласно современной классификации подвиды медоносной пчелы подразделяются на шесть

эволюционных линий. Линия А включает десять подвидов, линия М – три подвида, подлиния

Z – три подвида. Линия С также состоит из десяти подвидов, а линия О – из трех подвидов. Подлиния Х представлена двумя подвидами, линия Y – одним подвидом. Неопределенная линия,

классифицируемая как С или О, включает три подвида [1].

Эволюционные ветви подвидов медоносной пчелы и их распространение отражены на рис. 2.



Рис. 2. Эволюционные ветви медоносной пчелы
Evolutionary branches of the honey bee

Географическое распределение данных подвидов или их ареал охватывает три основных региона: Африку, Западную Азию и Ближний Восток, а также Европу. В Африке насчитыва-

ется одиннадцать подвидов, в Западной Азии и Ближнем Востоке – семь подвидов, а в Европе – двенадцать подвидов (табл. 2).

Таблица 2

Современная таксономия медоносной пчелы *Apis mellifera*
Modern taxonomy of the honey bee *Apis mellifera*

№	Подвид	Линия	Ареал
1	2	3	4
<i>Африка (11 подвидов)</i>			
1	Египетская медоносная пчела (<i>Apis mellifera lamarckii</i> Cockerell, 1906)	О	Египет, Судан
2	Восточноафриканская прибрежная пчела (<i>A. m. litorea</i> Smith, 1961)	А	Кения
3	Западноафриканская медоносная пчела (<i>A. m. adansonii</i> Latreille, 1804)	А	Нигерия, Буркина-Фасо, Уганда, Танзания, Замбия, Сенегал, Судан
4	Африканская медоносная пчела (<i>A. m. scutellata</i> Lepeletier de Saint Fargeau, 1836)	А	Кения, Танзания, Уганда, ЮАР, Сомали
5	Восточноафриканская горная пчела (<i>A. m. monticola</i> Smith, 1961)	А	Горы Кении, Танзании
6	Капская медоносная пчела (<i>A. m. capensis</i> Escholtz, 1822)	А	Капская область в ЮАР
7	Мадагаскарская медоносная пчела (<i>A. m. unicolor</i> Latreille, 1804)	А	Мадагаскар
8	Эфиопская медоносная пчела (<i>A. m. simensis</i> Meixner et al., 2011)	А	Эфиопия
9	Сахарская медоносная пчела (<i>A. m. sahariensis</i> Baldensperger, 1932)	А	Марокко, Алжир, Тунис, Ливия, Мавритания, Западная Сахара
10	Теллианская медоносная пчела (<i>A. m. intermissa</i> Мaa, 1953, синоним: <i>A. m. major</i> Ruttner et al., 1978)	А	Марокко, Ливия, Тунис
11	Аравийская медоносная пчела (<i>A. m. jemenitica</i> Ruttner, 1978)	У	Аравийский полуостров, Чад, Саудовская Аравия, Сомали, Судан, Уганда, Йемен
<i>Западная Азия и Ближний Восток (7 подвидов)</i>			
12	Сирийская медоносная пчела (<i>A. m. syriaca</i> Skorikov, 1929)	А (Z)	Сирия, Израиль, Ливан, Палестина, Иордания
13	Тянь-Шаньская медоносная пчела (<i>A. m. pomonella</i> Sheppard and Meixner, 2003)	О	Горы Тянь-Шаня в Казахстане, Кыргызстане
14	Синьцзян-Уйгурская медоносная пчела (<i>A. m. sinisxinyuan</i> Chen et al., 2016)	М	Синьцзян-Уйгурский автономный район Китая
15	Персидская медоносная пчела (<i>A. m. meda</i> Skorikov, 1929)	А (Z)	Иран, Ирак, Сирия, Турция
16	Кавказская медоносная пчела (<i>A. m. caucasia</i> Pollmann, 1889)	С	Южная Россия, Турция, Грузия
17	Армянская медоносная пчела (<i>A. m. remipes</i> Gerstäcker, 1862, синоним: <i>A. m. armeniaca</i> Skorikov, 1929)	О	Южная Россия, Армения, Иран, Грузия
18	Анатолийская медоносная пчела (<i>A. m. anatoliaca</i> Мaa, 1953)	А (Z)	Иран, Армения, Сирия, Турция
<i>Европа (12 подвидов)</i>			
19	Мальтийская медоносная пчела (<i>A. m. ruttneri</i> Sheppard et al., 1997)	А	Мальта
20	Темная европейская медоносная пчела (<i>A. m. mellifera</i> Linnaeus, 1758 (синонимы: <i>A. mellifica germanica</i> Pollmann, 1879, <i>A. mellifica nigrita</i> Lucas, 1882, <i>A. mellifica mellifica lehzeni</i> Buttel-Reepen, 1906, <i>A. mellifica mellifica silvarum</i> Goetze, 1964)	М	Франция, Великобритания, Швейцария, европейская часть России, Польша, Дания, Норвегия, Швеция, Ирландия
21	Испанская медоносная пчела (<i>A. m. iberiensis</i> Engel 1999 (новое название <i>A. m. iberica</i> Ruttner 1988, preoccupied, nec Skorikov 1929)	М	Испания, Португалия
22	Македонская медоносная пчела (<i>A. m. macedonica</i> Ruttner, 1988 (синоним: <i>A. m. sossimai</i> Engel 1999, <i>A. m. taurica</i> Alpatov 1935, <i>A. m. artemisia</i> Engel 1999)	С	Болгария, Греция, Македония, Украина
23	Итальянская медоносная пчела (<i>A. m. ligustica</i> Spinola 1806)	С	Италия

1	2	3	4
24	Карника, или карпатская медоносная пчела (<i>A. m. carnica</i> Pollman 1879 (синонимы: <i>A. mellifica hymettea</i> Pollmann 1879, <i>A. mellifera carniolica</i> Koschevnikov 1900, <i>A. mellifica banatica</i> Grozdanic 1926, <i>A. mellifera banata</i> Skorikov 1929)	С	Словения, Болгария, Польша, Австрия, Хорватия, Босния и Герцеговина, Сербия, Венгрия, Румыния
25	Карпатская медоносная пчела (<i>A. m. carpatica</i> Avetisyan, Gubin, Davidenco, 1966 (синоним: <i>A. m. carpathica</i> Avetisyan, Gubin, Davidenco, 1966)	С	Украина, Болгария, Румыния, Молдова
26	Болгарская медоносная пчела (<i>A. m. rodopica</i> Petrov 1991)	С	Болгария
27	Греческая медоносная пчела (<i>A. m. cecropia</i> Kiesenweiter 1860)	С	Греция
28	Сицилийская медоносная пчела (<i>A. m. siciliana</i> Dalla Torre 1896)	А	Сицилия
29	Критская медоносная пчела (<i>A. m. adami</i> Ruttner, 1978)	А	Крит
30	Кипрская медоносная пчела (<i>A. m. cypria</i> Pollman 1879)	О	Кипр

Представленная информация отражает комплексный системный подход к классификации медоносной пчелы, основанный на актуальных научных данных и современных методах систематизации. Классификация медоносных пчел остается одной из наиболее сложных и дискуссионных тем в современной энтомологии и систематике насекомых. Многообразие подвидов и их генетическая пластичность, а также процессы гибридизации, протекающие в естественных условиях, значительно усложняют задачу четкого разграничения таксономических единиц. В частности, в зонах симпатрии наблюдается формирование гибридных популяций, обладающих промежуточными морфологическими и генетическими характеристиками, что ставит под сомнение возможность их однозначной идентификации и классификации на уровне подвидов [17, 18].

Гибридизация между подвидами является ключевым фактором, способствующим размыванию границ ареалов и появлению переходных зон, где происходит интрогрессия генетического материала. В свою очередь, подобные зоны представляют собой уникальные эволюционные «лаборатории», в которых осуществляются процессы, позволяющие медоносным пчелам адаптироваться к изменяющимся природно-климатическим условиям. Генетическая смесь, возникающая в результате интрогрессии, может способствовать появлению новых фенотипических признаков и генетических адаптаций, что делает гибридные популяции важным объектом для изучения с точки зрения эволюционной биологии и экологии.

Для научно обоснованной корректной классификации медоносных пчел необходимо проведение комплексного анализа, включающего морфологические, генетические и эколого-геогра-

фические исследования. Это позволит не только установить таксономические границы между подвидами, но и выявить механизмы, лежащие в основе формирования гибридных популяций, а также оценить их адаптивный потенциал в условиях меняющейся окружающей среды. В этой связи изучение гибридизации и интрогрессии у данных насекомых является важной задачей, имеющей как фундаментальное, так и прикладное значение для понимания эволюционных процессов и сохранения их биоразнообразия.

Темпы воздействия антропогенных факторов на динамику распространения подвидов пчел и их эволюционные процессы представляют собой важный аспект современных сельскохозяйственных и экологических исследований. Пчеловодство, как антропогенная отрасль, играет основополагающую роль в миграции подвидов, таких как *Apis mellifera carnica* и *Apis mellifera ligustica*, в регионы, где они ранее не встречались. Интродукция этих подвидов в экосистемы, не являющиеся их естественным ареалом, приводит к гомогенизации генофонда местных популяций пчел, что, в свою очередь, приведет к утрате их биологической и генетической уникальности, а также снижению адаптивного потенциала [11, 13].

В этой связи возникает необходимость разработки стратегий по сохранению генетической целостности локальных популяций пчел, которые позволят минимизировать риски их вытеснения интродуцированными подвидами. Подобные стратегии и разработки должны включать комплексные меры по мониторингу, управлению и охране местных природных и антропогенных экосистем, а также исследования, направленные на выявление механизмов адаптации пчел к глобальным изменениям среды.

Также одним из востребованных направлений в области сохранения пчел является изучение поведения и экологических адаптаций подвидов. Например, *A. m. scutellata*, африканский подвид, известен высокой агрессивностью и способностью быстро адаптироваться к новым условиям. Это позволяет ему успешно конкурировать с другими подвидами в различных регионах и создает дополнительные экологические проблемы, особенно в контексте инвазивного распространения [18, 46].

Капская пчела *A. m. capensis* характеризуется способностью рабочих особей откладывать диплоидные женские яйца, которые развиваются партеногенетическим путем телитокии в женских особей и арренотокки в мужских. Некоторые исследования [47] показали, что телитокия у капских пчел контролируется доминантным аллелем (ThTh), который действует в сочетании с комплементарным аллелем арренотокки (Thar). Это взаимодействие позволяет рабочим пчелам развиваться путем телитокки. Отсутствие такой комбинации приводит к нефункциональным или арренотокным особям. Дополнительно было установлено, что ген *Ethr*, кодирующий рецептор гормона, регулирующего экдисис и синтез ювенильного гормона, связан с развитием признаков, похожих на маточные, у рабочих пчел в стадии личинки. Ген *musC*, связанный с аллелем ThTh, может влиять на превращение рабочих пчел капского подвида в социальных паразитов. Описанные факты являются доказательством того, что при классификации необходимо учитывать не только генетические и морфометрические признаки, но и этологические характеристики и особенности [47–49].

Следует также отметить, что многие подвиды *Apis mellifera* остаются слабо изученными, особенно в географически удаленных регионах с труднодоступными или экстремальными климатическими условиями. Например, подвиду *A. m. monticola*, обитающему в высокогорных районах Восточной Африки, посвящено сравнительно мало исследований, несмотря на его потенциальную роль в сохранении генетического разнообразия вида.

ВЫВОДЫ

1. Таксономия медоносной пчелы (*Apis mellifera*) остается одной из наиболее сложных и активно изучаемых областей энтомологии, объединяющей достижения биологии, генетики, морфометрии, молекулярной биологии и экологии.

Многолетние исследования значительно углубили понимание видового разнообразия, эволюционных процессов и адаптационных механизмов этого важного опылителя сельскохозяйственных и дикорастущих растений. Однако, несмотря на прогресс, таксономическая структура *Apis mellifera* продолжает вызывать научные дискуссии, обусловленные вопросами генетической и морфологической variability, а также антропогенным воздействием. Учитывая незаменимую роль пчел в поддержании экосистем и продовольственной безопасности, решение этих вопросов приобретает как фундаментальное, так и прикладное значение для пчеловодства, сельского хозяйства и сохранения биоразнообразия экосистем.

2. Морфометрические методы, заложившие основу классификации подвидов, обладают ограниченной точностью из-за высокой изменчивости количественных признаков, таких как размеры тергитов, крыльев или хоботка, под влиянием экологических факторов, включая климат и доступность ресурсов. Эта variability затрудняет использование морфометрии для оценки генетической изоляции популяций. Биохимические подходы, основанные на анализе аллозимов (например, малатдегидрогеназы или эстеразы), предоставляют данные о ферментативном полиморфизме, но их разрешающая способность также уступает современным молекулярным методам. Введение технологий анализа митохондриальной и ядерной ДНК, включая полимеразную цепную реакцию (ПЦР), полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (RFLP), секвенирование генов и анализ микросателлитов, кардинально изменило систематику. Эти методы позволили не только уточнить филогенетические связи, но и выявить новые эволюционные линии, такие как Y и подлинии Z и X линий O и A, расширив соответственно число таксономических групп.

3. Технологии секвенирования нового поколения (NGS) открывают перспективы для полногеномного анализа, обеспечивая глубокое понимание генетической архитектуры популяций и механизмов их адаптации. Однако широкое применение NGS ограничено высокой стоимостью и недостаточным объемом данных, особенно для подвидов из труднодоступных регионов, таких как высокогорные районы Африки (*A. m. monticola*), Китая (*A. m. sinisxinyuan*) и Казахстана (*A. m. pomonella*). Интеграция молекулярных данных с морфометрическими и экологическими характеристиками остается ключом к созданию унифицированной классификации, способной

учесть сложность таксономической структуры вида.

4. Основная проблема в систематике *Apis mellifera* связана с существованием переходных зон и гибридных популяций, особенно в регионах симпатрии в пределах ареала. В этих зонах, например между подвидами *A. m. adansonii* и *A. m. jemenitica*, *A. m. sahariensis* и *A. m. intermissa*, *A. m. intermissa* и *A. m. major*, *A. m. intermissa* и *A. m. scutellata*, *A. m. capensis* и *A. m. unicolor*, *A. m. simensis* и *A. m. nubica*, *A. m. litorea* и *A. m. monticola* в Африке; между подвидами *A. m. intermissa* и *A. m. iberiensis*, а также *A. m. iberiensis* и *A. m. mellifera* в Европе; между подвидами *A. m. meda* и *A. m. anatoliaca*, *A. m. anatoliaca* и *A. m. syriaca*, *A. m. syriaca* и *A. m. lamarkii* на Ближнем Востоке наблюдаются градиентные изменения морфологических и генетических признаков, обусловленные интрогрессией. Гибридизация, с одной стороны, способствует адаптации пчел к изменяющимся условиям, формируя новые фенотипические и генетические комбинации. С другой стороны, она размывает таксономические границы, усложняя идентификацию подвидов. Транспортировка в северные регионы пчелиных семей таких подвидов, как *A. m. carnica* и *A. m. ligustica*, усиливает гомогенизацию генофонда, угрожая генетической уникальности локальных популяций. Это особенно критично для регионов с эндемичными подвидами, где интродукция может привести к утрате адаптивного потенциала.

5. Этологические особенности подвидов, такие как телитокия у *A. m. capensis* или повышенная агрессивность *A. m. scutellata*, подчеркивают важность учета поведенческих и экологических характеристик в таксономии. Например, способность рабочих пчел *A. m. capensis* к партеногенетическому размножению и проявление

социального паразитизма, обусловленные генетическими механизмами (аллели ThTh и Ethr), отличают этот подвид. Эти признаки, наряду с морфологическими и генетическими маркерами, должны учитываться при классификации, чтобы отразить адаптивные стратегии подвидов. Однако многие подвиды пчел, особенно в географически удаленных или экстремальных средах, остаются недостаточно изученными, что требует дальнейших исследований с использованием современных методов, включая NGS и геометрическую морфометрию.

6. Для создания унифицированной классификации *Apis mellifera* необходим мультидисциплинарный подход, интегрирующий морфометрические, генетические, экологические и этологические данные. Разработка стратегий сохранения генетического разнообразия, включая мониторинг гибридизации и управление антропогенным воздействием, станет основой для защиты локальных популяций. Особое внимание следует уделить разработке мер по предотвращению вытеснения эндемичных подвидов интродуцированными, а также изучению адаптационных механизмов в условиях глобальных экологических изменений. Такие исследования не только углубят понимание эволюционных процессов, но и обеспечат устойчивое развитие пчеловодства, поддерживая незаменимую роль пчел как опылителей в экосистемах. Продолжение мультидисциплинарных изысканий и внедрение инновационных технологий, таких как полногеномное секвенирование, откроют новые решения таксономических вопросов и сохранения биоразнообразия медоносной пчелы.

Работа выполнена в ИБР РАН при поддержке гранта РНФ 24-16-00179.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *A revision of subspecies structure of western honey bee Apis mellifera* / R.A. Ilyasov, M.L. Lee, J.I. Takahashi [et al.] // Saudi Journal of Biological Sciences. – 2020. – Vol. 27, No. 12. – P. 3615–3621. – DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.08.001.
2. Radloff S.E., Hepburn H.R., Fuchs S. Ecological and morphological differentiation of the honeybees, *Apis mellifera* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae), of West Africa // African Entomology. – 1998. – Vol. 6. – P. 17–23.
3. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinixinyuan* n. ssp. / C. Chen, Z. Liu, Q. Pan [et al.] // Molecular Biology and Evolution. – 2016. – Vol. 33, No. 5. – P. 1337–1348. – DOI: 10.1093/molbev/msw017.
4. Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. – 1758.
5. Buttel-Reepen H. Mitteilungen aus dem zoologischen museum in Berlin // Berlin, Germany: Springer. 1906. – 117 p.
6. Skorikov A.S. Eine neue Basis für eine Revision der Gattung *Apis* L // Report of the Bureau of Applied Entomology. – 1929. – Vol. 4. – P. 249–270.
7. Maa T.C. An inquiry into the systematics of the tribus Apidini or honeybees (Hym.) // Treubia. – 1953. – Vol. 21. – P. 525–640.

8. *Ruttner F.* Biogeography and taxonomy of honeybees // Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. – 1988. – 284 p.
9. *Engel M.S.* The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera, Apidae, Apis) // Journal of Hymenoptera Research. – 1999. – Vol. 8. – P. 165–196.
10. *Ruttner F., Tassencourt L., Louveaux J.* Biometrical statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L // Apidologie. – 1978. – Vol. 9, No. 4. – P. 363–382. – DOI: 10.1051/apido:19780408.
11. *Smith D.R.* Mitochondrial DNA and honeybee biogeography // Diversity in the genus *Apis*. Boulder, CO: Westview Press. 1991. – P. 131–176.
12. Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data / P. Franck, L. Garnery, A. Loiseau [et al.] // Heredity. – 2001. – Vol. 86, No. 4. – P. 420–430. – DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.00842.x.
13. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera* / M.D. Meixner, M.A. Pinto, M. Bouga [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2013. – Vol. 52, No. 4. – P. 1–28. – DOI: 10.3896/IBRA.1.52.4.05.
14. *Meixner M.D., Arias M.C., Sheppard W.S.* Mitochondrial DNA polymorphisms in honey bee subspecies from Kenya // Apidologie. – 2000. – Vol. 31, No. 2. – P. 181–190. – DOI: 10.1051/apido:2000115.
15. The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of *Apis mellifera* - *Apis mellifera* *simensis* n. ssp / M.D. Meixner, M.A. Leta, N. Koeniger, S. Fuchs // Apidologie. – 2011. Vol. 42, No. 3. – P. 425–437. – DOI: 10.1007/s13592-011-0007-y.
16. *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. – Vol. 37, No. 1. – P. 25–35. – DOI: 10.1016/j.ympev.2005.02.017.
17. *Ruttner F.* Naturgeschichte der Honigbienen. – Munich, Germany: Ehrenwirth, 1992. – 455 p.
18. *Hepburn H.R., Radloff S.E.* Honeybees of Africa. Berlin Heidelberg: Springer. – 1998. – DOI: 10.1007/978-3-662-03604-4.
19. *Dukku U.H.* Evaluation of morphometric characters of honeybee (*Apis mellifera* L.) populations in the Lake Chad Basin in Central Africa // Advances in Entomology. – 2016. – Vol. 4, No. 2. – P. 75–89. – DOI: 10.4236/ae.2016.42009.
20. *Cornuet J.M., Garnery L.* Mitochondrial DNA variability in honeybees and its phylogeographic implications // Apidologie. – 1991. – Vol. 22, No. 6. – P. 627–642. – DOI: 10.1051/apido:19910606.
21. Molecular confirmation of a fourth lineage in honeybees from the Near East / P. Franck, L. Garnery, M. Solignac, J.-M. Cornuet // Apidologie. – 2000. – Vol. 31, No. 2. – P. 167–180. – DOI: 10.1051/apido:2000114.
22. *Smith D.R., Brown W.M.* Polymorphisms in mitochondrial DNA of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) // Experientia. – 1988. – Vol. 44, No. 3. – P. 257–260. – DOI: 10.1007/BF01941730.
23. Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas / E. Calfee, M.N. Agra, M.A. Palacio [et al.] // PLoS Genetics. – 2020. – Vol. 16, No. 10. – P. e1009038. – DOI: 10.1371/journal.pgen.1009038.
24. Complex population structure and haplotype patterns in the Western European honey bee from sequencing a large panel of haploid drones / D. Wragg, S.E. Eynard, B. Basso [et al.] // Molecular Ecology Resources. – 2022. – Vol. 22, No. 8. – P. 3068–3086. – DOI: 10.1111/1755-0998.13665.
25. The Genomic Basis of Adaptation to High Elevations in Africanized Honey Bees / T. Everitt, A. Wallberg, M.J. Christmas [et al.] // Genome Biology and Evolution. – 2023. – Vol. 15, No. 9. – P. evad157. – DOI: 10.1093/gbe/evad157.
26. *DuPraw E.J.* Non-Linnean taxonomy and the systematics of Honeybees // Systematic Zoology. – 1965. – Vol. 14, No. 1. – P. 1. – DOI: 10.2307/2411899.
27. Using the Software DeepWings(c) to Classify Honey Bees across Europe through Wing Geometric Morphometrics / C.A.Y. García, P.J. Rodrigues, A. Tofilski [et al.] // Insects. – 2022. – Vol. 13, No. 12. – DOI: 10.3390/insects13121132.
28. Both geometric morphometric and microsatellite data consistently support the differentiation of the *Apis mellifera* M evolutionary branch / I. Miguel, M. Baylac, M. Iriando [et al.] // Apidologie. – 2011. – Vol. 42, No. 2. – P. 150–161. – DOI: 10.1051/apido/2010048.
29. *Smith D.R., Glenn T.C.* Allozyme polymorphisms in Spanish honeybees (*Apis mellifera iberica*) // Journal of Heredity. – 1995. – Vol. 86, No. 1. – P. 12–16. – DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a111518.
30. *Sheppard W.S., Berlocher S.H.* New allozyme variability in Italian honey bees // Journal of Heredity. – 1985. – Vol. 76, No. 1. – P. 45–48. – DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110016.
31. *Apis mellifera ruttneri*, a new honey bee subspecies from Malta / W. Sheppard, M. Arias, A. Grech, M. Meixner // Apidologie. – 1997. – Vol. 28, No. 1. – P. 287–293. – DOI: 10.1051/apido:19970505.
32. *Sheppard W.S., Meixner M.D.* *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia // Apidologie. – 2003. – Vol. 34, No. 1. – P. 367–375. – DOI: 10.1051/apido:2003037.
33. *Ivanova E.N., Staykova T.A., Petrov P.P.* Allozyme variability in populations of local Bulgarian honey bee // Biotechnology and Biotechnological Equipment. – 2010. – Vol. 24, No. 2. – P. 371–374. – DOI: 10.1080/13102818.2010.10817868.
34. Genetic differentiation estimated by isozymic analysis of Africanized honey bee populations from Brazil and from Central America / M.A. Del Lama, J.A. Lobo, A.E.E. Soares, S.N. Del Lama // Apidologie. – 1990. – Vol. 21, No. 4. – P. 271–280. – DOI: 10.1051/apido:19900401.

35. Garnery L., Cornuet J.M., Solignac M. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis // *Molecular Ecology*. – 1992. – Vol. 1, No. 3. – P. 145–154. – DOI: 10.1111/j.1365-294X.1992.tb00170.x.
36. Tunca R.I., Kence M. Genetic diversity of honey bee (*Apis mellifera* L.: Hymenoptera: Apidae) populations in Turkey revealed by RAPD markers // *African Journal of Agricultural Research*. – 2011. – Vol. 6, No. 29. – P. 6217–6225. – DOI: 10.5897/AJAR10.386.
37. Phylogenetic relationships of Russian Far-East *Apis cerana* with other North Asian populations / R.A. Ilyasov, H.G. Youn, M.-I. Lee [et al.] // *Journal of Apicultural Science*. – 2019. – Vol. 63, No. 2. – P. 289–314. – DOI: 10.2478/jas-2019-0024.
38. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera* / C.W. Whitfield, S.K. Behura, S.H. Berlocher [et al.] // *Science*. – 2006. – Vol. 314, No. 5799. – P. 642–645. – DOI: 10.1126/science.1132772.
39. Genetic integrity of the dark European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) from protected populations: a genome-wide assessment using SNPs and mtDNA sequence data / M.A. Pinto, D. Henriques, J. Chávez-Galarza [et al.] // *Journal of Apicultural Research*. – 2014. – Vol. 53, No. 23. – P. 269–278. – DOI: 10.3896/IBRA.1.53.2.08.
40. A hybrid de novo genome assembly of the honeybee, *Apis mellifera*, with chromosome-length scaffolds / A. Wallberg, I. Bunikis, O.V. Pettersson [et al.] // *BMC Genomics*. – 2019. – Vol. 20, No. 1. – P. 275. – DOI: 10.1186/s12864-019-5642-0.
41. Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models / A. Estoup, L. Garnery, M. Solignac, J.M. Cornuet // *Genetics*. – 1995. – Vol. 140, No. 2. – P. 679–695. – DOI: 10.1093/genetics/140.2.679.
42. The origin of west European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): New insights from microsatellite and mitochondrial data / P. Franck, L. Garnery, M. Solignac, J.M. Cornuet // *Evolution*. – 1998. – Vol. 52, No. 4. – P. 1119–1134. – DOI: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb01839.x.
43. A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria / M. Alburaki, B. Bertrand, H. Legout [et al.] // *BMC Genetics*. – 2013. – Vol. 14. – P. 117. – DOI: 10.1186/1471-2156-14-117.
44. Mitochondrial DNA variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations from Turkey / I. Kandemir, M. Kence, W.S. Sheppard, A. Kence // *Journal of Apicultural Research*. – 2006. – Vol. 45, No. 1. – P. 33–38. – DOI: 10.1080/00218839.2006.11101310.
45. Large-scale mitochondrial DNA analysis of native honey bee *Apis mellifera* populations reveals a new African subgroup private to the South West Indian Ocean islands / M.A. Techer, J. Clemencet, C. Simiand [et al.] // *BMC Genetics*. – 2017. – Vol. 18, No. 1. – P. 53. – DOI: 10.1186/s12863-017-0520-8.
46. Kandemir I., Kence M., Kence A. Morphometric and electrophoretic variation in different honeybee (*Apis mellifera* L.) populations // *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*. – 2005. – Vol. 29. – P. 885–890.
47. A Single SNP Turns a Social Honey Bee (*Apis mellifera*) Worker into a Selfish Parasite / D. Aumer, E. Stolle, M. Allsopp [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2019. – Vol. 36, No. 3. – P. 516–526. – DOI: 10.1093/molbev/msy232.
48. Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). II. Microsatellite loci / L. Garnery, P. Franck, E. Baudry [et al.] // *Genetics Selection Evolution*. – 1998. – Vol. 30, No. 1. – P. 49–74. – DOI: 10.1051/gse:19980703.
49. Kumar Y., Khan M.S. Genetic variability of European honey bee, *Apis mellifera* in mid hills, plains and tarai region of India // *African Journal of Biotechnology*. – 2014. – Vol. 13, No. 8. – P. 916–925. – DOI: 10.5897/AJB2013.13142.

REFERENCES

1. Ilyasov R.A., Lee M.I., Takahashi J.i., Kwon H.W., Nikolenko A.G., A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera*, *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2020, Vol. 27, No. 12, pp. 3615–3621, DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.08.001.
2. Radloff S.E., Hepburn H.R., Fuchs S., Ecological and morphological differentiation of the honeybees, *Apis mellifera* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae), of West Africa, *African Entomology*, 1998, Vol. 6, pp. 17–23.
3. Chen C., Liu Z., Pan Q., Chen X., Wang H., Guo H., Liu S., Lu H., Tian S., Li R., Shi W., 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, Vol. 33, No. 5, pp. 1337–1348, DOI: 10.1093/molbev/msw017.
4. Linnaeus C., *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, 1758.
5. Buttel-Reepen H., *Mitteilungen aus dem zoologischen museum in Berlin*, Berlin, Germany: Springer, 1906, 117 p.
6. Skorikov A.S., Eine neue Basis für eine Revision der Gattung *Apis* L., *Report of the Bureau of Applied Entomology*, 1929, Vol. 4, pp. 249–270.
7. Maa T.C., An inquiry into the systematics of the tribus Apidini or honeybees (Hym.), *Treubia*, 1953, Vol. 21, pp. 525–640.
8. Ruttner F., *Biogeography and taxonomy of honeybees*, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1988, 284 p.

9. Engel M.S., The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera, Apidae, *Apis*), *Journal of Hymenoptera Research*, 1999, Vol. 8, pp. 165–196.
10. Ruttner F., Tassencourt L., Louveaux J., Biometrical statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L., *Apidologie*, 1978, Vol. 9, No. 4, pp. 363–382, DOI: 10.1051/apido:19780408.
11. Smith D.R., Mitochondrial DNA and honeybee biogeography, *Diversity in the genus Apis*, Boulder, CO: Westview Press. 1991, pp. 131–176.
12. Franck P., Garnery L., Loiseau A., Oldroyd B.P., Hepburn H.R., Solignac M., Cornuet J.M., Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data, *Heredity*, 2001, Vol. 86, No. 4, pp. 420–430, DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.00842.x.
13. 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, Vol. 52, No. 4, pp. 1–28, DOI: 10.3896/IBRA.1.52.4.05.
14. Meixner M.D., Arias M.C., Sheppard W.S., Mitochondrial DNA polymorphisms in honey bee subspecies from Kenya, *Apidologie*, 2000, Vol. 31, No. 2, pp. 181–190, DOI: 10.1051/apido:2000115.
15. 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, Vol. 42, No. 3, pp. 425–437, DOI: 10.1007/s13592-011-0007-y.
16. 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, Vol. 37, No. 1, pp. 25–35, DOI: 10.1016/j.ympev.2005.02.017.
17. Ruttner F., *Naturgeschichte der Honigbienen*, Munich, Germany: Ehrenwirth, 1992, 455 p.
18. Hepburn H.R., Radloff S.E., *Honeybees of Africa*. Berlin Heidelberg: Springer, 1998, DOI: 10.1007/978-3-662-03604-4.
19. Dukku U.H., Evaluation of morphometric characters of honeybee (*Apis mellifera* L.) populations in the Lake Chad Basin in Central Africa, *Advances in Entomology*, 2016, Vol. 4, No. 2, pp. 75–89, DOI: 10.4236/ae.2016.42009.
20. Cornuet J.M., Garnery L., Mitochondrial DNA variability in honeybees and its phylogeographic implications, *Apidologie*, 1991, Vol. 22, No. 6, pp. 627–642, DOI: 10.1051/apido:19910606.
21. Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M., Molecular confirmation of a fourth lineage in honeybees from the Near East, *Apidologie*, 2000, Vol. 31, No. 2, pp. 167–180, DOI: 10.1051/apido:2000114.
22. Smith D.R., Brown W.M., Polymorphisms in mitochondrial DNA of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera*), *Experientia*, 1988, Vol. 44, No. 3, pp. 257–260, DOI: 10.1007/BF01941730.
23. Calfee E., Agra M.N., Palacio M.A., Ramirez S.R., Coop G., Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas, *PLoS Genetics*, 2020, Vol. 16, No. 10, pp. e1009038, DOI: 10.1371/journal.pgen.1009038.
24. Wragg D., Eynard S.E., Basso B., Canale-Tabet K., Labarthe E., Bouchez O., Bienefeld K., Bieńkowska M., Costa C., Gregor A., Kryger P., Parejo M., Pinto M.A., Bidanel J.P., Servin B., Le Conte Y., Vignal A., Complex population structure and haplotype patterns in the Western European honey bee from sequencing a large panel of haploid drones, *Molecular Ecology Resources*, 2022, Vol. 22, No. 8, pp. 3068–3086, DOI: 10.1111/1755-0998.13665.
25. Everitt T., Wallberg A., Christmas M.J., Olsson A., Hoffmann W., Neumann P., Webster M.T., The Genomic Basis of Adaptation to High Elevations in Africanized Honey Bees, *Genome Biology and Evolution*, 2023, Vol. 15, No. 9, pp. evad157, DOI: 10.1093/gbe/evad157.
26. DuPraw E.J., Non-Linnean taxonomy and the systematics of Honeybees, *Systematic Zoology*, 1965, Vol. 14, No. 1, pp. 1, DOI: 10.2307/2411899.
27. García C.A.Y., Rodrigues P.J., Tofilski A., Elen D., McCormack G.P., Oleksa A., Henriques D., Ilyasov R., Kartashev A., Bargain C., Fried B., Pinto M.A., Using the Software DeepWings(c) to Classify Honey Bees across Europe through Wing Geometric Morphometrics, *Insects*, 2022, Vol. 13, No. 12, DOI: 10.3390/insects13121132.
28. 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, Vol. 42, No. 2, pp. 150–161, DOI: 10.1051/apido/2010048.
29. Smith D.R., Glenn T.C., Allozyme polymorphisms in Spanish honeybees (*Apis mellifera iberica*), *Journal of Heredity*, 1995, Vol. 86, No. 1, pp. 12–16, DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a111518.
30. Sheppard W.S., Berlocher S.H., New allozyme variability in Italian honey bees, *Journal of Heredity*, 1985, Vol. 76, No. 1, pp. 45–48, DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110016.
31. Sheppard W., Arias M., Grech A., Meixner M., *Apis mellifera ruttneri*, a new honey bee subspecies from Malta, *Apidologie*, 1997, Vol. 28, No. 1, pp. 287–293, DOI: 10.1051/apido:19970505.
32. Sheppard W.S., Meixner M.D., *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia, *Apidologie*, 2003, Vol. 34, No. 1, pp. 367–375, DOI: 10.1051/apido:2003037.
33. Ivanova E.N., Staykova T.A., Petrov P.P., Allozyme variability in populations of local Bulgarian honey bee, *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 2010, Vol. 24, No. 2, pp. 371–374, DOI: 10.1080/13102818.2010.10817868.
34. Del Lama M.A., Lobo J.A., Soares A.E.E., Del Lama S.N., Genetic differentiation estimated by isozymic analysis of Africanized honey bee populations from Brazil and from Central America, *Apidologie*, 1990, Vol. 21, No. 4, pp. 271–280, DOI: 10.1051/apido:19900401.

35. Garnery L., Cornuet J.M., Solignac M., Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis, *Molecular Ecology*, 1992, Vol. 1, No. 3, pp. 145–154, DOI: 10.1111/j.1365-294X.1992.tb00170.x.
36. Tunca R.I., Kence M., Genetic diversity of honey bee (*Apis mellifera* L.: Hymenoptera: Apidae) populations in Turkey revealed by RAPD markers, *African Journal of Agricultural Research*, 2011, Vol. 6, No. 29, pp. 6217–6225, DOI: 10.5897/AJAR10.386.
37. Ilyasov R.A., Youn H.G., Lee M.-I., Kim K.W., Proshchalykin M.Y., Lelej A.S., Takahashi J.-i., Kwon H.W., Phylogenetic relationships of Russian Far-East *Apis cerana* with other North Asian populations, *Journal of Apicultural Science*, 2019, Vol. 63, No. 2, pp. 289–314, DOI: 10.2478/jas-2019-0024.
38. Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H., Clark A.G., Johnston J.S., Sheppard W.S., Smith D.R., Suarez A.V., Weaver D., Tsutsui N.D., Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*, *Science*, 2006, Vol. 314, No. 5799, pp. 642–645, DOI: 10.1126/science.1132772.
39. Pinto M.A., Henriques D., Chávez-Galarza J., Kryger P., Garnery L., van der Zee R., Dahle B., Soland-Reckeweg G., de la Rúa P., Dall'Olio R., Carreck N.L., Johnston J.S., Genetic integrity of the dark European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) from protected populations: a genome-wide assessment using SNPs and mtDNA sequence data, *Journal of Apicultural Research*, 2014, Vol. 53, No. 23, pp. 269–278, DOI: 10.3896/IBRA.1.53.2.08.
40. Wallberg A., Bunikis I., Pettersson O.V., Mosbech M.B., Childers A.K., Evans J.D., Mikheyev A.S., Robertson H.M., Robinson G.E., Webster M.T., A hybrid de novo genome assembly of the honeybee, *Apis mellifera*, with chromosome-length scaffolds, *BMC Genomics*, 2019, Vol. 20, No. 1, pp. 275, DOI: 10.1186/s12864-019-5642-0.
41. Estoup A., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.M., Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models, *Genetics*, 1995, Vol. 140, No. 2, pp. 679–695, DOI: 10.1093/genetics/140.2.679.
42. Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.M., The origin of west European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): New insights from microsatellite and mitochondrial data, *Evolution*, 1998, Vol. 52, No. 4, pp. 1119–1134, DOI: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb01839.x.
43. Alburaki M., Bertrand B., Legout H., Moulin S., Alburaki A., Sheppard W.S., Garnery L., A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria, *BMC Genetics*, 2013, Vol. 14, pp. 117, DOI: 10.1186/1471-2156-14-117.
44. Kandemir I., Kence M., Sheppard W.S., Kence A., Mitochondrial DNA variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations from Turkey, *Journal of Apicultural Research*, 2006, Vol. 45, No. 1, pp. 33–38, DOI: 10.1080/00218839.2006.11101310.
45. Techer M.A., Clemencet J., Simiand C., Preaduth S., Azali H.A., Reynaud B., Helene D., Large-scale mitochondrial DNA analysis of native honey bee *Apis mellifera* populations reveals a new African subgroup private to the South West Indian Ocean islands, *BMC Genetics*, 2017, Vol. 18, No. 1, pp. 53, DOI: 10.1186/s12863-017-0520-8.
46. Kandemir I., Kence M., Kence A., Morphometric and electrophoretic variation in different honeybee (*Apis mellifera* L.) populations, *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 2005, Vol. 29, pp. 885–890.
47. Aumer D., Stolle E., Allsopp M., Mumoki F., Pirk C.W.W., Moritz R.F.A., A Single SNP Turns a Social Honey Bee (*Apis mellifera*) Worker into a Selfish Parasite, *Molecular Biology and Evolution*, 2019, Vol. 36, No. 3, pp. 516–526, DOI: 10.1093/molbev/msy232.
48. 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*, 1998, Vol. 30, No. 1, pp. 49–74, DOI: 10.1051/gse:19980703.
49. Kumar Y., Khan M.S., Genetic variability of European honey bee, *Apis mellifera* in mid hills, plains and tarai region of India, *African Journal of Biotechnology*, 2014, Vol. 13, No. 8, pp. 916–925, DOI: 10.5897/AJB2013.13142.

Информация об авторах:

Р.А. Ильясов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории нейробиологии развития

А.Ю. Ильясова, научный сотрудник лаборатории нейробиологии развития

В.Н. Саттаров, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии, географии и природопользования

Contribution of the author:

R.A. Ilyasov, Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory of Developmental Neurobiology

A.Yu. Ilyasova, Researcher, Laboratory of Developmental Neurobiology

V.N. Sattarov, Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Department of Ecology, Geography and Nature Management

Вклад авторов:

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.