Кузнецова М.Н.

АПИОЛОГИЯ



Систематизация, критерии и инструменты оценки адаптивного потенциала подвидов *Apis mellifera*



М. Н. Кузнецова

АПИОЛОГИЯ:
СИСТЕМАТИЗАЦИЯ, КРИТЕРИИ И ИНСТРУМЕНТЫ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОДВИДОВ *APIS MELLIFERA*

Монография

Санкт-Петербург
Наукоемкие технологии
2026

УДК 595.799
ББК 28.691.89
К89

Рецензенты:
В. Н. Саттаров – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии, географии и природопользования БГПУ им. М. Акмуллы, руководитель научно-образовательной лаборатории экологического и естественно-научного образования;
Р. А. Ильясов – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории нейробиологии развития Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (ИБР РАН)

Консультанты:
М. А. Овчинникова – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры экспериментальной биологии, зоологии и биобезопасности Кубанского государственного университета (КубГУ);
И. И. Пигарев – исполнительный директор некоммерческой организации «Ассоциация развития естественного пчеловодства»

К89 Кузнецова М. Н. Апиология: систематизация, критерии и инструменты оценки адаптивного потенциала подвидов *Apis mellifera*: монография / М. Н. Кузнецова. – СПб.: Наукоемкие технологии, 2026. – 132 с.

ISBN 978-5-00271-206-9

В данной работе реализован комплексный подход, объединяющий фундаментальные биологические закономерности и прикладные алгоритмы, востребованные в современных научно-исследовательских и производственных условиях. Основная цель монографии — развитие отечественной апиологии и формирование единого методологического подхода к оценке состояния популяций медоносной пчелы в различных регионах страны. Предложенный подход сочетает фундаментальные биологические принципы с прикладными требованиями современного пчеловодства, обеспечивая преемственность между академическими исследованиями и производственной практикой.

ISBN 978-5-00271-206-9 © Кузнецова М. Н., 2026

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность рецензентам — доктору биологических наук, профессору, заведующему кафедрой экологии, географии и природопользования БГПУ им. М. Акмуллы, руководителю научно-образовательной лаборатории экологического и естественно-научного образования В.Н. Саттарову и доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику лаборатории нейробиологии развития Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (ИБР РАН) Р.А. Ильясову, — чьи ценные замечания и профессиональные рекомендации способствовали существенному улучшению содержания и структуры монографии.

Отдельная благодарность коллегам В.М. Кузнецову и И.И. Пигареву, оказавшим поддержку в сборе и интерпретации данных, а также в обсуждении ключевых положений работы, что позволило более точно сформулировать выводы и усилить аргументацию исследования.

Глубокая признательность всем, кто участвовал в подготовке издания: принимал участие в обсуждениях, делился методическими наработками и оказывал организационную поддержку. Особая благодарность кандидату биологических наук, инженеру по качеству продуктов пчеловодства, мелиссопатологу, старшему преподавателю кафедры экспериментальной биологии, зоологии и биобезопасности Кубанского государственного университета, директору АМД М.А. Овчинниковой за неоценимую помощь на всех этапах работы.

Сердечно благодарю классиков отечественной апиологии — В.Г. Кашковского (1930–2026), Н.М. Кривцова (1945–2011), Г.Ф. Таранова (1907–1986), и других ученых — чьи фундаментальные труды послужили теоретической основой настоящего исследования и во многом определили методологический подход автора.

Без поддержки всех упомянутых коллег и предшественников создание этой монографии было бы невозможно. Автор искренне благодарит каждого, кто внёс свой вклад в её появление.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая монография посвящена систематизации апиологии как научной дисциплины и обоснованию её практической значимости в контексте сохранения генетического разнообразия *Apis mellifera* и повышения продуктивности отечественного пчеловодства. В работе реализован комплексный подход, объединяющий фундаментальные биологические закономерности и прикладные алгоритмы, востребованные в современных научно-исследовательских и производственных условиях.

Структура монографии выстроена в соответствии с трёхуровневой моделью апиологического знания — общий, частный и прикладной блоки, — для каждого из которых чётко определены предмет исследования, целевые установки, задачи и критерии разграничения. Такая архитектоника обеспечивает логическую преемственность изложения и позволяет последовательно раскрыть эволюционно-систематические основы дисциплины, специфику внутривидовой дифференциации вида и инструментарий практической оценки состояния пчелиных семей.

В рамках раздела общей апиологии систематизированы ключевые положения эволюции, систематики и типов изменчивости *Apis mellifera*. Особое внимание уделено анализу клинальной изменчивости как фактора, определяющего плавные переходы между локальными популяциями и обусловливающего сложность таксономической интерпретации внутривидового разнообразия. Представленный материал формирует теоретическую базу для понимания механизмов адаптации вида к разнородным экологическим условиям и служит методологической основой для последующих прикладных разработок.

Раздел частной апиологии посвящён внутривидовой дифференциации *Apis mellifera*, представлены адаптивные профили подвидов, проанализирована их связь с экологическими условиями и лимитирующими факторами конкретных регионов. Такой подход позволяет перейти от абстрактных таксономических категорий к операциональным характеристикам, отражающим реальную приспособленность популяций к местным условиям.

Ключевым прикладным результатом работы является авторская методика комплексной оценки состояния пчелиных семей, адаптированная задачам сохранения локальных генофондов *Apis mellifera*. Методика базируется на двухуровневой модели оценки, включающей таксономический и популяционный уровни анализа, и предусматривает использование шкалы адаптивных профилей и интегрального индекса адаптивного потенциала (*Iap*). Алгоритм расчёта индекса опирается на объективные, измеримые показатели (зимостойкость, устойчивость к патогенам, продуктивность), что обеспечивает его воспроизводимость и пригодность для сравнительных исследований. В монографии приведён демонстрационный пример расчёта индекса, а также сформулированы рекомендации по интерпретации

результатов с учётом региональной специфики. Отдельное внимание уделено вопросам валидации методики и минимизации типичных ошибок, способных снизить достоверность полевых оценок.

Предложенная схема структурирования апиологического знания может быть использована в научно-образовательных программах и исследовательско-проектной деятельности, ориентированных на формирование системного представления о биологии и экологии медоносной пчелы. Прикладная методика рекомендована для внедрения в региональные программы сохранения аборигенных популяций *Apis mellifera*, а также в практику научно обоснованного управления пасекой.

Цель работы состоит в развитии отечественной апиологии и формировании единого методологического подхода к оценке состояния популяций медоносной пчелы в различных регионах страны. Данный подход сочетает фундаментальные биологические принципы с прикладными требованиями современного пчеловодства, обеспечивая преемственность между академическими исследованиями и производственной практикой.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение ... 8
Глава 1. История апиологии как науки ... 13
Глава 2. Общая апиология ... 14
2.1. Эволюция пчелы медоносной *Apis mellifera* ... 15
2.2. Систематика пчелы медоносной *Apis mellifera* ... 17
2.3. Типы изменчивости у *Apis mellifera* ... 22
2.4. Морфология и физиология *Apis mellifera* ... 28
2.5. Эмбриология *Apis mellifera* ... 31
2.6. Этология *Apis mellifera* ... 34
Глава 3. Методологическая стратегия и организация исследования ... 38
Глава 4. Методы исследования внутривидовой дифференциации *Apis mellifera* ... 41
4.1. Морфометрические методы исследования ... 41
4.2. Молекулярно-генетические методы исследования ... 46
4.3. Сравнительный анализ методов: зоны пересечения, способы разрешения противоречий и обоснование комплексного подхода ... 51
Глава 5. Частная апиология ... 53
5.1. Эволюционные ветви и подвиды *Apis mellifera*: ареалы, морфологические и экологические особенности ... 53
5.1.1. Эволюционная ветвь A ... 56
5.1.2. Эволюционная ветвь M ... 58
5.1.3. Эволюционная ветвь C ... 60
5.1.4. Эволюционная ветвь O ... 62
5.1.5. Эволюционная ветвь Z ... 65
5.1.6. Эволюционная ветвь Y ... 65
5.2. Внутривидовое разнообразие *Apis mellifera*: микроструктура, гибридизация и обоснование интегративного подхода к оценке адаптивного потенциала ... 66
Глава 6. Унифицированный подход к подбору *A.mellifera*: двухуровневая модель оценки, адаптивный профиль и интегральный индекс (*Iap*) ... 73
6.1. Методологические основы: двухуровневая модель оценки, адаптивный профиль *Apis mellifera* и шкала адаптивных профилей ... 75
6.2. Методологические основы интегрального индекса: принципы расчёта, связь с морфометрией и генетикой, валидация и воспроизводимость ... 78

6.3. Критерии успеха методики, типичные ошибки и алгоритмы принятия решений при работе с адаптивным профилем и интегральным индексом 81
Глава 7. Прикладная апиология 85
7.1. Количественные критерии в селекционно-племенной работе и управлении пасекой 86
7.2. Прикладные направления апиологии: интеграция для управления крупными пчеловодческими хозяйствами 91
Заключение 94
Концептуальная структура и методологические основания монографии 96
Приложения 100
Приложение 1. Морфометрические показатели подвидов *Apis mellifera* ...100
Приложение 2. Сравнения методов исследования внутривидовой дифференциации *Apis mellifera* 101
Приложение 3. Сравнительная характеристика эволюционных ветвей *Apis mellifera*. Поведенческие особенности и адаптивные преимущества 103
Приложение 4. Шкала клинальности «Зимостойкость» 105
Приложение 5. Шкала клинальности «Темп весеннего развития (синхронизация с медосбором)» 107
Приложение 6. Шкала клинальности «Склонность к роению» 109
Приложение 7. Пример расчёта интегрального индекса 111
Приложение 8. Паспорт методики определения интегрального индекса адаптивного профиля пчелиной семьи *(Iap)* 116
Приложение 9. План валидации интегрального индекса (*Iap*) адаптивного профиля пчелиной семьи *Apis mellifera* 120
Приложение 10. Форма расчёта интегрального индекса адаптивного профиля *(Iap)* (образец) 123
Глоссарий 124
Список литературы 128

ВВЕДЕНИЕ

Апиология — комплексная наука о медоносных пчёлах *Apis mellifera* и пчелиных семьях, охватывающая их биологию, социальную организацию, физиологию, генетику, этологию, экологию и взаимодействие с человеком. *Apis mellifera* выступает объектом междисциплинарных исследований, в рамках которых формируются специализированные цели, задачи и методологии, дополняющие друг друга. Энтомология (в т.ч. прикладная) — фундаментальная база для изучения морфологии, анатомии, систематики, филогенеза, физиологии и экологии *Apis mellifera*, а также для оценки роли вида в агроэкосистемах, ветеринарных и санитарно-гигиенических аспектов содержания пчелиных семей. [2] Этология — позволяет рассматривать пчелиную семью как модельный объект для анализа сложных форм социального поведения, коммуникативных сигналов (включая «танцы» пчёл) и механизмов принятия коллективных решений [51] Эпигенетика предоставляет методологический инструментарий для анализа влияния факторов среды на развитие и поведение пчелиной семьи, в частности — для изучения эпигенетической регуляции кастовой дифференциации, а также сезонных адаптаций поведения и физиологии; социобиология формирует теоретическую базу для интерпретации пчелиной семьи как суперорганизма, в рамках которой исследуются механизмы альтруизма и кооперации, принципы самоорганизации и распределения ролей, а также эволюционные основы социальности.

Медоносная пчела — ключевой биологический и хозяйственный ресурс, выполняющий важнейшие функции в природных и агроэкосистемах. Её роль как основного опылителя цветковых растений напрямую связана с поддержанием биоразнообразия и обеспечением продовольственной безопасности: по современным оценкам, пчёлы участвуют в опылении более 75% важнейших продовольственных культур, повышая урожайность на 20–50% (IPBES, 2016). В последние десятилетия нарастают угрозы устойчивости популяций *Apis mellifera*: изменение климата, потеря местообитаний, применение агрохимикатов, распространение болезней и паразитов, а также генетическая гомогенизация вследствие неконтролируемой гибридизации локальных форм. Эти факторы обусловливают необходимость научно обоснованных подходов к сохранению генетического разнообразия вида и повышению эффективности пчеловодства.

Особую проблему представляет фрагментированность массива апиологических знаний: данные фундаментальных исследований (морфология, физиология, эволюция) зачастую слабо интегрированы с практическими рекомендациями для пчеловодов, а региональные особенности адаптаций подвидов недостаточно учтены в прикладных методиках. В связи с этим актуальной научно-практической задачей становится разработка целостной концепции апиологии как структурированной дисциплины, обеспечивающей трансляцию прикладных и фундаментальных результатов в

управленческие и технологические решения в пчеловодстве. К настоящему времени в отечественной и мировой науке накоплен значительный массив данных по биологии, экологии и разведению *Apis mellifera*. Существенный вклад в развитие апиологии внесли исследования по морфологической и морфометрической дифференциации подвидов, изучению адаптивных стратегий и технологий содержания пчёл. В частности, широкое применение в идентификации подвидов получили морфометрические индексы (кубитальный, тарзальный) (см. Приложение 1.), дискоидальное смещение, а в последние годы — биохимические и молекулярно-генетические методы [18]

Вместе с тем в научной литературе недостаточно проработана единая концептуальная модель, позволяющая чётко разграничить и одновременно связать все результаты исследований в рамках апиологии. Слабо формализованы критерии перехода от теоретических обобщений к практическим решениям, а существующие рекомендации нередко противоречивы. Это связано с использованием разных таксономических схем, игнорированием клинальной изменчивости и гибридных зон, а также с ориентацией на таксономическое соответствие без учёта региональных лимитирующих факторов конкретных регионов.

Таким образом, существует объективная потребность в систематизации апиологических знаний и разработке воспроизводимых инструментов оценки адаптивных профилей пчелиных семей, пригодных для использования как в научных исследованиях, так и в практике пчеловодства. Для преодоления указанных разрывов в настоящей работе апиология структурирована в виде трех взаимосвязанных блоков (*общей*[1], *частной*[2] и *прикладной*[3] *апиологии*) с чёткими критериями разграничения и механизмами трансляции результатов;

---

[1] **Общая апиология** — фундаментальное направление апиологии, интегрирующее ключевые сведения о биологии, поведении и социальной организации пчелиных семей. Её задача — сформировать концептуальную основу дисциплины через выявление устойчивых закономерностей жизнедеятельности пчёл, сохраняющихся при варьировании региональных и антропогенных факторов.

[2] **Частная апиология** изучает внутривидовую дифференциацию, выявляет закономерности пространственного распределения подвидов, механизмы локальной адаптации и эволюционной динамики. Здесь рассматриваются эволюционные ветви *Apis mellifera* (A, M, C, O, Y, Z, L, U), их морфометрические характеристики, адаптивные профили и региональные особенности, а также методы дифференциации и оценки степени гибридизации.

[3] **Прикладная апиология** объединяет практические аспекты использования апиологических знаний: технологии содержания и разведения, методы сохранения локальных популяций, селекционные программы, профилактику заболеваний и повышение продуктивности пасек. На этом уровне показано, как данные общей и частной апиологии трансформируются в конкретные рекомендации и управленческие решения.

Предложена унифицированная схема оценки, сочетающая таксономический и популяционный уровни описания. Центральным инструментом предложенной унифицированной схемы оценки, сочетающей таксономический и популяционный уровни описания, выступает система количественных показателей: *двухуровневая модель оценки*[4], *адаптивный профиль популяции*[5], *интегральный индекс адаптивного профиля*[6], *шкала адаптивных профилей*[7];

[4] **Двухуровневая модель оценки** — подход, сочетающий таксономический уровень (принадлежность к эволюционной ветви/подвиду) и популяционный уровень (локальные адаптивные профили и региональные лимитирующие факторы). На таксономическом уровне идентификация осуществляется по морфометрическим ключам и/или молекулярным маркерам; на популяционном — по отклонениям локальных показателей от видовых норм и реакции на лимитирующие экологические факторы.
Двухуровневая модель оценки позволяет разделять индивидуальные и колониальные признаки, что повышает точность оценки адаптивного потенциала семьи.

[5] **Адаптивный профиль популяции** — набор количественных показателей, характеризующих приспособленность локальной популяции к региональным условиям (включая морфо-физиологические, поведенческие и репродуктивные параметры). В рамках настоящей работы адаптивный профиль фиксируется стандартизированным набором морфометрических индексов, физиологических маркеров и поведенческих реакций, поддающихся количественной регистрации и статистической обработке

[6] **Интегральный индекс (*Iap)*** — нормированная метрика, объединяющая таксономически обусловленные и экологически обусловленные параметры с дифференцированными весовыми коэффициентами. Расчёт *Iap* базируется на нормировке исходных показателей по диапазону значений в выборке и последующем суммировании с весами, определяемыми экспертно-статистическим методом. *Iap* служит операциональным инструментом, агрегирующим разноуровневые данные в единый количественный показатель, пригодный для сравнительного анализа подвидов, популяций и отдельных семей.

[7] **Шкала адаптивных профилей** — представляет собой систему ранжирования семей по степени соответствия лимитирующим факторам региона. Она строится на основе выделения ключевых экологических осей, определяющих успешность функционирования пчелиной семьи: «зима — лето» (устойчивость к низким температурам и скорость весеннего развития); «влага — аридность» (эффективность использования нектара при нестабильном или скудном медосборе); «низменность — высокогорье» (адаптация к перепадам температур и разреженному воздуху).
Шкала адаптивных профилей формализует представление о диапазонах изменчивости ключевых параметров и их соответствии экологическим условиям.

Введены и операционализированы новые термины *апизоотехния*[8], *апиагрономия*[9], *апиветеринария*[10], *апиэкология*[11], отражающие типологию реальных задач отечественного пчеловодства, междисциплинарную природу прикладных решений и обеспечивающие преемственность между фундаментальными данными и управленческими решениями на пасеке.

Цель и задачи исследования

Цель монографии — сформировать целостную концепцию апиологии как структурированной научной дисциплины и продемонстрировать её практическую значимость для сохранения генетического разнообразия *Apis mellifera* и повышения продуктивности пчеловодства.

Для достижения цели поставлены следующие *задачи:*

Обосновать выделение общей, частной и прикладной апиологии как взаимосвязанных уровней научного знания с чёткими критериями разграничения и механизмами трансляции результатов;

Обосновать введение и операционализацию новой терминологии (апизоотехния, апиагрономия, апиветеринария, апиэкология) с чёткими критериями сфер применения и процедурами трансляции научных результатов в практические решения;

Систематизировать ключевые теоретические положения общей апиологии и раскрыть их значение как методологической основы дальнейших исследований;

Раскрыть содержание частной апиологии с акцентом на внутривидовую дифференциацию, адаптивные профили и региональные особенности подвидов *Apis mellifera*;

---

[8] **Апизоотехния** — направление, охватывающее методы селекции, разведения и управления пчелиными семьями, включая оценку хозяйственно полезных признаков, стандартизацию морфометрических параметров, а также технологические приёмы, направленные на повышение продуктивности и стабильности семей.

[9] **Апиагрономия** — направление, ориентированное на выстраивание сельскохозяйственных практик вокруг потребностей пчелиных семей: подбор и культивирование медоносных культур, планирование севооборотов с учётом нектаропродуктивности, составление медоносных календарей и обеспечение безопасной для пчёл агросреды (в т. ч. минимизация пестицидной нагрузки и выбор безопасных сроков обработки полей).

[10] **Апиветеринария** — специализированная область ветеринарной медицины, ориентированная на профилактику, диагностику и лечение заболеваний пчелиных семей, а также на обеспечение ветеринарно-санитарного благополучия пасек.

[11] **Апиэкология** изучает взаимодействие медоносной пчелы с абиотическими и биотическими факторами среды, антропогенными нагрузками и изменениями климата. Её предмет — экологические ниши локальных популяций и их устойчивость к лимитирующим факторам; цель — обеспечение долгосрочного сохранения адаптивного потенциала пчёл и их роли как опылителей и индикаторов состояния экосистем.

Определить предмет, цели и задачи общей, частной и прикладной апиологии, описать инструменты и области применения;

Продемонстрировать связь между теоретическими данными и практическими решениями в пчеловодстве;

Предложить воспроизводимую схему структурирования научного знания, пригодную для образовательных и исследовательских целей.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ АПИОЛОГИИ КАК НАУКИ

Историческое развитие апиологии отражает переход от описательно-эмпирического подхода к формированию междисциплинарной системной науки. Античные труды Аристотеля заложили основы описательного подхода к пчелиной семье; в XVII–XVIII веках работы Сваммердама и Реомюра перевели изучение пчёл в плоскость эксперимента и точных наблюдений. XIX век стал временем формирования технологических и биологических основ: открытия Я. Дзержона (партеногенез, «пчелиное пространство») и Л.Л. Лангстрота (рамочный улей) определили облик современного пчеловодства, а идеи К.Ф. Рулье задали вектор системного управления пчелиными семьями.

В XX в. апиология институционализировалась и дифференцировалась. Работы Г.А. Кожевникова [23] и В.В. Алпатова [1] сформировали методологию биометрического анализа и показали адаптивный характер изменчивости пчёл — это создало базу для количественной оценки региональных адаптаций. Исследования К. Фриша [51] раскрыли сложную коммуникацию и когнитивные способности пчёл, а труды В.И. Полтева [35], Г.Ф. Таранова [50], В.Г. Кашковского [21] и Н.И. Кривцова [24][25][27] интегрировали биологию с практикой и селекцией. Переход к молекулярно-генетическим методам (Р.А. Ильясов, А.В. Поскряков, А.Г. Николенко) [17][20][30] позволил точно идентифицировать эволюционные ветви и подвиды *Apis mellifera*, что стало основой для современных программ сохранения генофонда.

Современный этап характеризуется выраженной междисциплинарностью и интеграцией фундаментальных и прикладных подходов: активно развиваются молекулярная генетика, биоинформатика, цифровые методы мониторинга пчелиных семей и математическое моделирование адаптаций, что создаёт предпосылки для количественной оценки региональных адаптивных профилей и их использования в управлении пчеловодством.

Для методологии настоящей работы ключевое значение имеют: биометрическая традиция В.В. Алпатова, генетическая верификация (А.Г. Николенко и соавт.) и практика внедрения научных результатов в региональные технологии (Н.И. Кривцов, В.Г. Кашковский).

Историческая преемственность отечественной апиологической школы — от биометрических подходов до молекулярно-генетических исследований — служит методологической основой настоящей работы. Сочетание классических морфометрических методов с современными генетическими данными позволяет преодолеть условность дискретного таксономического деления и перейти к оценке адаптивных профилей на уровне локальных популяций.

Именно эта методологическая интеграция методов реализуется в предлагаемой автором системе количественных инструментов, пригодных для оценки адаптивных профилей на уровне локальных популяций.

ГЛАВА 2. ОБЩАЯ АПИОЛОГИЯ

Общая апиология — фундаментальное направление апиологии, интегрирующее ключевые сведения о биологии, поведении и социальной организации пчелиных семей. Её задача — сформировать концептуальную основу дисциплины через выявление устойчивых закономерностей жизнедеятельности пчёл, сохраняющихся при варьировании региональных и антропогенных факторов. Под устойчивыми закономерностями понимаются воспроизводимые паттерны поведения, физиологии и демографической структуры пчелиной семьи, проявляющиеся в различных эколого-климатических зонах и при разных формах хозяйственного использования. Эти паттерны отражают видоспецифические характеристики *Apis mellifera*, относительно независимые от локальной изменчивости.

Предметом общей апиологии выступает совокупность видовых параметров *Apis mellifera*, описываемых на всех уровнях биологической организации — от молекулярно-генетического и морфофизиологического до популяционно-видового и социально-колониального. На молекулярно-генетическом уровне рассматриваются маркеры генетического разнообразия, полиморфизм локусов и корреляции между генетической структурой популяции и адаптивными признаками. На морфофизиологическом уровне анализируются морфометрические показатели, а также физиологические параметры, определяющие жизнеспособность и устойчивость особей. На популяционно-видовом уровне исследуются структура популяций, динамика численности, пространственная дифференциация подвидов и их экологические ниши. Наконец, социально-колониальный уровень охватывает социальную структуру семьи, распределение ролей, механизмы коммуникации, а также коллективные адаптивные реакции на изменения среды. Такой многоуровневый подход позволяет сформировать целостную исследовательскую модель пчелиной семьи как биологического объекта и служит базой для разработки количественных критериев оценки адаптаций.

Содержание общей апиологии выходит за рамки описательной характеристики и раскрывает систему причинно-следственных связей, объединяющих таксономию, эволюцию, морфологию, онтогенез и поведение вида. В частности, эволюционно-исторические факторы определяют формирование адаптивных профилей подвидов, экологические условия обусловливают вариабельность количественных признаков, а социальная организация семьи обеспечивает реализацию адаптивных стратегий на уровне колонии. Именно эта системность формирует теоретический каркас, на котором базируются как фундаментальные, так и прикладные исследования в области апиологии, включая экологические детерминанты адаптации, раскрываемые в контексте филогенетических ветвей и региональных особенностей вида *Apis mellifera*

2.1. Эволюция пчелы медоносной *Apis mellifera*

Эволюционный путь рода *Apis*, берёт начало от ос семейства *Crabronidae*, часть которых перешла к использованию растительных ресурсов. Постепенный переход к фитофагии сопровождался формированием комплекса специализированных адаптаций, обеспечивших эффективное использование нектара и пыльцы как основного корма.

Ключевыми этапами этой трансформации стали морфологические и поведенческо-физиологические изменения. К морфологическим приобретениям относятся развитие опушения тела для сбора пыльцы и формирование скопы — структуры на задних ногах рабочих особей, предназначенной для транспортировки пыльцы; параллельно происходила редукция шипов на ногах, утративших значение в связи с отказом от хищничества. Поведенческие и физиологические изменения, связанные с эусоциальностью, включали трансформацию системы кормления потомства: личинки стали получать растительный корм (пергу), а взрослые особи специализировались на сборе нектара и пыльцы. Этому соответствовало развитие специализированных пищеварительных и запасающих структур, в т.ч. медового зобика.

Палеонтологическая летопись не содержит прямых свидетельств ранних этапов становления рода *Apis*. Первые ископаемые остатки представителей рода обнаружены в отложениях нижнего миоцена на территории Западной Германии; в верхнем миоцене Азии найдены окаменелости гигантских пчёл, идентифицированные как предки *Apis dorsata*. Эти данные согласуются с молекулярно-филогенетическими оценками, согласно которым дивергенция основных видов рода (*A. florea*, *A. dorsata*, *A. cerana*, *A. mellifera*) произошла в олигоцене, примерно 33 млн лет назад. Формирование эволюционной линии, ведущей к роду *Apis*, происходило синхронно с расцветом покрытосеменных растений в меловом периоде (около 150 млн лет назад), тогда как дивергенция видов, включая линию, приведшую к *A. mellifera*, — значительно позже.

Палеоклиматические реконструкции подтверждают, что 140 млн лет назад территория современной Европы находилась в зоне тропического климата. Последующее похолодание обусловило формирование различных адаптивных стратегий гнездования: в северных регионах Евразии закрепились виды, строящие гнёзда в полостях (*Apis cerana*, *Apis mellifera*), тогда как в южных областях сохранились виды с открытым типом гнездования (*Apis dorsata*, *Apis florea*).

Ключевую роль в структурировании современного внутривидового разнообразия *Apis mellifera* сыграла филогеографическая классификация Ф. Руттнера, основанная на морфометрическом анализе (в первую очередь — на изучении жилкования и пропорций крыльев). Ф. Руттнер выделил четыре основные эволюционные ветви: A (африканская), M (североевропейская), C (средиземноморская) и O (ближневосточная). Эта схема, представленная в монографии «Biogeography and Taxonomy of Honeybees» (1988) [58], трактует

дивергенцию линий как результат чередования миграций и длительных периодов географической изоляции.

Последующие молекулярно-генетические исследования подтвердили общую структуру руттнеровской классификации и одновременно уточнили её. Анализ митохондриальной ДНК и микросателлитов (работы Garnery, Franck и соавт.) [60] позволил выявить дополнительные линии — Y (аравийская/восточноафриканская) и Z (подлиния в составе ветви A), а также количественно оценить зоны гибридизации. Полногеномное секвенирование и анализ однонуклеотидных полиморфизмов (исследования Wallberg и соавт.) [61] обеспечили более точную датировку событий дивергенции (около 6 млн лет для основных ветвей) и выявили новые локальные линии (L в Египте, U на Мадагаскаре).

Расселение *Apis mellifera* по территории Старого Света интерпретируется в рамках нескольких конкурирующих гипотез:

- ✓ Концепция Ф. Руттнера (на основе морфометрических данных) рассматривает Ближний Восток как первичный центр, откуда происходила миграция в Африку и Европу. [58]
- ✓ Модель M.C. Arias и W.S. Sheppard предполагает миграцию в Восточную Европу с Ближнего Востока и одновременное продвижение в Африку с дальнейшим распространением в Западную Европу. [57]
- ✓ Гипотеза C.W. Whitfield и соавт. рассматривает Африку как первичный центр происхождения с тремя последовательными экспансиями в Евразию. [62]

Несмотря на различия в деталях, все модели сходятся в признании того, что экспансия вида запустила интенсивные процессы микроэволюции, характеризовавшиеся чередованием миграций, освоения новых климатических зон и периодов изоляции. Результатом этих процессов стало формирование естественных ареалов подвидов, адаптированных к специфическим климатическим условиям: в тропических и субтропических регионах закрепились стратегии открытого гнездования и высокой мобильности, в умеренных и континентальных — способность к формированию плотного зимнего клуба, экономному расходованию кормовых запасов и синхронизации циклов размножения с коротким периодом медосбора.

Современное состояние внутривидовой структуры вида в значительной степени определяется антропогенным воздействием. Транслокация маток и семей, коммерческое разведение и межлинейное скрещивание усиливают гибридизацию и размывают локальные адаптивные стратегии. В результате даже исторически обособленные линии могут демонстрировать значительную долю «чужих» аллелей, что особенно заметно при сравнении данных морфометрии и молекулярной генетики. Например, расхождения в отнесении *A. m. caucasica* (к линии O по морфометрии и к линии C по молекулярным маркерам) отражают не ошибку классификации, а многоуровневую природу популяционной структуры: морфометрические сигналы фиксируют

исторически сложившиеся адаптивные комплексы, а генетические — следы более поздних миграций и гибридизации.

Для *Apis mellifera* характерна клинальная изменчивость, при которой морфологические и генетические признаки изменяются вдоль географических градиентов; наличие обширных переходных (гибридных) зон является типичным состоянием, отражающим реальные микроэволюционные процессы, а не артефактом несовершенства классификации. Клинальная структура и гибридизация выступают фундаментальной характеристикой вида, определяющей его эволюционную пластичность.

С точки зрения методологии настоящей монографии, эволюционная история *Apis mellifera* служит фундаментом для двухуровневой схемы описания популяций (см. раздел 2.2, схема 1, табл. 1). Таксономический уровень опирается на филогеографическую структуру (эволюционные ветви A, M, C, O и др.) и позволяет соотнести локальные популяции с исторически сложившимися адаптивными комплексами. Популяционный уровень учитывает современные процессы гибридизации и клинальности, фиксируя региональные лимитирующие факторы (зимостойкость, устойчивость к паразитам, фенология взятка). Интегральный индекс адаптивного профиля количественно связывает эти уровни: он включает эволюционно обусловленные морфометрические параметры (например, кубитальный индекс) и весовые коэффициенты, отражающие региональные условия, сформированные в ходе микроэволюционных и антропогенных процессов.

2.2. Систематика пчелы медоносной *Apis mellifera*

Систематика *Apis mellifera* представляет собой комплексную дисциплину, изучающую таксономию вида, классификацию подвидов[12] и популяций, а также методы их идентификации на основе морфологических, морфометрических, поведенческих и генетических признаков. Её задача — не просто перечислить таксоны, а обеспечить воспроизводимую и проверяемую основу для дифференциации локальных форм, что принципиально важно для управления генетическими ресурсами и сохранения аборигенных генофондов.

Общие принципы систематики насекомых, заложенные ещё Аристотелем и существенно развитые в трудах К. Линнея и Я. Сваммердама, легли в основу классификации медоносной пчелы. Современная таксономия *Apis mellifera* опирается на сочетание морфологических и генетических методов, позволяющих надёжно дифференцировать подвиды и выявлять их эволюционные связи. Современные представления о систематике

[12] В отечественной практике нередко используется термин «порода» применительно к природным подвидам *Apis mellifera*, что создаёт терминологическую неоднозначность. В настоящем разделе используется строго научная терминология, принятая в международном научном сообществе: подвид медоносной пчелы *Apis mellifera (L).*

перепончатокрылых, включая семейство *Apidae*, базируются на фундаментальных положениях общей энтомологии. [2]

Таксономическое положение вида[13] служит отправной точкой для понимания объёма таксона, границ рода *Apis* и видовой специфичности *A. mellifera*. Оно необходимо для корректного применения методов идентификации и классификации.

Царство:	*Animalia* (Животные)
Тип:	*Arthropoda* (Членистоногие)
Подтип:	*Tracheata* (Трахейнодышащие)
Надкласс:	*Insecta* (Насекомые)
Класс:	*Ectognatha* (Открыточелюстные)
Инфракласс:	*Pterygota* (Крылатые насекомые)
Отдел:	*Holometabola* (Насекомые с полным превращением)
Отряд:	*Hymenoptera* (Перепончатокрылые)
Подотряд:	*Apocrita* (Стебельчатобрюхие)
Надсемейство:	*Apoidea* (Пчёлы и роющие осы)
Семейство:	*Apidae* (Настоящие пчёлы)
Подсемейство	*Apinae* (Апинины)
Триба:	*Apini* (Пчёлы)
Род:	*Apis* (Пчёлы)
Вид:	*Apis mellifera* L., 1758 (Медоносная пчела)

Ярко выраженная внутривидовая дифференциация *Apis mellifera* обусловлена обширностью и экологическим разнообразием её ареала. В процессе адаптации к местным условиям, ускоряемой территориальной изоляцией, сформировались крупные внутривидовые группировки, распадающиеся на множество экологических рас и популяций.

На сегодняшний день признано около 30 подвидов *Apis mellifera* (по разным данным — 29–33)[14]. [18][58][61] Неопределенность в числе подвидов обусловлено различиями в подходах исследователей: одни опираются преимущественно на морфометрические критерии (кубитальный и тарзальный индексы, длина хоботка и др.), другие — на молекулярно-генетические данные (мтДНК, микросателлиты, SNP-маркеры), а также на специфику выборок — в одних работах анализируются локальные популяции с выраженной дифференциацией, в других учитываются переходные и гибридные формы, размывающие таксономические границы. Такая вариативность отражает не

[13] Michener C. D. Bees of the World. 2nd ed. (2007/2013); Engel M. S. Family-group names in Hymenoptera (2020); данные по номенклатуре — ICZN (Международный кодекс зоологической номенклатуры).

[14] По данным исследований Ruttner (1988); Meixner et al. (2013) и Wallberg et al. (2014); Ilyasov et al., 2020; Dogantzis et al., 2021, а также с учётом региональных таксономических обзоров

противоречие, а многомерность таксономической проблемы и необходимость комплексного подхода к идентификации подвидов.

Все подвиды *Apis mellifera* перекрёстно фертильны, что подтверждает их принадлежность к единому биологическому виду и позволяет рассматривать внутривидовую дифференциацию как результат локальной адаптации.

Современная таксономия выделяет несколько эволюционных ветвей, каждая из которых объединяет подвиды со сходными адаптивными стратегиями. В настоящем обзоре используется расширенная 8-линейная классификация, объединяющая классическую схему Ф. Руттнера (ветви A, M, C, O) с последующими дополнениями по данным молекулярной генетики (линии Y, Z, L, U). Эти ветви часто рассматриваются как «локальные линии» или «эндемичные группы» с ограниченным ареалом.

Границы между ветвями носят условный характер: они размываются за счёт естественных миграций, клинальной изменчивости признаков и масштабной антропогенной гибридизации. В зонах контакта формируются переходные популяции, а генетические маркеры нередко выявляют интрогрессию аллелей между ветвями. Тем не менее, данная классификация служит удобной рабочей рамкой для описания локальных адаптаций, оценки рисков генетического загрязнения и планирования мер по сохранению аборигенных генофондов.

Эволюционные ветви и их адаптивные профили

Ветвь A (Африка) — подвиды, адаптированные к жаркому климату и нерегулярному медосбору; характеризуются высокой склонностью к роению и миграционному поведению: *A. m. sahariensis, A. m. intermissa, A. m. litorea, A. m. scutellata, A. m. monticola, A. m. adansonii, A. m. capensis, A. m. simensis, A. m. nubica, A. m. siciliana*[15][57][62]

Ветвь C (Восточная Европа и Средиземноморье) — подвиды умеренного и субтропического климата, отличающиеся высокой продуктивностью и умеренной агрессивностью: *A. m. ligustica, A. m. carnica, A. m. carpathica*[16]*, A. m. macedonica, A. m. cecropia, A. m. pomonella, A. m. ruttneri; A. m. caucasica*[17]. [1][24][57]

Ветвь M (Западная и Северная Европа) — подвиды, приспособленные к продолжительной зиме и короткому периоду активного медосбора;

[15] Ранее *Apis mellifera siciliana* относили к эволюционной группе C (Восточная Европа и Средиземноморье).

[16] Подвид *A. m. carpathica* долгое время считался экотипом подвида *A. m. carnica* в Западной Румынии или *A. m. macedonica* в Восточной Румынии. Современные работы на основе морфометрии и мтДНК признают его таксономическую самостоятельность.

[17] Существует неоднозначность в определении принадлежности подвидов *A. m. pomonella, A. m. ruttneri и A. m. caucasica*: к линии C

формируют плотный зимний клуб и отличаются экономным расходованием кормовых запасов: *A. m. mellifera, A. m. iberiensis*[18]. [19][20]

Ветвь O (Ближний Восток) — подвиды аридных и горных экосистем, адаптированные к резким перепадам температур и скудным медосборным условиям: *A. m. remipes, A. m. armeniaca, A. m. adami, A. m. meda, A. m. cypria, A. m. anatoliaca.* [18][58][61]

Ветвь Y (Йемен) — локальная ветвь с ограниченным ареалом, приспособленная к тропическому высокогорью и сезонным муссонным осадкам; характеризуется синхронизацией циклов размножения с муссонным циклом и высокой мобильностью фуражиров: *A. m. jemenitica.* [17][57][60]

Ветвь Z (Сирия) — локальная ветвь (подлиния в составе ветви A) с ограниченным ареалом, адаптированная к полупустынным условиям и резким суточным перепадам температур; отличается экономным расходом кормовых запасов и умеренной склонностью к роению: *A. m. syriaca.* [30][31][43]

Ветвь L (Египет) — локальная ветвь, приспособленная к жаркому засушливому климату, высоким дневным температурам, резким суточным перепадами и ограниченным, но иногда интенсивным медосборам в отдельные сезоны: *A. m. lamarckii.* [2][19][59]

Ветвь U (Мадагаскар) — эндемичный подвид, обитающий исключительно на Мадагаскаре. Ареал охватывает разные климатические зоны острова — от влажных восточных лесов до более сухих западных районов; характерны выраженные сезонные изменения и локальные микроклиматические различия: *A. m. unicolor*. [1][24][57]

Вопрос систематики *Apis mellifera* остаётся открытым: до сих пор нет окончательного консенсуса относительно точного числа подвидов и границ некоторых таксонов. Однако именно эта неопределённость подчёркивает необходимость количественных, воспроизводимых инструментов, позволяющих работать с реальными популяциями, где чёткие таксономические границы часто отсутствуют. [5][6][20] С точки зрения методологии настоящей монографии, систематика *Apis mellifera* служит основой для построения двухуровневой модели оценки популяций. [7][8][25] Таксономический уровень опирается на эволюционные ветви (A, M, C, O, Y, Z, L, U) и позволяет соотнести локальные популяции с исторически сложившимися адаптивными комплексами. Популяционный уровень учитывает современные процессы гибридизации и клинальности, фиксируя региональные лимитирующие факторы (зимостойкость, устойчивость к паразитам, фенология взятка), которые формируются под действием антропогенных факторов. Интегральный индекс адаптивного профиля количественно связывает эти уровни: он включает морфометрические параметры (кубитальный индекс, тарзальный индекс, длина хоботка),

[18] В популяциях *A. m. iberiensis* часто присутствуют гаплотипы мтДНК африканских штаммов, что ставит под сомнение их однозначное причисление к группе M.

имеющие эволюционную обусловленность, и весовые коэффициенты, отражающие региональные условия. Таким образом, систематика здесь не является справочным перечнем, а становится измеримой основой для управленческих решений в пчеловодстве.

Схема 1 отражает двухуровневую модель: от исторически сложившихся адаптивных комплексов (таксономический уровень) к современным локальным условиям (популяционный уровень) и далее к количественной оценке через интегральный индекс. Переход между уровнями формализован через морфометрические маркеры и региональные весовые коэффициенты

Схема 1. Двухуровневая модель оценки адаптивного потенциала *Apis mellifera*: от эволюционных ветвей к интегральному индексу

Таксономия (эволюционные ветви)	→	**Популяционные факторы (региональные лимитирующие)**	→	**Интегральный индекс (расчётный показатель)**
A, M, C, O, Y, Z, L, U		Зимостойкость, устойчивость к патогенам, фенология взятка, поведение		Сумма взвешенных морфометрических и поведенческих параметров

Детализация компонентов модели, включая перечень параметров и их методологическую интерпретацию, представлена в Таблице 1.

Таблица 1. Двухуровневая модель оценки популяций *Apis mellifera* и формирование интегрального индекса адаптивного профиля

Уровень	**Компонент модели**	**Содержание / элементы**	**Связь с методологией монографии**
Уровень 1. Таксономический	Эволюционные ветви (A, M, C, O)	A — Африка; M —Европа; C — Средиземноморье, Восточная Европа; O — Ближний Восток	Задают базовые адаптивные комплексы; служат отправной точкой для привязки локальных популяций к исторически сложившимся стратегиям адаптации
	Локальные ветви (Y, Z, L, U)	Y — Йемен; Z — Сирия; L — Египет; U — Мадагаскар	Отражают эндемичные группы с ограниченным ареалом; важны для сохранения генетического разнообразия и учёта уникальных адаптаций
Переход между уровнями	Связующие параметры	Морфометрические маркеры (кубитальный индекс, тарзальный индекс, длина хоботка); адаптивные стратегии (роение, фуражировка, формирование зимнего клуба)	Обеспечивают воспроизводимую связь таксономического уровня с реальными популяционными характеристиками; позволяют перейти от классификации к количественной оценке

Уровень 2. Популяционный	Региональные лимитирующие факторы	Зимостойкость; устойчивость к паразитам; фенология взятка; поведенческие особенности (роение, фуражировка)	Фиксируют современные процессы (гибридизация, клинальность, антропогенное влияние); отражают локальные условия и риски для конкретных популяций
Количественная оценка	Интегральный индекс адаптивного профиля	Морфометрические параметры: кубитальный индекс, тарзальный индекс, длина хоботка Весовые коэффициенты (по региону) климат, медосборные условия, антропогенные факторы	Количественно связывает уровни модели; делает адаптацию измеримой; обеспечивает прозрачность расчётов для академической науки и практики пчеловодства

2.3. Типы изменчивости у *Apis mellifera*

Разнообразие *Apis mellifera* формируется за счёт разных типов изменчивости, действующих на разных уровнях — от молекулы ДНК до популяции и пасеки. Понимание природы и масштаба каждого типа изменчивости принципиально важно как для корректной систематики, эволюционной интерпретации, так и для практических решений пчеловода: от выбора маток до оценки устойчивости семей к стрессам и планирования производственных процессов.

Генетическая изменчивость [18][30][31][32] обусловлена полиморфизмом генов, мутационными процессами и особенностями репродуктивной биологии пчёл: гаплодиплоидной системой определения пола и множественным спариванием матки (polyandry) с трутнями из разных семей. Это резко повышает генетическое разнообразие рабочих особей в семье и создаёт широкий пул наследственных вариантов, на котором строится внутривидовое разнообразие и дифференциация подвидов и локальных популяций.

С практической точки зрения данные по генетической изменчивости обеспечивают применение молекулярно-генетических методов идентификации и мониторинга: микросателлитов[19], SNP[20], митохондриальных

[19] **Микросателлит** (также короткий тандемный повтор, STR, или простая повторяющаяся последовательность, SSR) — участок ДНК, где короткий мотив (последовательность нуклеотидов) длиной от 2 до 9 пар оснований повторяется тандемно (один за другим). Общая длина такого повтора обычно составляет менее 300–400 нуклеотидов. Различие в числе повторов у разных особей порождает аллели разной длины, благодаря чему микросателлиты обладают высокой степенью полиморфизма и широко используются в качестве молекулярных маркеров в генетических исследованиях

[20] **SNP** (однонуклеотидный полиморфизм; англ. single nucleotide polymorphism*)* — вариация в последовательности ДНК, при которой в определённой позиции генома у представителей одного вида встречаются разные нуклеотиды (A, T, C или G). Такие различия возникают в результате точечных мутаций и закрепляются в популяции. В генетических исследованиях

маркеров[21]. Они позволяют выделять эволюционные линии (A, M, C, O, Y, Z) и оценивать долю интрогрессии (гибридизации) в локальных популяциях — что особенно важно при сохранении генофонда и селекции.

Мутационная изменчивость [5][17][29]— это случайные изменения в ДНК, служащие первичным источником новых вариантов признаков. У *Apis mellifera* мутации затрагивают как кодирующие, так и регуляторные участки генома; отдельные варианты в конкретных условиях могут оказаться адаптивными (например, SNP, влияющие на терморегуляцию или устойчивость к паразитам). На уровне популяций такие мутации создают генетический полиморфизм, который затем перераспределяется потоком генов и отбором.

Комбинативная изменчивость возникает при скрещивании: гены родителей перемешиваются, и у потомства появляются новые сочетания признаков. У пчёл этот процесс усиливается за счёт гаплодиплоидии и polyandry. Именно комбинативная изменчивость лежит в основе селекции: пчеловоды целенаправленно комбинируют разные линии, чтобы получить семьи с нужными свойствами. Однако в зонах контакта ареалов она же выступает фактором размывания чётких таксономических границ: формируются гибридные комплексы, где классические адаптивные профили «размываются».

Морфологическая и морфометрическая изменчивость: диагностика и адаптация [16][22][49]

Морфологическая и морфометрическая изменчивость проявляется в вариабельности промеров тела (длина хоботка, кубитальный индекс, тарзальный индекс и др.) и внешних признаков (окраска, плотность опушения). Эти показатели тесно коррелируют с адаптацией к климатическим и флористическим условиям ареала и традиционно используются как диагностические критерии при таксономическом разграничении подвидов.

Важно разграничивать наследуемую вариабельность и фенотипическую пластичность: например, длина хоботка у рабочих пчел является устойчивым наследственным признаком с узкой нормой реакции. В разных условиях естественный отбор закрепляет разные средние значения признака, формируя локальные адаптивные профили.

SNP используют в качестве маркеров: для изучения генетического разнообразия популяций, картирования локусов количественных признаков, полногеномных ассоциативных исследований (GWAS), а также в маркер-зависимой и геномной селекции.

[21] **Митохондриальные маркеры** — участки митохондриальной ДНК (мтДНК), которые используют в генетических исследованиях как специфические метки для анализа. В отличие от ядерной ДНК, мтДНК наследуется строго по материнской линии и не подвергается рекомбинации. Кроме того, она накапливает мутации быстрее, чем ядерный геном. Благодаря этим особенностям митохондриальные маркеры особенно ценны для изучения генетического разнообразия популяций, реконструкции эволюционных и миграционных процессов, филогеографии, а также для видовой идентификации и оценки структуры внутривидовых групп.

Физиологическая и поведенческая изменчивость [1][56] — включает различия в зимостойкости, склонности к роению, интенсивности восковыделения, агрессивности, лётной активности и эффективности сбора нектара и пыльцы. Эти параметры имеют высокую практическую ценность в пчеловодстве: они определяют пригодность подвидов для конкретных природно-климатических зон и влияют на выбор стратегии управления пасекой.

Поведенческие признаки чаще всего имеют непрерывную изменчивость; наблюдаемая в отдельных тестах бимодальность может быть артефактом методики или выборки. Тем не менее, устойчивые различия между популяциями по оборонительному поведению, склонности к роению и ритму лёта позволяют формировать практические рекомендации для пчеловодческих хозяйств.

Экологическая (фенотипическая) или модификационная изменчивость: пластичность без изменения генотипа [4][7][25]

Данная изменчивость возникает под влиянием факторов среды (температура, влажность, кормовая база, антропогенные воздействия) и реализуется через пластичность развития и поведения без изменения генотипа. Например, развитие жирового тела, темп развития расплода и лётная активность могут существенно варьировать в зависимости от температуры и доступности корма. Эта изменчивость не наследуется, но показывает, как среда раскрывает генетический потенциал семьи. Учёт модификационной изменчивости критически важен при разработке региональных рекомендаций по содержанию пчёл

Онтогенетическая и кастовая изменчивость: эпигенетика и социальная регуляция [28][43][48]

Онтогенетическая и кастовая изменчивость связана с дифференциацией особей внутри семьи (матка, рабочие пчёлы, трутни) и возрастной динамикой функций рабочих пчёл. Полиэтизм (смена ролей с возрастом) и влияние качества личиночного питания (в том числе на формирование матки) демонстрируют, как эпигенетические механизмы и социальные сигналы модулируют проявление признаков.

Эти данные позволяют глубже интерпретировать наблюдаемую изменчивость на уровне семьи и учитывать её при селекции и управлении продуктивностью. Например, условия выращивания маток напрямую влияют на их физиологический профиль и, как следствие, на характеристики семьи.

Дискретная и клинальная изменчивость: методологический парадокс и его практическое разрешение [41][46][47]

Ключевое значение для понимания внутривидовой структуры *Apis mellifera* имеет разграничение дискретной (альтернативной) и клинальной (непрерывной) изменчивости: они не противоречат друг другу, а описывают разные стороны одного явления.

Дискретная изменчивость: основа таксономических категорий

Дискретная изменчивость характеризуется наличием чётко разграниченных, обособленных форм признака без промежуточных состояний. На уровне отдельной особи она служит удобным инструментом для идентификации и лежит в основе традиционных таксономических подходов.

У пчел дискретные признаки проявляются на разных уровнях организации:

- ✓ Генетические маркеры: полиморфизмы микросателлитов и SNP представляют собой строго альтернативные состояния: особь несёт конкретный аллель[22] или не несёт его. ПЦР-маркеры[23] дают бинарный результат («фрагмент есть» / «фрагмент отсутствует»), что позволяет быстро относить образцы к тем или иным эволюционным линиям.
- ✓ Морфологические признаки*:* к ключевым морфологическим признакам относятся характер распределения пигментации на дорсальной поверхности тергитов (в частности, контрастные пигментные поля на тергитах II–IV), структура и густота опушения, а также особенности краевых щетинок (их длина, жёсткость и ориентация). В качестве количественных показателей используются морфометрические индексы пропорций, формализованные в диагностических ключах. Отдельные признаки, фиксируемые в морфометрических ключах, часто трактуются как чёткие категории «есть/нет». Именно эти признаки активно использовались Ф. Руттнером и его школой для построения системы подвидов.
- ✓ Поведенческие профили*:* В ряде тестов на оборонительное поведение особи демонстрируют устойчивые бимодальные реакции: либо выраженная агрессивность (активное жаление), либо избегание контакта. Такое распределение указывает на дискретную основу отдельных поведенческих стратегий.

С практической точки зрения дискретные признаки удобны для быстрой классификации: они позволяют формировать чёткие категории, понятные как исследователям, так и практикующим пчеловодам. Однако их удобство не означает, что они отражают жёсткие эволюционные границы.

Клинальная изменчивость:

Клинальная изменчивость проявляется как плавное изменение признака вдоль географического или экологического градиента. В отличие от дискретных категорий, здесь промежуточные формы не только возможны, но и типичны.

---

[22] **Аллель** — вариант последовательности ДНК в конкретном локусе генома.

[23] **ПЦР-маркеры** (маркеры на основе полимеразной цепной реакции) — участки ДНК, полиморфные варианты которых выявляют с помощью ПЦР и последующего анализа длины или последовательности амплифицированных фрагментов. В генетических исследованиях ПЦР-маркеры используют для оценки генетического разнообразия, дифференциации подвидов и локальных популяций, выявления гибридизации и построения генетических профилей.

Для *Apis mellifera* клинальность выражается в следующих формах:

✓ Географические клины: постепенное изменение морфологических параметров (окраска, длина хоботка, пропорции тела) вдоль широтных и долготных градиентов отражает адаптацию к климату и местной флоре.

✓ Частотные клины по генетическим маркерам: даже для строго дискретных на индивидуальном уровне аллелей на уровне популяций наблюдаются плавные градиенты частот: аллель может быть редким в одном регионе и доминирующим в другом, без резких «перепадов» на границах.

✓ Гибридные зоны: в регионах контакта разных линий формируются обширные зоны смешения, где фенотипы и генотипы образуют непрерывные спектры, а границы между адаптивными комплексами становятся условными.

Таким образом, на уровне популяции природа демонстрирует континуум с плавными переходами [29].

Парадокс уровней: дискретность особи и клинальность популяции

Важнейший методологический вывод состоит в том, что дискретные и клинальные формы изменчивости описывают разные уровни организации: на уровне особи многие признаки действительно дискретны: аллель либо присутствует, либо отсутствует; признак либо есть, либо нет. Это объективная биологическая реальность, которая делает возможной идентификацию и селекцию. На уровне популяции распределение этих признаков становится клинальным: частоты аллелей, встречаемость морфологических вариантов и поведенческих профилей меняются, формируя градиенты и зоны перехода.

Этот парадокс объясняет, почему традиционная систематика, построенная на дискретных признаках, сталкивается с трудностями при описании реальных популяций: дискретные категории служат удобным инструментом классификации, но не отражают всей сложности микроэволюционных процессов.

Как это работает в эволюции?

Адаптация к среде: Естественный отбор закрепляет варианты, дающие преимущество в конкретных условиях. Клинальная изменчивость позволяет виду тонко подстраиваться под локальные условия: признаки меняются плавно, без резких скачков. Например, в более холодном климате закрепляются признаки, улучшающие зимовку, а в засушливых регионах — особенности водного обмена и терморегуляции.

Формирование разнообразия*:* изоляция популяций ведёт к накоплению различий. Со временем это может привести к образованию новых подвидов. У медоносной пчелы в процессе аллопатрической эволюции сформировалось около 30 подвидов, которые сгруппировали в эволюционные линии, но важно понимать: эти линии — условные категории, построенные на дискретных маркерах; в природе между ними почти всегда есть переходные формы.

Эволюция социальности*:* переход к эусоциальности — это не столько появление новых генов, сколько усложнение регуляции их работы: увеличилось

число регуляторных участков, возросла роль эпигенетических механизмов. Эволюция шла по пути тонкой настройки «управления» генами, что особенно заметно при сравнении популяций с разными экологическими профилями.

Антропогенные факторы и размывание границ

В последние столетия антропогенное воздействие усилило клинальность и расширило гибридные зоны: массовые перемещения пчелиных семей и коммерческое разведение привели к нарушению исторически сложившихся границ ареалов; межлинейное скрещивание создало обширные зоны гибридизации, где классические адаптивные комплексы «размываются», а признаки образуют непрерывные спектры вместо чётких категорий; [8][9][13] селекционные программы нередко ориентированы на отдельные дискретные маркеры или фенотипы, при этом локальные адаптивные профили могут утрачиваться. В результате чёткие таксономические ветви всё хуже описывают реальную картину: вместо изолированных групп мы наблюдаем адаптивные профили, плавно переходящие друг в друга.

Практические и научные следствия

Для научного описания внутривидовой структуры *Apis mellifera* важно подчеркнуть условность деления на ветви: дискретные признаки — это удобный инструмент классификации, а клинальность и гибридные зоны — отражение реальных эволюционных процессов (потока генов, локальной адаптации, дрейфа). С практической точки зрения это означает, что для быстрой идентификации допустимо опираться на дискретные маркеры (ПЦР, морфометрия, поведенческие тесты) — они дают оперативный ответ о вероятной принадлежности особи к той или иной линии, но необходимо учитывать клинальность — в большинстве регионов местные популяции представляют собой гибридные комплексы с собственными адаптивными профилями [37][39][52]. Поэтому универсальные рекомендации по замене маток или переселению семей должны дополняться оценкой местного генофонда и локальных условий.

Сочетание дискретных и клинальных форм изменчивости формирует сложную, но внутренне согласованную картину внутривидовой изменчивости *Apis mellifera.* Признание условности жёстких таксономических границ не обесценивает традиционные категории, а позволяет точнее описывать реальные эволюционные процессы и принимать более обоснованные практические решения. [6][42][45]

Совокупность рассмотренных форм изменчивости отражает многоуровневую природу разнообразия *Apis mellifera*: от молекулярно-генетических основ до фенотипических проявлений в конкретных экологических условиях. Полученные результаты позволяют не только объяснять эволюционные траектории подвидов, но и выстраивать научно обоснованные подходы к сохранению генофонда, селекции и рациональному использованию пчёл в опылении и производстве продуктов пчеловодства.

2.4. Морфология и физиология *Apis mellifera*

Морфология и физиология пчел представляют собой материальную и функциональную реализацию генетических программ и служат главным уровнем проявления внутривидовой изменчивости. [1][2][36] Именно морфофизиологические признаки выступают ключевыми маркерами адаптации, таксономической дифференциации и практической селекции.

Морфологическая организация:

Тело пчелы делится на три отдела — голову, грудь и брюшко, — каждый из которых выполняет специализированные функции и содержит ключевые диагностические признаки, используемые в таксономии, идентификации подвидов и мониторинге популяций.

Голова медоносной пчелы несёт органы чувств и ротовой аппарат грызуще-лижущего типа, функционально адаптированный к сбору нектара и пыльцы. Ключевым таксономическим маркером служит длина хоботка — признак с узкой нормой реакции, слабо подверженный фенотипической пластичности и потому высокоинформативный для дифференциации подвидов. (Приложение 1) Эти различия отражают адаптацию к спектру медоносных растений региона: более длинный хоботок расширяет доступ к нектару в цветках с глубокими нектарниками, что особенно важно в горных и лесных экосистемах с преобладанием бобовых и сложноцветных. [10][15][16]

Грудной отдел медоносной пчелы выполняет локомоторную функцию и служит местом прикрепления двух пар крыльев и трёх пар ног. В грудных сегментах локализована мощная мускулатура, обеспечивающая полёт и выполнение рабочих операций. Диагностическую ценность для таксономической идентификации подвидов представляют стандартизированные морфометрические индексы. Одним из ключевых морфометрических показателей является кубитальный индекс, который определяют на правом переднем крыле рабочей пчелы в третьей кубитальной ячейке. Он представляет собой отношение длин двух отрезков межкубитальной жилки:

$$КИ = \frac{a}{b} \times 100\%,$$

где a — длина короткого отрезка, b — длина длинного отрезка (по методу Алпатова).

Данный параметр отражает особенности жилкования крыла и демонстрирует устойчивую межподвидовую изменчивость. Индекс характеризуется низкой внутрисемейной изменчивостью и высокой межподвидовой дифференциацией, что делает его надёжным маркером для таксономической идентификации. (Приложение 1) Стабильность признака обусловлена узкой нормой реакции, что повышает его ценность в сравнительных исследованиях.

Другим важным морфометрическим показателем является тарзальный индекс, характеризующий пропорции первых члеников лапки (тарзуса). Он

служит дополнительным маркером, позволяющим дифференцировать локальные популяции. По сравнению с кубитальным индексом, тарзальный индекс менее консервативен, однако в комплексе с ним обеспечивает надёжную дифференциацию локальных популяций и выявление тонких адаптивных различий.

Оба индекса включены в морфометрические ключи и используются в расчёте интегрального индекса адаптивного профиля как воспроизводимые таксономические маркеры с узкой нормой реакции. Низкие значения могут трактоваться как проявление адаптивной стратегии «компактности и экономии ресурсов» (характерной для условий нестабильного взятка или суровой зимовки), тогда как более высокие значения отражают специализацию на продолжительном или интенсивном медосборе. [1][49]

Брюшко содержит основные внутренние органы и видоспецифичные структуры: жалоносный аппарат, восковые зеркальца (рабочие особи), копулятивный аппарат (трутни). Эти признаки имеют не только таксономическое, но и хозяйственно-полезное значение: например, параметры восковых зеркалец коррелируют с воскопродуктивностью. [38][43][46]

Физиологические системы и их прикладная интерпретация

Физиология пчелы объединяет системы, обеспечивающие выживание, продуктивность и социальную координацию.

Дыхательная и кровеносная системы. Газообмен осуществляется через трахеи и дыхальца; гемолимфа не участвует в транспорте кислорода, но переносит питательные вещества, гормоны и иммунные компоненты. Практическое значение этих особенностей проявляется при резких перепадах температур и высокой влажности: нарушение газообмена приводит к снижению лётной активности и гибели пчел в зимний период. [36][50]

Пищеварительная система и обмен веществ. Пищеварительная система медоносной пчелы включает три основных отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя кишка включает в себя медовый зобик — специализированный резервуар для нектара; при заполнении его объём увеличивается в 3–4 раза. Средняя кишка является основным органом переваривания и всасывания питательных веществ. Состояние средней кишки — ключевой индикатор здоровья: её дегенерация и накопление патогенов (например, спор *Nosema*) коррелируют с ослаблением семьи. Задняя кишка служит для накопления непереваренных остатков пищи. В задней кишке ректальные железы синтезируют каталазу, нейтрализующую токсичные продукты микрофлоры в период зимовки. Переполнение задней кишки — один из главных факторов гибели в зимний период. [33][53]

Терморегуляция и энергетический обмен. Пчёлы способны к частичной эндотермии: за счёт сокращения грудных мышц они разогревают тело и поддерживают температуру гнезда (33–36 °C) путём скучивания или вентилирования. Этот механизм критически важен для развития расплода и устойчивости к низким температурам. Поддержание температуры гнезда

требует значительных энергетических ресурсов и напрямую связано с расходом кормовых запасов. [14][40]

Нервная система и сенсорные механизмы. Надглоточный и подглоточный ганглии, периферические рецепторы и сенсорные системы (зрение, обоняние, осязание) обеспечивают ориентацию, коммуникацию (танцевальную сигнализацию), распознавание феромонов и координацию работ в улье. [36][51]

Репродуктивная физиология и кастовая дифференцировка. У рабочих пчёл яичники рудиментарны, но способны активироваться при отсутствии матки (явление трутовочности). У трутней развитие сперматозоидов и копуляция происходят в рамках обусловленного физиологического цикла. У матки сперма хранится в семяприёмнике и используется для оплодотворения яиц на протяжении всей жизни, что обеспечивает воспроизводство без повторных спариваний. Качество выращивания маток (температура, кормление маточным молочком, плотность расплода) напрямую влияет на их репродуктивный потенциал и, следовательно, на продуктивность семьи. [12][24]

Региональные особенности

Для территории Российской Федерации характерно выраженное пространственное расслоение морфо-физиологических профилей популяций *Apis mellifera*, обусловленное климатической зональностью, историей завоза подвидов и масштабами спонтанной гибридизации.

Северные и лесные зоны (включая Урал и Северо-Запад)

В этих регионах сохраняются рефугиумы аборигенной тёмной лесной пчелы (*A. m. mellifera*, ветвь M), где популяциям свойственен устойчивый адаптивный профиль, сформированный длительной локальной эволюцией. Ключевые характеристики: морфометрические параметры — умеренная длина хоботка (5,9 – 6,6 мм.), стабильно высокие значения кубитального индекса (в среднем 60 – 67 %) и тарзального индекса (50 – 58%), выраженная ширина волосяной каймы (1,2 – 1,8 мм.) на тергитах — признак, коррелирующий с терморегуляцией зимнего клуба; физиологические адаптации: высокая зимостойкость, экономное расходование кормовых запасов, способность поддерживать стабильную температуру клуба при длительных отрицательных температурах; поведенческие особенности — умеренная ройливость, синхронизация весеннего развития с коротким, но интенсивным медосбором (часто связанным с цветением липы, ивы, кипрея). [8][17][19]

Центральные и южные регионы

В этих зонах преобладают гибридные популяции с широким спектром фенотипических профилей. Здесь наблюдается континуум признаков — от «северных» адаптаций (повышенная зимостойкость, устойчивость к

перепадам температур) до «южных» стратегий (ранняя весенняя динамика, высокая лётная активность, интенсивное использование ранних медоносов).

Ключевые особенности: смешанные морфометрические профили — длина хоботка (5,9 – 7,0 мм.) вариабельность кубитального (58 – 67%) и тарзального (50 – 60%) индексов, отражающая вклад разных эволюционных ветвей и локальных гибридных форм; фенологическая пластичность — раннее весеннее развитие и растянутый период активного лёта, что повышает продуктивность в условиях продолжительного медосбора, но может снижать устойчивость к резким похолоданиям; поведенческие особенности — повышенная ройливость и фуражировочная активность как адаптивная стратегия, эффективная при нестабильном или фрагментированном медосборе. [22][41][45]

В рамках двухуровневой модели оценки популяций эти регионы представляют особый интерес. На таксономическом уровне фиксируется смешанный генетический фон: гибридизация с завозными подвидами, дрейф аллелей, снижение гетерозиготности, размывание диагностических морфометрических признаков, появление мозаичных адаптивных профилей. На популяционном уровне учитываются реальные лимитирующие факторы: нестабильность весеннего развития при перепадах температур, дефицит ранневесенних пыльценосов, высокая влажность в период главного взятка, плотность пасек, распространение патогенов, хозяйственные практики, конфликтующие с адаптивной стратегией пчёл, фрагментация местообитаний.

Интегральный индекс в этих условиях служит инструментом количественной оценки баланса между продуктивностью и устойчивостью, позволяя выявить доминирующие адаптивные компоненты и определить эффективные меры управления.

В расчёт интегрального индекса адаптивного профиля как базовые индикаторы локальной адаптации включены: длина хоботка (специализация к медоносной флоре), кубитальный и тарзальный индексы (устойчивые таксономические маркеры), плотность опушения и особенности терморегуляции (зимостойкость и энергозатраты семьи). [6][7][25]

2.5. Эмбриология *Apis mellifera*

Эмбриология *Apis mellifera* является одним из ключевых разделов для понимания механизмов онтогенеза, кастовой дифференцировки и формирования хозяйственно ценных признаков *Apis mellifera*. На эмбриональных и ранних постэмбриональных этапах реализуются эпигенетические механизмы, определяющие кастовую принадлежность особи и её физиологический профиль. [2][36][50]

Этапы эмбрионального и постэмбрионального развития

Развитие проходит по типу полного превращения (голометаболия) и включает стадии: яйцо → личинка → куколка → имаго. Каждый этап характеризуется чёткими морфологическими и физиологическими маркерами, значимыми для диагностики состояния семьи (Табл. 2).

Яйцо. Откладывается маткой в ячейку ориентировано вертикально. Эмбриональное развитие начинается сразу после откладки и длится около 3 суток при оптимальной температуре 34–35°C. На этом этапе закладываются основные оси тела и зачатки органов. Критическим фактором является стабильность температуры: отклонения более чем на ±2°C приводят к замедлению развития, аномалиям или гибели эмбриона.

Личинка. После вылупления личинка проходит 5 возрастных стадий (линек). Первые 24–48 часов она питается маточным молочком независимо от будущей касты; далее питание дифференцируется: личинки будущих маток продолжают получать маточное молочко, а личинки рабочих пчёл и трутней — смесь мёда и перги.

Продолжительность личиночной стадии:

рабочая пчела — 6 дней;

матка — 5 дней;

трутень — 7 дней.

Данный временной параметр — надёжный индикатор состояния семьи: ускорение или замедление развития сигнализирует о нарушениях микроклимата или питания. [1][53]

Куколка. Стадия характеризуется гистолизом личиночных тканей и гистогенезом органов имаго.

Продолжительность:

рабочая пчела — 12 дней;

матка — 8 дней;

трутень — 14 дней.

На стадии куколки формируются основные морфологические структуры: крылья, ноги, органы чувств, жалоносный аппарат (у рабочих и матки), копулятивный аппарат (у трутня).

Имаго. Выход взрослой особи из ячейки. В первые дни молодая пчела выполняет внутриульевые работы (чистка ячеек, кормление личинок, строительство), позже переходит к лётной деятельности.

Различия в сроках отражают адаптивную стратегию: матка развивается быстрее за счёт усиленного питания маточным молочком и раннего перехода к морфогенезу; трутень — дольше из-за большего объёма тканей и иной динамики экспрессии генов, связанных с репродуктивной функцией. Наглядно динамика сроков развития особей разных каст представлена на рисунке 1.

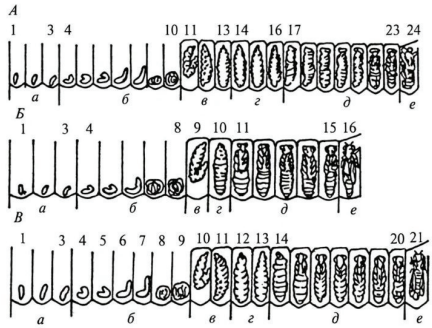


Рис. 1. Продолжительность развития расплода пчелиных особей (А.И Муравская, 1990):
А–трутень;
Б–матка;
В–пчела рабочая;
а–яйцо;
б–личинка;
в–личинка прядет кокон;
г–предкуколка;
д –куколка;
е–имаго

Факторы, регулирующие развитие и кастовую дифференцировку

Кастовая принадлежность (матка, рабочая пчела, трутень) определяется комбинацией генетических и эпигенетических факторов.

Гаплодиплоидная система определения пола лежит в основе формирования каст: из неоплодотворённых яиц (гаплоидных) развиваются трутни; из оплодотворённых (диплоидных) — самки, дальнейшая дифференцировка которых (матка или рабочая пчела) регулируется эпигенетическими механизмами.

Питание. Ключевой регулятор: маточное молочко содержит белки (например, royalactin), липиды и микроРНК, которые запускают каскад экспрессии генов, приводящий к развитию матки. У личинок рабочих пчёл и трутней рацион беднее белками, что определяет иной путь дифференцировки. [24][53]

Температура и влажность. Оптимальный диапазон для расплода — 34–36°C и 50–60% влажности. Отклонения нарушают процессы дифференцировки тканей, увеличивают смертность и снижают качество взрослых особей. [14][50]

Плотность расплода и вентиляция. Тесное расположение ячеек и недостаточная вентиляция ухудшают газообмен, что особенно критично на стадии куколки.

Социальные сигналы. Феромоны матки и поведение пчёл-кормилиц модулируют развитие личинок: например, при потере матки семья может закладывать свищевые маточники, изменяя режим кормления части личинок. [36][51]

С практической точки зрения это означает, что пчеловод способен регулировать качество расплода через контроль микроклимата, обеспечение кормовой базы и своевременное выявление проблем (Табл. 2). [6][7][25]

Таблица 2. Диагностика состояния расплода

Параметр	Норма	Отклонения и возможные причины	Практические действия
Сроки развития (выход расплода)	Рабочая пчела: ~21 день; матка: ~16 дней; трутень: ~24 дня	Ускорение/замедление на 1–2 дня и более (перегрев/переохлаждение, болезни, недостаток корма)	Проверка температуры гнезда, вентиляции, наличия корма
Цвет и консистенция личинок	Молочно-белый, плотный, изогнутый	Потемнение, разжижение, неприятный запах (гнильцовые болезни)	Изоляция и диагностика, санитарные меры
Состояние крышечек ячеек	Ровные, слегка выпуклые	Вдавленные, продырявленные, «пёстрый» расплод (*Varroa*, вирусы, перегрев)	Оценка на варроатоз, вирусные инфекции, перегрев
Плотность расплода	Сплошные участки, ровные ряды ячеек	Пропуски, хаотичное расположение (отсутствие матки, роевое состояние, болезни)	Проверка на отсутствие матки, роевое состояние, болезни
Состояние эмбрионов и открытого расплода	Отсутствие «сухого» расплода; личинки активные	«Сухой» расплод, гибель эмбрионов (резкие перепады температуры, влажность)	Исключение резких перепадов температуры, оценка вентиляции и влажности

Важно: диагностика должна быть комплексной. Например, «пёстрый» расплод может быть вызван как клещом *Varroa*, так и перегревом или вирусной инфекцией — только сочетание признаков и дополнительных тестов позволяет поставить точный диагноз. [35][54][55]

В расчёт интегрального индекса адаптивного профиля могут быть включены эмбриологические и онтогенетические параметры, отражающие устойчивость и пластичность популяции. Длительность стадий онтогенеза служит показателем скорости развития в локальных условиях и чувствительности к температурным колебаниям. Сокращение сроков при умеренном стрессе рассматривают как проявление адаптивной пластичности, а их увеличение — как признак дестабилизации физиологических процессов.

Выживаемость на этапах эмбриогенеза и ранних личиночных фаз — прямой индикатор устойчивости к стрессорам (абиотическим — температура, влажность; биотическим — патогены; а также к дефициту или низкому качеству корма). Вариабельность массы новорождённой рабочей особи коррелирует с обеспеченностью семьи ресурсами и качеством личиночного кормления (в первую очередь — состава маточного молочка).

2.6. Этология *Apis mellifera*

Этология пчел раскрывает реализацию генетических программ и средовых факторов в поведенческих актах на уровнях от отдельной особи до суперорганизма — пчелиной семьи. [14][36][51] Функциональная структура поведения медоносной пчелы отражает принцип суперорганизма: задачи семьи распределяются по функциональным блокам, жёстко увязанным с

возрастным полиэтизмом рабочих особей и обеспечивающим устойчивость колонии при меняющихся условиях среды. [2][3][50] Внутриульевые функции (чистка ячеек, трофическое обеспечение личинок, строительство сот, терморегуляция, охрана летка) реализуются преимущественно молодыми рабочими пчёлами (возраст 1–12 дней). [33] Ранний возраст связан с низкой мобильностью и высокой чувствительностью к феромональным сигналам, что делает эту группу ключевой для поддержания гомеостаза гнезда. Лётная деятельность и фуражировка (сбор нектара, пыльцы, воды, прополиса) — прерогатива особей старше 14–20 дней. Переход к фуражировке отражает перераспределение физиологических ресурсов и рост толерантности к внешним стрессорам;

Центральным механизмом устойчивости семьи является возрастной полиэтизм — последовательная смена функциональных ролей в соответствии с онтогенетическим развитием особи. При этом полиэтизм не является жёстко детерминированной программой: при дефиците лётных пчёл молодые особи способны к преждевременной фуражировке; при недостатке кормилиц — к пролонгации внутриульевых функций. Данная пластичность представляет собой адаптацию к изменчивой среде и служит важным фактором популяционной устойчивости.

Коммуникация и координация (танцевальная сигнализация, феромональная регуляция) обеспечивают гибкое распределение задач и передачу информации о кормовых ресурсах, позволяя семье оперативно перераспределять рабочую силу в зависимости от текущих потребностей. Виляющий танец является одним из наиболее изученных механизмов передачи информации о местоположении и качестве кормового ресурса. Параметры танца кодируют расстояние до источника (длительность фазы «виляния») и направление относительно положения солнца (угол отклонения от вертикали). Интенсивность танца коррелирует с качеством ресурса. [1][36][51]

Феромональная система обеспечивает химическую координацию семьи: маточный феромон (комплекс соединений, секретируемых мандибулярными железами матки) поддерживает сплочённость семьи, ингибирует развитие яичников у рабочих пчёл и закладку свищевых маточников. Снижение концентрации маточного феромона выступает одним из триггеров роевого состояния. Феромон Насонова участвует в ориентации и привлечении особей к источникам воды или новому гнезду при роении. Тревожные феромоны (в т. ч. изопентилацетат) инициируют оборонительную реакцию; при ужалении происходит высвобождение сигнальных молекул, привлекающих других особей к атаке.

Оборонительное поведение представляет собой реакцию на внешние раздражители; Уровень порога реакции демонстрирует межсемейную и межподвидовую вариабельность и может служить популяционным маркером адаптивности. [4][12][24] Например, *A. m. mellifera* характеризуется более высоким порогом оборонительной реакции по сравнению с *A. m. ligustica*. При

этом порог реакции модулируется состоянием семьи и внешними факторами (стресс, перегрев, дефицит корма) (Табл.3).

Роевое поведение — эволюционно закреплённая стратегия репродукции семьи, сопряжённая с перераспределением энергетических ресурсов и временным снижением продуктивности. Роение обеспечивает долгосрочную устойчивость популяции за счёт расселения и снижения риска локальных катастроф. Роевое поведение демонстрирует выраженную межподвидовую и межсемейную вариабельность. Например, южные подвиды более склоны к роению и миграциям, чем северные подвиды; [14][25][26]

Таблица 3. Поведенческие маркеры для полевой диагностики

Поведенческий признак	Норма	Отклонения и возможные причины	Практические действия
Активность у летка	Умеренный ровный лёт, пчёлы уверенно вылетают и возвращаются	Резкое снижение лёта или хаотичные, беспорядочные вылеты.	Проверка наличия-отсутствия матки, диагностика на болезни, отравление, перегрев
Скопление пчёл у летка, «бороды»	Кратковременно в жару	Длительное скопление, особенно утром	Подозрение на роевое состояние или перегрев; контроль вентиляции, осмотр на маточники, расширение гнезда при необходимости
Агрессивность	Умеренная реакция, отдельные пчёлы	Массовое нападение	Снижение стресса, проверка на наличие матки, болезни и отравление
Танцевальная активность	При наличии медосбора — заметные танцы у летка	Отсутствие танцев при наличии нектара	Оценка состояния лётных пчёл, проверка на вирусы и клеща *Varroa*
Закладка маточников	Единичные маточники могут появляться в рамках «тихой» смены матки.	Массовое появление маточников, роевые мисочки	Оценка на роевое состояние, планирование мер (отводки, деление, удаление маточников)

Важно: диагностика должна быть комплексной. Например, снижение лётной активности может быть вызвано и отравлением, и роевым состоянием, и болезнью — только сочетание признаков и дополнительных тестов позволяет установить причину и точный диагноз.

Этологические признаки в селекционных программах

Этологические признаки *Apis mellifera* обладают значимой наследуемостью и должны рассматриваться как полноправные компоненты селекционных программ наряду с продуктивностью и экстерьерными показателями. Наибольшую селекционную ценность представляют признаки, сочетающие высокую наследуемость с прямой практической значимостью: гигиеническое поведение (способность распознавать и удалять поражённый расплод), умеренную ройливость (оптимальный баланс между естественным размножением и сохранением продуктивности) и низкую агрессивность при сохранении жизнестойкости. Эти характеристики оказывают прямое влияние

на трудоёмкость обслуживания пасеки, сохранность семей и стабильность продуктивности. [6][7][12]

Практическая реализация отбора по этологическим признакам возможна даже на небольших пасеках за счёт применения стандартизированных полевых тестов (Табл. 3) и систематического ведения племенной карточки. Такой подход не требует сложного оборудования и позволяет получать сопоставимые данные между разными пасеками и регионами.

Важно учитывать, что связи между этологическими признаками, продуктивностью и устойчивостью носят нелинейный характер. Например, чрезмерно «спокойные» семьи могут демонстрировать пониженную жизнестойкость и слабую реакцию на паразитов, а высокая продуктивность нередко коррелирует с повышенной склонностью к роению и агрессивному оборонительному поведению. Поэтому оптимальный результат достигается при комплексном отборе, учитывающем корреляции между признаками.

Отбор целесообразно проводить по мультифакторному набору, интегрируя этологические характеристики с традиционными хозяйственно-биологическими показателями: продуктивностью, зимостойкостью и потреблением корма. При этом обязательным условием является региональная адаптация критериев отбора: оптимальные значения и желательные комбинации признаков зависят от лимитирующих факторов региона (климат, фенология медосбора, распространённость патогенов).

Для оценки функциональной готовности пчелосемьи к локальным условиям предлагается использовать интегральный индекс адаптивного профиля *(Iap)*, учитывая следующие этологические метрики: интенсивность фуражировочной активности и суточный ритм вылета — отражают синхронизацию поведения с фенологией медоносов и термическим режимом, нормированный показатель учитывает долю вылетов в оптимальные температурные окна (20–32°C); дистанция фуражировки и выбор источников нектара — служат индикаторами специализации к местной флоре, в индекс может быть включена доля посещений доминирующих медоносов региона (по пыльцевому анализу); поведенческие реакции (агрессивность, ройливость, санитарное поведение) — оцениваются как компоненты устойчивости к патогенам и управлению, в расчёт берётся частота проявления реакций в стандартных тестах и их корреляция с уровнем инвазий; [54][55]

ГЛАВА 3. МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ И ОРГАНИЗАЦИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методология настоящей работы построена как многоуровневая система оценки адаптивного потенциала пчелиных семей *Apis mellifera*, обеспечивающая последовательный переход от фундаментальных биологических закономерностей к практическим решениям в пчеловодстве. Особенность предложенного подхода заключается в интеграции классических биометрических методов с современными молекулярно-генетическими инструментами и региональным эколого-географическим анализом. Такая интеграция позволяет преодолеть условность дискретного таксономического деления и перейти к количественной оценке адаптаций на уровне локальных популяций.

Центральным расчётным инструментом выступает интегральный индекс адаптивного профиля *(Iap)*, агрегирующий данные по всем уровням биологической организации — от молекулярно-генетического и морфофизиологического до популяционно-видового и социально-колониального — и корректируемый с учётом региональных лимитирующих факторов. Ниже представлены методы, позволяющие обеспечить сбор исходных данных и их последующую валидацию для расчёта интегрального индекса адаптивного профиля.

Методы обобщения и классификации

Для систематизации литературных сведений и практических рекомендаций были применены методы обобщения и классификации. Это позволило сформировать унифицированный массив показателей, пригодный для количественной оценки адаптивных профилей. Существенное внимание уделено согласованию терминологического аппарата и стандартизации единиц измерения — данные меры обеспечивают воспроизводимость расчётов и сопоставимость результатов, полученных в рамках различных исследовательских работ.

В рамках проведённого системного анализа осуществлена формализация взаимосвязей между общей, частной и прикладной апиологией. На его основе разработаны критерии дифференциации уровней научного знания, а также механизмы трансляции научных результатов — от фундаментальных закономерностей, охватываемых общей апиологией, к региональным адаптационным особенностям, рассматриваемым в рамках частной апиологии, и далее — к практическим управленческим решениям на пасеке, составляющим предмет прикладной апиологии. Предложенный подход способствует устранению потенциальных противоречий между теоретическими обобщениями и практическими рекомендациями, а также гарантирует преемственность научных результатов в исследовательской и образовательной деятельности.

В ходе терминологического анализа были введены и операционализированы новые понятия — «апизоотехния», «апиагрономия», «апиветеринария», «апиэкология». Для каждого из них установлены чёткие критерии применения и очерчена сфера предметной ответственности.

С целью обеспечения прозрачности и воспроизводимости исследовательских результатов сформирован специализированный глоссарий. В нём каждый термин представлен не только определением, но и иллюстративными примерами его использования. Такой подход минимизирует риски интерпретационных расхождений и способствует доступности предложенной концептуальной рамки для широкого круга специалистов.

Морфометрический анализ позволил провести первичную оценку адаптивного потенциала локальных популяций *Apis mellifera*. В исследовании применён комплекс стандартизированных морфометрических измерений, обеспечивающих сопоставимость данных в межрегиональном и межлабораторном контексте: длина хоботка, кубитальный и тарзальный индексы. Методологическим постулатом выступает трактовка морфометрических индексов не в качестве изолированных таксономических маркеров, а в роли индикаторов адаптации к специфическим климатическим и кормовым условиям среды обитания. Такой подход расширяет прикладную ценность морфометрии и позволяет решать ряд научно-практических задач: формировать региональные шкалы адаптивных профилей; осуществлять предварительную идентификацию подвидов и выявлять гибридные формы до проведения молекулярно-генетического анализа; выполнять калибровку интегрального индекса адаптивного профиля в регионах с ограниченным доступом к генетическим данным.

Сравнительно-географический анализ реализован через сопоставление адаптивных профилей пчёл в различных регионах (средняя полоса России, Алтайский край) на основании данных полевых исследований. Для каждого региона определены лимитирующие экологические факторы (климат, медоносная база, антропогенное давление), задающие направление и интенсивность адаптаций. Результатом применения данного метода является формирование региональных шкал адаптивных профилей, отражающих не только средние значения признаков, но и их вариабельность в зависимости от условий среды. Это создаёт основу для расчёта интегрального индекса, учитывающего как внутривидовую изменчивость, так и региональную специфику.

В рамках настоящего исследования методы ДНК-типирования, микросателлитного анализа и SNP-генотипирования не применялись в эмпирической части работы — они были проанализированы в теоретическом обзоре и предложены в качестве перспективного инструментария для верификации таксономического статуса, а также количественной оценки генетической однородности и степени гибридизации локальных популяций *Apis mellifera*. Указанные методы обладают потенциалом для высокоточной

идентификации эволюционных ветвей и подвидов, а также для определения доли интрогрессии в составе локальных популяций. В предложенной концептуальной схеме молекулярно-генетические данные рассматриваются как основа для интеграции с морфометрическими показателями: генетические маркеры призваны выполнять функцию опорного критерия при калибровке шкал адаптивных профилей. Реализация такого комбинированного подхода позволит минимизировать риски ошибочной интерпретации клинальной изменчивости в качестве таксономических различий и обеспечит переход от дискретных таксономических категорий к непрерывной количественной оценке адаптивного потенциала популяций.

Расчёт интегрального индекса адаптивного профиля: схема и воспроизводимость

Интегральный индекс формируется на основе количественных показателей, полученных всеми перечисленными методами, и рассчитывается по следующей схеме: стандартизация показателей — приведение морфометрических, генетических и экологических данных к единой шкале; взвешивание признаков — учёт значимости отдельных параметров для жизнеспособности и продуктивности семьи; весовые коэффициенты определяются на основании литературных данных и экспертной валидации; агрегация данных по уровням биологической организации — объединение показателей молекулярно-генетического, морфофизиологического, популяционно-видового и социально-колониального уровней; коррекция на региональные лимитирующие факторы — учёт специфики условий содержания (климат, кормовая база, эпизоотическая ситуация) для повышения практической применимости индекса.

Указанная схема расчёта делает интегральный индекс воспроизводимым, прозрачным и пригодным как для научных сравнений, так и для практических решений в пчеловодстве. Все этапы исследования спроектированы с учётом возможности воспроизведения в других регионах, расчёт интегрального индекса описан пошагово.

ГЛАВА 4. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ *APIS MELLIFERA*

Внутривидовая дифференциация медоносной пчелы *Apis mellifera* представляет собой многоуровневый процесс, в котором генетическая основа реализуется через фенотипическую изменчивость на уровнях особи, семьи, популяции и подвида. Её изучение имеет фундаментальное и прикладное значение: с одной стороны, оно позволяет реконструировать эволюционную историю вида и уточнить таксономическую структуру, с другой — служит базой для сохранения локальных генофондов, контроля гибридизационных процессов и разработки научно обоснованных селекционных программ.

Актуальность методологического обоснования в данном контексте обусловлена рядом факторов. Во-первых, высокая степень фенотипической пластичности *Apis mellifera* и выраженная клинальная изменчивость ряда признаков (в том числе морфометрических и поведенческих) затрудняют однозначную идентификацию подвидов исключительно на основе внешних характеристик. Во-вторых, широкое перемещение пчелиных семей, интродукция и непреднамеренная гибридизация приводят к размыванию границ между исторически сложившимися локальными популяциями, что требует чувствительных инструментов для выявления примеси и оценки генетической целостности. В-третьих, для селекции и практического пчеловодства важно не только различать таксоны, но и оценивать их адаптивный потенциал — то есть выявлять генетические и фенотипические маркеры, ассоциированные с продуктивностью, устойчивостью к болезням и приспособленностью к конкретным природно-климатическим условиям.

Цель настоящего раздела — систематизировать и обосновать комплекс методов, позволяющих надёжно дифференцировать внутривидовые таксоны *Apis mellifera*, выявлять гибридные комплексы и оценивать адаптивные профили популяций. (см. Приложение 2.). Комплексный подход к изучению популяционной структуры основан на сочетании морфологических и генетических критериев. [5] Для достижения этой цели в разделе последовательно рассматриваются классические морфометрические подходы; молекулярно-генетические инструменты, обеспечивающие объективную оценку генетической структуры и выявление интрогрессии; принципы интеграции разнородных данных в рамках комплексного подхода, позволяющего повысить достоверность выводов и минимизировать ошибки, связанные с фенотипической пластичностью или ограниченным набором маркеров.

4.1. Морфометрические методы исследования

Морфометрия представляет собой традиционный и наиболее доступный подход к идентификации подвидовой принадлежности медоносной пчелы.

Метод базируется на количественном анализе экстерьерных признаков рабочих особей. Методологическая основа заложена в трудах Г. А. Кожевникова (1900), В. В. Алпатова (1927, 1948) [1], Г. Гетце (1964) и Ф. Руттнера (1978), которые разработали стандартизированные протоколы, включающие свыше 40 морфологических параметров. [1][5][23]

Основные морфометрические параметры (Табл. 4)

Длина хоботка — линейный промер, имеющий выраженную биологическую и хозяйственную значимость. Длина хоботка коррелирует с глубиной трубки венчика у местных медоносов: пчёлы с более длинным хоботком эффективнее работают на растениях с трубчатыми цветками (красный клевер, донник). Практическое применение заключается в подборе линий для конкретных медосборных условий. [6][49]

Кубитальный индекс — отражает пропорции жилкования третьей кубитальной ячейки переднего крыла. В отечественной традиции (по В. В. Алпатову) рассчитывается как отношение длины меньшего отрезка жилки к большему, выраженное в процентах; в зарубежной школе (по Гетце) — как отношение большего отрезка к меньшему. Этот маркер отличается высокой таксономической ценностью: он слабо коррелирует с другими экстерьерными признаками и в меньшей степени подвержен сезонной изменчивости, что делает его ключевым при внутривидовой идентификации. [1][55]

Тарзальный индекс— определяется как отношение ширины первого членика задней лапки к его длине (выражается в процентах). Этот индекс помогает уточнить принадлежность особи к определённому морфо-экологическому профилю. [48][55]

Для углублённого анализа также применяют следующие показатели:

Длина и ширина правого переднего крыла — линейные промеры, характеризующие размерные параметры крыла. Длина и ширина правого переднего крыла служат базовыми линейными параметрами, позволяющими оценивать размерную изменчивость в пределах пчелиных семей и локальных популяций. При этом для выявления межгрупповых различий (в том числе между географическими популяциями и адаптивными комплексами) более информативны относительные показатели — индексы, интегрирующие пропорции морфологических структур. [1][49][55]

Дискоидальное смещение — качественный признак, характеризующий взаимное расположение радиальной, третьей кубитальной и дискоидальной ячеек переднего крыла. Определяется по положению точки пересечения жилки радиального сектора и третьей радиомедиальной жилки относительно перпендикуляра, проведённого через две максимально удалённые точки второй радиальной ячейки. Выделяют три варианта: положительное (+), нейтральное (0) и отрицательное (−). Признак обладает высокой дискриминирующей способностью при разделении подвидов, особенно в условиях гибридизации, где он может превосходить по информативности кубитальный индекс.

Гантельный индекс — отношение линейного расстояния между определёнными точками пересечения жилок третьей кубитальной ячейки крыла. Используется совместно с кубитальным индексом и дискоидальным смещением как элемент крылового морфометрического комплекса.

Длина и условная ширина третьего тергита — продольный и поперечный промеры спинного склерита брюшка. Ширина измеряется между центрами выступов (аподем) и характеризует габитус тела. Строение брюшка по данным длины и ширины тергитов и стернитов характеризует массивность тела пчелы и косвенно — размеры медового зобика.

Длина и ширина третьего стернита — аналогичные промеры вентрального склерита брюшка, измеряемые от вершины выступа (аподемы) до противоположного края. Дополняют характеристику пропорций брюшка.

Длина и ширина воскового зеркальца — продольный (меньший) и поперечный (наибольший) диаметры воскового зеркальца, измеряемые на третьем стерните. Характеризуют степень развития восковыделительного аппарата.

Расстояние между восковыми зеркальцами — дополнительный промер, введённый Ф. Руттнером для расширенной морфометрической характеристики.

Длина волосков на пятом тергите — параметр опушения, оцениваемый по отношению к эталону. Классифицируется как «короткая» (0,25–0,35 мм), «средняя» и «длинная» (0,4–0,6 мм). Признак информативен для разделения северных подвидов (среднерусский — длинные волоски) от южных (карпатский, краинский, итальянский — короткие).

Ширина полосы томентума[24] и ширина тёмной полосы за томентумом на четвёртом тергите — признаки, характеризующие степень развития воскового налёта и пигментации кутикулы, введённые Гетце. Используются для дополнительной дифференциации подвидов. [16][48][55]

Количество зацепок на заднем крыле — меристический (счётный) признак, характеризующий степень развития сцепного аппарата крыльев. Коррелирует с размерами тела, однако не обладает высокой таксономической разрешающей способностью для разделения подвидов *A. mellifera* и рассматривается как вспомогательный параметр.

Углы жилкования переднего крыла — система из 11 углов между точками пересечения жилок. Применяется преимущественно в геометрической морфометрии и многомерном статистическом анализе.

Пигментация тергитов, щитка и верхней губы — качественные признаки, оцениваемые по балльным шкалам (девятибалльная шкала Goetze; десятибалльная шкала Руттнера). Характеризуют степень выраженности жёлтого пигмента на кутикуле.

---

[24] **Томентум** — густой войлоковидный покров из коротких прижатых волосков на кутикуле; в морфометрических описаниях учитывается как качественная характеристика опушения сегментов тела (плотность, протяжённость, однородность) и может коррелировать с адаптивными особенностями экотипа

Окраска тергитов и плотность опушения служат экспресс-критериями предварительной полевой оценки принадлежности к адаптивному комплексу. [5][10][49]

Стандартизация измерений

Для обеспечения сопоставимости и достоверности результатов необходимо следовать единым методическим подходам. В российской практике ориентируются на стандарт ФГБНУ «ФНЦ пчеловодства» — «Методика измерения экстерьерных признаков медоносных пчёл СТО 00669424-001–2021». Измерения проводят с использованием стереоскопического микроскопа с окуляр-микрометром. Линейные промеры, полученные в делениях окулярной шкалы, переводят в миллиметры, а индексы выражают в процентах. Важное правило: признаки, расположенные на парных органах (крылья, лапки), измеряют на правой стороне тела, чтобы минимизировать ошибки, связанные с флуктуирующей асимметрией. [6][54][55]

Источники ошибок

При проведении морфометрического анализа возможны различные источники погрешностей, которые необходимо учитывать:

Сезонная изменчивость. Ряд размерных признаков (длина крыла, ширина тергита) варьирует в течение сезона. На эти колебания влияют трофическое обеспечение личинок и температурный режим на стадии куколки. При этом кубитальный индекс и дискоидальное смещение в меньшей степени подвержены сезонной вариабельности.

Субъективность качественной оценки. Некоторые признаки (например, класс окраски) определяются визуально, что создаёт риск межнаблюдательной вариации. Одним из способов снижения этой погрешности является переход к цифровому анализу изображений: он позволяет перевести качественные признаки в количественные (например, измерить угол дискоидального смещения в градусах).

Гибридизация. В условиях широкого ареала и активного скрещивания популяций классическая морфометрия может оказаться недостаточно информативной [47][48]. В таких случаях целесообразно комбинировать её с молекулярно-генетическими методами.

Трудоёмкость ручной разметки. При анализе большого объёма материала вручную возникает риск операторских ошибок.

Морфометрические показатели выражаются в форме относительных величин — пропорций и индексов — и принципиально отличаются от абсолютных линейных размеров. Использование именно относительных метрик позволяет минимизировать вклад индивидуальной размерной изменчивости, обусловленной онтогенетическими и средовыми факторами, и выделить устойчивые пропорции, имеющие таксономическую и экологическую значимость. [3][4][5]

В прикладном аспекте такой подход обеспечивает объективную количественную оценку изменчивости на уровне отдельных семей, локальных популяций и географических групп, а также мониторинг динамики морфологических характеристик в пространственно-временном континууме. Для реализации этих задач эффективно применяются методы многомерного статистического анализа — в частности, дискриминантный и кластерный анализ, а также метод главных компонент (PCA), которые позволяют формализовать различия между выборками и выявлять устойчивые морфологические паттерны. [10][11][15]

Сводная характеристика морфометрических показателей, их биологического смысла и практического применения представлена в табл. 4.

Таблица 4. Морфометрические показатели медоносной пчелы (*Apis mellifera*)

Показатель	Биологический смысл	Практическое применение
Длина хоботка	Корреляция с доступностью нектара в цветках; адаптация к флористическому спектру региона	Подбор линий для регионов с преобладанием трубчатых цветков; оценка локальной адаптации
Кубитальный индекс	Подвидоспецифичный признак, отражающий пропорции жилкования третьей кубитальной ячейки крыла; слабо подвержен сезонной изменчивости	Таксономическая идентификация подвидов; мониторинг гибридизации;
Тарзальный индекс	Пропорции голени; маркер морфо-экологического профиля	Подтверждение принадлежности к адаптивному комплексу
Длина и ширина переднего крыла	Размерные параметры крыла, коррелирующие с лётной активностью; подвержены сезонной изменчивости	Дифференциация пчелиных семей в пределах локальной популяции; оценка трофического обеспечения на личиночной стадии»
Дискоидальное смещение	Качественный признак взаимного расположения ячеек крыла; рецессивный, кодируемый одним геном; контрастен между северными и южными подвидами	Оценка уровня гибридизации и дифференциация подвидов в локальных популяциях; сопоставление морфометрических профилей с результатами генотипирования по маркерам мтДНК
Гантельный индекс	Отношение сегментов жилкования третьей кубитальной ячейки; элемент крылового морфометрического комплекса	Дополнительная идентификация подвидов совместно с кубитальным индексом и дискоидальным смещением
Длина и ширина третьего тергита	Пропорции спинного склерита брюшка; характеризуют массивность тела и косвенно размеры медового зобика	Размерная характеристика подвидов; контроль трофического обеспечения личиночной стадии
Длина и ширина третьего стернита	Пропорции вентрального склерита брюшка	Расширенная морфометрическая характеристика; комплексный анализ пропорций тела
Длина и ширина воскового зеркальца	Развитие восковыделительного аппарата; подвидоспецифичная вариация размеров	Дополнительная диагностика подвидов; оценка функционального состояния восковыделительной системы
Расстояние между восковыми зеркальцами	Дополнительный морфометрический параметр брюшка (по Руттнеру)	Расширенная характеристика пропорций вентрального склерита
Длина волосков на 5-м тергите	Степень развития опушения; адаптация к климатическим условиям (теплоизоляция)	Разделение северных (длинные) и южных (короткие) подвидов; оценка климатической адаптации
Ширина томентума и тёмной полосы на 4-м тергите	Степень развития воскового налёта и пигментации кутикулы	Дополнительная дифференциация подвидов

Количество зацепок на заднем крыле	Степень развития сцепного аппарата крыльев; корреляция с размером тела	Вспомогательный признак при комплексном морфометрическом анализе
Углы жилкования переднего крыла	Геометрия жилкования как интегративная характеристика формы крыла	Геометрическая морфометрия; дискриминантный анализ DAWINO; многомерный анализ популяций
Пигментация тергитов, щитка, верхней губы	Степень выраженности жёлтого пигмента на кутикуле; адаптация к климату	Оценка соответствия подвидовым стандартам по балльным шкалам
Окраска тергитов, плотность опушения	Адаптация к климату (теплоизоляция, защита от УФ-излучения)	Быстрая полевая идентификация; оценка соответствия местным условиям

Несмотря на высокую информативность морфометрических показателей, их интерпретация осложняется фенотипической пластичностью и клинальной изменчивостью ряда признаков. Для верификации таксономической принадлежности и объективной оценки адаптивного потенциала популяций морфометрические данные целесообразно дополнять молекулярно-генетическими маркерами, отражающими реальную генетическую структуру и позволяющими выявлять интрогрессию даже при слабой морфологической дифференциации.

4.2. Молекулярно-генетические методы исследования

Данные методы служат объективным инструментом верификации таксономической принадлежности, оценки генетического разнообразия и мониторинга популяционной структуры пчел. В комплексе с морфометрией позволяют дифференцировать подвиды и локальные линии даже при выраженной фенотипической конвергенции, обусловленной адаптацией к сходным экологическим условиям. В рамках предложенной концепции молекулярно-генетические данные интегрируются с морфометрическими: генетические маркеры служат опорой для калибровки шкал адаптивных профилей. Такой комбинированный подход снижает риски ошибочной интерпретации клинальной изменчивости как таксономических различий и позволяет перейти от дискретных таксономических категорий к непрерывной количественной оценке адаптивного потенциала популяций.

Основные типы молекулярно-генетических маркеров

Митохондриальная ДНК (мтДНК[25])

Митохондриальная ДНК традиционно применяется для реконструкции материнских линий и оценки филогеографической структуры популяций. Митохондриальный геном *A. mellifera* — кольцевая молекула длиной приблизительно 16 500 пар нуклеотидов (п.н.)[26], кодирующая 13 белков

[25] **мтДНК (митохондриальная ДНК)** — кольцевая молекула ДНК, локализованная в митохондриях клетки; у *Apis mellifera* имеет длину ~16 500 п. н. Наследуется исключительно по материнской линии, не подвергается рекомбинации; кодирует 13 белков дыхательной цепи, 2 рРНК и 22 тРНК.

[26] **п. н.** — пары нуклеотидов; единица измерения длины молекулы ДНК.

дыхательной цепи, 2 рРНК и 22 тРНК, а также включающая некодирующий контрольный регион (D-loop[27]). Ключевые свойства мтДНК — материнское наследование, отсутствие рекомбинации и относительно высокая скорость накопления нуклеотидных замен — делают её удобным маркером для прослеживания материнских родословных, выявления гаплогрупп[28] и установления направления исторических миграций.

Наиболее информативным участком у медоносной пчелы является межгенный локус COI–COII[29], расположенный между генами первой и второй субъединиц цитохром-с-оксидазы. Структурная основа локуса — тандемные повторы[30] консенсусной последовательности (элементы P и Q), число и порядок которых варьируют между эволюционными ветвями *A. mellifera*, обеспечивая надёжную дифференциацию при ПЦР[31]-анализе с последующим электрофоретическим разделением.

Дифференциация эволюционных ветвей *A. mellifera*:

Ветвь C (*A. m. carnica, A. m. caucasica, A. m. ligustica*): локус представлен единственным элементом Q; размер ампликона (фрагмента ДНК, полученный в результате полимеразной цепной реакции) — около 350 п. н.; Ветвь M (*A. m. mellifera, A. m. iberiensis*): локус содержит комбинации PQQ, PQQQ, PQQQQ; размеры ампликонов — от 600 до 1000 п. н.; Ветвь A (*A. m. scutellata, A. m. capensis, A. m. intermissa*): локус включает элементы P и BB; размер ампликона — около 550 п. н.; Ветвь O (*A. m. anatoliaca, A. m. meda*): локус содержит комбинации PQ и PQQ; размеры ампликонов — 450–650 п. н.

Дополнительная рестрикция эндонуклеазой DraI[32] применяется для дополнительного расщепления ампликонов COI–COII) позволяет выявлять тонкую митотипическую структуру: в ветви M описано 91 митотип (вариант митохондриального генома, определяемый по совокупности нуклеотидных замен и/или структурных особенностей; используется для классификации материнских линий.), в ветви A — 30, в ветви C — 5, в ветви O — 7.

---

[27] **D-loop (контрольный регион)** — некодирующий участок митохондриального генома, характеризующийся высокой вариабельностью; используется для выявления тонкой популяционной структуры и описания новых митотипов.

[28] **Гаплогруппа** — группа гаплотипов, имеющих общего предка по одной из линий наследования (в случае мтДНК — по материнской). **Гаплотип** — набор сцепленных аллелей на одном хромосомном участке (для мтДНК — конкретная вариантная последовательность), наследуемых как единое целое.

[29] **Локус COI–COII** — межгенный участок митохондриального генома, расположенный между генами первой (COI) и второй (COII) субъединиц цитохром-с-оксидазы; содержит тандемные повторы элементов P и Q, по числу и составу которых проводится дифференциация эволюционных ветвей *A. mellifera*.

[30] **Тандемные повторы** — последовательно расположенные копии нуклеотидной последовательности; у локуса COI–COII представлены консенсусными элементами P (~67 п. н.) и Q (~196 п. н.).

[31] **ПЦР (полимеразная цепная реакция)** — метод амплификации (множественного копирования) заданного фрагмента ДНК in vitro с использованием термостабильной ДНК-полимеразы и пары праймеров.

[32] **DraI** — рестрикционная эндонуклеаза (рестриктаза)

Для повышения филогенетического разрешения применяют также фрагмент гена ND2 (обеспечивает дифференциацию всех четырёх ветвей, включая неразличимые по COI–COII ветви C и O) и контрольный регион D-loop[33] (для выявления тонкой популяционной структуры).

Микросателлитные локусы (STR/SSR[34])

Микросателлиты представляют собой короткие тандемные повторы (мономерное звено 2–6 п. н.), дисперсно расположенные по ядерной ДНК. Они наследуются кодоминантно[35] от обоих родителей, характеризуются высокой степенью полиморфизма (в среднем 9–11 аллелей на локус, гетерозиготность[36] 0,81–0,86) и применяются для оценки интрогрессивной[37] гибридизации, анализа генетической структуры популяций, оценки инбридинга[38] и гетерозиготности, а также для паспортизации линий и контроля происхождения племенной продукции. Стандартизованные панели STR-маркеров обеспечивают сопоставимость данных между лабораториями:

Панель A. Estoup et al. (1995): 7 локусов (B124, A7, A24, A113, A28, A88, A43).

Панель P. Franck et al. (1998, 2000): 8 локусов для дифференциации ветвей A, M, C, O.

Панель Р.А. Ильясова с соавт. (2006–2019): 9 локусов (Ap243, 4a110, A24, A8, A43, A113, A88, Ap049, A28) для оценки локальных популяций *A. m. mellifera*.

Панель из 22 полиморфных SSR-маркеров для дифференциации подвидов и экотипов в Сибири.

---

[33] **D-loop (контрольный регион)** — некодирующая область митохондриальной ДНК, содержащая основные регуляторные элементы для инициации репликации и транскрипции мтДНК; основной маркером для выявления тонкой популяционной структуры и описания новых митотипов.

[34] **STR/SSR (Short Tandem Repeats / Simple Sequence Repeats)** — короткие тандемные повторы; микросателлитные локусы ядерной ДНК с мономерным звеном 2–6 п. н. Наследуются кодоминантно от обоих родителей; характеризуются высоким полиморфизмом.

[35] **Кодоминантное наследование** — тип наследования, при котором в гетерозиготе экспрессируются оба аллеля и оба могут быть идентифицированы при генотипировании (в отличие от доминантного/рецессивного, где один аллель маскирует другой).

[36] **Гетерозиготность** — доля гетерозиготных (несущих два разных аллеля) особей в выборке по данному локусу или по совокупности локусов; используется как мера генетического разнообразия популяции.

[37] **Интрогрессия** — проникновение генетического материала одного вида или подвида в геном другого в результате гибридизации и повторных возвратных скрещиваний; приводит к частичной замене генома при сохранении отдельных аллелей «донорной» линии.

[38] **Инбридинг** — близкородственное скрещивание; приводит к повышению гомозиготности и снижению генетического разнообразия в популяции.

Ограничения метода связаны с высокой частотой мутаций STR-локусов, что может приводить к гомоплазии[39] (независимое возникновение аллелей одинаковой длины) и появлению нулевых аллелей[40] (аллели, не амплифицируемые при ПЦР из-за мутаций в сайтах посадки праймеров). Эти явления смещают оценки аллельного богатства и гетерозиготности; минимизация достигается за счёт валидированных праймеров, подбора оптимальных температур отжига и повторных генотипирований.

SNP-маркеры (однонуклеотидные полиморфизмы[41])

SNP обеспечивают высокую плотность покрытия генома и позволяют проводить детальный анализ генетической структуры, выявлять адаптивные локусы и количественно оценивать вклад отдельных предковых компонентов. Референсный геном[42] *A. mellifera* (Amel_HAv3) имеет размер около 225 млн п. н., включает 15 314 генов и состоит из 16 хромосом.

На основе полногеномных данных разработаны панели SNP различной плотности:

Исходный набор из 1536 SNP (Whitfield et al., 2006).

Сокращённые панели из 48–384 SNP (Muñoz et al., 2015) для рутинной идентификации и оценки интрогрессии.

Панель из 50 SNP, отобранных по критериям F_ST[43] и PCA.[44]

---

[39] **Гомоплазия** — независимое возникновение одинаковых по длине (и внешне неразличимых) аллелей микросателлитных локусов в результате разных мутационных событий; приводит к занижению оценки генетических различий между особями.

[40] **Аллель** — вариант последовательности ДНК в конкретном локусе генома, отличающийся от других вариантов этого локуса числом тандемных повторов (для STR-локусов) либо нуклеотидными заменами (для SNP-локусов). У диплоидного организма (включая рабочих особей *Apis mellifera*) в каждом аутосомном локусе присутствуют два аллеля (по одному на каждой гомологичной хромосоме), их сочетание формирует генотип по данному локусу.

[41] **SNP (single nucleotide polymorphism, однонуклеотидный полиморфизм)** — устойчивый вариант последовательности ДНК, обусловленный заменой одного нуклеотида в конкретном локусе генома.

[42] **Референсный геном** — консенсусная (эталонная) сборка последовательности ДНК вида, полученная на основе секвенирования одного или нескольких образцов и многократно уточнённая в ходе аннотации генов, регуляторных элементов и структурных особенностей; служит универсальной координатной системой для описания генетических вариантов, картирования маркеров и сравнения индивидуальных геномов

[43] **FST (фиксационный индекс)** — статистика в популяционной генетике, которая количественно оценивает уровень генетической дифференциации между двумя или более популяциями. Значение FST колеблется от 0 (нет различий) до 1 (полная дифференциация).

[44] **PCA** — многомерный статистический метод линейного преобразования исходных переменных в новый набор некоррелированных переменных (главных компонент), упорядоченных по убыванию доли объяснённой дисперсии. В популяционно-генетических исследованиях PCA применяют для визуализации структуры генетической изменчивости, выявления кластеров популяций и обнаружения аномальных выборок; координаты особей в пространстве первых главных компонент отражают степень их генетического сходства/различия, рассчитанного на основе частот аллелей по множеству локусов.

Панель из 4094 SNP для точного предсказания родословной (точность ~96,2%).

44K SNP-чип для поиска ассоциаций с устойчивостью к *Varroa destructor* и другими признаками.

SNP-маркеры обладают биполиморфизмом (два аллеля на локус), что снижает их индивидуальную информативность по сравнению с микросателлитами, однако это компенсируется возможностью одновременного анализа множества локусов. SNP-генотипирование характеризуется высокой воспроизводимостью, низким уровнем артефактов и пригодностью для автоматизации на платформах высокопроизводительного генотипирования. Полногеномные ассоциативные исследования (GWAS[45]) с использованием 44K SNP-чипов выявляют локусы, ассоциированные с устойчивостью к заболеваниям и поведенческими признаками (Табл. 5).

Таблица 5. Выбор метода в зависимости от задачи исследования

Задача	Оптимальный метод	Обоснование
Реконструкция филогении, оценка материнской линии, направление миграций	мтДНК (COI–COII, ND2, D-loop)	Материнское наследование, отсутствие рекомбинации, достаточный полиморфизм для различения ветвей
Индивидуальная идентификация, паспортизация, установление родства, оценка инбридинга	Микросателлиты (STR)	Высокая дифференцирующая способность, кодоминантное наследование
Детальный анализ генетической структуры, поиск адаптивных локусов, геномная селекция	SNP-панели	Высокая плотность покрытия, воспроизводимость, пригодность для GWAS и автоматизации
Оценка интрогрессии и гибридизации	Комбинация мтДНК + ядерные маркеры (STR/SNP)	Различие в наследовании позволяет выявить несоответствие материнской и отцовской линий

Продемонстрировать синергию двух типов маркеров можно на примере исследования локальной бурзянской популяции *Apis mellifera mellifera* в заповеднике «Шульган-Таш» (Республика Башкортостан). Учёные провели одновременный анализ: изучили митотипическую структуру по межгенному участку COI–COII митохондриальной ДНК и оценили ядерную изменчивость, проанализировав полиморфизм девяти микросателлитных локусов (SSR). Результаты показали следующее: около 17,5% исследованных семей несли митотип Q. Поскольку этот вариант характерен для южных подвидов (например, *A. m. carpathica*, *A. m. caucasica*, относящихся к эволюционной ветви C), а для аборигенной бурзянской пчелы типичен митотип PQQ (эволюционная ветвь M), данный факт указал на проникновение «южных»

[45] **GWAS (Genome-Wide Association Study, полногеномный поиск ассоциаций)** — статистический метод выявления связи между геномными вариантами (преимущественно SNP) и фенотипическими признаками (в т. ч. устойчивостью к патогенам, продуктивностью, поведенческими чертами) путём сравнения частот аллелей в выборках с разными значениями признака.

генов по материнской линии. Однако только митохондриальных данных недостаточно, чтобы судить о полной картине гибридизации: мтДНК отражает лишь одну линию наследования. Поэтому микросателлитный анализ ядерной ДНК позволил количественно оценить долю интрогрессии по всему геному и выявить семьи, где наблюдалось смешанное (гибридное) происхождение — где «южные» аллели проникли и по отцовской линии (через трутней). В итоге комбинация методов дала более полную картину: она не только зафиксировала факт примеси, но и позволила оценить её масштаб.

Таким образом, молекулярно-генетические методы служат надёжным инструментом для решения широкого спектра задач в апиологии — от таксономической идентификации до мониторинга генетического разнообразия и разработки селекционных программ. При этом их максимальная эффективность достигается при интеграции с морфометрическими данными и использовании в качестве объективного критерия при разрешении разногласий.

4.3. Сравнительный анализ методов: зоны пересечения, способы разрешения противоречий и обоснование комплексного подхода

Сравнительный анализ морфометрических и молекулярно-генетических методов исследования внутривидовой дифференциации пчел показывает, что ни один из них в отдельности не обеспечивает исчерпывающей характеристики популяционной структуры. Каждый подход обладает специфическими преимуществами и ограничениями, определяющими его место в системе многоуровневой оценки.

Морфометрический анализ сохраняет свою ценность как метод массового скрининга: он экономичен, не требует специализированного лабораторного оборудования и позволяет оперативно характеризовать большие выборки по стандартизованным индексам. Однако в зонах контакта подвидов и потенциального скрещивания морфометрические данные, не подтверждённые молекулярно-генетической верификацией [17], не обеспечивают достоверности. В таких случаях распределения признаков приобретают бимодальный или размытый характер, что отражает клинальную изменчивость и интрогрессивную гибридизацию, но не позволяет количественно оценить степень генетического смешения.

Молекулярно-генетические методы, в свою очередь, преодолевают эти ограничения за счёт прямой оценки генетической структуры популяций: они позволяют выявлять скрытую гибридизацию, количественно измерять долю интрогрессии и реконструировать материнские линии независимо от фенотипического проявления. Тем не менее, генетические маркеры сами по себе не дают представления об адаптивном потенциале популяции — её зимостойкости, устойчивости к патогенам, продуктивности, — поскольку эти

характеристики формируются на стыке генетической детерминации и средового воздействия и требуют поведенческих и физиологических оценок.

При расхождении морфометрических и молекулярно-генетических данных, наиболее типичном для зон гибридизации, разрешение противоречий осуществляется в соответствии с принципом приоритета генетических критериев. Морфометрические показатели в таких случаях интерпретируются не как таксономические маркеры, а как количественные характеристики адаптивного профиля, отражающие фенотипическую реализацию генетической изменчивости в конкретных экологических условиях, что исключает ошибочную трактовку клинальной изменчивости как таксономических различий и позволяет корректно классифицировать гибридные семьи.

Для надёжной внутривидовой дифференциации и полноценной оценки популяций используется комплексный подход, объединяющий три уровня анализа: морфометрия — массовый скрининг, первичная классификация, оценка адаптивного профиля по экстерьерным признакам; молекулярная генетика — верификация таксономической принадлежности, количественная оценка интрогрессии и генетического разнообразия; оценка адаптивного потенциала по хозяйственно-биологическим признакам (зимостойкость, устойчивость к патогенам, продуктивность).

Ключевым условием эффективности комплексного подхода является стандартизация протоколов на всех уровнях: единые панели морфометрических промеров, стандартизованные наборы генетических маркеров и воспроизводимые методики оценки физиолого-поведенческих признаков. Только при соблюдении этого условия данные оказываются сопоставимыми между пасеками, сезонами и регионами, что особенно важно для мониторинга динамики популяционной структуры во времени.

Для селекционных целей комплексный подход обеспечивает принципиально важное смещение акцента: от оценки «чистоты» линии как единственного критерия — к интегральной оценке адаптивного профиля, включающего генетическую типичность, уровень разнообразия и фенотипическую реализацию хозяйственно-полезных признаков. Это особенно значимо для популяций, длительно адаптированных к локальным условиям, у которых природная гибридизация не всегда означает утрату адаптивного потенциала.

ГЛАВА 5. ЧАСТНАЯ АПИОЛОГИЯ

В главе 2 представлен анализ базовых категорий общей апиологии, охватывающих эволюцию и систематику *Apis mellifera*, типологию изменчивости, а также морфологические, физиологические, поведенческие и экологические характеристики вида. На базе указанных теоретических положений обоснован переход к проблематике частной апиологии, в рамках которой исследовательский фокус смещается с универсальных биологических характеристик вида на вопросы внутривидовой дифференциации, пространственной структуры популяций и механизмов локальной адаптации. При этом типы изменчивости и морфометрические признаки рассматриваются в качестве методологического инструментария, позволяющего не только выделять эволюционные ветви и подвиды, но и формировать научно обоснованные подходы к управлению генетическими ресурсами вида.

Частная апиология выполняет функцию связующего звена между фундаментальными биологическими закономерностями *Apis mellifera* и прикладными задачами пчеловодства. В её предметное поле входит раскрытие таксономической структуры вида, характеристика эволюционных ветвей и подвидов, а также установление корреляций между историческими процессами расселения и формированием современных адаптивных комплексов. Особое внимание в рамках данного раздела уделено обоснованию выбора диагностических признаков для дифференциации подвидов, исследованию пространственных закономерностей изменчивости морфофизиологических параметров, а также изучению механизмов формирования гибридных популяций и их эволюционной значимости. Полученные данные выступают необходимой эмпирико-теоретической базой для разработки стратегий сохранения локальных форм и поддержания генетического разнообразия вида.

Таким образом, частная апиология представляет собой междисциплинарную область знания, интегрирующую данные таксономии, экологии, генетики и прикладной биологии с целью формирования детализированной характеристики внутривидового разнообразия *Apis mellifera*. Её научная ценность заключается в раскрытии причинно-следственных связей между эволюционными процессами, пространственной организацией вида и адаптивными стратегиями, складывающимися под влиянием локальных экологических факторов.

5.1. Эволюционные ветви и подвиды *Apis mellifera*: ареалы, морфологические и экологические особенности

Предметом настоящего раздела выступает эволюционные ветви и подвиды медоносной пчелы в контексте их географического распространения, морфологической дифференциации и экологической адаптации. Основной

аналитический акцент сделан на исследовании взаимосвязи генетической структуры вида с пространственной организацией популяций, а также на выявлении закономерностей формирования локальных адаптивных комплексов, сохраняющих научную и прикладную значимость для отечественной апиологии.

В основу изложения заложено представление о том, что внутривидовое разнообразие *Apis mellifera* сформировалось в результате длительной аллопатрической эволюции, в ходе которой популяции вида адаптировались к широкому спектру климатических, флористических и экологических условий обширного ареала, охватывающего Европу, Африку и значительную часть Азии. Исторические процессы расселения, сопровождавшиеся периодической изоляцией и последующим расширением контактов между популяциями, привели к возникновению сложной мозаики подвидовых группировок, объединяемых в эволюционные ветви. К настоящему времени на основании молекулярно-генетических данных принято выделять несколько таких ветвей, для каждой из которых характерны специфические морфометрические, поведенческие и физиологические признаки, отражающие адаптацию к региональным условиям среды.

В рамках данного раздела решается комплекс взаимоувязанных научно-исследовательских задач:

Систематизация таксономической структуры *Apis mellifera* на уровне эволюционных ветвей и ключевых подвидов. Систематизация опирается на современные молекулярно-генетические данные, полученные с использованием микросателлитного анализа, SNP-генотипирования и исследования митохондриальных маркеров. Особое внимание уделяется сопоставлению классификаций, основанных на морфометрическом подходе (в традиции Ф. Руттнера и его научной школы), с результатами молекулярного типирования, позволяющими уточнить филогеографическую картину и выявить границы эволюционных ветвей. Рассматриваются вопросы номенклатурной стабильности и дискуссионных аспектов подвидового статуса отдельных популяций.

Характеристика морфологических, поведенческих и экологических адаптаций основных подвидов. Характеристика включает описание как традиционных морфометрических показателей (длина хоботка, кубитальный индекс, тарзальный индекс, особенности пигментации), так и поведенческих и физиологических параметров (зимостойкость, склонность к роению, оборонительное поведение, ритм лётной активности, интенсивность восковыделения). Для каждого подвида определяются показатели, пригодные для полевой и лабораторной идентификации, и указываются пределы их вариабельности, установленные в литературных источниках. Это формирует эмпирическую базу для последующего расчёта интегрального индекса адаптивного профиля.

Анализ пространственного распределения локальных линий и гибридных зон, в том числе в пределах российского ареала. На территории Российской Федерации наблюдается выраженное пространственное расслоение популяций: в северных и лесных регионах сохраняются рефугиумы аборигенной тёмной лесной пчелы (*A. m. mellifera*, эволюционная ветвь M), тогда как в центральных и южных регионах преобладают гибридные комплексы, сформировавшиеся в результате многолетних перемещений пчелиных семей и межлинейного скрещивания. Анализ гибридных зон включает оценку степени интрогрессии, направленности потока генов и влияния антропогенных факторов (массовые перевозки пчёл, коммерческое разведение, селекционные программы) на структуру локального генофонда. Особое внимание уделено выявлению регионов, где сохраняются относительно чистые в генетическом отношении популяции, имеющие приоритетное значение для сохранения биоразнообразия вида.

Обоснование применения комплексных подходов, объединяющих морфометрические и молекулярно-генетические методы, для корректной идентификации подвидов и количественной оценки уровня гибридизации. Морфометрический анализ, традиционно применяемый в отечественной практике, обладает высокой воспроизводимостью и не требует дорогостоящего лабораторного оборудования, однако его разрешающая способность снижается в зонах интенсивной гибридизации, где морфологические признаки образуют непрерывные спектры. Молекулярно-генетические методы, напротив, обеспечивают высокую точность идентификации эволюционных ветвей и количественную оценку доли интрогрессии, но их повсеместное применение ограничено экономическими и логистическими факторами. Комбинированный подход, при котором морфометрические данные калибруются по результатам генетического типирования, позволяет преодолеть ограничения каждого метода в отдельности и обеспечивает надёжность идентификации в широком диапазоне условий — от рефугиумов с относительно чистыми популяциями до зон активной гибридизации.

Формирование методологической основы для последующих разделов монографии, посвящённых построению адаптивных профилей популяций и расчёту интегрального индекса. Решение этой задачи предполагает отбор диагностически значимых параметров, обоснование их весовых коэффициентов и установление пороговых значений для дифференциации адаптивных стратегий. Сформулированные в данном разделе критерии и классификационные схемы служат концептуальным мостом между описательным таксономическим анализом и количественной оценкой адаптивного потенциала, реализуемой в прикладных разделах работы.

Таким образом, содержание раздела обеспечивает последовательный переход от характеристики эволюционных ветвей и подвидов *Apis mellifera* к формированию инструментария количественной оценки внутривидового

разнообразия, что соответствует общей логике монографии и целям построения интегральной системы оценки адаптивных профилей популяций пчел.

5.1.1. Эволюционная ветвь A

Географическая дифференциация эволюционной ветви A отражает широкий спектр экологических условий, в которых сформировались её представители, — от тропических и полузасушливых ландшафтов до горных экосистем и изолированных островных ареалов. Пространственная обособленность ряда местообитаний выступала значимым фактором микроэволюционных процессов, способствуя закреплению локальных адаптаций и формированию эндемичных форм. В целях систематизации морфологических, поведенческих и экологических характеристик подвидов ветви A представлена детализированная сравнительная характеристика наиболее значимых таксонов (табл. 6), позволяющая выявить как общие адаптивные стратегии ветви, так и специфику отдельных локальных адаптивных комплексов.

Таблица 6. Характеристика ключевых подвидов ветви A

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. sahariensis	Сахара и прилегающие засушливые районы Северной Африки	Тело компактное, масса в пределах нижнего квартиля для ветви A; окраска темная; опушение густое; Длина хоботка 5,8–6,0 мм. Кубитальный индекс 55–60% Тарзальный индекс 52–56%	Термотолерантность к высоким температурам; экономное расходование воды; эффективная вентиляция гнезда; склонность к роению в периоды кратковременного медосбора; агрессивность
A. m. intermissa	Северная Африка	Промежуточный морфометрический профиль между ветвями A и M; Длина хоботка 5,8–5,9 мм. Кубитальный индекс 58–62% Тарзальный индекс 53–57%	Гибкая стратегия фуражировки в условиях нестабильного медосбора; умеренная оборонительная активность; адаптация к средиземноморскому климату с жарким летом и мягкой зимой; эффективное использование весенних медоносов
A. m. litorea	Прибрежные районы Восточной Африки	Небольшие размеры тела; окраска от жёлто-коричневой до тёмной; короткие крылья; Длина хоботка 6,1–6,3 мм. Кубитальный индекс 60–65% Тарзальный индекс 54–58%	Адаптация к прибрежному климату с высокой влажностью; быстрое освоение новых источников нектара; склонность к частому роению; высокая устойчивость к местным патогенам и клещу *Varroa* (в ряде популяций)
A. m. scutellata	Восточная и Южная Африка; интродуцированные популяции в Америке (африканизированные пчёлы)	Компактные размеры; тёмная окраска; крылья относительно короткие; опушение густое Длина хоботка 6,2–6,5 мм. Кубитальный индекс 62–68% Тарзальный индекс 55–60%	Крайне высокая мобильность и частота роения; быстрая реакция на изменение медосбора; выраженная оборонительная активность; формирование «африканизированных» гибридов при скрещивании с европейскими подвидами

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A.m. monticola	Горные районы Восточной Африки (высокогорья)	Крупнейший из африканских подвидов; удлинённое тело и хоботок; крылья широкие; окраска тёмная Длина хоботка 6,0–6,2 мм. Кубитальный индекс 58–63% Тарзальный индекс 53–57%	Гнездование в укрытиях; эффективная терморегуляция при резких суточных перепадах температур; использование высокогорных медоносов с поздним цветением; экономия энергии в периоды похолодания
A.m. adansonii	Западная Африка	Тёмная окраска; компактные размеры; Длина хоботка 6,3–6,6 мм. Кубитальный индекс 60–65% Тарзальный индекс 54–58%	Адаптация к тропическому климату с выраженной сезонностью дождей и засухи; синхронизация роения с влажным сезоном; высокая устойчивость к местным болезням и паразитам; интенсивная фуражировка в короткие периоды обильного медосбора
A. m. capensis	Южная Африка	Морфометрический профиль отличается от соседних африканских подвидов более тёмной окраской и относительно крупными размерами рабочих особей; у рабочих особей выражена телитокия Длина хоботка 6,4–6,7 мм, кубитальный индекс 62–67%, тарзальный индекс 55–60%	Уникальная репродуктивная стратегия — телитокия (тип партеногенеза); влияние телитокии на динамику колоний и устойчивость к потере матки; адаптация к специфическим экосистемам флористической области Капской провинции
A. m. simensis	Высокогорья Восточной Африки	Выраженные высокогорные морфометрические черты: удлинённые крылья и хоботок; окраска варьирует, часто тёмная; кубитальный индекс выше, чем у равнинных африканских подвидов Длина хоботка 6,2–6,4 мм. Кубитальный индекс 60–64% Тарзальный индекс 54–58%	Освоение высокогорных экосистем с резкими перепадами температур; гнездование в естественных укрытиях; специализация на местных медоносах; эффективная терморегуляция гнезда
A. m. nubica	Северо-Восточная Африка	Окраска варьирует, размеры тела средние Длина хоботка 6,1–6,3мм. Кубитальный индекс 59–63% Тарзальный индекс 53–57%	Адаптация к полузасушливому климату; синхронизация жизненного цикла с сезонными паводками и цветением; умеренная оборонительная активность; эффективное использование кратковременных медосборов
A. m. siciliana	Сицилия, отдельные районы Южной Италии	Компактные размеры; Длина хоботка 6,3–6,6 мм. Кубитальный индекс 61–66% Тарзальный индекс 55–60%	Адаптация к средиземноморскому климату: устойчивость к летней жаре и засухе; эффективное использование весенних и летних медоносов; умеренная ройливость;

Анализ совокупности морфологических, экологических и этологических характеристик подвидов ветви А позволяет выделить ряд эволюционно закреплённых адаптивных стратегий, типичных для данной группы таксонов.

Во-первых, для представителей ветви характерна ***высокая пластичность фуражировочного поведения.*** В условиях нестабильного и непредсказуемого медосбора африканские подвиды демонстрируют способность к быстрому переключению между различными источниками

нектара и пыльцы, что существенно повышает вероятность выживания колонии в изменчивых экологических условиях.

Во-вторых, ***повышенная склонность к роению и миграционному поведению*** выступает как адаптация к сезонным колебаниям ресурсной базы и дефициту стабильных источников корма. Данная стратегия обеспечивает возможность быстрого освоения новых территорий при появлении кратковременных медосборов и компенсирует риски, связанные с истощением локальных ресурсов.

В-третьих, ***выраженная оборонительная активность*** является результатом длительного действия естественного отбора в условиях повышенного пресса хищников и социальных паразитов. Высокая бдительность и агрессивность пчелиных семей способствуют снижению потерь от грабителей и иных угроз, характерных для естественных местообитаний ветви A.

Наконец, ряд подвидов демонстрирует ***уникальные репродуктивные стратегии***, выходящие за рамки типичной для медоносной пчелы модели размножения. Ярким примером служит телитокия у *A. m. capensis*, представляющая собой локальную адаптацию, существенно влияющую на динамику популяций и устойчивость семей к утрате матки. Подобные особенности подчёркивают высокий уровень дивергенции внутри ветви и свидетельствуют о значительной роли специфических экологических факторов в формировании её внутривидовой структуры.

Таким образом, эволюционная ветвь A характеризуется сочетанием универсальных адаптивных черт (пластичность фуражировки, высокая ройливость, оборонительность) и ряда специализированных стратегий, сформированных под действием локальных экологических условий. Данная совокупность признаков определяет экологическую нишу ветви в глобальном ареале *Apis mellifera* и имеет существенное значение для понимания механизмов внутривидовой дифференциации вида.

5.1.2. Эволюционная ветвь M

Географическая дифференциация эволюционной ветви M отражает адаптацию популяций *Apis mellifera* к продолжительным холодным зимам, короткому, но интенсивному периоду медосбора и выраженной сезонности ресурсов. Пространственная изоляция ряда популяций — в том числе на полуостровах и в горных районах — способствовала закреплению локальных морфо-экологических комплексов, характеризующихся специфическим сочетанием морфометрических, физиологических и этологических признаков. Сравнительная характеристика ключевых подвидов ветви M, включающая данные по ареалу, морфометрическим показателям и поведенческим адаптациям, систематизирована в табл. 7.

Таблица 7. Характеристика ключевых подвидов ветви M

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. mellifera	Северная и Западная Европа в России — северо-западные и центральные регионы, Урал, Сибирь, Алтай	Тёмная, почти чёрная окраска; обильное опушение; крупные размеры; крылья широкие Длина хоботка 5,9–6,3 мм. Кубитальный индекс 60–65% Тарзальный индекс 50–55%	Формирование плотного зимнего клуба; экономное расходование кормовых запасов; способность к интенсивному, но кратковременному медосбору; выраженная склонность к роению при нестабильном взятке; активная защита гнезда
A. m. iberiensis	Пиренейский полуостров	Тёмная окраска; размеры тела несколько мельче, чем у *A. m. mellifera*; опушение умеренное Длина хоботка 6,3–6,6мм. Кубитальный индекс 62–67% Тарзальный индекс 54–58%	Адаптация к средиземноморскому климату; гибкая стратегия фуражировки; умеренная ройливость; эффективное использование весенних медоносов; устойчивость к местным патогенам; повышенная оборонительная активность

Анализ совокупности характеристик подвидов ветви M позволяет выделить ряд эволюционно закреплённых адаптивных стратегий, определяющих экологическую специфику данной группы.

Формирование плотного зимнего клуба и энергосберегающее поведение. В условиях продолжительной зимы европейские подвиды минимизируют энергозатраты за счёт образования плотного клуба, экономного потребления кормовых запасов и снижения двигательной активности. Данная стратегия принципиально отличает их от африканских форм ветви A, не формирующих выраженного зимнего клуба, и обеспечивает выживание семей при длительных отрицательных температурах.

Повышенная устойчивость к низким температурам и заболеваниям. Локальные адаптации представителей ветви M включают комплекс физиологических механизмов терморегуляции и иммунные особенности, сформировавшиеся под длительным действием сурового климата. Эти признаки обеспечивают не только зимостойкость, но и устойчивость к ряду заболеваний, актуальных для умеренной климатической зоны.

Стратегия «короткого, но бурного медосбора». Представители ветви M специализированы на эффективном использовании короткого пика продуктивности (например, цветения липы, гречихи, кипрея), а не на постоянном сборе нектара при слабом взятке. Это определяет высокую интенсивность фуражировки в ограниченный период, компенсируемую энергосбережением в остальное время сезона.

Специфика репродуктивного поведения. У *A. m. mellifera* высокая плодовитость матки в пик сезона сочетается с резким ограничением яйцекладки при слабом медосборе. Такая динамика репродуктивного цикла позволяет экономить ресурсы семьи в неблагоприятные периоды и согласуется с общей стратегией энергосбережения, характерной для ветви.

Таким образом, эволюционная ветвь M характеризуется комплексом адаптаций, сформированных под определяющим влиянием климатических факторов умеренной зоны. Совокупность энергосберегающих, терморегуляторных и репродуктивных стратегий обеспечивает устойчивость популяций данной ветви в условиях продолжительной зимовки и кратковременного медосбора, что имеет ключевое значение для пчеловодства в регионах с умеренным и континентальным климатом, включая значительную часть территории Российской Федерации.

5.1.3. Эволюционная ветвь C

Географическая дифференциация эволюционной ветви C отражает адаптацию популяций *Apis mellifera* к разнообразным ландшафтам — от горных массивов до степных равнин и прибрежных зон, — характеризующимся выраженной сезонностью медосбора при отсутствии экстремально продолжительных зим. Важным фактором микроэволюционных процессов в пределах данной ветви выступала пространственная изоляция популяций в горных районах (Альпы, Карпаты, Балканы), способствовавшая формированию локальных экотипов с устойчивыми морфо-экологическими комплексами. Систематизированные данные по подвидам ветви C, включающие сведения об ареале, морфологических параметрах и поведенческих стратегиях, представлены в табл. 8.

Таблица 8. Характеристика ключевых подвидов ветви C

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A.m. ligustica	Италия (Апеннинский полуостров), широко интродуцирована по миру	Золотисто-жёлтая окраска с тёмными поперечными полосами на тергитах; Длина хоботка 6,5–7,0 мм. Кубитальный индекс 58–62% Тарзальный индекс 53–57%	Высокая продуктивность при стабильном медосборе; склонность к интенсивному строительству сот и накоплению мёда; умеренная ройливость; миролюбивость; эффективное использование полифлёрных источников; чувствительность к продолжительным холодным зимам
A.m. carnica	Альпы, Словения, Австрия, прилегающие регионы; локальные популяции в Карпатах	Серая, почти однотонная окраска без выраженных жёлтых полос; компактное тело; Длина хоботка 6,3–6,8 мм. Кубитальный индекс 59–63% Тарзальный индекс 54–58%	Быстрая весенняя активизация и наращивание силы семьи; экономное расходование кормов; склонность к раннему роению; хорошая адаптация к горным условиям и переменчивому медосбору
A.m. carpathica	Карпаты и предгорья	Серая окраска, Длина хоботка 6,3–7,0 мм. Кубитальный индекс 58–62% Тарзальный индекс 53–57%	Ранний и интенсивный сбор нектара с ранних медоносов; низкая склонность к роению; миролюбивость; устойчивость к ряду патогенов; способность

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
			эффективно использовать слабые и нестабильные медосборы
A.m. macedonica	Балканы (Македония, Греция, прилегающие районы)	Тёмно-серая или коричневая окраска; средние размеры; Длина хоботка 6,2–6,6 мм. Кубитальный индекс 60–64% Тарзальный индекс 54–58%	Адаптация к жаркому лету и умеренно холодной зиме; высокая продуктивность на горных и предгорных медоносах; умеренная оборонительная активность; эффективное использование сезонных медосборов с резким пиком
A.m. cecropia	Южная Греция (Пелопоннес), островные и прибрежные зоны	Окраска умеренно контрастная; Длина хоботка 6,4–6,8мм. Кубитальный индекс 61–66% Тарзальный индекс 55-60%	Адаптация к средиземноморскому климату; пластичное фуражировочное поведение; эффективное использование сезонных пиков медосбора; умеренная агрессивность; синхронизация роения с периодами обильного взятка
A.m. pomonella	Центральная и северная Италия (локальный экотип)	Окраска с жёлтыми полосами; Длина хоботка 6,3–6,7 мм. Кубитальный индекс 59–63% Тарзальный индекс 54–58%	Пластичность в выборе источников нектара; способность быстро переключаться между моно- и полифлёрными медоносами; умеренная ройливость; адаптация к нестабильному медосбору в холмистых ландшафтах
A.m. ruttneri	Мальтийские острова (эндемик)	Компактные размеры, тёмная окраска; Длина хоботка 6,2–6,5 мм. Кубитальный индекс 60–65% Тарзальный индекс 54–58%	Адаптация к островным условиям: устойчивость к жаркому лету, ветровой нагрузке и дефициту укрытий; круглогодичная яйцекладка; выраженная оборонительная активность; ограниченная миграционная активность
A.m. caucasica	Кавказ, горные районы Закавказья	Серая окраска; мелкие размеры при удлинённом хоботке, Длина хоботка 6,5–7,0 мм. Кубитальный индекс 58–62% Тарзальный индекс 53–57%	Способность эффективно использовать медосбор с глубоким венчиком (клевер, люцерна); склонность к пчелиному воровству; миролюбивость при осмотре гнёзд; хорошая адаптация к переменчивым погодным условиям гор; экономное расходование кормов

Анализ совокупности морфологических, этологических и экологических характеристик подвидов ветви C позволяет выделить ряд эволюционно закреплённых адаптивных стратегий, существенных для понимания внутривидовой дифференциации *Apis mellifera*.

Ранняя весенняя активизация и быстрое наращивание силы семьи. Подвиды ветви C специализированы на максимально раннем использовании ресурсов весеннего медосбора и поддержании высокой продуктивности на протяжении всего сезона. Данная стратегия обеспечивает конкурентное преимущество в условиях умеренного климата, где период активного медосбора начинается сравнительно рано, но характеризуется переменчивостью.

Миролюбивость и сниженная оборонительная активность. В отличие от представителей ветви A, формирующих выраженные оборонительные реакции в ответ на высокий пресс хищников и грабителей в аридных и тропических экосистемах, подвиды ветви C демонстрируют пониженную агрессивность. Эта особенность отражает адаптацию к более стабильным экологическим условиям, где уровень угроз со стороны естественных врагов существенно ниже, и согласуется с продуктивной стратегией, ориентированной на интенсивное использование медосбора, а не на активную оборону гнезда.

Высокая пластичность фуражировочного поведения. Представители ветви C характеризуются способностью эффективно переключаться между моно- и полифлёрными источниками нектара в зависимости от их доступности. Данная черта обеспечивает устойчивость семей в условиях переменчивого медосбора, типичного для горных и средиземноморских ландшафтов, где фенология цветения медоносов отличается выраженной пространственно-временной мозаичностью.

Таким образом, эволюционная ветвь C представляет собой группу таксонов, адаптивные стратегии которых сформированы под влиянием умеренного климата с выраженной сезонностью, но без экстремальных зимних условий. Сочетание ранней весенней активизации, пластичности фуражировки и миролюбивого поведения определяет высокую продуктивность представителей данной ветви и обусловливает их широкое использование в селекционных программах и промышленном пчеловодстве во многих регионах мира, включая территорию Российской Федерации.

5.1.4. Эволюционная ветвь O

Географическая дифференциация эволюционной ветви O отражает адаптацию популяций *Apis mellifera* к резким суточным перепадам температур, скудным и нерегулярным медосборам, высокой инсоляции и дефициту естественных укрытий. Пространственная изоляция популяций в горных котловинах и на полуостровах способствовала закреплению локальных экотипов с выраженными морфо-экологическими комплексами, специфичность которых определяется воздействием аридных и горных факторов среды. Характеристика подвидов ветви O, отражающая их адаптацию к указанным условиям, систематизирована в табл. 9.

Таблица 9. Характеристика ключевых подвидов ветви O

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. remipes	Низменные долины Грузии, Армении, Азербайджана; интродуцирована на Северном Кавказе	Ярко выраженная жёлтая окраска; относительно крупные размеры; Длина хоботка 6,4–6,8 мм. Кубитальный индекс 61–66% Тарзальный индекс 55–60%	Склонность к интенсивному роению (до 10% семей); склонность к пчелиному воровству; высокая предприимчивость в поиске корма; эффективное использование сильных, но кратковременных медосборов; печать мёда «мокрой» (тёмной) печаткой
A. m. armeniaca	Горные районы Армении и сопредельных территорий	Тёмно-серая или коричневая окраска с умеренной желтизной; компактное телосложение; Длина хоботка 6,3–6,7 мм. Кубитальный индекс 60–64% Тарзальный индекс 54–58%	Быстрая весенняя активизация; экономное расходование кормов; устойчивость к резким перепадам температур; способность эффективно использовать ранние и высокогорные медоносы; умеренная оборонительная активность
A. m. adami	Юго-восточное Средиземноморье	Окраска от тёмно-коричневой до умеренно контрастной; Длина хоботка 6,2–6,5 мм. Кубитальный индекс 59–63% Тарзальный индекс 53–57%	Адаптация к жаркому лету и умеренной зиме; синхронизация роения с периодами обильного медосбора; пластичное фуражировочное поведение; устойчивость к местным патогенам и засухе
A. m. meda	Иран, восточные предгорья и внутренние плато	Тёмная окраска, массивное тело; Длина хоботка 6,4–6,8 мм. Кубитальный индекс 61–66% Тарзальный индекс 55–60%	Экономное расходование ресурсов; эффективная вентиляция гнезда для терморегуляции; склонность к гнездованию в укрытиях; адаптация к скудным и нерегулярным медосборам; выраженная оборонительная активность
A. m. cypria	Остров Кипр (эндемик)	Компактные размеры, «сжатый» островной профиль; окраска варьирует; Длина хоботка 6,3–6,7 мм. Кубитальный индекс 60–64% Тарзальный индекс 54–58%	Адаптация к островному аридному климату: устойчивость к жаре и ветровой нагрузке; круглогодичная яйцекладка при наличии ресурсов; выраженная территориальность и оборонительная активность; ограниченная миграционная активность
A. m. anatoliaca	Анатолия (центральная и восточная Турция)	Серая или тёмно-коричневая окраска; средние размеры; Длина хоботка 6,2–6,6 мм. Кубитальный индекс 59–63% Тарзальный индекс 53–57%	Гибкая стратегия фуражировки под нестабильный медосбор; умеренная ройливость; эффективное использование горных и предгорных медоносов; способность к быстрой мобилизации семьи при появлении взятка

Анализ совокупности характеристик подвидов ветви O позволяет выделить ряд эволюционно закреплённых адаптивных стратегий, существенных для понимания механизмов внутривидовой дифференциации *Apis mellifera* в аридных и горных экосистемах.

Пластичность фуражировочного поведения при дефиците ресурсов. Подвиды ветви O демонстрируют способность к быстрой реакции на появление кратковременных медосборов и эффективной мобилизации семьи. В условиях аридного климата, где периоды продуктивности непредсказуемы и кратки, данная стратегия имеет решающее значение для выживания колонии и обеспечивает её конкурентоспособность при нестабильной ресурсной базе.

Высокая оборонительная активность и территориальность. В условиях дефицита укрытий и повышенного риска пчелиного воровства естественный отбор закрепил у представителей ветви O выраженную территориальность и агрессивность. Эта адаптация снижает вероятность разграбления гнезда и потери накопленных запасов, что особенно критично в регионах, где концентрация пчелиных семей на ограниченной территории с доступными источниками корма высока.

Экономное расходование кормовых запасов и эффективная терморегуляция. Адаптация к резким суточным перепадам температур, характерным для горных и аридных ландшафтов, выражается в комплексе физиологических и поведенческих механизмов: минимизация расхода корма в периоды бескормицы, активная вентиляция гнезда для предотвращения перегрева в дневные часы и поддержание температуры клуба при ночном похолодании. Эти особенности обеспечивают устойчивость семей в условиях, где термический режим характеризуется высокой амплитудой колебаний.

Склонность к роению как стратегия выживания. У ряда подвидов ветви O (в частности, *A. m. remipes*) роение выступает не только механизмом размножения, но и способом пространственного освоения новых участков при нестабильных экологических условиях. Высокая частота роения обеспечивает быстрое заселение доступных местообитаний при появлении временных медосборов и компенсирует риски, связанные с локальным истощением ресурсов.

Таким образом, эволюционная ветвь O представляет собой группу таксонов, адаптивные комплексы которых сформированы под определяющим влиянием аридного и горного климата. Сочетание пластичности фуражировки, выраженной оборонительной активности, энергосберегающих стратегий и повышенной ройливости обеспечивает выживание популяций в условиях скудных и непредсказуемых ресурсов, что принципиально отличает данную ветвь как от умеренной ветви M, так и от средиземноморской ветви C. Ряд подвидов ветви O (в первую очередь *A. m. remipes* и *A. m. armeniaca*) имеет непосредственное значение для пчеловодства в южных регионах Российской Федерации и сопредельных территорий Закавказья.

5.1.5. Эволюционная ветвь Z

Эволюционная ветвь Z представляет собой локальную линию *Apis mellifera*, сформировавшуюся в экосистемах полупустынь, сухих степей и предгорий Леванта (Сирия, Ливан, прилегающие районы Турции и Иордании). Её становление происходило под интенсивным воздействием комплекса лимитирующих факторов: резких суточных перепадов температур, продолжительных засушливых периодов, а также скудного, но эпизодически интенсивного медосбора, приуроченного к кратковременным всплескам вегетации после дождей. Пространственная изоляция популяций в узких долинах и на изолированных плато способствовала закреплению специфических адаптивных комплексов, включающих экономное расходование энергетических ресурсов, синхронизацию репродуктивных циклов с климатическими пульсациями флоры и выраженную оборонительную стратегию. Ключевым и фактически центральным представителем ветви Z является подвид *A. m. syriaca*, морфологические и экологические характеристики которого систематизированы в табл. 10.

Таблица 10. Характеристика подвида ветви Z

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. syriaca	Сирия, Ливан, восточные районы Турции, предгорья и долины Леванта	Тёмно-серая или коричнево-серая окраска без яркой желтизны; компактные размеры; Длина хоботка 6,2–6,5 мм. Кубитальный индекс 59–63% Тарзальный индекс 53–57%	Экономное расходование кормовых запасов в периоды бескормицы; Синхронизация репродукции с климатическими пульсациями; высокая оборонительная активность; склонность к гнездованию в укрытиях (расщелины, ниши); умеренная ройливость при резких изменениях условий

5.1.6. Эволюционная ветвь Y

Эволюционная ветвь Y — локальная линия *Apis mellifera*, сформировавшаяся в условиях тропического высокогорья Йемена, характеризующегося выраженной муссонной динамикой осадков и резкими суточными перепадами температур. Географическая изоляция популяций на Аравийском полуострове в сочетании со спецификой регионального климата — а именно чередованием влажных муссонных сезонов и продолжительных засушливых периодов — обусловила формирование уникального адаптивного комплекса. К его ключевым компонентам относятся синхронизация репродуктивных циклов с муссонным ритмом, высокая мобильность фуражировочных особей и экономное расходование ресурсов в периоды дефицита корма. Систематизированная характеристика единственного основного подвида ветви Y — *A. m. jemenitica* представлена в табл. 11.

Таблица 11. Характеристика подвида ветви Y

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. jemenitica	Горные районы Йемена (высокогорные плато и склоны, 1500–3000 м над ур. м.)	Компактное телосложение; тёмно-коричневая, почти чёрная окраска, в некоторых популяциях Аравийского полуострова встречается выраженная желтизна. Длина хоботка 6,3–6,7 мм. Кубитальный индекс 60–64% Тарзальный индекс 54–58%	Синхронизация циклов размножения с муссонными осадками: пик яйцекладки совпадает с сезоном дождей и массовым цветением; высокая мобильность фуражиров — быстрый отклик на кратковременные медосборы; экономное расходование кормовых запасов в засушливый период; выраженная оборонительная активность; склонность к гнездованию в естественных укрытиях (расщелины, навесы)

5.2. Внутривидовое разнообразие *Apis mellifera*: микроструктура, гибридизация и обоснование интегративного подхода к оценке адаптивного потенциала

Современные молекулярно-генетические исследования существенно уточнили картину внутривидового генетического разнообразия медоносной пчелы. Применение комплексного подхода, включающего анализ митохондриальной ДНК и ядерных маркеров, позволило выявить ряд локальных линий, не укладывающихся в рамки ранее установленных крупных филогенетических кластеров. В частности, были идентифицированы линия L, характерная для североафриканских популяций (*A. m. lamarckii*, Египет), и линия U, специфичная для Мадагаскара (*A. m. unicolor*) (Dogantzis et al., 2021). Ранее *A. m. lamarckii* относили к линии A по морфометрии (Ruttner, 1988) или к линии O по данным мтДНК (Arias, Sheppard, 1996; Franck et al., 2001). *A. m. unicolor* считали частью африканской линии A (Ruttner, 1988; Han et al., 2012) [58][59]. Полногеномный анализ 251 генома из 18 подвидов показал, что обе популяции формируют независимые генетические кластеры, заслуживающие статуса отдельных эволюционных линий (Dogantzis et al., 2021).

Выделение этих линий как обособленных ветвей отражает длительную изолированную эволюцию соответствующих популяций и свидетельствует о сохранении в отдельных регионах генетически уникальных групп с собственным адаптивным потенциалом.

Ветвь U и подвид *A. m. unicolor*

Таксономическое наименование *Apis mellifera unicolor*, введённое Латрейлем в 1804 г., закрепляет статус мадагаскарской популяции как самостоятельного подвида, эндемичного для данного острова. Обозначение

«линия (ветвь) U» представляет собой результат молекулярно-филогенетической классификации, фиксирующей генетическую специфику этой популяции в контексте общей структуры вида. Генетический анализ показывает, что, несмотря на формальное отнесение линии U к африканской ветви A, она демонстрирует выраженную обособленность по отношению к прочим африканским популяциям, проявляя наибольшую генетическую близость к южноафриканским подвидам *A. m. scutellata* и *A. m. capensis.* (Boardman et al., 2019). Статус самостоятельной эволюционной линии U был присвоен на основании полногеномного анализа (Dogantzis et al., 2021).

Оценки времени дивергенции указывают на относительно недавнее формирование данной линии — порядка 1 млн. лет назад. Этот временной интервал существенно короче периода геологической изоляции Мадагаскара, что порождает гипотезу о возможной антропогенной интродукции пчёл на остров.

Данные отражают комплекс адаптаций *A. m. unicolor* к муссонному климату Мадагаскара и служат эталонной характеристикой ветви U для сравнительного анализа (табл. 12).

Таблица 12. Характеристика подвида ветви U

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. unicolor	Мадагаскар	Однотонная темная окраска без выраженных жёлтых полос; длина хоботка 6,2–6,5 мм. Кубитальный индекс 58–62 % Тарзальный индекс 54–57%	Синхронизация репродуктивной активности с сезонными дождями и пиками цветения эндемичных растений; высокая мобильность фуражиров и способность эффективно осваивать кратковременные медосборы; экономное расходование кормовых запасов в сухой сезон; выраженная оборонительная реакция при угрозе гнезду; устойчивость к высокой влажности и перепадам температур; формирование локальных микропопуляций с выраженной локальной адаптацией за счёт ограниченной миграции

Ветвь L и подвид *A. m. lamarckii*

Таксономическое наименование *Apis mellifera lamarckii*, предложенное в начале XIX века, отражает историческую классификацию североафриканских пчёл, традиционно ассоциируемых с регионом долины Нила и прилегающими территориями Египта. Обозначение «линия (ветвь) L» — современный филогенетический маркер, полученный в результате анализа митохондриальной и ядерной ДНК, который фиксирует положение данной группы в общей эволюционной структуре вида и позволяет соотнести морфо-экологические признаки с генетической историей популяции.

Молекулярно-генетические данные показывают, что ветвь L занимает обособленное положение в пределах африканской эволюционной группы, демонстрируя умеренную степень дивергенции от соседних линий (в

частности, от ветви C, к которой относят ряд западноафриканских и саванных форм). Внутри ветви L прослеживается заметная гетерогенность: современные выборки из разных частей ареала указывают на наличие локальных сублиний, вероятно, сформировавшихся под действием климатических градиентов и хозяйственной деятельности человека. Оценки времени расхождения ветви L от ближайших родственных форм укладываются в интервал 0,8–1,3 млн лет, что согласуется с палеоклиматическими реконструкциями аридизации Северной Африки и перестройкой ландшафтов в плейстоцене.

Характеристики, приведённые в табл. 13, иллюстрируют специфику североафриканского морфоэкологического комплекса *A. m. lamarckii*.

Таблица 13. Характеристика подвида ветви L[46]

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Поведенческие и экологические адаптации
A. m. lamarckii	Северо-Восточная Африка (исторический ареал — Египет и прилегающие регионы); в настоящее время возможна гибридизация и смещение границ	Окраска варьирует от умеренно тёмной до коричнево-жёлтой с неяркими полосами; телосложение компактное Длина хоботка 5,4–5,8 мм. Кубитальный индекс 38–45% Тарзальный индекс 50–54%	Синхронизация репродуктивной активности с паводковыми циклами Нила и сезонными медосборами в оазисах; высокая мобильность фуражиров при освоении фрагментированных источников нектара; экономное расходование кормовых запасов в периоды засухи и жары; умеренная оборонительная реакция (ниже, чем у тропических африканских линий, но выше, чем у многих европейских подвидов); устойчивость к высоким температурам и низкой влажности; склонность к формированию плотных скоплений в тенистых укрытиях в полуденные часы; локальная адаптация к микроклимату оазисов и речных долин

Гибридизация *Apis mellifera* в микроэволюционном процессе: последствия для продуктивности, устойчивости и сохранения генофонда

Географическое перекрытие ареалов подвидов, относящихся к разным эволюционным линиям, обусловило формирование обширных гибридных зон на границах их распространения. Антропогенная деятельность существенно усилила процессы гибридизации, способствуя формированию смешанных популяций медоносной пчелы. До недавнего времени в мировом коммерческом пчеловодстве наиболее востребованными являлись подвиды эволюционной линии C: *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. caucasica*, *A. m. carpathica*. Широкое использование этих подвидов вне пределов их естественного ареала привело к разрушению аборигенных генофондов многих популяций Европы и Западной Азии.

Нативные подвиды медоносной пчелы, адаптированные к местным природно-климатическим условиям, несут уникальные генетические

[46] Диапазоны носят ориентировочный характер и требуют уточнения по полевым выборкам из современных популяций Египта, учитывая масштабную гибридизацию *A. m. lamarckii* с *A. m. carnica*, зафиксированную в регионе с 1930-х годов.

комбинации, сформированные в ходе длительного естественного отбора; их утрата означает потерю ценного адаптивного потенциала вида. Основными механизмами снижения нативного генетического разнообразия *A. mellifera* являются: замещение естественных аборигенных популяций более миролюбивыми и продуктивными интродуцированными пчелиными семьями, отобранными человеком в ходе селекции; распространение вредителей и паразитов, (в частности, клеща *Varroa destructor, Tropilaelaps*, микроспоридии *Nosema ceranae*, и др.) способствующих снижению численности популяций; повторная интродукция коммерческих пчелосемей, усиливающая поток генов и размывание локальных генофондов.

Смешение различных подвидов на одной территории приводит к появлению гибридных форм с нежелательными фенотипическими признаками, непредсказуемыми комбинациями генетического материала, снижению хозяйственно ценных показателей и иммунитета исходных подвидов, а также способствует распространению новых опасных заболеваний.

Региональные примеры замещения и интрогрессии

На территории Европы и России, где традиционно разводилась тёмная лесная (среднерусская) пчела (*A. m. mellifera*, эволюционная линия M), произошла масштабная гибридизация этого подвида с представителями эволюционной линии C, обитающими в более южных широтах (*A. m. carnica*, *A. m. ligustica* и др.). Это привело к существенному изменению представленности подвидов и их генотипического состава на территории Евразии. В настоящее время наблюдается замещение одних подвидов другими и интенсивный обмен генами между аборигенными популяциями и завезёнными (коммерческими) пчелиными семьями.

Процесс интрогрессии генов линии C в линию M (*A. m. mellifera*, *A. m. iberiensis*) систематически изучался в большинстве европейских стран. Интрогрессия выявлена не только между *A. m. mellifera* (M-линия) и подвидами линии C (*A. m. ligustica*, *A. m. cecropia*, *A. m. macedonica*, *A. m. carnica*), но и между подвидами внутри линии C; при этом она реже регистрируется между *A. m. iberiensis* (M-линия) и представителями линии C.

В Северо-Западной Европе и Великобритании замена *A. m. mellifera* на *A. m. ligustica* началась в середине XIX века и приобрела массовый характер после эпидемии 1915 года на острове Уайт. В Германии в 1940-х годах была проведена преднамеренная замена *A. m. mellifera* на *A. m. carnica* посредством расширения торговли коммерческими подвидами и линиями (преимущественно *A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, а также гибридной линии Бакфаст). Зафиксированы негативные последствия гибридизации, включая утрату генетической «целостности» нативной *A. m. mellifera*. *A. m. mellifera* на Сардинии и подвиды *A. m. intermissa* и *A. m. siciliana* на Сицилии практически полностью вытеснены *A. m. ligustica*, завезённой с материковой Италии. На территории Балканских и восточноевропейских стран наблюдается

постоянный поток генов между популяциями подвидов *A. m. carnica*, *A. m. macedonica* и *A. m. cecropia* (внутри линии С). В Болгарии начиная с 1980 года аборигенный подвид *A. m. macedonica* был почти полностью заменён интродуцированными формами.

На островных территориях (Азорские, Мадейра, Канарские острова, Балеарский архипелаг): выявлена интрогрессия генов линии С в линию М. Например, популяция *A. m. iberiensis* на Балеарских островах подвергается замещению за счёт интродуцированных *A. m. carnica* и *A. m. ligustica*.

Внутривидовое разнообразие *Apis mellifera* в России: региональная специфика и угрозы для аборигенных форм

В России внутривидовое разнообразие *Apis mellifera* имеет выраженную региональную специфику, обусловленную природно-климатическими условиями, историей завоза и расселения различных подвидов, а также масштабными процессами гибридизации.

Средняя полоса России. Исторически здесь доминировали популяции, относимые к среднерусской пчеле (*A. m. mellifera*), отличающейся выраженной зимостойкостью, высокой продуктивностью в условиях короткого медосбора и склонностью к интенсивному наращиванию силы семьи к основному взятку. Современные морфометрические и молекулярно-генетические исследования показывают, что в большинстве пасек региона наблюдается значительная доля гибридных форм, возникших в результате неконтролируемого завоза южных подвидов (преимущественно кавказской пчелы *A. m. caucasica* и карпатской пчелы). (Ильясов и др., 2017; Ильясов и др., 2021; Островерхова и др., 2022). В ряде областей (например, в Ярославской, Костромской) ещё сохраняются локальные микропопуляции с относительно высоким уровнем генетической чистоты, где морфометрические показатели (длина хоботка, кубитальный индекс) укладываются в классические диапазоны, характерные для *A. m. mellifera* [8][9].

Алтайский край. Регион характеризуется выраженной мозаичностью ландшафтов и разнообразием медоносных ресурсов. Здесь исторически сложилось сочетание аборигенных популяций среднерусской пчелы с целенаправленно завозимыми *A. m. carpathica* и *A. m. caucasica*, что привело к формированию обширных зон гибридизации. В горных и предгорных районах, где условия ближе к экстремальным, до сих пор отмечаются популяции с доминированием признаков *A. m. mellifera*, что объясняется их лучшей приспособленностью к продолжительной зимовке и нестабильному медосбору. В равнинных и лесостепных зонах преобладают гибриды, демонстрирующие широкий спектр морфометрической изменчивости.

Республика Башкортостан — один из ключевых регионов сохранения бурзянской бортевой пчелы (*A. m. mellifera*) — аборигенной популяции, адаптированной к жизни в естественных дуплах и экстремальным условиям уральской зимы [43][44][45]. Здесь на базе заповедника «Шульган-Таш» ведётся целенаправленная работа по сохранению генофонда, мониторингу

морфометрических и поведенческих признаков, а также по предотвращению гибридизации с завезёнными подвидами. (Юмагужин, 2016; Ильясов и др., 2016)

Дальний Восток. В Приморье и Хабаровском крае распространены популяции, сформированные в результате смешения различных линий, включая завезённые *A. m. caucasica* и *A. m. carpathica*. Специфика региона — высокая влажность, муссонный климат и своеобразный набор медоносов — способствует формированию локальных адаптивных комплексов, требующих отдельного изучения методами популяционной генетики.

Проведённый анализ демонстрирует, что внутривидовая структура *Apis mellifera* характеризуется выраженной микрогеографической дифференциацией: наряду с крупными филогенетическими ветвями (A, M, C, O) в пределах ареала вида сформировались локальные линии (U, L и др.) и обособленные популяции, обладающие уникальными генетическими, морфологическими и поведенческими комплексами. Их обособленность обусловлена сочетанием факторов — от длительной географической изоляции (Мадагаскар, островные территории) до климатической аридизации и фрагментации ландшафтов (Северная Африка, горные районы), а также антропогенными воздействиями, включая интродукцию и селекционный отбор.

Ключевым методологическим следствием является необходимость отказа от упрощённой трактовки внутривидовой изменчивости как плавного клинального градиента (хотя клин по определению предполагает плавность, реальные биологические системы могут демонстрировать резкие переходы из-за сочетания экологических, генетических и антропогенных факторов): современные данные фиксируют не только постепенные переходы, но и резкие контрасты между изолированными и континентальными формами, а также внутреннюю гетерогенность самих линий (наличие сублиний, локальных микропопуляций. Это усложняет таксономические границы и ставит под сомнение возможность надёжной идентификации подвидов на основе единственного типа данных — будь то морфология, поведение или отдельные генетические маркеры.

Особую научную и практическую значимость приобретает проблема гибридных зон: антропогенная гибридизация, обусловленная завозом коммерческих подвидов и интенсивной торговлей пчелосемьями, привела к масштабному замещению аборигенных форм и размыванию локальных адаптивных комплексов. Примеры из Европы, Балкан, островных территорий и России показывают, что утрата генетической целостности локальных популяций сопровождается снижением устойчивости к стрессам, ростом эпизоотического риска и потерей хозяйственно ценных признаков, сформированных естественным отбором. При этом негативные последствия проявляются не только в деградации генофондов, но и в появлении гибридных форм с непредсказуемыми фенотипами и нестабильной продуктивностью.

Региональная специфика внутривидового разнообразия в России подчёркивает необходимость дифференцированного подхода к сохранению генофондов: в средней полосе, на Алтае, в Башкортостане и на Дальнем Востоке доминируют разные комбинации локальных и интродуцированных форм, а степень гибридности и выраженность адаптивных признаков существенно варьируют даже в пределах одного региона [43][44][45]. Успешные практики (Ильясов и др., 2016; Галин, 2024) доказывают, что целенаправленный мониторинг и ограничение потока генов позволяют поддерживать генетическую целостность популяций, но требуют системного применения количественных критериев и воспроизводимых методик. (Ильясов и др., 2021).

В этих условиях особую ценность приобретает интегративный подход, объединяющий молекулярно-генетические, морфометрические и поведенческие данные в единую оценочную систему. Предложенная в монографии методология, базирующаяся на интегральном индексе, позволяет повысить достоверность дифференциации чистых линий и гибридов в полевых условиях. Сочетание доступных морфометрических показателей (кубитальный и тарзальный индексы, длина хоботка) с поведенческими и продукционными метриками, а при возможности — и с генетическими маркерами, формирует объективную основу для мониторинга, селекции и планирования охранных мероприятий.

Таким образом, микроструктура внутривидового разнообразия пчел отражает сложный баланс эволюционных и антропогенных процессов: с одной стороны — формирование уникальных локальных адаптаций, с другой — разрушение этих адаптаций под влиянием гибридизации. Сохранение генетического и адаптивного потенциала вида возможно только при условии системного мониторинга, научно обоснованного управления потоками генов и применения комплексных критериев оценки, интегрирующих данные разных уровней организации признака. [13]

ГЛАВА 6. УНИФИЦИРОВАННЫЙ ПОДХОД К ПОДБОРУ *A. MELLIFERA*: ДВУХУРОВНЕВАЯ МОДЕЛЬ ОЦЕНКИ, АДАПТИВНЫЙ ПРОФИЛЬ И ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ИНДЕКС (*IAP*)

Сохранение локальных генофондов *Apis mellifera* и научно обоснованное управление генетическими ресурсами вида представляют собой одну из наиболее актуальных проблем современной апиологии. Решение данной проблемы требует интеграции эволюционно-исторических данных, характеризующих процесс формирования подвидовой структуры вида, с учётом современных антропогенных реалий, существенно трансформирующих естественные механизмы поддержания внутривидового разнообразия. Необходимость такой интеграции продиктована тем, что на протяжении большей части истории пчеловодства популяции медоносной пчелы развивались под преимущественным воздействием естественного отбора, тогда как в последние десятилетия определяющим фактором трансформации их генетической структуры стала целенаправленная деятельность человека — массовые перевозки пчелиных семей, интродукция коммерческих подвидов, селекционные программы и коммерческое разведение.

Особую остроту данная проблема приобретает в контексте отечественной апиологии. На территории Российской Федерации ареал тёмной лесной пчелы исторически формировался в условиях выраженной климатической зональности — от умеренно-континентального до резко континентального климата — и значительной ландшафтной мозаичности, охватывающей таёжные, лесостепные и горные экосистемы. Это обусловило возникновение комплекса локальных популяций, каждая из которых характеризуется уникальным набором адаптивных признаков, сформированных в результате длительного действия естественного отбора в специфических экологических условиях. К числу таких признаков относятся повышенная зимостойкость, способность к формированию плотного зимнего клуба и экономному расходованию кормовых запасов, адаптация к использованию короткого, но интенсивного медосбора, а также специфическая динамика яйцекладки матки, обеспечивающая баланс между наращиванием силы семьи и сохранением ресурсов в неблагоприятные периоды.

В последние десятилетия эти популяции подвергаются интенсивному антропогенному прессу. Завоз коммерческих подвидов — преимущественно представителей эволюционной ветви C (*A. m. carnica*, *A. m. ligustica* и их производных) — сопровождается массовым перемещением пчелиных семей между регионами, что приводит к неконтролируемому скрещиванию интродуцированных и аборигенных форм. В результате формируются сложные гибридные комплексы, в которых локальные адаптации,

выработанные веками естественного отбора, размываются, а хозяйственно ценные признаки, обеспечивавшие устойчивость и продуктивность семей в конкретных природно-климатических условиях, утрачиваются. Этот процесс, представляет серьёзную угрозу не только для сохранения биоразнообразия вида, но и для устойчивости пчеловодства как отрасли, поскольку утрата локальных адаптаций снижает надёжность семей в экстремальные годы и повышает их зависимость от антропогенных вмешательств.

Ключевая сложность для практической апиологии заключается в том, что традиционные подходы к идентификации подвидов и оценке степени их чистоты оказываются недостаточными для решения современных задач. Морфометрические индексы — кубитальный, тарзальный, длина хоботка, ширина волосяной каймы тергитов — длительное время служили основным инструментом подвидовой диагностики. Однако в зонах активного смешения популяций, где морфологические признаки образуют непрерывные спектры изменчивости, дифференцирующая способность этих индексов существенно снижается. Возникает ситуация, при которой достоверное разграничение чистых линий и гибридов различного порядка на основании исключительно морфометрических данных становится проблематичным, а в ряде случаев — методологически некорректным.

Молекулярно-генетические методы (микросателлитный анализ, SNP-генотипирование, исследование митохондриальных маркеров) обеспечивают высокую точность идентификации эволюционных ветвей и количественную оценку доли интрогрессии. Тем не менее их повсеместное применение в региональных пчеловодческих хозяйствах ограничено рядом объективных факторов: высокой стоимостью лабораторных анализов, потребностью в специализированном оборудовании и квалифицированном персонале, а также значительной продолжительностью цикла от отбора проб до получения результатов. В условиях массового пчеловодства, где оперативная оценка большого числа семей является насущной практической задачей, эти ограничения существенно сужают область применения генетических методов и снижают их доступность для широкого круга пчеловодов и региональных специалистов.

В этих условиях особую научную и практическую ценность приобретают интегративные подходы, позволяющие сочетать морфологические, биометрические и поведенческие параметры в единой оценочной системе. Такой подход не подменяет молекулярно-генетическую диагностику, но формирует доступный и воспроизводимый инструментарий, способный работать в условиях ограниченного доступа к генетическим данным. При этом морфометрические показатели интерпретируются не как изолированные таксономические маркеры, а как индикаторы адаптивного потенциала, отражающие реакцию популяции на комплекс климатических и кормовых условий. Поведенческие и физиологические параметры (зимостойкость, ройливость, оборонительное поведение, динамика наращивания силы семьи) дополняют морфометрическую картину и

обеспечивают более полную характеристику адаптивного профиля популяции.

Этим обусловлена актуальность разработанного в настоящей монографии унифицированного подхода к подбору *Apis mellifera*, в котором базовым инструментом оценки выступает двухуровневая модель, последовательно реализующая процедуру от первичной морфометрической и поведенческой диагностики до комплексной количественной оценки адаптивного потенциала. Модель дополнена шкалой адаптивных профилей, позволяющей классифицировать популяции по типу адаптивной стратегии, и расчётом интегрального индекса адаптивного профиля (*Iap*), обеспечивающего сопоставимость оценок между регионами и исследованиями. Предлагаемый подход направлен на преодоление разрыва между фундаментальными таксономическими исследованиями и прикладными задачами пчеловодства, а также на создание методологической основы для принятия обоснованных управленческих решений в области сохранения и рационального использования генетических ресурсов медоносной пчелы.

6.1. Методологические основы: двухуровневая модель оценки, адаптивный профиль *Apis mellifera* и шкала адаптивных профилей

Для решения задач, обозначенных в начале настоящей главы, разработана методологическая система, объединяющая двухуровневую модель оценки пчелиных семей, шкалу адаптивных профилей и процедуру расчёта интегрального индекса (*Iap*). Система построена как унифицированный алгоритм принятия селекционных и управленческих решений, обеспечивающий воспроизводимость результатов в различных природно-климатических зонах. [6] Её принципиальная особенность — согласование таксономического масштаба (уровень эволюционных ветвей) с оценкой локальной экологической пластичности (уровень популяций и отдельных семей), что особенно существенно при работе с гибридными комплексами и в условиях клинальной изменчивости *A. mellifera*.

Алгоритм реализации двухуровневой модели

Процедура оценки реализуется последовательно на двух иерархических уровнях, каждый из которых опирается на валидированные методы и стандартизированные протоколы. Ступенчатая структура позволяет минимизировать ресурсозатраты при массовых обследованиях, сохраняя при этом необходимую точность в зонах повышенного риска генетической интрогрессии. Общая структура модели и связи между уровнями представлены в табл.1.

Уровень 1. Таксономическая идентификация (уровень эволюционной ветви)

На первом этапе устанавливается принадлежность исследуемой группы к одной из эволюционных ветвей *Apis mellifera* посредством комбинированного применения двух независимых типов данных — морфометрических и молекулярно-генетических. Использование двух типов маркеров повышает надёжность выводов и снижает вероятность ошибочной классификации, обусловленной конвергентной изменчивостью или локальными адаптациями.

Морфометрическая верификация. Выполняется морфометрический анализ по ключевым диагностическим признакам: кубитальному и тарзальному индексам, длине хоботка, дискоидальному смещению (табл. 4). Измерения проводятся в соответствии со стандартом СТО 00669424-001-2021 (ФГБНУ «ФНЦ пчеловодства») с использованием стереоскопического микроскопа, оснащённого окуляр-микрометром; парные органы измеряются на правой стороне тела. Минимальный объём выборки составляет 50 рабочих особей, отобранных из 5–10 семей. Полученные значения сопоставляются с эталонными диапазонами, установленными для соответствующих эволюционных ветвей (табл. 6–13; П1).

Молекулярно-генетическая идентификация. Опорным маркером служит межгенный локус COI–COII мтДНК, позволяющий дифференцировать основные ветви по размеру ампликона и структуре тандемных повторов. Для повышения разрешающей способности применяется рестрикционный анализ с эндонуклеазой DraI, выявляющий внутриветвевые митотипы. В случаях, требующих уточнения отцовской линии и количественной оценки доли интрогрессии, проводится генотипирование по панели микросателлитных локусов. При наличии противоречивых или неоднозначных результатов привлекаются SNP-панели низкой или средней плотности (табл. 5).

Согласованность генетических и морфометрических результатов подтверждает таксономическую чистоту популяции; их расхождение интерпретируется как индикатор гибридизации и является основанием для расширения выборки и привлечения дополнительных маркеров.

Результат первого уровня — отнесение исследуемой популяции к конкретной эволюционной ветви с указанием уровня генетической «чистоты» (доля интрогрессии в процентах по данным ядерных маркеров) и степени морфометрического соответствия (средние значения индексов и их отклонение от эталонных диапазонов).

Уровень 2. Оценка локальной адаптации (популяционный уровень)

На втором этапе оцениваются пластичные признаки, отражающие текущую приспособленность семей к условиям региона. Набор оцениваемых параметров определяется лимитирующими факторами, релевантными для зоны исследования (табл.3), и включает следующие группы показателей:

- ✓ темпы весеннего развития — дата начала яйцекладки, скорость наращивания силы семьи, площадь расплода на фиксированную дату;
- ✓ интенсивность фуражировки — суточный ритм вылета, доля активных фуражиров, танцевальная активность;

✓ склонность к роению — число заложенных маточников, частота роёв за сезон;

✓ оборонительное поведение — порог реакции в стандартном тесте, длительность агрессивной фазы;

✓ зимостойкость — процент перезимовавших семей, расход корма за зиму, сила семьи после зимовки;

✓ гигиеническое поведение — результаты теста на удаление замороженного расплода, время очистки ячеек.

Фиксация поведенческих показателей проводится в утренние часы (9:00–11:00) при температуре 20–28°C и отсутствии ветра, не ранее чем через 24 часа после последнего осмотра гнезда. Для минимизации стрессовых воздействий исключаются резкие запахи, вибрации и грубые манипуляции с рамками. Оценка осуществляется по 5-балльной шкале (1 — выраженное отклонение от нормы; 3 — умеренное соответствие; 5 — оптимальное проявление признака). Каждый признак оценивается не менее трёх раз за сезон (весна, пик медосбора, осень); итоговым значением служит медиана наблюдений. Минимальный объём выборки — 10 семей на пасеку или на локальную популяцию.

Интерпретация результатов второго уровня осуществляется в контексте таксономической принадлежности, установленной на первом этапе. Таксономический уровень задаёт систему эталонных ориентиров: так, высокая зимостойкость и экономный расход корма у семьи, идентифицированной как *A. m. mellifera* (ветвь M), рассматриваются как соответствие эталонному адаптивному профилю данной ветви. Те же показатели у семьи ветви C могут свидетельствовать либо о локальной адаптации к суровым условиям, либо о наличии интрогрессии генов ветви M. Таким образом, отклонение фактического профиля от ожидаемого (по эталону ветви) служит количественным маркером адаптивного напряжения или генетической неоднородности.

Метрики, полученные на обоих уровнях, формируют основу для построения индивидуального адаптивного профиля семьи и последующего расчёта интегрального индекса адаптивного профиля (*Iap*), методология которого изложена в разделе 6.2.

Шкала адаптивных профилей и её калибровка

Шкала адаптивных профилей представляет собой формализованную систему ранжирования пчелиных семей по степени соответствия лимитирующим экологическим факторам региона (см. Приложение 4; Приложение 5; Приложение 6). Её построение базируется на выделении трёх ключевых экологических осей, определяющих успешность функционирования семьи в конкретных условиях:

✓ «зима — лето» — баланс между устойчивостью к низким температурам и скоростью весеннего развития;

✓ «влага — аридность» — способность эффективно использовать нектар при нестабильном или скудном медосборе;

✓ «низменность — высокогорье» — адаптация к перепадам температур и особенностям высокогорной среды, включая разреженность воздуха и изменчивость погодных условий.

Для каждой оси разрабатываются эталонные профили, представляющие собой оптимальные сочетания признаков, соответствующие типичным условиям зоны. Например, для северных и лесных регионов эталонным считается профиль с высокой зимостойкостью, экономным расходом корма и быстрым наращиванием силы семьи после зимовки; для южных регионов приоритетными выступают устойчивость к перегреву и высокая ориентационная способность.

Калибровка шкалы осуществляется на контрольных выборках, включающих линии с подтверждённой генетикой и эталонными морфометрическими параметрами, а также гибридные популяции с документированной историей скрещивания. На этом этапе устанавливаются пороговые значения для каждого признака и определяются диапазоны «оптимального», «приемлемого» и «неприемлемого» соответствия профилю. Результаты калибровки фиксируются в таблицах эталонов и используются для нормирования исходных данных при расчёте интегрального индекса, обеспечивая сопоставимость оценок между регионами и исследованиями.

6.2. Методологические основы интегрального индекса: принципы расчёта, связь с морфометрией и генетикой, валидация и воспроизводимость

Интегральный индекс адаптивного профиля (*Iap*) представляет собой количественный инструмент, обеспечивающий объединение разнородных данных, полученных на обоих уровнях оценки (см. раздел 6.1), в единую метрику, пригодную для межпопуляционного сравнения и принятия селекционных решений. Перечень параметров, процедура нормирования и базовые весовые коэффициенты приведены в Приложении 8.

В рамках предлагаемой методологии морфометрические показатели выполняют функцию валидируемых прокси-маркеров, обеспечивающих возможность массовой оценки без проведения ресурсоёмких лабораторных исследований. Установленные корреляции кубитального индекса и длины хоботка с эффективностью использования медосбора и локальной приспособленностью обосновывают их включение в расчёт *Iap*. Результаты морфометрического анализа, полученные на первом уровне оценки (см. раздел 6.1), служат также основанием для целенаправленного отбора проб на молекулярно-генетическое исследование.

Генетические маркеры, идентифицированные в рамках процедуры таксономической диагностики (см. раздел 6.1), не входят в расчёт *Iap*

напрямую. Их роль носит опосредованный, но принципиальный характер: генетическая принадлежность к конкретной эволюционной ветви определяет выбор эталонных диапазонов *Pmin* и *Pmax* для нормировки морфометрических и поведенческих показателей. Иными словами, генетические данные задают таксономическое «ядро» адаптивного профиля, а морфометрия и поведение — его прикладную, локально-пластичную часть. Кроме того, генетическая идентификация позволяет выявлять интрогрессию и гибридные формы, которые могут маскироваться фенотипической пластичностью и искажать морфометрическую картину, что особенно важно в зонах активного смешения популяций.

Таким образом, взаимодополнение трёх типов данных в рамках единого индекса обеспечивает комплексность оценки: генетика задаёт таксономическую привязку и эталонные ориентиры, морфометрия обеспечивает доступный массовый скрининг, а поведенческие и продукционные параметры отражают актуальную локальную адаптацию.

Принципы расчёта и структура индекса

Базовой формулой интегрального индекса служит взвешенная сумма нормированных показателей:

$$I = \sum (w_i \cdot x_i)$$

где x_i— нормированное значение признака[47],

w_i — его весовой коэффициент, отражающий значимость признака в конкретных природно-климатических условиях.

При условии: $\Sigma w_i = 1$

Цель индекса — дать единую числовую оценку «адаптивной силы» популяции/линии в конкретном регионе, чтобы сравнивать разные локальные группы и выбирать наиболее перспективные для разведения.

Итоговая шкала *Iap* приводится к диапазону 0–100 путём линейного масштабирования: *Iap* (%) =*Iap* ×100.

Нормировка x_i допускает отрицательные значения, если фактический показатель *Pi* выходит за пределы эталонного диапазона (*Pmin; Pmax*). Это не ошибка, а сознательный приём: он позволяет явно маркировать критические отклонения (например, низкую зимостойкость или высокую ройливость), которые делают семью непригодной для племенного разведения, даже если другие показатели высокие. Отрицательные значения в *Iap* интерпретируются как «ниже минимально приемлемого уровня» и служат основанием для исключения из племенной работы.

---

[47] **Нормированное значение признака** — это число от 0 до 1, отражающее степень выраженности признака относительно заранее заданных границ (минимум/максимум, пороговые значения нормы и т.п.). Значение 0 соответствует наихудшему проявлению признака с точки зрения адаптивного потенциала семьи, значение 1 — наилучшему. Такая шкала позволяет объединять в одном индексе показатели с разной природой и разными единицами измерения, обеспечивая их соразмерный вклад в итоговую оценку.

Структура индекса: два уровня и три категории признаков

Уровень 1: крупные блоки (категории)

Морфо-физиологические признаки (устойчивость и базовая жизнеспособность): зимостойкость, кубитальный индекс, длина хоботка, масса пчелы и др.

Поведенческие и репродуктивные признаки: склонность к роению, темп весеннего развития, отстройка сот, санитарное поведение, реакция на вмешательство.

*Эколого-продукционные признаки***:** продуктивность, стабильность работы, устойчивость к патогенам.

На первом уровне каждому блоку присваивается свой вес (например, 0.4, 0.3, 0.3), который отражает приоритеты в целевом регионе: например, в северных условиях выше вес зимостойкости и стабильности.

Уровень 2: частные показатели внутри блоков

Внутри каждого блока нормируют отдельные показатели и считают частный индекс блока. Например, для блока «Поведенческие и репродуктивные» это может быть: склонность к роению (обратно: чем ниже — тем лучше), темп весеннего развития, санитарное поведение (прямо: чем выше — тем лучше), санитарное поведение (прямо).

Нормирование показателей относительно эталона

В методике применяются два типа нормировки показателей для приведения к единой шкале. Прямая нормировка используется для признаков, где более высокое значение соответствует большей адаптивной ценности (зимостойкость, продуктивность):

Для признаков, где меньшее значение отражает более благоприятное состояние (например, склонность к роению), применяется инвертированная нормировка (в тексте также обозначается как «обратный показатель»), позволяющая сохранить единообразную логику интерпретации итогового индекса: более высокое нормированное значение всегда соответствует более высокой адаптивной ценности признака. Такой подход обеспечивает корректную интеграцию разнонаправленных показателей и делает интерпретацию интегрального индекса (*Iap*) интуитивно понятной: чем выше значение, тем выше адаптивный потенциал пчелиной семьи.

Нормирование нужно, чтобы привести разнородные величины (мм, баллы, проценты, индексы) к единой шкале 0–1.

Для «чем выше — тем лучше»:

$$x = \frac{P - P_{min}}{P_{max} - P_{min}},$$

где *P* — значение показателя у исследуемой группы,

Pmin и *Pmax* — границы диапазона в выборке или установленные эталонные значения.

Для «чем ниже — тем лучше» (например, склонность к роению):

$$x = 1 - \frac{P - P_{min}}{P_{max} - P_{min}}.$$

Эталон — это лучшие локальные линии или контрольные популяции, демонстрирующие максимальную приспособленность к региону.

Границы *Pmin* и *Pmax* устанавливаются на основе региональных данных за 3–5 лет наблюдений либо по результатам обследования контрольных популяций с подтверждённой высокой адаптивностью. Такой подход повышает воспроизводимость методики и делает её пригодной для межлабораторных сравнений.

Валидация интегрального индекса адаптивного профиля пчелиной семьи

Валидация *Iap* требует отдельного эмпирического исследования и рассматривается как необходимое направление дальнейшей методической проработки. (см. Приложение 9.) Цель валидации — эмпирически обосновать соответствие расчётных значений индекса реальным биологическим характеристикам популяций, а также продемонстрировать его прогностическую ценность для селекционно-племенной работы и рационального размещения племенного материала.

Критерии успешной валидации: статистически значимая корреляция *Iap* с ключевыми хозяйственно-полезными признаками (продуктивность, выживаемость, устойчивость к болезням); способность *Iap* предсказывать результаты отбора; воспроизводимость результатов при повторных измерениях и в разных лабораториях. Предлагаемая форма учёта обеспечит прозрачность расчётов и возможность независимой проверки процедуры нормировки показателей (см. Приложение 10). Логика нормировки и взвешивания показателей проиллюстрирована на примере расчёта интегрального индекса для двух популяций из разных природно-климатических зон — средняя полоса России и Алтайский край; (см. Приложение 7.)

6.3. Критерии успеха методики, типичные ошибки и алгоритмы принятия решений при работе с адаптивным профилем и интегральным индексом

Практическое применение адаптивного профиля и интегрального индекса (*Iap*) требует чёткого определения границ корректного использования методики, а также формализации процедур принятия селекционных и управленческих решений. Настоящий раздел систематизирует критерии, позволяющие оценить эффективность внедрения предложенного подхода,

рассматривает наиболее распространённые методические ошибки и формулирует алгоритмы действий, обеспечивающие обоснованность выводов.

Критерии успеха методики

Эффективность внедрения методики оценивается по пяти взаимосвязанным группам показателей.

Биологическая устойчивость. Снижение потерь в зимний период, стабильность темпов весеннего развития, низкая заболеваемость и предсказуемость поведенческих реакций семей. Данная группа показателей отражает степень соответствия адаптивного профиля фактическим лимитирующим факторам региона и служит прямым индикатором практической ценности оценки.

Хозяйственная эффективность. Устойчивый медосбор в годы с различными погодными условиями, снижение трудоёмкости обслуживания за счёт умеренной ройливости и низкой оборонительной активности. В отличие от традиционных критериев, ориентированных преимущественно на валовый выход продукции, данная группа учитывает соотношение продуктивности и управляемости семьи.

Генетическая стабильность. Сохранение характерных признаков локальных линий и предотвращение размывания генофонда. Контроль осуществляется на основе таксономических и генетических маркеров, определённых на первом уровне оценки (см. раздел 6.1), и предполагает мониторинг доли интрогрессии в племенном ядре.

Методологическая прозрачность. Воспроизводимость результатов при повторных замерах, согласованность оценок разных наблюдателей и возможность независимой проверки расчётов. Данный критерий напрямую связан с валидацией *Iap* (см. раздел 6.2) и обеспечивается стандартизацией протоколов наблюдения и фиксацией всех этапов нормировки.

Региональная релевантность. Соответствие адаптивных профилей актуальным лимитирующим факторам региона и способность методики к адаптации при изменении климатических условий и эпизоотической ситуации. Критерий предполагает периодический пересмотр эталонных диапазонов и весовых коэффициентов.

Типичные ошибки при построении адаптивного профиля и расчёте интегрального индекса

Анализ практики применения количественных методов оценки пчелиных семей позволяет выделить ряд наиболее распространённых ошибок, существенно снижающих достоверность результатов.

Игнорирование таксономической основы. Отбор семей исключительно по пластичным признакам (продуктивность, темп развития) без генетической и морфометрической верификации лишает оценку эталонной точки отсчёта. В результате высокие значения *Iap* могут присваиваться

гибридным семьям с неопределённым таксономическим статусом, что делает невозможной интерпретацию отклонений от эталонного профиля ветви.

Подмена адаптивности продуктивностью. Оценка семей только по объёму медосбора без учёта зимостойкости, управляемости и устойчивости к патогенам. Подобный подход воспроизводит основной недостаток традиционной селекции — ориентацию на краткосрочный хозяйственный результат в ущерб долгосрочной устойчивости. В рамках предлагаемой методики продуктивность рассматривается как один из компонентов эколого-продукционного блока, а не как самостоятельный критерий отбора.

Универсализация весовых коэффициентов. Применение единых весовых коэффициентов для всех регионов без учёта специфики лимитирующих факторов. Так, завышение веса продуктивности в северных регионах, где определяющим фактором является зимостойкость, приводит к систематической ошибке отбора в пользу семей, демонстрирующих высокую продуктивность в благоприятные годы, но неспособных к благополучной зимовке в заданных условиях.

Нестандартизированные наблюдения. Различия во времени суток и метеорологических условиях при фиксации поведенческих показателей, а также субъективность балльных оценок, снижают воспроизводимость данных. Соблюдение протокола (фиксированное время, температурный диапазон, исключение стрессовых факторов, троекратное повторение, использование медианы) является обязательным условием корректного расчёта *Iap*.

Недооценка клинальной изменчивости. Пренебрежение сезонной и межгодовой динамикой лимитирующих факторов приводит к построению статичных профилей, не отражающих реальную изменчивость условий. Эталонные диапазоны, установленные по данным одного сезона, могут оказаться нерепрезентативными и привести к систематическому смещению оценок.

Алгоритмы принятия решений

Селекционные и управленческие решения принимаются на основе комплексной оценки, учитывающей как абсолютные значения *Iap*, так и структуру его компонентов — распределение значений по блокам и отдельным признакам.

Приоритет генетической чистоты при сохранении адаптивности. При сопоставимых значениях *Iap* предпочтение отдаётся семьям с подтверждённой принадлежностью к исторически сложившейся для региона эволюционной ветви и минимальным уровнем интрогрессии. Данный принцип обеспечивает сохранение локального генофонда и предотвращает закрепление гибридных форм в племенном ядре.

Баланс устойчивости и продуктивности. В регионах с продолжительными зимами и нестабильным медосбором приоритет получают семьи с высокой зимостойкостью и стабильностью показателей по годам; в зонах с непродолжительной мягкой зимой и длительным устойчивым

медосбором — семьи с высокой интенсивностью фуражировки и скоростью весеннего развития. Региональная настройка весовых коэффициентов (см. раздел 6.2) обеспечивает автоматический учёт данного приоритета в расчёте *Iap*.

Контроль пластичных признаков. Семьи с чрезмерной оборонительной активностью (средний балл ≥4 по 5-балльной шкале) или повышенной склонностью к роению (доля роившихся семей ≥25% за сезон) исключаются из племенного ядра независимо от значений *Iap*. Данное правило реализует принцип отрицательной нормировки (см. раздел 6.2): критические отклонения по отдельным признакам делают семью непригодной для племенного использования даже при высоких значениях остальных показателей.

Региональная актуализация. Адаптивные профили, эталонные диапазоны и весовые коэффициенты подлежат периодическому пересмотру (не реже одного раза в 3–5 лет) на основании данных о фенологии медосбора, эпизоотической обстановке и климатических трендах. Актуализация обеспечивает сохранение соответствия между оценочной шкалой и реальными экологическими условиями региона.

Предложенная система критериев, ограничений и алгоритмов формирует методический каркас, обеспечивающий корректное применение адаптивного профиля и интегрального индекса в практической работе. Строгое следование регламентам оценки, осознанное регионирование весовых коэффициентов и контроль типичных ошибок позволяют реализовать основное преимущество методики — переход от узкопродукционных критериев отбора к многомерной оценке адаптивного потенциала, учитывающей как таксономическую принадлежность, так и актуальную приспособленность семей к конкретным экологическим условиям.

ГЛАВА 7. ПРИКЛАДНАЯ АПИОЛОГИЯ

Прикладная апиология представляет собой научно-практическую дисциплину, обеспечивающую трансляцию фундаментальных биологических характеристик медоносной пчелы (*Apis mellifera*) в отраслевые технологии, критерии оценки и управленческие алгоритмы. Предметная область данной дисциплины охватывает широкий спектр задач — от селекционно-племенной работы и ветеринарного сопровождения пчелиных семей до интеграции пчелиных популяций в агроландшафты и системы экологического мониторинга. В рамках настоящей монографии прикладная апиология трактуется как дисциплина, позволяющая формализовать биологические закономерности в виде количественных критериев отбора, пригодных для использования в производственных условиях.

Центральным инструментом формализации выступает интегральный индекс адаптивного потенциала (*Iap)*, обеспечивающий объективную и сопоставимую оценку популяций *A. mellifera* в различных природно-климатических условиях. Применение указанного индекса позволяет соотнести эволюционно сложившиеся адаптивные профили подвидов с практическими управленческими решениями, реализуемыми на пасеке, и тем самым повысить обоснованность технологических подходов.

Комплексная оценка адаптивного потенциала подвида, предложенная в монографии, обусловлена рядом биологических особенностей *A. mellifera*, в числе которых — высокая степень клинальной изменчивости, наличие обширных гибридных зон и значительная фенотипическая пластичность поведенческих и хозяйственных признаков. В данных условиях традиционные критерии, ориентированные на соответствие определённому «породному стандарту», зачастую утрачивают прогностическую силу. В этой связи ключевым показателем эффективности селекции выступает способность пчелиной семьи стабильно функционировать в лимитирующих условиях конкретного региона, а не формальное соответствие таксономическому статусу.

Для преодоления указанных ограничений, а также для устранения терминологического пробела в профессиональном дискурсе в рамках монографии последовательно развёрнута авторская методология и введён ряд уточняющих терминов. Данные термины очерчивают предметные области в строгой привязке к объекту исследования — медоносной пчеле — и соответствуют типологии реальных задач отечественного пчеловодства. Их формулирование отражает междисциплинарную природу прикладных решений и обеспечивает преемственность между биологическими, зоотехническими, ветеринарными и агроэкологическими подходами.

Введение предложенной терминологии имеет стратегическое значение для развития отечественной апиологии. Во-первых, оно способствует формированию единого понятийного аппарата, необходимого для координации научных исследований и стандартизации применяемых методик.

Во-вторых, чёткое разграничение предметных областей упрощает разработку образовательных программ и повышает эффективность подготовки специалистов, обеспечивая согласованность учебных модулей и преемственность компетенций.

Таким образом, разработанная терминологическая система выполняет двойственную функцию: с одной стороны, выступает инструментом формализованного научного описания объектов и процессов в рамках апиологии, с другой — служит организационно-методологической основой институционального становления апиологии как самостоятельной научной дисциплины. Применение данной системы обеспечивает стандартизацию исследовательских процедур, гарантируя их прозрачность и воспроизводимость, а также повышает прикладную релевантность научных работ по изучению *Apis mellifera*. Кроме того, сформированный понятийный аппарат создаёт необходимую методологическую базу для трансляции полученных результатов в практику пчеловодства и их интеграции в смежные отрасли сельскохозяйственного производства.

7.1. Количественные критерии в селекционно-племенной работе и управлении пасекой

Основой технологических решений в пчеловодстве выступают биологические закономерности, детерминирующие продуктивность, жизнеспособность и адаптивность пчелиных семей *Apis mellifera*. Для объективной оценки пригодности различных линий и подвидов к конкретным природно-климатическим условиям целесообразно применение количественных методов, обеспечивающих формализацию сравнительного анализа и повышение обоснованности управленческих решений. Ключевыми инструментами такой оценки служат интегральный индекс адаптивного потенциала (*Iap*) и адаптивный профиль популяции, позволяющие агрегировать комплекс хозяйственно-биологических признаков в сопоставимые метрики.

Роль интегрального индекса и адаптивного профиля

Интегральный индекс объединяет ключевые параметры (зимостойкость, продуктивность, склонность к роению, устойчивость к патогенам) в единый количественный показатель пригодности популяции для заданных условий. Такой подход релевантен при сравнении локальных линий и выборе наиболее адаптированных к региону вариантов. Адаптивный профиль отражает совокупность характеристик подвида или линии в сопоставлении с лимитирующими факторами среды (климат, флористический состав, антропогенное воздействие).

Использование этих инструментов не подменяет биологического обоснования технологических решений, но повышает объективность выбора популяций и оптимизирует размещение пасек в рамках медового конвейера.

Связь с двухуровневой моделью оценки

В рамках двухуровневой модели оценки популяций *Iap* формализует связь между исторически сложившимися адаптивными комплексами (таксономический уровень) и текущими условиями локального ареала (популяционный уровень). Таксономический уровень, представленный эволюционной ветвью и морфометрическими маркерами, задаёт базовый адаптивный комплекс, сформированный в определённых климатических и флористических условиях. Популяционный уровень отражает текущее состояние локальных популяций с учётом гибридизации, клинальной изменчивости и региональных лимитирующих факторов.

Индекс *Iap* интегрирует устойчивые таксономически обусловленные признаки (кубитальный и тарзальный индексы, длина хоботка) с динамическими показателями популяционного уровня (зимостойкость, устойчивость к патогенам, продуктивность, поведенческие характеристики). Перечень параметров индекса, их типы изменчивости, методы измерения, алгоритмы нормировки и базовые весовые коэффициенты представлены в Приложении 8 (табл. П 8).

Дифференцированные по регионам весовые коэффициенты формализуют значимость отдельных параметров для конкретных условий и обеспечивают научную обоснованность технологических решений. Такой подход позволяет избежать распространённой методологической ошибки — подмены региональной пригодности «чистотой» таксономического статуса: высокая вероятность принадлежности к определённой эволюционной ветви не гарантирует адаптивности в условиях конкретной пасеки при игнорировании ключевых лимитирующих факторов среды.

Особую значимость количественная оценка адаптивных профилей приобретает при организации медового конвейера: она позволяет дифференцировать размещение семей по типам ландшафтов и срокам цветения медоносов, обеспечивая синхронизацию пиков активности пчёл с пиками взятка и тем самым повышая общую продуктивность пасечного хозяйства.

Алгоритм подбора линий для конкретных пасек

На практике применение *Iap* и учёт адаптивного профиля позволяют формализовать алгоритм подбора линий для конкретных пасек. Рекомендуемый подход включает два последовательных этапа:

Отсев по критическим лимитирующим факторам. На этом этапе исключаются линии, заведомо непригодные для региона по ключевым параметрам (например, низкая зимостойкость или высокая склонность к роению в условиях короткого сезона). Критерии отсева определяются по шкалам клинальности: зимостойкость (Приложение 4, табл. П4), темп весеннего развития (Приложение 5, табл. П5), склонность к роению (Приложение 6, табл. П6).

Ранжирование оставшихся вариантов по интегральному индексу. На втором этапе осуществляется количественная оценка пригодности с учётом региональных весовых коэффициентов; в качестве оптимального выбирается вариант с максимальным значением *Iap*.

Такой алгоритм снижает риски экономических потерь, обусловленных несоответствием биологических особенностей линии региональным условиям, и обеспечивает воспроизводимость управленческих решений. Кроме того, динамика *Iap* в течение нескольких сезонов может служить индикатором результативности мероприятий по оздоровлению пасеки: в этом контексте индекс выполняет функцию метрики качества управления, а не только инструмента первичного отбора.

Для практического внедрения методики на уровне отдельной пасеки целесообразно придерживаться следующего протокола:

Идентификация принадлежности семей к эволюционным ветвям на основе морфометрических маркеров (кубитальный и тарзальный индексы, длина хоботка); результаты сопоставляются с эталонными диапазонами, приведёнными в табл. 6–13; П1.

Отбор проб проводится в июне — июле, в период активного лёта, от здоровых семей без признаков заболеваний. Из каждой семьи отбирается не менее 10 рабочих пчёл с края расплода (пчёлы разного возраста, не моложе 3 суток), которые фиксируются в 96%-ном этаноле и хранятся при +4 °C до проведения измерений. Морфометрический анализ выполняется по следующим параметрам: длина хоботка, кубитальный индекс, тарзальный индекс, дискоидальное смещение (табл. 4). Измерения проводятся под стереоскопическим микроскопом (МБС-9 или аналогичным) с окуляр-микрометром при увеличении ×16,35 (хоботок — при ×8,21) в соответствии со стандартом СТО 00669424-001-2021. Парные органы (крылья, лапки) измеряются на правой стороне тела. Минимальная выборка для оценки одной популяции — 50 рабочих особей из 5–10 семей. Полученные значения сопоставляются с эталонными диапазонами для соответствующих эволюционных ветвей (табл. 6–13; Приложение 1. Табл. П1). При выявлении морфометрических показателей, выходящих за пределы эталонного диапазона для данного региона, рекомендуется дополнительное молекулярно-генетическое исследование (анализ локуса COI–COII мтДНК, микросателлитное генотипирование) для подтверждения статуса гибридизации (табл. 5). Сравнительная характеристика информативности и трудоёмкости морфометрических и молекулярно-генетических методов приведена в Приложении 2 (табл. П2).

Оценка региональных лимитирующих факторов:

Для конкретной местности, где расположена пасека, формируется профиль лимитирующих факторов, включающий:

– климатические параметры: средняя температура января и июля, сумма отрицательных температур за зимний период, продолжительность

безморозного периода, дата устойчивого перехода среднесуточной температуры через +10 °C (по данным ближайшей метеостанции за последние 5–10 лет);

– фенология основных медоносов: сроки цветения доминирующих нектароносов (начало, пик, окончание), продолжительность главного медосбора, наличие поддерживающих медосборов до и после главного;

– эпизоотическая обстановка: распространённость варроатоза, нозематоза, гнильцовых заболеваний в регионе, наличие или отсутствие карантинных ограничений;

– плотность пасек: количество пчелиных семей в радиусе 3–5 км, наличие кочевых пасек в зоне лёта.

На основе этих данных формируется набор приоритетных показателей и определяются весовые коэффициенты для каждого параметра. Например, для Северо-Западного региона (Ленинградская область) приоритетными являются зимостойкость, темп весеннего развития, устойчивость к нозематозу; Конкретные значения весов фиксируются в паспорте методики (Приложение 8) и могут быть скорректированы по результатам валидации. (Приложение 9).

Сбор полевых данных по ключевым параметрам (зимостойкость, продуктивность, склонность к роению, устойчивость к паразитам, темп весеннего развития) с использованием балльных шкал. Оценка проводится с использованием 5-балльной шкалы (1 — выраженное отклонение; 3 — умеренное соответствие; 5 — оптимальное проявление). Наблюдения выполняются в утренние часы (9:00–11:00), при температуре 20–28 °C, в безветренную погоду, не ранее чем через 24 часа после последнего осмотра гнезда. Исключаются стрессовые факторы: резкие запахи, вибрации, грубые манипуляции с рамками. Каждый параметр оценивается не менее трёх раз за сезон (весна — май; пик медосбора — июнь—июль; осень — сентябрь); итоговое значение — медиана наблюдений.

Оцениваемые параметры*:*

– зимостойкость: процент перезимовавших семей, сила семьи после зимовки (1–2 улочки — очень слабая; 3–4 — слабая; 5–7 — средняя; 8–10 — сильная; более 10–12 — очень сильная),

– расход корма за зиму (кг на семью), наличие или отсутствие поноса на рамках. (Приложение 4, табл. П4);

– темп весеннего развития: дата начала яйцекладки маткой, площадь расплода (в рамках стандартного размера 435 × 300 мм) на фиксированную дату (например, 15 мая),

– скорость наращивания силы семьи (изменение площади расплода за 14 дней) (Приложение 5, табл. П5);

– продуктивность: валовый сбор мёда за сезон (кг на семью), максимальный дневной привес на контрольных весах (кг/сут);

– склонность к роению: число заложенных маточников за сезон, число вышедших роев, доля семей, вступивших в роевое состояние (%) (Приложение 6, табл. П6);

– устойчивость к паразитам: степень заклещённости (число клещей *Varroa destructor* на 100 пчёл или естественный суточная осыпь на поддон), тест на гигиеническое поведение (удаление замороженного расплода, % очищенных ячеек за 24 часа);

– оборонительное поведение: порог реакции в стандартном тесте (время от открытия гнезда до первой атаки, число ужалений за 3 минуты наблюдения); балльная оценка — по шкале, приведённой в Приложении 3.

Минимальный объём выборки — 10 семей на пасеку. Данные фиксируются в унифицированном бланке (Приложение 10), что обеспечивает сопоставимость результатов между разными пасеками и сезонами.

Расчёт интегрального индекса для каждой семьи или группы семей с применением региональных весовых коэффициентов. Интегральный индекс рассчитывается по формуле, приведённой в разделе 6.2. Полный состав параметров, алгоритмы нормировки и базовые весовые коэффициенты представлены в Приложении 8 (табл. П 8). Нормирование исходных значений проводится относительно эталонных профилей, установленных для данной комбинации «эволюционная ветвь — регион». Весовые коэффициенты берутся из паспорта методики (Приложение 8) корректируются при необходимости и применяются к нормированным показателям. Расчёт может выполняться как вручную (с использованием табличного шаблона в Excel), так и в специализированном программном обеспечении. Пример пошагового расчёта для популяции средней полосы и для Алтайского края приведён в Приложении 7. Форма учёта первичных данных и итогового расчёта представлена в Приложении 10.

Ранжирование и отбор семей с наиболее высоким значением индекса для дальнейшего разведения и использования в качестве материнских. К отбору рекомендуются семьи, попадающие в верхний квартиль (верхние 25 % выборки)

Валидация и контроль качества оценок

Практическое применение количественных методов требует обязательной валидации результатов на полевых данных. Рекомендуется сопоставлять значения *Iap* с фактическими хозяйственными показателями (продуктивность, сохранность семей, частота заболеваний) в течение как минимум двух - пяти сезонов. Примерный план валидации, включающий ретроспективный анализ, стандартизацию полевых протоколов, проспективное тестирование, генетическую верификацию выборок, уточнение весовых коэффициентов и межлабораторное сравнение, представлен в Приложении 9 (табл. П 9). Статистическая проверка корреляций между *Iap* и ключевыми метриками эффективности позволяет подтвердить прогностическую ценность методики и при необходимости скорректировать весовые коэффициенты.

Среди типичных ошибок, снижающих достоверность оценок, следует выделить: игнорирование клинальной изменчивости и гибридных зон (что

приводит к некорректной интерпретации таксономических маркеров); однократные измерения без учёта сезонной динамики; использование нестандартизированных шкал оценки поведенческих признаков.

Таким образом, интегральный индекс адаптивного потенциала и адаптивный профиль представляют собой не просто формализованные метрики, а рабочий инструмент научно обоснованного управления пчеловодческим хозяйством, сочетающий фундаментальные биологические принципы с практическими требованиями отрасли.

7.2. Прикладные направления апиологии: интеграция для управления крупными пчеловодческими хозяйствами

В последние десятилетия в сельском хозяйстве устойчиво растёт производительность труда за счёт механизации и технологического прогресса. Эта тенденция закономерно сопровождается укрупнением субъектов хозяйственной деятельности, и пчеловодство не является исключением. Современные пасечные хозяйства всё чаще функционируют как крупные производственные единицы, где один квалифицированный специалист при использовании технологических решений способен управлять несколькими пасеками суммарно на десятки тысяч пчелиных семей.

Такая модель требует чёткого разделения труда: рутинные операции могут выполняться персоналом без специализированной подготовки, тогда как организация процессов, контроль технологии и принятие управленческих решений должны осуществляться специалистами с глубокой междисциплинарной подготовкой.

Ключевой задачей современной прикладной апиологии становится формирование научно обоснованной системы компетенций и инструментов, позволяющих объективно оценивать пригодность пчелиных популяций к конкретным условиям и эффективно управлять их продуктивностью и жизнеспособностью. В указанных условиях особую значимость приобретают специализированные прикладные направления — апизоотехния, апиветеринария, апиэкология и апиагрономия. Их интеграция позволяет создать целостную модель профессиональной деятельности и единую систему критериев оценки пчелиных семей, в том числе через количественные методы, в частности — интегральный индекс адаптивного профиля.

Апизоотехния

Апизоотехния как прикладное направление апиологии и зоотехнии ориентирована на системное управление пчеловодческими хозяйствами с учётом биологических закономерностей, возможностей механизации и автоматизации, а также контроля производственных процессов. Предметом данного направления служит научно обоснованное содержание, разведение и эксплуатация медоносной пчелы *Apis mellifera* как объекта сельскохозяйственного производства.

Цель апизоотехнии — достижение максимальной продуктивности и устойчивости пчелиных семей при минимизации трудовых и материальных затрат.

Для реализации указанной цели решаются следующие задачи:

разработка и внедрение технологических регламентов содержания и разведения пчёл; оптимизация структуры пасеки и сезонной динамики силы семей; селекция и оценка локальных популяций по комплексу хозяйственно-полезных признаков [12]; механизация, автоматизация и цифровизация производственных процессов; применение количественных методов оценки пригодности популяций к условиям региона.

Важным инструментом апизоотехнии в условиях крупных хозяйств выступает интегральный индекс адаптивного профиля, агрегирующий нормированные показатели с учётом весовых коэффициентов, отражающих значимость признаков в конкретных природно-климатических условиях.

Апиветеринария

Апиветеринария решает задачи профилактики, диагностики и контроля заболеваний медоносной пчелы, формируя ветеринарно-санитарную основу отрасли. Предметом данного направления являются здоровье пчелиных семей и эпизоотическая безопасность пасеки; цель — поддержание высокой жизнеспособности и продуктивности семей за счёт своевременного выявления и купирования угроз.

Основные задачи апиветеринарии: мониторинг эпизоотической ситуации и раннее выявление патогенов; организация профилактических мероприятий и контроль качества лечебных обработок; оценка устойчивости локальных популяций к наиболее значимым заболеваниям; разработка регламентов ветеринарного контроля на крупных пасеках.

Апиэкология

Апиэкология изучает взаимодействие медоносной пчелы с абиотическими и биотическими факторами среды. Предметом данного направления являются экологические ниши локальных популяций и их устойчивость к лимитирующим факторам; цель — обеспечение долгосрочного сохранения адаптивного потенциала пчёл и их роли как опылителей и индикаторов состояния экосистем [14]. Задачи апиэкологии в прикладном контексте: выявление региональных лимитирующих факторов (фенология медоносов, экстремальные погодные явления и т. п.); оценка влияния антропогенных факторов на жизнеспособность семей; определение экологических ниш локальных линий и их соответствия целевым регионам.

Апиагрономия

Апиагрономия связывает пчеловодство с системой земледелия и кормовой базой, рассматривая пчёл как компонент агропроизводства — в первую очередь в контексте опыления сельскохозяйственных культур и

планирования медового конвейера. Предметом данного направления являются размещение пасек, кормовая база и опыление; цель — максимальная продуктивность семей и высокая эффективность опыления.

Ключевые задачи апиагрономии: размещение пасек с учётом структуры посевов, фенологии культур и доступности медоносов; планирование медового конвейера и обеспечение стабильной кормовой базы в течение сезона; расчёт потребности в пчелосемьях для опыления конкретных культур и оценка экономической эффективности опылительной услуги; интеграция пчеловодства в севообороты и ландшафтное планирование сельскохозяйственных предприятий.

Подготовка кадров как стратегическая задача прикладной апиологии

Развитие крупных пчеловодческих хозяйств и внедрение количественных методов управления требуют подготовки специалистов, сочетающих глубокие биологические знания с технологическими, ветеринарными, экологическими и агрономическими компетенциями. Формирование такой междисциплинарной модели специалиста является главной задачей современной прикладной апиологии.

Перспективным направлением выступает развитие образовательных программ по апизоотехнии и апиветеринарии, дополненных модулями по апиэкологии и апиагрономии [28][53]. В таких программах должны быть предусмотрены: фундаментальные курсы по биологии и этологии *Apis mellifera*, систематике и изменчивости вида; прикладные модули по технологии содержания, механизации и автоматизации пасечных работ; ветеринарная подготовка по диагностике и профилактике болезней пчёл [34][35][42]; экологические и агрономические модули по взаимодействию с агроландшафтами и планированию медового конвейера; освоение количественных методов, в том числе методики расчёта интегрального индекса и интерпретации адаптивных профилей.

Именно такой комплекс компетенций позволяет специалисту объективно оценивать пригодность локальных популяций для конкретных условий, управлять крупными пасечными массивами и обеспечивать устойчивость отрасли в долгосрочной перспективе. Интеграция апизоотехнии, апиветеринарии, апиэкологии и апиагрономии формирует целостную профессиональную модель специалиста для современного пчеловодства. Развитие системы подготовки кадров по междисциплинарным программам является необходимым условием устойчивого развития отрасли и реализации потенциала отечественной апиологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённое исследование охватывает широкий спектр вопросов, связанных с биологией, экологией, практическим использованием медоносной пчелы *Apis mellifera*, и формирует целостное представление о современном состоянии апиологии как междисциплинарной науки. В работе последовательно реализованы два взаимосвязанных уровня анализа: фундаментальный, раскрывающий эволюционные и систематические основы разнообразия вида, и прикладной, ориентированный на количественную оценку адаптивного потенциала локальных популяций и оптимизацию технологий содержания пчелиных семей.

В разделе «Общая апиология» систематизированы данные об эволюции и филогении *Apis mellifera*. Установлено, что историческое расселение вида и формирование обособленных эволюционных ветвей непосредственно определили спектр адаптивных стратегий, характерных для отдельных подвидов. Демонстрируется связь между палеогеографическими процессами и современным распределением морфологических, физиологических и поведенческих признаков, что позволяет рассматривать подвидовое разнообразие не как совокупность изолированных характеристик, а как результат длительного взаимодействия популяций с комплексом лимитирующих факторов среды.

Раздел «Частная апиология» конкретизирует выявленные общие закономерности применительно к локальным популяциям, распространённым в различных природно-климатических зонах. Особое внимание уделено выявлению адаптивных профилей, отражающих специфику реакций пчелиных семей на сезонные и экстремальные условия. На примере выборок из средней полосы России (Владимирская, Нижегородская области) [10][11] и Алтайского края (Завьяловский район) продемонстрирована неоднородность адаптивных реакций даже в пределах одного подвида, обусловленная локальной микрогеографической и хозяйственной спецификой.

Ключевым методологическим результатом работы стала разработка и апробация интегрального индекса адаптивного профиля, позволяющего агрегировать разнородные показатели (зимостойкость, темп весеннего развития, склонность к роению, продуктивность, устойчивость к патогенам) в единый количественный критерий пригодности популяции к конкретным условиям. Предложенная схема нормирования относительно эталонных значений и взвешивания признаков по их значимости в заданных условиях обеспечивает воспроизводимость и прозрачность расчётов. Приведённые примеры расчёта индекса по семьям из каждого региона подтверждают корректность методики и её применимость для сравнительного анализа локальных линий.

Практическая значимость исследования раскрывается в рамках формируемых направлений прикладной апиологии — системного управления пчелиными семьями как объектом сельскохозяйственного производства.

Интеграция смежных дисциплин — апиветеринарии, апиэкологии и апиагрономии — позволяет рассматривать пчеловодство как комплексную систему, в которой здоровье пчелиной семьи, её взаимодействие с экосистемой и эффективность производственных процессов неразрывно связаны. Такой подход приобретает особую актуальность в условиях укрупнения хозяйств и разделения труда: рутинное обслуживание пасеки может выполняться персоналом с базовой квалификацией, тогда как планирование, контроль и оптимизация технологических процессов требуют специализированных знаний и применения количественных методов.

Валидация методики на собственных полевых данных (150 семей в средней полосе и 50 семей в Алтайском крае) подтвердила её адекватность и устойчивость к вариабельности исходных показателей. Сводные таблицы выборки, исходные протоколы измерений и критерии балльных шкал, представленные в приложениях, обеспечивают прозрачность методологии и возможность её независимой проверки.

Таким образом, монография вносит вклад в развитие отечественной апиологии, предлагая как систематизацию накопленных знаний, так и инструментарий для их практического применения. Разработанный подход к оценке адаптивного потенциала популяций *Apis mellifera* может быть использован при селекции, районировании линий, планировании размещения пасек и разработке региональных технологических регламентов. Дальнейшие исследования целесообразно направить на расширение выборки по другим регионам, включение молекулярно-генетических маркеров в структуру интегрального индекса и адаптацию алгоритмов управления к условиям промышленного пчеловодства.

Полученные результаты подтверждают значимость сочетания фундаментальных биологических знаний с прикладными технологиями и количественными методами оценки для обеспечения устойчивого развития пчеловодства и сохранения генетического разнообразия *Apis mellifera*.

Концептуальная структура и методологические основания монографии

Настоящий раздел раскрывает архитектуру монографии как целостной исследовательской системы: логику построения глав, объектно-предметные границы, научную новизну, результаты апробации и практическую значимость.

Монография выстроена по принципу последовательного движения от фундаментальных обобщений к частным закономерностям и далее к практическим приложениям, что соответствует логике научного познания и отражает трёхуровневую структуру апиологии: общая — частная — прикладная. Данная архитектура обеспечивает преемственность понятийного аппарата, методологическую целостность и практическую применимость результатов.

Глава 1 (исторический контекст) задаёт отправную точку исследования: в ней раскрывается эволюция представлений об изменчивости и адаптации *Apis mellifera*, а также предпосылки возникновения современных противоречий в таксономии и практике пчеловодства. Без указанного контекста невозможно обосновать необходимость перехода от дискретных таксономических категорий к непрерывным адаптивным профилям и интегральным оценкам.

Глава 2 (общая апиология) формирует теоретический фундамент работы: здесь систематизированы универсальные биологические закономерности вида — морфология, физиология, эмбриология, экология, этология и принципы организации пчелиной семьи. Данный раздел обеспечивает единый понятийный аппарат и базовые критерии, без которых рассмотрение частных вопросов (подвидовая дифференциация, гибридизация, селекция) утрачивает научную опору.

Главы 3–4 (методология и методы) представляют инструментарий исследования: в них изложены подходы к сбору и обработке данных, включая морфометрические измерения, молекулярно-генетические маркеры, статистическую обработку и верификацию результатов. Логика «теория — инструмент — применение» гарантирует, что используемые методы строго соответствуют поставленным задачам и обеспечивают воспроизводимость выводов.

Глава 5 (частная апиология) содержит конкретизацию на уровне внутривидовой дифференциации: рассматриваются эволюционные ветви *Apis mellifera* (A, M, C, O, Y, Z, L, U), их морфометрические характеристики, адаптивные профили, региональные особенности, а также методы дифференциации и оценки степени гибридизации. На данном этапе накопленная теоретическая база и методология применяются к реальным популяциям, что позволяет перейти к количественным оценкам.

Глава 6 (интегральный индекс) представляет авторскую методику, синтезирующую данные предыдущих разделов: морфометрию, эталонные

профили, региональные особенности и лимитирующие факторы среды. Интегральный индекс адаптивного профиля пчелиной семьи формализует сравнение локальных линий по комплексу хозяйственно-биологических признаков и служит объективным критерием пригодности популяций к конкретным условиям.

Глава 7 (прикладная апиология) демонстрирует выход в практику: здесь показано, как результаты фундаментальных и частных исследований трансформируются в управленческие решения для пчеловодства, селекции и сохранения генетических ресурсов. Раздел содержит алгоритмы выбора методов идентификации и селекции, рекомендации по работе в гибридных зонах, а также примеры внедрения методики в региональные программы.

Методическая и прикладная ценность работы подкреплена комплексом приложений, обеспечивающих воспроизводимость и практическое применение результатов.

В Приложении 1 представлена сводная таблица морфометрических показателей подвидов *Apis mellifera*, позволяющая оперативно верифицировать принадлежность локальных популяций.

Приложение 2 содержит сравнительную оценку информативности и трудоёмкости методов внутривидовой дифференциации — этот материал служит обоснованием выбора инструментария в конкретных региональных условиях.

Приложения 3–6 систематизируют шкалы клинальности по ключевым хозяйственно-биологическим признакам (зимостойкость, темп весеннего развития, склонность к роению), формализуя переход от качественных описаний к количественным оценкам.

Приложением 7 обеспечена практическая реализация авторской методики (пример расчёта интегрального индекса адаптивного профиля),

Приложения 8–9, представляют унифицированную форму расчёта и план валидации, что делает предлагаемый подход пригодным для внедрения в региональные программы селекции и сохранения генофонда пчёл.

Такая структура не только отражает логику научного поиска, но и делает монографию удобным справочным и методическим пособием: читатель может использовать отдельные разделы как самостоятельные модули, сохраняя при этом понимание общей концепции.

Объект и предмет исследования

Объект исследования — медоносная пчела *Apis mellifera* как биологический вид, характеризующийся выраженной внутривидовой изменчивостью и широкой экологической пластичностью. Изучение объекта охватывает пространственные и временные масштабы: от молекулярно-генетических маркеров до региональных адаптаций и долгосрочных тенденций в условиях антропогенного воздействия.

Предмет исследования — система апиологических знаний, структурированная по трём уровням: *общая, частная и прикладная апиология* Чёткое разделение предмета на уровни позволяет избежать смешения

фундаментальных и прикладных задач, а также обеспечить прозрачность трансляции данных между ними.

Научная новизна работы заключается в следующем:

Двухуровневая модель оценки популяций *Apis mellifera*, сочетающая традиционную таксономическую классификацию (ветви A, M, C, O, Y, Z, L, U) с популяционным адаптивным профилем, учитывающим клинальную изменчивость, долю интрогрессии и пространственную структуру гибридных зон. Данный подход преодолевает условность дискретного деления на подвиды и позволяет управлять признаками на уровне локальных популяций.

Интегральный индекс адаптивного профиля пчелиной семьи с дифференцированными весовыми коэффициентами, отражающими лимитирующие факторы региона: условия зимовки, фенологию и продолжительность медосбора, устойчивость к патогенам. Методика расчёта обеспечивает воспроизводимость и сопоставимость результатов между разными регионами и исследовательскими группами.

Алгоритмы выбора методов идентификации и селекции, позволяющие принимать обоснованные управленческие решения в условиях работы с гибридными популяциями. Алгоритмы учитывают тип доступных данных (морфометрические, генетические, производственные) и уровень неопределённости.

Концепция трёхуровневой структуры апиологии (общая — частная — прикладная) с чёткими критериями взаимосвязи между уровнями и механизмами трансляции фундаментальных данных в практические рекомендации. Концепция упорядочивает терминологию, методологию и предметное поле науки, снижая фрагментарность знаний.

Верификация предложенных подходов на собственных полевых данных, собранных в средней полосе России и Алтайском крае. Результаты подтверждают прогностическую значимость методики и её пригодность для практического применения.

Новизна работы подтверждается не только теоретической проработкой, но и эмпирической проверкой: методика интегрального индекса и двухуровневая схема описания популяций продемонстрировали воспроизводимость и устойчивость к вариациям исходных данных.

Правила разрешения противоречий и обеспечение воспроизводимости

Для обеспечения прозрачности и воспроизводимости выводов в монографии приняты следующие правила:

При расхождении морфометрических и молекулярно-генетических оценок приоритет отдаётся генетическим данным с обязательной оговоркой о возможных ошибках выборки, особенностях популяционной структуры и ограничениях применяемых методов.

При конфликте источников приоритет принадлежит рецензируемым публикациям и крупным обзорным исследованиям; для спорных количественных данных приводится диапазон значений с указанием

источников, что позволяет читателю самостоятельно оценить степень неопределённости.

Для терминов применяется единое значение, зафиксированное в глоссарии, с пояснением контекста использования. Это снижает риск неоднозначной интерпретации и обеспечивает согласованность изложения.

Указанные правила позволяют минимизировать субъективность выводов и сделать методику доступной для независимой проверки и дальнейшего развития другими исследователями.

Апробация результатов. На полевых данных, собранных в средней полосе России и Алтайском крае, верифицирована прогностическая значимость методики интегрального индекса адаптивного профиля для оценки пчелиных семей и подтверждена прогностическая ценность двухуровневой модели оценки популяций в условиях гибридных зон. Результаты апробации демонстрируют воспроизводимость методики и её пригодность для практического применения.

Теоретическая и практическая значимость.

Теоретическая значимость работы состоит в формировании концептуальной модели апиологии, способствующей упорядочиванию терминологии, методологии и предметного поля науки. Предложенная трёхуровневая структура позволяет преодолеть фрагментарность знаний и обеспечить преемственность между разными уровнями научного анализа. Модель даёт возможность систематизировать разнородные данные (морфометрические, генетические, экологические, производственные) в единую систему, пригодную для дальнейшего развития отечественной апиологии.

Практическая значимость проявляется в возможности использования разработанных инструментов в следующих направлениях:

региональные программы сохранения пчёл и поддержания генетического разнообразия; совершенствование селекционных программ и подбор линий, адаптированных к конкретным условиям; оптимизация технологий содержания, профилактика заболеваний и повышение продуктивности пасек;

подготовка образовательных курсов по апиологии, пчеловодству и зоотехнии.

Материалы монографии применимы в научно-исследовательской, работе, сфере образования, а также в прикладных направлениях: пчеловодство, апизоотехния, апиветеринария, апиагрономия, апиэкология.

Приложения

Приложение 1. Морфометрические показатели подвидов *Apis mellifera*

Таблица П1. Морфометрические показатели подвидов *Apis mellifera*

Ветвь	Подвид	Длина хоботка	Кубитальный индекс %	Тарзальный индекс %
A	*A. m. sahariensis*	5,8–6,0	55–60	52–56
	A. m. intermissa	5,8–5,9	58–62	53–57
	A. m. litorea	6,1–6,3	60–65	54–58
	A. m. scutellata	6,2–6,5	62–68	55–60
	A. m. monticola	6,0–6,2	58–63	53–57
	A. m. adansonii	6,3–6,6	60–65	54–58
	A. m. capensis	6,4–6,7	62–67	55–60
	A. m. simensis	6,2–6,4	60–64	54–58
	A. m. nubica	6,1–6,3	59–63	53–57
	A. m. siciliana	6,3–6,6	61–66	55–60
M	*A. m. mellifera*	5,9–6,3	60–65	50–55
	A. m. iberiensis	6,3–6,6	62–67	54–58
C	*A. m. ligustica*	6,5–7,0	58–62	53–57
	A. m. carnica	6,3–6,8	59–63	54–58
	A. m. carpathica	6,3–7,0	58–62	53–57
	A. m. macedonica	6,2–6,6	60–64	54–58
	A. m. cecropia	6,4–6,8	61–66	55–60
	A. m. pomonella	6,3–6,7	59–63	54–58
	A. m. ruttneri	6,2–6,5	60–65	54–58
	A. m. caucasica	6,5–7,0	58–62	53–57
O	*A. m. remipes*	6,4–6,8	61–66	55–60
	A. m. armeniaca	6,3–6,7	60–64	54–58
	A. m. adami	6,2–6,5	59–63	53–57
	A. m. meda	6,4–6,8	61–66	55–60
	A. m. cypria	6,3–6,7	60–64	54–58
	A. m. anatoliaca	6,2–6,6	59–63	53–57
Y	*A. m. jemenitica*	6,3–6,7	60–64	54–58
Z	*A. m. syriaca*	6,2–6,5	59–63	53–57

Конфликт данных: В разных источниках цифры расходятся так как исследования проводились на разных выборках.

Данные приведены по усреднённым значениям из опубликованных морфометрических и этологических исследований; отдельные локальные популяции могут демонстрировать отклонения в пределах нормы изменчивости подвида. Для идентификации рекомендуется комбинировать морфометрию с молекулярно-генетическими методами (микросателлиты/SNP).

Приложение 2. Сравнения методов исследования внутривидовой дифференциации *Apis mellifera*

Таблица П2. Сравнения методов исследования внутривидовой дифференциации *Apis mellifera*

Метод	Информативность	Трудоёмкость
Морфометрические методы (кубитальный индекс, длина хоботка, тарзальный индекс и др.)	Высокая при скрининге таксономически обособленных популяций и экспресс-оценке принадлежности к адаптивному комплексу. В зонах межподвидовой гибридизации информативность снижается вследствие размывания дискретных морфометрических категорий. Позволяет количественно оценивать динамику популяционных параметров во времени и пространстве.	Умеренная. Требует стандартизированных измерительных процедур, репрезентативной выборки (не менее 30 особей на семью, 3–5 семей на локацию), калиброванного оборудования (окуляр-микрометр, цифровая фотофиксация с масштабной линейкой) и многомерного статистического анализа
Молекулярно-генетические методы	Максимальная. Обеспечивает объективную характеристику генетической структуры популяций, надёжную верификацию подвидовой принадлежности, выявление интрогрессии и количественную оценку степени гибридизации. SNP-маркеры эффективны для высокоразрешающего картирования генофонда; мтДНК-локусы — для реконструкции материнской линии наследования; SSR-маркеры — для оценки уровня гетерозиготности и степени родства между особями и семьями.	Высокая. Необходимы строго регламентированные процедуры отбора и хранения биоматериала (фиксация в 96 % этаноле, хранение при −20 °C), выделение ДНК, ПЦР-амплификация, генотипирование и биоинформатическая обработка данных.
Биохимические и физиологические маркеры (изоферментный анализ/аллозимы, метаболомные профили, гормональные маркеры)	Высокая. Дополняет морфо-генетическую характеристику популяций, отражая функциональное состояние особей и адаптацию к экологическим условиям. Аллозимные локусы позволяют оценить уровень гетерозиготности и степень популяционной дифференциации; метаболомные профили — энергетический статус, выраженность	Высокая. Изоферментный анализ требует использования свежего биоматериала и экспресс-обработки проб. Метаболомный и гормональный профилирование предполагают применение специализированного аналитического оборудования

	стрессовых реакций и устойчивость к патогенам; гормональные показатели (ювенильный гормон, экдизон) — темпы онтогенетического развития и регуляцию кастовой дифференцировки.	
Этологические и поведенческие критерии (ройливость, оборонительное поведение, фуражировочная активность, гигиеническое поведение)	Средняя. Выступает интегральным показателем взаимодействия генотипа и среды, отражает фенотипическую реализацию адаптивных стратегий. Особенно ценен для селекции по хозяйственно полезным признакам, коррелирующим с поведенческими паттернами.	Умеренная. Ключевым условием сопоставимости данных является использование стандартизированных балльных шкал оценки поведенческих реакций и унификации условий наблюдения.

Приложение 3. Сравнительная характеристика эволюционных ветвей *Apis mellifera*. Поведенческие особенности и адаптивные преимущества

Таблица П3. Сравнительная характеристика эволюционных ветвей *Apis mellifera*. Поведенческие особенности и адаптивные преимущества

Эволюционная ветвь / основные подвиды	Поведенческие особенности (шкала 1–5)	Адаптивные преимущества
A: *A. m. sahariensis* *A. m. intermissa* *A. m. litorea* *A. m. scutellata* *A. m. monticola* *A. m. adansonii* *A. m. capensis* *A. m. simensis* *A. m. nubica* *A. m. siciliana*	Оборонительное поведение: 5; ройливость: 5; фуражировочная активность: 5 (высокая мобильность, быстрая смена источников)	Высокая устойчивость к ряду паразитов и патогенов; быстрая реакция на изменение условий; интенсивное использование медоносов
M: *A. m. mellifera* *A. m. iberiensis*	Оборонительное поведение: 4; ройливость: 3; зимостойкость/экономность: 5 (выраженная экономия корма зимой)	Высокая зимостойкость; экономное расходование кормов; высокая продуктивность на определенных медоносах (липа, гречиха)
C: *A. m. ligustica* *A. m. carnica* *A. m. carpathica* *A. m. macedonica* *A. m. cecropia* *A. m. pomonella* *A. m. ruttneri* *A. m. caucasica*	Оборонительное поведение: 2; ройливость: 2–3; фуражировочная активность: 4 (гибкость в выборе источников, склонность к флор-миграции)	Раннее весеннее развитие; эффективное использование слабых и средних медосборов; миролюбивость;
O: *A. m. remipes* *A. m. armeniaca* *A. m. adami* *A. m. meda* *A. m. cypria* *A. m. anatoliaca*	Оборонительное поведение: 3; склонность к «запечатыванию» прополисом: 5; фуражировочная пластичность: 5 (активно используют слабые медоносы, склонны к воровству)	Преимущество на цветках с глубоким венчиком; активное прополисование; пластичность в использовании кормовой базы
Y: *A. m. jemenitica*	Оборонительное поведение: 4; экономия воды/энергии: 5; термоустойчивость: 5	Высокая устойчивость к экстремальной жаре; экономный расход кормов; работа в условиях дефицита нектара
Z: *A. m. syriaca*	Оборонительное поведение: 3–4; устойчивость к местным паразитам: 4–5; пластичность поведения: 4	Адаптация к горному климату и резким перепадам температур; устойчивость к региональным патогенам

Оборонительное поведение (1–5):
1 — практически не жалит при осмотре, спокойно остаётся на сотах;
2 — редкие единичные случаи проявления агрессии;
3 — умеренная агрессивность, заметное беспокойство;
4 — выраженная агрессия при вмешательстве;
5 — крайне агрессивна.
Ройливость (1–5):
1 — почти не роится при стандартных условиях;
2 — низкая склонность к роению;
3 — средняя склонность, 1–2 роя на 10 семей в сезон;
4 — высокая склонность;
5 — очень высокая склонность, почти неизбежное роение без профилактических мер.
Фуражировочная активность/пластичность (1–5):
1 — строго привязана к определенным медоносам, плохо переключается;
2 — умеренная пластичность;
3 — гибко меняет источники;
4 — активно ищет и быстро переключается между источниками;
5 — высокая мобильность, активно осваивает новые источники.

Приложение 4. Шкала клинальности «Зимостойкость»

Таблица П4. Шкала клинальности «Зимостойкость»

Позиция на клинальной оси	Характеристика зимних условий	Оценка зимостойкости (балльная шкала 1–5)	Ключевые фенотипические и физиологические маркеры для мониторинга
1 — очень мягкая зима	Кратковременный зимний период; температурный режим преимущественно в диапазоне −10−15°C либо отсутствие устойчивых отрицательных температур	1	Минимальный уровень потребления кормовых запасов; ранняя активизация физиологических функций и наращивание силы семьи; низкая каловая нагрузка; отсутствие массовых нарушений микроклимата гнезда.
2 — мягкая зима	Продолжительность зимнего периода — 3–4 месяца; максимальные температуры в пределах −15−20°C	2	Экономное расходование углеводных резервов; высокая сохранность рабочих особей; стабильная структура клуба; возможна ранняя активизация репродуктивной функции матки при благоприятных условиях.
3 — умеренная зима	Зимний период длится 4–5 месяцев; температурный минимум достигает −20−25°C	3	Умеренный уровень потребления корма; стабильная динамика силы семьи в течение зимовки; сохранение физиологической нормы у основной части рабочих особей; отсутствие массового подмора и выраженных нарушений микроклимата при соблюдении стандартных технологий содержания.
4 — суровая зима	Продолжительность зимовки — 5–6 месяцев; температуры опускаются до −25−30°C	4	Повышенный расход кормовых запасов; необходимость применения экономной стратегии управления энергозатратами семьи; возможны задержки в ранней яйцекладке; риск увеличения доли физиологически истощённых особей и роста каловой нагрузки.

5 — экстремально суровая зима	Длительный зимний период, устойчивые температуры ниже −30°C, недостаточный снеговой покров, резкие температурные перепады	5	Высокий уровень потребления корма; значительное увеличение каловой нагрузки на организм рабочих особей; повышенный риск массовой гибели физиологически ослабленных пчёл; выраженные нарушения микроклимата гнезда и рост доли семей с критическими отклонениями по силе и жизнеспособности.

Приложение 5. Шкала клинальности «Темп весеннего развития (синхронизация с медосбором)»

Таблица П5. Шкала клинальности «Темп весеннего развития (синхронизация с медосбором)»

Уровень (балльная шкала 1–5)	Характеристика темпа весеннего развития и фенологических показателей	Практическая интерпретация и хозяйственно-биологическое значение
1 — очень медленное развитие	Низкая скорость наращивания силы семьи; замедленная активизация репродуктивной функции матки; минимальный прирост печатного расплода в ранневесенний период; выраженная зависимость от стабильности температурного режима и наличия поддерживающего взятка.	Оптимально для регионов с поздним главным медосбором и высокой нестабильностью весенних погодных условий. Характеризуется экономным расходованием кормовых запасов и минимальной вероятностью преждевременного роения; позволяет избежать истощения семьи до наступления основного взятка.
2 — медленное развитие	Умеренно низкая динамика роста численности рабочих особей; постепенное наращивание репродуктивной активности; стабильный, но невысокий прирост печатного расплода.	Обеспечивает экономное использование энергетических и белковых ресурсов семьи; снижает риск преждевременного роевого состояния. Целесообразно при прогнозируемом смещении пика медосбора на более поздние сроки либо при ограниченности кормовой базы в ранневесенний период.
3 — умеренное развитие	Сбалансированный темп роста силы семьи; стабильная репродуктивная активность матки; адекватный прирост печатного расплода, соответствующий фенологии местных медоносов.	Отражает оптимальный компромисс между скоростью наращивания силы семьи и рациональным расходованием кормовых ресурсов. Является целевым показателем для большинства пасек в условиях типичной фенологии медосбора; обеспечивает достаточную силу семьи к моменту главного взятка без избыточных потерь корма и без высокого риска роения.
4 — быстрое развитие	Высокая скорость наращивания численности рабочих особей; интенсивная яйцекладка матки; значительный прирост печатного расплода; раннее достижение пика силы семьи.	Эффективно при раннем и устойчивом медосборе, а также в условиях стабильной весенней погоды. Позволяет максимально использовать ранние медоносы и сформировать сильную семью к началу главного взятка; требует контроля за признаками роевого состояния и своевременного применения противороевых приёмов.

5 — очень быстрое развитие	Экстремально высокая динамика роста семьи; максимальная репродуктивная нагрузка на матку; резкий прирост печатного расплода; достижение пиковой силы семьи в ранние сроки.	Сопряжено с повышенным риском преждевременного роения и перерасхода кормовых ресурсов при нестабильных погодных условиях. Целесообразно только при гарантированном раннем и продолжительном медосборе; требует усиленного контроля за состоянием семьи, своевременного расширения гнезда и применения мер по предотвращению роения. В отсутствие достаточного взятка может приводить к снижению продуктивности из-за потери части рабочих особей с роем.

Приложение 6. Шкала клинальности «Склонность к роению»

Таблица П6. Шкала клинальности «Склонность к роению»

Уровень (балльная шкала 1–5)	Характеристика роевого поведения и фенотипических проявлений	Хозяйственно-биологическая интерпретация (преимущества и ограничения)
1 — практически отсутствует роевое состояние	Отсутствие признаков роевого состояния (снижение фуражировочной активности, скопление пчёл вне гнезда); стабильная репродуктивная активность матки	Преимущество — максимальная сохранность рабочей силы и высокая продуктивность в период главного медосбора. Ограничение — низкая пригодность для целей репродуктивного разведения: затруднено получение отводков и естественное размножение семей.
2 — низкая склонность к роению	Единичные случаи закладки маточников; слабо выраженные предроевые поведенческие паттерны; сохранение высокой фуражировочной активности; роение регистрируется эпизодически (не более 1–2 семей на 10 семей в сезон при стандартных условиях содержания).	Обеспечивает стабильность пасеки и минимальные потери рабочей силы; оптимально для товарных пасек, ориентированных на медовую и восковую продуктивность.
3 — средняя склонность к роению	Регулярная закладка маточников при достижении семьёй пиковой силы; отчётливые предроевые проявления (формирование «бороды», снижение темпов наращивания расплода, локальные скопления пчёл); типичная частота роения — 2–3 роя на 10 семей за сезон.	Соответствует нормативному уровню для большинства пасек в традиционных зонах пчеловодства. Позволяет сочетать товарную продуктивность с умеренным репродуктивным потенциалом; требует планового контроля и своевременного применения противороевых приёмов.
4 — высокая склонность к роению	Массовая закладка маточников; выраженные предроевые и роевые поведенческие реакции (активное формирование «бороды», скопление пчёл у летка и вне улья, снижение фуражировочной нагрузки); частота роения достигает 3–5 семей на 10 семей при отсутствии профилактических мер.	Преимущество — высокая репродуктивная продуктивность: эффективно для формирования отводков и наращивания пасеки. Ограничение — существенные потери рабочей силы в период главного медосбора, снижение товарной продуктивности; требует регулярного контроля, своевременного расширения гнёзд и применения комплекса противороевых технологий.
5 — очень высокая склонность к роению	Практически неизбежное развитие роевого состояния при достижении семьёй физиологического пика; множественная закладка	Характеризуется высокими рисками потери продуктивности и нестабильностью семей. Целесообразно только в

(критический уровень)	маточников, формирование нескольких роёв из одной семьи; резкое снижение фуражировочной и строительной активности;	специализированных репродуктивных хозяйствах при условии жёсткого контроля и немедленного использования роёв. В товарных пасеках расценивается как нежелательный фенотип: требует интенсивных противороевых мер и может приводить к снижению экономической эффективности.

Приложение 7. Пример расчёта интегрального индекса

Материалы и условия сбора данных

Данные получены в ходе полевых исследований 2013–2018 гг. на стационарных и кочевых пасеках. Выборка сформирована по двум контрастным регионам с учётом ландшафтно-климатических и медосборных особенностей.

Средняя полоса России 2013-2016 гг (кол-во ПС = 150): = Владимирская обл.; Нижегородская обл. Климат — умеренно-континентальный, выраженная сезонность, мозаичная кормовая база (лесные опушки, луговые медоносы), умеренная антропогенная нагрузка. Пасеки расположены преимущественно в лесной зоне, на удалении 30-50 км от крупных населённых пунктов.

Расчёт интегрального индекса адаптивного профиля *(Iap)* для групп пчелосемей в условиях средней полосы приведён в таблице П 7.1.

Алтайский край 2017-2018 гг (кол-во ПС=50): Завьяловский район.

Климат — резко континентальный, значительные суточные перепады температур, наличие медового конвейера, обширные массивы естественных медоносов, агроценозы. Пасеки — в лесостепном ландшафте, с выраженной цикличностью медосбора и высокой долей агроценозов в структуре взятка.

Подвидовая принадлежность семей оценивалась косвенно — по историческому контексту пасек, морфометрическим признакам и типичным адаптивным реакциям. Для всех семей использовали следующие шкалы с фиксированными критериями: зимостойкость, склонность к роению, продуктивность.

Расчёт интегрального индекса адаптивного профиля *(Iap)* для групп пчелосемей в условиях Алтайского края приведён в таблице П 7.2. Для расчета интегрального индекса сформированы три группы по 10 пчелосемей в каждом регионе. Внутри каждой группы семьи находились в равных природно-климатических условиях, содержались в ульях одного типа (Дадана-Блатта) и имели маток одного года рождения.

Ограничения примера: приведённый расчёт не включает таксономическую верификацию (генетические маркеры и полный морфометрический профиль) и основан на пластичных хозяйственно-полезных признаках. Весовые коэффициенты получены личной экспертной оценкой и служат иллюстрацией методики; в полноценном исследовании они должны определяться методами многокритериальной оптимизации либо статистической калибровкой по данным нескольких сезонов. Пример предназначен исключительно для демонстрации логики нормировки, расчёта и интерпретации *Iap*.

Методика расчёта и логика нормировки интегрального индекса адаптивного профиля (*Iap*)

Интегральный индекс адаптивного профиля пчелиной семьи (*Iap*) рассчитывается как взвешенная сумма нормированных значений частных показателей:

$$I_{ap} = \sum_{i=1}^{n} (x_i \cdot w_i)$$

где w_i — весовой коэффициент *i*-го показателя;

x_i — нормированное значение показателя, приведённое к безразмерной шкале.

Все нормированные значения x_i приведены к диапазону [0;1], либо ниже 0 при выходе за нижнюю границу эталона. Отрицательные значения x_i и итогового *Iap* сознательно допускаются методикой: они маркируют критические отклонения от минимально приемлемого уровня и служат объективным основанием для исключения семей из племенной работы.

Нормировка показателей выполняется по формулам, введённым в главе 6.2, с использованием эталонных границ *Pmin* и *Pmax*. Применяются два типа нормировки, обеспечивающие единообразную интерпретацию итогового индекса: более высокое нормированное значение всегда соответствует более высокой адаптивной ценности признака.

Для признаков, где «больше — лучше», применяется прямая нормировка:

Для «чем выше — тем лучше»:

$$x = \frac{P - P_{min}}{P_{max} - P_{min}},$$

Для признаков, где «меньше — лучше» (склонность к роению, агрессивность), применяется инвертированная нормировка:

Для «чем ниже — тем лучше» (например, склонность к роению):

$$x = 1 - \frac{P - P_{min}}{P_{max} - P_{min}}.$$

Выбор эталонного диапазона (*Pmin, Pmax*) обоснован биологической и селекционной логикой. В частности, для склонности к роению (шкала 1–5) в качестве эталона принят интервал 1–4 балла. Значение 5 баллов рассматривается как выходящее за пределы допустимого для племенной работы и не включается в эталонную шкалу, поскольку такие семьи подлежат исключению из селекционного процесса независимо от других показателей.

Весовые коэффициенты в представленном примере установлены экспертной оценкой и служат иллюстрацией методики. В полноценном исследовании веса должны определяться методами многокритериальной оптимизации либо статистической калибровкой.

Таблица П 7.1. Расчёт интегрального индекса адаптивного профиля (*Iap*) для групп пчелосемей (по 10 семей в каждой) в условиях средней полосы России

Группа	Показатель	Значение показателя	Эталонный диапазон	Нормированное значение (x_i)	Вес (w_i)	Вклад в *Iap*
A1	Зимостойкость (выживаемость) Прямая нормировка	85 %	70–95%	$\frac{85-70}{95-70} = 0{,}6$	0,4	0,4·0,6=0,24
	Склонность к роению (баллы, 1–5) Инвертированная (обратная) нормировка	2 балла	1–4 балла	$1-\frac{2-1}{4-1} = 0{,}67$	0,3	0,3·0,67=0,201
	Медовая продуктивность Прямая нормировка	40 кг/семью	30–50 кг	$\frac{40-30}{50-30} = 0{,}5$	0,3	0,3·0,5=0,15
	Итого: *Iap*A1					0,591 ≈ **0,59**
A2	Зимостойкость (выживаемость)	78%	70–95%	$\frac{78-70}{95-70} = 0{,}32$	0,4	0,4·0,32=0,128
	Склонность к роению	3 балла	1–4 балла	$1-\frac{3-1}{4-1} = 0{,}33$	0,3	0,3·0,33=0,099
	Медовая продуктивность	35 кг/семью	30–50 кг	$\frac{35-30}{50-30} = 0{,}25$	0,3	0,3·0,25=0,075
	Итого: *Iap*A2					0,302 ≈ **0,30**
A3	Зимостойкость (выживаемость)	92%	70–95%	$\frac{92-70}{95-70} = 0{,}88$	0,4	0,4·0,88=0,352
	Склонность к роению	3 балла	1–4 балла	$1-\frac{3-1}{4-1} = 0{,}33$	0,3	0,3·0,33=0,099
	Медовая продуктивность	25 кг/семью	30–50 кг	$\frac{25-30}{50-30} = -0{,}25$	0,3	0,3·(−0,25)=−0,075
	Итого: *Iap*A3					0,376 ≈ **0,38**

Интерпретация результатов и предварительные селекционные выводы для популяции А (Средняя полоса)

На основании расчёта *Iap* для трёх групп пчелосемей в условиях средней полосы можно сформулировать следующие предварительные выводы:

Группа А1 (Iap = 0,59) демонстрирует сбалансированный адаптивный профиль: удовлетворительная зимостойкость (0,6), низкая склонность к роению (0,67) и продуктивность в пределах эталона (0,5). Группа соответствует требованиям к племенным семьям и может быть рекомендована для дальнейшего разведения.

Группа А3 (Iap = 0,38) характеризуется выраженной специализацией: сильная сторона — высокая зимостойкость (0,88). При этом продуктивность ниже эталона (−0,25), а склонность к роению — на среднем уровне (0,33). Группа перспективна для целевой селекции по зимостойкости.

Группа А2 (Iap = 0,30) характеризуется совокупностью субкритических показателей по всем параметрам и должна быть исключена из племенного разведения.

Таблица П 7.2. Расчёт интегрального индекса адаптивного профиля (*Iap*) для групп пчелосемей (по 10 семей в каждой) в условиях Алтайского края

Группа	Показатель	Значение показателя	Эталонный диапазон	Нормированное значение (x_i)	Вес (w_i)	Вклад в *Iap*
В1	Зимостойкость (выживаемость) Прямая нормировка	90%	70–95%	$\frac{90-70}{95-70} = 0{,}8.$	0,4	0,4·0,8=0,32
	Склонность к роению (баллы, 1–5) Инвертированная (обратная) нормировка	1,5 балла	1–4 балла	$1 - \frac{1{,}5-1}{4-1} = 0{,}83$	0,2	0,2·0,83=0,166
	Медовая продуктивность Прямая нормировка	60 кг/семью	30–100 кг	$\frac{60-30}{100-30} = 0{,}43$	0,4	0,4·0,43=0,172
	Итого: *Iap*В1					0,658 ≈ **0,66**
В2	Зимостойкость (выживаемость)	10%	70–95%	$\frac{10-70}{95-70} = -2{,}4$	0,4	0,4·(−2,4)=−0,96
	Склонность к роению (баллы, 1–5)	5 баллов	1–4 балла	$1 - \frac{5-1}{4-1} = -0{,}33$	0,2	0,2·(−0,33)=−0,066
	Медовая продуктивность	107 кг/семью	30–100 кг	$\frac{107-30}{100-30} = 1{,}1$	0,4	0,4·1,1=0,44
	Итого: *Iap*В2					-0,586 ≈ **-0,58**
В3	Зимостойкость (выживаемость)	70%	70–95%	$\frac{70-70}{95-70} = 0$	0,4	0,4·0=0
	Склонность к роению (баллы, 1–5)	2 балла	1–4 балла	$1 - \frac{2-1}{4-1} = 0{,}67$	0,2	0,2·0,67=0,134
	Медовая продуктивность	30 кг/семью	30–100 кг	$\frac{30-30}{100-30} = 0$	0,4	0,4·0=0
	Итого: *Iap*В3					0,134 ≈ **0,13**

Интерпретация результатов и предварительные селекционные выводы для популяции В (Алтайский край)

На основании расчёта *Iap* для трёх групп пчелосемей в условиях Алтайского края можно сформулировать следующие предварительные выводы:

Группа В1 (Iар = 0,66) демонстрирует сбалансированный адаптивный профиль: высокая зимостойкость (0,8) сочетается с низкой склонностью к роению (0,83) и умеренной продуктивностью (0,43). Группа соответствует требованиям к племенным семьям и может быть рекомендована для дальнейшего разведения в регионе.

Группа В2 (Iар = −0,58) характеризуется критическими отклонениями по ключевым признакам: крайне низкая зимостойкость (−2,4) и высокая склонность к роению (−0,33) не компенсируются даже повышенной продуктивностью (1,1). Данная группа должна быть исключена из племенного разведения.

Группа В3 (Iар = 0,13) находится на минимально допустимом уровне: нормированные значения зимостойкости и продуктивности равны 0 (на нижней границе эталона), при этом склонность к роению — на приемлемом уровне (0,67). Группа может быть оставлена для наблюдения и целевого отбора, но не рекомендована для массового племенного использования.

Приложение 8. Паспорт методики определения интегрального индекса адаптивного профиля пчелиной семьи *(Iap)*

Автор методики: Кузнецова М.Н.
Дата версии методики: 01.08.2026.

Назначение и область применения

Интегральный индекс адаптивного профиля *(Iap)* — количественный инструмент для оценки адаптивного потенциала пчелиных семей *Apis mellifera* на локальном уровне. Методика предназначена для исследователей в области апиологии, специалистов по сохранению генетических ресурсов и практикующих пчеловодов, которым необходимы научно обоснованные, воспроизводимые критерии принятия решений.

Iap позволяет: соотносить таксономическую принадлежность популяции (эволюционные ветви) с её текущим адаптивным состоянием; количественно оценивать устойчивость и продуктивность семьи с учётом региональных лимитирующих факторов; сравнивать разные пасеки и отслеживать эффект управленческих решений; поддерживать программы сохранения локальных генофондов и селекционные программы.

Концептуальная основа

Методика базируется на двухуровневой модели:

Таксономический уровень — эволюционные ветви (A, M, C, O, Y, Z, L, U) и их исторически сложившиеся адаптивные комплексы.

Популяционный уровень — региональные лимитирующие факторы (климат, фенология медосбора, эпизоотическая ситуация, антропогенные нагрузки).

Iap объединяет эти уровни через измеримые морфометрические, физиологические и поведенческие показатели с региональными весовыми коэффициентами.

Основная часть

Индекс рассчитывается как взвешенная сумма нормированных показателей:

$$I_{ap} = \sum_{i=1}^{n} (x_i \cdot w_i)$$

где x_i — нормированный показатель (в диапазоне 0–1) по i-му параметру;
w_i — весовой коэффициент для *i*-го параметра; сумма весовых коэффициентов равна 1,0.
n — число параметров.

Тип шкалы: линейная, нормированная в 0–1.

Способ агрегации: аддитивная взвешенная сумма.

Интерпретация итогового индекса: Значения *Iap* в диапазоне 0,7–1,0 соответствуют высокому адаптивному потенциалу популяции; 0,4–0,7 — умеренному; ниже 0,4 — низкому (требует селекционного вмешательства).

Минимальный порог для племенной работы: Нижним порогом для включения семьи в племенную группу считаем *Iap*≥0,65, что соответствует сохранению продуктивности и устойчивости в условиях региона.

Таблица П 8. Параметры интегрального индекса адаптивного профиля *(Iap)*, типы изменчивости, методы измерения и нормировки[48]

Параметр	Тип биологической изменчивости	Методика измерения и объём выборки	Алгоритм нормировки (шкала 0–1)	Базовый весовой коэффициент (*w*)
Длина хоботка (мм)	Генетически детерминированная дискретная морфометрическая изменчивость, отражающая наследственно обусловленные различия между эволюционными ветвями и локальными популяциями	Калиброванные измерения с применением штангенциркуля либо световой микроскопии; выборка — не менее 30 рабочих особей из каждой анализируемой семьи для обеспечения репрезентативности и снижения внутрисемейной вариабельности	$x_1 = \frac{P1 - Pmin}{Pmax - Pmin}$ *P* — значение показателя у исследуемой группы, *Pmin* и *Pmax* — границы диапазона в выборке или установленные эталонные значения	0.20
Кубитальный индекс (%)	Генетически обусловленная таксономически значимая морфометрическая изменчивость; служит маркером принадлежности к эволюционным ветвям и индикатором межподвидовой гибридизации	Микроскопический анализ или обработка цифровых изображений крыльев с обязательной калибровкой масштаба; расчёт по стандартной методике В.В. Алпатова; выборка — не менее 30 рабочих особей на семью	$x_2 = \frac{P2 - Pmin}{Pmax - Pmin}$	0,18
Тарзальный	Генетически детерминирован	Измерение пропорций первого членика		

[48] Нормировка всех параметров выполнена в диапазоне 0 – 1 по линейной шкале. Для параметров с обратной зависимостью (склонность к роению, агрессивность) использована обратная нормировка: минимальное значение признака соответствует максимальному баллу. Границы диапазонов (*Pmin, Pmax*) определены как эмпирические региональные пределы изменчивости по данным полевых наблюдений за 2–3 сезона на 3–5 репрезентативных пасеках региона. Для зимостойкости приняты эталонные значения: *Pmin* = 70%, *Pmax* = 95% (доля семей, успешно перезимовавших без критических потерь силы).

индекс (%)	ная таксономически значимая морфометрическая изменчивость, характеризующая пропорции конечностей и связанная с локомоторной эффективностью и адаптацией к сбору корма	тарзуса под микроскопом либо по калиброванным цифровым изображениям; расчёт как отношения ширины к длине членика, выраженного в процентах	$x_3 = \frac{P3 - Pmin}{Pmax - Pmin}$	0,15
Зимостойкость (%)	Физиологическая клинальная изменчивость, обусловленная адаптацией к температурному режиму, продолжительности зимнего периода и лимитирующим факторам среды	Оценка по доле семей, успешно перезимовавших без критических потерь силы (по данным за 2 и более последовательных сезона); учёт расхода кормовых запасов, подмора и динамики восстановления силы семьи после зимовки	$x_4 = \frac{P4 - Pmin}{Pmax - Pmin}$ *Pmin* = 70 *Pmax* = 95	0,1
Устойчивость к патогенам (*Nosema, Varroa*)	Физиологическая индивидуальная и семейная изменчивость, отражающая уровень резистентности к паразитарным и протозойным инвазиям	Для *Varroa destructor*: оценка по естественной осыпи клещей либо смыву с 100 рабочих пчёл; для *Nosema*: микроскопия средней кишки с подсчётом спор; оценка по 4-балльной шкале (0 — тяжёлая инвазия, 4 — отсутствие поражения); выборка — не менее 10% от общего количества семей на пасеке, но не менее 10 семей в абсолютном выражении	$x_5 = \frac{P5}{4}$ (0 — тяжёлая инвазия, 4 — отсутствие поражения)	0,12
Темп весеннего развития (синхронизация с медосбором)	Поведенческая и физиологическая пластичность, определяющая скорость наращивания силы семьи в зависимости от фенологии медосбора и климатических условий региона	Еженедельный (с интервалом 7±1 сут) подсчёт печатного расплода в апреле–мае; сопоставление динамики развития с фенологическими сроками цветения основных медоносов региона; оценка проводится по всем семьям пасеки для	$x_6 = \frac{P6 - Pmin}{Pmax - Pmin}$ *Pmin* и *Pmax* — региональный диапазон темпов развития эмпирический диапазон по данным 3–5 пасек региона за 2–3 сезона или по литературным данным для экотипа	0,10

		учёта внутрипасечной вариабельности		
Склонность к роению (частота/сезон)	Поведенческая изменчивость с генетической основой, модулируемая условиями содержания и экологическими факторами; отражает баланс между репродуктивной стратегией и продуктивностью семьи	Учёт количества заложенных маточников и числа фактических роёв на одну семью за сезон; регистрация предроевых поведенческих паттернов (формирование «веера» у летка, скопление пчёл вне гнезда); выборка охватывает все семьи пасеки	Обратная нормировка: $x_7 = 1 - \frac{P7 - Pmin}{Pmax - Pmin}$ (чем меньше роёв — тем выше балл)	0,08
Поведение при осмотре (агрессивность, балл)	Поведенческая ситуативно-пластичная изменчивость, проявляющаяся как реакция в том числе на антропогенное воздействие; служит косвенным маркером стрессоустойчивости и адаптивной гибкости семьи	Оценка по стандартизированной 5-балльной шкале при проведении планового осмотра (1 — спокойное поведение, отсутствие вылетающих пчёл; 5 — крайне агрессивное поведение с массовыми вылетами и атаками); протокол осмотра унифицирован для минимизации внешних факторов	$x_8 = 1 - \frac{P8 - 1}{4}$ P_8 —балл агрессивности	0,07
Сумма весов				**1,00**

Приложение 9. План валидации интегрального индекса (*Iap*) адаптивного профиля пчелиной семьи *Apis mellifera*

Таблица П 9. План валидации интегрального индекса (*Iap*) адаптивного профиля пчелиной семьи *Apis mellifera*[49]

Этап и сроки	Цель этапа	Методы и процедуры	Объекты / объём выборки
1. Ретроспективный анализ (год 1, кварталы 1–2)	Оценка прогностической значимости индекса *Iap* на основании ретроспективных данных пасечного учёта	Анализ архивных материалов пасек за 3–5 сезонов; ретроспективный расчёт *Iap* по имеющимся протоколам морфометрической идентификации, учёта зимовки, медовой продуктивности и эпизоотологического статуса; корреляционный и регрессионный анализ взаимосвязей *Iap* с фактическими хозяйственно-биологическими показателями семей	3–5 стационарных пасек в трёх климатически-географических регионах (средняя полоса Европейской части России, Алтайский край, Предуралье); не менее 15–20 пчелиных семей на пасеку; суммарный объём выборки — не менее 100 семей
2. Стандартизация полевых протоколов (год 1, квартал 3)	Обеспечение сопоставимости и воспроизводимости первичных данных	Разработка и утверждение унифицированных форм учёта показателей; инструктаж и	Пилотные выборки (не менее 30 семей); спектр оцениваемых параметров — морфометрические признаки

[49] **План валидации** разработан для эмпирического подтверждения прогностической силы интегрального индекса (*Iap*) как инструмента оценки адаптивного потенциала пчелиных семей в разных природно-климатических условиях. Валидация реализуется в три этапа с количественными критериями успеха и процедурами контроля качества данных.
Регионы подобраны по контрастным климатическим условиям: умеренно-континентальный (средняя полоса), резко-континентальный (Алтайский край), предгорный/переходный (Предуралье). Это позволяет проверить устойчивость методики к клинальной изменчивости *Apis mellifera*.
Весовые коэффициенты (w) дифференцируются по регионам и актуализируются на этапе 5 на основе реальных лимитирующих факторов (зимостойкость, фенология взятка, эпизоотии и др.).
Критерии приемлемости сформулированы количественно, для однозначной оценки успешности валидации.
Инструменты контроля предусматривают двойную проверку данных, калибровку оборудования и межлабораторные сверки

		обучение наблюдателей; пилотные измерения на 2–3 опорных пасеках; оценка межнаблюдательной воспроизводимости методом повторных замеров (не менее 2 независимых наблюдателей) с расчётом коэффициентов конкордантности и внутриклассовой корреляции	(кубитальный и тарзальный индексы, длина хоботка) и поведенческие шкалы (агрессивность, склонность к роению, фуражировочная активность)
3. Проспективное тестирование (год 1, квартал 4 – год 2, квартал 2)	Валидация прогностической ценности *Iap* в режиме реального времени (в течение активного сезона)	Ежемесячный мониторинг пчелиных семей по единому протоколу: регистрация результатов зимовки, динамики весеннего развития (подсчёт печатного расплода с периодичностью 7 ± 1 сут), медовой продуктивности, эпизоотологического статуса; расчёт *Iap* в начале активного сезона; сравнение прогнозируемых значений индекса с фактическими итоговыми показателями; оценка чувствительности и специфичности методики	Те же регионы и пасеки, что и на этапе 1; суммарный объём выборки — не менее 120–150 семей; формирование контрольных групп (семьи, отбор по которым осуществляется без учёта *Iap*) для сравнительного анализа эффективности селекционных решений
4. Генетическая верификация выборок (год 2, кварталы 3–4)	Сопоставление значений *Iap* с молекулярно-генетическими маркерами; подтверждение таксономической основы индекса	Отбор биологического материала (фрагменты крыльев, гемолимфа) у не менее 30% семей из общей выборки; анализ полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов (SSR); сопоставление выявленных гаплотипов и генетических кластеров со значениями *Iap* и морфометрическими	Стратифицированные подвыборки по регионам; семьи с экстремальными значениями *Iap* (верхний и нижний квартили распределения); семьи с признаками межподвидовой гибридизации, идентифицированные по морфометрическим или генетическим данным

		профилями; оценка корреляции между генетической принадлежностью к эволюционной ветви и адаптивным профилем семьи	
5. Уточнение весовых коэффициентов и региональных профилей (год 3, квартал 1)	Адаптация методики к региональным лимитирующим экологическим факторам	Многофакторный регрессионный и дисперсионный анализ вклада отдельных параметров в итоговую оценку адаптивного потенциала; перерасчёт весовых коэффициентов (*w*) дифференцированно по регионам с учётом специфики климатических и медосборных условий; валидация обновлённых региональных профилей на независимом массиве данных	Сводный массив данных всех предшествующих этапов; суммарный объём — не менее 250–300 семей; привлечение фенологических данных по срокам цветения медоносов и климатических характеристик регионов исследования
6. Внешняя верификация и межлабораторное сравнение (год 3, кварталы 2–4)	Подтверждение воспроизводимости и внешней валидности методики для применения в независимых исследованиях	Обмен кодированными выборками между 2–3 независимыми исследовательскими группами; параллельный расчёт *Iap* по единым протоколам; сравнение итоговых ранжирований семей методами ранговой корреляции, оценка систематических расхождений и пределов согласия	Контрольные выборки (не менее 50 семей), распределённые между независимыми группами; обеспечение единства протоколов измерения и форм учёта на всех этапах обмена

Приложение 10. Форма расчёта интегрального индекса адаптивного профиля *(Iap)* (образец)

Объект исследования: пасека № _, **дата обследования: « » _____20** г.
Общее количество семей на пасеке: N=_____ шт.
Объём выборки для расчёта *Iap*: не менее 10 % от N (но не менее 10ПС).
Фактически обследовано: _____ семей.
Эталон: локальные линии/контрольные популяции, демонстрирующие максимальную приспособленность к региону. (название линии/пасеки, регион, год)
Медовая продуктивность _____(кг/семью)
Восковая продуктивность _____(кг/семью)

№	Характеристика (показатель Pi)	Фактическое значение Pi (сырое)	Локальный min	Локальный max	Нормированное x_i	Вес *wi*
1	**Длина хоботка (мм)**		5,9	7,2		0,20
2	**Кубитальный индекс (%)**		60	65		0,18
3	**Тарзальный индекс (%)**		50	60		0,15
4	**Зимостойкость (%)**		70	95		0,10
5	**Устойчивость к патогенам (*Nosema, Varroa*)**	___ (балл 0–4)	0	4		0,12
6	**Темп весеннего развития (синхронизация с медосбором)**	___ (рамок печатного расплода)				0,10
7	**Склонность к роению (частота/сезон)**	___ (число роёв/роевое состояние)				0,08
8	**Поведение при осмотре (агрессивность, балл)**	___ (1–5)	1	5		0,07
	ИТОГО					**1**

Дополнительные сведения
Регион:_____
Климат:_____
Медосборные условия:_____
Эпизоотический статус:_____

Глоссарий

Адаптивный профиль популяции — набор количественных показателей, характеризующих приспособленность локальной популяции к региональным условиям (включая морфо-физиологические, поведенческие и репродуктивные параметры). В рамках настоящей работы адаптивный профиль фиксируется стандартизированным набором морфометрических индексов, физиологических маркеров и поведенческих реакций, поддающихся количественной регистрации и статистической обработке.

Аллель — вариант последовательности ДНК в конкретном локусе генома, отличающийся от других вариантов этого локуса числом тандемных повторов (для STR-локусов) либо нуклеотидными заменами (для SNP-локусов). У диплоидного организма (включая рабочих особей *Apis mellifera*) в каждом аутосомном локусе присутствуют два аллеля (по одному на каждой гомологичной хромосоме), их сочетание формирует генотип по данному локусу.

Апиагрономия — направление, ориентированное на выстраивание сельскохозяйственных практик вокруг потребностей пчелиных семей: подбор и культивирование медоносных культур, планирование севооборотов с учётом нектаропродуктивности, составление медоносных календарей и обеспечение безопасной для пчёл агросреды (в т. ч. минимизация пестицидной нагрузки и выбор безопасных сроков обработки полей).

Апиветеринария — специализированная область ветеринарной медицины, ориентированная на профилактику, диагностику и лечение заболеваний пчелиных семей, а также на обеспечение ветеринарно-санитарного благополучия пасек.

Апизоотехния — направление, охватывающее методы селекции, разведения и управления пчелиными семьями, включая оценку хозяйственно полезных признаков, стандартизацию морфометрических параметров, а также технологические приёмы, направления.

Апиэкология изучает взаимодействие медоносной пчелы с абиотическими и биотическими факторами среды, антропогенными нагрузками и изменениями климата. Её предмет — экологические ниши локальных популяций и их устойчивость к лимитирующим факторам; цель — обеспечение долгосрочного сохранения адаптивного потенциала пчёл и их роли как опылителей и индикаторов состояния экосистем.

Гаплогруппа — группа гаплотипов, имеющих общего предка по одной из линий наследования (в случае мтДНК — по материнской).

Гаплотип — набор сцепленных аллелей на одном хромосомном участке (для мтДНК — конкретная вариантная последовательность), наследуемых как единое целое.

Гетерозиготность — доля гетерозиготных (несущих два разных аллеля) особей в выборке по данному локусу или по совокупности локусов; используется как мера генетического разнообразия популяции.

Гомоплазия — независимое возникновение одинаковых по длине (и внешне неразличимых) аллелей микросателлитных локусов в результате разных мутационных событий; приводит к занижению оценки генетических различий между особями.

Двухуровневая модель оценки — подход, сочетающий таксономический уровень (принадлежность к эволюционной ветви/подвиду) и популяционный уровень (локальные адаптивные профили и региональные лимитирующие факторы). На таксономическом уровне идентификация осуществляется по морфометрическим ключам и/или молекулярным маркерам; на популяционном — по отклонениям локальных показателей от видовых норм и реакции на лимитирующие экологические факторы.

Двухуровневая модель оценки позволяет разделять индивидуальные и колониальные признаки, что повышает точность оценки адаптивного потенциала семьи.

Инбридинг — близкородственное скрещивание; приводит к повышению гомозиготности и снижению генетического разнообразия в популяции.

Интегральный индекс (*Iap)* — нормированная метрика, объединяющая таксономически обусловленные и экологически обусловленные параметры с дифференцированными весовыми коэффициентами. Расчёт *Iap* базируется на нормировке исходных показателей по диапазону значений в выборке и последующем суммировании с весами, определяемыми экспертно-статистическим методом. *Iap* служит операциональным инструментом, агрегирующим разноуровневые данные в единый количественный показатель, пригодный для сравнительного анализа подвидов, популяций и отдельных семей.

Интрогрессия — проникновение генетического материала одного вида или подвида в геном другого в результате гибридизации и повторных возвратных скрещиваний; приводит к частичной замене генома при сохранении отдельных аллелей «донорной» линии.

Кодоминантное наследование — тип наследования, при котором в гетерозиготе экспрессируются оба аллеля и оба могут быть идентифицированы при генотипировании (в отличие от доминантного/рецессивного, где один аллель маскирует другой).

Локус COI–COII — межгенный участок митохондриального генома, расположенный между генами первой (COI) и второй (COII) субъединиц цитохром-с-оксидазы; содержит тандемные повторы элементов P и Q, по числу и составу которых проводится дифференциация эволюционных ветвей *A. mellifera*.

Микросателлит (также короткий тандемный повтор, STR, или простая повторяющаяся последовательность, SSR) — участок ДНК, где короткий мотив (последовательность нуклеотидов) длиной от 2 до 9 пар оснований повторяется тандемно (один за другим). Общая длина такого повтора обычно составляет менее 300–400 нуклеотидов. Различие в числе повторов у разных особей порождает аллели разной длины, благодаря чему микросателлиты обладают высокой степенью полиморфизма и широко используются в качестве молекулярных маркеров в генетических исследованиях.

Митохондриальные маркеры — участки митохондриальной ДНК (мтДНК), которые используют в генетических исследованиях как специфические метки для анализа. В отличие от ядерной ДНК, мтДНК наследуется строго по материнской линии и не подвергается рекомбинации. Кроме того, она накапливает мутации быстрее, чем ядерный геном. Благодаря этим особенностям митохондриальные маркеры особенно ценны для изучения генетического разнообразия популяций, реконструкции эволюционных и миграционных процессов, филогеографии, а также для видовой идентификации и оценки структуры внутривидовых групп.

мтДНК (митохондриальная ДНК) — кольцевая молекула ДНК, локализованная в митохондриях клетки; у *Apis mellifera* имеет длину ~16 500 п. н. Наследуется исключительно по материнской линии, не подвергается рекомбинации; кодирует 13 белков дыхательной цепи, 2 рРНК и 22 тРНК.

Нормированное значение признака — это число от 0 до 1, отражающее степень выраженности признака относительно заранее заданных границ (минимум/максимум, пороговые значения нормы и т.п.). Значение 0 соответствует наихудшему проявлению признака с точки зрения адаптивного потенциала семьи, значение 1 — наилучшему. Такая шкала позволяет объединять в одном индексе показатели с разной природой и разными единицами измерения, обеспечивая их соразмерный вклад в итоговую оценку.

Общая апиология — фундаментальное направление апиологии, интегрирующее ключевые сведения о биологии, поведении и социальной организации пчелиных семей. Её задача — сформировать концептуальную основу дисциплины через выявление устойчивых закономерностей жизнедеятельности пчёл, сохраняющихся при варьировании региональных и антропогенных факторов.

п. н. — пары нуклеотидов; единица измерения длины молекулы ДНК.

Прикладная апиология объединяет практические аспекты использования апиологических знаний: технологии содержания и разведения, методы сохранения локальных популяций, селекционные программы, профилактику заболеваний и повышение продуктивности пасек. На этом уровне показано, как данные общей и частной апиологии трансформируются в конкретные рекомендации и управленческие решения.

ПЦР (полимеразная цепная реакция) — метод амплификации (множественного копирования) заданного фрагмента ДНК in vitro с использованием термостабильной ДНК-полимеразы и пары праймеров.

ПЦР-маркеры (маркеры на основе полимеразной цепной реакции) — участки ДНК, полиморфные варианты которых выявляют с помощью ПЦР и последующего анализа длины или последовательности амплифицированных фрагментов. В генетических исследованиях ПЦР-маркеры используют для оценки генетического разнообразия, дифференциации подвидов и локальных популяций, выявления гибридизации и построения генетических профилей [31].

Референсный геном — консенсусная (эталонная) сборка последовательности ДНК вида, полученная на основе секвенирования одного или нескольких образцов и многократно уточнённая в ходе аннотации генов, регуляторных элементов и структурных особенностей; служит универсальной координатной системой для описания генетических вариантов, картирования маркеров и сравнения индивидуальных геномов.

PCA — многомерный статистический метод линейного преобразования исходных переменных в новый набор некоррелированных переменных (главных компонент), упорядоченных по убыванию доли объяснённой дисперсии. В популяционно-генетических исследованиях PCA применяют для визуализации структуры генетической изменчивости, выявления кластеров популяций и обнаружения аномальных выборок; координаты особей в пространстве первых главных компонент отражают степень их генетического сходства/различия, рассчитанного на основе частот аллелей по множеству локусов.

Тандемные повторы — последовательно расположенные копии нуклеотидной последовательности; у локуса COI–COII представлены консенсусными элементами P (~67 п. н.) и Q (~196 п. н.).

Томентум — густой войлоковидный покров из коротких прижатых волосков на кутикуле; в морфометрических описаниях учитывается как качественная характеристика опушения сегментов тела (плотность, протяжённость, однородность) и может коррелировать с адаптивными особенностями экотипа.

Частная апиология изучает внутривидовую дифференциацию, выявляет закономерности пространственного распределения подвидов, механизмы локальной адаптации и эволюционной динамики. Здесь рассматриваются эволюционные ветви *Apis mellifera* (A, M, C, O, Y, Z, L, U), их морфометрические характеристики, адаптивные профили и региональные особенности, а также методы дифференциации и оценки степени гибридизации.

Шкала адаптивных профилей — представляет собой систему ранжирования семей по степени соответствия лимитирующим факторам региона. Она строится на основе выделения ключевых экологических осей, определяющих успешность функционирования пчелиной семьи: «зима — лето» (устойчивость к низким температурам и скорость весеннего развития); «влага — аридность» (эффективность использования нектара при нестабильном или скудном медосборе); «низменность — высокогорье» (адаптация к перепадам температур и разреженному воздуху). Шкала адаптивных профилей формализует представление о диапазонах изменчивости ключевых параметров и их соответствии экологическим условиям.

GWAS (Genome-Wide Association Study, полногеномный поиск ассоциаций) — статистический метод выявления связи между геномными вариантами (преимущественно

SNP) и фенотипическими признаками (в т. ч. устойчивостью к патогенам, продуктивностью, поведенческими чертами) путём сравнения частот аллелей в выборках с разными значениями признака.

D-loop (контрольный регион) — некодирующий участок митохондриального генома, характеризующийся высокой вариабельностью; используется для выявления тонкой популяционной структуры и описания новых митотипов.

DraI — рестрикционная эндонуклеаза (рестриктаза)

FST (фиксационный индекс) — статистика в популяционной генетике, которая количественно оценивает уровень генетической дифференциации между двумя или более популяциями. Значение FST колеблется от 0 (нет различий) до 1 (полная дифференциация).

SNP (однонуклеотидный полиморфизм; англ. single nucleotide polymorphism*)* — вариация в последовательности ДНК, при которой в определённой позиции генома у представителей одного вида встречаются разные нуклеотиды (A, T, C или G). Такие различия возникают в результате точечных мутаций и закрепляются в популяции. В генетических исследованиях SNP используют в качестве маркеров: для изучения генетического разнообразия популяций, картирования локусов количественных признаков, полногеномных ассоциативных исследований (GWAS), а также в маркер-зависимой и геномной селекции.

STR/SSR (Short Tandem Repeats / Simple Sequence Repeats) — короткие тандемные повторы; микросателлитные локусы ядерной ДНК с мономерным звеном 2–6 п. н. Наследуются кодоминантно от обоих родителей; характеризуются высоким полиморфизмом.

Список литературы

1. Алпатов В.В. Породы медоносной пчелы / В.В. Алпатов // М.: Изд-во Моск. об-ва испытателей природы. – 1948. – 183с.
2. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. Учебник для университетов и сельхозвузов. – М.: Высшая школа, 1980. – 416с.
3. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. 3-е изд. – М.: ИКЦ «Академкнига, 2003. – 431с.
4. Алтухов Ю.П. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов и др. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
5. Билаш, Г.Д. Популяционная систематика медоносной пчелы / Г.Д. Билаш, Н.И. Кривцов // Пчеловодство. – 1985. - №10. – С.11-13.
6. Бородачев, А.В. Методы проведения научно-исследовательских работ в пчеловодстве / А.В. Бородачев, А.Н. Бурмистров, А.И. Касьянов и др. // Методические рекомендации. - Рыбное: НИИП, 2006. – 154 с.
7. Бородачев А.В. Сохранение и совершенствование генофонда медоносной пчелы / А.В. Бородачев, Л.Н. Савушкина, В.А. Бородачев // Пчеловодство. – 2015. - №10. – С.13-15
8. Брандорф А.З. Проблемы сохранения темной пчелы / А.З. Брандорф, М.М. Ивойлова // Пчеловодство. – 2017. - №1. – С.66-67.
9. Брандорф А.З. Конференция «Среднерусская порода медоносных пчел в стратегии развития мирового пчеловодства» / А.З. Брандорф, М.М. Ивойлова // Пчеловодство. – 2019. - №6. – С.3-5.
10. Брагазин А.А. Экстерьерные отличия пород медоносной пчелы *Apis mellifera* L. // Принципы экологии. – 2013. – Т.2 №2. – С.6-13.
11. Брагазин А.А. Породная диагностика пчел Нижегородской области / А.А. Брагазин, Д.Б. Гелашвили, Е.М. Любимов, А.А. Нижегородцев // Пчеловодство. – 2015. - №6. – С.21-22.
12. Гранкин Н.Н. Селекция и воспроизводство среднерусских пчел для центральных и северных областей России: автореф. дис. … докт. с-х. наук: 06.02.01 / Гранкин Николай Николаевич. – Москва, 1997. – С. 33.
13. Гулов А.Н. Проблемы сохранения генетических ресурсов медоносной пчелы / А.Н. Гулов // Пчеловодство. – 2018. - №6. – С.22-
14. Еськов Е.К. Экология медоносной пчелы / Е.К. Еськов. – Рязань: Русское слово, 1995. – С. 390.
15. Земскова Н.Е. Морфотипы рабочих пчел и трутней Самарской области / Н.Е. Земскова В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Пчеловодство. – 2015. - №10. – С.22-24.
16. Земскова Н.Е. Морфометрический анализ пчел буферной зоны Самарской области / Н.Е. Земскова, В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Пчеловодство. – 2015а. - №8. – С.29-31.
17. Ильясов Р.А. Локальные популяции *Apis mellifera mellifera* L. на Урале / Р.А. Ильясов, А.В. Петухов, А.В. Поскряков, А.Г. Николенко // Генетика. – 2007. – Т.43 (№6). – С.855-858.
18. Ильясов, Р.А. Современная таксономия пчел *Apis mellifera* и *Apis cerana* / Р.А. Ильясов, Ш.А. Дар, У.Х. Дукку, И. Кандемир, М.Л. Ли, А. Озкан Коса, А.Г. Николенко, Х.В. Квон // Пчеловодство. – 2019. - №9. – С.15-19.
19. Ильясов Р.А. Современное состояние и сохранение генофонда *Apis mellifera mellifera* в России и странах Европы / Р.А. Ильясов, А.В. Поскряков, А.Г. Николенко // Пчеловодство. - 2016. - №1. - С.10-13.
20. Ильясов Р.А. Семь причин смертности семей пчел *Apis mellifera mellifera* в России / Р.А. Ильясов, А.В. Поскряков, А.Г. Николенко // Пчеловодство. – 2017. - №9. – С.10-14.

21. Кашковский В.Г. Кемеровская система ухода за пчёлами / В.Г. Кашковский. — 3-е изд. — Кемерово: Кемеровское книжное издательство, 1968. — 126 с.
22. Киреева Т.Н. Морфометрические и генетическое разнообразие медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в Томской области: Автореферат кандидата биол. наук: 03.02.04 / Татьяна Николаевна Киреева. – Томск, 2018. – 26с.
23. Кожевников Г. А. Материалы по естественной истории пчелы (Apis mellifera L.): в 2 вып. Вып. 1–2: О полиморфизме у пчелы и у других насекомых / Г. А. Кожевников. — Москва: Университетская тип., 1905. —, 181 с., 7 л. табл.: ил
24. Кривцов Н.И. Среднерусские пчелы / Н.И. Кривцов. – Спб. Лениздат, 1995. – 123с.
25. Кривцов Н.И. Породообразовательный процесс в пчеловодстве / Н.И. Кривцов, А.В. Бородачев // Пчеловодство. – 2008. – №6. – С. 10-12.
26. Кривцов Н.И. Генофонд пчел *Apis mellifera mellifera* в России / Н.И. Кривцов // Пчеловодство – XXI век. Темная пчела (*Apis mellifera* L.) в России. Материалы Кривцов международной конференции. – М.: Пишепромиздат. – 2008. – С.22-27.
27. Кривцов Н.И. Хронология расселения европейских пчел / Н.И. Кривцов // Пчеловодство. – 2009. - №8. – С. 3-4.
28. Кугейко В.О. Сохранение генофонда среднерусских пчел / В.О. Кугейко, В.Н. Власов, Т.А. Проскурина // Проблемы зоотехнии и ветеринарной медицины. – 1996. – С. 46-48.
29. Маннапов А.Г. Оценка морфобиологических признаков *Apis mellifera* в условиях интрогрессии / А.Г. Маннапов, В.Н. Саттаров, Е.М. Иванцов. – Монография. – Москва: Проспект, 2019. – 144с
30. Николенко А.Г. Полиморфизм локуса COI-COII мт-ДНК медоносной пчелы *Apis mellifera* L. на Южном Урале / А.Г. Николенко, А.В. Поскряков // Генетика. – 2002. – Т.38. - №4. – С.1-5.
31. Никоноров Ю.М. Использование метода ПЦР для контроля чистопородности пчелосемей *Apis mellifera mellifera* L. в условиях Южного Урала / Ю.М. Никоноров, Г.В. Беньковская, А.В. Поскряков и др. // Генетика. – Т. 34. – 1998. – № 11. – С. 1574-1577.
32. Островерхова Н.В. разнообразие медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в Томской области по морфометрическим и молекулярно-генетическим маркерам / Н.В. Островерхова, С.А. Рассейкин, О.Л. Конусова, А.Н. Кучер, Т.Н. Киреева // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2019. - №47. – С.142-173.
33. Пашаян С.А. Эколого-биологические основы, определяющие резистентность пчел к заболеваниям: Автореферат доктора биол. наук: 03.02.14 / Сусанна Арестовна Пашаян
34. Пашаян, С.А. Гиперпаразитизм у пчел в Сибири / С.А. Пашаян // Пчеловодство. – 2018. - №9. – С.28-30. – Екатеринбург, 2012. – 38с.
35. Полтев В. И. Болезни и вредители пчёл: для средних сельскохозяйственных учебных заведений по специальности «Пчеловодство» / В. И. Полтев, Е. В. Нешатаева. — 2-е изд., испр. и доп. — М.: Колос, 1977. — 160 с.
36. Радченко В.Г. Биология пчел (*Hymenoptera, Apoidea*). / В.Г. Радченко, Ю.А. Песенко // СПб: ВО «Наука», 1994. – 343с.
37. Россейкина С.А. Морфометрическая характеристика среднерусских пчел пространственно изолированных пасек Сибири / С.А. Россейкина, О.Л. Конусова, Ю.Л. Погорелов, Н.В. Островерхова // Среднерусская порода медоносных пчел в стратегии развития мирового пчеловодства: монография. – Киров: ФАНЦ Северо-Востока, 2019. – С.73-77.
38. Саттаров В.Н. Популяционно-генетический полиморфизм башкирской популяции медоносной пчелы *Apis mellifera* L.: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.09 / Саттаров Венер Нуруллович. – СПб.-Пушкин, 2000. – 24с.

39. Саттаров В.Н. Популяционно-генетический полиморфизм башкирской популяции среднерусской расы медоносной пчелы *Apis mellifera* L. / В.Н. Саттаров, М.Г. Мигранов: монография – Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2007. – 104с.
40. Саттаров В.Н. Комплексная стратегия сохранения башкирской пчелы и ее логико-смысловая модель / В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров, Е.М. Иванцов // Педагогический журнал Башкортостана – 2010. – №4 (29). – С. 248-258.
41. Саттаров В.Н. Морфотипная структура популяции медоносных пчел (*Apis mellifera*) на территории Республики Башкортостан / В.Н. Саттаров [и др.] // Фундаментальные исследования – 2014. – № 5 (часть 3). – С. 515-518.
42. Саттаров В.Н. Коллапс пчелиных семей (КПС): возможная разгадка! / В.Н. Сатаров, В.Р. Туктаров, Л.Ф. Биглова [Электронный ресурс]// Концепт – Научно-методический электронный журнал. – Киров, 2014. – Современные научные исследования. Выпуск 2. – ART 54386. – Режим доступа URL: http://e-koncept.ru/2014/54386.htm. – Гос. рег. Эл No ФС 77-49965. – ISSN 2304-120X.
43. Саттаров В.Н. Морфология медоносных пчел *Apis mellifera* L. и стратегия сохранения их в Республике Башкортостан: автореферат дис... док. биол. наук: 06.02.01 / Саттаров Венер Нуруллович. - Уфа, 2011. – 33с.
44. Саттаров В.Н. Морфотипная структура популяции медоносных пчел (*Apis mellifera*) на территории Республики Башкортостан / В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров, Н.Ф. Мухаметова и др. // Фундаментальные исследования. – 2014. - №5-3. – С.515-518.
45. Саттаров В.Н. Дополнительные сведения по экоморфологии *Apis mellifera* северной лесостепной зоны Республики Башкортостан / В.Н. Саттаров М.Р. Сабирджонова, Р.В. Мищук и др. // Материалы национальной научно-практической конференции «Современные проблемы и перспективы развития естествознания (8-9 июня 2020 г.). – Уфа, БГПУ. – 2020. – С.90-96.
46. Саттаров В.Н. Морфологическая оценка трутней медоносных пчел башкирской популяции среднерусского подвида / В.Н. Саттаров, Д.З. Шарафутдинов, Н.Р. Газизова, В.Р. Туктаров, Р.Р. Кистанова, М.Р. Сабирджонова // Морфология. - 2019. - Т. 155. №2. - С. 250
47. Саттаров В.Н. Апидологические коллекции / В.Н. Саттаров, А.И. Скворцов А.В. Ивашов и др. // Пчеловодство. – 2020. - №7. – С.10-12.
48. Скворцов А.И. Морфотипы и некоторые морфологические изменения у *Apis mellifera* в Чувашской республике / А.И. Скворцов, В.Н. Саттаров В.Г. Семенов // Пчеловодство. – 2018а. - №1. – С.19-21.
49. Скворцов А.И. Морфометрические исследования рабочих особей медоносных пчел в Чувашской республике / А.И. Скворцов, В.Н. Саттаров, В.Г. Семенов // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2018б. - №3 (64). – С.81-86
50. Таранов Г. Ф. Биология пчелиной семьи. — М.: Сельхозгиз, 1961. — 320 с.
51. Фриш К. Из жизни пчёл / К. Фриш. — М.: Мир, 1980. — 271 с.
52. Чащухин В.А. Цветные трутни на пасеках Кировской области / В.А. Чащухин, И.С. Лаптева // Пчеловодство. – 2011. – №3. – С.18-19.
53. Черевко, Ю.А. Биологические и технологические основы чистопородного разведения медоносных пчел: автореферат док. с.-х. наук: 06.02.01 / Черевко Юрий Антонович. – Москва, 1996. – 16с.
54. Шагун Я.Л. Методические указания Россельхозакадемии к постановке экспериментов в пчеловодстве / Я.Л. Шагун. – М. – 2000.
55. Шагун, Я.Л. Методы проведения научно-исследовательских работ в пчеловодстве / Под ред. Я.Л. Шагуна. Рыбное: НИИП, 2006. – 154с.
56. Шагун Я. Л. Некоторые особенности физиологической подготовки к зиме у медоносных пчел (Apis mellifera L.) Автореферат дис. на соискание ученой степени

кандидата биологических наук. (03.102) / Рязан. с.-х. ин-т им. П. А. Костычева. - Рязань: [б. и.], 1970. - 17 с.
57. Arias M.C., Sheppard W.S. (2005). Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae: Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 37, 25–35
58. Ruttner, F. Biogeography and Taxonomy of Honeybees / F. Ruttner. — Berlin: Springer-Verlag, 1988.
59. Ruttner, F. Naturgeschichte der Honigbiene / F. Ruttner. — 10. Auflage. — München: Ehrenwirth, 2000.
60. Garnery, L. Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) and its comparison with other European and African populations / L. Garnery, P. Franck, E. Baudry, D. Vautrin, J.-M. Cornuet, M. Solignac // Apidologie. — 1998. — Vol. 29, № 1–2.
61. Wallberg, A. A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera* / A. Wallberg, F. Han, G. Wellhagen, B. Dahle, M. Kawata, N. Haddad, Z. L. P. Simões, M. H. Allsopp, C. V. Kanduri, A. Vasemägi [et al.] // Nature Genetics. — 2014. — Vol. 46, № 10.
62. Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H., Clark A.G., Johnston J.S., Sheppard W.S. et al. (2006). Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, Apis mellifera. Science, 314, 642–645

Научное издание

Кузнецова Мария Николаевна

АПИОЛОГИЯ: систематизация, критерии и инструменты оценки адаптивного потенциала подвидов *Apis mellifera*

Монография

Издается в авторской редакции
Печатается из оригинал-макета, подготовленного автором
Главный редактор *В. М. Коровин*

Издательство «Наукоемкие технологии»
ООО «Корпорация «Интел Групп»
https://publishing.intelgr.com
E-mail: publishing@intelgr.com
Тел.: +7 (812) 945-50-63

Подписано в печать 16.11.2026.
Формат 60×84/16
Объем 8,25 п.л.
Тираж 500 экз.

ISBN 978-5-00271-206-9

