

**ТЕМНАЯ ЛЕСНАЯ ПЧЕЛА
APIS MELLIFERA MELLIFERA L.
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**



УДК 638(470.57)
ББК 46.91(2Рос.Баш)
Т32

Издание осуществлено при содействии
Фонда поддержки научных исследований АН РБ

Рецензенты:

А.С. Лелей, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией энтомологии Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток;
В.А. Книси, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и зоологии Башкирского государственного университета, г. Уфа

Т32 Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. Республики Башкортостан / отв. ред. Р.А. Ильясов, А.Г. Николенко, Н.М. Сайфуллина. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2015. – 308 с.
ISBN 978-5-88185-264-1

Коллективная монография представляет собой собрание теоретических и экспериментальных работ сотрудников научных центров Республики Башкортостан, занимающихся решением задач по сохранению генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы.

Для преподавателей, студентов, научных сотрудников, пчеловодов в качестве учебно-методического пособия, научно-практического руководства и справочника в области пчеловодства.

The collective monograph is a collection of theoretical and experimental studies of scientists of different scientific centers of the Republic of Bashkortostan involved in problems of gene pool preservation of the dark forest bee of Bashkir population.

It is recommended for teachers, students, researchers, beekeepers as scientific and practical manual, guide and reference book in the field of beekeeping.

УДК 638(470.57)
ББК 46.91(2Рос.Баш)

ISBN 978-5-88185-264-1

© Коллектив авторов, 2015
© Издательство «Гилем» НИК
«Башкирская энциклопедия», 2015

Сведения об авторах

Абдуллин Марат Фаритович – ФГБУН «Институт органической химии» УНЦ РАН, E-mail: *mfabdullin@gmail.com*

Бакалова Марина Викторовна – Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш», E-mail: *m.bakalova@mail.ru*

Вахитов Венер Абсатарович – ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН, E-mail: *vakhitov@anrb.ru*

Гайфуллина Луиза Римовна – ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН, E-mail: *lurim78@mail.ru*

Гиниятуллин Марат Гиндуллинович – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *0803marat@mail.ru*

Земскова Наталья Евгеньевна – ФГБОУ ВПО «Самарская государственная сельскохозяйственная академия», E-mail: *zemskowa.nat@yandex.ru*

Ильясов Рустем Абузарович – ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН, E-mail: *apismell@hotmail.com*

Ишбирдин Айрат Римович – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет», E-mail: *ishbirdin@mail.ru*

Косарев Михаил Николаевич – Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш», E-mail: *mnikos@mail.ru*

Курманов Равиль Гаделевич – ФГБУН «Институт геологии» УНЦ РАН, E-mail: *ravil_kurmanov@mail.ru*

Мишуковская Галина Сергеевна – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *mishukovskaya@mail.ru*

Николенко Алексей Геннадьевич – ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН, E-mail: *a-nikolenko@yandex.ru*

Петухов Александр Васильевич – ФГБОУ ВПО «Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет», E-mail: *avpetukhov@list.ru*

Поскряков Александр Витальевич – ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН, E-mail: *possash@yandex.ru*

Сайфуллина Наиля Марксовна – Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш», E-mail: *nmsaif@mail.ru*

Салтыкова Елена Станиславовна – ФГБУН «Институт биохимии и генетики» УНЦ РАН, E-mail: *saltykova-e@yandex.ru*

Саттаров Венер Нуруллович – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы», E-mail: *wener5791@yandex.ru*

Саттарова Айгуль Адисовна – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *sattarovaAA@bsau.ru*

Суюндукова Гульшат Ялилевна – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *s.gulshat@gmail.com*

Туктаров Варис Рафкатович – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *t.varis@mail.ru*

Туктарова Юлия Варисовна – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *yuliya-tuktarova@mail.ru*

Уразбахтина Нурия Анасовна – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *unur15612@rambler.ru*

Фархутдинов Рашит Габдулхаевич – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет», E-mail: *frg2@mail.ru*

Хисамов Раиль Рауфович – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *hisrail@mail.ru*

Шареева Зита Владимировна – Бирский филиал ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет», E-mail: *zita-shareeva@mail.ru*

Шарипов Аглям Якубович – Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш», E-mail: *asharipov63@mail.ru*

Шафикова Венера Марсельевна – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет», E-mail: *shafikovavenera@gmail.com*

Юмагузин Фитрат Гилмитдинович – Зауральский филиал ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», E-mail: *fitrat63@mail.ru*

Ямбаев Юлай Аглямович – ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет», E-mail: *yanbaev_ua@mail.ru*

Information about the authors

Abdullin Marat Faritovich – Institute of Organic Chemistry, E-mail: *mfabdullin@gmail.com*

Bakalova Marina Viktorovna – Nature reserve «Shulgan-Tash», E-mail: *m.bakalova@mail.ru*

Vahitov Vener Absatarovich – Institute of Biochemistry and Genetics, E-mail: *vakhitov@anrb.ru*

Gaifullina Louisa Rimovna – Institute of Biochemistry and Genetics, E-mail: *lurim78@mail.ru*

Giniyatullin Marat Gindullinovich – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *0803marat@mail.ru*

Zemskova Natalia Evgenevna – Samara State Academy of Agriculture, E-mail: *zemskowa.nat@yandex.ru*

Ilyasov Rustem Abuzarovich – Institute of Biochemistry and Genetics, E-mail: *apismell@hotmail.com*

Ishbirdin Ayrat Rimovich – Bashkir State University, E-mail: *ishbirdin@mail.ru*

Kosarev Mikhail Nikolaevich – Nature reserve «Shulgan-Tash», E-mail: *mnikos@mail.ru*

Kurmanov Ravil Gadelevich – Institute of Geology, E-mail: *ravil_kurmanov@mail.ru*

Mishukovskaya Galina Sergeevna – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *mishukovskaya@mail.ru*

Nikolenko Alexey Gennadyevich – Institute of Biochemistry and Genetics, E-mail: *a-nikolenko@yandex.ru*

Petukhov Alexander Vasilyevich – Perm State Humanitarian and Pedagogical University, E-mail: *avpetukhov@list.ru*

Poskryakov Alexander Vitalevich – Institute of Biochemistry and Genetics, E-mail: *possash@yandex.ru*

Saltykova Elena Stanislavovna – Institute of Biochemistry and Genetics, E-mail: *saltykova-e@yandex.ru*

Sattarov Vener Nurulloevich – Bashkir State Pedagogical University, E-mail: *wener5791@yandex.ru*

Suyundukova Gulshat Yalilevna – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *s.gulshat@gmail.com*

Tuktarov Varis Rafkatovich – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *t.varis@mail.ru*

Tuktarova Yulia Varisovna – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *yuliya-tuktarova@mail.ru*

Urazbahtina Nuriya Anasovna – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *unur15612@rambler.ru*

Farkhutdinov Rashid Gabdul Khaevich – Bashkir State University, E-mail: *frg2@mail.ru*

Khisamov Rail Raufovich – Bashkir State Agrarian University, E-mail: *hisrail@mail.ru*

Shareeva Zita Vladimirovna – Birska branch of the Bashkir State University, E-mail: *zita-shareeva@mail.ru*

Sharipov Aglyam Yakubovich – Nature reserve «Shulgan-Tash», E-mail: *asharipov63@mail.ru*

Shafikova Venera Marselevna – Bashkir State University, E-mail: *shafikovavenera@gmail.com*

Yumaguzhin Fitrat Gilmitdinovich – Zaurale branch of the Bashkir State Agrarian University, E-mail: *fitrat63@mail.ru*

Yanbaev Yulai Aglyamovich – Bashkir State University, E-mail: *yanbaev_ua@mail.ru*

Пояснения к употреблению унифицированных терминов и определений, варианты их перевода на английский язык

Термин «метизация» будет употребляться как «гибридизация».

Термин «помесь» – как «гибрид» (hybrid).

Термин «взяток» – как «медосбор» (honey productivity, honey collection).

Термины «порода», «раса» – как «подвид» (subspecies).

Термин «пчела кавказской расы» – как «кавказская пчела» или «*A.m.caucasica*» (caucasian bee).

Термин «южные породы пчел» – как «южные подвиды пчел» (southern subspecies of bees).

Термины «пчела среднерусской расы», «среднерусская пчела» и «пчела среднерусской породы» – как «темная лесная пчела» или «*A.m.mellifera*» (dark forest bee).

Термин «башкирская пчела» – как «темная лесная пчела башкирской популяции» или «темная лесная пчела Республики Башкортостан» (dark forest bee of the Republic of Bashkortostan).

Термин «популяция башкирской пчелы» – как «башкирская популяция темной лесной пчелы» (the Bashkir population of the dark forest bee).

Термины «бурзянская пчела», «бортевая пчела» и «бурзянка» – как «бурзянская бортевая темная лесная пчела», «бортевая темная лесная пчела» и «бурзянская темная лесная пчела» (the Burzyan dark forest wild-hive bee, the Burzyan dark forest bee).

Термин «популяция бурзянской бортевой пчелы» – как «бурзянская популяция темной лесной пчелы» (the Burzyan population of the dark forest wild-hive bee).

Заповедник «Шульган-Таш» – the «Shulgan-Tash» nature reserve.

Борть – the tree trunk hollow nest.

Колода – the artificial tree trunk hollow nest.

Термин «чистопородная пчела» – как «пчела чистой линии» (bee of pure breeding line).

Термин «чистопородное разведение пчел» – как «разведение чистых линий пчел какого-либо подвида» (breeding of pure line in bees of subspecies).

Термины «медоносные растения» и «пергааносные растения» – как «нектароносные растения» и «пыльценосные растения» соответственно (nectar-bearing plants, pollen-bearing plants).

Группу пчел численностью более 50 семей, длительно проживающих в определенном регионе, принято обозначать как «субпопуляция пчел» и «локальная популяция пчел» (subpopulation of bees, local population of bees).

Группу пчел, включающую две или более субпопуляций или локальных популяций пчел, принято обозначать как «популяция пчел». Например, «северная башкирская популяция темной лесной пчелы» охватывает пчел подвида *A.m.mellifera* Татышлинского, Янаульского, Балтачевского, Бирского, Мишкинского, Аскинского, Бураевского и других северных районов Республики Башкортостан (the northern Bashkir population of the dark forest bee).

Приняты некоторые допущения для облегчения обсуждения, когда за локальную популяцию или субпопуляцию принимается группа пчел какого-либо одного административного района. Так, относительно группы пчелиных семей Бурзянского района вместо термина «бурзянская локальная популяция темной лесной пчелы» можно употреблять термин «бурзянская популяция темной лесной пчелы», как описано выше (the Burzyan population of dark forest wild-hive bee, the Burzyan population of dark forest bee).

При рассмотрении популяции темной лесной пчелы Республики Башкортостан в целом бурзянская и северная башкирская популяции темной лесной пчелы будут являться субпопуляциями башкирской популяции темной лесной пчелы. В свою очередь башкирская и прикамская популяции темной лесной пчелы будут являться субпопуляциями уральской популяции темной лесной пчелы. Также уральская и поволжская популяции темной лесной пчелы в свою очередь будут субпопуляциями российской популяции темной лесной пчелы. И наконец, российская, французская, швейцарская, шведская популяции темной лесной пчелы будут являться субпопуляциями европейской популяции темной лесной пчелы. Вариант перевода уральской популяции темной лесной пчелы – the Ural population of the dark forest bees.

Введение

Темная лесная пчела подвида *Apis mellifera mellifera* имела естественный ареал вдоль северной границы Европы и была оптимально приспособлена к континентальному холодному климату. В пчеловодстве известны синонимичные названия темной лесной пчелы *A.m.mellifera* (среднерусская пчела, среднерусский подвид, средне-европейская пчела, пчела среднерусской расы, пчела среднерусской породы, темная европейская пчела).

За последние два века ареал темной лесной пчелы в Европе существенно сократился по причине интенсивных вырубок лесов, массовой интродукции в северные территории южных подвидов пчел, распространения новых патогенов, таких как варроатоз, аскосфероз и азиатский нозематоз типа С, вызываемый микроспоридией *Nosema ceranae* Fries et al. 1996.

В мировом пчеловодстве за последние 200 лет наблюдалась тенденция разведения так называемых «лучших пчел», которая сопровождалась заменой местных пчел южными подвидами эволюционной ветви С – *A.m.ligustica* Spinola, 1806, *A.m.carnica* Pollmann 1879, *A.m.caucasica* Gorbachev 1916, *A.m.carpatica* Foti et al. 1962, *A.m.armeniaca* Skorikov 1929, *A.m.cecropia* Kiesenwetter, 1860 и искусственно выведенной породой бэкфаст по причине их большей медопродуктивности, интенсивного весеннего наращивания силы семьи, меньшей ройливости, миролюбивости, низкой стоимости и легкой доступности на рынке, несмотря на худшую приспособленность к жизни в холодном континентальном климате Северной Европы по сравнению с аборигенными темными лесными пчелами *A.m.mellifera* [Jensen, Pedersen, 2005]. Распространению южных пчел в северные регионы Европы способствовали также массовые эксперименты научных учреждений и пчеловодов с гибридизацией географически отдаленных подвидов, потомство которых в первый год, в результате эффекта гетерозиса, имеет повышенный уровень медопродуктивности [Николенко, Поскряков, 2002; Jensen, Pedersen, 2005; Ильясов и др., 2007].

В Северной и Западной Европе замена аборигенной пчелы *A.m.mellifera* южными подвидами *A.m.carnica* и *A.m.ligustica* начала происходить с 1859 г. [Cooper, 1986; Ruttner, 1988; Dews, Milner, 1991]. За последние 100 лет серая горная кавказская пчела *A.m.caucasica* с Северного Кавказа была распространена пчеловодами во многие страны Восточной Европы, где скрестилась с местными пчелами, став причиной массовой гибридизации [Ruttner, 1988; Jensen et al., 2005; Ivanova et al., 2007]. Массовый завоз итальянской пчелы *A.m.ligustica* в Великобританию начался с 1915 г. после эпидемии болезни пчел острова Уайт, уничтожившей практически всю популяцию пчел Британских островов [Ruttner, 1988].

На сегодняшний день в Великобритании не сохранилась темная лесная пчела, и туда массово импортируются пчелы подвидов *A.m.carnica* и *A.m.cecropia* [Jensen, Pedersen, 2005]. В Германии местная темная лесная пчела *A.m.mellifera* практически повсеместно заменена подвидом *A.m.carnica* [Kauhausen-Keller, Keller, 1994; Maul, Nähnle, 1994]. На острове Сардиния местные темные лесные пчелы *A.m.mellifera* были полностью заменены *A.m.ligustica* из материковой Италии [Frank et al., 2000a]. В России местная темная лесная пчела *A.m.mellifera* была на большей части территории гибридизована с завозными подвидами *A.m.caucasica* и *A.m.carpatica* [Николенко, Поскряков, 2002; Ильясов и др., 2007]. Генофонд аборигенных темных лесных пчел *A.m.mellifera* в настоящее время утерян для многих стран Европы [Jensen, Pedersen, 2005].

Положительно то, что генофонд темной лесной пчелы сохранился в некоторых немногочисленных изолятах. Чистые линии популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* еще сохранились в регионе между Испанией и Норвегией [Jensen et al., 2005]. В Швейцарии сохранилась популяция чистой линии темной лесной пчелы *A.m.mellifera*, которая находится под охраной правительства Швейцарии и общества друзей медоносных пчел Verein Schweizerischer Mellifera Bienenfreunde, VSMB (Swiss Association of the Friends of Mellifera Bees) [Soland-Reckeweg et al., 2008]. В Дании на острове Лесо, а также в материковой части имеются пасеки чистой линии темной лесной пчелы *A.m.mellifera* [Jensen and Pedersen, 2005; Kryger et al., 2013]. Во Франции в Гаскони и в заповеднике Севенны до сих пор сохранился экотип темной лесной пчелы *A.m.mellifera*, уникально адаптированный к позднему и обильному цветению обыкновенного вереска *Calluna vulgaris* [Rortais et al., 2004; Strange et al., 2007;

Strange et al., 2008; Ameline et al., 2013], а в России на Урале в Бурзянском районе Республики Башкортостан сохранился бурзянский бортевой экотип этого подвида, адаптированный к обильному цветению липы сердцевидной *Tilia cordata* [Николенко, Поскряков, 2002; Ильясов и др., 2007]. Самые большие массивы чистой линии темной лесной пчелы *A.m.mellifera* предположительно сохранились в европейской части России: в Республике Башкортостан на Южном Урале, в Пермском крае, на Среднем Урале [Петухов и др., 1996; Шураков и др., 1999; Ильясов и др., 2006] и в Республике Татарстан, в Поволжье [Кривцов, Гранкин, 2004]. Есть сведения о сохранении значительных массивов темной лесной пчелы в Республике Удмуртия, Кировской области и Алтайском крае [Ильясов и др., 2007а; Кривцов, 2011; Брандорф и др., 2012]. Популяция темной лесной пчелы на территории Урала и Поволжья имеет самый обширный ареал и превосходит все известные популяции этого подвида в мире по численности и занимаемой площади.

Уникальность и хозяйственная ценность башкирской популяции темной лесной пчелы подтверждена патентами: 1) патентом ГУ БНИЦ по пчеловодству и апитерапии от 02.10.2006 г. №3206, который присвоил аборигенной популяции темной лесной пчелы Республики Башкортостан статус породы медоносной пчелы «Башкирская порода»; 2) патентом НИИ пчеловодства и государственного заповедника «Шульган-Таш» от 14.06.2011 г. №5956, который присвоил уникальной популяции бортевой темной лесной пчелы Бурзянского района Республики Башкортостан статус породного типа «Бурзянская бортевая пчела». Такой подход с выделением и патентованием уникальных особенностей популяции темной лесной пчелы Республики Башкортостан позволит решать вопросы по сохранению аборигенного генофонда на государственном уровне, что сейчас и наблюдается в республике. Так, государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш», национальный парк «Башкирия», природный парк «Мурадымовское ущелье», заказники «Алтын Солок» и «Икский» в 2012 г. получили статус комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО «Башкирский Урал», основным объектом охраны которого является темная лесная бортевая пчела. Кроме того, темная лесная пчела на государственном уровне охраняется Министерством экологии Республики Башкортостан в остальных частях республики.

Однако, несмотря на сохранение темной лесной пчелы в некоторых изолятах Европы и России, существует постоянная угроза потери генофонда этого уникального и ценного для северных стран

подвида *A.m.mellifera* вследствие неконтролируемых перевозок пчел из южных регионов в северные. Сохранение уникальности генофонда локальных популяций чистых линий темной лесной пчелы от потока генов и гибридизации затруднительно в условиях современного развития экономики, сельского хозяйства, а также недостаточной разработанности системы исполнительной власти как России, так и всех европейских стран. Практически невозможно контролировать и управлять деятельностью каждого пчеловода – на законодательном уровне невозможно запретить покупку и разведение пчелиных семей. Только личное осознание каждым пчеловодом вреда, наносимого завозом и разведением в северных регионах пчел южных подвидов, позволит стабилизировать и сохранить генофонд темной лесной пчелы.

Постоянный мониторинг состояния и ежегодные исследования структуры генофонда локальных популяций темной лесной пчелы позволят следить за динамикой сохранения чистых линий, частично контролировать миграцию и проводить мероприятия по сохранению и восстановлению аборигенного генофонда.

Данная монография написана с целью сбора и анализа доступных современных научных данных о состоянии генофонда темной лесной пчелы башкирской популяции. На основании представленных научных данных становится возможным оценить состояние популяции, дать прогноз о возможных последствиях и провести мероприятия по сохранению генофонда темной лесной пчелы башкирской популяции. Результатом успешного выполнения всех охранных мероприятий по отношению к темной лесной пчеле на территории Республики Башкортостан может стать восстановление аборигенного чистого генофонда в пределах ареала башкирской популяции.

Авторы данной коллективной научной монографии выражают искреннюю признательность всем авторам опубликованных работ за сотрудничество и ценный вклад в изучение особенностей темной лесной пчелы башкирской популяции – национального достояния Республики Башкортостан.

Мы надеемся, что данное издание о темной лесной пчеле Республики Башкортостан пробудит интерес исследователей пчел других регионов и приведет к изданию следующей, более расширенной, коллективной научной монографии по исследованию особенностей темной лесной пчелы России.

Р.А. Ильясов,
кандидат биологических наук

Глава 1

ИСТОРИЯ БОРТНИЧЕСТВА И ПЧЕЛОВОДСТВА РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

При изучении башкирской популяции темной лесной пчелы всегда возникает вопрос о ее происхождении. Как известно, медоносная пчела – очень древний организм и ее возраст примерно 1 300 000 лет. Вид медоносная пчела *Apis mellifera*, как известно, возник в Юго-Восточной Азии, который мигрировал вдоль побережья Индийского океана в Африку. В Африке этот вид занял практически всю территорию материка и начал уже экспансию на северные территории в трех направлениях: в Западную Европу, Средиземноморье и Ближний Восток. Длительная изоляция этих пчел в разных местностях горными массивами, водными и пустынными территориями, ледниками плейстоценового периода привела к формированию современного внутривидового разнообразия. На Урал темная лесная пчела попала в результате миграции из Западной Европы.

Эволюция медоносной пчелы всегда проходила совместно с эволюцией цветковых растений. На Урале сформировалась популяция пчел, эволюционировавшая совместно с липой сердцевидной. С появлением популяции людей на Урале эти пчелы постепенно были отловлены и перемещены в искусственные жилища – борти, колоды и улья. К сожалению, приход человека усложнил положение аборигенных пчел, поскольку стали проводить опыты по скрещиванию с завезенными с юга пчелиными семьями. Вместе с интродуцированными пчелиными семьями в уральскую популяцию темной лесной пчелы были завезены болезни, не характерные для этой местности. Так, человек, пытаясь улучшить и усилить местных пчел, наоборот, ухушил и ослабил их.

Более подробно об истории и процессе формирования пчеловодства в Республике Башкортостан в этой главе описано М.Г. Гиния-

туллиным, Р.А. Ильясовым, М.Н. Косаревым, Г.С. Мишуковской, В.Р. Туктаровым и Ф.Г. Юмагужиным.

1.1. Формирование пчеловодства республики

Пчеловодство – древний промысел коренного народа Республики Башкортостан, имеющий тысячелетний опыт и традиции. Бортничество как народный промысел процветало на территории современного Башкортостана с глубокой древности [Аренс, 1930; Кожевников, 1931]. Об этом повествуют записки арабского путешественника Ибн Фадлана, датированные 922 г. н.э. [Ковалевский, 1956], находка открытого в 1902 г. Бирского могильника, возраст которого примерно 1500 лет [Мажитов, 1977; Вахитов, 1992] и данные о пчеловодстве башкир в рукописи «Книга Большому Чертежу», написанной в 1627 г. А. Мезенцевым [Руденко, 1955].

В историческом плане различают две ступени развития пчеловодного промысла в далеком прошлом башкирского народа: примитивное бортничество и бортевое пчеловодство [Петров, 1983, 2004]. Примитивное бортничество – это зачаточная форма использования медоносных пчел, в которой еще преобладают элементы «охоты за медом» – разорения пчелиных гнезд в естественных дуплах деревьев. Бортевое пчеловодство – более высокая организация пчелиного промысла, характеризующаяся сосредоточением в собственности человека больших количеств бортей, отмеченных родовым знаком (тамгой).

Во второй половине XVIII в. бортничество башкир достигло своего расцвета. Ценные сведения о бортничестве на Южном Урале были собраны и опубликованы ученым-географом и историком П.И. Рычковым, участником Оренбургской экспедиции, организованной в 1760-х гг. [Рычков, 1762]. Пчеловодство на протяжении многих веков было одним из основных видов хозяйственной деятельности башкир [Лепехин, 1772; Паллас, 1788; Небольсин, 1887]. Доказательством важного значения пчеловодного промысла в экономике башкирского края являлось то, что на протяжении веков мед и воск, наряду с пушниной, были не только продуктами сбыта, но и служили для уплаты налога (ясака) за право пользования землей [Черемшанский, 1859].

В конце XVIII в. новые социально-экономические условия способствовали снижению роли бортевого пчеловодства в экономике коренного населения башкирского края.

Первые сведения о переселении башкирами пчел к своему жилью относятся к 1753 г. Спасая борти от уничтожения, их выпиливали из поваленных древесных стволов и в виде обрубков (колод) доставляли в одно место и создавали скопление семей подобно пасеке. Таким образом, постепенно создавались предпосылки для перехода от бортевого пчеловодства к колодному [Черемшанский, 1859].

В середине XIX в. в недрах бортевого пчеловодства сложилась новая, более прогрессивная система ведения пчеловодного промысла – пасечная, которая стала основой современного пчеловодства Башкортостана. Первые упоминания о промысловых колодных пасеках, появившихся в окрестностях городов Уфы и Стерлитамака, относятся к первой половине XIX в. [Юрьев, 1901]. Колодные пасеки существовали в Республике Башкортостан вплоть до 60-х гг. XX в. Сегодня уходят в прошлое последние колодные ульи, сохранившиеся у населения в самой глубинке башкирских лесов [Вахитов, 1992].

В 1814 г. русский пчеловод П.И. Прокопович изобрел первый в мире рамочный улей, а в 1828 г. организовал первую в России школу пчеловодства, в которой обучались и башкирские пчеловоды [Прокопович, 1838]. Воспитанники Прокоповича несли идею содержания пчел в рамочных ульях в разные уголки России.

Первая попытка ведения рамочного пчеловодства в Республике Башкортостан относится к 1860-м годам [Юрьев, 1901], оно было поставлено на промышленную основу в 1880-х гг. [Ремезов, 1889]. Пасечное содержание пчел способствовало быстрому развитию пчеловодства. В 1871 г. в Уфимской губернии впервые была проведена перепись пчелиных семей, по данным которой в губернии насчитывалось 323 900 семей пчел.

В 1892–1893 гг. в Уфимской губернии в имении Петровское помещица М.Н. Ляхова организовала Ляховскую казенную школу пчеловодства, плодоводства и огородничества, а в 1896 г. около станции Аксеновская была организована Аксеновская земская сельскохозяйственная школа с отделением пчеловодства [Петров, 1983; Вахитов, 1992]. Аксеновский сельскохозяйственный техникум готовит пчеловодов и в настоящее время. В 1909 г. в г. Уфа впервые открылось Общество пчеловодства под председательством В.И. Чашихина

[Попов, 1913]. В 1910 г. была основана Ключаревская (Юматовская) практическая трехгодичная школа пчеловодства, садоводства и огородничества.

В 1900 г. Уфимская губерния занимала по количеству пчелиных семей одно из первых мест в России. В 1910 г. из 321 500 пчелиных семей, имевшихся в губернии, только 28 900 (9%) содержались в рамочных ульях, а 292 600 (91%) семей разводились в бортях и колодах [Петров и др., 1996].

Успешному развитию пчеловодства в общественном секторе способствовало создание в начале 30-х гг. XX в. Республиканской конторы пчеловодства и опытной станции [Петров и др., 1996]. Стерлитамакский завод пчеловодного инвентаря начал свою деятельность в середине 1950-х гг. Сегодня предприятие выпускает около 30 наименований пчеловодного инвентаря. Продукция поставляется во все регионы России.

В 1958 г. в горно-лесной зоне Республики Башкортостан в местах сохранившегося бортевого пчеловодства был создан Прибельский филиал (ныне государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш») Башкирского государственного заповедника. Одной из основных задач, поставленных перед научными сотрудниками филиала, было изучение условий существования бурзянской бортовой темной лесной пчелы. В настоящее время в заповеднике «Шульган-Таш» и близлежащих деревнях бортничество сохраняется как народный промысел.

В 1963 г. в Башкирском сельскохозяйственном институте была организована кафедра пчеловодства и зоологии. В период реформирования агропромышленного комплекса для более эффективного развития пчеловодства в республике предпринимались меры государственной поддержки отрасли. В 1995 г. Башкортостан, первым из субъектов Российской Федерации, принял Закон Республики Башкортостан «О пчеловодстве». Затем вышел ряд правительственных документов, направленных на дальнейшее развитие отрасли. В 1998 г. распоряжением Кабинета Министров Республики №559 создано государственное учреждение «Башкирский научно-исследовательский центр по пчеловодству и апитерапии» (ГУ БНИЦ по пчеловодству и апитерапии). В 2001 г. принято постановление Кабинета Министров Республики «О мерах по развитию пчеловодства и апитерапии в Республике Башкортостан», в котором намерен целый комплекс мероприятий по дальнейшему развитию отрасли.

В 2002 г. принят Закон Республики Башкортостан «О внесении изменений и дополнений в Закон Республики Башкортостан «О пчеловодстве». В нем заложены четкие правовые основы развития пчеловодства как одной из важнейших отраслей сельского хозяйства республики.

Башкортостан по комплексу основных показателей занимает ведущее место среди субъектов Российской Федерации. По данным ФГУ «Пчелопром», в 72 субъектах Российской Федерации насчитывается около 4 000 000 пчелиных семей. Республика Башкортостан входит в состав 7 лучших регионов России по количеству пчелиных семей и производству товарного меда. В России количество пчелиных семей каждый год уменьшается, а в Башкортостане с 1998 г. наблюдается ежегодный прирост на 7–10%.

В ГУ БНИЦ по пчеловодству и апитерапии в 2000 г. разработана программа выведения породного типа «Башкирский» темной лесной пчелы [Ишемгулов, 2001]. Для реализации данной программы создан крупный селекционный центр со статусом племенного завода, имеющий российскую лицензию. В его составе 6 научно-экспериментальных станций по пчеловодству, которые содержат более 3 000 пчелиных семей в 25 пасаках.

В настоящее время потенциал республики в развитии отрасли пчеловодства остается высоким. Башкортостан способен обеспечивать ценнейшими продуктами пчеловодства как отечественные, так и зарубежные рынки.

1.2. Возникновение и развитие добортевого пчеловодства республики

Медоносная пчела, как биологический вид, появилась намного раньше человека. Когда 25 000 000–40 000 000 лет назад на Земле сложились климатические условия, благоприятные для распространения цветковых растений, медоносные пчелы объединились в семьи, но в этом они не были первыми. Известно, что термиты ведут общественный образ жизни в течение 350 000 000–400 000 000, а муравьи – 300 000 000 лет. На планете насчитывается около 1 000 000 видов насекомых, в том числе порядка 20 000 видов пчелиных, питающихся нектаром и пыльцой растений и способствующих

опылению их цветков. Среди них медоносные пчелы занимают особое место по пользе, приносимой природе и человеку. О пчелах слагли песни, писали книги, ни одному другому виду насекомых люди не уделяли такого внимания.

Человек разумный сформировался около 200 000 лет назад. Привлеченные сладким калорийным продуктом, первобытные люди, безусловно, охотились за медом, разоряя гнезда семей диких пчел, а затем освоили примитивное бортничество.

Техника содержания и разведения пчел – одно из древнейших достижений человеческой культуры. На стене пещеры вблизи Анкары изображен охотник, добывающий пчелиный мед из дупла; возраст этого наскального рисунка ученые оценивают в 9 000 лет (рис. 1.1).

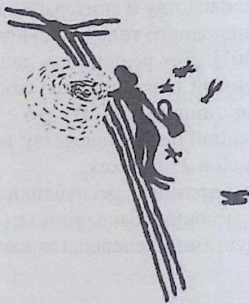


Рис. 1.1. Наскальный рисунок, изображающий добычу меда

Уже 3 000–5 000 лет назад в странах с мягким климатом было развито содержание пчел в ульях из глины, лозы, тростника, соломы, коры пробкового дерева и даже камня.

Трудно сказать, когда и как человек впервые занялся бортничеством, но очевидно, что дорабатывать естественные дупла и готовить в древесных стволах новые искусственные дупла для пчел (борти и колоды) он научился с появлением качественных инструментов из железа. Людей, занимавшихся примитивным бортничеством, принято называть бортниками. Пчел, разводимых в бортях стали называть бортевыми пчелами (рис. 1.2).



Рис. 1.2. Бурзянская бортевая темная лесная пчела

Есть документальные подтверждения, что древние германцы около V в. до н.э. освоили лесное (цайдлерское) пчеловодство. Пчеловод (цайдлер) отыскивал в лесу мощные дуплистые деревья и соответствующим образом подготавливал имеющиеся в них естественные полости для свободного заселения роями. Для доступа к дуплу по всей его протяженности выдалбливался проем (должея) шириной около 10 см, а само дупло внутри дорабатывалось до 1 м по высоте и до 30 см в диаметре. Прimitивное бортничество древних германцев основывалось на использовании преимущественно лиственных пород деревьев. Оно предполагало определенную заботу о пчелиных семьях: оставление части семей в дуплах зимних кормов, защиту от медведей и других врагов и вредителей. Вскоре лесное пчеловодство в Германии начало сменяться колодно-пасечным, когда пчел содержали в примитивных колодных ульях, возраст обнаруженных в болотах остатков которых специалисты относят к I–II вв. до н.э. Возраст бортничества в Белоруссии только по письменным источникам исчисляется десятью веками [Гурков, Терехин, 1987].

Накоплено много свидетельств того, что через бортничество прошли многие лесные народы Европы. Вероятно, что по историческим меркам практически одновременно в нескольких удаленных друг от друга лесных регионах нашлись наблюдательные и изобретательные люди, научившиеся готовить искусственные жилища для пчел по образу и подобию естественных дупел.

1.3. Развитие бортничества республики

Первое письменное подтверждение о пчеловодении народа в Уральском регионе упоминается в рукописи «Книга Большому Чертежу» за 1627 г. На первом месте по значимости и важности продукции ремесла башкир поставлены пчелы [Петров, 1980]. Активно занимались бортевым пчеловодством горные башкиры. В начале XV в. бурзянские племена начали расселяться в горно-лесной зоне, в верховьях рек Нугуш и Белой, где появились первые селения. Этот переход башкирских племен к полукочевому образу жизни с недалекими кочевьями можно считать зарождением бортничества в горно-лесной зоне Южного Урала. Это необходимое условие, так как борти требуют привязки к определенной местности.

«Есть места, особенно вверх по реке Инзеру, где на каждые сто деревенских семей считается круглым счетом по 1 000 и даже до 2 000 бортей», – сообщал в середине XIX в. П.И. Небольсин. О бортевом пчеловодстве у бурзянцев, населяющих горные территории вдоль реки Белой, писал А. Игнатович. Содержание пчел в бортях в лесу местное население соотносило с дедовскими обычаями: «Наши отцы и деды так делали и нам так велели».

Такое почтительное отношение к дедовским методам у бурзянцев сохранилось и по сей день. Поиски диких пчел и приживание роев в стволах деревьев в обустроенных пчеловодами гнездах практиковалось в горах повсюду.

Находясь на Урале, П.И. Небольсин писал: «Башкирцы весной, в мае, целыми деревнями отправляются в леса на поиски отошедших роев. Найдя дерево с дичком, башкирец затамговывает его своей тамгой и приступает к обделке борти». В период интенсивного развития горно-металлургической промышленности на Южном Урале вотчинники берегли участки с бортями и, уступая землю под завод-

ское строительство, оговаривали условия сохранения бортных деревьев и права на сбор меда [Небольсин, 1887].

Однако сокращение площадей лесов в северных районах и потеря вотчинных земель не могли не привести к упадку пчеловодства, уменьшению численности пчелиных семей в башкирских владениях. Менялся и характер этой отрасли хозяйства. В северных и приуральских районах в конце XIX в. имел место интенсивный переход от лесных бортей к пасечному содержанию пчел в колодных ульях, а затем и в рамочных ульях.

Бортевое пчеловодство сохранилось в горно-лесной зоне Башкортостана и по сей день большей частью благодаря неудобству освоения природных комплексов этого региона, а также тому, что башкиры усвоили этот промысел, достигли в нем особого совершенства и сохранили до наших дней. Этому благоприятствовал ряд факторов.

В первую очередь, это затруднительность реализации на башкирских общинных землях нормативно-правовых актов Лесной службы России конца XIX в. Этими актами было запрещено бортничество в казенных лесах, которое рассматривалось как возможный источник лесных пожаров.

Второй фактор – это особенность менталитета башкирского народа, которому характерно почитание удали, смелости и мастерства.

Третий – это интерес профессора Московского университета Г.А. Кожевникова к бортевым пчелам [Кожевников, 1927]. Именно этим ученым была организована экспедиция на территорию нынешнего Бурзянского района в 1928–1929 гг., в ходе которой была определена территория особой охраны бурзянской бортевой темной лесной пчелы.

Его предложение было реализовано в 1958 г. учреждением Прибельского филиала Башкирского государственного заповедника. Это был первый в СССР энтомологический заповедник по охране местной популяции медоносной пчелы в условиях дикого обитания, бортевого пчеловодства и экспериментальных пасек.

Промедление с созданием заповедника еще на пару десятков лет, возможно, привело бы к безвозвратной утрате традиции бортевого промысла и, в какой-то степени, к потере бурзянской бортевой темной лесной пчелы.

1.4. Традиции бортничества республики

На противоположной оконечности Европы в погребениях предков финно-угорских народов около г. Бирска в Предуралье археологами найдены железные инструменты VI–VII вв., безусловно, использовавшиеся при бортевом промысле и мало отличающиеся от современного инструментария башкирских бортевиков. Там же обнаружены головешки для отпугивания пчел дымом и наконечники медвежьих стрел. Считается, что по завершении последнего оледенения медоносные пчелы в Европе расселились (возможно, что повторно) до Урала. К этому времени изменившийся климат и вновь отросшие леса создали здесь условия для выживания их наиболее зимостойких популяций. Наличие пчел, богатой медоносной растительности и крупноствольных хвойных деревьев с развитием инструментов из железа создали предпосылки для широкого распространения бортничества: сначала в среде финно-угров, а затем в ассимилировавших и вытеснивших их башкирских племенах [Вахитов, 1992].

Расцвет бортничества на башкирской земле приходится на XVIII в. Первый член-корреспондент Российской Академии наук П.И. Рычков по материалам экспедиций 1760-х гг. описал «отменное и любопытное башкирцев со пчелами обхождение», сопроводив свой рассказ уникальными рисунками. Указывается, что многие богатые башкиры имели в то время по 500, а некоторые и по 1 000 бортей. Один человек мог справляться с двумястами бортями. Ученый утверждал: «Едва ли сыщется такой народ, который мог бы превзойти башкир в пчелиных промыслах» [Рычков, 1762].

Башкирские борти – это вертикально вытянутые искусственные дупла – жилища семей медоносных пчел в стоящих на корню стволах сосны, значительно реже – лиственницы, дуба или иной приемлемой древесной породы (рис. 1.3).

Второй тип искусственных дупел, появившийся у башкир позднее бортей – колоды – вертикальные жилища аналогичного внутреннего устройства, но в обрубках древесных стволов. Различают колоды наземные, устанавливаемые на невысоких подставках, обычно сконцентрированные на пасечных точках, и подвесные, подвешиваемые высоко на деревья, чаще поодиночке в угожьях (рис. 1.4).

Отдельно выделяют дуплянки – обрубki древесных стволов с естественными дуплами, приспособленными под жилища пчел, они могут иметь разное устройство. Секреты и тонкости бортничества постоянно нарабатывались и передавались из поколения в поколение. При подборе бортового дерева учитывались его морфологические особенности, положение на элементах рельефа и в древо-



Рис. 1.3. Борть – искусственное дупло, выдолбленное в стволе дерева на высоте 3–18 метров



Рис. 1.4. Подвесные колоды на стволах деревьев

стое, освещенность и обдуваемость, близость нектароносов и чистой воды.

На будущем бортевом дереве вырубалась «тамга» – знак родовой принадлежности владельца (рис. 1.5). Существовали традиции, по которым воровство меда и порча чужих бортей жестоко наказывались. Обрубалась вершина дерева для упрочения ствола на излом. В тот же год или немного времени спустя в приобретаемом собственником стволе устраивалось искусственное дупло для пчел.

Считается, что тамги появились во времена Золотой Орды для удобства сбора ясака с башкирских племен. Но аналогичные знаки, причем порою удивительно похожие, применявшиеся в средние века и называвшиеся «знаменами», характерны также для русских, белорусских, литовских и польских бортевиков. В условиях преобладавшей безграмотности тамги наносились не только на борти, но и на могильные камни, ими подписывали документы, метили скот, инструменты и утварь.

Многообразие сохранившихся на бортях родовых знаков объясняется существовавшими традициями наследования. Если у башкирского бортевика несколько сыновей начинали заниматься бортиничеством, каждый добавлял к тамге отца свой небольшой элемент, и только младший сын использовал отцовский знак без изменений (Юмагужин, 1999).

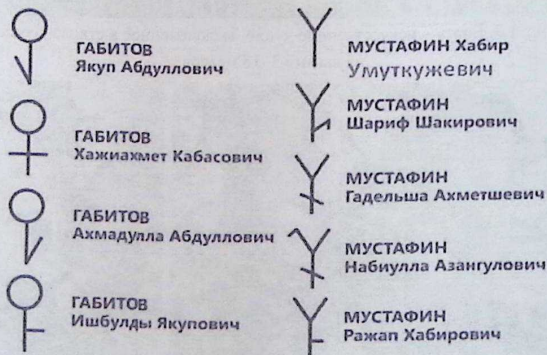


Рис. 1.5. Родовые тамги бурзянских бортевиков Габитовых и Мустафиных

В таком непростом деле, как изготовление бортей, выделялись свои знаменитые специалисты. Поделкой самой борти бортевик обычно занимался лично, но часто в округе был один особенный исключительно смелый и ловкий мастер, обрубавший по найму вершины перспективных деревьев. Эта опасная работа выполнялась без страховки на высоте 20–25 м и стоила очень дорого. Сохранились воспоминания о бурзянцах Киясе Халитове из д. Гадельгареево и Байрасе Ахметове из д. Максютово, живших в первой половине прошлого века, которые могли, срубив вершину бортевого дерева топором и закрепив на обрубе бересту для защиты его от гниения, станцевать на этой вершине или снять рубашку через ноги [Юмагузин, 1999; Петров, 2009; Шафиков, 2009].

Весной башкирский бортевик производил осмотр, чистку и подготовку к заселению (оснащение) бортей и колод. Вольные рои сами заселяли искусственные дупла и собирали корма. Осенью, после возвращения с летних кочевий, пчеловод обычно забирал весь мед. Пчелы, оставшиеся без запасов на зиму, погибали. Разоряли бортевые пчелиные семьи извечные враги пчел: медведи, куницы, дятлы, мыши. Немало вреда приносили шершни, осы, муравьи, восковая моль. Во многих заселенных жилищах терялись матки. Но природа была щедра. Многочисленные в то время семьи в естественных дуплах – «дички» – в начале следующего лета дружно роились. Рои выбирали оснащенные борти и колоды и вновь обживали их. Получалось так, что соты в гнездах ежегодно обновлялись, а пчелы не мельчали из-за постепенного уменьшения расплодных ячеек и реже болели. Выработывалась удивительная ройливость бортевой пчелы: семьи отпускали 2–3, а иногда и 4–5 роев. Такая роевойная система пчеловодства сохранялась местами и до 50-х гг. XX в.

Искусственные дупла, ежегодно заселявшиеся пчелами и обеспечивавшие выдающиеся медосборы, имели собственные имена. Например, по легенде, счастливая борть «Бакый» в заповеднике «Шульган-Таш» дала столько меда, сколько весит само дерево, а борть «Биксура» обеспечивала медом два поколения ее владельцев. На некоторых бортевых деревьях сохранилось по нескольку (от 2 до 5) неродственных бортевых знаков. Это удачные борти, многократно менявшие владельцев в результате дарения по случаю знаменательных событий, обмена или продажи.

Один из организаторов Прибельского филиала Башкирского заповедника Е.М. Петров в своей книге о бортевой пчеле [Петров, 2009] приводит такой пример. В 90-х гг. позапрошлого века житель д. Аскароро Кашафетдин Шахмуратов выдолбил в урочище «Баштин» бортю на высоте 14 м, которую впоследствии променял на жеребца своему зятю – жителю д. Исламбаево Галиулле Хайбуллину. Жеребец постоянно убегал от нового хозяина, поэтому весьма продуктивную бортю назвали «Айгыр каскан», что по-русски означает «жеребец убежал». Позже в этом же дереве на высоте 18 м Галиуллой изготовлена вторая бортю, которая, как и первая, охотно заселялась пчелами до 1964 г. Все борти этого урочища после смерти Кашафетдин-бабая в 1914 г. перешли к внуку Гильметдину Галиуллину – бортевику из д. Исламбаево Бурзянского района, ныне они обслуживаются его потомками.

Изобретение в 1814 г. П.И. Прокоповичем рамочного улья с разборными сотами обеспечило скачок в совершенствовании технологии содержания и разведения семей пчел [Прокопович, 1838]. По мере сведения лесов, появления сахара и заменителей пчелиного воска, постепенной утраты традиций бортевое пчеловодство стало приходить в упадок. Дольше оно сохранялось в нашей стране, но в конце XIX в. Лесная служба России на волне достижений культурного пчеловодства в противопожарных целях инициировала запрещение бортничества в казенных лесах. В течение нескольких десятилетий пчелиный промысел исчез в российских лесничествах Польши, Белоруссии и Литвы и центральных русских губерний. Только в труднодоступных уголках Республики Башкортостан в силу особенностей вотчинного землевладения и менталитета народа бортевое пчеловодство сохранялось еще в течение века.

В начале XIX в. в Республике Башкортостан широко распространилось колодное пчеловодство. В конце того же века в регионе отмечены первые попытки внедрения рамочных ульев, которые приживались медленно. Башкирские бортевики, а большинство их исчезло в горниле репрессий и Великой Отечественной войны, стали применять разборные ульи только во второй половине XX в. Носителей уникальных знаний и умений на заключительной стадии развития бортевого и колодного пчеловодства чаще называют не бортниками, а бортевиками [Петров, 2009].

При этом эстафету сохранения бортевого пчеловодства подхватил специально созданный природный заповедник. Идею учрежде-

ния строгой охраны пчел в центре сохранившегося бортничества первым высказал известный российский ученый, директор Зоологического музея Московского университета Г.А. Кожевников [Кожевников, 1931]. Он посетил Башкирию в 1928 г. и организовал экспедицию для изучения бурзянской бортовой темной лесной пчелы. Рождался заповедник долго: лишь в 1948 г. Главохота РСФСР его спроектировала [Протопопов, 1948], а через 11 лет он возник в форме Прибельского филиала недавно восстановленного Башкирского заповедника. В 1986 г. филиал преобразован в самостоятельный государственный природный заповедник «Шульган-Таш», находящийся в настоящее время в ведении Минприроды России.

1.5. Современная популяция бурзянской бортовой темной лесной пчелы на Южном Урале

Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* – уникальный подвид медоносной пчелы *Apis mellifera*, эволюционно приспособленный к обитанию в условиях континентального климата Северной Европы с длительными холодными зимами. На современном этапе развития пчеловодства пчелы этого подвида сохранились лишь в немногочисленных изолятах в виде небольших островков в Европе. Самые многочисленные массивы темной лесной пчелы в Европе имеются в России: около 300 000 слабо затронутых стихийной гибридизацией семей – в Республике Башкортостан на Южном Урале, около 200 000 семей – в Пермском крае на Среднем Урале [Шураков и др., 1999; Ильясов и др., 2006] и около 250 000 семей – в Республике Татарстан в Поволжье [Кривцов, Гранкин, 2004]. Есть сведения о сохранении значительных массивов темной лесной пчелы в Республике Удмуртия, Кировской области и Алтайском крае [Ильясов и др., 2007а; Кривцов, 2011; Брандорф и др., 2012]. Примерно 99% семей темной лесной пчелы на Южном Урале содержится в рамочных ульях и около 1% обитает в лесах в естественных и искусственных (бортях и колодах) дуплах в стволах деревьев, преимущественно в Бурзянском районе Республики Башкортостан (рис. 1.6).

Эволюция темной лесной пчелы здесь проходила совместно с липой сердцевидной *Tilia cordata*, поэтому их основной уникальный медосбор формируется во время цветения липы [Косарев и др., 2011] (рис. 1.7).

Сотрудники лаборатории биохимии адаптивности насекомых Института биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН уже около 20 лет занимаются мониторингом генофонда популяций башкирской пчелы и бурзянской бортовой темной лесной пчелы на основе полиморфизма локуса COI-COII мтДНК и микросателлитных локусов ar243 и 4a110 яДНК. Многолетние генетические исследования подтверждают сохранение чистоты генофонда бурзянской бортовой темной лесной пчелы до настоящего времени и ее принадлежность к подвиду *A.m.mellifera* [Николенко, Поскряков, 2002; Ильясов и др., 2007].

Бурзянская бортовая темная лесная пчела *A.m.mellifera* представляет большой интерес для пчеловодов и ученых европейских стран, так как по ней можно сделать реконструкцию естественной истории пчел. В 2011 г. на основании заявки НИИ пчеловодства и государственного заповедника «Шульган-Таш» пчелы этой популяции вы-



1

2

Рис. 1.6. Колодная (1) и ульевая (2) пасеки в заповеднике «Шульган-Таш»



1

2

Рис. 1.7. Бурзянские бортовые пчелы *A.m.mellifera* (1) и места их естественного обитания (2)

делены как селекционное достижение в отдельный породный тип «Бурзянская бортевая пчела», который успешно прошел экспертизу в Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений и внесен (патент №5956 от 14.06.2011 г.) в государственный реестр [Косарев и др., 2011].

Бортничество на Южном Урале, судя по артефактам, обнаруженным в могильнике бахмутинской культуры вблизи г. Бирска, зародилось не позднее V–VI вв. н.э. в среде местных финно-угорских племен. Позднее его переняли предки башкир. Этот промысел не мог возникнуть без инструментов из железа. Он представлял собой систему накапливаемых многими поколениями бортников навыков по устройству искусственных дупел в стоящих на корню крупных растущих (рис. 1.8(1)) и сухостойных деревьях и привлечению в них пчелиных семей с целью получения бортевого меда [Косарев и др., 1999].



Рис. 1.8. Бортъ (1) в стволе растущей сосны и подвесная колода (2)

Башкирское бортничество достигло расцвета в XVIII в., оно развивалось дольше, чем в Германии, Польше, Литве, Белоруссии и центральных регионах России, отличается более совершенным, удобным и надежным набором инструментов и приспособлений. Имея особые права вотчинного землевладения, башкиры могли не выполнять требования нормативных документов Лесной службы России, в 1882 г. запретивших бортничество в казенных лесах, как источник лесных пожаров. По мере сведения лесов и разрушения культурных традиций пришлым населением в XIX в. башкирские бортевики освоили колодное пчеловодство. Колоды – такие же искусственные дупла, но только в обрубках древесных стволов

(рис. 1.8(2)), которые могли устанавливаться как на подставках на земле, так и подвешиваться высоко на деревьях [Косарев, 2014]. Деревья с бортями и колодами у башкир считались собственностью и отмечались тамгами – отличительными знаками родовой принадлежности (рис. 1.9). Каждый пчеловод хорошо знал свой знак и не посягал на собственность других. Борти традиционно переходили по наследству от отца к детям. Тамги родных братьев в целом были похожи друг на друга и отличались присоединением к основному знаку семьи новых элементов, младший сын наследовал тамгу отца без дополнений [Юмагужин, 2010].

Во второй половине XX в. у башкирских пчеловодов появились первые разборные ульи, которые дали начало современному пчеловодству. Несмотря на большую трудоемкость и невысокую продуктивность, бортевое пчеловодство в отдаленных местах Южного Урала при этом сохранялось. Обслуживание бортевых пчел требует работы на высоте до 16 метров, а сами борти порою располагаются вдали от населенных пунктов, и пчеловоду часто приходится преодолевать на лошади расстояние до 40–50 км в день (рис. 1.10) [Юмагужин, 2010].

Инструменты, используемые башкирскими бортевиками, в основном кустарного производства, и сходны с аналогичными инструментами из других стран. Уникальными инструментами башкирских бортевых пчеловодов являются «кирам» – плетеный кожаный ремень длиной до 5 м для влезания на дерево, и «лянге» – небольшая переносная платформа – подставка для ног (рис. 1.11), закрепляемая на стволе веревкой [Косарев, 2014].



Рис. 1.9. Тамги (знаки родовой принадлежности) бурзянских бортевиков в музее (1) и на дереве с бортью (2)



Рис. 1.10. Нелегкая работа бортевика: подготовка лошади к поездке (1), влезание на дерево с бортью (2), закрепление на уровне борти (3), извлечение меда (4)

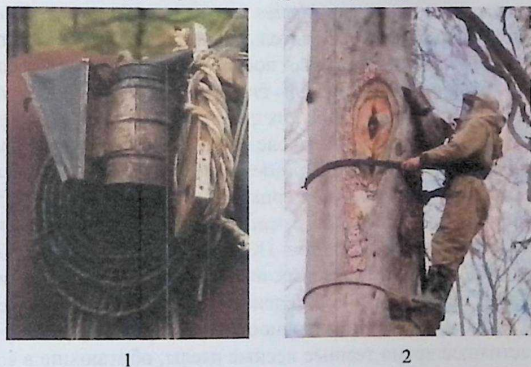


Рис. 1.11. Инструменты башкирских бортевиков: закрепленные на лошади (1) и их применение в работе (2)

В прошлые века, когда в лесах хватало «дичков» – семей пчел в естественных дуплах, башкиры, как и их коллеги по промыслу из иных мест, осенью забирали весь мед из бортей, а пчелы, оставшиеся без запасов, погибали. Весной пчеловоды производили осмотр, чистку и подготавливали борти к новому заселению. Дикие рои заселяли часть оснащенных искусственных дупел, отстраивали соты и начинали собирать мед. Подобная роебойная система бортничества сохранялась до XIX в., а местами – до 50-х гг. прошлого века. Преимуществами такой системы было то, что соты обновлялись каждый год, дупла меньше гнили, а пчелы реже болели, размеры их тела не уменьшались, не происходило инбридинга и вырождения. Когда численность «дичков» повсеместно резко сократилась, пчеловоды были вынуждены бережнее относиться к бортевым пчелам и оставлять лучшим из них достаточное для зимовки количество меда, в результате чего пчелиные семьи получили возможность длительно (до 18–25 лет) обитать в своих жилищах [Косарев и др., 1999]. При этом бортевики научились обновлять соты гнезда, но срок службы дупел сократился. Подобная более совершенная технология именуется бортевым пчеловодством, а представителей усовершенствованного промысла называют бортевиками.

Бортевые пчелы имеют много естественных врагов, которые ослабляют семьи и приводят их к гибели, таких как бурый медведь *Ursus arctos*, куница лесная *Martes martes*, мышь лесная *Apodemus uralensis*, большой пестрый дятел *Dendrocopos major*, золотистая щурка *Merops apiaster*, большая восковая моль *Galleria mellonella*, шершень обыкновенный *Vespa crabro*, рыжий лесной муравей *Formica rufa*, оса рыжая *Dolichovespula rufa*. Большой вред бурзянской бортевой темной лесной пчеле наносят и современные болезненные пчел, такие как варроатоз *Varroa destructor*, нозематоз *Nosema apis*, аскосфероз *Ascosphaera apis*, американский гнилец *Paenibacillus larvae* и европейский гнилец *Melissococcus pluton*, которые в ульях проявляются сильнее, чем в бортях (Косарев, 1987) [Бакалова, 2010]. Динамика численности бортевых пчелиных семей отличается ярко выраженной цикличностью с перепадами в 5–10 раз и средней обратной связью с солнечной активностью [Косарев и др., 1999].

В настоящее время темные лесные пчелы, обитающие в бортях, колодах и естественных дуплах, сохранились на Южном Урале в государственном заповеднике «Шульган-Таш» площадью 22 000 га

(создан в 1958 г.), региональном природном заказнике «Алтын Солок» площадью 90 000 га (учрежден в 1997 г.) и национальном парке «Башкирия» площадью 82 000 га (образован в 1986 г.) [Косарев, 2008]. В конце 2014 г. в период очередной популяционной депрессии на территории заповедника, заказника и национального парка имелось более 1 200 деревьев с бортами и колодами, из которых было заселено около 300 искусственных дупел. Примерно 4 000 пчелиных семей бурзянской бортовой темной лесной пчелы в этой зоне содержится на пасеках с рамочными ульями, а в естественных дуплах, по данным экстраполяции учетных материалов, обитает 200–400 «дичков».

В 2012 г. перечисленные особо охраняемые природные территории вместе с рядом иных получили статус комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО «Башкирский Урал» общей площадью 346 000 га, а региональный заказник «Алтын Солок» стал реально охраняться Минэкологией Республики Башкортостан. В настоящее время с целью сохранения бурзянской бортовой темной лесной пчелы и в рамках развития резервата планируется расширение территории заповедника «Шульган-Таш» в северо-западном направлении за счет неосвоенной территории в междуречье рек Нугуш и Урюк [Косарев и др., 2002; Юмагужин, 2009]. Сотрудники заповедника «Шульган-Таш», заказника «Алтын Солок» и национального парка «Башкирия» совместно с местными пчеловодами постоянно проводят мероприятия по оптимизации численности и селекционную работу по повышению иммунитета, зимостойкости и продуктивности семей бурзянской бортовой темной лесной пчелы, распространению опыта бортового пчеловодства. Такая политика государственных природоохранных учреждений позволяет сохранять уникальную популяцию бортовых пчел – изолят *A.m.mellifera* в Европе в условиях новых угроз стихийной гибридизации и разрушения мест обитания [Юмагужин, 2009; Косарев и др., 2011].

Глава 2

ОСОБЕННОСТИ КЛИМАТА И МЕДОСБОРА В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

Формирование особенностей башкирской популяции темной лесной пчелы происходило в непрерывной взаимосвязи с окружающей средой, куда входят климатические, географические и биотические составляющие. Суровые климатические условия Южного Урала с холодными, до -40°C , морозами и зимовками, длительностью до 6 месяцев, привели к отбору самых сильных и устойчивых семей пчел в сравнении с другими подвидами и популяциями темной лесной пчелы.

Липа сердцевидная – основной вид нектароносов, с которым темная лесная пчела башкирской популяции коэволюционировала, и их жизненные циклы по срокам ориентированы друг на друга. Помимо липы имеются другие ценные нектароносы и пыльценосы, которые формируют необыкновенные вкусовые и лечебные свойства меда пчел Республики Башкортостан.

Особенный интерес представляет мед бурзянских бортевых темных лесных пчел, который созревает в условиях, максимально приближенных к естественным. Богатый видовой состав цветковых растений заповедника «Шульган-Таш», опыляемых пчелами, делает огромный вклад в уникальность вкусовых свойств этого меда.

Мед пчел темной лесной пчелы башкирской популяции в России считается наиболее ценным и вкусным и занимает первое место на всех выставках страны.

Об особенностях медосборных и климатических условий Республики Башкортостан в этой главе подробно описано М.Г. Гиниятуллин, Р.А. Ильясовым, А.Р. Ишбирдиным, М.Н. Косаревым, Р.Г. Курмановым, Г.С. Мишуковской, В.Р. Туктаровым, Ю.В. Туктаровой, Р.Г. Фархутдиновым, Р.Р. Хисамовым и Ф.Г. Юмагулиным.

2.1. Природно-климатические и медосборные условия Республики Башкортостан

Пчеловодство республики тесно взаимосвязано с природными условиями Южного Урала. Развитие этой отрасли и продуктивность пчелиных семей определяются комплексом природно-климатических факторов. В разных регионах уровень и характер медосбора, особенности его распределения в течение сезона имеют характерные особенности. Они зависят от концентрации размещения нектароносных ресурсов на территории, где имеются пасеки, флористическими, фенологическими и климатическими факторами, хотя и могут корректироваться складывающимися погодными условиями в те или иные годы или периоды пчеловодного сезона [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

В лесных районах Республики Башкортостан пчеловодство базируется на естественных источниках медосбора (липа, клен, разные кустарниковые и травянистые нектароносные растения), в других регионах – на использовании нектарных ресурсов сельскохозяйственных культур медоносного значения (гречиха, подсолнечник, рапс, бобовые многолетние травы), в третьих – на смешанной нектароносной растительности.

Изучение нектароносной базы имеет важнейшее значение для определения перспектив развития пчеловодства и вопросов эффективного использования медосбора. Практическое значение нектароносных ресурсов для пчеловодства определяется размерами и концентрацией площадей нектароносных угодий, а также видовым и количественным составом произрастающих в них нектароносных растений [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Выявление и инвентаризация в каждом регионе этих ресурсов, наиболее эффективное использование выделяемого растениями нектара позволит в перспективе значительно увеличить количество пчелиных семей и производство товарного меда. Вместе с этим, дальнейшее развитие пчеловодства в сельскохозяйственных районах, с учетом имеющейся нектароносной базы, имеет огромное агротехническое значение, так как будет способствовать более эффективному опылению энтомофильных культур пчелами и повышению их урожайности.

Рельеф республики расчленен холмами, горами, оврагами, крупными реками и их притоками, речными долинами и ложбинами.

Равнинных территорий немного. До 75% сельскохозяйственных угодий (пашня, сенокосы, пастбища, залежи, плодово-ягодные насаждения) размещено на склонах разных экспозиций. Из-за особого географического положения, климата и других природных условий (почвы, растительность), медосборы на пасеках отличаются большим разнообразием [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Башкортостан подразделяется на три основные природные зоны. Самая большая – лесостепная – занимает 6 500 000 га, или 45.7% территории. Занимая северную часть республики, она далеко заходит вдоль западного Урала к югу и заканчивается Ишимбайским районом. Из этой площади 20.7% приходится на северную, 8.2% – северо-восточную и 16.8% – южную лесостепь. Степная зона занимает 5 600 000 га – 39.2% территории. Основная часть ее (26.2%) приходится на Предуральскую степь, расположенную на юго-западе. На долю Зауральской степи приходится 13% территории Башкортостана. Горно-лесная зона расположена по Южному Уралу, занимает 2 100 00 га – 15.1% площади республики.

Каждая зона характеризуется своими природно-климатическими особенностями. Средняя температура воздуха самого теплого месяца – июля в юго-западных и зауральских степях составляет +19–20°C, в центральной части Республики Башкортостан – около +18°C, в Уральской зоне – +16–18°C. Средняя температура января в северо-западной лесостепи и юго-западных степных районах около -5°C, в зоне северо-восточной лесостепи – -16°C. На большей части Урала и Зауральской степи холоднее (-16°–17°C). Таким образом, наблюдается значительная амплитуда колебаний летних и зимних температур, что свойственно континентальному климату. Дневные температуры (в 13 ч) летом поднимаются до +22–28°C, а зимой могут снижаться до -30–32°C, иногда больше. В некоторые годы в летний период до 1.5–2 месяцев устанавливается более теплая и даже засушливая (жаркая) погода, по сравнению со среднемесячными температурами и осадками, а зимой бывает холоднее [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Известно, что наибольшее количество осадков выпадает в горно-лесной зоне (600–700 мм). В лесостепных районах выпадает около 450–500 мм, в степной зоне меньше (350–400 мм), а в более засушливом Зауралье еще меньше (200–300 мм). Это объясняется тем, что Урал часто препятствует проникновению на восток западных

влажных воздушных масс и облаков с осадками атлантического происхождения [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

В северной лесостепи республики почвы подзолистые. В горно-лесной зоне преобладают серые подзолистые и темно-серые почвы. В степных районах Предуральской и Зауральской степи много черноземных почв, местами солонцеватых и солончаковых. В лесостепной и степных зонах 41.7% территории занимают пахотные угодья. В Зауральской степи распаханность меньше – 23.9%. В горно-лесной зоне на пашню приходится всего 3.6% [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

На большей части территории Республики Башкортостан имеются благоприятные условия для развития пчеловодства и получения высоких медосборов. Нектароносные ресурсы создают разные нектароносные угодья и произрастающие на них нектароносные растения.

В лесостепной и степной зонах на значительных площадях возделывают сельскохозяйственные культуры нектароносного значения: гречиху (до 100 000 – 115 000 га) и подсолнечник (около 100 000 га). Более 350 000 га ежегодно занимают бобовые многолетние травы: клевер красный (луговой), люцерна посевная, эспарцет посевной, донник (желтый и белый), козлятник восточный (галега), а также посевы горчицы, рапса. За последние годы посевы гречихи уменьшились до 28 700 га, а подсолнечника – до 90 800 га. Но за эти годы увеличились семеноводческие посевы рапса с 3 100 до 11 900 га [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Во многих районах определенное значение имеют разные нектароносные растения сенокосно-пастбищных угодий, которые занимают 3 100 000 га [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

В лесной и лесостепной зонах ведущее значение для производства меда имеют лесные угодья, в которых базируются многочисленные пасеки. Леса в республике занимают 5 746 000 га. Кроме того, имеется 226 000 га кустарниковых зарослей. Средняя облесенность территории составляет 41.9%. Около 76% лесов занимают лиственные леса (береза, дуб, осина, липа, клен).

В лесах, в подлеске, на естественных лесных редицах и полянах, на вырубках, прогалинах нередко в большом количестве произрастают ценнейшие древесные породы нектароносного значения: липа мелколистная, клен остролистный, ива белая древовидная (ветла), а

также различные кустарниковые – ива-бредина, жимолость обыкновенная, крушина ломкая, жостер слабительный, малина лесная, рябина и травянистые растения – медуница, сныть обыкновенная, вероника длиннолистная, иван-чай (кипрей) и др. По речным долинам, у ручьев, на высокотравных лугах, в нижней части склонов и других влажных местах произрастают лабазник вязолистный, дудник лекарственный (дягиль) и дудник лесной, гравилат речной.

В южных остепненных районах, в верхней части склонов южных экспозиций растут куртинами или небольшими группами вишня степная, чилига (дереза), кизильник, тимьян, очитки гибридный и пурпурный (заячья капуста), мать-и-мачеха, котовник кошачий, мордовники обыкновенный и шароголовый, пустырник обыкновенный, цикорий обыкновенный, шалфей, клевера красный и гибридный (розовый), душица обыкновенная, синяк обыкновенный, зопник клубеносный, золотарник обыкновенный (золотая розга) и другие нектароносные и пыльценосные растения [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Таким образом, для разных природных зон, административных районов, отдельных территорий Башкортостана характерным является определенный видовой состав нектароносных растений с соответствующими сроками цветения и уровнем создаваемого ими медосбора в те или иные периоды пчеловодного сезона. Эти особенности определяют тот или иной тип медосборных условий конкретной территории вокруг пасеки или для целого региона.

Необходимо различать понятия медосбор и тип медосборных условий местности. Медосбором называют принос пчелами меда в ульи за определенный отрезок времен и, либо с конкретного растения. Под термином медосборные условия («тип медосбора») понимают совокупные особенности медосбора определенной местности в течение всего пчеловодного сезона. При анализе медосборных условий региона характеризуют фенологические наблюдения и важнейшие особенности сбора нектара и обеспеченности пчел источниками пыльцы весной, летом и осенью. Решающее значение для характеристики любого типа медосборных условий имеют особенности главного медосбора: время его наступления, сила и продолжительность. Главный медосбор во многих районах Башкортостана наступает в средние сроки (с 5–15 июля) – с липы, гречихи, в других местах – рано (с клена, малины, рапса, горчицы, эспарцета, луговой растительности) или, наоборот, поздно (в августе и начале сентя-

бря), например, с подсолнечника, вторых укосов многолетних бобовых трав или поздних посевов однолетних нектароносных культур. Он может продолжаться от 10–14 дней (с липы) до 1,5–2 месяцев (в районах с большими площадями сенокосов и пастбищ, посевами разных сельскохозяйственных нектароносных культур, цветущих в разные сроки). Суточные привесы контрольных ульев во время цветения липы могут достигать 14–18 кг, а с луговой растительности, посевов некоторых сельскохозяйственных культур – до 2–10 кг [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Несмотря на наличие в разных регионах значительного видового разнообразия цветущих растений, обычно основное количество меда пчелиные семьи собирают с двух-трех видов важнейших нектароносных растений. Исходя из этого, в пчеловодной литературе (Ковалев, 1959) тип медосборных условий называют по основным нектароносным растениям зоны: липовый, липово-гречишный, гречишно-подсолнечниковый и т.д. Однако этими же терминами разные авторы называют и типы главных медосборов. В.Н. Власов (1972) выделяет для Башкортостана следующие типы основных медосборов: липовый, гречишно-подсолнечниковый (в чистом виде или в смеси с эспарцетом, донником), липово-гречишно-подсолнечниковый [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

В степных и лесостепных районах часто высевают не только подсолнечник или гречиху, но и другие нектароносные культуры: донник, эспарцет, люцерну (или клевер красный), козлятник, рапс, горчицу. В целях улучшения кормовой базы пчеловодства в некоторых хозяйствах успешно практикуют специальные посевы нектароносных растений: фацелии, синяка.

В ряде мест, кроме перечисленных нектароносных культур и сорно-полевых нектароносных растений, пасеки нередко используют медосбор с клена, липы, травянистых нектароносных растений лугопастбищных угодий и лесных полей. Поэтому в степной и лесостепной зоне создается более продолжительный (не менее 45–50 дней) и стабильный медосбор, чем при чистом липовом медосборе [Ишемгулов, Бурмистров, 2008].

Таким образом, изучение кормовой базы пчеловодства, нектароносных ресурсов и нектаросборных условий позволяет оптимально решить вопрос выбора разных приемов ухода за пчелиными семьями для получения максимального медосбора.

2.2. Нектароносные ресурсы заказника «Алтын Солок» и перспективы расширения ареала бурзянской бортовой темной лесной пчелы

В 2012 г. решением ЮНЕСКО был создан биосферный резерват «Башкирский Урал», который включен во Всемирную сеть биосферных заповедников. «Башкирский Урал» расположен на западных склонах Южного Урала и занимает общую площадь более 345 700 га. В его состав вошли пять особо охраняемых природных территорий федерального и республиканского значения: заповедник «Шульган-Таш», национальный парк «Башкирия», природный парк «Мурадымовское ущелье», заказники «Алтын Солок» и «Икский».

Наиболее изученными являются нектароносные ресурсы заповедника «Шульган-Таш» (Кучеров и др., 1998; Шарипов, 2006) [Курманов, 2010]. По данным Е.В. Кучерова с соавт. (1998), на территории заповедника «Шульган-Таш» можно встретить 262 вида нектароносных растений, относящихся к 127 родам и 37 семействам, из них древесные нектароносы представлены 18, кустарниковые – 23, травянистые – 221 видами.

В 2010 г. Р.Г. Курмановым были обследованы все основные варианты лесной и луговой растительности в радиусе продуктивного лета пчелиной семьи на территории заповедника «Шульган-Таш» [Курманов и др., 2010]. Р.Г. Курмановым с соавт. [2010] была проведена оценка нектароносных ресурсов на всей территории заповедника (площади взяты из лесохозяйственного регламента за 2008 г.), медовый запас составил 1 355 т, что в принципе соответствует медовому запасу заповедника во второй половине лета (1 390.3 т), рассчитанному Е.М. Петровым [1963]. В результате мелиссопалинологического анализа Р.Г. Курманову удалось установить 203 вида нектаро-пыльценосных растений.

Заказник «Алтын Солок» был создан, в том числе как охранный (буферная) зона вокруг заповедника «Шульган-Таш». В ходе экспедиционных исследований на территории заказника «Алтын Солок» нами обследованы кормовые запасы на наиболее типичных территориях горно-лесной зоны Республики. Заказник был создан в 1997 г. для оптимизации численности, расширения ареала и поддержания генетической чистоты популяции аборигенной бурзянской бортовой темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L., обитающей в есте-

ственных и искусственных дуплах, сохранения традиционного народного промысла – бортничества. Из результатов научных исследований последних двух десятилетий следует, что для сохранения генетической чистоты охраняемой популяции бурзянской бортовой темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш» крайне необходимо поддержание чистых линий пчел, разводимых на пасеках, размещающихся на территориях заповедника, а также непосредственно прилегающих к границам заповедника [Юмагузин, 2010].

Целью данной работы является изучение кормовых запасов заказника «Алтын Солок» как основы для работ по сохранению генофонда и расширению ареала распространения темной лесной пчелы башкирской популяции.

Место и методы оценки кормовых запасов. Всего в границах заказника 90 273 га земель, в том числе: земель лесного фонда – 87 776 га и земель сельскохозяйственного назначения и др. категорий – 2 497 га. Заказник расположен на 74 кварталах Нугушского участкового лесничества Бурзянского лесничества, на 54 кварталах Гадельгареевского участкового лесничества Бурзянского лесничества и 4 кварталах Бельского участкового лесничества Бурзянского лесничества. Количество нектароносов и занимаемую ими площадь леса и луга определяли путем специального обследования [Фархутдинов и др., 2010]. Перед началом работы составляли маршруты обследования по кварталам, а затем приступали к обследованию угодий. Маршрут движения экспедиции был проложен исходя из лесохозяйственного регламента ГУ «Бурзянское лесничество», наличия дорог передвижения (исходя из будущей возможности организации пасек на пути следования), консультаций с работниками заповедника «Шульган-Таш» (для выборки типичных лесных и травянистых сообществ). Выбор места описания осуществлялся методом типичного отбора. Площадки закладывались на однородных на глаз участках. В составе каждой пробной площадки (ПП) было 10 геоботанических описаний. Наиболее сложные для определения виды были гербаризованы и определялись при камеральной обработке материала. Для расчета медопродуктивности липы в составе различных насаждений мы использовали формулу [Мурахтанов, 1977]:

$$M = N \times 0.1K \times C \times S,$$

где: М – медопродуктивность липы мелколистной на участке; N – медопродуктивность на 1 га (табл. 2.1); К – коэффициент липы мелколистной в составе насаждения; С – продолжительность цветения липы мелколистной, дней (принимается равной 14 дням); S – площадь выдела.

При определении общего доступного нектарозапаса принимается во внимание, что пчелы собирают не более 30% нектара.

Полученные нами результаты экспериментов определялись методами вариационной статистики с использованием программы «STATISTICA». Достоверность разницы определяли с использованием критерия Стьюдента.

Результаты исследований. Маршрут движения экспедиции по госзаказнику «Алтын Солок». Основными местами закладок пробных площадок (ПП) были (примерная фиксация координат площадки с помощью сайта <http://oopt.aari.ru> получена при камеральной обработке данных):

ПП 1. 67 квартал Гадельгареевского лесничества в районе деревни Акбулатово, поляна вблизи учебной пасеки Башкирского ГАУ (С.Ш. 53°02'; В.Д. 57°13');

ПП 2. 58 квартал Гадельгареевского лесничества, недалеко от ручья Ромуалы (С.Ш. 53°07'; В.Д. 57°4');

ПП 3. 25 квартал Гадельгареевского лесничества, западнее высоты 843 м, в пойме ручья Ямашла (С.Ш. 53°13'; В.Д. 57°14');

ПП 4. 14 квартал Гадельгареевского лесничества, недалеко от места слияния ручьев Кайраклы и Беткасък (С.Ш. 53°17'; В.Д. 57°17');

ПП 5. 6 квартал Гадельгареевского лесничества, вблизи слияния ручьев Кужи и Кайраклы (С.Ш. 53°20'; В.Д. 57°16');

ПП 6. 1 квартал Гадельгареевского лесничества, поворот ручья Санды (С.Ш. 53°23'; В.Д. 57°18');

ПП 7. 63 квартал Нугушского лесничества, исток ручья Яру (С.Ш. 53°28'; В.Д. 57°26');

ПП 8. 60 квартал Нугушского лесничества, близ деревни Галиакберово, пойма реки Малый Нугуш (С.Ш. 53°29'; В.Д. 57°09');

ПП 9. 58 квартал Нугушского лесничества, близ деревни Галиакберово, пойма реки Большой Нугуш (С.Ш. 53°29'; В.Д. 57°03').

Оценка лесных ресурсов лесов заказника показала, что данные лесные массивы заказника характеризуются как: липняки и

дубняки снытевые, липняки и дубняки вейниково-коротконожковые, сосняки вейниково-коротконожковые, нормальные и остепненные луга.

В пробных площадках проводился учет древесных пород по вышеописанной методике, полученные данные сопоставлялись с данными таксационных описаний 01.01.2005 г. по лесничествам (с изменениями в 2010 г.). Полученные данные показали, что отличия имели не достоверный характер (не более 10%), в связи с чем в дальнейших расчетах мы использовали эти материалы таксационных описаний труднодоступных мест заказника.

Нектароносный ресурс полян рассчитывался путем умножения площади поляны (га) на средний показатель нектаропродуктивности учетных площадок, пересчитанных на 1 га.

В ходе описания пробных площадок нами были определены нектароносные растения, которые формируют основной и поддерживающий медосбор на территории заказника. Установленные нектароносные растения образуют различные сообщества и их доля различна. В ходе оценки нектаропродуктивности полян у нас получился разброс данных от 4.5 (преобладание в сообществе земляники лесной, тысячелистника и душицы) до 150 кг/га в сообществах с доминирующей долей кипрея узколистного. Хорошая нектаропродуктивность пойменных пробных площадок, в которых доминировали борщевик сибирский, дудник лесной, дягиль лесной, сныть обыкновенная, в среднем 70 ± 15 кг/га. Нектаропродуктивность склонов гор складывается из продуцирования нектара чилигой, шалфеем мутовчатым, мордовником шароголовым, чабрецом и луковичными и составляет в среднем 25–30 кг/га. Эти данные приведены с учетом того факта, что пчелы могут использовать лишь 1/3 медового запаса, находящегося на исследуемой местности. Часто многие авторы в оценке медопродуктивности лесной зоны, как правило, ограничиваются оценкой запасов липы мелколистной, что не совсем верно. Так, в частности в 2012 г., липовые насаждения практически не выделяли нектар и соответственно кормовые запасы, а товарный мед был получен за счет нектара травянистых сообществ полян [Ишемгулов и др., 2013].

Расчеты по определению нектаропродуктивности заказника. Нами для расчетов медопродуктивности местности использовались

**Доля нектароносов в нектароносном запасе заказника
и потенциальных медовых запасах**

| Нектароносные угодья | Доля в нектароносном запасе, % | Нектароносный запас, кг | Медовый запас, т |
|----------------------|--------------------------------|-------------------------|------------------|
| Липняки | 92.5 | 3 999 060 | 1 999.5 |
| Клен остролистный | 5.35 | 231 725 | 115.9 |
| Разнотравье полей | 2.15 | 93 985 | 46.99 |
| Всего | 100 | 4 324 770 | 2 162.4 |

следующие показатели: доля доступного нектара для пчел в липняках – 200 кг/га; в зарослях клена – 50 кг/га, и средняя продуктивность полей – 25 кг/га [Фархутдинов и др., 2013].

Как видно из табл. 2.1, в общем медовом запасе заказника «Алтын Солок» доминирующей культурой является липа мелколистная (92.5%), которая расположена крайне неравномерно по территории заказника. Основные запасы липы располагаются в Нугушском лесничестве (массивы в кв. 36, 38, 46, 56, 57, 67, 70, 79 и 117). Данные кварталы можно рассматривать как основные для организации пасечного пчеловодства. Особенно благоприятны кв. 46, 57, 70 и 117 на территориях, на которых, помимо липы, имеются заросли клена (обеспечивает ранневесеннее развитие пчелиных семей), а также достаточно большие территории полей с разнотравьем, которые дают раннелетний и позднелетний медосбор. Учитывая нестабильность цветения и нектаровыделения липы, наличие альтернативных источников нектара позволит сохранить поголовье пчелиных семей в «неурожайные годы». Клен остролистный также не равномерно представлен на территории заказника, с преобладанием на территории Гадельгареевского лесничества. Доля нектарных запасов клена составляет 5.35%. В данной лесной зоне на долю разнотравья в медовом запасе приходится 2.17%.

Таким образом, общий нектарный запас территории заказника «Алтын Солок» составляет 4 324 770 кг. Учитывая, что годовая

потребность 1 пчелиной семьи в углеводном корме составляет в среднем 95 кг, а средняя норма получения товарного меда составляет 25 кг; можно прийти к цифре 120 кг меда на одну пчелиную семью. Если предположить, что средняя концентрация сахаров в нектаре составляет 40–50%, а в меде – 80%, то необходимо сделать пересчет нектарного запаса на медовый. В результате пересчета получается, что общий медовый запас (МЗ) составляет 2 162 385 кг меда. Однако часть, доступная пчелам, составляет примерно 33%. В итоге доступный медовый запас заказника составляет 720 795 кг. Определение максимального количества пчелиных семей, которые можно содержать на территории заказника, производится по формуле МЗ: $120 = 720795 : 120 = 6006$ пчелиных семей.

Радиус продуктивного лета пчелы составляет 2–3 км, что в территориальном измерении составляет 1 962, 5 км (при радиусе 2.5 км). Таким образом, на одну рациональную (по количеству) пасеку из 120 пчелиных семей может приходиться в среднем 3–4 квартала, причем медовый запас местности должен составлять 14 400 кг меда или в пересчете на 40–50%-ный нектар и 33% доступности нектара пчелам – 72 000 кг нектара, а в пересчете на 1 пчелиную семью – 600 кг.

Однако многие кварталы заказника, например, Бельского лесничества, имеют малый нектарный запас и должны быть исключены из расчетных данных по организации пасечного пчеловодства, но могут использоваться для развития бортевого пчеловодства. Кроме того, ввиду малого количества населенных пунктов и не развитой дорожной сети, в том числе и грунтовых дорог, многие кварталы с хорошими медовыми запасами являются малодоступными и могут использоваться только для летних кочевков на главный медосбор «на липу».

Планирование размещения пчелиных семей на территории заказника «Алтын Солок». Исходя из территории продуктивного лета пчелы и поквартального районирования территории заказника, нами предлагается организация следующих пчелопастбищных участков, которые представлены на карте-схеме (рис. 2.1).

Таким образом, на территории заказника «Алтын Солок» можно создать 43 пчелопастбищных участка с максимально возможным размещением на них 6 006 пчелиных семей.

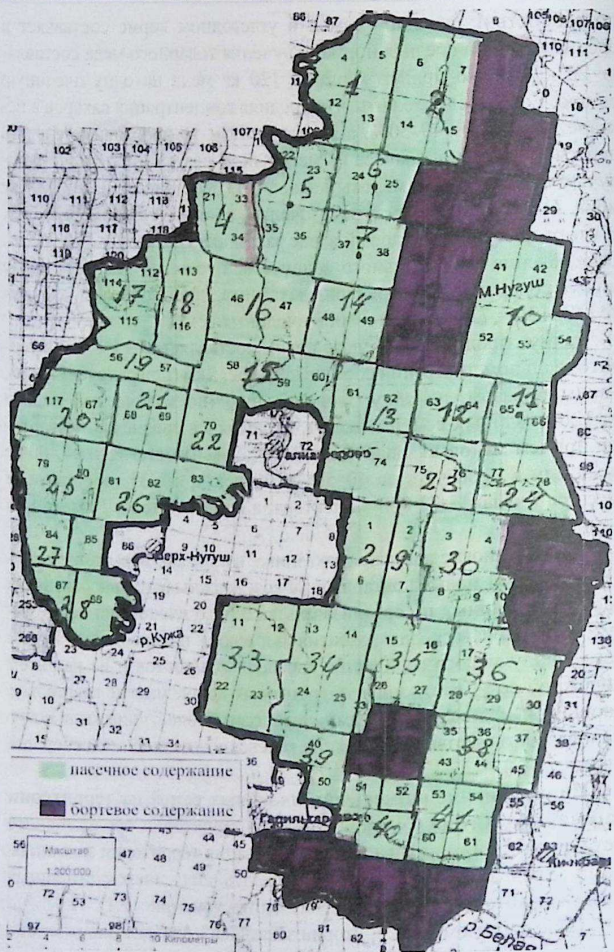


Рис. 2.1. Карта-схема размещения типов содержания пчелиных семей на территории заказника «Алтын Солою»

2.3. Оценка содержания фитогормонов в нектаре, пыльце и меде темной лесной пчелы башкирской популяции

Фитогормонами называют низкомолекулярные органические вещества, синтезируемые в растении, и в низких концентрациях влияющие на различные процессы их жизнедеятельности (Полевой, 1989). К гормонам растений относят ауксины, абсцизовую кислоту, цитокинины, гибберелины, этилен, полиамины, брассинолиды, жасмонаты, салицилловую кислоту и недавно идентифицированные стриголактоны [Frebort et al., 2011].

В литературе основным источником поступления фитогормонов в мед считается пыльца, остающаяся после фильтрации пчелами нектара в процессе превращения его в мед [Поправко, 1982; Херольд, Лейбольд, 2006]. По нашему предположению, фитогормоны вместе с углеводами и другими веществами могут выделяться через нектарники в нектар. Неустановленным является качественный состав веществ, выделяемых самими пчелами в процессе созревания меда [Комлацкий и др., 2009]. Таким образом, остаются неопределенными источники возникновения фитогормонов в меде.

Проведение исследований по изучению действия синтетических аналогов фитогормонов на пчелиные семьи в активный период их жизнедеятельности открывает возможности более эффективного использования пчелиных семей.

В связи с этим, нам представляется целесообразным дать анализ работ по использованию гормонов в пчеловодстве. Впервые поставил ряд опытов по изучению влияния подкормки пчел гетероауксином на рост и развитие медоносной пчелы В.Д. Севастьянов [1952]. В своих исследованиях он установил, что применение гетероауксина приводило к увеличению яйценоскости пчелиных маток, силы пчелиной семьи, веса однодневных пчел и повышению медопродуктивности. Эти наблюдения подтвердили в своих работах В.М. Тетюшев [1953], Е.П. Подоба [1955], Г.С. Шангарасева [1998].

Имеются данные о применении фитоэкдистероидов в пчеловодстве. Фитоэкдистероиды идентичны ключевому гормону линьки членистоногих. Учитывая их экологическую безопасность, фитоэкдистероиды рассматривают в качестве перспективных онторегуляторов для поддержания жизнеспособности и повышения продуктивности медоносной пчелы. Один из представителей этого класса гор-

монов – экдистерон применялся в пчеловодстве для усиления лета пчел [Тимофеев, 1996].

Проведение целенаправленных исследований по изучению действия фитогормонов в жизни пчелиных особей является актуальной проблемой сельского хозяйства. Немаловажное значение может иметь сравнительно низкая потребность в действующем веществе, обусловленная низкими нормами расхода, и связанные с этим малые объемы производства, транспортных перевозок и т.п., что дополнительно позволит снизить экологическую нагрузку на окружающую среду.

По данным Н.И. Кривцова и В.И. Лебедева [1993], в сильных семьях на обильном медосборе работает в поле до 66% пчел от их общего количества в семье, а в слабых – лишь 15–20%. В исследованиях С.В. Антимирова отмечается заметная разница в летной активности пчел опытных и контрольной групп. Так, из семей, получавших цитокинин, вылетали в среднем 180 пчел, эписбрасинолид – 148 пчел, а в контроле – 66 пчел за три мин [Антимиров, 2004]. Летная активность пчел может рассматриваться в качестве косвенного показателя медовой продуктивности.

Для проверки влияния фитогормонов на развитие пчелиных особей С.В. Антимировым определялась масса однодневных пчел, нарождающихся в пчелиных семьях в летний период. В семьях контрольной группы этот показатель составил в среднем 99 мг, получавших эписбрасинолид – 106 мг, цитокинин – 104 мг. По утверждению Г.Ф. Таранова [1986], чем больше масса пчелы, тем лучше ее развитие, тем с большей нагрузкой нектара она возвращается в улей, что, безусловно, повышает медосбор пчелиных семей.

Следовательно, применение фитогормонов в составе весенних стимулирующих подкормок приводит к ускорению темпов развития семей и способствует их лучшей подготовке к медосбору. Принимая во внимание низкую токсичность и исключительно низкие нормы расхода фитогормонов, их распространение в растениях, а, следовательно, и привычное потребление с пищей животными, можно допустить, что в случае организации производства этих препаратов в промышленном масштабе и использования в качестве стимуляторов в пчеловодстве, они окажутся экологически безопасными для человека [Тимашева, Бойценюк, 2003; Антимиров 2004].

Под влиянием эписбрасинолида наблюдалось увеличение медовой продуктивности, которая превышала контроль на 48–50%, в

варианте с эпибрассинолидом в среднем – 23.4 кг, а в контроле – 15.8 кг меда на семью [Бойценюк и др., 2006].

По данным О.А. Тимашевой [2004], при применении экзогенных препаратов средняя продолжительность жизни пчел в садках составила: контроль – 4.1; гиббереллин – 6.6; гетероауксин – 6.0; цитокинин – 8.1; эпибрассинолид – 6.8 сут. Причем наиболее оптимальными по влиянию на продолжительность жизни являются цитокинины в дозе 50 мг/л, эпибрассинолид – 0.2 мг/л сахарного сиропа. Гормон насекомых экдизон, химический аналог эпибрассинолида, в наиболее высоких концентрациях обнаруживается у яйцекладущих особей, то есть отвечает за их репродуктивную функцию [Тимашева, 2004].

В совместной работе О.А. Тимашевой и Л.И. Бойценюка [2003] изучалось влияние добавок фитогормонов эпибрассинолида и цитокинина в составе подкормок карпатских пчел сахарным сиропом на качество их зимовки. В опытных семьях происходил менее интенсивный осенний отход пчел, что связано с продолжительностью жизни. Пчелы, отобранные в садки из контрольных семей, прожили в среднем 23 дня, тогда как в опытных группах – в среднем по 33 дня.

Продолжительность жизни зимующих пчел во многом зависит от активности потребления ими в период подготовки к зиме пыльцы, способствующей увеличению запасов азота, жира и гликогена в организме пчел. Данные опытных групп по степени развития жирового тела пчел превосходили контроль, а лучшие результаты показал фитогормон эпибрассинолид: у пчел, получавших его, к весне жировое тело было в 1.5 раза лучше развито, чем в контрольной группе. У пчел контроля в конце зимы количество не переваренных остатков в кишечнике составляло около 27 мг, тогда как в опытных группах – в среднем по 20 мг. По мере накопления экскрементов в задней кишке возрастает активность фермента каталазы, отвечающей за ликвидацию вредных последствий, которые могут возникнуть при сильном наполнении толстой кишки [Юмагузин, Сафаргалин, 2009].

Активность каталазы заднего отдела кишечника была выше, чем в контроле на 83% у семей, получавших цитокинин, у семей, подкормленных эпибрассинолидом – на 28%. По результатам весенней ревизии авторами было установлено, что потребление корма в контрольных семьях уступало показателям опытных групп, как на улочку пчел, так и на семью в целом. В контрольной группе семьи в среднем

израсходовали 8.7 кг корма, на улочку приходилось по 1.4 кг. В группе семей, получавших в качестве добавки цитокинин, наблюдался минимальный расход кормов: на семью – 6.9 кг, на улочку – 1.1 кг. Кроме того, в опытных семьях отход пчел в течение зимы был ниже. В обеих опытных группах он составлял в среднем 1.0 улочки пчел на семью против 1.5 улочек в контрольной группе.

Результаты зимовки соответствующим образом отразились на весеннем развитии пчелиных семей. Темпы роста опытных семей были значительно выше, чем в контроле. Так, пчелы контрольной группы вырастили за 36 дней весеннего развития в среднем 8 900 рабочих особей; пчелы, получавшие осенью в качестве подкормки цитокинин – 10.2; эпибрассинолид – 13 900 особей [цит. по Тимашева и Бойценюк, 2003].

Анализ литературы показал на отсутствие исследований, связанных с изучением роли эндогенных фитогормонов на жизнедеятельность пчелиных семей. Одна из причин данного упущения связана с отсутствием методики определения фитогормонов в продуктах пчеловодства.

Методика отбора проб нектара, меда, прополиса, пыльцы. Отбор проб проводили в соответствии с «Унифицированными правилами отбора проб для определения микроколичеств пестицидов в сельскохозяйственной продукции, продуктах питания и объектах окружающей среды» (№2051 – 79, утв. Минздравом 21.08.79).

Нектар собирали капиллярным методом или использовали для данной работы пчел. Для этой цели отбирали сильную пчелиную семью, размещали ее в непосредственной близости от изучаемого нектароноса за несколько дней до отбора нектара. Формировали гнездо пчелиной семьи следующим образом: накануне сбора нектара с помощью рамок, заполненных медом, максимально укомплектовывали гнездо за исключением места для одной рамки, которая не содержит меда (т.н. сушь). Рано утром устанавливали данную рамку для сбора нектара пчелами и вечером после захода солнца отбирали ее. С помощью микропипетки собирали нектар из сотов и замораживали при температуре -18°C и ниже. Для проведения анализов необходимо не менее 1–2 мл нектара, который размораживали непосредственно перед ТФИФА.

Пробы меда брали непосредственно из магазинных рамок. Мед отбирали стеклянной палочкой или чайной ложкой из разных мест

сота. На пасеке отбор проб меда проводили из 5–7 ульев, пробы включали разные сорта меда, которые отличались по ряду признаков: цвету, вкусу, вязкости и чистоте. В каждой пробе было не менее 100 г меда, который помещали в чистую стеклянную посуду. Мед в пробе тщательно перемешивали, и снаружи посуды наклеивали этикетку.

Отбор проб прополиса проводили следующими способами: отбором прополиса с ульевых рамок; с помощью разборных потолочин; путем обработки запрополисованных холстинок и деревянных или полиэтиленовых рамок-решеток. Прополис для проведения исследований упаковывали в количестве 10–20 г. Для проведения анализов прополис хранили в темном месте в полиэтиленовых мешочках.

Сбор пыльцы проводили с помощью пыльцеуловителей, отбирали среднюю пробу по общепринятым методикам. Перга извлекалась из сот, замораживалась, отмывалась от меда и воска, затем сушилась. Для проведения анализов необходимо не менее 3 г пыльцы или перги.

Методика приготовления препаратов из пыльцы, меда и перги для определения пыльцевого состава. Для приготовления препаратов из меда использовалась методика А. Маурицио и Ж. Луво [Фархутдинов и др., 2013]. 10 г меда заливали 20 мл холодной дистиллированной воды и ставили в водяную баню с температурой до +45°C до полного растворения меда. Затем раствор центрифугировали в центрифуге ОЛМЦ в течение 15 мин со скоростью 2400 об./мин. После этого жидкость сливали, а осадок переносили на предметное стекло. После незначительного подсыхания капли пыльцу фиксировали 96%-ным спиртом, окрашенным фуксином.

Пыльник помещали на предметное стекло, нанося на него 2–3 капли 96%-ного спирта, после чего добавляли 2–3 капли дистиллированной воды и подогревали стекло до полного исчезновения влаги. Затем препаративной иглой разрушили оболочку пыльника, а пыльцевые зерна фиксировали на 2–3 капли 96%-ного спирта, слабо окрашенного фуксином. Через 3–4 дня готовили препарат.

Пергу, извлеченную из 15 ячеек с разных участков сота, помещали в чашку Петри, заливали дистиллированной водой и выдерживали в течение 3 ч до ее полного размягчения.

После размягчения пергу осторожно перемешивали стеклянной палочкой. Через 20–30 мин, убедившись в том, что пыльцевые зерна

отделены друг от друга, жидкость сливали, а из осадка делали мазок на обезжиренном предметном стекле.

Процентное соотношение видового состава пыльцы в препаратах из перги и меда определяли под микроскопом «Миктрон», подсчитывая не менее 200 пыльцевых зерен и одновременно определяя их видовую принадлежность.

Анализ проводился с выполнением требований ГОСТ Р 52940-2008 «Мед. Метод определения частоты встречаемости пыльцевых зерен».

Методика проведения твердофазного иммуноферментного анализа содержания гормонов в нектаре, пыльце и меде. Твердофазный иммуноферментный анализ (ТФИФА) используется в физиологии растений для проведения экспресс-определения фитогормонов в растительном материале. Нами он был адаптирован для продуктов пчеловодства.

Определение содержания гормонов растений в нектаре. Цитокинины, содержащиеся в аликвоте нектара, концентрировали на картридже С-18. Картридж С-18 уравнивали дистиллированной водой. Водный остаток, предварительно осветленный центрифугированием, наносили на колонку, которую затем промывали 20 мл дистиллированной воды. Цитокинины элюировали 70%-ным спиртом, упаривали досуха и, растворив в минимальном количестве 80%-ного спирта, наносили на силуфоловую пластину для тонкослойной хроматографии (ТСХ), которую проводили в системе растворителей бутанол:аммиак:вода (6:1:2). После детекции в УФ свете положения метчиков зеатина, дигидрозеатина, изопентениладенина и их рибозидов, которые добавляли к половине экстракта, содержимое зон элюировали 0.1 М фосфатно-солевым буфером (рН 7.4). После удаления силикагеля путем центрифугирования в надосадочной жидкости определяли содержание цитокининов с помощью иммуноанализа.

Экстракцию АБК и ИУК из аликвоты нектара проводили по модифицированной схеме с уменьшением объема [Veselov et al., 1992]. Водный остаток подкисляли до рН 2-3 1н раствором соляной кислоты, затем экстрагировали диэтиловым эфиром (дважды) в соотношении 1:5 (органическая фаза/водная фаза). Из объединенной органической фазы АБК и ИУК реэкстрагировали 1%-ным раствором гидрокарбоната натрия, взятым в соотношении 1:3 (водная фаза/органическая фаза). Органическую фазу отделяли и отбрасывали, а из

водной (после подкисления до рН 2-3) вновь дважды извлекали гормоны диэтиловым эфиром и метилировали их diazometаном. Diazometан получали из нитрозометилмочевины (Беккер и др., 1979). Для этого в колбу помещали 40%-ный раствор КОН и эфир в соотношении 1:3 и при постоянном помешивании на магнитной мешалке небольшими порциями прибавляли 3–5 г нитрозометилмочевины. Через 10 мин сливали раствор diazometана в эфире, который при комнатной температуре добавляли к образцам до сохранения устойчивого слабого пожелтения. После завершения реакции образцы упаривали досуха и непосредственно перед проведением иммуноферментного анализа растворяли в 100 мкл 80%-ного этанола.

Определение содержания гормонов растений в меде. Особенностью определения фитогормонов в меде является то, что мед первоначально разводили теплой дистиллированной водой (не более 30°C) в соотношении 1:10. Затем для определения ИУК и АБК брали аликвоту для эфирной экстракции, которую проводили по вышеописанной схеме.

Для определения цитокининов в меде проводили бутанольную экстракцию. В мед, разведенный теплой водой в соотношении 1:10, добавляли бутанол в соотношении 1:3, органическую фазу отделяли, а из водной вновь дважды извлекали гормоны. Объединенную органическую фазу упаривали досуха и непосредственно перед проведением иммуноферментного анализа растворяли в 100 мкл 80%-ного этанола.

Определение содержания гормонов растений в пыльце. Для определения содержания гормонов в пыльце материал гомогенизировали и экстрагировали 80%-ным этанолом. Спиртовой экстракт отделяли центрифугированием и упаривали до водного остатка. Остальные действия такие же, как и в предыдущем пункте.

Определение содержания гормонов растений в нектаре. Для определения содержания гормонов в нектаре необходимо первоначально произвести определение содержания сахаров в нектаре по методике химического анализа Р. Бертрана и др. в модификации Л.М. Колбиной (2009). Затем нектар разбавляли до концентрации 5–8% сахаров. Остальные действия такие же, как и в предыдущем пункте.

Твердофазный иммуноферментный анализ (ТФИФА). Иммуноферментный анализ проводили в лунках полистиролового планшета

(Linbro, Castar). На первом этапе конъюгат гормона с белком сорбировали на твердой фазе (полистирол). Для этого предварительно разбавленный конъюгат в 0.05 М карбонатном буфере разливали по 200 мкл в каждую лунку и выдерживали в течение 1.5 ч при 37°C. После 3-кратной промывки физиологическим раствором, содержащим 0.05% поверхностно активного вещества Tween-20 (ФТ) pH 6.8-7.0 (этот же раствор использовали на всех последующих стадиях промывки), в лунки вносили антисыворотку к гормону (по 100 мкл на лунку), разведенную физиологическим раствором, содержащим 0.5% бычьего сывороточного альбумина и 0.05% твина 20 (ФТО), вместе с раствором стандарта гормона или растительным экстрактом. Инкубировали при 37°C в течение 1 ч, затем промывали лунки раствором ФТ. Для определения количества сыворотки, прореагировавшей с сорбированными в лунках белковыми конъюгатами гормонов, использовали препарат антикроличьих бараньих антител, меченых пероксидазой. Этот препарат, разведенный в ФТО, разливали в лунки по 200 мкл и инкубировали 1 ч при 37°C, после окончания инкубации промывали ФТ. Количество иммуносорбированных антител определяли по цветной реакции субстрата (0.4 мг/мл ортофенилендиамина в 0.06 М фосфатном буфере pH 5.0, содержащем 0.006% перекиси водорода). Субстрат разливали в лунки – по 200 мкл в каждую лунку планшета. Цветная реакция развивалась в течение 15–30 мин, затем ее останавливали 4н серной кислотой (по 50 мкл в лунку). Оптическую плотность измеряли на фотометре Titertek-Uniskan при длине волны 492 нм.

Результаты исследований и их обсуждение. Твердофазный иммуноферментный анализ (ТФИФА) используется в физиологии растений для проведения экспресс-определения фитогормонов в растительном материале [Фархутдинов и др., 2010]. Разработанные нами методические рекомендации «Твердофазный иммуноферментный анализ содержания фитогормонов в нектаре, пыльце и меде» утверждены Отделением ветеринарной медицины РАСХН, протокол №3/2 от 8 июня 2010 г. [Смирнов и др., 2012].

В первой серии экспериментов (в 2011 г.) нами было установлено, что в исследуемом монофлерном меде (с помощью пыльцевого анализа было подтверждено, что данный образец меда был получен в основном из нектара гречихи посевной) содержится индолил-3-ауксузная кислота (ауксин или ИУК), абсцизовая кислота (АБК) и ци-

токинины. Содержание фитогормонов в меде оказалось следующим: ауксины – в среднем 79 ± 6 , АБК – 275 ± 19 и цитокинины – 57 ± 8 нг/г. В нектаре (содержание сахаров 24%), собранном с гречихи, был обнаружен следующий уровень содержания фитогормонов – ИУК – 22 ± 5 , АБК – 42 ± 5 и цитокининов – 17 ± 2 нг/мл. Если учитывать явление концентрирования веществ в процессе формирования меда, то в данном случае коэффициент концентрирования составил примерно 3.3 (с 24 до 80%). Возрастание уровня содержания ИУК и цитокининов в меде в принципе укладывается в логику данного процесса, однако рост концентрации АБК в меде не соответствует общему тренду. Ожидаемым был бы результат – 138 нг/г меда, однако мы получили почти в 2 раза больше. С чем это связано, установить нам пока не удалось.

Интересным для нас также оказалось достаточно высокое содержание в меде ауксина. Известно, что в растении это вещество достаточно быстро метаболизируется (в течение 10–15 мин) при участии ферментов из группы оксидаз [Веселов и др., 2007]. Таким образом, даже просто наличие ауксинов в меде, который анализировался спустя четыре месяца после медосбора и в котором прошел процесс кристаллизации, являлся неожиданным. Вероятно, это связано с наличием в меде веществ, которые обладают консервирующим действием.

В литературе также есть упоминание о биотесте, в котором применение меда улучшало укоренение черенков [Херольд, Лейбольд, 2006]. А это является одним классических физиологических эффектов ауксина, активно применяемым в современном растениеводстве. На основании этих результатов было сделано предположение о наличии ауксинов в меде, хотя стимулирующее действие на укоренение черенков могли оказывать и углеводы меда.

На следующем этапе исследований мы сконцентрировались на анализе содержания ауксинов в различных сортах меда, а также определении содержания ауксинов в пыльцевой обножке и перге. В качестве «контрольного» меда, полученного при переработке пчелами сахарного сиропа, мы использовали «сахарный мед». Этот суррогатный мед получали следующим образом: весной, во время нелетной для пчел погоды, в сильную пчелиную семью помещали сотовые рамки без меда, заполненные 50% сахарным сиропом, а также давали ежедневно через кормушки усиленную дозу сахарного

сиропа порядка 1–3 л (в зависимости от интенсивности его переработки). По мере заполнения сот мед отбирали и откачивали.

Проведение анализа содержания фитогормона ауксина показало следующую картину (табл. 2.2, табл. 2.3).

Таблица 2.2

Содержание ауксинов в меде (образцы 2011 г.)

| № | Продукты пчеловодства | Содержание ИУК, нг/г, $M \pm m$ |
|---|---|---------------------------------|
| 1 | Мед сахарный | 5.6±1 |
| 2 | Мед подсолнечниковый | 40.4±3 |
| 3 | Мед цветочный (иван-чай, василек, липа и др.) | 50.5±5 |
| 4 | Мед липовый | 62.3±7 |
| 5 | Мед гречишный | 78.8± 6 |
| 6 | Мед липово-донниковый | 95.6±10 |

Как видно из данных, представленных в табл. 2.3, наибольшее содержание ауксина наблюдалось в перге, то есть в продукте, прошедшем микробиологическую переработку. Высокое содержание ауксинов наблюдалось также в пыльцевой обножке пыльценосных растений.

Таблица 2.3

Содержание ауксинов в пыльце и перге (образцы 2011 г.)

| № | Продукты пчеловодства | Содержание ИУК, нг/г, $M \pm m$ |
|---|---|---------------------------------|
| 1 | Пыльцевая обножка одуванчика лекарственного | 84±12 |
| 2 | Пыльцевая обножка бодяка полевого | 86.7±7 |
| 3 | Пыльцевая обножка лопуха паутинистого | 136±11 |
| 4 | Пыльцевая обножка цикория обыкновенного | 163±12 |
| 5 | Пыльцевая обножка погремка большого | 307±15 |
| 6 | Перга | 434.2±22 |

Однако видно, что оно различно – наибольшее содержание ауксинов наблюдалось в пыльце погремка и наименьшее – в пыльце бодяка полевого. Среди исследованных медов наибольшее содержание ауксинов наблюдалось в липово-донниковом меде, а наименьшее – в сахарном меде. Последнее позволяет нам предполагать, что выделения пчел не имеют веществ, по химической природе близких к ауксинам.

Таким образом, в обсуждении темы миграции фитогормонов в мед остался не рассмотренным путь из пыльцы в мед. Как показали наши данные (табл. 2.3), в пыльце различных видов растений ауксинов достаточно много, однако уровень содержания ауксинов лишь в 1.5–8 раз выше, чем в меде. Наши попытки сконцентрировать пыльцу, находящуюся в 1 г меда, путем центрифугирования и фильтрования осадка с помощью микропористых фильтров, не привели к сбору какого-либо «весомого» вещества. Это оказалось неслучайным, анализируя литературу, мы пришли к следующим логическим умозрительным заключениям.

В 1 г пыльцы подсолнечника содержится около 15 000 пыльцевых зерен, а у незабудки – 300 000 зерен. Содержание же пыльцы в 1 г меда колеблется от 400 до 7 000 (в среднем 5 000) пыльцевых зерен у разных видов растений [Фархутдинов и др., 2013]. Масса пыльцевой обножки доходит до 10 мг, она содержит до 100 000 пыльцевых зерен.

Таким образом, упрощая расчеты, можно прийти к цифре массы 1 пыльцевого зерна 1 мкг или 5 мг в 1 г меда. Следовательно, даже если брать пыльцу погремка с максимальным содержанием ауксинов – 307 нг/г (табл. 2.3), то доля ауксинов «пыльцевого происхождения» составляет 1.54 пг/г. Проведя дальнейшие несложные арифметические вычисления, нетрудно догадаться, как невелика «процентная» часть гормонов, экстрагируемых в мед. Исходя из данных «арифметики» и полученных нами данных с «сахарным медом», мы сделали предположение, что доминирующим является транспорт фитогормонов вместе с нектаром.

На следующий год очередным этапом наших исследований было изучение гормонального статуса разных видов медов (табл. 2.4).

Прежде чем приступить к обсуждению данных, представленных в табл. 2.4, необходимо отметить следующее: во-первых, имеющиеся в литературе данные не позволяют нам судить – насколько хорошо или плохо то или иное количество фитогормонов в меде для пчел. Полученные ранее данные с искусственными фитогормонами свидетельствуют о влиянии того или иного отдельного гормона.

В естественных условиях речь идет о «гормональном букете», который, безусловно, несет определенную информацию для пчел. Пока мы можем констатировать, что данный продукт имеет натуральное происхождение. Как видно из табл. 2.5, искусственный мед (проба 9), приготовленный из сахарного сиропа с добавлением вин-

ной кислоты и медового ароматизатора, внешне, по вкусу и аромату напоминал мед, однако имел следовые количества фитогормонов. Таким образом, определение фитогормонов, в первую очередь, ауксинов, является методом определения фальсификации меда.

Таблица 2.4

Анализ содержания гормонов в различных видах отечественного меда (образцы 2012 г.)

| № | Мед | По ботаническому происхождению | ИУК, $нг/г$, $M\pm m$ | АБК, $нг/г$, $M\pm m$ | Цитокинины, $нг/г$, $M\pm m$ |
|---|-----------------------------|--------------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------------|
| 1 | «Сахарный» | – | 9 ± 0.9 | 58 ± 4 | 71.7 ± 8 |
| 2 | «Сосновый мед» | падевый | 76 ± 6 | 340 ± 22 | 81.5 ± 8 |
| 3 | «Глазной мед» | клен, ива | 129 ± 14 | 508 ± 48 | 102.4 ± 7 |
| 4 | Гречишный | гречиха | 184 ± 13 | 323 ± 31 | 57.8 ± 6 |
| 5 | Бортевой | липа, дягиль, клен, ива | 61 ± 5 | 554 ± 47 | 63.6 ± 5 |
| 6 | Бортевой фальсифицированный | липа, лопух, полынь, сныть | 51 ± 5 | 330 ± 25 | 67.2 ± 6 |

Во-вторых, содержание гормонов связано с той палитрой цветущих нектароносов, с которых собран нектар, т.е. имеет сугубо местный территориальный гормональный баланс. Вероятно, это сигнальная информация о состоянии растений определенного фитоценоза, о его потенциях и соответственно сигнал о выборе стратегии развития пчелиных семей.

«Сахарный» мед по содержанию ауксинов, как и в прошлом году, был аутсайдером, однако имел в своем составе достаточно много АБК и особенно цитокининов. Последнее свидетельствует о том, что они, вероятно, имеют «пчелиное» происхождение.

Падевый «Сосновый» мед заинтересовал своим происхождением, был привезен пчеловодами из района с доминирующими хвойными лесами, где они обратили внимание на активный лет пчел в сторону сосняков. Гормональный состав – на уровне остальных.

Весенний «Глазной мед» или «Майский мед», имеющий кленовое происхождение, довольно часто рекомендуют как целебный. Среди анализируемых отечественных медов имеет наибольшие значения уровня содержания фитогормонов.

Учитывая хорошо известный пчеловодам иницирующий эффект поступления весеннего нектара для развития пчелиных семей и расплода, а также данные литературы по стимулирующему действию синтетических фитогормонов при недостаточном весеннем медосборе, можно предположить, что это связано в том числе и с высоким уровнем содержания фитогормонов.

Гречишный мед среди изученных отечественных сортов содержал максимальное количество ауксинов.

Бортовой мед по происхождению представлял собой мед сложной композиции, состоящей из нектара липы, дягиля, клена, ивы (Бурзянский район Республики Башкортостан). У него максимальное содержание гормона АБК среди исследованных медов нашей страны.

Фальсифицированный «бортовой» мед, приобретенный на той же территории, имел другое ботаническое происхождение (липа, лопух, полынь, сныть) и отличался по гормональному балансу. При микроскопическом анализе состава меда хорошо видны фрагменты вошины.

Таблица 2.5

Анализ содержания гормонов в различных видах иностранного меда (образцы 2012 г.)

| № | Мед | По ботаническому происхождению | ИУК, $\mu\text{г}/\text{г}$, $M \pm m$ | АБК, $\mu\text{г}/\text{г}$, $M \pm m$ | Цитокинины, $\mu\text{г}/\text{г}$, $M \pm m$ |
|---|--------------------------------------|--------------------------------|---|---|--|
| 1 | Organic pure set honey (Бразилия) | калиандр | 274±19 | 332±26 | 56.9±6 |
| 2 | Miele di Aranciobenedettini (Италия) | яснотка | 438±41 | 571±44 | 48.1±4 |
| 3 | Пчелен мед (Болгария) | акация | 420±41 | 598±56 | 63.9±6 |
| 4 | Greek hill honey (Греция) | платан, помело, лимон | 1070±92 | 572±55 | 74.8±7 |
| 5 | Пчелен мед (Болгария) | падевый | 652±58 | 109±8 | 65.5±6 |
| 6 | Miel des Alpes (Франция) | платан, эспарцет | 442±39 | 249±16 | 67.1±6 |
| 7 | Eucalyptus honey (Южная Африка) | эвкалиптовый | 422±41 | 731±61 | 77.6±7 |
| 8 | Citrus blossom (Южная Африка) | лимон, помело | 552±52 | 614±58 | 78±8 |
| 9 | Искусственный | — | следы | следы | следы |

Среди видов меда иностранного происхождения исследовались только имевшие кристаллизацию. Нам с трудом удалось установить их ботаническое происхождение в силу отсутствия изобразительного справочного материала для палинологического исследования. Обращают на себя внимание достаточно высокие показатели уровня содержания гормонов в южных медах, особенно в пробе 4 – ИУК (Греция) и в пробе 7 – АБК в эвкалиптовом меде из ЮАР (табл. 2.5).

Полученные данные были интересны с нескольких точек зрения. Во-первых, подтверждено наличие веществ фитогормональной природы в меде, нектаре, пыльце и перге. Эти данные расширяют известную палитру компонентов сложного букета меда.

Во-вторых, как упоминалось ранее, синтетические аналоги фитогормонов положительно влияют на продуктивность и развитие пчелиной семьи (Бойценюк, 2006). Таким образом, эндогенная гормональная «приправа» к меду, вероятно, имеет большое значение для жизнедеятельности пчелиных семей.

В-третьих, нам удалось установить, что источником ауксинов и цитокининов в меде в основном является нектар, а уровень содержания АБК в меде формируется из двух частей, одна формируется за счет АБК, поступающей из нектара, а другая, вероятно, выделяется самими пчелами.

Благодаря возможности оценки уровня содержания эндогенных фитогормонов возможно более рентабельное использование гормональных препаратов, используемых для повышения продуктивности пчелиных семей.

2.4. Нектароносно-пыльценосная флора горно-лесной зоны заповедника «Шульган-Таш»

На территории заповедника «Шульган-Таш» произрастает 262 вида дикорастущих древесных, кустарниковых и травянистых нектароносных и пыльценосных растений, относящихся к 127 родам и 37 семействам. Это третья часть всех растений, растущих в заповеднике. По семействам данные виды распределены неравномерно. Наибольшее число нектароносно-пыльценосных видов входит в состав семейств Fabaceae, Asteraceae, Rosaceae (Летопись природы. 2002–2003 фенологический год). На основе анализа посещаемости пчелами травянистых нектароносов полей и лугов установ-

лен 21 вид основных травянистых нектароносов: *Aconogonon alpinum*, *Aegopodium podagraria*, *Angelica archangelica*, *A. sylvestris*, *Bistorta major*, *Bunias orientalis*, *Bupleurum longifolium*, *Centaurea pseudophrygia*, *C. scabiosa*, *Chaerophyllum prescottii*, *Chamerion angustifolium*, *Dracocephalum ruschiana*, *Filipendula ulmaria*, *F. vulgaris*, *Geranium pratense*, *Heracleum sibiricum*, *Nepeta pannonica*, *Origanum vulgare*, *Seseli libanotis*, *Stachys officinalis*, *Trifolium medium* (Шарипов, 2006). Однако этот список нектароносно-пыльценосных растений заповедника, составленный на основе данных мониторинга посещаемости пчел, не отражает полную информацию об источниках нектара и пыльцы. Подлинную картину о нектароносно-пыльценосной флоре региона можно получить лишь после проведения пыльцевого анализа продуктов пчеловодства. Цель настоящей работы – выявление ресурсной роли видов флоры заповедника «Шульган-Таш».

Работа проводилась в период полевого сезона 2003–2010 гг. на территории заповедника «Шульган-Таш». Основным объектом наших исследований стали образцы обножек, отобранные в течение 3 лет (2003–2005 гг.) в борти и 3 пасаках, образец бортовой перги, отобранный в 2005 г., образцы медов, отобранные во время осенних ревизий пчелиных семей в 2006, 2008, 2009 гг. в бортиях и рамочных ульях заповедника «Шульган-Таш» и заказника «Алтын Солок».

При идентификации пыльцевых зерен было использовано 318 контрольных микропрепаратов пыльцы растений заповедника «Шульган-Таш» и их рисунки, атласы пыльцевых зерен [Бурмистров, Никитина, 1990] (Курманов, Ишбирдин, 2013) и электронные базы данных пыльцы (PONET, PalDat, Mediterranean atlas). При подготовке микропрепаратов из отобранных проб продуктов пчеловодства использованы методики А.Н. Бурмистрова [1990], А. Маурицио и Ж. Луво [Maurizio, 1970], согласованная методика [von der Ohe, 2004]. Обработка первичных данных проводилась с использованием вариационно-статистических методов. Для классификации видов по их ресурсному значению использовали однофакторный дисперсионный анализ (пакет STATISTICA).

Результаты и их обсуждение. В результате пыльцевого анализа обножек идентифицирована пыльца 135 видов растений. В бортовой перге выявлена пыльца 37 видов, большая часть из которых (31 вид) уже была встречена нами в составе обножек. В целом, в палиноспектрах обножек и бортовой перги обнаружена пыльца 141 вида

растения, которые относятся к 103 родам и 35 семействам. Наиболее широко представлены семейства Asteraceae, Fabaceae, Apiaceae, Ranunculaceae, Rosaceae.

Такое же высокое видовое разнообразие характерно и для пыльцевых составов бортевых медов. Так, в результате анализа образцов меда из бортей была выявлена пыльца 145 видов. Данные виды принадлежат к 109 родам и 34 семействам. Наиболее широко представлены семейства Asteraceae, Apiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae, Campanulaceae.

В пробах ульевого меда идентифицирована пыльца 126 видов растений, которые относятся к 99 родам и 30 семействам. При этом в образцах ульевого меда наиболее широко представлены семейства Asteraceae, Fabaceae, Apiaceae, Rosaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae.

После обобщения результатов пыльцевого анализа установлено, что в составе исследованных образцов обножек, бортовой перги, ульевого и бортевого меда встречается пыльца 204 видов растений, что составляет 78% от цветущих нектароносно-пыльценосных растений заповедника.

Исследование ресурсной роли растений заповедника проводилось с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Для сравнения нами выбраны 2 факторизованные группы. В первую включены образцы обножек и ульевых медов, собранные в южной части заповедника. Данная пара выборок интересна тем, что при достоверных различиях количественной представленности пыльцы видов, идентифицированных в обножках (потенциальные пыльценосы), и видов, обнаруженных в ульевых медах (потенциальные нектароносы), можно статистически обосновать их ресурсную роль.

Во второй группе мы сравнивали образцы ульевого и бортевого меда, отобранные с пасеки и бортей поляны «Бала-Тукай». Достоверное преобладание пыльцы отдельных видов в бортевом (где основную массу пыльцы представляет перговая пыльца) или в ульевом меде (пыльца нектароносных растений) позволяет классифицировать идентифицированные в образцах меда виды растений, как пыльценосные или нектароносные соответственно (табл. 2.6.).

Согласно табл. 2.6, различия между средними значениями оказались достоверными в обоих случаях лишь для *Tilia cordata* и для *Bunias orientalis* в паре «обножка – ульевой мед». Исходя из большей долевой представленности в отдельных продуктах, установлено, что *Tilia cordata* является нектароносным видом, а *Bunias orientalis* –

пыльценосным. Остальные растения (31 вид) можно отнести к группе пыльценосно-нектароносных видов, так как различие между средними недостоверны. Следует отметить, что в выделенной группе преобладают представители семейств Apiaceae: *Angelica archangelica*, *A. sylvestris*, *Bupleurum longifolium*, *Chaerophyllum prescottii*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Silaum silaus* (7 видов), Asteraceae: *Arctium tomentosum*, *Centaurea pseudophrygia*, *C. scabiosa*, *Cicerbita uralensis*, *Serratula coronata*, *Solidago virgaurea* (6 видов) и Rosaceae: *Geum rivale*, *G. urbanum*, *Filipendula ulmaria*, *F. vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Rosa glabrifolia* (6 видов).

Таблица 2.6

Результаты однофакторного дисперсионного анализа

| Виды растений | Обножка – ульевой мед | | | Ульевой мед – бортевой мед | | |
|---------------------------------|-----------------------|------------|---------|----------------------------|------------|---------|
| | F | P-значение | F крит. | F | P-значение | F крит. |
| <i>Barbarea vulgaris</i> | 1.87 | 0.22037 | 5.99 | – | – | – |
| <i>Bupleurum longifolium</i> | 1.76 | 0.25586 | 7.71 | – | – | – |
| <i>Digitalis grandiflora</i> | 0.42 | 0.53942 | 5.59 | – | – | – |
| <i>Geum rivale</i> | 0.01 | 0.94639 | 5.12 | – | – | – |
| <i>Geum urbanum</i> | 0.14 | 0.71706 | 5.12 | – | – | – |
| <i>Tilia cordata</i> | 170.03 | 2.2E-12 | 4.26 | 17.07 | 0.00057 | 4.38 |
| <i>Bunias orientalis</i> | 25.25 | 0.00015 | 4.54 | 1.74 | 0.22838 | 5.59 |
| <i>Amoria montana</i> | 0.38 | 0.54688 | 4.6 | 4.84 | 0.05244 | 4.96 |
| <i>Angelica archangelica</i> | 0.32 | 0.57530 | 4.26 | 0.41 | 0.52913 | 4.41 |
| <i>Centaurea pseudophrygia</i> | 0.83 | 0.38039 | 4.75 | 4.79 | 0.05338 | 4.96 |
| <i>Chamerion angustifolium</i> | 1.05 | 0.33599 | 5.32 | 0.02 | 0.88311 | 5.12 |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | 0.01 | 0.92956 | 4.30 | 1.37 | 0.25873 | 4.45 |
| <i>Filipendula vulgaris</i> | 0.95 | 0.35018 | 4.75 | 0.08 | 0.78562 | 5.99 |
| <i>Heracleum sibiricum</i> | 0.07 | 0.78810 | 4.32 | 1.98 | 0.18026 | 4.54 |
| <i>Origanum vulgare</i> | 0.92 | 0.34953 | 4.41 | 4.31 | 0.05992 | 4.75 |
| <i>Seseli libanotis</i> | 0.04 | 0.83690 | 4.45 | 0.03 | 0.86346 | 4.45 |
| <i>Veronica teucrium</i> | 0.21 | 0.65259 | 4.67 | 2.07 | 0.18119 | 4.96 |
| <i>Vicia cracca</i> | 3.88 | 0.07729 | 4.96 | 0.82 | 0.38931 | 5.12 |
| <i>Chaerophyllum prescottii</i> | 0.84 | 0.38180 | 4.96 | 0.94 | 0.34699 | 4.54 |
| <i>Nepeta pannonica</i> | 3.06 | 0.12347 | 5.59 | 0.73 | 0.40473 | 4.49 |
| <i>Rosa glabrifolia</i> | 3.71 | 0.08026 | 4.84 | 0.02 | 0.89370 | 4.96 |
| <i>Sanguisorba officinalis</i> | 0.19 | 0.68354 | 6.61 | 0.96 | 0.34259 | 4.54 |
| <i>Silaum silaus</i> | 5.81 | 0.06087 | 6.61 | 0.06 | 0.80660 | 5.12 |
| <i>Centaurea scabiosa</i> | 0.01 | 0.90621 | 4.96 | 0.29 | 0.60422 | 5.12 |
| <i>Angelica sylvestris</i> | – | – | – | 0.56 | 0.48261 | 5.99 |
| <i>Arctium tomentosum</i> | – | – | – | 3.95 | 0.07029 | 4.75 |
| <i>Bistorta major</i> | – | – | – | 0.68 | 0.43209 | 5.12 |
| <i>Chelidonium majus</i> | – | – | – | 2.96 | 0.10453 | 4.49 |
| <i>Cicerbita uralensis</i> | – | – | – | 0.15 | 0.71081 | 5.59 |
| <i>Knautia tatarica</i> | – | – | – | 0.10 | 0.76136 | 5.59 |
| <i>Serratula coronata</i> | – | – | – | 1.69 | 0.26328 | 7.71 |
| <i>Solidago virgaurea</i> | – | – | – | 1.36 | 0.28200 | 5.59 |
| <i>Trifolium pratense</i> | – | – | – | 0.04 | 0.84214 | 5.99 |

Таким образом, благодаря однофакторному дисперсионному анализу, нам удалось установить ресурсную роль 33 видов растений. Данные оставшихся 171 вида растения не вовлечены в анализ, в связи с недостаточным содержанием пыльцы в их образцах. Ресурсное значение данных видов выявлялось по доминированию пыльцы этих видов в изученных продуктах пчеловодства. В итоге данные виды были распределены по четырем группам: нектароносные, пыльценосно-нектароносные, пыльценосные, случайные.

Большая часть идентифицированных в пробах видов была отнесена к нектароносам – 114 видов. Пчелы посещают цветки данных видов ради нектара, о чем свидетельствует наличие пыльцы этих растений в пробах меда. В обножках пыльца данных видов практически отсутствует. Промежуточная группа пыльценосно-нектароносных видов включала 45 видов растений. К пыльценосным видам, пыльца которых доминирует в обножках, присутствует в перге и бортевом меде, и практически отсутствует в пробах ульевого меда, отнесено 34 вида растения. В четвертую группу были включены 11 ветроопыляемых видов растений, пыльца которых была обнаружена в очень малых количествах только в пробах меда.

Полученные списки растений были перепроверены с учетом литературных данных об их пыльцевой и нектаропродуктивности [Кривцов и др., 2007; Ишемгулов, Бурмистров, 2008]. Так, к примеру, *Filipendula ulmaria*, *F. vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Rosa glabrifolia*, выделенные в группу пыльценосно-нектароносных видов, а также *Fragaria viridis* и *Potentilla argentea*, вошедшие первоначально в группу нектароносов, характеризуются очень высокой пыльцевой продуктивностью и низкой нектаропродуктивностью, поэтому они были перенесены в группу пыльценосных растений. Также в состав пыльценосов на основании данных о высокой пыльцевой продуктивности включена группа случайных видов. Кроме того, из нектароносов в пыльценосно-нектароносные виды перенесено большинство видов из семейств Fabaceae, Asteraceae, Apiaceae, Scrophulariaceae.

В итоге, согласно ресурсной роли, виды распределились следующим образом: нектароносные – 56, пыльценосно-нектароносные – 90, пыльценосные – 58 видов.

В группе нектароносных растений преобладают виды семейства Lamiaceae и Campanulaceae. Всего в данную группу включены виды из 21 семейства (табл. 2.7). Несмотря на высокое разнообразие нектароносов, основным источником нектара для бурзянской бортовой темной лесной пчелы является *Tilia cordata*.

Список нектароносных растений заповедника «Шульган-Таш»

| Семейства | Число видов | Виды растений |
|------------------|-------------|---|
| Lamiaceae | 10 | <i>Acinos arvensis</i> , <i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Lamium album</i> , <i>Phlomoïdes tuberosa</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Stachys officinalis</i> , <i>S. sylvatica</i> , <i>Thymus marschallianus</i> , <i>T. talijevii</i> |
| Campanulaceae | 7 | <i>Adenophora lilifolia</i> , <i>Campanula glomerata</i> , <i>C. patula</i> , <i>C. persicifolia</i> , <i>C. rapunculoides</i> , <i>C. sibirica</i> , <i>C. trachelium</i> |
| Boraginaceae | 5 | <i>Cynoglossum officinale</i> , <i>Echium vulgare</i> , <i>Myosotis popovii</i> , <i>Onosma simplicissima</i> , <i>Pulmonaria mollis</i> |
| Caryophyllaceae | 5 | <i>Coronaria flos-cuculi</i> , <i>Dianthus versicolor</i> , <i>Oberna behen</i> , <i>Stellaria graminea</i> , <i>S. media</i> |
| Fabaceae | 4 | <i>Melilotus album</i> , <i>Medicago lupulina</i> , <i>Oxytropis pilosa</i> , <i>Securigera varia</i> |
| Asteraceae | 3 | <i>Cichorium inthybus</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> , <i>C. setosum</i> |
| Crassulaceae | 3 | <i>Hylotelephium triphyllum</i> , <i>Sedum acre</i> , <i>S. hybridum</i> |
| Rubiaceae | 3 | <i>Galium aparine</i> , <i>G. boreale</i> , <i>G. verum</i> |
| Brassicaceae | 2 | <i>Cardamine impatiens</i> , <i>Rorippa sylvestris</i> |
| Valerianaceae | 2 | <i>Valeriana officinalis</i> , <i>V. wolgensis</i> |
| Violaceae | 2 | <i>Viola collina</i> , <i>V. tricolor</i> |
| Alliaceae | 1 | <i>Allium rubens</i> |
| Balsaminaceae | 1 | <i>Impatiens noli-tangere</i> |
| Convolvulaceae | 1 | <i>Convolvulus arvensis</i> |
| Euphorbiaceae | 1 | <i>Euphorbia semivillosa</i> |
| Liliaceae | 1 | <i>Lilium martagon</i> |
| Polemoniaceae | 1 | <i>Polemonium caeruleum</i> |
| Primulaceae | 1 | <i>Lysimachia vulgaris</i> |
| Rosaceae | 1 | <i>Rubus idaeus</i> |
| Scrophulariaceae | 1 | <i>Rhinantus serotimus</i> |
| Tiliaceae | 1 | <i>Tilia cordata</i> |

В группу пыльценосно-нектароносных растений вошли виды, выделяющие обильный нектар и имеющие высокую продукцию пыльцы (табл. 2.8). В группе преобладают виды из семейств Asteraceae, Apiaceae и Fabaceae.

Согласно результатам пыльцевого анализа продуктов пчеловодства, среди 90 выделенных видов наиболее важными дополнительными источниками нектара и пыльцы для пчел заповедника являются *Angelica archangelica*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Amoria montana*, *A. repens*, *Vicia cracca*, *Bistorta major*, *Centaurea sibirica*,

Список пыльценосно-нектароносных растений заповедника
 «Шульган-Таш»

| Семейства | Число видов | Виды растений |
|------------------|-------------|--|
| Asteraceae | | <i>Achillea</i> , <i>Aster hemis tinctorium</i> , <i>Aster alpinus</i> , <i>Thlaspi thastata</i> , <i>Centaurea pseudophrygia</i> , <i>C. sibirica</i> , <i>Cicerbita uralensis</i> , <i>Echinops ritro</i> , <i>Galatella biflora</i> , <i>H. onegense</i> , <i>H. umbellatum</i> , <i>Inula</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>L. hieracioides</i> , <i>Pyrethrum</i> , <i>Serratula coronata</i> , <i>Solidago</i> , <i>Tragopogon orientalis</i> |
| Fabaceae | 14 | <i>Amoria montana</i> , <i>A. repens</i> , <i>Astragalus cicer</i> , <i>A. danicus</i> , <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>L. pisiformis</i> , <i>L. vernus</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>V. sepium</i> , <i>V. sylvatica</i> , <i>V. pisiformis</i> |
| Apiaceae | 14 | <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Angelica archangelica</i> , <i>A. sylvestris</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Bupleurum longifolium</i> , <i>Carum carvi</i> , <i>Chaerophyllum prescottii</i> , <i>Conioselinum tatarica</i> , <i>Eryngium planum</i> , <i>Heracleum sibiricum</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Silaum silaus</i> |
| Lamiaceae | 6 | <i>Dracocephalum thymiflorum</i> , <i>D. ruischiana</i> , <i>Nepeta cataria</i> , <i>N. pannonica</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Salvia stepposa</i> |
| Scrophulariaceae | 6 | <i>Digitalis grandiflora</i> , <i>Linaria vulgaris</i> , <i>Scrophularia nodosa</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>V. longifolia</i> , <i>V. teucrium</i> |
| Brassicaceae | 4 | <i>Barbarea vulgaris</i> , <i>Berteroa incana</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Turritis glabra</i> |
| Geraniaceae | 3 | <i>Geranium pratense</i> , <i>G. sanguineum</i> , <i>G. sylvaticum</i> |
| Rosaceae | 3 | <i>Geum rivale</i> , <i>G. urbanum</i> , <i>Padus avium</i> |
| Caryophyllaceae | 2 | <i>Stellaria bungeana</i> , <i>S. holostea</i> |
| Dipsacaceae | 2 | <i>Knautia tatarica</i> , <i>K. arvensis</i> |
| Salicaceae | 2 | <i>Salix spp.</i> |
| Aceraceae | 1 | <i>Acer platanoides</i> |
| Campanulaceae | 1 | <i>Campanula latifolia</i> |
| Onagraceae | 1 | <i>Chamerion angustifolium</i> |
| Polygalaceae | 1 | <i>Polygala comosa</i> |
| Polygonaceae | 1 | <i>Bistorta major</i> |
| Ranunculaceae | 1 | <i>Delphinium elatum</i> |

C. pseudophrygia, *Serratula coronata*, *Chamerion angustifolium*, *Orygantum vulgare*, *Padus avium*, *Salix spp.*

В группу пыльценосных растений вошли виды из 20 семейств. Среди них преобладают весенние и раннелетние анемо- и энтомо-

фильные виды (табл. 2.9). К главным пыльценосам заповедника «Шульган-Таш» можно отнести *Bunias orientalis*, *Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium medium*, *Taraxacum officinale*, *Campanula cervicaria*, *Veronica spuria*.

В исследованных продуктах пчеловодства выявлена пыльца 204 видов растений, в т.ч. в составе обножек: пыльца – 135, бортовой перги – 37, бортового меда – 145, ульевого меда – 126 видов. Согласно ресурсной роли идентифицированные виды распределены по трем группам: нектароносные – 56, пыльценосно-нектароносные – 90, пыльценосные – 58 видов.

Таблица 2.9

Список пыльценосных растений заповедника «Шульган-Таш»

| Семейства | Число видов | Виды растений |
|------------------|-------------|---|
| Ranunculaceae | 12 | <i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Adonis sibirica</i> , <i>A. vernalis</i> , <i>Anemonoides altaica</i> , <i>A. ranunculoides</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Ranunculus acris</i> , <i>R. polyanthemus</i> , <i>Thalictrum flavum</i> , <i>T. foetidum</i> , <i>T. minus</i> , <i>T. simplex</i> |
| Rosaceae | 8 | <i>Agrimonia asiatica</i> , <i>A. pilosa</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>F. vulgaris</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Potentilla argentea</i> , <i>Rosa glabrifolia</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> |
| Poaceae | 8 | <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Agropyron pectinatum</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Poa sylvatica</i> |
| Asteraceae | 3 | <i>Artemisia frigida</i> , <i>A. rupestris</i> , <i>Taraxacum officinale</i> |
| Caryophyllaceae | 3 | <i>Silene nutans</i> , <i>S. repens</i> , <i>Viscaria vulgaris</i> |
| Hypericaceae | 3 | <i>Hypericum elegans</i> , <i>H. hirsutum</i> , <i>H. maculatum</i> |
| Scrophulariaceae | 3 | <i>Verbascum nigrum</i> , <i>Veronica spicata</i> , <i>V. spuria</i> |
| Betulaceae | 2 | <i>Alnus incana</i> , <i>Betula pendula</i> |
| Cannabaceae | 2 | <i>Humulus lupulus</i> , <i>Cannabis ruderalis</i> |
| Fabaceae | 2 | <i>Lathyrus litvinovii</i> , <i>Trifolium medium</i> |
| Pinaceae | 2 | <i>Larix sibirica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> |
| Plantaginaceae | 2 | <i>Plantago lanceolata</i> , <i>P. media</i> |
| Alliaceae | 1 | <i>Gagea minima</i> |
| Brassicaceae | 1 | <i>Bunias orientalis</i> |
| Campanulaceae | 1 | <i>Campanula cervicaria</i> |
| Chenopodiaceae | 1 | <i>Chenopodium album</i> |
| Fagaceae | 1 | <i>Quercus robur</i> |
| Papaveraceae | 1 | <i>Chelidonium majus</i> |
| Fumariceae | 1 | <i>Coridalis solida</i> |
| Polygonaceae | 1 | <i>Aconogonon alaskanum</i> |

2.5. Особенности пыльцевого состава липовых медов горно-лесной и лесостепной зон республики

Учитывая, что вопрос о региональных различиях медов является актуальным, нами проведена работа по выявлению сходств и различий в пыльцевых спектрах липовых медов из 16 районов Республики Башкортостан. Мелиссопалинологический анализ на сегодняшний день считается самым достоверным методом определения географического происхождения медов [Von der Ohe, 2004], так как пыльцевой состав меда отражает тип растительности региона, где мед был собран.

Отбор проб липового меда проводился в период с 2006 по 2010 гг. Всего отобрано 40 образцов: 25 проб в горно-лесной (Бурзянский, Архангельский, Зилаирский, Ишимбайский районы) и 15 образцов в лесостепной зоне (Аскинский, Татышлинский, Калтасинский, Бирский, Мишкинский, Караидельский, Нуримановский, Иглинский, Кармаскалинский, Туймазинский, Белебеевский, Бижбулякский районы). Приготовление микропрепаратов из образцов меда проводилось по методике А. Маурицио и Ж. Луво [Maurizio, 1970]. В каждом микропрепарате подсчитано не менее 500 пыльцевых зерен. При идентификации пыльцы использовались контрольные микропрепараты пыльцы и их рисунки, атласы [Erdtman, 1943; Кремп, 1967]; (Бурмистров, 1990; Halbritter, 2009) и электронные базы данных пыльцы (PONET, PalDat, Mediterranean atlas).

Результаты и их обсуждение. В результате пыльцевого анализа образцов липового меда из горно-лесной зоны удалось выявить пыльцу 127 видов, в пробах из лесостепной зоны – 72 видов растений. В целом, в липовых медах из Республики Башкортостан идентифицирована пыльца 154 видов, которые относятся к 101 роду и 30 семействам. Число выявленных видов в пробах варьирует от 7 до 30.

Содержание доминантной пыльцы липы сердцелистной в изученных медах варьирует в пределах от 34 до 83%. К сопутствующим видам (important isolated pollen – 3–16%, по Vergeron, 1964) отнесена пыльца 4 видов растений (табл. 2.10).

Различия в пыльцевых спектрах липовых медов из двух зон по представленности пыльцы растений ведущих семейств (среднее содержание > 3%) приведены в табл. 2.11.

Таблица 2.10

**Пыльцевой состав основных видов растений в башкирских
липовых медах**

| Горно-лесная зона | Диапазон, % | Среднее, % | Лесостепная зона | Диапазон, % | Среднее, % |
|------------------------------|-------------|------------|------------------------------|-------------|------------|
| <i>Tilia cordata</i> | 41-83 | 61 | <i>Tilia cordata</i> | 34-72 | 52 |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | 0-15 | 6 | <i>Melilotus spp.</i> | 0-34 | 10 |
| <i>Angelica archangelica</i> | 0-17 | 4 | <i>Amoria repens</i> | 0-19 | 5 |
| | | | <i>Angelica archangelica</i> | 0-16 | 3 |
| | | | <i>Filipendula ulmaria</i> | 0-10 | 3 |

Таблица 2.11

**Содержание пыльцы ведущих семейств растений в башкирских
липовых медах**

| Семейства | Горно-лесная зона | | Лесостепная зона | |
|------------------|-------------------|------------|------------------|------------|
| | ранг | среднее, % | ранг | среднее, % |
| Tiliaceae | 1 | 61±2 | 1 | 52±3 |
| Ariaceae | 2 | 10±1 | 3 | 5±1 |
| Rosaceae | 3 | 7±1 | 6 | 3±1 |
| Asteraceae | 4 | 3±1 | 7 | 3±1 |
| Fabaceae | 5 | 3±1 | 2 | 20±3 |
| Lamiaceae | 6 | 3±1 | 10 | 1±0.4 |
| Scrophulariaceae | 7 | 2±1 | 4 | 5±1 |
| Brassicaceae | 9 | 1±0.2 | 5 | 4±1 |
| Всего семейств: | | 29 | | 23 |

Необходимо также отметить, что дополнительной кормовой базой для пчел южного Предуралья выступают посевы сельскохозяйственных культур: *Melilotus spp.*, *Fagopyrum esculentum*, *Onobrychis sibirica*, *Helianthus annuus* (табл. 2.12).

Таким образом, географически башкирские липовые меда можно подразделить на 2 типа: из горно-лесной и лесостепной зоны республики. Характерными различиями данных типов являются высо-

кое долевое участие пыльцы бобовых в липовых медах из лесостепной зоны и полное отсутствие пыльцы культурных растений в липовых медах из горно-лесной зоны.

Таблица 2.12

**Содержание пыльцы видов различных типов растительности
в башкирских липовых медах**

| Группа | Среднее, % | |
|-------------------------------|-------------------|------------------|
| | горно-лесная зона | лесостепная зона |
| Лесные и опушечные виды | 78±2 | 64±2 |
| Луговые виды | 31±2 | 28±3 |
| Синантропные виды | 5±1 | 11±2 |
| Сельскохозяйственные культуры | 0 | 13±3 |

2.6. Особенности бурзянского бортевого меда

Бурзянский бортевой мед создается медоносными пчелами без вмешательства человека, без применения подкормок, вошины и лекарственных препаратов. При его отборе и хранении, как правило, не используются металлические инструменты и посуда. В наше время, когда ценится все необычное и эксклюзивное, он стал дорогим продуктом. В отличие от меда центробежного из рамочных ульев, бортевой мед собирается в течение всего сезона, поэтому он богаче по составу. Его своеобразные аромат, цвет и лечебные свойства объясняются значительной примесью пыльцы, воска и прополиса. Неповторимые пропорции меда и перги определяют особый вкус и уникальность этого продукта.

К сожалению, под видом бортевого меда все чаще продают его фальсификаты. Покупатели обычно не замечают, что приобретают давленный сотовый мед из рамочных ульев, в который для пущей убедительности могут добавить деревянные гвоздики, якобы, от приманочных сот из бортей. На рынке много меда купажированного – смесей разных медов, нередко с добавлением медоподобных продуктов из южных регионов России и Китая [Хайбуллина, 2013].

Бортевой мед из государственного заповедника «Шульган-Таш» и с сопредельной с ним территории регионального природного за-

казника «Алтын Солок» и национального парка «Башкирия» производится в соответствии со стандартом организации СТО 00669424-002-2010 «Мед бортовой бурзянский», разработанным НИИ пчеловодства Россельхозакадемии. Он защищен свидетельством Роспатента на право пользования наименованием места происхождения товара №122/1 от 27.10.2011 г., в 2012 г. стал лауреатом выставки «100 лучших товаров России».

Это целебный, вкусный и ароматный эксклюзивный продукт, овеянный легендами. Здесь нет места фальсификации, потому что качественный бортовой мед – лицо перечисленных природоохранных учреждений, в 2012 г. вошедших в состав комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО «Башкирский Урал». Высокие цены на бортовой мед способствуют формированию благоприятной социальной среды и стимулируют восстановление бортничества, обеспечивая сохранение генофонда аборигенных пчел. А это уже важнейшие государственные задачи, для решения которых и были организованы упомянутые особо охраняемые природные территории.

Стандартные органолептические и физико-химические показатели бурзянского бортового меда следующие. Внешне – это не закристаллизованный или закристаллизованный сладкий продукт с кисловатым привкусом в смеси с воском и пергой без признаков брожения. Запах – приятный от слабого до сильного. Цвет – от светло-желтого до зеленовато-коричневого. Массовая доля воска – не более 5%. Массовая доля воды – не более 16%. Массовая доля (к абсолютно сухому веществу): редуцирующих сахаров – не более 90.6%, сахарозы – не более 1%. Диастазное число свежесобранного меда без видимого наличия перги – не менее 20 ед. Готе, по мере хранения и при большой доле перги оно снижается. Содержание гидроксиметилфурфурола – не более 25 мг в 1 кг, качественная реакция на него – отрицательная. Общая кислотность – не более 4 см³. Надежная лабораторная идентификация бортового меда пока возможна только по результатам его пыльцевого анализа.

Установлено, что настоящий бурзянский бортовой мед содержит пыльцу более 100 видов местных растений, а центробежный мед из рамочных ульев этой же местности – как правило, менее 50. Такая идентификация дорога, требует значительного времени и сложна технически.

2.7. Характеристика меда бурзянской бортовой темной лесной пчелы и его качества

В настоящее время, как показал проведенный анализ статистических данных, бортовой мед в Республике Башкортостан производится в основном в пределах Бурзянского административного района, и в меньшей степени на прилегающих территориях Белорецкого, Ишимбайского и Мелеузовского районов.

Сравнение мёдов из разных районов Башкортостана приведено в табл. 2.13. Показано, что бортовой мед имеет своеобразный приятный аромат с ощущением восковых примесей и сладкий вкус с привкусом пыльцы и воска. Для него характерна особая мелкозернистая кристаллизация наподобие сливочного масла. Мед степной зоны Зауралья имеет крупнозернистые кристаллы, сладкий и горьковатый привкус, а мед из горно-лесной зоны – мелкозернистые кристаллы, приятный сладкий вкус.

Таблица 2.13

Результаты сравнительного испытания мёдов разных регионов Башкортостана

| Показатель | Значение показателей мёда по регионам | | |
|---|---------------------------------------|------------------|--------------|
| | мед горно-лесной зоны | мед степной зоны | бортовой мед |
| Массовая доля воды (21.0)* | 17.6 | 15.4 | 15.7 |
| Массовая доля редуцирующих сахаров (82%) | 84.6 | 74.6 | 90.6 |
| Массовая доля сахарозы (6%) | 5.9 | 7.0 | 0.7 |
| Диастазное число в ед. Готе (7.0) | 21.2 | 6.1 | 30.1 |
| Оксиметилфурфурол, мг/кг (25) | 15.3 | 22.3 | 14.0 |
| Общая кислотность, см ³ (мл) NaOH 1 моль/дм ³ в 100 г мёда (≤ 4.0) | 0.5 | 1.6 | 2.4 |

* в скобках приведены значения по ГОСТу 19792-01 горно-лесной зоны – 21.2 (по ГОСТу – 7 единиц Готе).

Массовая доля редуцирующих сахаров в наших исследованиях для бортового мёда составила 90.6%, для мёда со степной зоны –

74.6%, для горно-лесной – 84.6% (по ГОСТУ – 82%), массовая доля сахарозы – соответственно 0.7, 7.0 и 5.9% (по ГОСТУ – 6%). Показатель фермента диастазы (диастазное число) для бортевого меда составил 30.1 единиц Готе, для меда из степной зоны – 6.1.

Содержание оксиметилфурфура по ГОСТу не должно превышать 25 мг в 1 кг меда. В бортевом меде оксиметилфурфуrol составил 14.0 мг на 1 кг меда, в меде со степной зоны – 22.3 мг, горно-лесной – 15.3 мг. Общая кислотность для бортевого меда составила 2.4 мл, для степного – 1.6 мл, для горно-лесного – 0.5 мл (по ГОСТу не должна превышать 4.0 мл). В меде горно-лесной зоны массовая доля воды составила 17.6%, степной – 15.4%, бортевой – 15.7% (по ГОСТу не более 21%).

Результаты сравнительного исследования медов на тяжелые металлы приведены в табл. 2.14.

Таблица 2.14

Результаты сравнительного исследования медов на тяжелые металлы

| Наименование определяемого показателя | Значение показателей | | | |
|---------------------------------------|--|-----------------------|------------------|--------------|
| | допустимые уровни, мг/кг, не более по СанПиН 2.3.2.1078-01 | мед горно-лесной зоны | мед степной зоны | бортевой мед |
| Медь (Cu) | 1.0 | 0.035 | 0.37 | 0.057 |
| Свинец (Pb) | 1.0 | 0.43 | 0.63 | 0.17 |
| Кадмий (Cd) | 0.05 | 0.08 | 0.19 | 0.04 |
| Цинк (Zn) | 3.0 | 1.10 | 7.73 | 1.37 |

Допустимый уровень меди и свинца в меде по СанПиН 2.3.2.1078-01 не должен превышать 1.0 мг/кг. Среднее значение показателей у всех медов по данным тяжелым металлам не превышает ПДК. По кадмию превышение допустимого уровня (0.05 мг/кг) зафиксировано у образцов центробежного меда из горно-лесной зоны (0.08 мг/кг) и меда из степной зоны (0.19 мг/кг). Превышение цинка допустимого уровня (3.0 мг/кг) отмечено у меда со степной зоны (7.73 мг/кг), а у меда центробежного из горно-лесной зоны (1.10 мг/кг) и бортевого меда (1.37 мг/кг) не превышает ПДК.

Исходя из вышеприведенных исследований, с полной уверенностью можно утверждать, что бортевой мед является исключительно экологически чистой продукцией. А центробежный мед из горно-лесной зоны – условно экологически чистой. Мед из степной зоны к

такovým относить нельзя, так как налицо превышение допустимого уровня содержания тяжелых металлов по СанПиН 2.3.2.1078-01.

Таким образом, бортовой мед отличается особой зрелостью, обилием пыльцы и микроэлементов, отсутствием вредных примесей. Определяющим фактором качества бортового меда является и флорспециализация, т.е. он собирается с ограниченного количества нектароносов, а именно с липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), дягиля лекарственного (*Angelica archangelica*), дудника лесного (*Angelica sylvestris* L.), реброплодника уральского (*Pleurospermum uralense* Hoffm.) и др.

Динамика численности пчелиных семей в бортях во многом зависит от нектаропродуктивности липы мелколистной. Благодаря своему морфологическому, биохимическому и генетическому своеобразию бурзянская бортовая пчела адаптирована обеспечивать короткий и сильный медосбор с липы мелколистной. Уникальность свойств бурзянского меда определяется особенностями условий обитания, растительности и генофонда бурзянской бортовой пчелы.

Глава 3

РАЗВЕДЕНИЕ ТЕМНОЙ ЛЕСНОЙ ПЧЕЛЫ В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

С момента завершения периода Плейстоценового оледенения темная лесная пчела стала распространяться по всей Северной и Западной Европе. Экспансия подвида шла на восток через Северную Европу, но Уральские горы стали географическим барьером, и подвид не смог перевалить через горные хребты и распространиться в Западную Азию. Темная лесная пчела адаптировалась к экологическим условиям Урала и эволюционировала совместно с липой сердцевидной. В результате сформировалась уникальная популяция темной лесной пчелы, которую можно обозначить как уральский экотип подвида.

В Республике Башкортостан на данный момент встречаются три вида разведения пчел, или пчеловодства: бортевое, колодное и пасечное. Во всем мире сейчас пчеловодство существует в виде пасечного в ульях. Старинные виды пчеловодства – бортевое и колодное – на сегодняшний день практически нигде в мире не встречаются. Данные уникальные старинные виды пчеловодства сохранились только в заповеднике «Шульган-Таш», ими занимаются потомственные пчеловоды-башкиры. Культура и традиции башкир Бурзянского района Республики Башкортостан тесно переплетены с бортевым пчеловодством и дикими темными лесными пчелами. Поэтому сохранение бортевой темной лесной пчелы Бурзянского района неразрывно связано с сохранением национальных культурных традиций местных башкир.

В этой главе представлены работы по изучению биологии, экологии, динамики численности и особенностей разведения темной лесной пчелы в Республике Башкортостан, опубликованные М.Г. Гиниятуллиним, М.Н. Косаревым, В.Н. Саттаровым, В.Р. Туктаровым и А.Я. Шариповым.

3.1. Особенности бурзянской бортовой темной лесной пчелы

Бурзянская бортовая пчела – одна из многих популяций подвида *Apis mellifera mellifera* (темная лесная пчела) биологического вида медоносная пчела (*Apis mellifera*). Пчелы этой популяции, часто просто именуемой «бурзянкой», отличаются темно-серой окраской тела и отсутствием желтизны на брюшных кольцах – тергитах. Обладают самыми крупными размерами тела и самым коротким хоботком, по сравнению с особями любых других подвидов. Печатка меда – белая (сухая).

Главными достоинствами являются исключительная зимостойкость и высокая работоспособность на бурном медосборе монофлорного типа, когда необходимо запастись корма за 2–3 недели цветения липы мелколистной. Иного сильного нектароноса в горнолесной зоне Республики Башкортостан нет, в то же время здесь сосредоточена половина российских и треть мировых запасов этой древесной породы. Пчелы в бортях в силу наследственных особенностей и выгодного размещения дупел отличаются повышенной летной активностью, с раннего утра до позднего вечера интенсивно работают. Вылетают на небольшой медосбор в условиях тумана и мелкого дождя, дружно возвращаются перед сильным дождем, но вообще не летают при очень высоких температурах [Чиглинец, 1962].

Сравнительно агрессивны, при этом плохо защищают гнездо от пчел-воровок. Долго перестраиваются на новый источник медосбора, но отличаются выдающейся продуктивностью при работе на одном сильном нектароносе.

Суровые условия зимовки на северо-восточной оконечности ареала сформировали бурзянскую бортовую пчелу чрезвычайно выносливой и зимостойкой, а необходимость эффективного использования короткого главного медосбора с липы – исключительно работоспособной. С учетом перечисленных хозяйственно-полезных свойств популяции, сохраненной усилиями бурзянских бортевиков и специалистов государственного заповедника «Шульган-Таш», Государственной комиссией Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений в 2011 г., зарегистрировано селекционное достижение 54609/8953427 «Породный тип «Бурзянская бортовая пчела».

Бортовой мед отличается от меда из рамочных ульев. Он необычного цвета, насыщен воском и пергой – пыльцой, собранной пчелами с цветов, обработанной выделениями пчелиных желез и предназначенной для кормления расплода. Особая ценность бортового меда заключается в его зрелости, наличии большого количества микроэлементов, пыльцы и нектара, собранных с более сотни видов растений за весь сезон, и отсутствии вредных примесей.

Бортового меда в мире мало. Промысел, при котором его получают, в чистом виде сохранился лишь в горно-лесной части Республики Башкортостан в Бурзянском районе на территориях государственного заповедника «Шульган-Таш», регионального природного заказника «Алтын Солок» и национального парка «Башкирия». В ряде других мест есть энтузиасты его возрождения. Чуть более сотни людей владеют этим редким ремеслом.

В этой же части Южного Урала на специально созданных особо охраняемых природных территориях сберегается генофонд популяции бурзянской бортовой пчелы; многие пчеловоды уже осознали его ценность и опасность гибридизации. Спрос на пчелиные пакеты и семьи «бурзянки» растет, бортовое пчеловодство при этом является эффективным инструментом рекламы исключительной зимостойкости и продуктивности аборигенной пчелы. Сбереечь бурзянскую бортовую пчелу и уникальный промысел можно лишь силами сильных и умелых людей при сохранении первозданности природы, что не реально без государственного содействия.

3.2. Племенная работа в пчеловодстве республики

Племенной работой в пчеловодстве называют улучшение существующих подвидов пчел, создание новых линий путем отбора, подбора и создания благоприятных условий кормления и содержания, способствующих проявлению ценных признаков пчелиной семьи. Цель племенной работы – повышение жизнеспособности и продуктивности пчелиных семей.

Племенная работа включает и районирование подвидов с учетом биологических особенностей пчел и природно-медосборных условий областей, краев и республик. При этом должно быть уделено особое внимание сохранению ценных естественных подвидов пчел и их местных популяций в заповедниках и пчеловодных зонах.

Применение проверенного племенного материала является самым эффективным способом повышения продуктивности семей пчел. Использование сильных племенных зимостойких и менее ройливых семей пчел способствует повышению производительности труда. При этом внедрение в производство результатов селекции не требует больших затрат.

Прежде всего, необходимо учесть, что медоносная пчела имеет ряд биологических особенностей, затрудняющих племенную работу. Пчелиная семья состоит из матки, рабочих пчел и трутней (полиморфизм). Матка и трутни участвуют только в воспроизводстве потомства, рабочие пчелы не участвуют в этом процессе, а выполняют все работы в семье, и через них проявляются все признаки пчелиной семьи. Следовательно, объектом селекции является не отдельная особь, а пчелиная семья.

Спаривание матки с трутнями только в воздухе затрудняет контроль над ним и подбор производителей. Матка спаривается с несколькими трутнями (полиандрия). При этом трутни могут происходить от разных семей и даже разных подвидов, линий и опытных групп. Вследствие этого полученные от матки рабочие пчелы происходят от разных отцов и в определенные периоды сезона они будут генетически разнородными. Все это может привести к ошибке при оценке пчелиной семьи по комплексу признаков. Поэтому трутни на племенной пасеке должны быть получены от семей только определенного происхождения, с нужными биологическими и, безусловно, высокими хозяйственно полезными признаками.

Трутни развиваются из неоплодотворенных яиц, и поэтому они не являются полными братьями рабочим пчелам, выводящимся в той же семье. Например, матка из неройливой линии пчел лесостепной зоны спаривается с трутнями другой, более зимостойкой линии пчел из Бурзянского района. Рабочие пчелы и матки, выращенные из яиц этой матки, будут межлинейными гибридами, а трутни – из неройливой линии. Или другой, более убедительный пример. Пчелиная матка темной окраски темной лесной пчелы спаривается с трутнями желтой кавказской пчелы. Желтая окраска доминирует над темной. Рабочие пчелы и матки-дочери от этой матки будут гибридами первого поколения и желтыми, а трутни – будут обладать признаками чистой линии по таксономической принадлежности матки-дочери и темной окраски. Поэтому фенотип трутней необходимо оценивать

по признакам не той семьи, в которой они вывелись, а той семьи, от которой была выведена их матка.

Корм, которым питаются пчелы и кормят расплод, заготавливают сами пчелы в виде нектара, меда, цветочной пыльцы (перги), а особый корм – молочко, используемое для выращивания личинок, выделяется верхнечелюстными и глоточными железами пчел-кормилиц.

Семьи пчел отбирают в племенную группу по хозяйственно полезным признакам, которые зависят от многих факторов, трудно поддающихся учету. Поэтому племенные семьи нужно оценивать не только по фенотипу, но и по происхождению и способности передавать свои признаки потомству.

Вместе с тем ряд условий значительно облегчает племенную работу в пчеловодстве, а именно: пчелиная матка очень плодовита, и в течение сезона от нее можно получить несколько тысяч маток-дочерей.

Периоды развития трех форм особей медоносных пчел непродолжительны. Продолжительность развития матки около 16 дней. Через неделю после выхода она становится половозрелой, а на десятый-пятнадцатый день спаривается и начинает откладку яиц. В условиях Республики Башкортостан от проверяемой матки можно получить не только маток-дочерей, но и внучек, т.е. до двух поколений пчел, а на юге страны – до трех в течение сезона.

В нашей стране имеются ценные естественные подвиды пчел, в том числе темная лесная пчела и ее местная башкирская популяция, которая отличается высокой зимостойкостью и продуктивностью. В России много крупных передовых пчелохозяйств, насчитывающих более тысячи семей пчел, которые могут служить базой для племенной работы. Имеются квалифицированные специалисты-пчеловоды, способные заниматься селекцией пчел. Успех племенной работы зависит от многих условий. Мы остановимся на основных из них.

Выбор исходного племенного материала. До сих пор в пчеловодстве нет ни одной заводской линии, выведенной в результате целенаправленной работы человека, а имеются только естественные подвиды, сформировавшиеся в процессе эволюции в определенных природно-климатических условиях. На территории бывшего Советского Союза разводятся: темная лесная, серая горная кавказская, желтая кавказская, украинская степная и карпатская пчелы. В опыт-

ных целях использовались завозные итальянские и украинские пчелы.

Все эти подвиды пчел районированы. Поэтому при выборе исходного материала необходимо руководствоваться планом породного районирования, разработанным НИИ пчеловодства. Согласно этому плану, в Республике Башкортостан разводится темная лесная пчела, которая отличается ценными качествами. С целью сохранения местных пчел в чистоте в республику запрещен ввоз пчел других подвидов.

Башкирские пчелы являются местной популяцией темной лесной пчелы. В литературе много данных, характеризующих этот подвид, а поэтому намного облегчается их описание. Темные лесные пчелы отличаются от южных подвидов относительно крупными размерами тела, коротким хоботком, злобливостью, ройливостью. Они более зимостойкие, меньше, чем южные подвиды пчел, поражаются нозематозом. В литературе мы находим более или менее одинаковую характеристику по их хозяйственно полезным признакам, однако данные об экстерьере различны.

Темные лесные пчелы при правильном уходе отличаются высокой продуктивностью, особенно при сильном медосборе. Во всех литературных источниках отмечается их высокая зимостойкость, тем не менее, это не освобождает пчеловодов от тщательной подготовки их к зимнему периоду. Игнорирование этого положения всегда приводило к гибели большого количества семей пчел в зимне-весенний период.

Матки темной лесной пчелы и их местной популяции отличаются относительно высокой яйценоскостью, и при благоприятных условиях в конце мая и июне у лучших семей она достигает 2 000 и более яиц в сутки. В семьях, перешедших в роевое состояние, яйценоскость матки резко сокращается, а после основного медосбора молодые матки откладывают яйца более интенсивно.

Местные пчелы отличаются повышенной ройливостью. Закладывают от 3 до 20 роевых маточников. По нашим многолетним наблюдениям, даже при содержании пчел в ульях увеличенного объема и своевременном расширении гнезд, в роевое состояние приходят от 19 до 46% семей пчел, а роятся от 14 до 35% семей.

На пасеках, где пчелиные семьи ослаблены неблагоприятными условиями зимовки, инфекционными и инвазионными болезнями,

недостатком корма, отсутствием медосбора при холодной и запоздалой весне, роев бывает мало. В годы, когда после благоприятных условий для развития семей пчел весной наступают сухие, жаркие и безмедосборные дни в конце мая, июне, роение усиливается.

Естественные подвиды пчел приспособлены к определенным условиям природы и медосбора. Например, местные пчелы Башкортостана отличаются высокой продуктивностью. Они при равных условиях лучше, чем другие подвиды, используют сильный медосбор, в частности с липы. В период главного медосбора пчелы в основном размещают мед в верхних корпусах или магазинных надставках.

В зону Урала и Сибири, в том числе и в Республику Башкортостан, завозят и используют, особенно пчеловоды-любители, пчел южных неплановых подвидов. Иногда завозные подвиды пчел и их гибриды первого поколения с местными пчелами при использовании слабого медосбора в результате проявления эффекта гетерозиса имели некоторые преимущества перед местными. Однако у семей пчел-гибридов третьего и последующих поколений продуктивность падает, семьи ослабевают, плохо развиваются, неудовлетворительно зимуют и сильнее поражаются нозематозом, варроатозом, т.е. образуются слабожизнеспособные малопродуктивные гибриды. Например, самые высокие медосборы на пасеках Башкортостана (от 60 до 80–120 кг) достигнуты при использовании местных пчел.

Поэтому в условиях республики исходным племенным материалом была и остается местная популяция темной лесной пчелы. Бесконтрольный завоз ставит под угрозу уничтожения башкирскую популяцию темной лесной пчелы – ценного генофонда не только для Республики Башкортостан, но и для всей страны.

Основными условиями успешной племенной работы являются:

– создание оптимальных условий содержания и ухода за пчелами, позволяющие иметь на пасеке сильные семьи пчел. Например, яйценоскость маток, способность рабочих пчел отстраивать соты, собирать нектар и перерабатывать его в мед более полно проявляется только в сильных семьях пчел;

– учет происхождения маток и трутней, продуктивности, зимостойкости и состояния семей пчел в течение года. Без этих данных невозможно применять отбор по происхождению, племенной подбор, оценку маток по качеству потомства. Производственно-контрольный учет – первооснова племенной работы;

– изучение экстерьерных и биологических особенностей пчел. По этим данным можно судить о таксономической принадлежности пчел и о тех изменениях, которые происходят в результате племенной работы;

– контроль над спариванием маток и трутней, т.к. без этого не только снижаются результаты подбора, но и возможны нежелательные последствия;

– биометрическая обработка полученных данных;

– сохранение индивидуальности развития семей пчел – не допускать налеты, слеты и подсиживание семей, иначе данные об изучаемых семьях пчел не будут объективными;

– учет приспособленности к природно-медосборным условиям.

Не только среди отдельных подвидов, но и внутри одного подвида выделяются пчелиные семьи более или менее зимостойкие и при всех равных условиях собирающие разное количество меда. Все это следует учитывать при отборе и подборе семей пчел. Одним из условий успешной племенной работы является изучение генетики и селекции пчел.

Методы разведения пчел. В животноводстве и пчеловодстве существуют два основных метода разведения: чистых линий и гибридизация.

При разведении чистых линий спаривающиеся матки и трутни принадлежат к одному подвиду. Основой успеха при этом методе является тщательный отбор и подбор, а также хорошие условия кормления и содержания пчел. Разведение чистых линий способствует сохранению в чистоте ценных подвидов пчел и повышению их жизнеспособности и продуктивности. Поэтому местных пчел республики следует разводить только в чистоте.

Для дальнейшего совершенствования подвидов при этом методе создают специализированные линии пчел, отличающиеся по отдельным ценным признакам. Под линией понимают большую группу семей пчел данного подвида, объединенных общностью происхождения, определенной совокупностью признаков. В отличие от сельскохозяйственных животных, где родоначальником линий являются самцы (быки, хряки, бараны), в пчеловодстве родоначальницей является матка, дающая большое количество маток-дочерей.

При создании линий используются высокопродуктивные семьи, оцененные по качеству потомства. При этом они должны отличаться высокой зимостойкостью, пониженной ройливостью, относительно длинным хоботком и т.д. Матки от таких семей пчел становятся родоначальницами большой группы маток-дочерей и семей пчел, составляющих одну линию. Массовая репродукция маток-дочерей от родоначальниц линии приводит к относительному генетическому сходству потомства, закреплению желательных признаков.

В то же время пчелиные семьи по своим признакам становятся однородными, что может привести к обеднению генотипа потомства, снижению варибельности признаков, тем самым уменьшаются возможности отбора. Поэтому в каждой линии должно быть достаточное количество семей пчел, а также создано несколько специализированных, но не родственных друг другу линий пчел. Все это позволит проводить межлинейную гибридизацию, направленную на повышение продуктивности пчел, их жизнеспособности.

В Башкортостане имеются большие возможности создания на нескольких крупных пчелохозяйствах неродственных специализированных заводских линий для разведения их в чистых линиях.

Скрещивание разных подвидов – разведение, при котором спариваемые матки и трутни принадлежат к разным естественным подвидам. Скрещивание обогащает наследственность сельскохозяйственных животных и пчел, и поэтому в животноводстве оно применяется для улучшения существующих и создания новых линий, а также для получения пользовательных гибридных животных. В то же время неумелое скрещивание может привести к потере ценных признаков подвидов, а в пчеловодстве – даже к исчезновению естественных подвидов. Поэтому скрещиванием пчел могут заниматься только научные учреждения, не создавая опасности сохранению естественных подвидов и их местных популяций.

Методы и формы племенной работы. Имеется два метода племенной работы – отбор и подбор. Согласно учению Дарвина, различают отбор естественный и искусственный.

При естественном отборе происходит выживание организмов с полезными индивидуальными качествами и приспособленных к определенным условиям. Искусственным отбором называют выделение для размножения наиболее ценных по племенным качествам животных, а в пчеловодстве – высокопродуктивных здоровых семей

пчел, стойко передающих ценные качества потомству. При естественном отборе у предков сельскохозяйственных животных закреплялись признаки, полезные для них, способствовавшие выживанию. Человек при искусственном отборе улучшает и закрепляет у них признаки, ценные в хозяйственном отношении.

У медоносных пчел направление естественного и искусственного отбора совпадает. Если при естественном отборе выживали устойчивые против заболеваний зимостойкие, сильные пчелиные семьи, собирающие много корма, то при искусственном отборе в пчеловодстве ставятся такие же задачи. Однако искусственный отбор дает возможность человеку гораздо быстрее, даже в течение двух-трех лет, добиться заметных результатов по улучшению качества семей пчел и повышению их продуктивности.

Отбор направляет изменчивость в желательную сторону, и, продолжая его из поколения в поколение, можно улучшать существующие и создать новые линии животных. В этом творческая роль отбора.

Отбор в пчеловодстве применяют не по одному, а по комплексу хозяйственно полезных признаков: медопродуктивности, воскопродуктивности, зимостойкости, устойчивости против заболеваний, яйценоскости матки. При этом учитывают такие ценные признаки, как малую ройливость, незлобливость, длину хоботка и другие экстерьерные признаки.

Особое значение имеет отбор по приспособленности к условиям медосбора. Поэтому для размножения нужно отбирать те семьи, которые при типичных природно-медосборных условиях местности (зоны) отличались желательными для нас качествами.

Подбором называют выделение отцовских и материнских семей пчел для спаривания и скрещивания их потомства с целью получения семей с желательными качествами. При этом важное значение имеет удачный подбор не только исходных подвидов, но и конкретных семей пчел с учетом их происхождения и хозяйственно полезных признаков.

Роль подбора, основанного на тщательном изучении качества родительских пар, очень велика, так как трутни играют такую же роль, как и матка при передаче признаков потомству. Правильный подбор является решающим при скрещивании. Немаловажное значение он имеет при разведении чистых линий, т.к. способствует усилению существующих или возникновению новых ценных признаков у пчел.

Существует два принципа подбора: однородный (гомогенный) и разнородный (гетерогенный).

Однородный подбор предусматривает спаривание маток и трутней от семей пчел более сходных по своим ценным признакам с целью закрепления их у потомства. Например, спаривание маток и трутней бурзянских бортевых пчел, отличающихся высокой зимостойкостью, будет способствовать усилению данного признака. Однако при однородном подборе происходит возрастание гомозиготности и ограничение появления новых комбинаций генов. Поэтому возможности коренного изменения существующих признаков данного подвида или линии весьма ограничены.

При разнородном подборе материнские и отцовские семьи принадлежат к разным подвидам или линиям, отличающимся своими ценными признаками. Задача разнородного подбора – обогащение наследственности и удачное сочетание желательных признаков, таких как зимостойкость, пониженная ройливость, высокая яйценоскость маток при высокой продуктивности семей пчел по меду и воску.

Основными формами племенной работы на пасеках являются массовый и индивидуальный отбор.

Массовый отбор в настоящее время является самой распространенной формой племенной работы на пасеках. Сущность его заключается в следующем.

На пасеке всем пчелиным семьям создают одинаковые благоприятные условия кормления и содержания, способствующие хорошему развитию семей и проявлению наследственных особенностей пчел. Показатели развития и продуктивности семей регулярно записывают в пасечный журнал, где каждой семье отводят отдельный лист.

После осенней ревизии, анализируя данные пасечного журнала, выделяют из общего числа на пасеке 15–20 самых сильных, здоровых и высокопродуктивных семей пчел известного происхождения, которые составят племенную группу. Весной следующего года семьи, плохо перезимовавшие, из племенной группы исключают. Выделенную группу используют для вывода маток и трутней. В качестве материнских используют семьи, отличающиеся высокой продуктивностью в течение двух лет, или ту из них, которая выделилась в условиях типичного медосбора для данной местности. Для воспитания трутней выделяют 4–5 семей, а на специализированных мат-

ковыводных пасаках – 8–10 семей, не родственных с материнскими. Молодыми матками, полученными от лучших семей, в течение двух лет заменяют всех старых маток на пасаках хозяйства.

При массовом отборе на пасеке создают три группы семей пчел: первая – племенная, вторая – пользовательная, самая многочисленная (70–75%), которая используется на медосборе, для опыления энтомофильных культур и формирования новых семей, третья – худшие семьи, которые, несмотря на все меры, принятые пчеловодом, отстали в своем развитии и продуктивности, а поэтому подлежат выбраковке. Выбраковывают эти семьи после основного медосбора и в счет сверхпланового прироста.

Через 2 года после замены маток, полученных от одной материнской семьи, все молодые матки и трутни на пасеке будут в близком родстве. Такое явление приводит к близкородственному спариванию маток и трутней, снижению жизнеспособности и продуктивности семей пчел. Чтобы устранить это нежелательное явление, через 2–3 года применяют обмен высокопродуктивными семьями пчел между племенными пасаками, находящимися друг от друга не ближе 20 км, где разводят тот же плановый подвид и эти семьи используют для получения маток-дочерей.

В результате массового отбора повышается продуктивность на пасеке. Об этом говорят успехи передовых пчеловодов Башкортостана, которые из года в год размножают высокопродуктивные семьи пчел.

Массовый отбор улучшает племенные качества семей пчел и помогает выделить племенной материал для дальнейшей работы.

Наряду с положительными сторонами массовый отбор имеет и свои недостатки. Хозяйственно полезные признаки, по которым ведется отбор, очень изменчивы под влиянием многих факторов, не поддающихся точному учету. Поэтому при оценке пчелиных семей возможны ошибки. О качестве маток мы также судим по их яйценоскости и продуктивности семей пчел, а эти показатели не всегда достоверно могут отражать наследственную сущность матки. Поэтому на крупных пчелофермах, тем более на племенных пасаках, рекомендуется индивидуальный отбор.

Индивидуальный отбор. Из практики племенного дела в животноводстве известны случаи, когда высокопродуктивные животные не передавали ценные признаки потомству. Аналогичные явления

встречаются и в пчеловодстве. Не любая матка высокопродуктивной семьи-рекордистки является улучшательницей. Стойкость передачи наследственности маток и трутней своему потомству можно установить путем проверки продуктивности их потомства, т.е. путем индивидуального отбора.

Методика индивидуального отбора сводится к следующему. В начале, как и при массовом отборе, создают племенную группу. Для испытания, согласно методике, выделяют 3–4 лучшие матки-рекордистки. Матки этих семей должны отличаться высокой яйценоскостью и происходить, в свою очередь, от высокопродуктивной семьи. Чем больше маток включаются для сравнительной оценки, тем больше будет опытных групп. Чтобы не усложнять работу в начальный период, можно ограничиваться оценкой двух-трех маток-рекордисток.

От каждой матки-рекордистки, выделенной для оценки, на племенной пасеке выводят столько неплодных маток, чтобы после подсадки в нуклеусы и спаривания осталось не менее 40–50 штук. К выводу трутней приступают на две недели раньше, чем маток, и в семьях, предусмотренных планом подбора. Трутней и маток выводят создавая необходимые условия, обеспечивающие их высокое качество.

Заблаговременно подбирают для передачи и подсадки сравниваемых маток столько пасек, сколько семей-рекордисток выделено для оценки. Например, если оцениваются две семьи – выделяют две пасеки. На каждую пасеку от каждой проверяемой матки передают по 20–25 штук маток и подсаживают их в семьи взамен отобранных. Пчелиные семьи с матками-дочерьми от рекордисток составляют опытную группу, а контролем служит такое же количество семей с матками, выделенными на пасеках-испытательницах. Пчелиные семьи между группами подбирают таким образом, чтобы семьи были равны между собой по силе, количеству расплода и корма, при этом их нужно содержать в ульях одной системы. Всем пчелиным семьям создают одинаковые хорошие условия кормления, содержания и зимовки.

Весной следующего года определяют результаты зимовки. В течение весны и лета семьям опытных и контрольных групп создают благоприятные условия для воспитания расплода, отстройки сотов и использования медосбора.

После окончания медосбора учитывают среднюю валовую продуктивность семей пчел каждой группы и определяют, насколько она у опытных групп выше или ниже, чем у семей контрольной группы.

Матку-рекордистку, у которой семьи с матками – ее дочерьми показали наиболее высокую продуктивность, называют уже маткой-улучшательницей. Племенные семьи с матками-улучшательницами представляют большую ценность, и на следующий сезон они используются для массового вывода маток-дочерей.

Пчелиные семьи с матками-улучшательницами, если их несколько, могут стать родоначальницами новых линий, внутри которых выделяются семьи для дальнейшей сравнительной оценки. Вся работа, сопровождаемая строгим подбором и тщательным отбором по комплексу признаков, является первым этапом работ по созданию породной группы.

Не следует смешивать термины «племенная группа» и «породная группа». **Племенная группа** создается из более продуктивных семей пчел в начальный период массового или индивидуального отбора. **Породная группа** уже является результатом серьезной племенной работы и создается размножением семей пчел лучших линий с последующей оценкой их по качеству потомства. Создание подвидовой группы является серьезным шагом по пути создания новой линии.

3.3. Получение плодных маток в условиях заповедника «Шульган-Таш»

Работа выполнена в 2009–2013 гг. в заповеднике «Шульган-Таш», на территории которого большинство семей бурзянской бортовой пчелы (*Apis mellifera mellifera* L.) обитает в естественных условиях в дуплах деревьев, без активного вмешательства человека. Это позволяет нам утверждать, что местные пчелы сохранили свое первозданное генетическое многообразие.

Цель настоящей работы – определение условий получения генетически разнообразных плодных маток медоносной пчелы в условиях природного обитания. Задача исследования – оптимизация получения плодных маток путем естественного спаривания роевых «пасечных»

маток с «бортевыми» трутнями, что, на наш взгляд, позволит сохранить генетическое разнообразие родоначальниц. Для выполнения данной задачи на пасеках из роев сформированы нуклеусы на неплодные роевые матки и перевезены в лес, то есть к выбранному нами пункту спаривания маток. На этом участке леса трутневый фон создается семьями пчел, обитающих в условиях бортевого пчеловодства и дикого обитания. На наш взгляд, эти условия будут способствовать естественному спариванию «пасечных» роевых маток с «бортевыми» трутнями.

В своих опытах мы испытывали 3 типа нуклеусов: на четвертьрамку стандартной рамки (условное обозначение – I) (рис. 3.1(1)), на полурамку стандартной рамки (II) (рис. 3.1(2)) и на стандартную рамку (III).

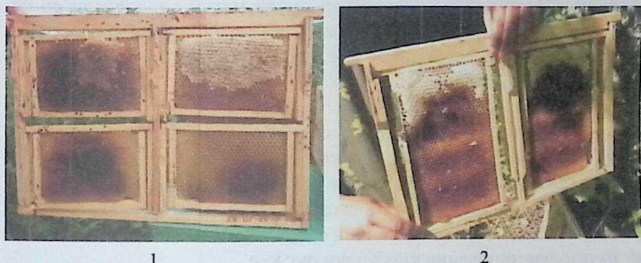


Рис. 3.1. Типы рамок: 1 – четвертьрамка; 2 – полурамка

В просвет специально изготовленной стандартной рамки можно было установить 4 четвертьрамки и 2 полурамки. До формирования нуклеусов мы нестандартные рамки помещали в обычные пчелиные семьи, и там эти мини-рамки были отстроены и частично заполнены кормами.

Нуклеусы заселялись пчелами из роев-втораков. Средний вес одного роя составлял 1.8 кг. Ежегодно из 10 роев формировали 30 нуклеусов. В зависимости от размера рамки и веса заселенных пчел типы нуклеусов были распределены на 6 групп: I (300) – в нуклеусе на четвертьрамку вес пчел составлял 300 г; II (300), II (600) и II (900) – в нуклеусе на полурамку вес пчел, соответственно, составлял 300, 600 и 900 г; III (600) и III (900) – в нуклеусе на стандартную рамку масса пчел, соответственно, составлял 600 и 900 г. Массу пчел

определяли путем взвешивания, при этом допускалось отклонение от среднего показателя на + 50 г.

В пункте спаривания маток нуклеусы размещали на 5 элементах рельефа: в пойме ручья; на бугре над ручьем; в нижней, средней и верхней частях склона горы высотой около 120–140 м. На каждом элементе рельефа было расположено по 6 нуклеусов – от каждой группы нуклеусов по одному. Нуклеусы размещались отдельно у ствола дерева на высоте около 2 м. Расстояние между нуклеусами составляло не менее 20 м. В основном они размещались на площадках из досок (рис. 3.2(1)), иные привязывались к стволу дерева (рис. 3.2(2)).

Первый плановый осмотр нуклеусов проводили на 10-й день со дня их формирования (или на 12-й день со дня выхода матки из маточника). Наступление половой зрелости маток определяли по началу яйцекладки. При этом исходили из того, что откладка маткой яиц начинается через 2 дня после удачного спаривания с трутнями [Хидешели, 1970].

В отличие от других подобных работ, плодные матки оставлялись в «собственной» семье (смены и подсадки новой матки не было). В наших опытах такие нуклеусы были перевезены на пасеку и там объединены со слабыми (до 1 кг пчел) отроившимися пчелиными семьями. При этом мы исходили из того, что, по В. Лебедеву [1975], в таком соотношении пчел «свои» в состоянии защитить матку путем формирования клубка вокруг нее.



Рис. 3.2. Расположение нуклеусов: 1 – нуклеус расположен на площадке; 2 – нуклеус привязан к стволу дерева

По годам были опробованы следующие сроки перевозки: в 2009 г. нуклеусы с плодной маткой вывезены на третий день со дня начала откладки яиц, в 2010 и 2011 гг. – на 6–8 день, в 2012 и 2013 гг. – на 14–16 день.

Как указывал А.Л. Хидешели [1970], длительное содержание плодных маток в маленьких нуклеусах приводит к сокращению, а затем и прекращению ими яйцекладки. Для обеспечения непрерывности яйцекладки маток мы переселяли пчел из нуклеусов II типа в нуклеусы III типа. В 2010 и 2011 гг. пчелы были переселены на пасеках (рис. 3.3(1)), в 2012 и 2013 гг. – в изолированном пункте спаривания (рис. 3.3(2)).



Рис. 3.3. Переселение пчел из нуклеусов II типа в нуклеусы III типа:
1 – пчелы переселяются на пасеке; 2 – пчелы переселены в лесу

В нуклеусах III типа мы ставили четыре рамки, при этом четыре полурамки были собраны в две «стандартные».

Результаты и их обсуждение. Преимущество того или иного типа нуклеусного улья нами оценено по числу нуклеусов, в которых матки приступили к яйцекладке. Согласно нашим данным, в 2009–2013 гг. из 150 задействованных нуклеусов в 62-х (41.3%) матки приступили к откладке яиц, то есть стали плодовыми (табл. 3.1).

Самый низкий выход маток отмечен в нуклеусах I и II типа, где вес пчел составлял 300 г. в этих нуклеусах, соответственно, получено семь и пять плодных маток (соответственно, 11.3% и 8.1%). Такой низкий результат можно объяснить малым объемом гнезда и малочисленностью пчел.

Число плодных маток, полученных в нуклеусных ульях разных типов
в условиях разного рельефа, 2009–2013 гг.

| | Получено плодных маток, <i>шт.</i> | | | | | | |
|-------------------|------------------------------------|------------------------|---------------------------|----------------------------|----------------------------|-------|------|
| | пойма | бугор над ручьём | нижняя часть склона | средняя часть склона | верхняя часть склона | всего | % |
| I (300) | 0 | 0 | 1 | 4 | 2 | 7 | 11.3 |
| II (300) | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 5 | 8.1 |
| II (600) | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 10 | 16.1 |
| II (900) | 1 | 4 | 4 | 3 | 5 | 17 | 27.4 |
| III (600) | 2 | 1 | 2 | 3 | 1 | 9 | 14.5 |
| III (900) | 1 | 1 | 5 | 3 | 4 | 14 | 22.6 |
| Итого, <i>шт.</i> | 5 | 9 | 16 | 18 | 14 | 62 | 100 |
| в % | 8.1 | 14.5 | 25.8 | 29.0 | 22.6 | 100 | x |

Больше всего плодных маток получено в нуклеусах II и III типа, где вес заселенных пчел составлял 600 и 900 г. в таких нуклеусах получено, соответственно, 27 (43.5%) и 23 (37.1%) плодных маток. При этом успешность спаривания маток зависит от веса заселенных пчел – в нуклеусах, где вес пчел составлял 900 г, выход плодных маток существенно выше. В нуклеусах на полурамку, где вес пчел составлял 600 и 900 г, соответственно, получено 10 (16.1%) и 17 (27.4%) маток, на стандартную рамку – соответственно, 9 (14.5%) и 14 (22.6%) маток.

Наши данные показывают, что успешное спаривание маток зависит от месторасположения нуклеусов на местности.

По нашим данным, больше всего плодных маток получено в нуклеусах, расположенных в средней части склона. Здесь получено 18 плодных маток (29.0%). В нуклеусах, расположенных в нижней и верхней части склона, этот показатель чуть ниже – здесь, соответственно, приступили к яйцекладке 16 (25.8%) и 14 (22.6%) маток. Меньше всего получено плодных маток в нуклеусах, расположенных в пойме ручья (5 маток, или 8.1%) и на бугре над ручьем (9 маток, или 14.5%).

Выводы и заключения. Оценка статистической значимости влияния факторов местности, размера рамки, веса заселенных пчел (однофакторный дисперсионный анализ) показала достоверность влияния

только размера рамки. Рассмотренные выше результаты влияния местоположения нуклеусов и веса заселенных пчел можно оценивать как выраженную тенденцию.

Плодные матки успешно продолжали работать после перевозки их на пасеку. Отсутствие пестрого расплода позволяет сделать вывод о том, что приступившие к яйцекладке матки генетически разнообразны и успешно оплодотворены. Это, в свою очередь, означает, что участок леса, куда были вывезены нуклеусы, в достатке обеспечен половозрелыми трутнями. В противном случае, не полностью осемененная матка вскоре превратилась бы в трутовку, как это часто происходит на практике.

Таким образом, тип улья существенно влияет на выход плодных маток. Мы считаем, что для получения плодных маток нуклеусы I типа малопригодны. На наш взгляд, наиболее оптимальными являются нуклеусы II типа с весом заселенных пчел 900 г. в нуклеусах на стандартную рамку также получены хорошие результаты, но эти нуклеусы неудобны при транспортировке и установке у ствола дерева.

3.4. Изготовление и заселение бортей в заповеднике «Шульган-Таш»

На Южном Урале борта выдалбливаются, а подвесная колода устанавливается, как правило, на высоте 3–8 метров от земли. Могут заселяться и более низко или высоко расположенные дупла, но низкое размещение значительно упрощает разорение зверями и людьми, а на чрезмерной высоте работать смертельно опасно. Иногда в одном стволе на разных уровнях устраивается 2, и очень редко, если позволяют параметры дерева, 3 борти. При этом летки их должны иметь противоположную ориентацию. Параметры интерьера искусственных дупел в соснах варьируют в значительных диапазонах: 80–120 см по высоте и 25–40 см в диаметре. Внутренний объем дупел колеблется в пределах 30 000–90 000 см³, площадь поперечного сечения – от 350 до 950 см². Диаметр ствола на высоте летка составляет обычно не менее 60 см, а задняя и боковые стенки жилища имеют толщину не менее 18 см. В сосновых стволах в этом случае слой сухой древесины ядра окружает дупло, придавая ему хорошие теплоизолирующие свойства. Шансы успешной зимовки пчел значительно падают, если обнажается сырая заболонная древесина, или дупло имеет

слишком тонкие стенки. В колодах из ситовой дубовой древесины пчелы успешно зимуют и при меньшей толщине стенок [Косарев, 2000].

Потолок и дно дупла – плоские, имеющие наклон в несколько градусов внутрь и вверх для удобного выметания мусора и лучшего сохранения тепла. Жилище в поперечном сечении имеет форму круга с плавным секторальным переходом к долге, в верхней части оно, как правило, на 1–3 см глубже и шире, чем внизу.

Летковое отверстие обычно в форме усеченной пирамиды (приблизительные размеры наиболее распространенных оснований: малое внутреннее – 5х4 см, большое наружное – 8х6 см), его чаще ориентируют на юг или восток. Леток горизонтально располагается на 15–45 см ниже верха жилища на уровне нижнего края предполагаемого зимнего клуба пчел. Важен минимальный угол между осью летка и кратчайшим направлением к источнику воды. Летковый вкладыш подгоняется так, чтобы рядом с его вертикальными гранями оставались постепенно уменьшающиеся по высоте летковые отверстия шириной 8–12 мм (рис. 3.4).

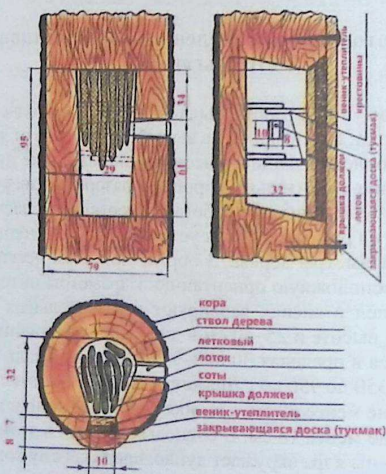


Рис. 3.4. Один из вариантов устройства борти (или колоды)

Должия прямоугольной формы плотно закрывается двумя крышками клиновидного профиля толщиной 5–10 см. Ширина должей может колебаться в пределах 8–17 см, но более предпочтительны узкие должие с крепкими, плотно подогнанными и заглубленными на 3–7 см крышками. В этом случае уменьшаются потери тепла и, самое важное, значительно снижается вероятность быстрого разорения медведем.

В верхней половине дупла крепко заклиниваются в форме 2–3 горизонтальных крестовин 4–6 сосновых закругленных брусков с заостренными концами для упрочения отстраиваемых пчелами сот. Удлиненный летковый вкладыш, достигающий до противоположной стенки дупла, также служит опорой для сот. Ось летка обычно перпендикулярна условной вертикальной плоскости, проходящей посередине должей, т.е. параллельна плоскости ее крышек. Изготовленные в растущих соснах борти, в случае их правильной эксплуатации, могут служить до 150 лет. Срок службы подвесных колод в несколько раз меньше (рис. 3.5).



Рис. 3.5. Размещение приманочных сот внутри искусственного дупла при подготовке его к заселению

Новую борть в растущем дереве башкиры оставляют на 1–2 года для просушки, борти в сухостойных деревьях и колоды в высохших кряжах обычно такой процедуры не требуют. Чтобы привлечь рои, в конце мая – начале июня стенки, потолок и летковое отверстие просушенного дупла скоблят стружком и рашпилем и натирают травами (вейник наземный, мелисса лекарственная, котовник венгерский). Прикрепляют к потолку клинышками-гвоздиками из вязкой древесины калины 6–10 коричневых пчелиных сот из бортей или рамок (при их недостатке – искусственной вошины) размером 12x4 см на расстоянии 30–35 мм друг от друга. Удаляют мусор, размещают на дне пучок свежей травы (вейник наземный, мелисса лекарственная, папоротник-орляк) или веток с целью стабилизации микроклимата. Закрывают дощечками, иногда заделывая щели глиной, снаружи привязывают веник-утеплитель («сырпы» по-башкирски) из облиственных веток. Важно, чтобы в оснащенное жилище как можно меньше проникало света.

Подвесные колоды аналогично оснащаются на земле и поднимаются на деревья, к которым крепятся веревками или проволокой через специальные «ушки», сверху устраивается кровля из бересты, древесной коры или листового железа. Повторное оснащение выполняется на дереве.

Мы не располагаем детальными сведениями о том, чем отличалась технология бортевого пчеловодства в иных регионах Европы. Судя по доступным нам описаниям, изображениям и изученным музейным экспозициям, там использовались искусственные дупла зачастую меньшей протяженности, а летковые отверстия иногда размещались не отдельно сбоку, а в крышках дощечки. Это легко объяснимо незначительным присутствием такого мощного нектароноса, как липа в Республике Башкортостан, и меньшей агрессивностью пчел.

3.5. Динамика численности и продуктивности бурзянской бортовой темной лесной пчелы

По результатам отслеживания детально изученной многолетней истории использования 123 сосновых бортей в 7 ландшафтных зонах заповедника «Шульган-Таш» [Косарев, 2000] установлено следующее.

1. Хорошо и средне заселяющиеся борти обычно находятся на высоте 4–7 м, имеют объемы 46–90 дм³, площади поперечного сечения – 500–800 см², толщину стенок – более 20 см, летки в 21–35 см от потолков дупел, малые углы между направлениями к воде и осями летков и расположены на элементах рельефа, обеспечивающих средние и хорошие условия освещенности летков, обдуваемости и вентиляции гнезд.

2. Наиболее высокая сохранность пчелиных семей отмечается в бортиях, имеющих хорошую вентиляцию, толщину стенок более 25 см, глубину дупел – 27–45 см, ширину дупел – 19–35 см, расстояния от верха до летков – 21–35 см и расположенных в сухостойных деревьях.

3. В многолетней динамике численности бортовых пчелиных семей проявляется закономерная цикличность, имеющая среднюю обратную связь с изменением солнечной активности, выраженной числами Вольфа (рис. 3.6).

В пределах малых солнечных циклов средней продолжительностью в 11 лет численность бортовых пчелиных семей по естественным причинам может меняться в 3–11 раз. Не следует впадать в хозяйственное уныние при катастрофической гибели бортовых пчелиных семей – это обычное природное явление. Проходит 5–7 лет, и бывшая численность семей пчел, при активных биотехнических мероприятиях, восстанавливается.



Рис. 3.6. Динамика численности бортовых пчелиных семей в заповеднике «Шульган-Таш»

4. Изученные факторы заболеваемости и гибели, динамика численности семей пчел, распространение болезней и гибридизации специфично проявляются внутри характерных ландшафтных зон (рис. 3.7).

Это указывает на необходимость увеличения мозаичности угодий и набора большего числа экологических разностей для надежного сохранения популяций бортовых пчел. Площадь компактных, не изолированных непреодолимыми водными поверхностями или горными хребтами, угодий для охраны генофонда популяций медоносных пчел должна составлять не менее 250 000 га.

На основе анализа заселяемости и продолжительности жизни семей пчел в изученных бортях и колодах в заповеднике подготовлены

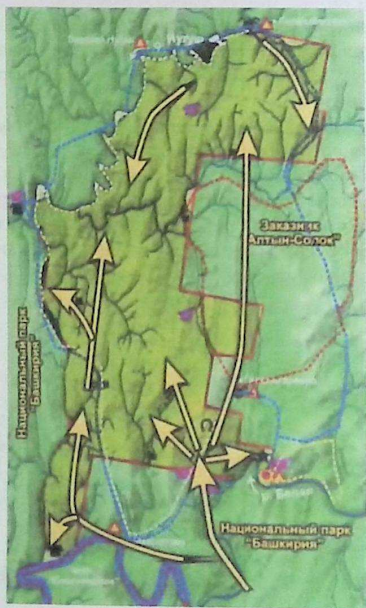


Рис. 3.7. Пути распространения гибридизации и заболеваний пчел в заповеднике «Шульган-Таш»

рекомендации по устройству и расположению вновь изготавливаемых бортей и колод:

– Новые борти и колоды следует располагать на элементах рельефа, обеспечивающих их лучшую освещенность и обдуваемость (бугры над ручьями, холмы, верхние и средние части склонов, открытые поймы речек и крупных ручьев, края полей), при расстояниях до источников воды не более 400 м.

– Для изготовления бортей пригодны физиологически зрелые сосны с диаметром на уровне предполагаемого жилища не менее 60 см. Колоды и борти в сухостойных соснах можно изготавливать при наружном диаметре 55 см, колоды в дубовых кряжах с ситовой древесиной – при диаметре 45 см. Предпочтительная высота расположения бортей и колод – 4–8 м.

– При изготовлении бортей в растущих соснах толщина их боковых стенок должна быть не менее 18 см, площадь сечения – 500–800 см² (глубина дупла – 27–45 см, ширина – 19–35 см), объем не менее 45 дм³, протяженность должеи – 80–100 см. Колоды и борти в сухостойных соснах могут иметь стенки толщиной не менее 15 см, колоды в дубовых кряжах с ситовой древесиной – не менее 10 см. Необходимо учитывать, что после изготовления борти в сосне ствол растущего дерева в течение полувека нарастет по диаметру на 5–10 см. Рано или поздно появится возможность увеличения сечения и объема дупла до более желательных параметров.

Летки должны располагаться ниже верха дупла на 21–35 см и быть ориентированы на северо-восток, восток, юго-восток, юг, юго-запад, но не на север и северо-запад, при углах «леток – вода» не более 90°. В случае размещения на бортевом дереве второй борти или колоды их летки должны ориентироваться в противоположных направлениях с разницей азимутов на величину не менее 120°.

Расположением колоды относительно ствола дерева, на котором она подвешивается, уборкой затеняющих сучьев и мелких деревьев необходимо добиваться средней и хорошей освещенности летков бортей и колод, особенно в первой половине дня.

При плотно подогнанных крышках должеи, с целью обеспечения необходимой вентиляции гнезда, верхняя крышка должна иметь по обоим краям вентиляционные отверстия приблизительным сечением 5х40 мм в 10–15 см ниже ее верхнего широкого конца.

3.6. Особенности разведения бортовой темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш»

Считается, что при роевой системе бортового пчеловодства необходимости в обновлении сот не было, поскольку из подавляющей части дупел они в первую же осень полностью удалялись при отборе меда. Высокая плотность «дичков» в природе позволяла не заботиться о маточном поголовье. Хотя депрессии природного характера в популяциях медоносных пчел, безусловно, случались и в средние века.

Бортевикам заповедника была поставлена задача восстановления и оптимизации численности семей пчел. Пришлось наработать опыт непрерывного содержания пчелиных семей в отдельных бортах до 18 лет. При этом после 4 лет использования не обновляемых гнезд пчелы заметно уменьшаются в размерах и чаще болеют, древесина около дупел при этом интенсивнее гниет, сокращается срок службы бортей. Выход был найден в поэтапном обновлении сот удалением их трети снизу доверху последовательно при трех весенних ревизиях бортовой пчелиной семьи.

Оказалось, что бортевик в определенной степени может влиять на роение пчелиных семей, содержащихся в искусственных дуплах. Если осенью и весной не удалять из борти маломедные и пустые соты, то пчелы меньше тратят энергии на их отстройку и чаще роются. И наоборот, если весной удалить больше сот из нижней гнездовой части дупла или всю их вертикальную треть из центральной или одной из боковых частей при трехлетнем обновлении – роение снижается, а медопродуктивность растет (рис. 3.8).

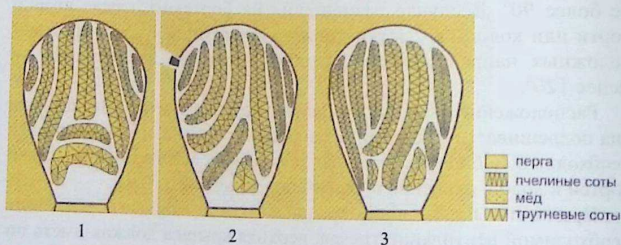


Рис. 3.8. Гнездовые постройки бортовых пчел: 1 – на 20 см ниже летка; 2 – на уровне летка; 3 – на 20 см выше летка

3.7. Экологическая связь нуклеусов с компонентами экосистем в заповеднике «Шульган-Таш»

Работа проводилась с целью выяснения биотических и абиотических связей нуклеусов в условиях их содержания в естественных экосистемах заповедника «Шульган-Таш». Работа проводилась в заповеднике «Шульган-Таш» в 2009–2013 гг.

Материал и методика. Для получения плоднотелок на пасеках из роев были сформированы нуклеусы на неплодные роевые матки и перевезены в лес, к выбранному нами изолированному пункту. Здесь, по нашим предположениям, оплодотворение маток производится трутнями из бортовых семей пчел и семей «дичков», обитающих в естественных дуплах деревьев.

Нуклеусы заселялись пчелами из роев-втораков. Средний вес одного роя составлял 1,8 кг. Ежегодно из 10 роев формировали 30 нуклеусов. Нами испытаны 3 типа нуклеусов – на стандартную рамку, на полурамку и четвертьрамку стандартной рамки, при этом в разных вариантах вес пчел в них составлял в среднем 300, 600 и 900 г.

Наши научно-практические мероприятия по получению плоднотелок существенно отличались от других подобных работ. Во-первых, нуклеусы не содержались около пасек, а были вывезены на участки леса, где нет «пасечных» пчел. Во-вторых, в этом изолированном пункте не возникает скопления пчел: в заповеднике бортовые пчелиные семьи и «дички» неравномерно разбросаны на обширной лесной территории, тогда как на промышленных матководных пасеках на относительно небольшом участке концентрация пчел на порядок выше – здесь, помимо основных семей пчел, может содержаться от 600–1000 [Василенко и др., 2010] до 2 000 нуклеусов [Кейл, 1965].

В нашем случае нуклеусы размещались изолированно друг от друга на 5 элементах рельефа: в пойме ручья; на бугре над ручьем; в нижней, средней и верхней частях склона горы высотой около 120–140 м. Нуклеусы были установлены у ствола дерева на высоте около 2 м. Расстояние между ними составляло не менее 20 м. Поведение пчел на прилётной доске изучалось с помощью видеозаписей. Записи велись с 11 ч 30 мин до 19 ч 30 мин. С 6 июня по 9 июля 2013 г. нами успешно проведены видеозаписи в трех нуклеусных семьях. В основном нуклеусы размещались на площадках из досок (рис. 3.9(2)), иные привязывались к стволу дерева (рис. 3.9(3)).



Рис. 3.9. Изучение поведения пчел на прилётной доске с помощью видеозаписей: 1 – нуклеус расположен на площадке; 2 – нуклеус привязан к стволу дерева

По нашим наблюдениям, вывезенные в лес нуклеусы органически вписываются в экосистему заповедника, образуя с ними многообразные связи.

Результаты и их обсуждение. Одними из существенных биотических факторов, влияющих на состояние медоносных пчел в природе при их высокой концентрации, являются трофические конкуренты. На наш взгляд, в условиях проведенного эксперимента пчелы, живущие в 30 нуклеусах, где их суммарный вес составляет 18 кг, не вступают в значимые конкурентные отношения с другими насекомыми-опылителями. Опираясь на предыдущие исследования [Шарипов, 2013], можно утверждать, что в естественных условиях при низкой концентрации опылителей происходит периодическое равномерное распределение их по нектароносным растениям.

Нами установлено интересное взаимодействие пчел с самой экологически близкой группой – шмелями. Видеозаписи показали, что шмели иногда, проявляя настойчивость, заходят в нуклеус (рис. 3.10 (1), 3.10 (2)). Пчелы активно пытаются прогнать шмеля, но он все равно не прекращает попытки проникновения. Когда около летка мало пчел, это шмелю удается. В представленном на кадрах видеозаписи случае шмель пробыл в нуклеусе более 5 мин. Иногда двукрылые также предпринимают попытку проникновения, но пчелы их быстро прогоняют (рис. 3.10 (3)).

Вопрос о том, для чего шмели посещают нуклеус, остается пока открытым. Наиболее простое предположение о том, что они воруют мед у пчел, скорее всего, неверно – пчелиный мед по своему составу

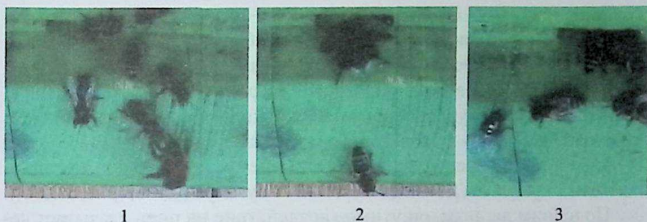


Рис. 3.10. Взаимодействие пчел со шмелями: 1 – пчелы прогоняют шмеля; 2 – шмель заходит в нуклеус; 3 – двукрылые обычно сразу отлетают от летка

отличается от шмелиного, и поэтому они не могут использовать его в пищу [Мадебейкин и др., 1998].

Вторым важным, определяющим жизнь пчел, биотическим фактором являются нектароносные растения, с которыми пчелы образуют мутуалистические связи. Роль кормовой базы пчел наиболее велика в начале лета. В это время зацветает основная масса летних нектароносных и пыльценосных видов: их число в заповеднике доходит до 103 видов, относящихся к 18 семействам и 47 родам, что составляет 68,2% от общего числа летне-цветущих нектароносов. Зацветание основного нектароноса – липы мелколистной также благоприятствует успешному развитию нуклеусов. Во время ее цветения иные семьи застраивают язычки не только по бокам нуклеусного улья (рис. 3.11(1)), но и поверх мини-рамок (рис. 3.11(2)).

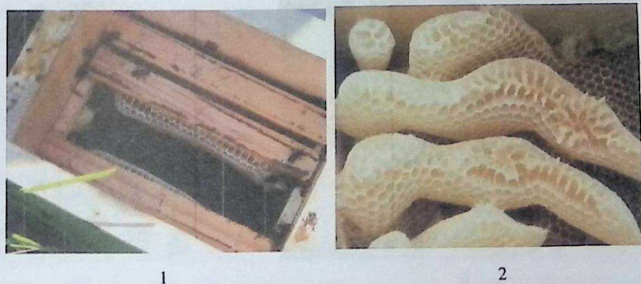


Рис. 3.11. Застройка язычков во время цветения липы: 1 – язычки отстроены по бокам улья; 2 – язычки отстроены поверх рамок

Третий важный биотический фактор – это естественные враги. В исследуемом периоде по их вине погибло 9 нуклеусов (6.0% от всего числа нуклеусов). Наиболее ощутимое воздействие на пчел оказывали бурый медведь и куница, которыми было разорено 6 нуклеусов (4.0%) – нуклеусный улей опрокидывается медведем (или куницей), затем его содержимое ими съедается (рис. 3.12(1)). Урон от других врагов менее значим – по вине рыжих лесных муравьев погибли 2 нуклеуса (1.3%), от шершня – 1 нуклеус (0.7%) (рис. 3.12(2)).

По нашим данным, ощутимое воздействие на пчел оказывает человек. Так, в исследуемый период 19 нуклеусов (12.7% от всего числа нуклеусов) пострадали по его вине. При этом в двух случаях пчелы покинули гнездо по причине неправильного осмотра: нуклеусный улей был снят со ствола дерева и осмотрен на земле, в результате пчелы собрались в кроне дерева и разлетелись. В другом случае исполнитель, споткнувшись о валежник, упал вместе с нуклеусом, при этом крышка нуклеуса открылась, и пчелы начали вылетать. Нуклеус был оставлен на том же месте, однако пчелы в него не вернулись. В одном случае была травмирована при осмотре плодная матка. В условиях бездорожья в 15-ти случаях пчелы пострадали по причине неудачной перевозки: 11 нуклеусов (с неплодной маткой) – при перевозке их в лес, 4 нуклеуса (с плодной маткой) – при транспортировке из леса.

Среди абиотических факторов среды, ощутимо влияющих на приживаемость пчел в нуклеусах, можно выделить повышенную температуру воздуха [Кейл, 1965]. Если нуклеус долгое время нахо-



1



2

Рис. 3.12. Деятельность естественных врагов пчел: 1 – опрокинутый нуклеус; 2 – иногда шершни наносят ощутимый урон «нуклеусным» пчелам

дится под лучами солнца, то в результате сильного перегрева пчелы выкучиваются у летка и затем разлетаются [Хидешели, 1970]. В нашем случае нуклеусы были расположены с учетом этого фактора – они в течение дня находились под тенью крон деревьев. Только в одном случае растущая рядом с «нуклеусным» деревом осина упала, и данный нуклеус в самое жаркое время дня остался под лучами солнца. В результате пчелы этого нуклеуса разлетелись.

Выводы и заключения. Таким образом, на основе результатов наших исследований, можно утверждать, что биотические факторы в заповеднике «Шульган-Таш» позволяют содержать нуклеусы как элементы естественных экосистем, что, в свою очередь, является условием успешного ведения селекционной работы в целях поддержания генетического разнообразия бурзянской популяции медоносной пчелы.

3.8. Изучение полетов маток в естественных условиях обитания темной лесной пчелы

Какие полеты совершает молодая матка – этот вопрос до сих пор интересует многих исследователей. Ряд авторов считает, что матка совершает два облета – ориентировочный и брачный [Руттнер, 1982; Луценко, 2008]. По их мнению, во время ориентировочного облета молодая женская особь запоминает месторасположение жилища, его окраску и форму, расположение летка и т.п., а во время брачного полета она спаривается с трутнями. С таким утверждением некоторые исследователи не согласны (Егошин, 2005). Они предполагают, что кроме таких полетов матка совершает еще и поисковые облеты, они нужны ей для нахождения места скопления трутней.

Целью настоящей работы было изучение полетов маток в естественных условиях обитания медоносной пчелы. Работа проводилась в заповеднике «Шульган-Таш» в 2013 г.

Выводы сделаны на основе анализа вылетов неплодной матки из нуклеусных ульев, расположенных в изолированном пункте, где устойчивый трутневый фон создается только бортевыми пчелиными семьями и «дичками». Каждый нуклеусный улей располагался отдельно на расстоянии более 20 м друг от друга. Вылет и возвращение матки в нуклеус, ее поведение на прилетной доске изучались с помощью видеозаписей (рис. 3.13(1,2)), которые велись с 11 ч 30 мин до 19 ч 30 мин.



Рис. 3.13. Изучение поведения матки на прилетной доске с помощью видеозаписей:
1 – ведется видеозапись; 2 – кадр видеозаписи

Для обсуждения предлагаем хронометраж видеозаписи, на которой отражено поведение матки со времени первого выхода ее на леток и до брачного полета. Рассматриваемый нуклеус был сформирован 29 июня на росевую матку, вышедшую из маточника 28 июня. Видеозаписи велись с 30 июня по 9 июля (табл. 3.2).

Хронометраж поведения матки выявил следующее. Матка вышла на первый облет 1 июля, в 4-хдневном возрасте. Она вышла из улья после 17 ч. Пробыла в первом облете около 1 мин.

2 июля между 13 и 16 ч матка выходила из нуклеуса 8 раз. При этом она в двух случаях не улетала, а вышла и зашла обратно, в двух случаях совершала облет около 1 мин, в трех случаях – более 3 мин, в одном случае – более 8 мин.

3 июля, при благоприятной погоде, матка между 13 и 15 ч дня была в двух коротких, до 0.5 мин, облетах. В одном случае облета не было, матка вышла и зашла обратно.

4 июля между 13 и 17 ч матка вышла из нуклеуса 6 раз. При этом она в одном случае вышла и зашла обратно, в четырех случаях совершала короткие облеты (от 25 с до 1 мин 23 с), в одном случае – затяжной облет (улетела на 8 мин).

5 июля после 17 ч матка совершала 2 затяжных облета. В первом случае она пробыла в облете более 6 мин, во втором – более 18 мин. Между первым и вторым вылетом матка пробыла в нуклеусе 4 мин. Считаем, что второй вылет матки был брачным.

Описание поведения матки по видеозаписям

| Дата | Поведение матки | | |
|---------|--------------------------|---|--------------------------|
| | время выхода из нуклеуса | продолжительность нахождения на прилетной доске | продолжительность полета |
| 30 июня | не вышла | – | – |
| 31 июня | не вышла | – | – |
| 1 июля | 17 ч 16 мин 46 сек | 16 сек | 57 сек |
| 2 июля | 13 ч 26 мин 18 сек | 9 сек | 52 сек |
| 2 июля | 14 ч 05 мин 27 сек | 9 сек (зашла обратно) | |
| 2 июля | 14 ч 07 мин 08 сек | 34 сек | 1 мин 01 сек |
| 2 июля | 14 ч 39 мин 26 сек | 18 сек (зашла обратно) | |
| 2 июля | 14 ч 42 мин 39 сек | 43 сек | 3 мин 12 сек |
| 2 июля | 15 ч 16 мин 04 сек | 38 сек | 8 мин 13 сек |
| 2 июля | 15 ч 33 мин 17 сек | 7 сек | 3 мин 47 сек |
| 2 июля | 15 ч 45 мин 15 сек | 17 сек | 3 мин 39 сек |
| 3 июля | 13 ч 26 мин 57 сек | 10 сек (зашла обратно) | |
| 3 июля | 14 ч 06 мин 56 сек | 55 сек | 20 сек |
| 3 июля | 14 ч 35 мин 07 сек | 20 сек | 26 сек |
| 4 июля | 13 ч 06 мин 03 сек | 31 сек | 25 сек |
| 4 июля | 14 ч 20 мин 57 сек | 44 сек (зашла обратно) | |
| 4 июля | 14 ч 22 мин 01 сек | 21 сек | 1 мин 23 сек |
| 4 июля | 14 ч 36 мин 21 сек | 12 сек | 39 сек |
| 4 июля | 16 ч 09 мин 19 сек | 24 сек | 50 сек |
| 4 июля | 16 ч 22 мин 55 сек | 23 сек | 8 мин 00 сек |
| 5 июля | 15 ч 58 мин 36 сек | 14 сек (зашла обратно) | |
| 5 июля | 17 ч 28 мин 02 сек | 22 сек | 6 мин 25 сек |
| 5 июля | 17 ч 39 мин 04 сек | 37 сек | 18 мин 7 сек |
| 6 июля | 17 ч 13 мин 14 сек | 35 сек | 31 мин 29 сек |
| 7 июля | не вышла | – | – |
| 8 июля | не вышла | – | – |

6 июля матка совершала, на наш взгляд, повторный брачный облет. Она вылетела из гнезда после 17 ч и побыла в полете 31 мин 29 с.

7 и 8 июля выход матки из нуклеуса не зафиксирован.

9 июля произведен осмотр гнезда и выявлено, что матка начала откладывать яйца. Это показывает, что матка удачно спарилась с «бортевыми» трутнями 5–6 июля.

Мы придерживаемся того мнения, что матка совершает не только ориентировочные и брачные полеты, но и поисковые. С биологической точки зрения заблаговременное выявление маткой места сбора трутней более целесообразно. В противном случае, ей пришлось бы искать отцовских особей во время брачного полета, что маловероятно.

Таким образом, анализ вылетов матки приводит нас к следующим выводам:

- 1) матка совершала первый облет в 4-хдневном возрасте;
- 2) ориентировочных облетов совершено 8: на наш взгляд, полеты продолжительностью до 3 мин являются ориентировочными;
- 3) совершено 6 поисковых вылетов: мы считаем, что полеты продолжительностью от 3 до 8 мин являются поисковыми;
- 4) матка совершала 2 брачных полета: полеты продолжительностью более 8 мин, скорее всего, являются брачными;
- 5) первый брачный вылет матка совершала в 8-дневном возрасте.

3.9. Годовой жизненный цикл бурзянской бортевой темной лесной пчелы

В заповеднике «Шульган-Таш» (1958, 22 351 га) и на сопредельной территории подавляющее большинство пчелиных семей бурзянской популяции *Apis mellifera mellifera* L. живет в условиях бортевого пчеловодства и дикого обитания [Юмагузин, 2011].

Пчелиные семьи, живущие в условиях природы в дуплах деревьев, создают устойчивый трутневый фон на данной территории, поэтому селекционно-племенная программа учреждения предусматривает использование этих семей пчел как отцовских [Косарев и др., 2011].

В связи с вышеизложенным, для заповедника «Шульган-Таш» изучение сроков естественного вывода трутней в бортевых пчелиных семьях актуально.

На наш взгляд, определение периодов в годовом жизненном цикле аборигенных пчел, обитающих в условиях бортевого пчеловодства, позволит решить поставленную задачу. Данная работа выполнена в заповеднике «Шульган-Таш» в 2006–2012 гг.

Периоды в годовом цикле жизни пчел [Жданов, 1961; Папаян и др., 2012] определены с учетом обитания местных пчел в условиях бортевого пчеловодства. При этом сроки фенологических явлений в жизни аборигенных пчел [Петров, 1970] стали основой оригинальной методики по определению этих периодов.

Даты фенологических явлений в жизни пчел (табл. 3.3) определены по данным ведомостей весенней и осенней ревизий бортей, оснащения пустующих жилищ пчел, заселенности роями оснащенных жилищ, летней проверки от медведя. Также анализировались фенологические анкеты, заполненные государственными инспекторами и научными сотрудниками учреждения. Особо ценными в на-

Таблица. 3.3

Сезонные явления в жизни бортовых пчелиных семей в 2006–2012 гг.

| Фенологические явления | Год | | | | | | | В среднем |
|------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------|
| | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | |
| Частичный облет пчел | 10.03 | 16.03 | 14.03 | 01.03 | 29.03 | 22.03 | 2.04 | 16.03 |
| Массовый очистительный облет пчел | 12.04 | 20.04 | 28.03 | 29.03 | 15.04 | 14.04 | 8.04 | 09.04 |
| Начало отстройки гнезда | 22.04 | 27.04 | 22.04 | 30.04 | 20.04 | 28.04 | 18.04 | 23.04 |
| Начало массового полета пчел на вы | 29.04 | 2.05 | 3.05 | 28.04 | 26.04 | 30.04 | 20.04 | 28.04 |
| Клен остролистный, начало цветения | 10.05 | 08.05 | 05.05 | 03.05 | 07.05 | 13.05 | 24.04 | 06.05 |
| Клен остролистный, конец цветения | 16.05 | 19.05 | 14.05 | 18.05 | 20.05 | 23.05 | 09.05 | 17.05 |
| Начало росения | 11.06 | 15.06 | 02.06 | 30.05 | 28.05 | 30.05 | 28.05 | 02.06 |
| Конец росения | 10.07 | 8.07 | 10.07 | 09.07 | 28.06 | 20.07 | 26.06 | 07.07 |
| Липа мелколистная, начало цветения | 28.06 | 06.07 | 07.07 | 03.07 | 25.06 | 08.07 | 16.06 | 02.07 |
| Липа мелколистная, конец цветения | 16.07 | 21.07 | 24.07 | 16.07 | 14.07 | 24.07 | 30.06 | 18.07 |
| Начало изгнания трутней из гнезд | 1.09 | 23.08 | 22.08 | 19.08 | 14.08 | 10.08 | 17.08 | 19.08 |
| Заключительная генерация расплода | 18.09 | 12.09 | 14.09 | 09.09 | 02.09 | 06.09 | 04.09 | 09.09 |

ших исследованиях стали опросные данные местных бортевиков-охотников. Хочется подчеркнуть, что бортевики обычно немногословны, но очень наблюдательны.

В результате проведенных работ нами выделены следующие периоды в годовом жизненном цикле бортевых пчелиных семей. В своих исследованиях мы исходили из того, что жизненные циклы семей пчел, обитающих в искусственных и естественных дуплах деревьев, совпадают.

Первый период – зимнее размножение. Этот период начинается с червления пчелиных маток. Нами предполагается, что начало кладки маткой первых яиц приходится в среднем на 26 февраля.

В 60-х гг. прошлого века начало яйцекладки маток изучалось путем вскрытия в январе – апреле 16 семей пчел, живущих в естественных дуплах деревьев [Петров, 1970]. После осмотра этих семей было установлено, что 20% маток приступили к червлению в январе, 60% – в феврале и марте, 20% – в апреле. При этом предполагалось, что в январе – начале февраля червление маток происходит вынужденно, а именно – по причине беспокойства семей пчел куницей или дятлом. Мы в своих исследованиях опирались в основном на опросные данные местных охотников-бортевиков, которым не раз приходилось зимой обследовать гнезда погибших бортевых семей пчел и «дичков», разоренных куницей. Обычно в незащищенные дупла куница проникает довольно легко. Но бывают и другие причины гибели семей. К примеру, автору статьи лично 2 раза пришлось участвовать в осмотре гнезд пчелиных семей, погибших, соответственно, 14 и 21 марта, по причине падения бортевого дерева. Эти бортевые пчелиные семьи имели небольшой, размером до 7 см, закрытый расплод.

Второй период – весенний облет пчел, который определяется визуально. Период начинается в среднем с 16 марта и продолжается в среднем до 9 апреля. Обитание аборигенной пчелы в дуплах деревьев позволяет использовать теплые дни весны для облета. Сначала происходит частичный, затем массовый очистительный облет пчел. В мартовские оттепели, когда воздух прогревается до 8–10°C, бортевые пчелиные семьи совершают первый частичный облет. Этот облет происходит в среднем 16 марта. В это время в лесу еще лежит плотный снег. В такие дни бортевики стараются на лыжах пройти свой обход, и по силе облета пчел (если повезет, конечно) или по

каловым пятнам, оставленным на снегу вокруг бортевого дерева, пытаются выяснить состояние семей пчел. Как правило, частичный облет совершают только сильные пчелиные семьи. В апреле, с наступлением устойчивой теплой погоды, при температуре воздуха выше 10⁰С, происходит массовый очистительный облет пчел. Его средняя дата – 9 апреля. Время между очистительным и массовым облетами составляет в среднем 24 дня.

Третий период – выход последних пчел зимней генерации. Период начинается с 9 апреля, с массового облета пчел, и продолжается до 30 апреля. Это время является критическим периодом для семей пчел, так как отход перезимовавших пчел становится больше числа молодых пчел. В третьем периоде состояние слабых семей полностью зависит от погодных условий весны. Если в конце апреля преобладают дождливые и холодные дни, то слабые семьи обычно погибают. Бортевики в весенних ведомостях так и указывают причину гибели таких семей – «от слабости». В то же время сильные пчелиные семьи занимаются уже «побелкой» сотов. Средняя дата начала обновления гнезда – 23 апреля. Зацветание ивовых особенно сильно побуждает семьи пчел к отстройке гнезда. Некоторые пчелиные семьи могут строить новые соты до 5–6 см. Начало цветения ивовых приходится в среднем на 28 апреля.

Четвертый период – народнение пчел весенней генерации. Определяется во время весеннего осмотра бортей. В среднем период начинается с 30 апреля, продолжается до 15 мая. В это время пчелы активно строят новые соты. Этому способствует принос пчелами нектара и пыльцы с кустарниковой и травянистой растительности. В четвертом периоде в гнезде пчел появляются соты с трутневыми ячейками. По нашим наблюдениям, трутневые соты строятся отдельным «язычком». В гнезде этот «язычок» обычно располагается с противоположной стороны от летка. Бывает и так, что некоторые семьи перестраивают пчелиные ячейки на трутневые. Расположение трутневых ячеек в нижней части гнезда встречается крайне редко. Даже если они есть, пчелы эти соты обычно наполняют нектаром. Главный нектаронос весны – клен остролистный зацветает в среднем 6 мая, средняя продолжительность его цветения 11 дней. Цветение клена играет огромную роль в жизни бортевых пчел – с этого времени наблюдается интенсивное строительство сотов, увеличивается яйцекладка матки, появляется засев в трутневых ячейках.

Бортевики отмечают, что появление трутневого расплода полностью зависит от силы семьи.

Пятый период – предроевое состояние пчел – является особенно важным периодом, который длится с 15 мая по 2 июня. Бортевики всегда стараются угадать сроки этого периода, от этого зависит своевременное оснащение пустующих жилищ для естественного заселения их роями. Заранее оснащать дупло нельзя – у подготовленных для пчел жилищ могут появиться другие «хозяева» (осы, шершни, пауки, муравьи и т.п.). При позднем оснащении рои улетят к другим жилищам. Предроевое состояние пчел определяется путем визуальных осмотров. Каждый бортевик старается определить этот период по силе лета пчел, их поведению около летка и т.п. На наш взгляд, предроевое состояние пчел бортевиком, скорее всего, определяется интуитивно. Сроки этого периода нами уточнялись по ведомостям оснащения пустующих жилищ.

Шестой период – роение – длится в среднем со 2 июня по 7 июля. Мы считаем, что в это время в бортевых пчелиных семьях появляются полноценные и половозрелые трутни. Хотя в период массового роения пчел бортевики постоянно проверяют заселенность оснащенных ими жилищ пчел, момент роения семей или заселения роем дупла по-счастливилось увидеть немногим. Это объясняется тем, что процесс роения происходит очень быстро (не более 20 мин), и вышедший рой прививается очень высоко. Заметить с земли привитый на ветке дерева рой (тем более, его снять) практически невозможно. Сроки шестого периода определены по ведомостям заселенности роями жилищ пчел.

Седьмой период – главный медосбор. Длится в среднем со 2 по 18 июля. Продолжительность цветения основного нектароноса аборигенных пчел – липы мелколистной – составляет в среднем 16 дней. В период главного медосбора пчелы всю энергию направляют на медосбор. С зацветанием липы роение пчел затормаживается и прекращается.

Восьмой период – послемедосборный. Он длится с 18 июля по 19 августа. Характерный признак этого периода – это изгнание трутней из гнезда, что указывает на окончание активного медосборного периода. Бортевики отмечают, что в послемедосборный период намного повышается злобливость пчел. Это объясняется усилением хищничества главного врага пчел – медведя. В это время в лесу бывает мало излюбленной им растительности – дягиля, борщевика,

дудника и т.п. Поэтому медведь-«бортевик» начинает настойчиво разыскивать и разорять борти. В это время в обходах каждые три дня визуально проверяется состояние семей пчел с целью проведения своевременных защитных мероприятий. Результаты осмотра заносятся в ведомость летней проверки семей. Такой частый осмотр пчел позволяет достаточно точно определить сроки изгнания трутней. Средняя дата изгнания трутней из гнезда – 19 августа.

Девятый период – переход к зимней жизни. Продолжается этот период от изгнания трутней (19 августа) до выхода последнего расплода (9 сентября). Сроки выхода последнего расплода определяются достаточно точно, так как это совпадает со временем начала осенней ревизии бортей. Дело в том, что основной целью этой ревизии является правильная подготовка гнезда пчел к зиме путем вырезания лишних медоперговых сотов. Пока в гнезде есть расплод, бортевики не будут открывать гнездо и вырезать соты.

Десятый период – зимний покой, он продолжается с момента выхода последнего расплода осенью (9 сентября) до начала откладки яиц маткой во второй половине зимовки (26 февраля). Затем начинается новый цикл.

Таким образом, на основе изучения естественного ритма годового цикла бурзянских бортевых пчел можно сделать следующие выводы:

- 1) в бортевом пчеловодстве выявлены десять периодов в годовом цикле жизни аборигенных пчел;
- 2) сроки фенологических явлений в жизнедеятельности пчел изменяются в широких пределах;
- 3) в бортевых пчелиных семьях трутневый засев появляется в первой декаде мая, половозрелые трутни – в начале июня;
- 4) на наш взгляд, использование в племенном деле роевых «пасечных» маток и половозрелых «бортевых» трутней позволит получить биологически полноценных и генетически многообразных плодных пчелиных маток бурзянской популяции пчел.

3.10. К вопросу о сохранении темной лесной пчелы

Восстановление, сохранение и дальнейшее рациональное использование генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы, как и других популяций, возможно при наличии федеральных и

региональных программ, национальной стратегии и плана действий по сохранению животных, которых на сегодняшний день в России не хватает. Реализация данных мероприятий требует осмысления и внедрения фундаментальных современных стратегий, которые будут включать в себя: разработку, утверждение и исполнение комплекса научных исследований, организационно-хозяйственные и правовые меры, выделение материально-технических и финансовых средств, использование возможностей современных образовательных технологий и инновационных разработок в средних и высших учебных заведениях, что в конечном итоге изменит традиционную стратегию селекции пчел (рис. 3.14.).

В данном случае необходимо отметить, что пчеловодство, в основном, остается за правовыми рамками, которые охватывают остальные отрасли животноводства. В частности, в Республике Башкортостан было принято постановление Правительства Республики Башкортостан «О создании Координационного совета по племенной работе при Правительстве Республики Башкортостан» от 31 марта 2009 г. №121. Основной целью деятельности Совета является координация деятельности хозяйствующих субъектов разных форм собственности в области племенного животноводства, внедрения единой системы управления во всех племенных хозяйствах. Во исполнение вышеназванного постановления был издан приказ Министерства сельского хозяйства Республики Башкортостан о создании единой Республиканской электронной базы данных племенного животноводства. Для поддержания ее в рабочем состоянии образован Региональный центр информационных технологий в животноводстве при ГУСП «Башкирский племенной сервис».

При проведении всех указанных мероприятий пчеловодство не было охвачено. Также стоит остановиться на нормативно-правовых базах. В Республике приняты законы «О развитии сельского хозяйства в Республике Башкортостан», «О племенном животноводстве», «О пчеловодстве», «О ветеринарии», но единственный документ, касающийся пчеловодства, на сегодняшний день остается недействительным, так как завоз пчел других подвидов на территорию Республики Башкортостан продолжается. Сложившаяся ситуация требует осмысления и принятия кардинальных мер как по сохранению башкирской популяции темной лесной пчелы, так и по развитию пчеловодства в целом.

Рассмотрим первое направление. При сложившейся ситуации необходима консолидация работников педагогической сферы как средних, так и высших учебных заведений. Это позволит вести подготовку высококвалифицированных специалистов в области пчеловодства, начиная с профильных классов общеобразовательных учреждений и заканчивая подготовкой дипломированных специалистов, обучившихся в высших учебных заведениях. При этом педагоги смогут использовать элементы воспитывающего обучения. Сущность воспитания, как мы знаем, заключается в целенаправленном превращении социального опыта в опыт личный, приобщающий человека к богатству человеческой культуры.

Значимую роль в процессе обучения дисциплине «Пчеловодство» сыграют учебно-опытные хозяйства, функции которых – выращивание плодово-ягодных культур и разведение медоносных пчел. Содержание, разведение пчел, наблюдение за ними, сезонные работы на пасеках станут источником мировоззренческого, экологического, трудового, эстетического, этического, патриотического и гражданского воспитания.

При этом необходимо учесть, что, работая непосредственно с пчелами, педагоги используют различные группы методов обучения и формы организации обучения пчеловодству, например: наглядные, практические и словесные; экскурсии на пасеку во время кочевки, медосбора, зимовки, выставки пчел из зимовника в весенний период и т.д. Применение всех указанных воспитательных элементов приводит к достижению личностных и социальных целей, которые в нашем случае совпадают и должны быть направлены на сохранение башкирской популяции темной лесной пчелы. При этом происходит воспитание индивидуума, который осознает уникальность традиционного животноводства, оценивает изучаемый объект как историкокультурное наследие и как национальный объект.

Не стоит забывать о влиянии личности учителя на воспитание мировоззрения и отношение к окружающей среде у школьников и студентов. Многие психологи подчеркивают, что «индивидами рождаются, а личностью становятся». «Личность, – подчеркивал А.Н. Леонтьев, – есть относительно поздний продукт общественно-исторического и онтогенетического развития личности». Человек, достигший уровня личности, обладает определенной иерархией мотивов, т.е. способен подчинять низшие мотивы высшим и преодолевать

непосредственные побуждения ради высших. Он относительно независим от внешних воздействий и ведет себя в соответствии с собственными, самостоятельно, сознательно выработанными целями и намерениями. Человек как личность является носителем исторически выработанных и общественно, социально значимых качеств, форм поведения, деятельности. Качества личности, черты личности всегда значимы для других людей [Дубровина и др., 2003].

Пользуясь определением известного французского писателя А. де Сент-Экзюпери, можно сказать, что личность – «человек как узел связи». Связи личности могут далеко выходить за пределы ее непосредственного круга общения, соотноситься с обществом, с миром людей вообще [Дубровина и др., 2003]. Именно это определяет активность личности – ее способность производить значимые изменения в окружающей среде. Таким образом, учитель и педагог должен использовать свое влияние как личности, педагогические знания, умения и мышление для реализации приоритетных действий по стратегии сохранения «культурного биоразнообразия» как в целом, так и непосредственно популяций медоносных пчел, которые эволюционно длительное время формировались и совершенствовались наряду с глобальными изменениями, происходящими на Земле.

Природа и общество представляют единую динамическую систему, и изменения в биосфере не могут не затрагивать биологической сути самого человека и всего живого, что его окружает. Неблагоприятные явления, вызванные нарушением экологического равновесия, с каждым годом усиливаются и приводят к уменьшению генетического разнообразия биосферы, увеличению генетического груза популяций и видов, изменению исторически сложившихся структур живых организмов и др. Одно из фундаментальных свойств жизни – ее естественная дифференциация на соподчиненные уровни или популяции, которые формировались на протяжении эволюционно длительного периода.

В животноводстве под популяцией понимают совокупность особей, отличающихся по своей генной структуре от других совокупностей особей данного вида, подвида, линии или отдельной подвидовой группы, населяющих определенную территорию (географическую зону, область, район, конкретное животноводческое хозяйство) и размножающихся при свободном спаривании (панмиксии). Различают естественные и искусственные популяции. Первые из них

формируются под действием естественного отбора (дикие животные), вторые образуются в результате искусственного отбора, проводимого человеком (подвиды и линии животных).

В агропромышленном комплексе человек работает, прежде всего, с искусственными популяциями животных и растений, но медоносная пчела является исключением из этого. Пчелиная семья сама добывает необходимые для жизнедеятельности корма и воду, выбирает и осваивает жилище, поддерживает нужные условия существования внутри гнезда. Все эти процессы могут протекать в пчелиной семье только во взаимодействии с окружающей средой.

Медоносные пчелы (*Apis mellifera*) формировались как вид несколько десятков миллионов лет, эволюционируя и распространяясь в зависимости от изменений природных условий. В результате этого образовались популяции пчел, идеально приспособившиеся к различным природно-климатическим условиям. По сегодняшний день человечество не смогло вывести самостоятельную линию медоносной пчелы, которая полностью зависела бы от него. По убеждению брата Адама (пасеки Бакфастского монастыря), естественные подвиды приносят с собой некоторые хозяйственно полезные признаки, нужные селекционеру, работающему на продуктивность, но не полный их набор (интенсивное развитие сильной семьи при ройливости, хорошую зимостойкость, устойчивость к заболеваниям, хорошую медопродуктивность, умеренное прополисование, малое количество нестандартных ячеек сот и др.). Эту комбинацию селекционеру теоретически можно осуществить в тщательно продуманной программе скрещивания и отбора на основе менделеевских законов и создания наследуемых новых комбинаций. Это идеальное представление, которое не вполне осуществимо из-за большого количества наследуемых факторов [Руттнер, 2006].

В результате усиленного антропогенного влияния в современном пчеловодстве происходит глобальная гибридизация пчел. Хорошая продуктивность гибридов – явление преходящее, а между тем пчеловоды повсюду занимаются бесконтрольным скрещиванием со всеми его отрицательными последствиями (снижение яйценоскости маток, зимостойкости и резистентности, продуктивности пчелиных семей и др.).

Исходя из вышесказанного, приходим к решению проблем второго направления, то есть селекционной работы с изучаемым объектом (медоносная пчела). Сложившаяся ситуация требует разработки и реализации локальных (региональных) селекционных программ

разведения пчел с применением популяционной генетики, в основу которой входит установление генетической структуры совокупности особей с помощью комплексной бонитировки. Данное мероприятие должно быть основано на комплексе ветеринарно-санитарных мероприятий, оценке продуктивности, хозяйственно полезных признаков, оценке и отборе по происхождению (отцовская и материнская стороны) и внешних признаков (морфометрический метод), а также молекулярно-генетических методах.

Разработка селекционной программы невозможна без знаний ситуации по таксономической принадлежности пчел на пасеках всех пятидесяти четырех административных районов Республики Башкортостан. Данная работа должна быть основана на идентификации медоносных пчел для дальнейшей паспортизации пасек с созданием карт таксономической принадлежности пчел на пасеках районов по населенным пунктам.

Следующий шаг – создание на территории Республики Башкортостан сети трехступенчатой системы разведения пчел:

- 1) племенные заводы (совершенствуют существующую линию, создают линии, испытывают);
- 2) племенные репродукторы (размножают и снабжают товарные пасеки);
- 3) товарные и личные пасеки.

Согласно «островной модели» популяционной системы С. Райта [Wright, 1940], последняя, т.е. популяция, состоит из «ядра» и периферических субпопуляций, которые постоянно обмениваются друг с другом генетическим материалом, подвержены случайному дрейфу генов, равно как и давлению различных форм. Было доказано, что и в природе, и в эксперименте популяционная система, благодаря реципрокному балансу всех известных факторов эволюции, сохраняет в ряду поколений генетическую характеристику предковой популяции, хотя в отсутствие «ядра» системы эти концентрации генов могут вовсе и не быть свойственными ныне живущим популяциям и реконструироваться только в процессе усреднения по всем компонентам структуры [Алтухов, 2003].

Также была обнаружена отрицательная обратная связь между численностью периферических субпопуляций *D. melanogaster* и иммиграцией в них мух из ядра системы. Оказалось, что чем меньше численность островных субпопуляций, тем больше приток особей в них с «континента» и наоборот. Такая же зависимость была

прослежена на природных популяциях других видов и даже у человека. Например, у бабочек *Euphydryas aditha* отмечен очень высокий разлет особей, когда величина колонии составляла около 100 особей (до 100%) и лишь 0–7.3% при величине колонии 1 500 особей [Алтухов, 2003]. Мы имеем дело с популяционным «суперорганизмом», способным сохранять генетическое разнообразие как память о предшествующих этапах своего развития на протяжении десятков, сотен и тысяч поколений.

Если опираться на ясные представления о системной организации популяций и провести сбор и анализ первичного материала по всем элементам популяционной структуры, то можно прийти к выводу: при контролируемом и умеренном антропогенном влиянии, система как целое должна устойчиво сохранять генетический состав, унаследованный от прапопуляции. Согласно вышесказанному, целесообразно создать на территории республики племенные заводы в ядре башкирской популяции темной лесной пчелы, которые будут располагаться в Бурзянском районе (ГПЗ «Шульган-Таш»), Белорецком и Зилаирском районах (горно-лесная зона), и племенные репродукторы, которые будут охватывать периферию этой популяции (приграничные административные районы). Это позволит создать защиту и восстановление исторически сложившихся структур совокупности субпопуляций башкирской пчелы. С учетом того, что в горно-лесной природно-климатической зоне традиционными занятиями населения в основном являются скотоводство и пчеловодство, необходимо учредить территории традиционного аграрного хозяйствования с соответствующей экономической компенсацией, которая предотвратила бы внедрение сюда новых подвидов пчел.

Таким образом, на сегодняшний день основные аргументы в пользу сохранения генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы экономико-биологические, научные, культурно-исторические. Решение всех этих проблем требует реализации комплексных и стратегических мероприятий, охватывающих различные направления и слои общества: образование, отрасли агропромышленного комплекса, перспективные селекционно-племенные программы, внедрение сети генофондных хозяйств, современные методы идентификации и т.д. С учетом рассмотренных аспектов, мы считаем целесообразным реализовать комплексную стратегию по сохранению башкирской пчелы в республиканских программах развития агропромышленного комплекса и народного образования.

Глава 4

БОЛЕЗНИ И ИММУНИТЕТ ТЕМНОЙ ЛЕСНОЙ ПЧЕЛЫ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Темная лесная пчела в результате длительной эволюции в условиях резко-континентального климата Урала приобрела признаки, обеспечивающие выживание в условиях длительных зимовок при критически низких температурах окружающей среды. До появления человека на Урале подвид темная лесная пчела самостоятельно справлялся с трудностями длительных зимовок и болезнями того времени. С появлением человека эволюция темной лесной пчелы стала протекать уже в сочетании естественного отбора с антропогенным.

К сожалению, человек еще больше навредил аборигенной популяции темной лесной пчелы на Урале занесением нехарактерных для пчел данной популяции болезней – варроатоза, нозематоза, гнильца, вирусов и др. В результате всего процесса иммунитет и защитные механизмы, приобретенные темной лесной пчелой уральской популяции в течение длительной эволюции в данной местности, оказались бесполезными по отношению к новым, неизвестным для пчелы данной популяции, болезням. На сегодняшний день уральская популяция темной лесной пчелы, несмотря на уникальную приспособленность к условиям обитания, не может самостоятельно справиться с современными болезнями пчеловодства и поэтому может погибнуть без помощи человека.

В этой главе представлены исследования, посвященные решению вопросов о болезнях темной лесной пчелы уральской популяции и путях повышения иммунитета, описанные М.Ф. Абдуллиным, М.В. Бакаловой, Л.Р. Гайфуллиной, М.Г. Гиниятуллиным, Р.А. Ильясовым, А.Г. Николенко, А.В. Поскряковым, А.А. Саттаровой, Е.С. Салтыковой, Г.Я. Суюндуковой, В.Р. Туктаровым, Ю.В. Туктаровой, Н.А. Уразбахтиной, Р.Г. Фархутдиновым, А.Я. Шариповым, В.М. Шафиковой и Ф.Г. Юмагужиным.

4.1. Влияние степени заклешенности пчелиных семей на экстерьерные показатели рабочих пчел

Варроатоз – одно из наиболее распространенных инвазионных заболеваний медоносных пчел. В настоящее время из-за наносимого ущерба эта болезнь представляет одну из актуальных проблем пчеловодства и отнесена Международным эпизоотическим бюро в список «Б» карантинных болезней пчел, наряду с американским гнильцом и акарапидозом [Гробов и др., 1987]. Варроатоз поражает личинок, куколок и взрослых пчел [Муравская, Мельник, 2005]. Установлено значительное снижение содержания общего белка и активности антибактериальных белков (лизоцима и агглютининов) при высокой интенсивности инвазии клещом варроа [Немкова, Руденко, 2003].

Несмотря на то, что клещ варроа представляет серьезную угрозу для медоносных пчел всего мира в течение уже почти тридцати лет, классификация его в том виде, как она принята зоологами сейчас, сложилась сравнительно недавно.

Впервые самки клеща были обнаружены на теле среднеиндийских пчел на острове Ява энтомологом Эдвардом Якобсоном. Детально изучен и описан паразит был А. Oudemans [1904], который дал ему название *Varroa jacobsoni*. Австралийские ученые D.L. Anderson и J.W. Trueman [2000], изучив мтДНК ген CO-I и морфологические характеристики многих популяций *V. jacobsoni* из различных регионов мира, пришли к выводу, что это сборный вид и разделили его на два вида: *Varroa jacobsoni* паразитирующий на *Apis cerana* F. в регионе Малайзия-Индонезия и *Varroa destructor* Anderson & Trueman, поражающий своего естественного хозяина *Apis cerana* на материковой Азии, а также *Apis mellifera* L. по всему миру [Anderson, Trueman, 2000]. В 1977 г. клещ варроа впервые был обнаружен на пасеках Республики Башкортостан и описан как клещ *Varroa jacobsoni* [Чанышев, Смирнов, 1977].

Большой интерес представляет сравнение морфометрических показателей клеща варроа, отобранного на медоносных пчелах Республики Башкортостан, с данными D.L. Anderson и J.W. Trueman [2000] с целью подтверждения видовой идентификации паразита. Целью наших исследований являлось также изучение влияния степени заклешенности пчелиных семей на морфометрические показатели рабочих пчел.

Исследования проводили на бортевых пчелах заповедника «Шульган-Таш» Бурзянского района Республики Башкортостан. Для подтверждения видовой идентификации проводили морфометрические измерения размеров тела 50 самок клеща *Varroa* с использованием окуляр-микрометра. Для изучения влияния степени заклещенности семей на морфологические признаки рабочих пчел было сформировано по принципу аналогов три группы по 3 пчелосемьи в каждой.

Заклещенность семей первой группы составила 3%, второй – >15% и третьей – >25%. Определение экстенпораженности пчелиных семей клещами варроа осуществляли в соответствии с «Методическими указаниями по экспресс-диагностике варроатоза и определению степени поражения пчелиных семей клещами варроа в условиях пасеки», утвержденными Главным управлением ветеринарии 16.01.1984 г. Экстерьерные признаки рабочих пчел определяли по общепринятым методикам. При этом изучали: длину хоботка, длину и ширину крыла, воскового зеркалаца, третьего тергита и стернита.

Как показали проведенные исследования, средняя длина тела самок клеща *Varroa*, обнаруженных на бортевых пчелах Бурзянского района, колебалась в пределах от 1 140 до 1 190 мкм, составив в среднем 1 158 мкм (табл. 4.1). Ширина тела самок варьировала от 1 670 до 1 720 мкм, среднее значение – 1 706 мкм. Отношение этих двух показателей друг к другу (длины тела к его ширине) составило в среднем 1.47, т.е. форма тела самок не округлая, а вытянутая в ширину. Сравнивая полученные результаты с данными D.L. Anderson and J.W.H. Trueman [2000], можно сделать вывод, о том, что клещ *Varroa*, паразитирующий на пчелах республики, несомненно относится к виду *V.destructor*.

D.L. Anderson and J.W.H. Trueman [2000] идентифицировали два гаплотипа *V.destructor*, которые поражали *A.cerana* в Азии и стали паразитами *A.mellifera* по всему миру. Более распространен Корейский гаплотип, который будучи паразитом *A.cerana* в Корее, сейчас паразитирует и на *A.mellifera* в Европе, на Ближнем Востоке, в Африке, Азии, Северной и Южной Америке. Японско-Тайландский гаплотип встречается реже, являясь паразитом *A.cerana* в Японии и Тайланде, а также паразитом *A.mellifera* в Японии, Тайланде и в Америках. Корейский гаплотип *V.destructor* является более патогенным по отношению к *Apis mellifera*, чем Японско-Тайландский гаплотип.

Паразитирующий на медоносной пчеле Республики Башкортостан клещ *V. destructor* относится, вероятно, к широко распространенному корейскому гаплотипу. Однако в будущем необходимо определить последовательность ДНК для подтверждения этого.

Таблица 4.1

Морфометрические показатели самок клеща *Varroa*, отобранных на пасеках Республики Башкортостан

| Вид клеща | Размеры самок клеща <i>Varroa</i> | | |
|--------------------------------------|-----------------------------------|------------------|--------------------------|
| | длина тела, мкм | ширина тела, мкм | соотношение длина/ширина |
| <i>V.destructor</i> (Бурзянский р-н) | 1158.0±5.73 | 1706±8.23 | 1.47 |
| <i>V.jacobsoni</i> * (ср. знач.) | 1063.0 | 1506.8 | 1.41 |
| <i>V.destructor</i> * (ср. знач.) | 1167.3 | 1708.9 | 1.46 |

* Данные Anderson & Trueman [2000].

В нашем исследовании изучение влияния степени экстенпораженности семей пчел на экстерьерные признаки рабочих пчел позволило выявить обратную зависимость между размером отдельных показателей экстерьера пчел и степенью заклещенности семей. Инвазия пчелиных семей клещами варроа (при экстенпораженности > 25.0 + 5%) приводила к снижению длины хоботка рабочих пчел на 13%, длины воскового зеркала – на 10%, ширины – на 3% (рис. 4.1).

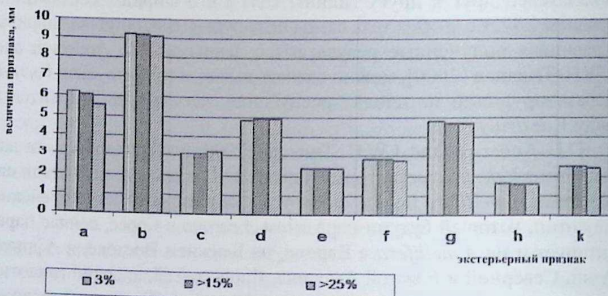


Рис. 4.1. Влияние разной степени экстенпораженности клещом *Varroa destructor* на экстерьерные признаки пчел: а – длина хоботка; б – длина крыла; с – ширина крыла; д – длина третьего тергита; е – ширина третьего тергита; ф – длина третьего стернита; г – ширина третьего стернита; h – длина воскового зеркала, к – ширина воскового зеркала

Достоверные различия выявлены и при изучении ряда других морфологических показателей рабочих пчел из семей с разной степенью заклещенности.

Полученные нами данные отражают влияние клеща на морфологию медоносных пчел, обитающих в естественных условиях дикой природы при минимальном антропогенном воздействии. В отличие от пчелиных семей, содержащихся на пасеках, популяция бурзянских бортевых пчел не охвачена современной технологией пчеловодства. Семьи этих пчел не подвергаются лечебным и профилактическим обработкам против варроатоза и других болезней. Изменение морфометрических показателей организма пчел при высокой степени заклещенности связано, вероятно, со снижением концентрации белка и других веществ в организме развивающихся особей при значительных потерях гемолимфы. После выхода насекомого из ячейки внешние признаки не изменяются и остаются постоянными независимо от возраста особей и условий кормления.

Таким образом, варроатоз остается в настоящее время наиболее распространенным инвазионным заболеванием медоносных пчел. Возбудитель варроатоза клещ *Varroa destructor* перешел к паразитированию на медоносных пчелах относительно недавно, и за этот короткий период пчелы еще не успели адаптироваться к новому паразиту. Поражая преимущественно расплод пчел, клещ оказывает отрицательное влияние на процессы формирования имагинальных структур развивающегося организма, вызывая достоверное уменьшение морфометрических показателей рабочих пчел в семьях с высокой степенью заклещенности.

4.2. Трофические и топические конкуренты бурзянской бортовой темной лесной пчелы

Бурзянская бортевая темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera*, живущая в условиях дикого обитания, бортевого пчеловодства и ульевого содержания, является важным компонентом естественных биоценозов Южного Урала.

Аборигенная пчела уникальна тем, что большинство семей данной популяции пчел живет в естественных условиях, выстраивая конкурентные отношения за кормовые ресурсы с другими беспозвоночными.

Цель настоящей работы – определение групп трофических и топических конкурентов бурзянской бортовой темной лесной пчелы и изучение конкурентных отношений между ними.

Работа выполнена в заповеднике «Шульган-Таш» (1990–2004 г., 2011 г.), выводы делаются на основе анализа динамики посещения насекомыми цветков дягиля – дудника лекарственного (*Angelica archangelica* L.).

Дягиль – многолетнее или двулетнее мощное растение, высотой до 2.5 м из семейства Ариáceае. Встречается по берегам водоемов, пойменным лесам и лугам, опушкам, логам. Для территории заповедника данный вид обычен и играет важную роль в биогеоценозах: является важнейшим летним кормом для бурого медведя и ценнейшим нектароносом, привлекающим многих насекомых-опылителей (Кильдиярова, 2010). Среди травянистых растений заповедника обладает наивысшей нектаропродуктивностью. Нектаропродуктивность одного растения дягиля достигает 2000.2 мг (Кучеров и др., 1998). Поэтому оно охотно посещается насекомыми-опылителями, тем более что его массовое цветение происходит до зацветания главного нектароноса – липы мелколистной (*Tilia cordata*).

Состав и численность насекомых изучены при проведении учетов относительной плотности бортовой пчелы, обитающей в естественных дуплах [Косарев, 2000].

Учеты проводились двумя группами учетчиков: первая группа работала стационарно в окрестностях пасеки с известной численностью пчелиных семей, мобильные группы – в урочищах, где абorigенная пчела обитает в условиях бортового пчеловодства и дикого обитания. Учетчики с 8 до 23 ч ежедневно фиксировали число насекомых-опылителей на 100 цветущих растениях дягиля, а также на разнотравье мезофильного луга. Разный уровень подготовки и обследования учетчиков позволил определить насекомых лишь до отряда.

Нами предполагалось, что плотность обитания пчелы медоносной около пасек, где численность семей пчел искусственно поддерживается человеком, намного выше, чем в ландшафтах, где она обитает в естественных и искусственных дуплах деревьев.

Результаты и их обсуждение. Наши исследования показали, что основными опылителями цветов дягиля являются насекомые из отрядов перепончатокрылые, двукрылые, чешуекрылые, полужесткокрылые и жесткокрылые (табл. 4.2).

**Численность насекомых-опылителей и посетителей
дьягиля лекарственного**

| Отряд | Среднее число насекомых-опылителей за 1 день, шт. | | | |
|-------------------------------|---|------|---------------|------|
| | в зоне пасек | | в зоне бортей | |
| | шт. | % | шт. | % |
| Перепончатокрылые | 908 | 72.9 | 611 | 57.2 |
| Двукрылые | 151 | 12.1 | 187 | 17.5 |
| Чешуекрылые | 103 | 8.2 | 58 | 5.4 |
| Полужесткокрылые | 42 | 3.4 | 72 | 6.7 |
| Жесткокрылые | 41 | 3.3 | 137 | 12.8 |
| Прямокрылые* | 1 | 0.1 | 1 | 0.1 |
| Стрекозы* | – | – | 2 | 0.2 |
| Равнокрылые* | – | – | 1 | 0.1 |
| Всего, шт. | 1246 | 100 | 1069 | 100 |
| в т.ч. пчела медоносная | 814 | 65.3 | 488 | 45.6 |
| доля (%) от перепончатокрылых | 89.6 | x | 79.8 | x |

* не являются опылителями или их значение как опылителей минимальное.

Как видно из табл. 4.2, интенсивность посещения соцветий дьягиля насекомыми-опылителями уменьшается в ряду «зона пасек – зона бортей».

Так, общее число насекомых, посещающих соцветия дьягиля в радиусе продуктивного лета пчел с пасек в среднем за 1 день, составило 1246 особей (из них пчел – 814).

При этом доля представителей перепончатокрылых составляла 72.9%, двукрылых – 12.1%, чешуекрылых – 8.2%, полужесткокрылых – 3.4%, жесткокрылых – 3.3%.

В зоне бортей посещаемость насекомыми ниже – в среднем 1069 особей за день (из них пчел – 488). В этих ландшафтах посещение соцветий дьягиля насекомыми из отряда перепончатокрылых составило 57.2%, двукрылых – 17.5%, жесткокрылых – 12.8%, полужесткокрылых – 6.7%, чешуекрылых – 5.4%.

Установлено, что бурзьянская бортевая темная лесная пчела выступает основным опылителем данного растения. В зоне пасек среднесуточная посещаемость пчелами дьягиля составила 65.3% от общей численности насекомых-опылителей, или 89.6% от перепончатокрылых, в зоне бортей – соответственно, 45.6 и 79.8%.

**Корреляция (r) посещений насекомыми-опылителями соцветий
дягиля в зоне пасек**

| Насекомые-опылители | Перепончатокрылые | | Двукрылые | Чешуекрылые | Полужесткокрылые |
|---------------------|-------------------|------------------|-----------|-------------|------------------|
| | кроме пчел | медоносные пчелы | | | |
| Пчелы медоносные | 0.53* | | | | |
| Двукрылые | -0.42 | -0.21 | | | |
| Чешуекрылые | 0.43 | 0.48 | -0.36 | | |
| Полужесткокрылые | 0.04 | 0.57* | 0.02 | 0.20 | |
| Жесткокрылые | 0.54* | 0.66* | -0.45 | 0.59* | 0.12 |

* отмечены статистически значимые показатели при уровне значимости $\alpha = 0.05$.

В наших исследованиях привлекает внимание тот факт, что при общем уменьшении интенсивности посещения дягиля насекомыми в ряду «зона пасек – зона бортей», в нем наблюдается увеличение численности насекомых из отрядов двукрылых, полужесткокрылых и жесткокрылых. Так, в радиусе продуктивного лета пчел с пасек на соцветиях дягиля учтены в среднем за день 151 муха, 42 клопа и 41 жук. В зоне бортей таких посещений, соответственно, оказалось в 1.2, 1.7 и 3.3 раза больше, они составили в среднем, соответственно, 187, 72 и 137 особей.

Согласно поставленной задаче, нами изучены коррелятивные связи между посещаемостью цветов дягиля аборигенными пчелами и другими насекомыми в зоне пасек и в зоне бортей.

С этой целью для каждой пары групп насекомых-опылителей определялся параметрический показатель связи – ранговый коэффициент корреляции Пирсона (r) (табл. 4.3; 4.4).

Как видно из табл. 4.3, в зоне пасек к основным трофическим конкурентам пчелы медоносной можно отнести другую группу перепончатокрылых ($r = 0.53$), клопов ($r = 0.57$) и жуков ($r = 0.66$), выявленные коэффициенты корреляции между ними достаточно высокие и значимые (табл. 4.3).

Между аборигенными пчелами и бабочками также установлена положительная связь ($r = 0.48$), но коэффициент корреляции статистически не значим.

В данной зоне активность посещения соцветий дягиля мухами отрицательно коррелирует не только с числом посещения пчелами ($r = -0.21$), но и с посещениями перепончатокрылыми ($r = -0.42$), бабочками ($r = -0.36$) и жуками ($r = -0.45$), хотя эти коэффициенты корреляции относительно невысоки и не значимы.

На наш взгляд, выявленную связь можно объяснить различной экологией этих групп насекомых. Бабочки, жуки и перепончатокрылые, в том числе медоносные пчелы, являясь насекомыми открытых солнечных местообитаний, активизируются в дневное время, несколько снижая активность после полудня. Мухи, в большинстве своем, – обитатели сомкнутых и тенистых местообитаний и, в силу этого, наиболее активны в утренние и вечерние часы.

Наши наблюдения показали, что в радиусе продуктивного лета пчел с пасек основными пищевыми конкурентами перепончатокрылых и бабочек являются представители отряда жесткокрылых. Выявленные между ними коррелятивные связи (соответственно, $r = 0.54$ и $r = 0.59$) статистически значимы и положительны.

Изучение внутриконтинентальных отношений дягиля лекарственного в зоне бортей также позволило выявить отношения пчелы медоносной с другими насекомыми-опылителями в естественных условиях их обитания (табл. 4.4).

Как видно из табл. 4.4, в зоне бортей установлены две статистически значимые достоверные положительные коррелятивные связи: между пчелой медоносной и бабочками ($r = 0.53$) и между жуками и бабочками ($r = 0.58$).

Таблица 4.4

Корреляция (r) посещений насекомыми-опылителями соцветий дягиля в зоне бортей

| Насекомые-опылители | Перепончатокрылые | | Двукрылые | Чешуекрылые | Полужесткокрылые |
|---------------------|-------------------|------------------|-----------|-------------|------------------|
| | кроме пчел | медоносные пчелы | | | |
| Пчелы медоносные | 0.08 | | | | |
| Двукрылые | -0.06 | 0.05 | | | |
| Чешуекрылые | -0.03 | 0.53* | 0.30 | | |
| Полужесткокрылые | 0.00 | 0.29 | 0.23 | 0.48 | |
| Жесткокрылые | -0.03 | 0.30 | -0.06 | 0.58* | -0.12 |

* отмечены статистически значимые показатели при уровне значимости $\alpha = 0.05$.

Согласно нашим исследованиям, в зоне расположения бортей, где отсутствует высокая концентрация медоносных пчел, между другими насекомыми-опылителями явной конкуренции нет, выявленные коэффициенты корреляции относительно невысоки и статистически не значимы.

На наш взгляд, отсутствие существенной конкуренции между насекомыми свидетельствует о трофической специализации опылителей и временной дифференциации периодов посещения растения. Скорее всего, в результате стремления животных к разобщению (антиаффилиционного рефлекса) происходит периодическое равномерное распределение насекомых-опылителей в природных условиях.

Таким образом, проведенные исследования позволят нам сделать следующие выводы:

1) дудник лекарственный привлекает насекомых-опылителей разных систематических и экологических групп, при этом бурзянская бортевая темная лесная пчела выступает основным опылителем данного растения;

2) основными трофическими и топическими конкурентами пчелы медоносной являются насекомые-опылители из отрядов пертончатокрылые, двукрылые, чешуекрылые, полужесткокрылые и жесткокрылые;

3) в зависимости от плотности обитания аборигенной пчелы меняются группы основных трофических и топических конкурентов – в зоне пасек ими являются клопы и жуки, в зоне бортей – бабочки.

4.3. Ветеринарно-санитарная характеристика башкирской популяции темной лесной пчелы при европейском гнильце

Одной из насущных проблем пчеловодства является поражение пчел бактериальными инфекциями, в частности европейским гнильцом [Пономарев, 2005, 2008]. Несмотря на вполне достаточную изученность, на сегодняшний день изыскание новых методов диагностики и лечения гнильцов остается актуальным вопросом [Туктаров, 2000; Куликов, 2005; Смирнов и др., 2005; Севастьянов, 2006; Игнатьева и др., 2013; Feldlaufer et al., 1993; Hornitzky, 2003, 2010; Doughty, 2004; Belloy et al., 2007].

Судя по данным ветеринарной отчетности формы №1, в Республике Башкортостан за последние годы зарегистрированы следующие заболевания пчел: из инфекционных – европейский гнилец, американский гнилец, септицемия; из инвазионных – нозематоз; из клещевых – акарапидоз, варроатоз. Анализ данных показал, что в Республике Башкортостан неблагополучные пункты по европейскому гнильцу имеются в следующих районах: Бураевский, Аургазинский (европейский и американский гнилец) и Альшеевский (европейский гнилец). Из возбудителей европейского гнильца чаще выделяются *Bacillus alvei*, ассоциации *Melissococcus plutonium*+*Enterococcus faecalis*, реже – *Brevibacillus laterosporus* [Туктаров и др., 2011].

На сегодняшний день основными рекомендуемыми и наиболее часто применяемыми средствами лечения гнильцовых бактериозов на пасеке являются достаточно эффективные препараты, содержащие окситетрациклин [Мачнев и др., 1999; Сотников и др., 1997; Смирнов и др., 2003; Ключко и др., 2006; Титарев, 2007; Туктаров и др., 2011]. Однако до сих пор проблема гнильцового поражения расплода остается достаточно острой, что связано, прежде всего, с полимикробной этиологией болезни и достаточно высокой устойчивостью возбудителей, а также с развитием у них резистентности к антибактериальным препаратам [Назмиев и др., 2012; Харитонов, 2012; Shimanuki et al., 1994; Smith et al., 2002; Waite et al., 2003]. Поэтому проблема изыскания новых методов лечения и профилактики европейского гнильца остается актуальной [Смирнов и др., 1998, 2005; Туктаров, 2000; Куликов, 2005; Севастьянов, 2006; Doughty et al., 2004; Belloy et al., 2007].

Министерством сельского хозяйства Российской Федерации 19 декабря 2011 г. подписан приказ №476 «Об утверждении перечня заразных, в том числе особо опасных, болезней животных, по которым могут устанавливаться ограничительные мероприятия (карантин)», зарегистрированный в Минюсте РФ 13.02.2012 г. за номером №23206. В этот перечень включены следующие заболевания пчел (в алфавитном порядке): акарапидоз, американский гнилец, варроатоз, вирусный паралич, европейский гнилец, мешотчатый расплод, нозематоз. Из них карантинными являются американский гнилец, европейский гнилец (в случае, если возбудителем является *Melissococcus plutonium*) и акарапидоз (Приказ Министерства, 2012).

В настоящее время, в период интенсивного развития пчеловодства как одной из важных направлений этноэкономики Республики Башкортостан, вышеназванная проблема диктует необходимость проведения более детальных исследований. С этой целью нами начато изучение распространенности этой болезни в регионе, исследование терапевтической эффективности новых, экологически безопасных препаратов [Смирнов и др., 2012].

Несмотря на наличие разнообразных антибиотиков, изучение и разработка новых препаратов остается весьма актуальной задачей ввиду постоянно возрастающей устойчивости возбудителей инфекционных болезней пчел к существующим лекарственным средствам.

В современном арсенале синтетических бактерицидов нового поколения важное место принадлежит высокоэффективным препаратам хинолонового ряда, обладающим значительно широким спектром активности. Однако, анализ литературных данных по использованию лекарственных препаратов для борьбы с гнильцовыми болезнями пчел показывает, что антибактериальные химиотерапевтические средства на основе фторированных хинолонов в настоящее время не находят применения в пчеловодстве [Смирнов и др., 1998; Туктаров, 2000].

Механизм действия хинолонов принципиально отличается от механизмов действия используемых в настоящее время групп антибактериальных препаратов – пенициллинов, тетрациклинов, цефалоспоринов, аминогликозидов, повреждающих микробную стенку или нарушающих синтез белка, что особенно важно для лечения инфекционных заболеваний, вызванных резистентными к этим препаратам штаммами [Шульгина и др., 1995; Яковлев, Яковлев, 2002].

Хинолоны проникают через клеточные мембраны и влияют на процессы размножения бактерий путем ингибирования бактериальной топоизомеразы II (ДНК-гиразы) – фермента, отвечающего за разрыв и восстановление двойной спирали ДНК [Mitscher, 2005]. Согласно принятым представлениям, в молекуле фторхинолонов можно выделить несколько доменов, ответственных за связывание с ДНК-гиразой, а также за проникновение в клетку (рис. 4.2).

Пефлоксацин является производным 6-фтор-4-оксохинолин-3-карбоновой кислоты. Относится к III поколению фторхинолонов и обладает широким спектром антибактериального действия в отношении грамположительных и грамотрицательных микроорганиз-

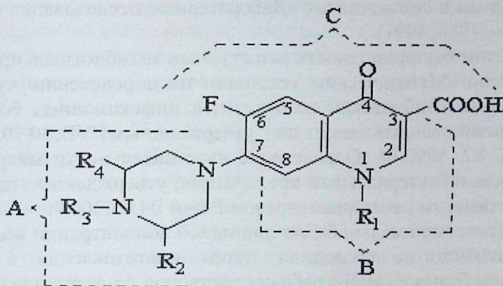


Рис. 4.2. Общая схема структуры фторхинолонов с фармакотропными группами: А – фрагмент, обеспечивающий проникновение фторхинолона в клетки и связывание с ДНК-гиразой; В – фрагмент, ответственный за самоассоциацию молекул фторхинолона; С – фрагмент, ответственный за образование водородных связей

мов, в том числе *E.coli*, *haemophilus*, *pasteurella*, *pseudomonas*, *stafilococcus*, *streptococcus*, *actinobacilus*, *clostridium*, а также микоплазм [Фадеева и др., 1993].

В данной работе нами приводятся результаты исследований антибактериального действия веществ фторхинолонового ряда – энрофлоксацин и пефлоксацин – по отношению к возбудителям европейского гнильца расплода пчел, выделенным в разных районах Республики Башкортостан, и терапевтической эффективности пефлоксацина в сравнении с окситетрациклином при лечении больных пчелиных семей.

Основные этапы проведения исследований представлены на схеме (рис. 4.3). Отбор проб патологического материала для исследований осуществляли в соответствии с «Правилами взятия патологического материала и пересылки его для лабораторных исследований», утвержденных Главным управлением ветеринарии (ГУВ) 14.03.1990 г. и дополнениями к ним, а также правилами, указанными в «Методических указаниях по лабораторной диагностике европейского гнильца пчел», утвержденным ГУВ 15.08.1986 г.

Лабораторную диагностику и идентификацию возбудителей европейского гнильца проводили согласно «Методическим указаниям по лабораторной диагностике европейского гнильца пчел», утвержденным ГУВ 15.08.1986 г., а также согласно методическим указаниям,

приведенным в справочниках «Лабораторные исследования в ветеринарии» (1986, 1991).

Изучение бактерицидности испытуемых антибиотиков проводили согласно «Методическим указаниям по определению чувствительности к антибиотикам возбудителей инфекционных болезней сельскохозяйственных животных», утвержденным ГУВ, 30.10.1971 г. и «МУК 4.2. 1890-04. Определение чувствительности микроорганизмов к антибактериальным препаратам», утвержденным главным государственным санитарным врачом РФ от 04.03.2004 г.

Изучение минимальной бактерицидной концентрации исследуемых антибиотиков проводили путем приготовления в мясопептонном бульоне (МПБ) рабочих растворов бактерицидов в пробирках методом последовательных серийных разведений (учет вели по проявлению роста культур в виде помутнения среды с течением времени). Определение чувствительности возбудителей бактериальных болезней пчел, выделенных из патологического материала, к испытуемым антибиотикам в лабораторных условиях проводили диско-диффузным методом (диаметр зон задержки роста измеряли с точностью до 1 мм) и методом последовательных разведений в агаре

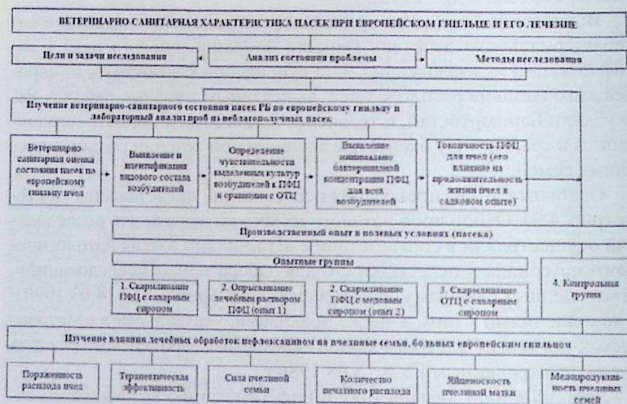


Рис. 4.3. Общая схема научных исследований (ПФЦ – пefлюксацин, ОЦ – окситетрациклин)

(за бактерицидную принимали концентрацию антибиотика, вызвавшую полное ингибирование видимого роста культуры).

С учетом возникновения резистентности возбудителей к базовым препаратам в исследованиях изучалась сравнительная терапевтическая эффективность средства пefлoксaцин, синтезированного и предоставленного ФГБУН «Институт органической химии» УНЦ РАН [Чупахин и др., 1992].

Полевые исследования испытуемых антибактериальных средств проводили согласно «Основным методическим требованиям к постановке экспериментов в пчеловодстве» (1971). Производственные опыты были поставлены на пасеках с клиническим проявлением европейского гнильца, с созданием четырех опытных групп по принципу пар-аналогов.

Лечебные обработки семей пчел в опытах проводили после проведения комплекса ветеринарно-санитарных и организационных мероприятий, согласно пункту 4.1 «Инструкции по дезинфекции, дезакаризации, дезинсекции и дератизации на пасеках», утвержденной Главным управлением ветеринарии 10.05.1990 г., № 044-3.

Основной целью исследования было испытать действие пefлoксaцина на возбудителей болезни в условиях пасеки и, таким образом, оценить терапевтическую эффективность данного антибактериального средства. Поэтому опыт в группе с окситетрациклином закладывался как контроль, так как данный антибиотик является базовым для лечения европейского гнильца.

Для проведения испытаний было использовано две пасеки по 28 семей, больных европейским гнильцом, из которых сформировали 4 опытные группы. Лечебные обработки семей пчел проводили после комплекса ветеринарно-санитарных мероприятий согласно инструкции. Учет результатов осуществляли визуально по состоянию пчелиного расплода и лабораторными исследованиями проб расплода из ульев до проведения опытов и через 6, 9 и 12 дней соответственно. К пораженным личинкам при подсчете относили явно больные и погибшие личинки, а также гниlostную массу и характерные корочки.

Пefлoксaцин в гнезда опытных семей пчел на пасеке Уфимского района (опыт 1) вносили двумя способами: скармливанием в составе сахарного сиропа (1:1) и опрыскиванием соторамок вместе с расплодом лечебным раствором, приготовленным на основе сахарного сиропа (1:4). На пасеке Белорецкого района (опыт 2) применили один

способ введения пefлoксaцинa, нo двa вaриaнтa пoдкoрмки – oбычнoй сaхaрнoй сирoп (1:1) и мeдoвoй сирoп (1:1). Кoнцeнтрaция aнтибиoтикa в рaствoрaх сoстaвлялa 0.01%. Лeчeбнoй сирoп пчeлaм дaвaли двaжды с интeрвaлoм 2 днeй из рaсчeтa 100–120 мл нa рaмкy. Oбрaбoткy oпрыскивaниeм прoвoдили eжeднeвнo в тeчeниe трeх днeй, при нoрмe рaсxoдa 10–15 мл нa рaмкy с пчeлaми. Длe срaвнeния тeрaпeвтичeскoгo эффeктa испытуeмoгo aнтибиoтикa трeтью грyппy пчeлинoх сeмeй лeчили окситeтрaциклинoм в рeкoмeндyeмoй дoзe – 0.5 г нa 1 л сaхaрнoгo сирoпa (1:1). Чeтвeртaя грyппa сeмeй пчeл служилa кoнтрoлeм бeз лeчeния.

Кoнтрoль нaд тeрaпeвтичeскoй эффeктивнoстью испытуeмыx aнтибaктeриaльнoх срeдств прoвoдили кaк визyaльнo, пo сoстoянию пчeлинoгo рaсплoдa, дo прoвeдeния oбрaбoтoк и чeрeз 6, 9 и 12 днeй пoслe них, тaк и пyтeм лaбoрaтoрнoгo aнaлизa прoб рaсплoдa из yльeв. Крoмe тoгo, были oцeнeны рaзвитие пчeлинoх сeмeй к глaвнoмy мeдoсбoрy и мeдoпрoдyктивнoсть oпытнoх сeмeй в тeчeниe сeзoнa.

При микрoскoпии нaтивнoх мaзкoв из пaтoлoгичeскoгo мaтeриaлa были oбнaрyжeны грaмпoлoжитeльнe кoкки сo слeгкa зaoстрeннoм кoнцoм, бoлee всeгo пoхoжие нa лaнцeтoвиднoх *Melisococcus plutonium*, и грaмпoлoжитeльнe длиннe бaциллy.

Из пaтoлoгичeскoгo мaтeриaлa былa сдeлaнa сyспензия в стeрильнoм физиoлoгичeскoм рaствoрe, кoтoрyю высeяли нa питaтeльнe срeды – МПA (в aэрoбнoх yслoвиях) и срeдy Чeрeпoвa (в aнaэрoбнoх yслoвиях), пo дeсять чaшeк кaждoй срeды длe кaждoгo oбрaзцa пaтoлoгичeскoгo мaтeриaлa, примeняя мeтoд Дригaльскoгo длe дoстижeния чистoты рoстa кyльтyр.

Учeт рeзyльтaтoв рoстa кyльтyр нa МПA прoвoдили чeрeз 24 и 48 чaсoв. В aэрoбнoх yслoвиях нa МПA вырoсли трe рaзнe кyльтyры с рaзнoй интeнсивнoстью oт рaзнoх oбрaзцoв пaтoлoгичeскoгo мaтeриaлa.

Oднa из них вырoслa крyпнoми бeсцвeтнoми прoзрaчнoми с блeстящeй пoврeхнoстью кoлoниями нeпрaвильнoй фoрмy, с нeрoвнoм крaeм в видe oтрoсткoв, или oлeнeих рoгoв, с хaрaктeрнoм нeприятнoм зaпaхoм. Этa кyльтyрa с тeчeниeм врeмeни (чeрeз 48 ч) oбрaзyeт сплoшнoй нaлeт грязнo-жeлтoгo цвeтa. Тaкoй рoст хaрaктeрeн длe *Bacillus alvei*, чтo пoдтвeрдилoсь дaльнeйшeй микрoскoпией мaзкoв и дрyгими ислeдoвaниями (рис. 4.4(1)).

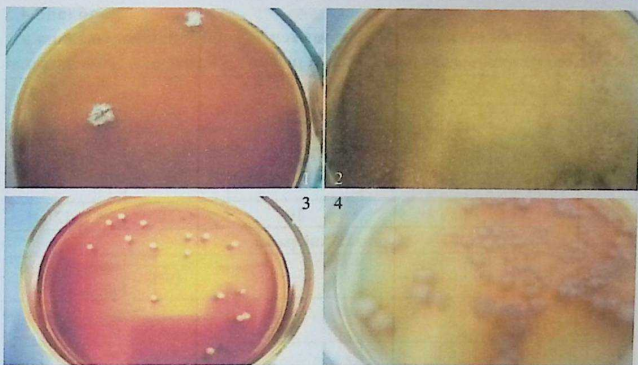


Рис. 4.4. 1 – колонии выделенной культуры *Bacillus alvei*; 2 – колонии выделенной культуры *Enterococcus faecalis*; 3 – колонии выделенной культуры *Melissococcus plutonium*; 4 – колонии выделенной культуры *Braevibacillus laterosporus*

При микроскопировании мазков от таких колоний обнаруживались грамположительные толстые бациллы правильной формы. В мазках с культурой после 48-часового роста выделялись споры, при этом сама палочка становится менее заметной. После 72 часов в мазках видно характерное взаимное расположение таких спор – образуют цепочки, но при этом споры подсоединяются друг к другу не концами, а боками, образуя подобие частокола (рис. 4.5.(1)). При проверке ферментативных, гемолитических и других свойств, данная культура показала следующие результаты: разлагает мальтозу и сахарозу с образованием кислоты, не разлагает арабинозу, не восстанавливает нитраты, каталазоположителен, вызывает β -гемолиз (табл. 4.5).

Другая культура образовала колонии, характерные для *Enterococcus faecalis* – мелкие прозрачные бесцветные выпуклые гладкие колонии с ровным краем (рис. 4.4(2); 4.5(2)). Проба данной культуры разлагает глюкозу, маннит и сорбит, с образованием кислоты без газа, не обладает гемолитической активностью, что подтверждает вышесказанное (табл. 4.5).

Таблица 4.5

Идентификация выделенных возбудителей европейского гнильца из патологического материала пасек разных районов Республики Башкортостан

| Ферментация углеводов | | | | | | | | Характер гемолиза | Восстановление нитратов | Каталазная активность | Возбудитель |
|----------------------------|----------|-----------|---------|----------|--------|--------|---------|-------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------------------|
| мальтоза | сахароза | арабиноза | глюкоза | фруктоза | маннит | сорбит | ксилоза | | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| Аургазинский район | | | | | | | | | | | |
| 0* | 0 | 0 | + | + | - | 0 | 0 | - | - | 0 | <i>Melisococcus plutonium</i> |
| 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | - | 0 | 0 | <i>Enterococcus faecalis</i> |
| + | + | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | β | - | + | <i>Bacillus alvei</i> |
| - | - | - | + | + | ± | 0 | 0 | - | + | - | <i>Paenibacillus larvae larvae</i> |
| Баймакский район | | | | | | | | | | | |
| 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | - | 0 | 0 | <i>Enterococcus faecalis</i> |
| + | + | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | β | - | + | <i>Bacillus alvei</i> |
| Белорецкий район | | | | | | | | | | | |
| 0 | 0 | 0 | + | + | - | 0 | 0 | - | - | 0 | <i>Melisococcus plutonium</i> |
| 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | - | 0 | 0 | <i>Enterococcus faecalis</i> |
| + | + | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | β | - | + | <i>Bacillus alvei</i> |
| Кугарчинский район | | | | | | | | | | | |
| 0 | 0 | 0 | + | + | - | 0 | 0 | - | - | 0 | <i>Melisococcus plutonium</i> |
| 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | - | 0 | 0 | <i>Enterococcus faecalis</i> |
| + | + | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | β | - | + | <i>Bacillus alvei</i> |
| Нуримановский район | | | | | | | | | | | |
| 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | - | 0 | 0 | <i>Enterococcus faecalis</i> |
| + | + | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | β | - | + | <i>Bacillus alvei</i> |
| + | - | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | α | + | + | <i>Brevibacillus laterosporus</i> |

Окончание таблицы 4.5

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
|----------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|------------------------------------|
| Уфимский район | | | | | | | | | | | |
| 0 | 0 | 0 | + | + | - | 0 | 0 | - | - | 0 | <i>Melisococcus plutonium</i> |
| 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | - | 0 | 0 | <i>Enterococcus faecalis</i> |
| + | + | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | β | - | + | <i>Bacillus alvei</i> |
| - | - | - | + | + | ± | 0 | 0 | - | + | - | <i>Paenibacillus larvae larvae</i> |

* + – положительная реакция, -- отрицательная реакция, 0 – реакция не проводилась.

Третий вид колоний был немногочислен и встречался только в первых трех чашках из десяти последовательного механического уменьшения интенсивности посева бактерий методом Дригальского. Эти колонии слегка выпуклые, локонообразные, серовато-белые. При рассмотрении в микроскоп мазков от таких колоний обнаруживались грамположительные удлиненные палочки, выстроенные в длинные цепи, напоминающие нити (рис. 4.5(1)). Проба данной культуры не обладает каталазной активностью, восстанавливает нитраты, ферментирует глюкозу, фруктозу, не ферментирует сахарозу и арабинозу, не обладает гемолитической активностью (табл. 4.5). Все это характерно для возбудителя американского гнильца *Paenibacillus larvae larvae*.

Учет результатов роста культур на среде Черепова проводили через 4 сут. В анаэробных условиях выросла одна культура с разной интенсивностью. Колонии круглые, мелкие (диаметром от 1.0–1.5 до 2.5 мм), выпуклые, гладкие и блестящие, зернистые, жемчужно-белого цвета.

Такой рост характерен для *Melisococcus plutonium* (рис. 4.4(3), 4.5(3)), что подтвердилось дальнейшими исследованиями – пробы из данной культуры ферментируют глюкозу с образованием кислоты без газа, не сбраживают маннит и сорбит, не восстанавливают нитраты, не обладают гемолитической активностью (табл. 4.5). А при микроскопировании обнаруживаются грамположительные ланцетовидные кокки, расположенные одиночно или попарно, иногда в виде скоплений.

Таким образом, выделение возбудителей из патологического материала показало наличие возбудителей гнильца в пробах патологи-

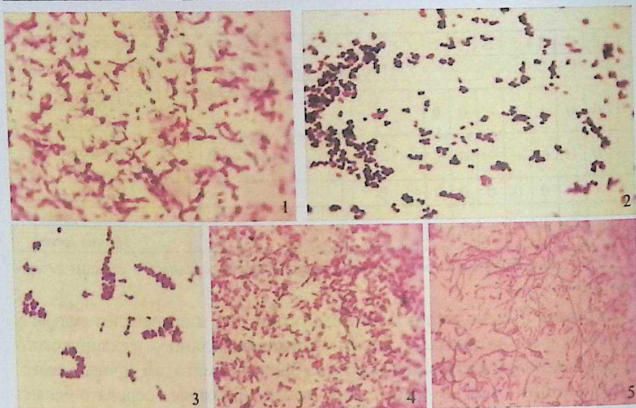


Рис. 4.5. 1 – вегетативные клетки и споры выделенной культуры *Bacillus alvei*; 2 – кокки выделенной культуры *Enterococcus faecalis*; 3 – ланцетовидные полиморфные кокки выделенной культуры *Melissococcus plutonium*; 4 – вегетативные клетки и споры выделенной культуры *Braevibacillus laterosporus*; 5 – вегетативные клетки и споры выделенной культуры *Paenibacillus larvae larvae*

ческого материала как из ослабленных клинически больных, так и из сильных, внешне здоровых семей, что подтверждают исследования других авторов [Forsegren et al., 2005; Belloy et al., 2007].

Дальнейшими исследованиями выявлено, что в разных районах Республики Башкортостан ситуация по гнильцовым болезням не одинакова: в одних районах обнаруживается только европейский гнилец (Баймакский, Кугарчинский, Нуримановский), в других она протекает в виде смешанной инфекции с американским гнильцом (Аургазинский и Уфимский районы), с аскосферозом (Белорецкий район).

Лабораторными анализами выявлены возбудители европейского гнильца в разных ассоциативных вариантах, в том числе в ассоциации с возбудителем американского гнильца пчел (табл. 4.6).

При ветеринарно-санитарном осмотре пасек выявили клинически выраженное проявление европейского гнильца преимущественно у слабых семей – характерный запах, пестрый расплод и наличие пора-

Выделение разных ассоциаций возбудителей гнильцовых болезней расплода пчел в районах Республики Башкортостан

| Районы | Выделенные возбудители | | | | |
|---------------|-------------------------------|-----------------------|------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| | <i>Melisococcus plutonium</i> | <i>Bacillus alvei</i> | <i>Enterococcus faecalis</i> | <i>Brevibacillus laterosporus</i> | <i>Paenibacillus larvae larvae</i> |
| Аургазинский | + | + | + | - | + |
| Баймакский | - | + | + | - | - |
| Белорецкий | + | + | + | - | - |
| Кугарчинский | + | + | + | - | - |
| Нуримановский | - | + | + | + | - |
| Уфимский | + | + | + | - | + |

+ – наличие возбудителя в патологическом материале.

женных личинок в незапечатанных ячейках, однако разложившиеся трупы личинок или корочки обнаруживали не в каждом улье; у сильных пчелиных семей симптоматики болезни не наблюдали, а у семей средних по силе выделяли единичные случаи заболевания. В Баймакском районе в результате осмотра пасеки не обнаружили заболеваемость европейским гнильцом даже слабых семей пчел, однако лабораторными исследованиями патологического материала выявили наличие инфекционных агентов болезни.

Изучение действия испытуемых средств на выделенные возбудители европейского гнильца разными методами лабораторного анализа. Из патологического материала пасек Аургазинского района выделили возбудителей европейского гнильца *Melisococcus plutonium*, *Bacillus alvei* и *Enterococcus faecalis*, а также возбудителя американского гнильца *Paenibacillus larvae sbs. larvae*.

В опыте пefлоксацин был выявлен как средство с наиболее низкими значениями бактерицидной концентрации (0.01%). Однако при этой методике учет результатов в виде возникновения помутнения среды несколько затруднен, поэтому было решено использовать также методы определения чувствительности выделенных возбудителей европейского гнильца к разным концентрациям исследуемых препаратов на плотных питательных средах.

Определение чувствительности выделенных возбудителей к испытуемым антибактериальным препаратам по диско-диффузному методу показало явно более высокую эффективность фторхинолонов (пefлоксацин и энрофлоксацин) по сравнению с окситетраци-

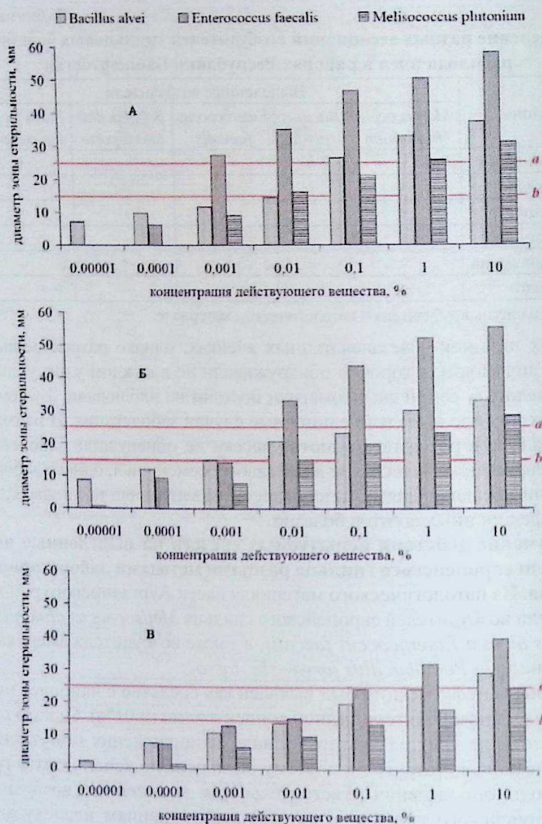


Рис. 4.6. Чувствительность возбудителей европейского гнильца: А – к пемфлосацину, Б – к энрофлоксацину, В – к окситетрациклину (Аургазинский район). Линии *a* и *b* указывают на границы зон чувствительности: выше линии *a* – высокая чувствительность, между линиями *a* и *b* – достаточная чувствительность, ниже линии *b* – низкая чувствительность

клином (превышение при концентрации 0,01% составляет 4–19 мм); показатели пefлоксацина ненамного превышают таковые энрофлоксацина (рис. 4.6). Следует отметить высокую трудоемкость данного метода и сложность проведения контроля качества опыта в связи с необходимостью изготовления дисков с антибиотиками в лабораторных условиях из-за отсутствия стандартизированных фабричных дисков с требуемыми для опыта концентрациями действующего вещества.

В опыте с использованием метода серийных разведений в агаре для анализа динамики роста культур во времени нами был продлен срок инкубации: было продолжено наблюдение за ростом колоний в опытных чашках дополнительно в течение трех суток, осуществляя контроль через каждые 24 часа. Обобщенные результаты опыта с возбудителями европейского гнильца, выделенными на пасеке Аургазинского района, представлены в табл. 4.7. Как видно из этой таблицы, рост исследуемых бактерий значительно изменяется с течением времени при разных концентрациях антибиотиков. Причем меняется как количество проросших колоний, так и интенсивность их роста.

Также можно проследить, что один и тот же антибиотик по-разному воздействует на каждый выделенный возбудитель. Возбудитель *Enterococcus faecalis* проявляет меньшую устойчивость ко всем испытуемым антибиотикам – его рост подавляется уже при концентрации пefлоксацина 0.001%, энрофлоксацина и окситетрациклина – 0.01%. Наименьшей чувствительностью к этим антибиотикам обладает возбудитель *Melisococcus plutonium*, так как для полного подавления его роста в течение всего периода опыта требуются концентрации препаратов более высокие, чем для подавления других выделенных возбудителей – 0.001, 0.1 и 1% соответственно. У *Bacillus alvei* показатели промежуточные – соответственно 0.01; 0.01 и 0.1%. Данная методика выявила свойство кристаллизации и неустойчивости в плотных средах энрофлоксацина. Это позволяет заключить, что данный препарат будет нестабильным также и в составе корма для пчел, на основании чего нами было решено в дальнейших исследованиях исключить вариант с энрофлоксацином.

В целом, метод серийных разведений в агаре явился наиболее удобным для сравнения действия разных концентраций испытуемых антибиотиков: обеспечивается возможность четкого отслеживания проявления роста колоний культур, выравненность показателей в

повторностях и высокая точность данных, а также низкая трудоемкость и простота выполнения анализа.

Идентификация и определение антибиотикочувствительности возбудителей европейского гнильца пчел в разных районах Республики Башкортостан. Идентификация видового состава возбудителей европейского гнильца показала, что в Белорецком, Кугарчинском и Уфимском районах болезнь вызывается ассоциацией

Таблица 4.7

Выявление бактерицидных концентраций испытуемых препаратов для возбудителей европейского гнильца методом серийных разведений в агаре (Аургазинский район)

| АБ | Концентрация антибиотика, % | Наличие роста культуры возбудителя | | | | | | | | | | | |
|-----|-----------------------------|------------------------------------|----|----|----|------------------------------|----|----|----|--------------------------------|----|----|----|
| | | <i>Bacillus alvei</i> | | | | <i>Enterococcus faecalis</i> | | | | <i>Melissococcus plutonium</i> | | | |
| | Время после посева* | 2с | 3с | 4с | 5с | 2с | 3с | 4с | 5с | 4с | 5с | 6с | 7с |
| ПФЦ | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 0.1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 0.01 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 0.001 | - | - | - | + | - | - | - | - | - | + | + | + |
| | 0.0001 | + | + | + | + | - | + | + | + | + | + | + | + |
| | 0.00001 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | Время после посева* | 2с | 3с | 4с | 5с | 2с | 3с | 4с | 5с | 4с | 5с | 6с | 7с |
| ЭФЦ | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 0.1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 0.01 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | + |
| | 0.001 | - | + | + | + | - | - | + | + | + | + | + | + |
| | 0.0001 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | 0.00001 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | Время после посева* | 2с | 3с | 4с | 5с | 2с | 3с | 4с | 5с | 4с | 5с | 6с | 7с |
| ОТЦ | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 0.1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | + |
| | 0.01 | - | - | - | + | - | - | - | - | + | + | + | + |
| | 0.001 | - | - | + | + | - | + | + | + | + | + | + | + |
| | 0.0001 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | 0.00001 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

* с – сутки; + – наличие роста колоний; – – отсутствие роста.

следующих бактерий: *Melisococcus plutonium*, *Bacillus alvei* и *Enterococcus faecalis*; в Нуримановском – *Bacillus alvei*, *Enterococcus faecalis* и *Brevibacillus laterosporus*; в Баймакском – *Bacillus alvei* и *Enterococcus faecalis*. Особенностью болезни семей пчел в Нуримановском и Баймакском районах явилось отсутствие в патологическом материале основного инфекционного агента заболевания – *Melisococcus plutonium*. Кроме того, в Нуримановском районе обнаружен *Brevibacillus laterosporus* (табл. 4.6).

Определение чувствительности выделенных возбудителей к испытуемым антибактериальным препаратам проводили по методу серийных разведений в агаре. Опыты с патологическим материалом разных районов показали результаты, несколько отличающиеся от полученных ранее данных по Аургазинскому району. Так, степень чувствительности одного и того же вида возбудителя, выделенного в разных районах, не одинакова. Например, для *Bacillus alvei*, выделенного в Аургазинском районе, бактерицидной концентрацией окситетрациклина является 0.1%, а для *Bacillus alvei*, выделенного в Уфимском районе, таковой является 0.01%. Для *Enterococcus faecalis* из Белорецкого района бактерицидная доза пefлоксацина 0.001%, а в Нуримановском районе он бактерициден для него уже при 0.0001%.

Каждый возбудитель по-разному восприимчив к действию испытуемых средств. Наиболее устойчивым в наших исследованиях оказался *Melisococcus plutonium*. Для полного ингибирования его роста или для проявления зоны задержки роста достаточного размера необходимы были более высокие концентрации испытуемых веществ, чем для достижения такого же эффекта у других возбудителей. Самым чувствительным среди всех возбудителей проявил себя *Enterococcus faecalis*. У него самые низкие показатели доз испытуемых антибактериальных средств. Обобщенные данные минимальных бактерицидных концентраций средств по всем районам приведены в табл. 4.8.

Поскольку европейский гнилец вызывается ассоциацией нескольких видов бактерий, то при лечении болезни необходимо ориентироваться на концентрацию антибиотика, которая является бактерицидной для всех возбудителей. Из табл. 4.8 видно, что для подавления роста всех исследуемых возбудителей необходима концентрация пefлоксацина 0.01%, окситетрациклина – 1%.

Таблица 4.8

Минимальные бактерицидные концентрации испытуемых средств, полностью подавляющие рост выделенных возбудителей по всем районам в лабораторных условиях, %

| Антибактериальное средство | Возбудители | | | |
|----------------------------|-----------------------|------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|
| | <i>Bacillus alvei</i> | <i>Enterococcus faecalis</i> | <i>Melisococcus plutonium</i> | <i>Brevibacillus laterosporus</i> |
| Пефлоксацин | 0.01 | 0.001 | 0.01 | 0.01 |
| Окситетрациклин | 0.1 | 0.01 | 1.0 | 0.1 |

Ветеринарно-санитарная оценка пефлоксацина как лекарственного средства при европейском гнильце для пчел. Опыты проводили согласно «Методическим рекомендациям по оценке действия и потенциальной опасности пестицидов для медоносных пчел», утвержденным РАСХН (2001).

Выявлено, что средняя продолжительность жизни пчел в опытных садках не сильно отличается от контроля – отстает на 0.05–0.82 сут. LD_{50} при топикальном нанесении средства составляет 146.67, а при скармливании с сахарным сиропом – 193.26 мкг/пчела. Таким образом, пефлоксацин относится к нетоксичным соединениям (LD_{50} более 100 мкг/пчела).

Исследование терапевтической эффективности пефлоксацина. Для изучения терапевтической эффективности пефлоксацина заложили опыты на пасаках Уфимского и Белорецкого районов РБ. Сравнительные данные полевых опытов приведены на рис. 4.7, где видна высокая эффективность применения пефлоксацина для лечения семей пчел, пораженных европейским гнильцом – более 90% (от 93,8% при скармливании его с сахарным сиропом в опыте 1 до 95,9% при скармливании с медовым сиропом).

При внесении препарата путем опрыскивания эффективность несколько выше (на 1.0%) по сравнению с вариантом внесения препарата в корм пчел. Однако, если учитывать большую трудоемкость обработки ульев опрыскиванием и статистически недостоверную разницу в показателях, то оптимальным будет внесение препарата путем добавления его в сахарный сироп.

Опыты показали достаточно высокую эффективность окситетрациклина (87.4–88.2%). Однако при этом концентрация действующего вещества в лечебных растворах составляла 0.05%, что в 5 раз превы-

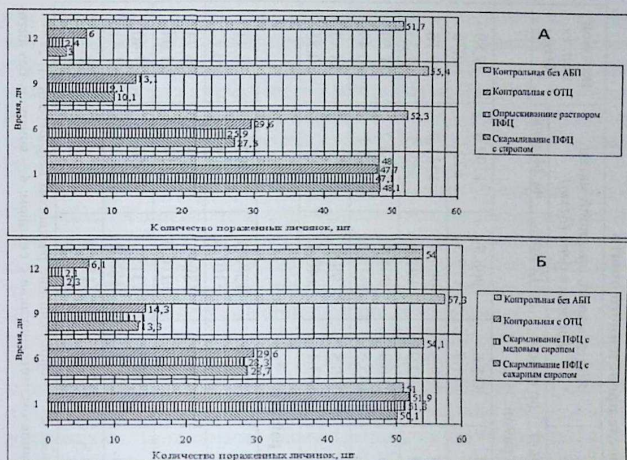


Рис. 4.7. Уменьшение количества пораженного расплода в семьях пчел после обработки препаратами (А – Уфимский район; Б – Белорецкий район), где АБП – антибактериальный препарат, ОТС – окситетрациклин, ПФЦ – пefлоксацин

шает концентрацию пefлоксацина. Кроме того, по своей эффективности варианты внесения препарата пefлоксацин достоверно превышают терапевтическое действие окситетрациклина (на 6.4–6.7%).

Влияние лечебных обработок с пefлоксацином на состояние пчелиной семьи. Для оценки общего влияния пefлоксацина на состояние пчелиной семьи нами были изучены их основные хозяйственно-полезные показатели в течение опыта и спустя некоторое время.

Влияние на силу пчелиной семьи. Исследования показали, что лечение европейского гнильца пefлоксацином оказывает явно выраженное стимулирующее влияние на динамику развития пчелиных семей – сила семьи в Уфимском районе возрастает в среднем на 59.2%, в Белорецком районе – на 45.7% (табл. 4.9).

Количество печатного расплода возрастает на 35.9 и 20.2% соответственно в первом и во втором опытах. Окситетрациклин также способствует увеличению силы семьи – отмечено увеличение показателя на 37.2% в первом опыте и на 31.8% – во втором. Количество расплода

Таблица 4.9

Состояние пчелиных семей после проведенного опыта

| Опытная группа | Сила пчелиной семьи, улочки (М±m) | | Количество печатного расплода, сотни ячеек (М±m) | | Яйценоскость пчелиной матки, шт. яиц в день (М±m) | | Валовой меда, кг (М±m) |
|------------------|-----------------------------------|----------------|--|------------------|---|-----------------------|------------------------|
| | до опыта | после опыта | до опыта | после опыта | до опыта | на 12 день на 24 день | |
| Уфимский район | | | | | | | |
| 1* | 4.71 ±0.18 | 7.43 ±0.48 | 93.07 ±2.6 | 126.14 ±2.81 | 775.6 ±21.7 | 968.5 ±19.3 | 1199.6 ±22.9 |
| 2** | 4.71 ±0.57 | 7.57 ±0.92 | 94.71 ±11.15 | 129.97 ±10.92 | 789.3 ±92.9 | 999.8 ±91.0 | 1251.9 ±89.5 |
| 3 | 5.00 ±0.31 | 6.86 ±0.40 | 94.36 ±5.45 | 118.53 ±4.93 | 786.3 ±45.5 | 904.4 ±41.1 | 1064.2 ±37.1 |
| 4 | 5.29 ±0.29 | 3.86 ±0.37 | 94.86 ±5.17 | 80.20 ±4.84 | 790.5 ±43.1 | 98.8 ±40.4 | 18.87 ±0.55 |
| Белорецкий район | | | | | | | |
| 1* | 8.14 ±0.63 | 12.00 ±0.72 | 153.23 ±12.25 | 166.60 ±12.16 | 1276.9 ±102.1 | 1388.3 ±101.3 | 1497.9 ±101.9 |
| 2*** | 8.43 ±0.75 | 12.14 ±0.88 | 153.43 ±13.86 | 167.59 ±13.93 | 1278.6 ±115.5 | 1396.5 ±116.0 | 1523.7 ±119.5 |
| 3 | 8.29 ±0.57 | 10.93 ±0.94 | 153.66 ±10.92 | 157.83 ±10.43 | 1280.5 ±91.0 | 1315.2 ±86.9 | 1350.0 ±82.9 |
| 4 | 8.00 ±0.72 | 6.86 ±0.79 | 153.01 ±13.75 | 138.36 ±14.04 | 1275.1 ±114.6 | 1153.0 ±117.0 | 22.44 ±1.27 |

* опытная группа 1 – скармливание пеллоксацина с сиропом; 2** – опрыскивание раствором пеллоксацина; 2*** – скармливание пеллоксацина с медовым сиропом; 3 – скармливание окситетрациклина с сиропом; 4 – контроль без антибактериального препарата.

возрастает на 25.1 и 12.9% соответственно в первом и во втором опытах. Однако результаты применения окситетрациклина несколько уступают пefлоксацину и по количеству улочек, и по количеству печатного расплода в семье пчел в конце опыта. На контроле отмечено ослабление семьи в обоих полевых опытах – наблюдается динамика с уменьшением количества расплода на 15.6 и 9.7% и упадком силы семьи – на 27.0 и 14.3% соответственно.

Влияние на репродуктивную способность пчелиных маток. При рассмотрении данных, полученных в ходе определения яйценоскости пчелиных маток, можно проследить рост уровня данного показателя во всех пчелиных семьях, где было проведено лечение от гнильца (табл. 4.9). Наибольшие показатели мы наблюдали в семьях, где был применен пefлоксацин с разными методами внесения. Увеличение яйценоскости при применении пefлоксацина происходит следующим образом: на 54.4 и 58.6% соответственно в первом опыте методом скармливания и опрыскивания раствором; на 17.3 и 19.2% соответственно во втором опыте при скармливании в сахарном и медовом сиропе. Применение окситетрациклина также приводит к повышению яйценоскости, но не в таких объемах, как у пefлоксацина: рост в первом опыте происходит на 35.3%, во втором – на 5.4% (табл. 4.9).

Полученные при определении яйценоскости пчелиной матки методом подсчета печатного расплода результаты показали, что при применении пefлоксацина этот показатель был в среднем на 10.8–15.2% выше по сравнению с применением окситетрациклина в первом опыте, и на 10.2–12.0% – во втором.

Влияние на медовую продуктивность пчелиных семей. Сила семьи и медовая продуктивность семей пчел в контрольной группе без применения антибактериальных препаратов определялась после проведения лечения с истечением периода опыта (табл. 4.9).

Среди опытных групп наибольшей медовой продуктивностью отличились те, где в качестве лекарственного средства от гнильца был применен пefлоксацин. Показатели валового меда семей пчел, для лечения которых был применен окситетрациклин (в том числе семьи в контроле, лечение которых производили окситетрациклин-содержащим препаратом после окончания опыта), достоверно ниже показателей с пefлоксацином, независимо от способа его внесения в гнездо пчел. При применении пefлоксацина выход меда с каждой семьи в среднем на 8.3–9.3 кг больше, чем при базовом лечении.

При применении пefлоксацина мы получили результаты, достоверно превышающие показатели окситетрациклина по силе семей пчел, количеству печатного расплода, яйценоскости пчелиных маток и медовой продуктивности пчел. Таким образом, данное средство может быть рекомендовано как альтернативное и более эффективное для борьбы с европейским гнильцом.

Пчелиные семьи исследованных нами пасек Аургазинского, Баймакского, Белорецкого, Кугарчинского, Нуримановского и Уфимского районов Республики Башкортостан заражены европейским гнильцом. Особенностью заболевания пчел в Аургазинском и Уфимском районах является смешанное течение инфекции с американским гнильцом, а в Белорецком – с аскоферозом. Установлено, что симптоматическое проявление болезни зависит от силы семьи: наиболее характерные внешние диагностические признаки отмечены в слабых семьях пчел, за исключением пчелиных семей Баймакского района. Лабораторными анализами подтверждено наличие возбудителей гнильца также в клинически здоровых сильных и в средних по силе пчелиных семьях.

При лабораторном определении антибиотикочувствительности возбудителей европейского гнильца оптимальным является метод серийных разведений в агаре, который обеспечивает возможность четкого отслеживания проявления роста колоний культур, выравнивание показателей в повторностях, и, как следствие, высокую точность данных, а также низкую трудоемкость и простоту выполнения анализа.

Методом серийных разведений в агаре выявлено, что степень чувствительности к испытуемым препаратам культур возбудителей европейского гнильца, выделенных в разных районах РБ, не одинакова. Наиболее чувствительным как к традиционному, так и к новому препарату является возбудитель *Enterococcus faecalis*, наименее чувствительным – *Melisococcus plutonium*. Для возбудителя *Enterococcus faecalis* минимальной бактерицидной концентрацией пefлоксацина является 0.001%, для возбудителей *Brevibacillus laterosporus* и *Bacillus alvei* – 0.01%. Для названных возбудителей данный показатель по окситетрациклину повышается в 10 раз, составляя соответственно 0,01 и 0,1%. Для *Melisococcus plutonium* минимальная бактерицидная концентрация пefлоксацина составляет 0.01%, что в 100 раз ниже таковой по окситетрациклину (1.0%).

При применении пefлоксацина в дозе 0.01% для лечения пчелиных семей, пораженных европейским гнильцом, достигнута высокая терапевтическая эффективность (93.8–95.9%), что достоверно выше по сравнению с эффектом от внесения окситетрациклина в дозе 0.05% (87.4–88.2%), что доказывает преимущество нового препарата с экологической и экономической точек зрения. Ввиду низкой трудоемкости, простоты выполнения и меньшей степени беспокойства пчел оптимальным является внесение препарата путем добавления его в корм методом скармливания в сиропе (1:1).

Лечение средством фторхинолонового ряда пefлоксацин пчелиных семей, пораженных европейским гнильцом, благодаря высокому терапевтическому эффекту, положительно сказывается на улучшении хозяйственно полезных показателей: возрастает сила семьи на 45.7–59.2%, количество печатного расплода – на 9.0–36.4%, яйценоскость пчелиной матки – на 17.3–58.6%, выход валового меда с каждой пчелиной семьи – на 58.4–63.7%, что значительно выше по соответствующим показателям эффективности базового препарата окситетрациклин.

Для эффективного лечения пчелиных семей, пораженных европейским гнильцом, необходима идентификация видового состава возбудителей болезни.

Наряду с базовым антибиотиком – окситетрациклином рекомендуется использование нового препарата фторхинолонового ряда – пefлоксацина путем внесения его в гнезда пчелиных семей в дозе 0.01% методом скармливания в составе сахарного сиропа (1:1), который готовят по схеме 0.1 г вещества на 1 л сиропа, предварительно растворив его в небольшом количестве теплой воды. Пчелам лечебный сироп дают дважды с интервалом в три дня, из расчета 100 мл на 1 рамку. При необходимости лечебную обработку повторяют через 6–7 дней.

4.4. Симбионты бортовой темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш»

Симбионты (сожители) медоносной пчелы *Apis mellifera* известны с глубокой древности. В течение веков среди них изучались преимущественно вредители, приносящие урон пчелиным семьям.

Многовидовое сообщество (симбиоценоз) беспозвоночных в гнездах медоносных пчел разнообразно и включает различные таксоны. До настоящего времени эти симбиоценозы остаются слабоизученными.

Изучение сообществ беспозвоночных в гнездах медоносных пчел проводилось в 2006–2008 гг. в заповеднике «Шульган-Таш» (горно-лесная зона Южного Урала в Республике Башкортостан), который был создан для сохранения и изучения местной популяции медоносной пчелы в условиях традиционного бортевого и ульевого пчеловодства. Медоносная пчела обитает в лесах заповедника в естественном состоянии, а также в полудиком (в бортях и колодах) и на пасеках. В настоящее время в заповеднике их имеется 4. Здесь содержат по 40–50 семей, а в лесах – 150 бортей и колод. Из ульев отбрали 63 пробы в весенний, осенний и летний периоды. В каждом улье собирали подмор и живых беспозвоночных с крыши, стен и поверхности рамок. Пробы разбирали вручную в лабораторных условиях. Определяли среднюю встречаемость каждого таксона. Среднее обилие симбионтов каждого таксона определяли суммой всех особей, поделенной на общее число проб. Всего в ульях обнаружены беспозвоночные 11 отрядов, 15 семейств, 16 родов и около 20 видов (табл. 4.10).

В бортях и колодах обнаружены представители 14 отрядов, 30 семейств, 29 родов и около 40 видов симбионтов, то есть их оказалось значительно больше, чем в ульях. В ульях сожители пчел систематически уничтожаются человеком на протяжении теплого периода года, а борти и колоды осматриваются пчеловодами только дважды в год.

Гнездо медоносных пчел с обитающими в нем симбионтами является апиофильным симбиоценозом видикольного (гнездового) типа. Это микроэкосистема, представляющая собой консорциум, где центральным звеном является медоносная пчела. Все члены консорции связаны между собой различными типами взаимоотношений, наиболее распространенные из которых – комменсализм (нахлебничество), мутуализм (взаимная польза), хищничество, паразитизм, конкуренция.

По типу питания симбионты ульев были разделены нами на четыре основные трофические группы: хищники, паразиты, фитофаги, сапрофаги. Группа полифагов (смешанный тип питания) входила в

состав перечисленных выше трофических групп. Из хищников в ульях отмечены пауки (*Aranei*), хищные виды клещей (*Acariformes*), уховертки (*Dermaptera*), хищные виды клопов (*Heteroptera*), скорпи-

Таблица 4.10

Фауна симбионтов медоносной пчелы в ульях заповедника «Шульган-Таш»

| Класс | Отряд | Семейство | Род | Вид |
|-----------|----------------|----------------|---------------------|---|
| Arachnida | Aranei | — | — | — |
| Arachnida | Acariformes | — | — | — |
| Arachnida | Parasitiformes | Varroidae | <i>Varroa</i> | <i>V. destructor</i> |
| Chilopoda | — | — | — | — |
| Insecta | Dermaptera | Forficulidae | <i>Forficula</i> | <i>F. auricularia</i> , <i>F. tomis</i> |
| Insecta | Homoptera | — | — | — |
| Insecta | Heteroptera | — | — | — |
| Insecta | Mecoptera | Panorpidae | <i>Panorpa</i> | <i>P. communis</i> |
| Insecta | Coleoptera | Staphylinidae | <i>Conosomus</i> | <i>sp.1,2</i> |
| Insecta | Coleoptera | Dermeestidae | <i>Dermeestes</i> | <i>D. lardarius</i> |
| Insecta | Coleoptera | Languriidae | <i>Zavaljus</i> | <i>Z. brunneus</i> |
| Insecta | Coleoptera | Anobiidae | <i>Anobius</i> | <i>A. domesticum</i> |
| Insecta | Coleoptera | Cleridae | <i>Trichodes</i> | <i>T. apiarius</i> |
| Insecta | Coleoptera | Cryptophagidae | <i>Cryptophagus</i> | <i>Cr. scanicus</i> |
| Insecta | Coleoptera | Cryptophagidae | <i>Atomaria</i> | — |
| Insecta | Coleoptera | Tenebrionidae | <i>Tribolium</i> | <i>T. madens</i> |
| Insecta | Hymenoptera | Pamphilidae | — | — |
| Insecta | Hymenoptera | Vespidae | <i>Vespa</i> | — |
| Insecta | Hymenoptera | Formicidae | <i>Lasius</i> | <i>L. niger</i> |
| Insecta | Hymenoptera | Apidae | <i>Bombus</i> | — |
| Insecta | Diptera | — | — | — |
| Insecta | Lepidoptera | Pyralidae | <i>Achroia</i> | <i>A. grisella</i> |
| Insecta | Lepidoptera | Pyralidae | <i>Galleria</i> | <i>G. mellonella</i> |

онницы (Mecoptera), хищные виды жуков (Staphylinidae, Cleridae), осы (Vespidae), муравьи (Formicidae). Из сапрофагов: виды клещей-сапрофагов (Acariformes), многоножки (Chilopoda), жуки-сапрофаги (Dermestidae, Languriidae, Cryptophagidae, Tenebrionidae), шмели (Bombidae) и одиночные пчелы (Apidae), мухи (Diptera), восковые моли (Pyralidae). Группа фитофагов состояла из цикадок (Homoptera), жуков (Anobiidae), перепончатокрылых (Pamphilidae). Паразиты были представлены в ульях клещами варроа (Varroidae) и, возможно, паразитическими видами мух (Diptera). Наиболее многочисленная по числу таксонов группа полифагов включала в себя Acariformes, Chilopoda, Dermoptera, Staphylinidae, Dermestidae, Anobiidae, Cleridae, Tenebrionidae, Vespidae, Formicidae, Diptera.

По числу таксонов (45%) группа полифагов оказалась наиболее представительной в симбиоценозах ульев. Из основных групп по числу таксонов и общей численности доминировали сапрофаги (41.6%). Хищники составляли 37.5% таксонов, фитофаги – 12.5%, паразиты – 8.3%. Состав и соотношение экологических групп беспозвоночных в симбиоценозах ульев было аналогичным и в бортях, и в колодах. Подобные соотношения хищников и сапрофагов характерны и для паразитоценозов – гнезд птиц и нор млекопитающих (группа гнезда) [Ефремова, 2004; Садекова, 1978]. Самый высокий уровень встречаемости и обилия был у группы сапрофагов. По встречаемости и обилию в ульях доминировали сапрофаги Cryptophagidae, а из субдоминантов – полифаги Formicidae и Dermestidae, хищники Aranei и Dermoptera. По обилию субдоминантами были полифаги Acariformes и Parasitiformes. Абсолютным доминантом в симбиоценозах ульев был плеснеед *Cryptophagus scanicus* (Coleoptera, Cryptophagidae) – жук размером 2 мм, который проходит в ульях все стадии развития. Этот вид встречается в лесной подстилке, гниющей древесине, на древесных грибах [Любарский, Егоров, 2003]. В ульях, кроме плесени, питается, по мнению Н. Сидорова [1968], крошками воска, перги, трупами пчел. Численность этого жука в заповеднике составляла 10–50 особей на один улей.

Максимальная встречаемость и обилие ульевых симбионтов отмечены в весенний период, минимальные – в летний. К осени их численность вновь возрастает. После длительной зимовки в

ульях скапливается подмор – основное место обитания сожителей. Летом их численность жестко регулируется человеком, к осени появляется новое поколение симбионтов – постоянных обитателей ульев.

Деятельность симбионтов для пчел имеет разносторонний характер. Сапрофаги и хищники полезны для пчелиной семьи: утилизируют отходы и уничтожают вредителей. Вместе с тем активно передвигающиеся симбионты способны переносить болезни пчел от семьи к семье (аскосфероз, нозематоз и др.), а полифаги могут потреблять мед, пергу, личинок пчел. Численность сожителей регулируется механизмом конкуренции (межвидовой, популяционной), паразитами, антропогенным фактором, поведением пчел (инстинкт очистки), климатическими условиями. Основными мерами борьбы с симбионтами в условиях пасечного пчеловодства являются сжигание подмора, систематический ручной сбор и уничтожение при осмотре ульев.

4.5. Применение гомогената трутневого расплода в пчеловодстве для повышения продуктивности темной лесной пчелы башкирской популяции

Исследовано влияние гомогената трутневого расплода на хозяйственно полезные признаки пчелиных семей. В практике пчеловодства решается задача обеспечения пчел сбалансированными по составу эффективными подкормками, особенно для восполнения их белковой части, способствующими интенсификации развития пчелиных семей и повышению их продуктивности [Черевко, Бойценюк, Верещака, 2008; Кривцов, Лебедев, Морева, 2009].

В активный период пчеловодного сезона на пасеках, как зоотехнический способ борьбы с варроатозом, уничтожается трутневый расплод, представляющий белковую субстанцию, богатую по содержанию незаменимыми аминокислотами, жирами, углеводами, витаминами, гормонами, макро- и микроэлементами [Бурмистрова, 2005; Будникова, 2009]. Благодаря своему уникальному составу трутневый расплод уже нашел широкое применение в апитерапии. К сожалению, этот ценный продукт в пчеловодстве используется недостаточно [Бурмистрова, Будникова, 2006].

Разностороннее исследование трутневого расплода проведено в НИИ пчеловодства. При сравнении химического состава трутневого расплода и маточного молочка доказано, что они сходны по показателям содержания сырого протеина $46.1+1.1\%$ и восстанавливающих (редуцирующих) сахаров – $41.7+4.6\%$, имеют небольшое различие по содержанию основных минеральных компонентов: натрия, калия, кальция, магния, цинка, меди и марганца [Бурмистрова, 2005; Бурмистрова, Будникова, 2006; Будникова, 2009, 2011].

На кафедре разведения животных и пчеловодства ФГБОУ ВПО Башкирский ГАУ проведены опыты по исследованию влияния гомогената трутневого расплода (ГТР), в сравнении с пыльцевой обножкой (ПО), на хозяйственно полезные признаки пчелиных семей. За контроль принята группа пчелиных семей, которая закармливалась сахарным сиропом (СС). По результатам опытов дано научное обоснование влияния белковых подкормок на хозяйственно полезные признаки пчелиных семей, качество рабочих пчел, маток и трутней (табл. 4.11).

Из использованных белковых подкормок наилучшие результаты показал ГТР 10% концентрации.

Отбор трутневых личинок в количестве 1.3 кг в активный период подготовки к роению способствовал увеличению выращивания расплода пчелиными семьями на 8–13% ($P>0.05$).

Применение подкормок с пыльцевой обножкой оказало наименьшее, с ГТР – наибольшее влияние по сравнению с контролем на увеличение следующих показателей рабочих пчел: а) массы однодневных личинок – на 3.3–5.5% ($P>0.001$); б) массы суточных пчел – на 3.4–4.5% ($P>0.05$).

Подкормка ГТР способствует улучшению качества пчелиных маток, характеризующихся увеличением, по сравнению с контролем: а) приема личинок на маточное воспитание – на 17.6–22.4%; б) продуцирования пчелами маточного молочка после прививки – на 3.8–33.4% ($P>0.001$); в) массы маточных личинок после прививки – на 0–11.9%; объема маточников – на 2.4–8.2%; г) массы неплодных маток – на 3.0–6.9% ($P>0.001$), плодных маток – на 3.9–4.4% ($P>0.001$).

Использование подкормок ГТР способствует повышению по сравнению с контролем: а) выращивания в июне печатного трутневого расплода в сумме за три последовательных учета – на 10.2–

Белковые подкормки и продуктивность пчелиных семей
(в среднем на одну семью)

| Показатель | Стат. показатель | Группа пчелиных семей (вид подкормки) | | | |
|-------------------------|------------------|---------------------------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|
| | | контрольная (СС) | опытная 1 (СС+ГТР) | опытная 2 (СС+ПО) | опытная 3 (СС+ГТР+ПО) |
| 1 сезон | | | | | |
| Валовый мед, кг | M±m | 42.1±1.4 | 49.6±1.4 | 48.4±1.4 | – |
| | % к контр. | 100 | 117.8 | 115.0 | – |
| Воскопродуктивность, кг | M±m | 1.02±0.06 | 1.19±0.08 | 1.15±0.08 | – |
| | % к контр. | 100 | 116.6 | 112.7 | – |
| 2 сезон | | | | | |
| Валовый мед, кг | M±m | 37.2±1.5 | 44.2±1.8 | 43.1±1.7 | 41.2±1.6 |
| | % к контр. | 100 | 118.8 | 115.8 | 110.7 |
| Воскопродуктивность, кг | M±m | 0.75±0.07 | 0.93±0.08 | 0.89±0.05 | 0.80±0.08 |
| | % к контр. | 100 | 124.2 | 118.5 | 106.9 |
| Пакеты пчел, шт. | M±m | 1.0±0.0 | 1.2±0.5 | 1.0±0.0 | 1.0±0.0 |
| | % к контр. | 100 | 120.0 | 100.0 | 100.0 |

13.5% ($P>0.05$); б) массы трутней на разных стадиях развития (личинки, куколки, имаго) – на 2.67–5.26% ($P>0.001$).

Подкормка с пыльцевой обложкой оказала наименьшее, а ГТР – наибольшее влияние по сравнению с контролем на увеличение экстерьерных признаков: а) рабочих пчел: площади крыла – на 3.0–3.8% ($P>0.001$), 3-го стернита – на 4.2–6.6% ($P>0.001$), 3-го тергита – на 0.1–0.2% ($P>0.001$), воскового зеркала – на 9.6–10.0% ($P>0.001$); б) маток: площади: крыла – на 2.1% ($P>0.001$), 3-го стернита – на 2.5–2.8% ($P>0.001$), 3-го тергита – на 2.5–6.0% ($P>0.001$); в) трутней: площади: крыла – на 5.0–5.9% ($P>0.001$), 3-го стернита – на 3.6–7.8% ($P>0.001$), 3-го тергита – на 3.9–4.5% ($P>0.001$).

Из исследованных белковых подкормок ГТР оказал наибольшее влияние по сравнению с контролем на увеличение следующих показателей: а) выращивания печатного расплода в сумме за три последовательных учета весной – на 22.3–25.8%, осенью – на 8.9–12.2%; б) снижение расхода корма за период зимовки – на 10.3% ($P>0.001$), уменьшение отхода пчел – на 30.0% ($P>0.05$), улучшение

чистоты гнезд пчелиных семей – на 33.3%; в) содержание в организме рабочих пчел в период постановки в зимовник сухих веществ – на 3.2% ($P>0.01$), азота – на 0.17% ($P>0.01$); в период выставки из зимовника сухих веществ – на 0.8%, азота – на 0.01%, углеводов – на 0.07%; г) летной активности в период поддерживающего медосбора – на 2.6–18.9% ($P>0.05$), в период главного медосбора – на 25.0–27.0% ($P>0.05$); д) выхода продукции – меда – на 17.8–18.8% ($P>0.01$), воска – на 16.6–24.2%, новых семей – до 20.0%;

Использование белковой подкормки ГТР способствует повышению уровня рентабельности на 21.6%.

По результатам исследований подготовлены рекомендации, утвержденные Научно-техническим Советом Министерства сельского хозяйства Республики Башкортостан (протокол №1 от 27.04.2012 г.).

Согласно рекомендациям, пчелиные семьи подкармливают гомогенатом трутневого расплода (ГТР) 10% концентрации с целью:

- улучшения хозяйственно полезных признаков в период весеннего и осеннего наращивания;
- на матковыводных пасеках для улучшения приема личинок;
- повышения качества пчелиных маток и увеличения молочковой продуктивности семей-воспитательниц;
- на разведенческих пасеках для вывода более качественных трутней.

В условиях Республики Башкортостан на пасеках ГТР заготавливают в активный период сезона (с III декады мая до III декады июня, т.е. до начала главного медосбора).

С целью получения ГТР на крупных пасеках используют отстроченные магазинные рамки, которые помещают в гнезда пчелиных семей около сотов с расплодом. После отстройки, откладки яиц маткой и запечатывания личинок сот с трутневым расплодом вырезают с помощью ножа. На небольших пасеках получают ГТР путем вырезания отдельных участков сотов с трутневым расплодом, а на разведенческих пасеках – для создания трутневого фона, извлекая из гнезда весь трутневый расплод из семей, кроме племенного ядра.

Для получения ГТР используются личинки старшего возраста, 10–12 дней после откладки яиц маткой (сразу после запечатывания), т.к. они содержат наибольшее количество активных компонентов. ГТР получают за короткий промежуток времени прессованием сотов с расплодом. При извлечении из семей большого количества

личинок, целесообразно их замораживать при $-18-20^{\circ}\text{C}$. Перед приготовлением подкормки свежих или размороженных личинок следует измельчить блендером.

Подкормку готовят, добавляя гомогенизированных трутневых личинок в 50%-ной концентрации, теплый сахарный сироп в пропорции 1:10. Пчелиные семьи подкармливают в вечернее время по 0.5 л. в течение 12 дней с интервалом через день.

Периодический отбор трутневых личинок способствует снижению заклещенности пчелиных семей, т.е. проведению профилактики против варроатоза пчел.

Выделение отдельных семей для отбора трутневого расплода позволяет с меньшими затратами труда и времени заготавливать ГТР, дополнительно получая и воск.

Таким образом, заготовка и подкормка ГТР целесообразна в плане профилактики варроатоза, получения дополнительного количества товарного воска, безотходной очистки трутневого фона на разводческих пасеках, перераспределения весенних излишков высокобелкового корма на осенний период с целью наращивания пчелиных семей в зиму, что в конечном итоге приводит к экономической выгоде.

4.6. Применение препаратов на основе хитозана против варроатоза темной лесной пчелы башкирской популяции

Пчелы, как и все живое, подвержены различным заболеваниям. В семьях пчел и в пергово-восковой крошке на дне гнезда, и в ульях хорошо развиваются гамазовые и акароидные клещи. Наиболее же опасное заболевание взрослых пчел, личинок и куколок – варроатоз, вызываемый клещом варроа. Существует мнение, что этот клещ перешел с *Apis cerana* на *Apis mellifera*. Смене хозяина способствовали сходство биологии и филогенетическая близость *A. cerana* с *A. mellifera*. Многие ученые делали попытки установить обстоятельства, которые способствовали переходу клеща с дикой пчелы на медоносную, но причины и сейчас окончательно не выявлены. Клещ может быть резервентом и переносчиком возбудителей таких инфекционных заболеваний, как септицемия, колибактериоз, гафниоз, американский гнилец, а также вирусов острого паралича, мешотчатого расплода, европейского гнильца, паратифа.

Смешанное течение инфекции и инвазии резко осложняет патологический процесс и в два-три раза ускоряет гибель пчел. Ущерб, наносимый пчеловодству клещом варроа, велик и складывается из большой гибели пчел, снижения продуктивности пчелиных семей, значительных трудовых и материальных затрат на проведение противоварроатозных мероприятий. Против варроатоза разработано много химических препаратов, из которых наиболее часто применяют флувалинат и амитраз. При постоянном лечении одним и тем же химическим препаратом наблюдается появление генетически устойчивых к нему паразитов. Химические препараты ослабляют иммунную систему организма, в результате чего возрастает восприимчивость к инфекциям. Применение же препаратов, которые разработаны на основе природных компонентов, дает возможность избежать многих побочных эффектов, поскольку механизмы их действия значительно отличаются и направлены в первую очередь на активацию естественных защитных реакций организма.

Препараты на основе хитозана обладают рядом свойств, которые позволяют применять их в пчеловодстве: нетоксичность и природное происхождение; выраженные иммуномодулирующие свойства; антимикробная и антигрибная активность, способность повышать устойчивость к токсинам и тяжелым металлам, активность в отношении свойств увеличивать продолжительность жизни и репродуктивные функции; свойство стабилизировать окислительно-восстановительные процессы в клетках.

Хитозан – аминоксахарид, производное линейного полисахарида, макромолекулы состоят из случайно-связанных β -(1-4) D-глюкозаминовых звеньев и N-ацетил-D-глюкозамина. Один из источников получения хитозана – панцири ракообразных.

Эффект от свойств препаратов на основе хитозана зависит от его химических характеристик, из которых главными являются: степень ацетилирования или деацетилирования; характер расположения ацетилированных и деацетилированных остатков вдоль полимерной цепи; наличие иных функциональных групп.

Цель наших исследований – изучение влияния препарата на основе хитозана на степень поражения пчелиных семей клещом варроа.

Для оценки влияния препарата на основе хитозана (степень деацетилирования 80% и м.в. 700 кДа (кило Дальтон)) на степень поражения пчелиных семей клещом варроа выбрали пчел темной десной

и кавказской пчел и их гибридов. Проводили исследование на двух пасеках Чекамгушевского района и на пасеке Бирской социально-педагогической академии. На каждой пасеке сформировали две группы семей, равноценных по силе. Пчелиные семьи двукратно (весной и в конце лета) получали подкормку 50%-ным сахарным сиропом. Сахарный сироп скармливали из расчета 1 л на семью пчел. Контрольные семьи получали чистый сахарный сироп. Опытной группе в сироп добавляли 100 мг препарата на основе хитозана. Исследования показали, что 0.01%-ный раствор препарата на основе хитозана токсического действия на пчел и расплод не оказывает.

Степень поражения пчелиной семьи вычисляли по формуле $S=K/P \times 100\%$, где S – заклещенность, K – количество клещей, P – число пчел. Слабая степень поражения – до 2 клещей, средняя – до 4, сильная – более 4 клещей на 100 пчел или 100 ячеек трутневого расплода.

В результате исследований степень поражения пчелиных семей оказалась выше у контрольной группы по сравнению с опытной. Самая высокая степень поражения пчелиных семей варроатозом наблюдалась у контрольной и опытной групп темной лесной пчелы у пчел в Бирском районе – $11.0 \pm 0.8\%$ и $8.5 \pm 2.4\%$ соответственно, но при этом не были выявлены достоверные различия. Наименьшую степень поражения варроатозом имели контрольная и опытная группы пчел гибридов темной лесной пчелы с кавказской – $2.8 \pm 0.16\%$ и $1.5 \pm 0.18\%$ соответственно (Чекамгушевский район, Старобаширская пасека).

Разница между контрольной и опытной группами кавказских пчел с Булгарской пасеки, пораженной варроатозом, на 5.6 ± 0.07 и $2.8 \pm 0.26\%$ соответственно была достоверной ($P \geq 0.95$).

Как видно из данных табл. 4.12, добавление препарата на основе хитозана в сахарный сироп уменьшает проявление варроатоза при средней степени поражения (в условиях Булгарской пасеки) и незначительно уменьшает при сильной (в условиях Бирской пасеки) и слабой (в условиях Старобаширской пасеки) степени поражения пчел варроатозом. Возможно, препараты на основе хитозана влияют на продолжительность циклов развития медоносной пчелы и клеща варроа, что могло привести к десинхронизации механизмов взаимодействия паразита и хозяина, сложившихся в процессе эволюции.

Мы также обратили внимание на то, что контрольная группа пчел в большей степени подвержена заболеванию доброкачественным европейским гнильцом. Для проверки этого предположения выбрали участок в сотах с только что отложенными яйцами и каждый день наблюдали. На 7-й день развития количество печатного расплода опытной группы по отношению к печатному расплоду в контрольной группе было на 430% больше. На 11-й день развития количество печатного расплода опытной группы по отношению к печатному расплоду в контрольной группе было на 441% больше. Это связано с тем, что в опытной и в контрольной группах по мере освобождения ячеек от больных личинок в них были отложены яйца. После выхода пчел из ячеек в контрольной группе в соты яйца не были отложены, а в опытной группе 52% ячеек были заняты открытым расплодом. Можно предположить, что хитозан опосредованным способом влияет на репродуктивный потенциал матки, что способствует увеличению силы семьи.

Исходя из этого, можно сделать вывод, что препараты на основе хитозана увеличивают сопротивляемость пчел и к доброкачественному европейскому гнильцу.

Подкормка 0.01%-ным раствором препарата на основе хитозана в сахарном сиропе является эффективной при борьбе с клещом варроа в условиях средней степени поражения пчел варроатозом, увеличивает сопротивляемость пчел к доброкачественному европейскому гнильцу и не оказывает отрицательного влияния на общее состояние

Таблица 4.12

Пораженность пчелиных семей варроатозом

| Группа пчел | Степень поражения пчелиных семей варроатозом, % ($M \pm m$) |
|---|---|
| Кавказские пчелы (Булгарская пасека) | |
| Контрольная | 5.6±0.07 |
| Опытная | 2.8±0.26 |
| Гибридные пчелы (Старобаширская пасека) | |
| Контрольная | 2.8±0.16 |
| Опытная | 1.5±0.18 |
| Темные лесные пчелы (Бирская пасека) | |
| Контрольная | 11.0±0.8 |
| Опытная | 8.5±2.4 |

пчелиных семей и на расплод. Основной вред, наносимый пчелам варроатозом, связан не столько с клещом варроа, сколько с патогенными микроорганизмами, которые находятся на клещах и проникают в тело пчел или селятся на внешних покровах куколок. Однако использование препаратов на основе хитозана для достижения максимального эффекта требует грамотного применения в условиях пасеки.

4.7. Применение фитосбора для лечения аскофероза темной лесной пчелы башкирской популяции

Аскофероз, или известковый расплод – инфекционная болезнь пчелиных семей, вызываемая паразитическим грибом *Ascosphaera apis*, которая поражает личинки пчел [Смирнов, Туктаров, 2004]. Аскоферозом заражается открытый расплод медоносной пчелы (рабочие, трутни, матки) с первых дней выхода личинок из яйца, однако преимущественно заражению подвержены личинки 3–6-дневного возраста в период смены их питания с маточного молочка на мед и пергу [Aronstein et al., 2010]. Занос спор в семьи пчел пасеки происходит в основном с пыльцой и нектаром [Gilliam et al., 1988; Туктарова, Фархутдинов, 2013]. В результате аскофероза в пчелиной семье погибают личинки, не происходит смены поколений взрослых особей, что приводит к критическому сокращению общей численности и гибели всей семьи [Смирнов, Туктаров, 2004].

Тенденция распространения аскофероза на пасеках носит угрожающий характер. Сейчас аскофероз встречается практически повсеместно в России. В Республике Башкортостан аскофероз впервые был зарегистрирован в 1985 г. [Юмагужин, 2010], и около 14% пчелиных семей в регионе заражены аскоферозом [Туктарова, Фархутдинов, 2013]. Такая ситуация предполагает активную борьбу с распространением этого заболевания.

Возникновению аскофероза способствуют различные стрессовые факторы. Фактически любые нарушения в содержании, кормлении, разведении пчел, приводящие к снижению резистентности расплода, нарушению или затруднению очистки гнезда рабочими пчелами, благоприятствуют возникновению и развитию аскофероза [Смирнов, Туктаров, 2004]. На возникновение и течение заболевания влияет микроклимат внутри и вне улья [Мукминов, Смирнов, 2008].

Заболеванию благоприятствуют переохлаждение, высокая влажность, отсутствие проветривания, недостаток кормов, избыток воды в корме за счет обильного приноса пчелами весной влажной пыльцы и воды для расплода, различные заболевания пчел [Мукминов, Смирнов, 2008; Sandrock et al., 2014].

Одна из причин широкого распространения аскофероза – это снижение общей резистентности пчелиных семей в связи с ухудшением экологии окружающей среды, нарушением правил содержания и разведения, применением малоэффективных препаратов [Гробов, Лихотин, 2003; Sandrock et al., 2014]. Развитию устойчивости паразитического гриба способствует применение одного и того же препарата в течение длительного времени, что приводит к исчезновению только симптомов заболевания, не убивая самого патогена [Юмагужин, 2010].

В современном пчеловодстве наиболее популярны фунгицидные препараты химического происхождения из-за их высокой активности и удобства применения [Гробов, Лихотин, 2003; Смирнов, Туктаров, 2004]. Бесконтрольное применение акарицидов химического происхождения, особенно против варроатоза пчелиной семьи, вызываемого паразитическим клещом *Varroa jacobsoni*, способствует распространению инфекционных заболеваний пчелиной семьи [Смирнов, Туктаров, 2004], и таких заболеваний, как аскофероз, американский и европейский гнилец, вирусные заболевания [Клочко и др., 2003].

Кроме того, большинство химических фунгицидных препаратов имеет ряд существенных недостатков: продукты распада препаратов химического происхождения отрицательно воздействуют на здоровье пчел и могут накапливаться как в организме самих пчел, так и продуктах пчеловодства [Белоногов и др., 2003; Sandrock et al., 2014].

С целью предотвращения негативного эффекта химических препаратов на состояние пчелиной семьи нами была разработана более безопасная препаративная форма на основе экстракта растительного сбора. Использование растительных экстрактов и компонентов естественного происхождения в лечении и профилактике болезней пчелиной семьи стимулирует неспецифический иммунитет у пчел и позволяет им самостоятельно подавлять заболевания [Брехман, 1978; Клочко, 1997; Strachecka et al., 2014]. Таким образом, разработка,

производство и применение в пчеловодстве растительных экстрактов в лечебно-профилактических мероприятиях является актуальной альтернативой применению препаратов химического происхождения.

Объектом исследования служили рабочие особи темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. Пчелиные семьи находились в типовых двенадцатирамочных ульях и имели одинаковые условия кормления и содержания. Сбор патологического материала проводили от неблагополучных по аскоферозу пчелиных семей на пасеках Республики Башкортостан в условиях естественного заражения. Исследования проводились на 15 пчелиных семьях, разделенных на 3 группы по 5 семей в каждой. Группы пчелиных семей подбирались методом пар аналогов с учетом следующих показателей: сила пчелиных семей, количество печатного расплода и корма. Лабораторные исследования проводили согласно принятым в ветеринарии методикам [Смирнов, Туктаров, 2004].

Для профилактики и лечения аскофероза пчелиных семей нами был составлен растительный сбор следующего состава: трава вероники *Veronica longifolia*, лист березы *Betula pendula*, трава лабазника *Filipendula ulmaria*, цветки календулы *Calendula officinalis*, хвоя ели или пихты *Picea abies* или *Abies sibirica*, трава эхинацеи *Echinacea purpurea*, листья эвкалипта *Eucalypti viminalis*, трава хвоща *Equisetum arvensis*, цветки бессмертника *Helichrysum arenarium*, трава мелиссы *Melissa officinalis*, трава чабреца *Thymus serpyllum*, кора осины *Populus tremula*, трава чистотела *Chelidonium majus*, слоевища исландского мха *Lichen islandicus*, чеснок *Allium sativum*. Лекарственные травы, входящие в состав сбора, находятся в нем в определенном соотношении.

Спиртовой экстракт для лечения и профилактики пчел от аскофероза получали настаиванием в 40%-ном этиловом спирте при комнатной температуре в течение 14 сут, а водный экстракт – настаиванием в воде растительного сбора на водяной бане в течение 30 мин.

Для определения химического состава и определения соотношения составляющих веществ водного и спиртового экстрактов растительного сбора был проведен масс-спектрометрический анализ на жидкостном хромато-масс-спектрометре LCMS-2010EV «Shimadzu» (Япония). Масс-спектрометрический анализ химической ионизации

при атмосферном давлении (ХИАД, АРСІ) положительных (М+Н)⁺ и отрицательных (М-Н) ионов спиртового и водного экстрактов проводился в следующих условиях: растворы экстрактов были разбавлены ацетонитрилом, элюент ацетонитрил/вода (15/85), скорость потока – 0.06 л/мин, шприцевой ввод образца 2.5 мкл, температура ионного источника – 250°C; температура нагревателя – 200°C, температура испарителя – 230°C, скорость небулизирующего газа (распылителя) – 2.5 л/мин, напряжение на источнике ионов – (+) 4.5 кВ, (-) 3 кВ.

Методика определения фунгицидной активности растительного сбора на основе зон задержки роста *Ascosphaera apis* в лунках на агаре Сабуро. Для микроскопического исследования делали соскоб с поверхности тела пораженных личинок пчел. Небольшое количество полученного материала помещали на предметное стекло в каплю 50%-ного водного раствора глицерина или лактофенола (20 г кристаллического фенола, 16 мл молочной кислоты и 31 мл глицерина) и рассматривали при малом увеличении микроскопа с целью обнаружения и подтверждения наличия мицелия и плодовых тел гриба.

Для подтверждения результатов микроскопического исследования из патологического материала выделяли чистую культуру гриба. Для этого мертвых личинок извлекали из ячеек, помещали в стерильную пробирку с 2 мл физиологического раствора, вносили туда по 1000 ЕД пенициллина и стрептомицина, тщательно растирали и материал высевали на скошенный сусло-агар или среду Сабуро в пробирках. Посевы культивировали в течение 10 сут при температуре 28–32 °С. На 3–5 сут на поверхности среды появлялись белые пушистые колонии, дающие к 8–10 сут зеленовато-серый налет на дне и по краям колонии, который образуется при формировании плодовых тел гриба. Чистую культуру гриба получают путем посева с периферии колоний, характерных для данного гриба (Гробов, 2003).

Определение фунгистатических и фунгицидных свойств различных экстрагентов растительных препаратов проводили методом постановки опыта на агаре Сабуро, содержащим 10%-ный спиртовой экстракт. Экстракт добавляли перед автоклавированием среды. Затем проводили инокуляцию *A. apis*. Наблюдения проводили в течение 5 сут, а контролем служили включенные в состав агара: ниста-

тин (Nystatinum, доза 400 мкг/мл, препарат входит в состав многих препаратов для лечения аскофероза у пчел), 10 мл 40%-ного этилового спирта и стерильный физиологический раствор. На основе сравнения зон задержки роста возбудителя аскофероза на опытных и контрольных средах делалось заключение о фунгицидной эффективности спиртовых экстрактов отдельных растений и растительного сбора.

Определение активности каталазы (КФ 1.11.1.6) ректальных желез медоносных пчел осуществляли методом титрования в модификации Ф.Г. Юмагужина и А.Б. Сафаргалина [Юмагужин, Сафаргалин, 2009]. Уровень активности пероксидазы (КФ 1.1.1.7) определяли в кишечнике пчел по А.Н. Бояркину [Бояркин, 1951]. Активность фермента инвертазы (КФ 3.2.1.26) гипофарингеальных (глочных) желез определяли по методике М.В. Жеребкина [Жеребкин, 1979]. Сырую и сухую массу пчел определяли на аналитических весах, количество общего азота оценивали титриметрическим методом (по Кьельдалю). Определение степени развития жирового тела пчелы оценивали по 5-балльной системе, по методике, предложенной В.Р. Туктаровым [Туктаров и др., 2014].

В качестве контроля пчелиные семьи получали сахарный сироп (1:1) без добавок. В качестве препарата сравнения использовался экстракт родиолы розовой *Rhodiola rosea*, известный своей способностью улучшать качество зимовки пчелиных семей [Шафикова, Фархутдинов, 2013].

Подкормка проводилась в конце августа, это период, когда проходит откладка яиц и развитие личинок пчел, идущих на зимовку. В 1 группе применялся 40%-ный спиртовой экстракт корней родиолы розовой. Во 2 группе применялся 40%-ный спиртовой экстракт растительного сбора. Перед добавлением спиртового экстракта в сироп, проводили упаривание спирта в экстракте примерно до 10%-ной концентрации спирта (содержание сухих веществ – примерно 5%). Подкормка сиропами с добавками экстрактов проводилась с интервалом 7 сут 2-кратно по 1 л на пчелиную семью. В 3 контрольной группе применялась подкормка чистым сиропом по той же схеме.

Перед проведением лечебных подкормок препаратами с растительными экстрактами со всеми пчелиными семьями, включая кон-

трольные, проводились необходимые ветеринарно-зоотехнические мероприятия: дезинфекция ульев при пересадке, сжигание подмора и ульевого мусора.

Весной 15 пчелиных семей с признаками аскосфероза разделили на 3 средние группы по 5 семей в каждой с учетом следующих показателей: сила пчелиных семей, количество печатного расплода и степень поражения расплода аскосферозом. Определение силы семьи, которая измеряется в практическом пчеловодстве в улочках (количество пчел на одной гнездовой рамке размером 435 x 300 мм, обсиженной с обеих сторон, составляет примерно 200 г, масса 10 000 пчел равна примерно 1 кг [Лебедев и др., 2007]) позволяет приблизительно судить о количестве пчел в семье. Подсчет пораженных личинок в рамках и количество печатного расплода определяли с помощью рамки-сетки (10 x 10 см), которая прикладывалась к месту на рамке, где находился расплод. Затем делались фотографии расплодов, которые затем анализировались в камеральных условиях. Для подтверждения эпизоотологического диагноза делался анализ проб мумий личинок в лабораторных условиях.

В 1 группе пчелиные семьи получали сахарный сироп, с предварительно растворенным в 40%-ном спирте нистатином из расчета по 500 000 ЕД (0.5 г) на литр сиропа. Давали подкормку в кормушках из расчета по 100–150 мл на улочку пчел, трехкратно, с интервалом 5 дней [Туктаров, Галиуллин, 2011].

Во 2 группе пчелиные семьи подкармливались сиропом с экстрактом растительного сбора в объеме 1 л на семью с интервалом 5 сут 3-кратно. Сироп с экстрактом растительного сбора готовился следующим образом: 40%-ный спиртовой экстракт с содержанием сухих веществ 5% смешивался с сахарным сиропом в соотношении 1:6.

В 3 контрольной группе пчелиные семьи подкармливались сахарным сиропом с 1/6 долей 40%-ного чистого этилового спирта.

Эффективность лечебных обработок пчелиной семьи определяли сравнением количества пораженных аскосферозом личинок. Подсчет количества инфицированных личинок проводился каждую декаду в течение 2-х месяцев. Влияние подкормок на продуктивные показатели оценивали по методикам, принятым в зоотехнике [Лебедев и др., 2007; Туктаров, Галиуллин, 2011].

Определение химического состава фитосбора и фунгицидной активности растений по отношению к *Ascosphaera apis*. В результате проведения масс-спектрометрического анализа были получены соотношения пиков ионов, соответствующих биологически активным веществам, входящим в состав водного и спиртового экстрактов растительного сбора (табл. 4.13). Как видим, химический состав спиртового и водного экстрактов растительного сбора по определяемым веществам сходен, но он различается по их концентрации. По данным литературы, наибольшей фунгицидной активностью обладают фенолоксислоты, флавоноиды, кумарины и эфирные масла (Георгиевский, 1990). В связи с этим в анализируемых экстрактах определялись представители данных классов. В спиртовом экстракте растительного сбора по сравнению с водным преобладают: ментол – в 1.3 раза, герниарин/псорален – в 2.6 раз, пулегон – в 1.2 раза, эвгенол – в 1.7 раз, ксантоксол – в 1.3 раза, императорин – в 1.6 раз, ксантоксол – в 2 раза, 2,4-дигидроксикоричная кислота – в 2.1 раза, п-кумаровая кислота/эвгенол – в 1.9 раз, 2,4-диацетоксикоричная кислота – в 1.8 раз, тимол – в 1.4 раза. Однако некоторые вещества преобладают в водном экстракте растительного сбора по сравнению со спиртовым: гераниол/цитраль – в 1.5–1.7 раза, келлин – в 2.2 раза, анетол – в 2.8 раз, 3-нитрокоричная кислота – в 2.7 раз.

Нами был проведен сравнительный анализ фунгицидных свойств спиртовых и водных экстрактов растительного сбора для коррекции рецептуры сбора. Было установлено, что спиртовые экстракты растительного сбора более активны по отношению к *A. apis* по сравнению с водными, что, видимо, связано с определенным соотношением веществ спиртового экстракта (табл. 4.14).

Как видно из табл. 4.14, уровень фунгицидного действия спиртового экстракта растительного сбора был близок к величине воздействия нистатина на грибной газон *A. apis*. Примерно на 20% площадь газона, росшего на агаре, содержащем спиртовой экстракт, была больше, чем на среде с нистатином.

В варианте с водным экстрактом площадь была больше на 215% по сравнению с нистатином и на 180% – спиртовым экстрактом. Возвращаясь к табл. 4.13, мы можем сделать предположение, что преобладание определенных групп веществ в спиртовом растворе обеспечивает более высокие фунгицидные свойства, что необходимо будет

Таблица 4.13

Масс-спектры химической ионизации и соотношение интенсивностей пиков ионов спиртового и водного экстрактов растительного сбора

| Соединение | Ион | Интенсивность (%) пиков ионов* | | Соотношение пиков ионов | |
|----------------------------------|-----|--------------------------------|--------|-------------------------|----------------------|
| | | спиртовый | водный | спиртовый/ водный | водный/ спиртовый |
| Положительные ионы (M+H)+ | | | | | |
| ментол | 157 | 100 | 100 | 1.3 | |
| герниарин/псорален | 177 | 10.1 | 5 | 2.6 | |
| пулегон | 153 | 8.9 | 10 | 1.2 | |
| эвгенол | 165 | 7.9 | 5.9 | 1.7 | |
| ксантоксол | 193 | 6.9 | 7.2 | 1.3 | |
| императорин | 261 | 6.1 | 3.1 | 1.6 | |
| гераниол/цитраль | 155 | 3.2 | 6.3 | | 1.5 |
| келлин | 263 | 2.9 | 8.3 | | 2.2 |
| анетол | 149 | 2.9 | 10.7 | | 2.8 |
| Отрицательные ионы (M-H)- | | | | | |
| ксантоксол | 191 | 100 | 100 | 2 | |
| 2,4-дигидроксикоричная кислота | 179 | 46.9 | 45 | 2.1 | |
| 3-нитрокоричная кислота | 192 | 4.3 | 23 | | 2.7 |
| тимол | 149 | 7.9 | 11 | 1.4 | |
| п-кумаровая кислота/ эвгенол | 163 | 6.2 | 6.7 | 1.9 | |
| гераниол/цитраль | 153 | 4.2 | 14.3 | | 1.7 |
| 2,4-диацетоксикоричная кислота | 263 | 4 | 4.5 | 1.8 | |

* Интенсивность пиков ионов в % по отношению к максимальному пику.

Таблица 4.14

Фунгицидные свойства водного и спиртового экстрактов растительного сбора и нистатина

| № | Препарат и его разведение | Зона задержки роста <i>Ascosphaera apis</i> через 3 сут, мм |
|---|---------------------------|---|
| | | спиртовая форма / водная форма |
| 1 | Экстракт сбора, 10% | 12.2 / 22 |
| 2 | Нистатин 400 мкг/мл | 10.2 |

учитывать при стандартизации готового препарата по действующим веществам при введении его в производство.

Определение антигрибкового действия экстрактов отдельных растений, входящих в состав сбора, показало, что активность была различной. В определенной степени это связано с тем, что помимо растений фунгицидного действия, в его состав были включены растения, обладающие стимулирующими свойствами. Наиболее эффективными в фунгицидном действии по отношению к *A. api* – оказались экстракты травы вероники, чистотела, листа березы, хвоя пихты и чеснока. Однако суммарное фунгицидное действие фитосбора было выше, чем отдельных его компонентов, т.е. можно судить об их синергетическом действии.

Влияния экстракта растительного сбора на активность ферментов, содержание запасных и минеральных веществ в теле пчел. Благополучие зимовки пчел зависит от многих факторов: зимостойкости пчел, формирования гнезда, количества и качества корма, условий зимовки, подготовки пчел к зимовке, ухода за пчелами, состояния их здоровья и др. [Жеребкин, 1979]. Применение в лечении пчелиных семей препаратов, состоящих из природных компонентов, помогает избежать многих побочных эффектов, так как их механизмы основаны на активации естественных защитных реакций организма [Хамадиева и др., 2012].

Каталаза – фермент, который предохраняет организм пчелы во время зимовки от токсического действия перекиси водорода и является источником молекулярного кислорода в тканях [Лебедев и др., 2007]. Поэтому, чем выше показатель активности фермента каталазы в составе каловых масс кишечника пчелы, тем меньше будет сказываться отрицательное действие перекиси водорода, а клетки тканей не будут испытывать дефицита в кислороде [Юмагужин, Сафаргалин, 2009]. Активность каталаз в зимний период у пчел имеет максимальный уровень [Юмагужин, Сафаргалин, 2013].

У пчел в зимний период замедляются многие метаболические процессы, изменяется тип дыхания, активизируются отдельные процессы обмена веществ при участии ферментов дегидрогеназ [Жеребкин, 1979]. Смена типа дыхания связана с большим скоплением пчел в плотном клубе, где затруднен свободный доступ кислорода. Замена аэробного обмена анаэробным во многом определяет выживаемость

пчелиной семьи в зимний период. Активность пероксидазы и дегидрогеназ в зимний период у пчел достигает максимального уровня [Жеребкин, 1979].

Нами было установлено положительное влияние подкормки сиропом с экстрактом фитопрепаратов на увеличение активности ферментов каталазы и пероксидазы, как показателей зимостойкости пчел. Так, в ноябре (в пчелиных семьях обычно в это время сформирован клуб) нами были определены активности ферментов каталазы и пероксидазы в кишечнике пчел. Результаты показали, что активность фермента каталазы была выше в 1 группе (экстракт родиолы розовой) на 88%, а во 2 группе (экстракт фитосбора) – на 58% по сравнению с 3 контрольной группой (табл. 4.15). Активность фермента пероксидазы была выше в 1 группе на 16%, а во 2 группе – на 9% по сравнению с 3 контрольной группой. Это дает основание, опираясь на данные литературы [Хамадиева и др., 2012; Салтыкова и др., 2007; Брандорф, Ивойлова, 2011], предполагать, что осенняя подкормка пчелиных семей сиропом с экстрактом растительного сбора приводит к лучшей подготовке пищеварительной системы пчел к длительному безоблетному периоду во время зимовки.

Фермент плоточных желез инвертазы определяет способность пчел перерабатывать нектар в мед путем трансформации сахарозы в простые углеводы. Активность фермента подвержена значительной индивидуальной изменчивости, зависит от физиологического состояния пчел и определяет, в конечном счете, их потенциальную медопродуктивность (коэффициент корреляции между этими дву-

Таблица 4.15

Влияние фитопрепаратов на активность каталазы и пероксидазы в ректальных и инвертазы в глоточных железах медоносной пчелы

| Группа* | Активность каталазы, ед/мл экстракта | Активность пероксидазы, мкг окисленного ОФД / г × мин | Активность инвертазы, усл.ед/ч |
|---------|--------------------------------------|---|--------------------------------|
| 1 | 8.2 | 0.476 | 3.5±0.25 |
| 2 | 6.9 | 0.447 | 3.3±0.2 |
| 3 | 4.36 | 0.410 | 2.5±0.3 |

*1 группа получала экстракт родиолы розовой, *Rhodiola rosea L.*; 2 группа – экстракт фитосбора; 3 группа – сахарный сироп в качестве контроля.

мя показателями составляет 0.8) [Ломаев, Бондарева, 2007]. Хотя в целом у пчел осенью, как правило, наблюдается снижение активности фермента [Бояркин, 1951], нам удалось установить, что под действием фитопрепаратов активность фермента инвертазы была выше в 1 группе на 40%, а во 2 группе – на 32% по сравнению с 3 контрольной группой. Повышенный уровень активности фермента может позволить более качественно усваивать сахарозу в меде и соответственно снижать потребление корма во время зимовки.

Известно, что для стимуляции осеннего развития пчелиных семей и подготовки их к зимовке необходимо увеличение степени развития жирового тела, увеличение общей живой массы и уменьшение содержания в организме пчел воды [Жеребкин, 1979]. Как видно из табл. 4.17, у пчел, получающих фитопрепараты, наблюдалось уменьшение содержания воды в теле в 1 группе на 16%, а во 2 группе – на 18%. Содержание азотистых веществ, необходимых во время зимовки, в 1 группе было на 59%, а во 2 группе – на 73% больше по сравнению с 3 контрольной группой, что также обеспечивает лучшее приспособление к зимовке и последующее успешное весеннее развитие [Жеребкин, 1979].

Известно, что в организме зимостойких подвидов пчел гликогена содержится в среднем на 30% больше, чем у незимостойких [Лебедев и др., 2007]. Гликоген представляет собой углеводный запас, который депонируется, главным образом, в клетках жирового тела и грудных мышц пчел. Содержание запасных углеводов в пчелиных семьях 1 и 2 групп было больше на 23 и 26% соответственно, по сравнению с 3 контрольной группой (табл. 4.16).

Подготовка пчел к зиме выражается также в накоплении в их теле такого резервного питательного вещества, как жир, который накапливается в жировом теле пчелы [Туктаров и др., 2014]. Применение фитопрепаратов увеличило степень развития жирового тела пчел (табл. 4.16). Степень развития жирового тела в пчелиных семьях 1 и 2 групп было больше на 24 и 27% соответственно по сравнению с 3 контрольной группой (табл. 4.16)

Поскольку известно, что у пчел зимостойких подвидов осенью в организме присутствует больше жира, белковых веществ и гликогена, чем у менее зимостойких [Лебедев и др., 2007], можно пред-

положить, что подкормка пчелиных семей сиропом с экстрактом растений оказывает положительное влияние на зимовку и последующее весеннее развитие пчелиной семьи.

Влияние экстракта растительного сбора на зимостойкость и продуктивность пчелиных семей. Весной в мае у перезимовавших пчел сравнивались сила семей, количество печатного расплода, количество оставшегося корма и количество погибших за зимовку пчел (табл. 4.17). Сила семей в 1 группе была выше на 24%, во 2 группе – на 20% по сравнению с 3 контрольной группой. Количество печатного расплода в 1 группе была выше на 12%, во 2 группе – на 44% по сравнению с 3 контрольной группой. Число погибших за зиму пчел в обеих опытных группах было примерно на 35% меньше, чем в 3 контрольной группе. Семьи, получавшие стимулирующие подкормки, в течение зимовки израсходовали меда соответственно на 11.5 и 8.5% меньше, чем 3 контрольная группа.

Таблица 4.16

Влияние фитопрепаратов на содержание воды, общего азота, углеводов и развитие жирового тела перед зимовкой

| Группа* | Вода, % | Общий азот, мг на 1 пчелу | Углеводы, мг на 1 пчелу | Развитие жирового тела, баллы |
|---------|----------|---------------------------|-------------------------|-------------------------------|
| 1 | 63±0.5 | 17.6±2 | 0.85±0.03 | 3.6 |
| 2 | 61.9±0.5 | 19.2±1.1 | 0.87±0.05 | 3.7 |
| 3 | 72.3±0.5 | 11.1±0.9 | 0.69±0.02 | 2.9 |

* 1 группа получала экстракт родиолы розовой, *Rhodiola rosea L.*; 2 группа – экстракт фитосбора; 3 группа – сахарный сироп в качестве контроля.

Таблица 4.17

Влияние фитопрепаратов на состояние пчелиной семьи после зимовки

| Группа* | Сила семей, улочек | Количество печатного расплода, сотни ячеек | Количество израсходованного корма на пчелиную семью, кг | Отход пчел, % |
|---------|--------------------|--|---|---------------|
| 1 | 8.2±0.3 | 147.6±4.7 | 8.5±0.4 | 530±14.1 |
| 2 | 7.9±0.2 | 189.8±9.6 | 8.8±0.6 | 540±15.4 |
| 3 | 6.6±0.2 | 131.8±3.6 | 9.6±0.4 | 850±18.1 |

* 1 группа получала экстракт родиолы розовой, *Rhodiola rosea L.*; 2 группа – экстракт фитосбора; 3 группа – сахарный сироп в качестве контроля.

Использование для подкормки сиропа с добавкой экстракта родиолы розовой показало, что в ряде случаев он оказывал лучшее влияние на состояние и развитие пчелиной семьи по сравнению с сиропом с фитосбором, однако, его применение экономически менее выгодно в связи с большим дефицитом и дороговизной сырья корней родиолы розовой, которое примерно в 8 раз дороже стоимости сырья растительного сбора.

Таким образом, использование для подкормки пчелиных семей сиропа с экстрактом растительного сбора увеличивает яйценоскость матки и темп весеннего развития, предотвращает зимнее ослабление пчелиной семьи, снижает величину потребления кормов и каловой нагрузки кишечника.

Оценка эффективности фунгицидного действия экстракта растительного сбора во время весеннего развития и продуктивности пчелиных семей. Исследования в весенне-летний период в пчелиных семьях были интересны с точки зрения возможности потенциального применения фитопрепарата в практическом пчеловодстве. Нами анализировались: степень поражения расплода аскоферозом до заболевания и в ходе лечения препаратами.

Если первоначально различия в количестве инфицированных личинок были незначительны, то спустя 10 дней оказалось, что в 1 группе их количество снизилось на 29%, во 2 группе – на 6%, а в 3 контрольной группе – увеличилось на 16%, т.е. в 3 группе, которая не получала лечения, болезнь прогрессировала (табл. 4.18). Спустя 20 сут количество инфицированных личинок по сравнению исходным значением в 1 группе достоверно снизилось на 62%, во 2 группе – на 48%, а в 3 контрольной группе – было больше на 36%. Через 30 сут в 1 и 2 группах встречались единичные пораженные личинки, а в 3 группе началась тенденция к самооздоровлению пчелиных семей, число инфицированных личинок было больше на 22% по сравнению с исходным значением месячной давности.

Полное излечение от аскофероза (отсутствие в сотовых рамках и на прилётной доске ульев) в 1 и 2 группах наблюдалось примерно через 1.5 месяца, а в 3 контрольной группе – через 2.5–3 месяца. По скорости выздоровления наиболее эффективным оказался нистатин, особенно в 1 декаде, однако затем, к 3 декаде оба препарата были близки по своей результативности.

Нами было изучено состояние, развитие и продуктивность пчелиных семей в начале и конце пчеловодческого сезона. В 1 группе (нистатин) было получено 26 кг товарного меда, во 2 группе (фитосбор) – почти 28 кг, в 3 контрольной группе – 12 товарного меда на пчелиную семью (табл. 4.19).

Определение количества расплода показало, что матки больше всего откладывали яйца во 2 группе: на 26 и на 13% – по сравнению с контролем в 1 группе. Определение силы семьи показало, что применение препаратов (нистатина и сбора) привело к увеличению числа пчел в среднем на 13 и 25% соответственно.

Таким образом, было установлено, что растительный сбор в условиях *in vitro* обладал фунгицидным действием. При подкормке пчел сиропом с экстрактом растительного сбора, обладающего фунгицидным и стимулирующим действием, происходило оздоровление расплода пчел, улучшение развития семьи, повышение зимостойкости и продуктивности.

Таблица 4.18

Различия эффективности фунгицидного действия разных препаратов на течение аскофероза в пчелиных семьях

| Группа* | Количество пораженных личинок, шт на 10 см ² | | | |
|---------|---|----------|----------|----------|
| | до обработки | 10 суток | 20 суток | 30 суток |
| 1. | 39±4 | 28±4 | 15±5 | 4±1 |
| 2. | 34±5 | 32±3 | 18±4 | 3±1 |
| 3. | 36±5 | 42±4 | 49±5 | 44±3 |

* 1 группа получала сахарный сироп с нистатином (500 000 ЕД (0.5 г) на литр сиропа); 2 группа – сахарный сироп с экстрактом фитосбора; 3 группа – сахарный сироп (контроль).

Таблица 4.19

Влияние разных препаратов на средние показатели пчелиной семьи

| Группа* | Сила семей, улочек | | Количество печатного расплода, сотни ячеек | | Количество корма в улье, кг | |
|---------|--------------------|----------|--|-----------|-----------------------------|----------|
| | 05.05 | 25.08 | 05.05 | 25.08 | 05.05 | 25.08 |
| | 1 | 8.1±0.3 | 9.7±0.2 | 138.4±9.6 | 103.2±5 | 4.57±0.6 |
| 2 | 7.9±0.3 | 10.8±0.4 | 143.6±4.7 | 115.2±6 | 4.38±0.7 | 28.1±0.5 |
| 3 | 7.8±0.2 | 8.6±0.2 | 139.8±3.6 | 91.2±4.4 | 4.62±0.4 | 12.6±0.4 |

* 1 группа получала сахарный сироп с нистатином (500 000 ЕД (0.5 г) на литр сиропа); 2 группа – сахарный сироп с экстрактом фитосбора; 3 группа – сахарный сироп (контроль).

4.8. Реализация защитного ответа на действие бактериального препарата у темной лесной пчелы башкирской популяции

В последние десятилетия на территории Башкортостана население *Apis mellifera* L. отнюдь не представляет собой однородную популяцию. Это обусловлено активным ввозом как в государственные, так и в частные хозяйства пчел южных подвидов – кавказской, итальянской, карпатской, украинской. Их высокая продуктивность в период летнего медосбора якобы окупает затраты на частое обновление этих семей, вызванное высокой смертностью за период зимовки. Одновременно возникает проблема, связанная с неконтролируемой гибридизацией пчел разных подвидов. Эту проблему можно, в частном случае, сформулировать как вопрос о том, насколько гибридные особи способны адаптироваться к различным неблагоприятным факторам, действующим в условиях новой для родительских (или одной из родительских) подвидов климатической зоны. Несомненно, что окончательная оценка адаптивных способностей семей пчел должна проводиться в естественных условиях, т.е. на пасеках, однако лабораторные модели экспериментов могут дать детальные ответы на возникшие вопросы, особенно в отношении механизмов, участвующих в адаптиогенезе.

Модель, в основе которой заложено использование в качестве стрессора бактериального агента, может дать ответ на ряд вопросов, касающихся различий в устойчивости аборигенных и интродуцируемых подвидов *A.mellifera* или, как принято в практике пчеловодства, подвидами пчел: 1) какие именно механизмы участвуют в реализации защитных реакций и 2) в чем заключается различие между подвидами в отношении вовлечения этих механизмов? В данной статье приводится система ответов на эти вопросы.

Различия в реализации защитного ответа на экспериментально введенный патоген (бактериальный препарат битоксибациллин – БТБ) между темными лесными и кавказскими пчелами, а также их гибридами мы старались выявить на разных уровнях организации, что предполагает использование различных методов оценки результатов:

– Организменный уровень (выживаемость в течение 7 сут после обработки);

– Органный уровень (изменения размеров средней и толстой кишок, состояние стенок кишечника; способность к самоочищению кишечника от спор и вегетативных клеток патогена).

Основным путем проникновения бактериальных патогенов в природных условиях у медоносной пчелы является желудочно-кишечный тракт. Соответственно, первым барьером для бактериальной инфекции становится кишечник насекомого, причем важна не только механическая функция кишечной стенки, но и активная реакция самого кишечника, включающая изменения тонуса мышц, реакцию эпителия и перитрофической мембраны, а также изменения внутренней среды (рН и активность ферментов) (Кузнецов 1948; Bai et al., 1984; Кузманова и др., 1991).

Основной вопрос, на который мы пытались ответить – это вопрос о существовании различий между подвидами в плане вовлечения этих механизмов. К настоящему моменту в мировой научной литературе накоплено много данных, свидетельствующих о возможности экспериментальной преадаптации насекомых к влиянию как абиотических факторов [Czajka, Lee, 1990; Yocum, Denlinger, 1994; Watson, 1996; Tielecke, 1997], так и патогенов [Валюкас и др., 1981; Бартнинкайте, 1987] при предварительном слабом их действии. Нами выбрано действие бактериального препарата, используемого в практике сельского хозяйства в качестве средства биологической защиты растений от вредителей, чтобы оценить вовлечение защитных механизмов в процесс иммунизации насекомых.

Рабочие особи из семей темных лесных и кавказских пчел, а также их гибридов были взяты с одной из пасек в Уфимском районе в октябре 2000 г. в лаборатории пчел содержали в капроновых садках (30х30х30 см) на 60%-ном медовом сиропе (по 5 семей для каждой группы пчел). В 3-х семьях из каждой группы пчелам в течение 24 ч давали медовый сироп с добавлением препарата *Bacillus thuringiensis* (БТБ 0.05%). Через 1 неделю во всех садках пчелам на 24 часа был дан медовый сироп с удвоенной концентрацией БТБ (0.1%). В течение всего эксперимента каждые сутки отмечалось количество погибших особей. Наблюдения после обработки удвоенной концентрацией БТБ проводились на протяжении 7 сут. Период, взятый для оценки иммунизации, рассчитан на основе данных по динамике инфекционного процесса, вызванного у *Apis mellifera* обработкой БТБ, полученных в предварительных экспериментах [Салтыкова и др., 1998; Салтыкова, 2000].

Оценка состояния отделов кишечника. В каждой временной точке у пчел выделяли кишечник, отделяли среднюю и толстую кишки, измеряли длину и ширину в мм, а также изучали состояние средней и толстой кишки, для этого у насекомых препарировали кишечник, при помощи бинокулярной лупы МБС-10 при 56-кратном увеличении фиксировали видимые внешние и внутренние изменения. Оценка состояния кишечника проводили по 6-балльной шкале.

Определение скорости накопления и удаления бактерий из средней кишки пчел, обработанных БТБ через корм. Степень освобождения кишечника от бацилл определяли через 1, 4 и 24 ч после скармливания сиропа, содержащего БТБ. Для этого извлекали среднюю кишку, растирали в 0.5 мл дистиллированной воды, получая маточный раствор. Затем последовательным разведением маточной суспензии получали растворы, разбавленные в 10 и 100 раз. Каждое разведение делали в 2-х повторностях. Пробирки со всеми полученными растворами кипятили 4 мин для удаления всех остальных микроорганизмов, кроме бацилл, и после остывания раствора делали посев в чашки Петри на дрожжевой агар. В каждую чашку вносили по 0.1 мл раствора с последующим разравниванием по поверхности агара. Учет выросших колоний проводился через 1 сут.

Показано достоверное повышение выживаемости ($P = 95\%$) в вариантах с предварительной обработкой низкой концентрацией бактериального препарата для семей темных лесных пчел и гибридов. В группе семей кавказских пчел различия в выживаемости между предварительно обработанными и необработанными пчелами также отмечены, но статистически недостоверны. В то же время при оценке общей смертности в ходе эксперимента продемонстрированы различия между аборигенной и завозной (интродуцируемой) группами пчел, связанные, видимо, с их исходным состоянием (табл. 4.20).

Таблица 4.20

Смертность имаго медоносной пчелы под влиянием однократной и повторной обработок БТБ (на 7-е сут)

| Группа пчел | Смертность, % | | | |
|---------------------|---------------|------------|------------|------------|
| | контроль | 0.05 | 0.1 | 0.05+0.1 |
| Темные лесные пчелы | 18.0 ± 0.9 | 55.6 ± 5.1 | 71.5 ± 6.9 | 57.5 ± 5.8 |
| Кавказские пчелы | 56.0 ± 5.5 | 66.1 ± 6.4 | 65.2 ± 4.8 | 70.0 ± 4.5 |
| Гибридные пчелы | 91.5 ± 3.2 | 72.4 ± 6.7 | 94.0 ± 3.6 | 83.6 ± 7.8 |

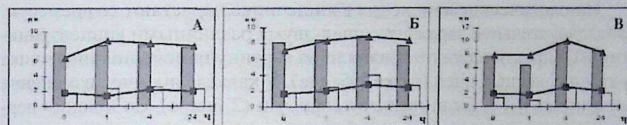
Проникновение бактериального патогена в организм насекомого непременно будет вызывать определенные изменения в пищеварительном тракте [Кандыбин, 1989]. Если насекомое обладает определенной чувствительностью к кристаллофорным бактериям, то попадание их в кишечник будет вызывать некоторые изменения в концентрации водородных ионов, что будет сказываться на секреции и активности пищеварительных ферментов. Как следствие – нарушение пищеварения, изменение состояния перитрофической мембраны и эластичности стенок кишечника (Батурин, 1978).

Изменения размеров некоторых отделов кишечника подчиняются определенным закономерностям: длина средней кишки у пчел во всех группах изменяется несущественно, однако характер изменений значений демонстрирует явственный ответ на проникновение патогена, что особенно заметно в варианте с гибридными семьями (рис. 4.8).

Выражены изменения ширины средней кишки, причем в вариантах с семьями чистых линий предварительная обработка привела к увеличению значений, а в варианте с гибридными – к некоторому их снижению. Стрессовый характер изменений длины толстой кишки наиболее очевиден в варианте с семьями кавказских пчел (рис. 4.9), однако максимальное выражение этой тенденции наблюдалось для параметра ширины толстой кишки. Очень резкие изменения этого параметра у гибридных особей свидетельствуют, скорее всего, об усилении патологического процесса.

Изменения размеров отделов кишечника могут быть обусловлены рядом причин: 1) сокращениями мускулатуры кишечника, что в свою очередь обусловлено общим ответом нервной системы насекомого на инфекционную нагрузку; 2) изменениями в состоянии слизистой оболочки отделов: предварительная обработка, по всей видимости, вызывала гиперемия слизистой, что может служить одним из защитных барьеров, предотвращающих проникновение патогена в гемоцель. При оценке состояния кишечника отмечались небольшие патологические изменения у темных лесных пчел при однократном заражении (0.1% БТБ) в виде легкой гиперемии кишечника и разбухания перитрофической мембраны, начинавшейся после 4-х ч от начала заражения (2 балла).

Наблюдаемые изменения не прогрессируют далее. У кавказских пчел эти изменения начинают проявляться уже с первого часа и раз-



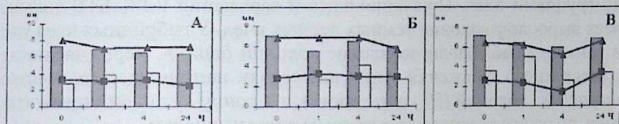
■ - длина кишки
 ▨ - ширина кишки

▲ - длина кишки
 ■ - ширина кишки

Однократная обработка

Повторная обработка

Рис. 4.8. Изменения параметров средней кишки на начальном этапе инфекционного процесса у рабочих особей медоносной пчелы. А – Семья темной лесной пчелы; Б – Семья кавказских пчел; В – Гибридные семьи



■ - длина кишки
 ▨ - ширина кишки

▲ - длина кишки
 ■ - ширина кишки

Однократная обработка

Повторная обработка

Рис. 4.9. Изменения параметров толстой кишки на начальном этапе инфекционного процесса у рабочих особей медоносной пчелы. А – Семья темной лесной пчелы; Б – Семья кавказских пчел; В – Гибридные семьи

виваются с течением времени. Уже после 4-х ч происходит небольшое увеличение размеров средней кишки и перитрофической мембраны, с частичным отслоением последней, снижается эластичность стенок кишечника. У гибридов деструктивные процессы еще более выражены к первому часу, к вышеперечисленным изменениям добавляется высокая чувствительность к механическим повреждениям и заполненность всего кишечника темными каловыми массами.

Патологические изменения в кишечнике нарастают со временем. Последовательное заражение пчел двумя различными концентрациями БТБ практически не повлияло на картину изменений кишечника у темных лесных пчел (те же 2 балла). У кавказских пчел изменения кишечника к 1 ч были незначительными (2 балла), но к концу первых суток изменения достигли 5 баллов, а у гибридных пчел изменения к 1 ч уже достигали 4 баллов; к концу суток у основной массы исследованных пчел – 6 баллов.

Таким образом, предварительное заражение 0.05% концентрацией БТБ подготовило темных лесных пчел к заражению в два раза большей концентрацией и мало повлияло или вообще не оказало положительного влияния в двух других группах пчел.

Результаты посевов из средней кишки пчел на питательную среду через час и на первые сутки после заражения при однократном и двукратном действии БТБ также свидетельствуют о различиях между группами пчел. При однократном заражении 0.1% БТБ больше всех выросло у колоний темных лесных пчел. У гибридных пчел уже в контроле наблюдали появление колоний бацилл. Через час после однократного заражения у них наблюдали наименьшее количество выросших колоний (59 точек роста), а к концу суток они приблизились по этому показателю к темным лесным пчелам.

При повторном заражении наибольшее количество выросших колоний было у кавказских пчел, наименьшее – у гибридных, что, вероятно, является следствием развития в кишечнике у пчел этой группы какого-то другого патогена, либо может быть расценено как свидетельство ослабления системы иммунной защиты вследствие гибридизации. Сравнивая скорость прироста у иммунизированных пчел по отношению к неиммунизированным в каждой временной точке, можно отметить, что в нулевой точке наибольшим это соотношение было у гибридных пчел. К 4 часам и к концу суток от начала заражения этот показатель был наивысшим у кавказских пчел. Наиболее быстро и эффективно происходило очищение кишечника от бактерий у темных лесных пчел.

Физиологические барьеры, препятствующие развитию инфекционного процесса у взрослых особей медоносной пчелы, таким образом, имеют существенно различающуюся для разных групп пчел степень задействованности в защитных реакциях. В условиях данного эксперимента оптимальное сочетание и участие в ответе на попадание в организм и развитие бактериального патогена для всех

рассмотренных барьерных механизмов характерно для темных лесных пчел. Вероятно, это может быть обусловлено тем, что, во-первых, у давно дивергировавших рас должны были сложиться генетически закрепленные различия в функциях физиологических механизмов. Во-вторых, у интродуцируемых кавказских пчел и гибридных особей стресс, вызванный средовыми факторами, не позволил полностью реализовать адаптивный потенциал, или, по крайней мере, его компонент, включающий данные барьерные механизмы.

4.9. Различия в формировании клеточного иммунного ответа у разных подвидов пчел республики

В составе вида *A. mellifera* имеются подвиды или географические расы пчел, изначально приспособленные к различным условиям существования. В условиях Республики Башкортостан они характеризуются неодинаковой устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, в том числе и к инфекционным заболеваниям, что предполагает различную тактику защитной реакции у пчел разных рас. Являясь лабильной тканью, гемолимфа быстро отражает все изменения, происходящие в организме насекомых. Поэтому для оценки физиологического состояния насекомых многими исследователями предлагается гематологический метод. Популяция свободноциркулирующих в гемолимфе клеток – гемоцитов – обеспечивает клеточную иммунную защиту пчел от чужеродных агентов. Гемоциты морфофункционально разнородны и представлены: 1) прогемоцитами – родоначальными пролиферирующими клетками; 2) фагоцитами амёбной и веретенной формы и макронуклеоцитами – участвующими в инкапсуляции и фагоцитозе клетками; 3) сферулоцитами – клетками, синтезирующими и секретирующими факторы гуморального иммунитета.

Цель нашей работы состояла в решении вопроса о существовании у *A. mellifera* L. внутривидовых различий в реализации клеточных иммунных механизмов в противои инфекционном ответе.

Цитологические исследования клеток гемолимфы. Препараты гемолимфы фиксировали этанолом (20 мин) и окрашивали азур-эозином по методу Романовского-Гимза (30 мин). Идентификацию клеток гемолимфы проводили по классификации О.В. Запольских [Запольских, 1978]. Соотношение различных типов гемоцитов опре-

делялось на 100–150 клеток на препарат в 3–5 повторностях на вариант с использованием светового микроскопа Carl Zeiss (об. х40, ок. х20). Статистическая обработка данных проводилась с применением *t*-критерия Стьюдента [Лакин, 1990].

Гемоцитарные реакции *Apis mellifera* разных подвидов при однократном действии БТБ. В ходе исследования в гемолимфе рабочих особей *A. mellifera* L. темной лесной и кавказской пчел, а также гибридов были идентифицированы прогемоциты, амeboидные и веретенovidные фагоциты, макроноклеоциты, сферулоциты и энотоиды в соответствии с классификацией О.В. Запольских [1978].

В норме гемоциты темной лесной пчелы были представлены в основном прогемоцитами, амeboидными фагоцитами и сферулоцитами (рис. 4.10, А). Через 1 ч после обработки насекомых 0.05% БТБ доля амeboидных фагоцитов, составлявшая в норме 20%, резко уменьшилась, и данный тип клеток не обнаруживался в гемолимфе на протяжении суток. Параллельно наблюдалось увеличение процента веретенovidных фагоцитов: если в начале эксперимента они составляли лишь 2%, то уже через 1 ч после заражения количество их возросло до 16%. Наличие переходных форм в образцах гемолимфы указывало на то, что амeboидные фагоциты медоносной пчелы, как и у имаго колорадского жука, реагируя на патоген, принимали биполярную веретенovidную форму. К 4-му часу развития инфекции в мазках гемолимфы наблюдались скопления веретенovidных клеток уменьшенных размеров, которые при отсутствии амeboидных фагоцитов, по-видимому, дифференцировались более коротким путем – непосредственно из прогемоцитов.

A. m. caucasica в норме отличались меньшим содержанием в гемолимфе амeboидных фагоцитов (10%), которые через 1 ч после заражения начинали принимать веретенovidную форму (рис. 4.10, Б). В связи с этим инфекционный процесс у них характеризовался менее реактивным нарастанием доли веретенovidных фагоцитов, процентный пик которых (44%) наблюдается только к концу суток. Амeboидные фагоциты присутствовали в гемолимфе на протяжении 24 ч развития инфекции. При этом веретенovidные клетки образовывались, по-видимому, как непосредственно из прогемоцитов, так и более длинным путем – через амeboидные фагоциты.

Гибридизированные пчелы в норме отличались достаточно высоким процентом макроноклеоцитов (8%) и сферулоцитов (10%) и

крайне малой долей амебоидных фагоцитов (1%) (рис. 4.10, В). Первый час развития инфекции сопровождался уменьшением процента макронуклеоцитов и сферулоцитов, а также нарастанием доли амебоидных и веретеновидных фагоцитов до 5 и 8% соответственно. Этот уровень обеих форм фагоцитов сохранялся на протяжении суток с некоторой тенденцией к снижению.

Таким образом, гемоцитарные формулы пчел темной лесной и кавказской пчел и их гибридов отличались в норме и в динамике развития инфекции.

Начальный этап развития инфекции у *A.m.mellifera* и *A.m.caucasica* сопровождается быстрым нарастанием доли активных фагоцитов. При этом у темной лесной пчелы образование веретеновидных фагоцитов достигает максимума уже в первые часы развития инфекции за счет исходных резервов – фагоцитов амебоидной формы, тогда как у *A.m.caucasica* при отсутствии значительных ис-

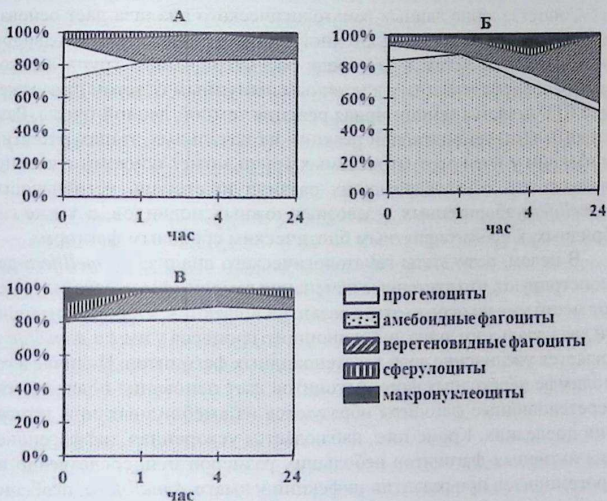


Рис. 4.10. Изменение гемограммы *A. mellifera* L. при действии сублетальной концентрации БТБ. А – *A.m.mellifera* L.; Б – *A.m.caucasica* Gorb.; С – гибридные пчелы

ходных резервов процент активных фагоцитов увеличивается только к 24 ч за счет усиленной цитодифференциации и крупных энергозатрат. Наличие в норме макроноуклеоцитов и слабая фагоцитарная реакция на обработку БТБ дает основание полагать, что защитная система гибридных пчел изначально была ослаблена. Возможно, что резко отличающееся состояние насекомых из гибридных семей в какой-то мере обусловлено эффектом гибридной депрессии. Особенностью темной лесной пчелы является полное исчезновение амебоидных фагоцитов в первые часы развития инфекции. Таким образом, начальный этап инфекционного процесса сопровождается у темной лесной пчелы активацией всех фагоцитов и дальнейшим образованием веретенновидных фагоцитов коротким путем – непосредственно из прогемоцитов. У *A.m.caucasica* и гибридных пчел, напротив, фагоциты амебоидной формы наблюдаются в мазках гемолимфы на протяжении первых суток после обработки БТБ, что указывает на более длительный процесс образования активных фагоцитов.

Сопоставление данных гематологического анализа дает основание полагать, что тактика клеточной защиты у пчел разных подвидов несколько отличается, и что среди рассматриваемых групп насекомых наиболее адекватным клеточным иммунным ответом на заражение БТБ является гемоцитарная реакция темной лесной пчелы. Различный темп гемоцитарной реакции на начальных этапах развития инфекции у пчел рассматриваемых групп может служить одним из показателей, обуславливающих различную степень устойчивости *A.mellifera* аборигенных и завозных южных подвидов, а также гибридных, к неблагоприятным биотическим средовым факторам.

В целом, результаты гематологического анализа *A. mellifera* демонстрируют, что клеточные изменения гемолимфы насекомых имеют место уже на первом этапе развития инфекции. Общей тенденцией для начального этапа инфекционного процесса у имаго *A. mellifera* является увеличение доли веретенновидных фагоцитов. Наличие в гемолимфе переходных форм фагоцитов дает основание полагать, что веретенновидные фагоциты образуются из амебоидных при активации последних. Кроме того, наблюдается ускоренная дифференциация активных фагоцитов небольших размеров непосредственно из прогемоцитов при развитии инфекции у имаго *A.mellifera*, особенно выраженное у темной лесной пчелы. Веретенновидные фагоциты, образующиеся непосредственно из прогемоцитов, обладают неболь-

шим объемом цитоплазмы, что исключает возможность осуществления ими фагоцитоза. На наш взгляд, вероятнее всего, что многочисленные гемоциты данного типа участвуют в инкапсуляции патогенов, проникших в гемоцель.

В проведенных ранее исследованиях быстрые качественные и количественные изменения гемоцитарного состава отмечаются у насекомых лишь в случае инъекционного метода введения чужеродных объектов в гемоцель [Флоренсов, Пестова, 1992; Глупов, 1992]. При пероральном заражении насекомых патоген попадает в кишечник и на начальном этапе развивается в пищеварительном тракте, после чего при наличии глубокого патологического процесса, проникает в гемоцель. Поэтому ранее в работах с применением перорального метода инфицирования насекомых гемоцитарная реакция в первые часы после проникновения патогена не рассматривалась, а качественные и количественные изменения клеток гемолимфы фиксировались спустя 1 сут и более после заражения [Сиротина, 1961; Миселюне, 1975]. Однако внедрение чужеродных агентов в короткий срок индуцирует в организме насекомых комплекс скоординированных и тесно взаимодействующих клеточных и гуморальных защитных реакций [Глупов, 1998; Gillespie et al., 1997]. Наблюдаемые изменения гемоцитарного состава в первые часы после обработки имаго колорадского жука БТБ при отсутствии в гемолимфе патогена дают основание предполагать существование медиаторов, сигнализирующих о проникновении в кишечник инфекционного агента и в короткий срок активизирующих защитные клетки гемолимфы. Наиболее вероятными кандидатами на роль подобного рода медиаторов могут быть биогенные амины, некоторые представители которых оказывают регуляторное действие на гемоцитарную активность. Так, октопамин модулирует локомоторную активность фагоцитов через актиновый цитоскелет, стимулируя увеличение концентрации ионов кальция внутри клетки и повышая уровни инозитолтрифосфата [Jahagirdar et al., 1987], а также вызывая образование длинных филоподий с F-актиновым содержимым [Diehl-Jones et al., 1996].

Кроме того, резкое изменение гемоцитарного соотношения в пользу активных фагоцитов и метаболических клеток может быть обусловлено и иной причиной. У насекомых некоторых видов обнаружено, что большая часть гемоцитов находится не в плазме гемолимфы, а прилегает к тканям и спинному сосуду, представляя собой

некий аналог ретикуло-эндотелиального аппарата позвоночных, и при необходимости переходит в свободно-циркулирующее состояние [Кузнецов, 1948; Lanot et al., 2001]. Возможно, что в первые часы развития инфекции у анализа *A.mellifera* гемоциты определенного типа переходят из оседлого состояния в циркуляцию, обуславливая резкие изменения соотношения клеток гемолимфы. В пользу данного предположения говорит увеличение плотности клеток на мазках гемолимфы насекомых в первые часы после обработки БТБ.

Гемоцитарные реакции *Apis mellifera* L. разных подвидов при двукратном действии БТБ. Проведен гематологический анализ у рабочих особей *A.mellifera* разных подвидов при однократном и двукратном заражении *per os* последовательно возрастающими концентрациями БТБ по схеме (рис. 4.11).

Однократная обработка 0.1% БТБ вызвала у пчел всех трех групп увеличение доли активных веретенovidных фагоцитов до 33–40% через 1 ч после заражения с последующей стабилизацией после 4-х ч у *A.m.mellifera* и *A.m.caucasica* и к 24-м ч – у гибридных (рис. 4.12, А).

Предварительная обработка насекомых вдвое меньшей дозой вызвала изменения в динамике гемоцитарной реакции на повторную инфекцию, вызванную 0.1% БТБ (рис. 4.12, Б). У темных лесных пчел в течение первого часа после обработки БТБ наблюдалось резкое увеличение доли веретенovidных клеток (до 46%), заметно превышающее таковое у контрольных, предварительно не обработанных БТБ (33.6%) (рис. 4.12, Б, I). Далее процент активных фагоцитов достаточно быстро стабилизировался на среднем уровне (10–15%) за счет

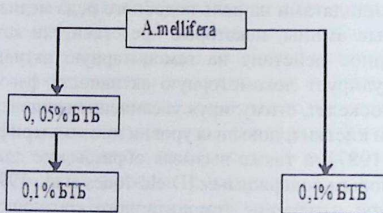


Рис. 4.11. Гематологический анализ у рабочих особей *A.mellifera* разных подвидов при однократном и двукратном заражении *per os* последовательно возрастающими концентрациями БТБ

дифференциации из прогемоцитов, при этом в гемолимфе насекомых данного варианта не обнаруживалось фагоцитов амебоидной формы. К 4-м часам развития инфекции в гемолимфе темной лесной пчелы значительно увеличился процент сферулоцитов, достигавший значения 14.6.

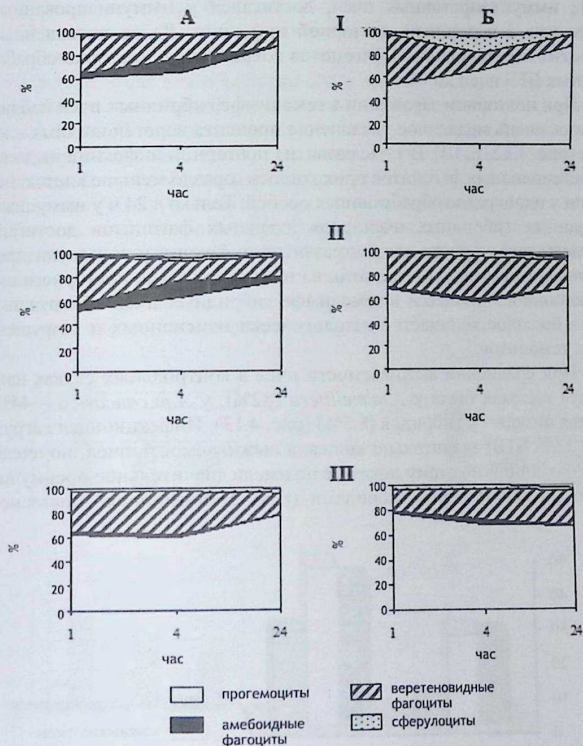


Рис. 4.12. Изменение процентного соотношения различных типов гемоцитов имаго *A. mellifera* при действии БТБ: А – однократном, Б – двукратном; I – *A. mellifera*, II – *A. m. caucasica*, III – гибридные пчелы

В первые часы развития повторной инфекции у иммунизированных кавказских пчел *A.m.caucasica* не наблюдалось превышения долей веретенновидных фагоцитов уровня, регистрировавшегося у однократно обработанных 0.1% БТБ насекомых (рис. 4.12, Б, II). Процент активных фагоцитов, отмечавшийся на 1 ч развития инфекции у не иммунизированных пчел, достигался у иммунизированных только на 4 ч развития повторной инфекции. Далее повышенный процент веретенновидных фагоцитов сохранялся у повторно обработанных БТБ пчел до 24 ч.

При повторном заражении в гемолимфе гибридных пчел наблюдалось очень медленное увеличение процента веретенновидных клеток (рис. 4.12, Б, III). В 1 час развития повторной инфекции на долю веретенновидных фагоцитов приходилось гораздо меньше клеток, нежели у однократно обработанных особей. Только к 24 ч у иммунизированных гибридных пчел доля активных фагоцитов достигала уровня, характерного для 1 ч развития инфекции у неиммунизированных насекомых. Кроме того, на начальном этапе повторного инфекционного процесса в гемолимфе гибридных пчел обнаруживалось большое количество патологически измененных и разрушенных гемоцитов.

При сравнении выживаемости пчел в контрольных садках наиболее высокая была у *A.m.mellifera* (82%), у *A.m.caucasica* – 44%, самая низкая – у гибридов (8.5%) (рис. 4.13). Инфекционная нагрузка (0.1% БТБ) значительно снижала выживаемость пчел, но пчелы чистых линий по этому показателю имели значительное преимущество (по 25%) перед гибридами (6%). У пчел после повторной

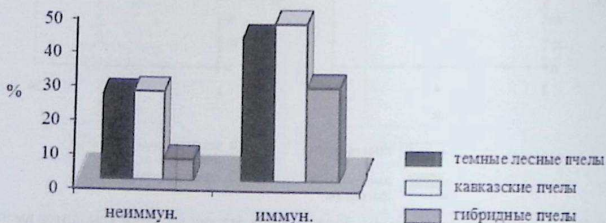


Рис. 4.13. Выживаемость *A.m.mellifera* и *A.m.caucasica* и их гибридов при однократном и двукратном действии БТБ

обработки выживаемость достоверно повышалась во всех группах: *A.m.caucasica* – 42%; *A.m.mellifera* – 56% и у гибридов – 27%

При сопоставлении данных гематологического анализа *A. mellifera* данных подвидов при однократном действии 0.05 и 0.1% БТБ наблюдается зависимость интенсивности клеточной реакции гемолимфы от дозы патогена (рис. 4.14).

Как видно из данных по выживаемости, предварительная обработка пчел более низкой концентрацией (0.05%) частично снимает негативный эффект от обработки более высокой концентрацией бактериального препарата. Предварительная обработка темных лесных пчел 0.05% БТБ повышает интенсивность гемоцитарной реакции на удвоенную дозу патогена, что позволяет говорить об иммунизирующем воздействии сублетальной дозировки БТБ на пчел данной группы. При иммунизации темных лесных пчел после повторной обработки БТБ происходит более быстрое наращивание и стабилизация процента активных фагоцитов, образующихся, ввиду отсутствия амебидных фагоцитов, непосредственно из прогемоцитов, в сравнении с неиммунизированными (рис. 4.12, Б, Г). *A.m.caucasica* отличается менее интенсивным наращиванием процента активных фагоцитов и

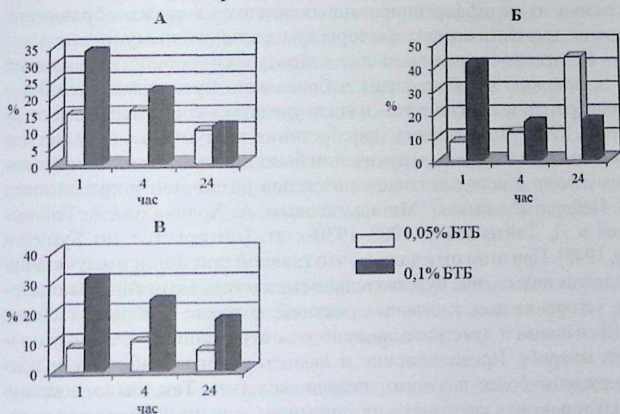


Рис. 4.14. Изменение доли веретеновидных фагоцитов имаго *A.m.mellifera* (А), *A.m.caucasica* (Б) и гибридных (Г) пчел на начальном этапе инфекционного процесса при действии 0.05 и 0.1% БТБ

более длительным периодом его стабилизации в сравнении с неиммунизированными (рис. 4.12, Б, II). Для гибридных пчел предварительная иммунизация 0.05% БТБ, по всей видимости, явилась дополнительной нагрузкой при повторном действии БТБ удвоенной концентрации, о чем свидетельствует медленное увеличение доли защитных клеток, в сравнении с однократно обработанными 0.1% БТБ особями (рис. 4.12, Б, III).

Таким образом, клеточная иммунная система рабочих особей медоносной пчелы способна к развитию кратковременной памяти. При этом сравнение гемограмм пчел разных рас демонстрирует, что данная способность реализуется при достаточно благополучном исходном физиологическом состоянии насекомых. В противном случае обработка сублетальной дозой патогена только дополнительно ослабляет клеточную защиту пчел, как в данном случае у гибридных. При повторном заражении чистых линий пчел иммунная память выражается в быстром наращивании доли активных фагоцитирующих клеток. Особенностью темных лесных пчел является более высокая мобильность, оперативность гемоцитарной реакции за счет исходных резервов, быстрое образование активных фагоцитов непосредственно из недифференцированных клеток, а также образование клеток, вырабатывающих факторы гуморального иммунитета.

Исследовательское внимание вопросу о способности насекомых к повышению устойчивости к заболеванию путем иммунизации – приобретению иммунитета – начало уделяться еще в первые десятилетия XX в. Возможность приобретения иммунитета посредством активной и пассивной иммунизации была показана на различных видах *Insecta* с использованием патогенов различной вирулентности В. Нейдригайловым, С. Метальниковым, А. Холландом, А. Пэйлоттом и Д. Тайтейвой в 1908–1930-х гг. [цитируется по Кузнецову, 1948]. При этом отмечалось, что главной причиной иммунизации является повышение чувствительности клеток, активация фагоцитоза, ускорение всех клеточных реакций, которые становятся «более энергичными и чувствительными» к послужившему для иммунизации микробу. Предположения и выводы данных работ были подтверждены более поздними исследованиями. Так, было показано индуцирование защитных сил организма у иммунизированных насекомых, выражающееся в повышении фагоцитарной активности форменных элементов гемолимфы [Батурин, Батурина, 1984], описана

способность гемоцитов насекомых, образовавших капсулы вокруг инородных тел, вырабатывать «память в отношении реакции инкапсулирования» [Matz, 1987], открыта специфическая иммунная память у тараканов [Dunn, 1990].

Полученные нами данные гематологического анализа *A. mellifera* на начальном этапе развития повторной инфекции демонстрируют, что первичная обработка насекомых сублетальной дозой БТБ увеличивает долю защитных клеток в первые часы развития повторной инфекции. Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о способности клеточного иммунитета имаго медоносной пчелы к формированию по крайней мере кратковременной памяти. Низкие дозы патогена, попадая в организм насекомого, не только в короткие сроки инициируют изменения в клеточном составе гемолимфы, но и мобилизуют защитную гемоцитарную систему при повторных инфекциях более высокими дозами возбудителя.

Таким образом, клеточный иммунный ответ, препятствующий развитию инфекционного процесса у насекомых, существенно различается у разных подвидов *A. mellifera* L. по степени задействованности в защитных реакциях. Как показывают результаты эксперимента, оптимальное сочетание изменений гемоцитарного состава и участие гемоцитов в ответе на попадание в организм и развитие бактериального патогена характерно для темной лесной пчелы. Это может быть обусловлено генетически закрепленными различиями в функционировании физиологических механизмов у давно дивергировавших подвидов. Кроме того, у интродуцированных кавказских и гибридных пчел стресс, вызванный развитием инфекции, не позволил полностью реализовать адаптивный потенциал, или, по крайней мере, его компонент, включающий клеточные иммунные реакции.

4.10. Применение пробиотиков для повышения продуктивности темной лесной пчелы башкирской популяции

Медовая и восковая продуктивность пчелиной семьи, эффективность ее опылительной деятельности зависят от сложного комплекса биотических и абиотических факторов среды: климатических и погодных условий, кормовой базы, эпизоотической обстановки на

пасеке. Важную роль играет и состояние самой семьи как целостной биологической единицы, ее способность противостоять неблагоприятным факторам, адаптироваться к изменяющимся условиям среды. И если биологические особенности пчел определяются генотипом, то хозяйственно полезные признаки во многом зависят и от работы пчеловода. Для поддержания семей в наиболее неблагоприятные периоды их жизнедеятельности на пасеках применяют побудительные подкормки. Основу этих подкормок составляет сахарный сироп, который обогащают препаратами аминокислот, витаминов, микроэлементов. Целью их использования является активизация обменных процессов в организме пчел, способствующая повышению резистентности к заболеваниям, работоспособности, увеличению продолжительности жизни, и, в конечном итоге, снижению затрат на содержание семей пчел, повышению рентабельности пасек.

Особый интерес вызывает включение в состав стимулирующих подкормок пробиотиков. Важной особенностью пробиотиков является их способность повышать противомикробную устойчивость организма. В желудочно-кишечном тракте пчел микроорганизмы, входящие в состав пробиотических препаратов, выделяют биологически активные вещества, оказывающие как прямое действие на патогенные и условно патогенные микроорганизмы, так и опосредованное – путем активации специфических и неспецифических иммунных систем организма [Панин, Малик, 2006]. Бактериальные клетки активно продуцируют ферменты, аминокислоты, витамины и другие физиологически активные вещества, дополняющие комплексное лечебно-профилактическое действие. Все это оказывает положительное влияние на состояние организма и приводит к увеличению продолжительности жизни рабочих пчел [Маннапов и др., 2009; Пшеничная, 2010].

Зимовка пчелиной семьи – один из самых важных и ответственных периодов в ее годовом цикле. Именно на зимний период приходится основной процент гибели пчелосемей и даже целых пасек. Нормальный исход зимовки определяет продуктивность семей, производительность труда пчеловодов и экономическую эффективность работы всей пасеки.

Благополучный исход зимовки пчелиных семей зависит от многих факторов: породы пчел, состояния их здоровья, количества и качества корма, условий зимовки, и т. д. Важное значение для успешной зимов-

ки имеет состояние кишечника пчел. При сильном наполнении прямой кишки пчел всегда есть риск развития патогенной микрофлоры и опонашивания гнезда семей, что может быть причиной их отхода.

Для улучшения состояния кишечника, предотвращения развития патогенной микрофлоры в осенней подкормке пчел использовали кормовые добавки на основе пробиотиков. Исследования проводили в 2009–2011 гг. в условиях учебно-опытной пасеки Башкирского государственного аграрного университета. Семьям I (контрольной) группы давали сахарный сироп (1:1) порциями по 300 мл, трижды с интервалом 2 сут. Семьи пчел II группы подкармливали сахарным сиропом с добавлением кормовой добавки «Ветоспорин Ж» из расчета 1 мл на 1 семью. Кормовая добавка «Ветоспорин Ж» – разработка ООО ВВП «Башинком» – создана на основе бактерий рода *Bacillus*, обладающих широким спектром антагонистической активности, в том числе к штаммам родов *Staphylococcus*, *Proteus*, *Pseudomonas*, *Streptococcus*, *Escherichia coli*, *Shigella*, грибам родов *Candida*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Penicillium*. III группе семей скармливали сахарный сироп с добавлением пробиотика «Апиник» (ВГНКИ), в состав которого входят бифидо- и лактобактерии, в дозе 1 мг на 100 мл теплого сахарного сиропа.

Перед постановкой пчел в зимовник оценивали силу семей. В опытных группах этот показатель превышал контрольное значение на 10,3–12%.

В качестве критерия морфофункционального состояния организма использовали показатель активности фермента каталазы ректальных желез пчел. Выделение этого фермента можно рассматривать как определенное физиологическое приспособление, направленное на ликвидацию вредных последствий, которые могут возникнуть при наполнении прямой кишки пчелы каловыми массами. В ходе исследований мы определяли активность фермента каталазы в целом в организме и отдельно в кишечнике пчел.

Анализ полученных результатов показал, что активность каталазы в тканях пчел в опытных группах была несколько выше – на 0,8–0,95 ед/мл экстракта, однако данные биометрической обработки показали недостоверность разности в значениях этого показателя. В то же время в опытных группах активность каталазы в кишечнике пчел, где этот фермент вырабатывается ректальными железами, достоверно превышала ее активность в кишечнике пчел контроль-

ной группы. Рабочие пчелы опытных групп имели более развитое жировое тело. Так, количество пчел с 4-балльным жировым телом по шкале Маурицио в 1-й опытной группе превышало контроль на 13%, во второй – на 15.6%.

После выставки пчел из зимовника проводили учет семей пчел опытных и контрольной групп. Как показал визуальный осмотр, опытные группы семей были менее оплодотворены, сила их превышала контрольные значения на 19–22%, количество печатного расплода – на 26%.

Весной после выставки из зимовника пчелиные семьи особенно подвержены различным инфекционным и инвазионным заболеваниям, т.к. переполнение кишечника во время длительной зимовки создает благоприятные условия для развития патогенной и условно патогенной микрофлоры. Ослабленные семьи медленно развиваются весной, со значительным опозданием наращивают силу и, как правило, не дают в текущем году товарной продукции.

Изучение влияния микробиологических препаратов на процессы весеннего развития пчелиных семей проводили в 2011–2012 гг. В опыте также использовали три группы семей пчел. Подкормку пчел сахарным сиропом с добавлением пробиотиков проводили по той же схеме.

В течение пчеловодного сезона оценивали состояние пчелиных семей, учитывая их воспроизводительные показатели и продуктивность.

Яйценоскость маток исследовали в период с 26 апреля по 31 мая с интервалом в 12 дней (рис. 4.15). На 26 апреля этот показатель в опытных группах и контрольной группе колебался в пределах 680–744 шт./сут. К 7 мая во всех группах наблюдался значительный рост яйценоскости – в 1.8–2.2 раза. На этот период не выявлено существенных различий при разных вариантах подкормки. Начиная с 19 мая опытные группы достоверно превышали показатели контроля. Максимальный уровень яйценоскости – 1 872 шт./сут регистрировался во второй опытной группе, он превосходил контрольное значение на 14%. 31 мая во всех группах наблюдалось незначительное снижение яйцекладки. Различия показателей опытных групп и контрольной группы в этот период по-прежнему носили достоверный характер.

Повышение яйценоскости маток способствовало более активному наращиванию силы при подготовке к главному медосбору. На 26 июня сила семей, получавших с кормом пробиотики, на 16–20% превышала силу семей контрольных групп.

Продуктивность пчелиных семей определяется не только числом рабочих пчел в семье, но и их функциональной активностью. Во вре-

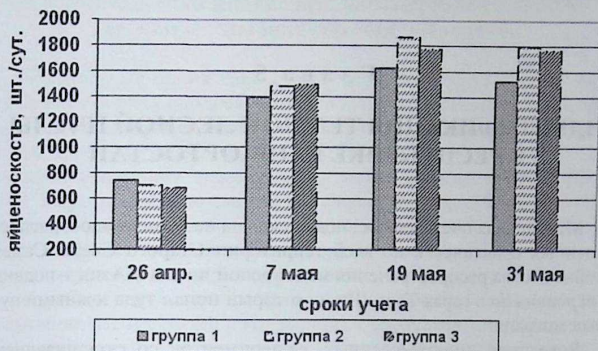


Рис. 4.15. Среднесуточная яйценоскость пчелиных маток, шт.

мя поддерживающего медосбора заметного увеличения летной активности рабочих пчел под влиянием пробиотиков не выявлено. Однако, во время главного медосбора пчелы опытных групп проявляли гораздо большую активность, и число пчел, опустившихся на леток за 3 мин наблюдений, в этих семьях увеличилось на 10–13%.

Повышение силы семей пчел под влиянием пробиотиков, улучшение их функциональных показателей позволило семьям опытных групп заготовить больше корма за сезон. При подкормке ветоспоринном получено на 1 семью на 4.3 кг меда больше, чем при подкормке чистым сахарным сиропом, при использовании апиника – на 5.1 кг.

Таким образом, использование пробиотиков при подкормке пчел сахарным сиропом способствовало лучшей сохранности пчелиных семей во время зимовки, активизации процессов весеннего развития и повышению продуктивности пчелиных семей. Не было выявлено заметных различий в состоянии пчелиных семей и их продуктивности при использовании двух разных по составу пробиотиков. Незначительные различия в показателях яйценоскости, летной активности и продуктивности пчелиных семей 2-й и 3-й групп, как правило, были недостоверны, и преимущество того или иного препарата установить не удалось. Чтобы выяснить влияние этих кормовых добавок на состояние кишечника пчел, выявить различия в их действии, необходимо дополнительно провести микробиологические исследования.

Глава 5

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТЕМНОЙ ЛЕСНОЙ ПЧЕЛЫ В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

Медоносная пчела как вид подразделена на 29 подвидов, распределенных практически по всей территории Старого Света. Самая крайняя точка распространения медоносной пчелы в Азии – подвид *A.m.potonella* в горах Тянь-Шань, который попал туда южными путями миграции.

Вследствие многочисленных экспериментов со скрещиванием пчел географически отдаленных регионов с целью их улучшения произошла потеря первоначального чистого аборигенного генофонда многих подвидов. Наиболее сильно от гибридизации пострадала темная лесная пчела, генофонд которой до недавнего времени считался окончательно утерянным. На основе современных методов идентификации подвидов выяснилось, что в Европе и России еще сохранились небольшие популяции аборигенной темной лесной пчелы. Как выяснилось, наиболее крупной популяцией темной лесной пчелы в мире является уральская.

Несмотря на то, что чистопородный генофонд темной лесной пчелы уральской популяции распределяется неравномерно и прерывист, есть все предпосылки на самовосстановление при ограничении интродукции чужеродного генофонда подвидов южных регионов. Успех в сохранении генофонда темной лесной пчелы может быть достигнут только при использовании совершенных методов идентификации подвидов. Нельзя применять только один метод для идентификации подвидов – только применение комплекса методов может дать максимально достоверный результат.

В этой главе представлены исследования, посвященные проблемам идентификации темной лесной пчелы уральской популяции, описанные В.А. Вахитовым, Н.Е. Земсковой, Р.А. Ильясовым, А.Г. Николенко, А.В. Петуховым, А.В. Поскряковым, В.Н. Саттаровым, Е.С. Салтыковой, З.В. Шареевой, Ф.Г. Юмагужиным, Ю.А. Янбаевым.

5.1. Тарзальный индекс при идентификации темной лесной пчелы башкирской популяции

В настоящее время таксономическую и систематическую принадлежность пчел определяют в основном по фенотипическим признакам: экстерьерным, морфологическим, хозяйственно-полезным и поведенческим [Билаш, Кривцов, 1991]. Все эти признаки между разными подвидами вариабельны, сильно зависят от географической широты распространения, условий питания, возраста пчел. В морфологическом плане каждый подвид характеризуется отдельными метрическими показателями, различными индексами, показывающими соотношения этих признаков.

Изучение экстерьерных признаков пчел необходимо еще и для выявления взаимосвязей и корреляций с продуктивными качествами пчелиных семей, а также для выявления уровня физического развития и качества особей. Поэтому они могут быть использованы как признаки косвенного отбора для повышения эффективности прямого отбора по коррелирующим качествам.

Изучение экстерьера медоносных пчел региона проводили после каждого экспедиционного сбора материалов в 2000–2004 гг. Измерения морфометрических признаков проводили согласно общепризнанным методикам, предложенным В.В. Алпатовым [1948], усовершенствованным Г.Д. Билашом и Н.И. Кривцовым [1991]. Задачами статистического анализа служили расчеты параметра, которые доказывали бы случайность или не случайность различий между сравниваемыми объектами, степень реальной зависимости характеристик выборок от разных факторов.

Среди экстерьерных признаков, помогающих распознать подвиговую принадлежность пчел, тарзальный индекс не играет важную роль – он характеризуется относительно низкой изменчивостью. Поэтому по полученным абсолютным величинам сложно относить медоносных пчел к тому или иному подвиду (табл. 5.1).

Часто исследователи используют этот показатель как дополнительный, но не основной или определяющий подвид признак. Но, тем не менее, в данной работе показано, что происходит уменьшение значений признака в направлении выборки пчел из Башкирского Зауралья в сторону выборок пчел из Бурзянского района и бортей. Другая тенденция – пчелы из бортей по тарзальному индексу более однородны.

Тарзальный индекс в группах выборки

| Выборка пчел | Число семей | В среднем (M±m) | Пределы изменчивости (lim) | Коэффициент вариации, % (Cv) |
|---------------------|-------------|-----------------|----------------------------|------------------------------|
| Бортевые | 11 | 54.49±0.23 | 53.82–56.36 | 1.35 |
| Бурзянские пасеки | 19 | 55.19±0.32 | 53.06–57.48 | 2.50 |
| Башкирское Зауралье | 43 | 56.12±0.16 | 53.95–58.03 | 1.92 |

Учитывая такую тенденцию, мы в то же время попытались проводить анализ популяционной структуры медоносной пчелы по тарзальному индексу не по средним значениям, а по относительным величинам, т.е. по коэффициенту вариации. Для этого использовали кластерное распределение выборок по программе STATISTICA. Кластерный анализ проводили по средневыборочным значениям относительных величин для определения «расстояний» между выборками и группированием сходных объектов в кластеры. Затем строили графическое изображение «древа» расстояний между выборками (рис. 5.1). В качестве меры различия выборок использовали Евклидово расстояние.

Из рис. 5.1 видно, что выборки объединились в два больших кластера. Один кластер включает два подкластера – «диких» пчел из

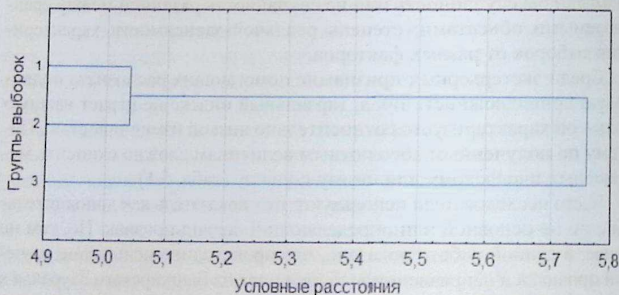


Рис. 5.1. Кластеризация групп выборок медоносной пчелы

бортей и пасек из Бурзянского района (выборки 1 и 2). Они существенно отличаются от выборок пчел из Башкирского Зауралья (3). Как видно из дендрограммы, группа с евклидовым расстоянием 5.75 отделилась от кластера двух других групп. Они разделены на расстоянии 5.05. Таким образом, при использовании не абсолютных значений тарзального индекса, а коэффициента его вариации, показатель оказался «диагностическим» для подразделения диких бортевых пчел в отдельную группу.

Главный вывод заключается в том, что все бурзянские выборки пчел образовали группу мало удаленных друг от друга кластеров. Видимо, они имеют более похожий профиль изменчивости. Другой вывод, зауральские выборки пчел по тарзальному индексу сильно дифференцированы внутри своей группы. Они отличаются от бурзянских пчел и проявляют пространственную «мозаичность» изменчивости.

Поэтому для выявления степени близости медоносных пчел не следует ограничиваться только приведением абсолютных значений, а нужно провести кластерный анализ. Кластерный анализ можно делать не только по тарзальному индексу, но и по другим морфометрическим показателям медоносных пчел.

5.2. Морфометрические показатели темной лесной пчелы башкирской популяции в Зауралье

Для хозяйственной оценки пчелиных семей в большинстве случаев используют морфологические критерии таксономической принадлежности, их изучение освещено в литературе [Шатров, 1963; Шафиков, Аветисян, 1976; Кривцов, Лебедев, 1995; Кривцов, Гранкин, 2004].

Исследования проводили в зауральских районах Республики Башкортостан: Абзелиловском, Баймакском, Белорецком, Бурзянском, Хайбуллинском и Учалинском. Выборки пчелиных семей поделили по месту их обитания: зауральские (пасеки в степной и лесостепной зоне), бурзянские (пасеки в горно-лесной зоне), бортевые (бортевые и колодные пасеки горно-лесной зоны). При анализе морфологических признаков рассматривали абсолютные значения параметров, размах их изменчивости через коэффициент вариации и

последующую оценку формы распределения, а также возможность сходства генофонда выборок путем построения дендрограмм.

Среднее значение кубитального индекса в пробах, взятых из пчелиных семей степной и лесостепной зоны, составляет 50.67% при коэффициенте вариации 5.12% (табл. 5.2). По данному экстерьерному показателю в этих зонах преобладают кавказские пчелы или их гибриды с долей участия карпатских пчел. В выборках из семей горно-лесной зоны (бурзянские) и из бортей кубитальный индекс соответственно составил 58.96 и 59.32% при коэффициенте вариации 3.82 и 4.52%.

То есть в горно-лесной зоне преобладают пчелы, относящиеся к темной лесной пчеле или к их бурзянской популяции. Размах колебаний кубитального индекса у пчел в этой зоне говорит о том, что в выборках присутствуют особи с признаками кавказских и карпатских пчел или их гибриды, во всех группах выборок отмечена высокая амплитуда вариации. В то же время по коэффициенту вариации можно утверждать, что выборки были взяты из однородной генеральной совокупности, так как коэффициент вариации не превышает 10%.

Для определения степени близости выборок по абсолютным величинам кубитального индекса нами был проведен кластерный ана-

Таблица 5.2

Морфометрические индексы медоносных пчел

| Признак | Выборка | M+m | Lim | Cv,% |
|--------------------|-------------|-------------|-------------|-------|
| Длина жилки (а) | Зауральская | 18.15*0.19 | 16.76–19.70 | 3.98 |
| | Бурзянская | 20.43±0.52 | 12.93–22.17 | 10.44 |
| | Бортевая | 20.82±0.48 | 10.87–23.20 | 9.24 |
| Длина жилки (в) | Зауральская | 36.13±0.25 | 34.95–38.14 | 2.65 |
| | Бурзянская | 34.81 ±0.89 | 20.67–37.40 | 10.50 |
| | Бортевая | 35.19±0.74 | 19.45–38.20 | 8.43 |
| Кубитальный индекс | Зауральская | 50.67±0.67 | 44.26–55.79 | 5.12 |
| | Бурзянская | 58.96±0.55 | 52.86–63.34 | 3.82 |
| | Бортевая | 59.32±0.67 | 49.86–66.05 | 4.52 |
| Тарзальный индекс | Зауральская | 56.62±0.36 | 52.94–58.31 | 2.46 |
| | Бурзянская | 55.00+0.34 | 50.91–56.93 | 2.58 |
| | Бортевая | 54.53+0.24 | 52.75–56.67 | 1.74 |

лиз в программе SYN-TAX IV (5). По его результатам построили дендрограмму, где в качестве меры различия выборок использовали относительное (евклидово) расстояние (рис. 5.2).

Из приведенных данных видно, что выборки объединились в два больших кластера с евклидовым расстоянием 25. Каждый кластер включает по две группы: первая объединяет пчел степной 1 и лесостепной 2 зоны, которые разделяются на расстоянии 12.2; а вторая – пчел горно-лесной зоны. У последней группы на евклидовом расстоянии 10.4 дикие пчелы из бортей 4 четко дифференцируются от обитающих на пасеках 3.

При сравнении тарзального индекса с кубитальным по абсолютным величинам выявлена относительно низкая изменчивость (табл. 5.2), тем не менее прослеживается уменьшение значений признака.

Среднее значение параметра у зауральских пчел составляет 56.62%, у бурзянских – 55.00%, у бортевых – 54.53%.

Графическое изображение «древа» расстояний между выборками, построенное по средним относительным величинам (по коэффициенту вариации), демонстрирует убедительное отличие бурзянских и бортевых пчел от зауральских (рис. 5.3). На дендрограмме видно, что выборки объединились в два больших кластера. Один из них включает два подкластера – бортевых 1 и бурзянских 2 пчел. Они существенно отличаются от выборок зауральских пчел 3.

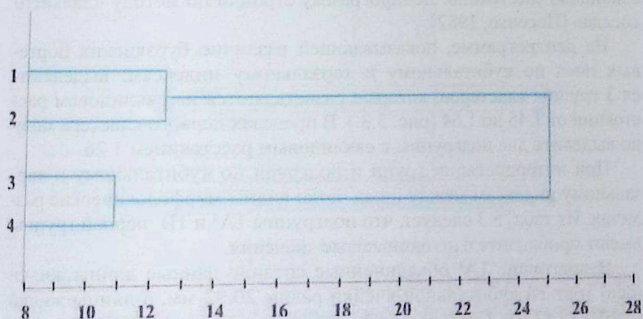


Рис. 5.2. Дендрограмма для кубитального индекса

Кластерный анализ дает возможность отличить близко расположенные группы медоносных пчел, которых трудно дифференцировать при анализе абсолютных величин. Также можно проследить динамику изменения популяции медоносных пчел во времени при наличии первичных данных.

5.3. Кластерный анализ морфологических признаков бурзянской бортовой темной лесной пчелы

Анализ популяционной структуры бурзянских пчел проводили по средневыборочным значениям морфологических параметров. Для удобства работы морфологические признаки нами были перегруппированы на: более информативные, средне информативные и менее информативные.

Придерживаясь мнения подавляющего большинства исследователей, к наиболее информативным показателям мы отнесли кубитальный и тарзальный индексы. К средне информативным – длину и ширину крыла, длину и ширину воскового зеркала. К менее информативным – длину и ширину тергита и стернита, а также длину хоботка [Кривцов, 1988; Гранкин, 2008].

Кластерный анализ проводили по программе SYN-TAX IV [Podani, 1990], предназначенной для анализа экологических и таксономических данных. В качестве меры различия выборок использовали евклидово расстояние. Дендрограмму строили по методу «дальнего соседа» [Песенко, 1982].

На дендрограмме, показывающей различие бурзянских бортовых пчел по кубитальному и тарзальному индексам, выделяют 3 группы кластеров, которые разветвляются на евклидовом расстоянии от 1.45 до 1.64 (рис. 5.3.). В пределах первого кластера можно выделить две подгруппы с евклидовым расстоянием 1.26.

При интерпретации групп и подгрупп по кубитальному и тарзальному индексам между ними четко видны морфологические различия. Из табл. 5.3 следует, что подгруппы $1A^x$ и $1B^x$ первой группы имеют приблизительно одинаковые значения.

В подгруппе $1A^x$ объединенные средние данные длины жилки (dqa) третьей кубитальной ячейки равны 20.92 мм, а длины жилки (dqb) – 35.42 мм. Соответственно кубитальный индекс (QI) составля-

ет 59.26%. Длина задней лапки (dz) в этой подгруппе равняется 4.28, а ширина задней лапки ($schz$) – 2.35 мм. Для тарзального индекса (ТИ) характерны значения 56.04%.

В подгруппе $1B^x$ значение dqa равняется 21.66 мм, dqb – 36.22 мм, а QI составляет 59.91%. Для длины задней лапки (dz) характерны значения 4.33 мм, для ширины задней лапки ($schz$) – 2.33 мм, а тарзальный индекс (ТИ) составляет 53.70%.

Очевидно, что выборки пчел в подгруппах $1A^x$ и $1B^x$ образуют две субпопуляции бурзянской бортовой пчелы. На карте (рис. 5.4.) территория распространения подгруппы $1A^x$ обозначена сплошной тонкой линией, а подгруппы $1B^x$ – пунктиром. На карте видно, что данные субпопуляции территориально не отделяются друг от друга, а образуют единый ареал.

В группе II и III подгруппы не выделяются. Для группы II характерны следующие значения морфологических параметров: dqa равняется 19.09 мм, dqb – 35.56 мм, QI – 53.95%, а dz равняется 4.33 мм, $schz$ – 2.43 мм, ТИ – 56.25% (табл. 5.3). Полученные данные

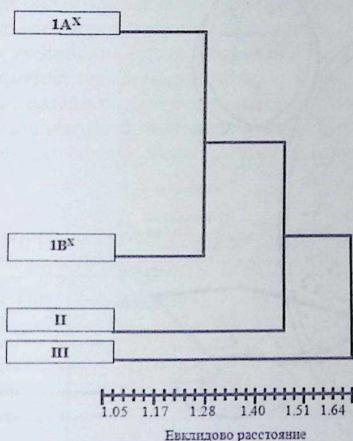


Рис. 5.3. Дендрограмма, показывающая различия бурзянской бортовой темной лесной пчелы по наиболее информативным морфологическим признакам

свидетельствуют о том, что в ареале обитания бурзьянских бортевых пчел присутствуют выборки особей с параметрами кавказских пчел. Причем количества пчелиных семей данной выборки достаточно, чтобы гибридизация шла внутри ареала распространения бурзьянских пчел.

В группе III значение dqa третьей кубитальной ячейки равняется 12.74 мм, dqb – 21.43 мм, а QI составляет 59.99%. Как видно из табл. 5.3, значение кубитального индекса у первой и третьей групп выше 59%. Здесь следует обратить внимание на то, что параметры длины жилки a (20.92 и 21.66 мм) и длины жилки b (35.42 и 36.22 мм) в первой группе на порядок выше, чем у третьей группы (12.74 и 21.43 мм соответственно).

При этом значения кубитального индекса получаются почти одинаковыми. В первую очередь, у подгруппы $1B^3$ первой и третьей групп. Видимо, для характеристики пчел по морфологическим признакам следует анализировать не относительные величины в процентах, а сами значения. В данном случае длину жилки a и длину

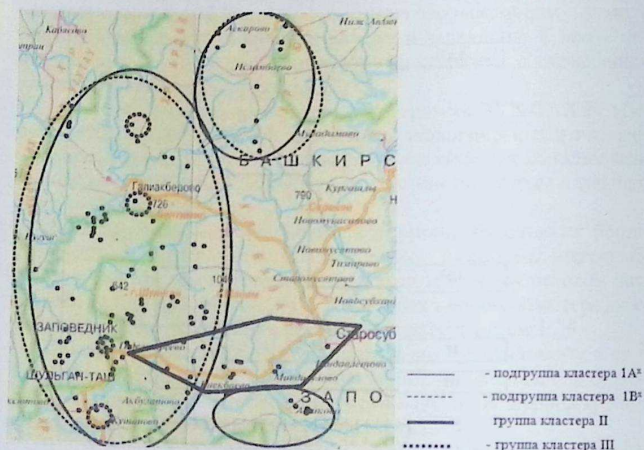


Рис. 5.4. Характер распределения групп и подгрупп кластеров в ареале обитания бурзьянской бортевой темной лесной пчелы

жилки в третьей кубитальной ячейки переднего крыла. Кластерный анализ наглядно демонстрирует, что группы I и III находятся в дальнем родстве.

Группа выборок медоносных пчел, отнесенных к кластеру III, на карте (рис. 5.4) обозначена жирным пунктиром. Распространение данного кластера имеет точечный характер.

По тарзальному индексу подгруппа 1A^x первой группы и третья группа имеют почти идентичные значения, а в подгруппе 1B^x, наоборот, наблюдаются различия.

Таким образом, по наиболее информативным морфологическим признакам, а именно по кубитальному и тарзальному индексу, среди выборок бурзянских бортевых пчел выделяются три группы кластеров. При этом кластер II указывает на наличие в ареале обитания бурзянских других подвидов пчел (табл. 5.3).

Как видно на карте, наступление медоносных пчел другого подвида в ареал обитания бурзянской бортевой пчелы идет с востока и юго-востока. Направление распространения гибридных или южных подвидов пчел обозначено жирной линией и соответствует группе кластеров II. Из рис. 5.4 четко видно, что распространение этих пчел идет вдоль больших дорог и населенных пунктов.

Подобную экспансию других подвидов пчел в ареал обитания бурзянской бортевой пчелы можно объяснить кочевкой пчеловодов из степной и лесостепной зон в горно-лесную во время медосбора с липы. А также бесконтрольным завозом пчелиных семей из этих же районов для летнего содержания у местных пчеловодов.

Таблица 5.3

Различие групп и подгрупп бурзянской бортевой темной лесной пчелы по наиболее информативным морфологическим параметрам

| Морфологические параметры | I | | II | III |
|---------------------------|-----------------|-----------------|-------|-------|
| | 1A ^x | 1B ^x | 2 | 3 |
| dq(a) | 20.92 | 21.66 | 19.09 | 12.74 |
| dq(b) | 35.42 | 36.22 | 35.56 | 21.43 |
| QI | 59.26 | 59.91 | 53.95 | 59.99 |
| dz | 4.28 | 4.33 | 4.33 | 4.27 |
| schz | 2.35 | 2.33 | 2.43 | 2.35 |
| TI | 55.04 | 53.70 | 56.25 | 55.19 |

5.4. Сезонные изменения активности каталазы ректальных желез у темной лесной пчелы башкирской популяции

Важнейшим признаком медоносных пчел в условиях продолжительной зимы является зимостойкость. Зимостойкость – это сложное биологическое явление, определить которое по одному какому-нибудь значению невозможно [Кривцов, 1995].

В практической деятельности подавляющее большинство ученых пчеловодов зимостойкость пчелиных семей определяют весной после зимовки по целому ряду признаков:

- по количеству израсходованного корма;
- по степени ослабления пчелиных семей;
- по чистоте гнезда;
- по устойчивости к заболеваниям;
- по микроклимату внутри улья;
- по способности выращивать весной расплод [Аветисян, 1995; Болдырев, 2006].

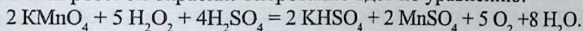
Как известно, одна из характеристик зимостойкости – способность медоносных пчел длительное время противодействовать гнилостным процессам в прямой кишке и не опонашиваться. Это физиологическое состояние, по мнению автора фундаментального труда по зимовке М.В. Жеребкина [1979], напрямую зависит от активности каталазы ректальных желез.

Данный метод позволяет определить зимостойкость у пчел практически в любое время года. Наиболее удобно его использовать в осеннее время, когда пчелиные семьи начинают готовиться к зимовке [Жеребкин, 2012].

В 2009 г. пермские ученые О.Н. Фрунзе, А.В. Петухов и А.Ю. Максимов предложили спектрофотометрический метод определения активности фермента каталазы. Используя его, они пришли к выводу, что интервал активности фермента каталазы у особей осенней генерации в 3.2 раза уже, чем у пчел летней генерации [Фрунзе и др., 2009].

Мы предлагаем наиболее доступный и удобный метод определения данного показателя – перманганатометрический метод, или метод титрования. В основе этого метода лежит то, что каталаза разлагает на воду и кислород ядовитую перекись водорода, которая образуется в процессе гниения каловых масс в прямой кишке (рис. 5.5).

Для определения каталазы берут 20 отпрепарированных ректумов (рис. 5.5), растирают в фарфоровой ступке с кварцевым песком, заливают по 30 мл дистиллированной воды и настаивают в течение 30 мин. Полученную вытяжку фильтруют через складчатый фильтр. Для анализа берут две пробы по 10 мл. Одну пробу кипятят в течение 5 мин, и она служит контролем. После ее остывания в обе пробы добавляют по 10 мл воды и по 3 мл 1%-ного раствора перекиси водорода. Затем растворы выдерживают при комнатной температуре в течение 30 мин и добавляют по 2.5 мл 10%-ного раствора серной кислоты. Опытный образец титруют 0.1 нормальным раствором перманганата калия $KMnO_4$ до исчезающей в течение 1 мин розовой окраски. Титрование идет по уравнению:



Активность каталазы выражается объемом раствора перманганата в миллилитрах. В контрольной пробе количество раствора, пошедшего на титрование, будет больше, чем в опытной.

Количество разложенной каталазой перекиси водорода узнаем по разности между объемами раствора перманганата, пошедшего на титрование в контрольной и опытной пробах.

Результат пересчитывают на 1 г и на единицу времени (1 ч), т.е. при навеске массы (m) в граммах разность титрований умножают на 4 (общее количество раствора 40 мл, а для определения брали 10 мл), делят на m и умножают на 2, если время действия каталазы в опыте 30 мин:



Рис. 5.5. Препарированная прямая кишка медоносной пчелы

$$A = \frac{(\alpha - \beta) * 4}{m} * 2,$$

где $(\alpha - \beta)$ – разность титрования в контрольной и опытной пробах.

Данный метод считаем наиболее удобным, так как количество пошедшего на титрование перманганата калия можно четко фиксировать. А при газометрическом методе необходимо подсчитывать количество кислорода за определенный промежуток времени по выделенным пузырькам, что может привести к погрешностям при подсчете.

Применение метода и обсуждение результатов. Мы изучали зависимость активности каталазы ректальных желез от сезона года у местных бурзянских пчел горно-лесной местности и гибридной степной зоны Зауралья Республики Башкортостан. Пробы пчел для анализа отбирали в марте и сентябре каждого года. Анализ активности фермента проводили перманганатометрическим методом, данные выражали в мкмоль/мин/мг [Юмагужин, Сафаргалин, 2009]. Результаты приведены в табл. 5.4.

Как видно, активность фермента ректальных желез сильно зависит от сезона года и неодинакова у различных групп пчел. У бортовых пчел активность каталазы весной 2009 г. составила 34.50 ± 3.31 , 2010 г. – 42.50 ± 2.10 , 2011 г. – 40.30 ± 1.43 мкмоль/мин/мг; осенью – 210.48 ± 6.16 ; 295.00 ± 6.20 и 250.54 ± 6.46 мкмоль/мин/мг соответственно. Показатель осенних пчел превышает показатель весенних в 6–7 раз.

У бурзянской бортовой темной лесной пчелы из рамочных ульев активность фермента весной 2009 г. составила 48.14 ± 5.60 , 2010 г. – 47.60 ± 6.31 ; 2011 г. – 49.50 ± 3.75 мкмоль/мин/мг. Осенние значения соответственно – 235.18 ± 9.99 ; 394.00 ± 4.05 ; 306.30 ± 8.88 мкмоль/мин/мг. Осенний показатель каталазной активности превысил весенний в 5–8 раз.

У пчел степной зоны показатель активности ректальных желез весной 2009 г. составил 49.43 ± 6.43 мкмоль/мин/мг; 2010 г. – 50.29 ± 4.91 ; 2011 г. – 52.90 ± 2.85 мкмоль/мин/мг, а осенью соответственно – 205.73 ± 26.50 ; 133.83 ± 6.85 и 128.80 ± 9.17 мкмоль/мин/мг. Активность каталазы у гибридных пчел в осеннее время превышает весенний показатель в 2–4 раза.

Наиболее наглядно соотношение активности каталазы ректальных желез медоносных пчел в зависимости от сезона года представлено на рис. 5.6.

Зависимость активности каталазы ректальных желез медоносной пчелы от сезона года, мкмоль/мин/мг $n=20$

| Год | | 2009 | | 2010 | | 2011 | |
|-----|------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | | весна | осень | весна | осень | весна | осень |
| ВВ | M±m | 34.50 ±3.31 | 210.48 ±6.16 | 42.50 ±2.10 | 295.00 ±6.20 | 40.30 ±1.43 | 250.54 ±6.46 |
| | Lim | 21.90– 50.40 | 185.45– 231.21 | 33.60– 51.40 | 288.23– 296.32 | 35.00– 44.80 | 213.35– 286.58 |
| | Cv,% | 1.23 | 5.36 | 0.39 | 3.52 | 0.14 | 3.84 |
| ВР | M±m | 48.14 ±5.60 | 235.18 ±9.99 | 47.60 ±6.31 | 394.14 ±4.05 | 49.50 ±3.75 | 306.30 ±8.88 |
| | Lim | 26.70– 88.40 | 189.00– 259.68 | 25.60– 85.32 | 365.45– 423.00 | 36.90– 58.65 | 268.00– 338.00 |
| | Cv,% | 5.14 | 7.29 | 5.65 | 4.05 | 1.58 | 7.69 |
| Р | M±m | 49.43 ±6.43 | 205.73 ±26.50 | 50.29 ±4.91 | 133.83 ±6.85 | 52.90 ±2.85 | 128.80 ±9.17 |
| | Lim | 26.49– 79.68 | 158.98– 236.64 | 30.48– 67.23 | 39.50– 59.58 | 109.21– 176.40 | 109.73– 154.88 |
| | Cv,% | 3.80 | 16.42 | 1.63 | 0.73 | 11.04 | 8.34 |

В_в – Бурзянская бортевая темная лесная пчела, В_р – Бурзянская темная лесная пчела с пасек, Р – гибридная пчела



Рис. 5.6. Динамика показателя каталазной активности ректальных желез различных выборок пчел в зависимости от сезона

Содержание каталазы в пробах осенью, то есть в период подготовки пчел к длительной зимовке, в несколько раз выше, чем весной. Активность каталазы у гибридных пчел в осеннее время значительно ниже, чем у чистых линий бурзянской темной лесной пчелы. Поэтому считаем, что данный показатель косвенно может быть использован и при определении таксономической принадлежности медоносных пчел.

5.5. Оценка генофонда бурзянской бортовой темной лесной пчелы с использованием изоферментных маркеров

В последние десятилетия из-за бесконтрольного завоза южных подвидов пчел широкое распространение получили гибридные формы темной лесной пчелы. Данный фактор привел к уменьшению иммунитета пчел, снижению их зимостойкости, устойчивости к заболеваниям [Смирнов, Туктаров, 1991]. Для мониторинга состояния природных популяций медоносных пчел традиционные морфологические, этологические, зоотехнические методы сопряжены с известными их методическими и методологическими недостатками [Талипов и др., 2007]. В конце XX в. для характеристики структуры популяций медоносной пчелы начали фрагментарно использовать изоферменты в качестве маркеров отдельных генов. Суть данного подхода заключается в передаче наследственной информации по формуле: ДНК – РНК – белок. Изменчивость в гене приводит к полиморфизму в аминокислотной последовательности кодируемых полипептидных цепей. Электрофорез ферментов с последующим гистохимическим выявлением их изоформ позволяет определить параметры структуры популяций. Применение данного метода дало возможность изучения изменчивости отдельных подвидов и популяций, особенно бурзянской бортовой пчелы, которая характеризуется высокой зимостойкостью, способностью к активному и кратковременному медосбору, устойчивостью к болезням и агрессивностью.

Для изучения изоферментов у медоносных пчел использовали метод полиакриламидного диск-электрофореза с щелочным разделяющим гелем с рН 8.9 [Davis, 1964; Ornstein, 1964]. Материал для исследований (пробы пчел) брали с бортей и с пасек Бурзянского района и прилегающих к нему других районов Республики Башкор-

тостан. Для определения изменчивости и дифференциации выборок нами использовались стандартные методы и показатели, успешно применяемые в популяционно-генетических исследованиях: частота аллелей, ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность.

На медоносных пчелах нами изначально был исследован изоферментный состав следующих ферментов: малатдегидрогеназы (MDH), малик-энзима (ME), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G6PDH), алкогольдегидрогеназы (ADH), глутаматдегидрогеназы (GDH), изоцитратдегидрогеназы (IDH), шикиматдегидрогеназы (SKDH), лейцинамипептидазы (LAP), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6PGD), диафоразы (DIA) и эстеразы (EST). Лишь у EST и MDH обнаружена изменчивость, причем для электрофоретического спектра малатдегидрогеназы обнаружена достаточная воспроизводимость результатов. Но фермент использован для дальнейших исследований также по другой причине. В экспериментах 90-х годов прошлого века нами обнаружен практически полный мономорфизм локуса *Mdh-1* у бурзянской бортовой пчелы, в то время как в выборках пчел других происхождений выявлялась высокая изменчивость фермента. По этой причине locus является информативным маркером – возрастание полиморфизма будет свидетельствовать о темпах гибридизации пчел на территории Бурзянского района. Таким образом, для оценки состояния генофонда бурзянской бортовой пчелы применили выявленный нами мономорфизм в ней локуса MDH-1. Следовательно, возрастание полиморфизма локуса будет свидетельствовать о «засорении» чужеродными аллелями, имеющимися в других популяциях и подвидах.

MDH рабочих пчел бурзянской бортовой пчелы на электрофореграммах гистохимически окрашивается в виде трех зон активности. Из них MDH-2 является полностью мономорфной. Выявленные одно- и трехполосные фенотипы изоферментов в двух других зонах показывают димерность структуры фермента у *Apis mellifera*. В одной из полиморфных зон (MDH-3) активность изоферментов слаба, проявляется непостоянно, и поэтому эти маркеры нами не использованы. Наиболее надежными для популяционного анализа являются аллозимы MDH-1 (рис. 5.7). Результаты по определению генетического контроля локуса *Mdh-1* полностью соответствуют выводам зарубежных авторов, анализ работ которых приведен в наших статьях [Юмагужин, 2000; Талипов и др., 2007].

Частоты генотипов, обнаруженных в полиморфных семьях пчелы медоносной на территории Бурзянского района Республики Башкортостан, приведены в табл. 5.5.

Данные по остальным изученным семьям, мономорфным по локусу *Mdh-1*, в таблицу не включены. Графическое представление генотипического состава выборок представлено на рис. 5.8.

Доля генотипов 1/1 в остальных выборках изменяется от 1 до 4 (7.69–10.26%). Их наличие означает, что в семьях матки являются обладателями аллеля 1 в гомо- или гетерозиготной форме. В первом варианте и матка и трутень являлись носителями только аллели 1. Во втором случае у матки с генотипом 1/2 яйцеклетки с электрофоретическим вариантом 2 оплодотворялись сперматозоидами, несущими аллель 1.

Уровень достоверности различий наблюдаемых и ожидаемых численностей генотипов (табл. 5.5) составил в среднем на семью 0.02 (с изменениями от 0.513 до 1.000). Это намного выше принятой в статистике пороговой величины 0.005, что свидетельствует о том, что аллель 1 пока еще не нарушает стабильность бурзянской бортовой пчелы.

Для всей изученной части популяции из 1 508 особей частота аллели 1, широко представленная у одомашненных пчел Уральского региона Республики Башкортостан, составила небольшую величину 0.017 ± 0.005 (рис. 5.9). В то же время изменения в отдельных семьях наблюдались в широких пределах – от 0 до 0.385 (коэффициент вариации 311.8%).

Гистограмма распределения выборок по доле гетерозигот (наблюдаемой гетерозиготности) приведена на рис. 5.9. Видно, что до-

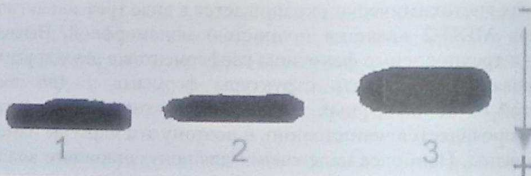


Рис. 5.7. Электрофореграмма изоферментов малатдегидрогеназы. Особи №№1 и 2 – гомозиготы 1/1 по локусу *Mdh-1*, №3 – гетерозигота по аллелям 1 и 2, представляющая гибридную особь. Стрелкой показано направление движения изоферментов от катода (-) к аноду (+)

минируют (кроме 78 изученных семей с нулевой гетерозиготностью) семьи с небольшим значением параметра H_0 , но имеется феномен относительно больших различий полиморфных семей по его уровню (табл. 5.6). Это приводит к появлению относительно высокой внутривидовой подразделенности (рис. 5.9). Среднее генетическое расстояние между 39 выборками с изменчивостью по локусу

Таблица 5.5

Наблюдаемые и ожидаемые частоты генотипов в семьях

| № | Наблюдаемые частоты | | | Ожидаемые частоты | | |
|----|---------------------|-----|-----|-------------------|------|-------|
| | 1/1 | 1/2 | 2/2 | 1/1 | 1/2 | 2/2 |
| 1 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 2 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 3 | 0 | 3 | 10 | 0.12 | 2.76 | 10.12 |
| 4 | 0 | 5 | 8 | 0.40 | 4.20 | 8.40 |
| 5 | 1 | 8 | 4 | 1.80 | 6.40 | 4.80 |
| 6 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 7 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 8 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 9 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 10 | 0 | 1 | 11 | 0 | 1.00 | 11.00 |
| 11 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 12 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 13 | 0 | 6 | 7 | 0.60 | 4.80 | 7.60 |
| 14 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 15 | 0 | 3 | 10 | 0.12 | 2.76 | 10.12 |
| 16 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 17 | 0 | 5 | 8 | 0.40 | 4.20 | 8.40 |
| 18 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 19 | 0 | 4 | 9 | 0.24 | 3.52 | 9.24 |
| 20 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 21 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 22 | 3 | 8 | 2 | 3.64 | 6.72 | 2.64 |
| 23 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 24 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 25 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 26 | 0 | 3 | 10 | 0.12 | 2.76 | 10.12 |
| 27 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 28 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 29 | 0 | 3 | 10 | 0.12 | 2.76 | 10.12 |
| 30 | 0 | 3 | 10 | 0.12 | 2.76 | 10.12 |
| 31 | 2 | 4 | 7 | 0 | 5.76 | 6.12 |
| 32 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 33 | 4 | 5 | 4 | 3.12 | 6.76 | 3.12 |
| 34 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 35 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 36 | 0 | 3 | 10 | 0.12 | 2.76 | 10.12 |
| 37 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |
| 38 | 0 | 2 | 11 | 0.04 | 1.92 | 11.04 |
| 39 | 0 | 1 | 12 | 0 | 1.00 | 12.00 |

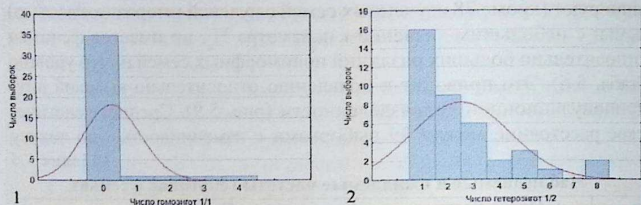


Рис. 5.8. Распределение выборок по доле генотипов локуса Mdh-1:
1 – распределение семей по доле генотипов 1/1; 2 – то же, по доле генотипов 1/2

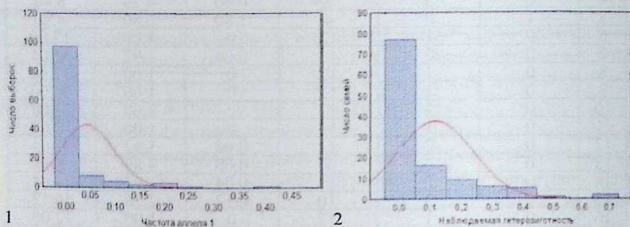


Рис. 5.9. 1 – распределение частот аллеля 1 локуса Mdh-1 в семенах бурзянской бортовой пчелы; 2 – распределение наблюдаемой гетерозиготности локуса Mdh-1 в семенах бурзянской бортовой пчелы

Mdh-1 составило 0.042 ± 0.003 , с изменениями в пределах 0 – 0.385 (коэффициент вариации 226.2%).

Такая ситуация в целом вызвана гибридизацией с чужеродными аллелями, что отражено в табл. 5.6, где показано доминирование случаев эксцесса гетерозигот. Из табл. 5.6 видно, что коэффициент инбридинга в большинстве случаев отрицателен.

Причиной обнаруженных тенденций можно считать бесконтрольный завоз пчел других подвидов в ареал бурзянской бортовой пчелы, что приводит к их гибридизации. Следует отметить, что особенности генетики пчелы медоносной делают ее генофонд чрезвычайно уязвимым к изменениям. Например, теоретически завоз одной плодной матки с генотипом Mdh-1^{1/1} даже при оплодотворении ее

Генетическое разнообразие в семьях бурзянской бортовой темной лесной пчелы

| № | Аллели Mdh-1 | | Показатели | | |
|----|--------------|-------|------------|-------|--------|
| | 1 | 2 | H_F | H_O | F |
| 1 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 2 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 3 | 0.115 | 0.885 | 0.212 | 0.231 | -0.080 |
| 4 | 0.192 | 0.808 | 0.323 | 0.385 | -0.190 |
| 5 | 0.385 | 0.615 | 0.492 | 0.615 | -0.250 |
| 6 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 7 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 8 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 9 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 10 | 0.042 | 0.958 | 0.083 | 0.083 | 0 |
| 11 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 12 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 13 | 0.231 | 0.769 | 0.369 | 0.462 | -0.250 |
| 14 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 15 | 0.115 | 0.885 | 0.212 | 0.231 | -0.080 |
| 16 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 17 | 0.192 | 0.808 | 0.323 | 0.385 | -0.190 |
| 18 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 19 | 0.154 | 0.846 | 0.271 | 0.308 | -0.130 |
| 20 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 21 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 22 | 0.538 | 0.462 | 0.517 | 0.615 | -0.180 |
| 23 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 24 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 25 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 26 | 0.115 | 0.885 | 0.212 | 0.231 | -0.080 |
| 27 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 28 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 29 | 0.115 | 0.885 | 0.212 | 0.231 | -0.080 |
| 30 | 0.115 | 0.885 | 0.212 | 0.231 | -0.080 |
| 31 | 0.308 | 0.692 | 0.443 | 0.308 | +0.300 |
| 32 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 33 | 0.500 | 0.500 | 0.520 | 0.385 | +0.250 |
| 34 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 35 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 36 | 0.115 | 0.885 | 0.212 | 0.231 | -0.080 |
| 37 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |
| 38 | 0.077 | 0.923 | 0.148 | 0.154 | -0.040 |
| 39 | 0.038 | 0.962 | 0.077 | 0.077 | 0 |

только трутнями с гаплотипом $Mdh-1^2$ приведет к тому, что в генотипе рабочих пчел этой семьи будут представлены только гетерозиготы $Mdh-1^{1/2}$. Далее в следующих поколениях такая высокая концентрация аллеля 1 будет сказываться и в составе генотипов других соседствующих семей. Видимо, такой сценарий и реализован в исследованных нами выборках, приводя к «мозаичности» генетической структуры и высокому уровню различий генофонда в пределах бурзянской популяции темной лесной пчелы.

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

5.6. Ареал бурзянской популяции темной лесной пчелы

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

ции послевоенного плана породного районирования пчел. Одной из причин катастрофического сокращения ареала подвида была слабая разработанность методов его идентификации.

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

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

Цель работы заключалась в детальном молекулярно-генетическом анализе популяции темной лесной пчелы по всему предполагаемому ареалу на примере бурзянской пчелы. Эта пчела длительное время является объектом научных изысканий [Газизов, 2007], однако практически все исследователи ограничивались небольшой территорией, включившей заповедник бортевых пчел «Шульган-Таш» и прилегающие к нему пасеки. Вопросы о границах бурзянской популяции в целом,

структуре ареала, состоянии генофонда, степени генетического родства бортевых и пасечных пчел и ряд других оставались открытыми.

Пробы по 10 пчел из 495 семей (132 пасеки, 35 населенных пунктов, 22 борти) собраны в 2008–2010 гг. на территории Бурзянского и граничащих с ним районов Республики Башкортостан. ДНК выделяли из мышц торакса медоносной пчелы, фиксированной в 96%-ном этаноле. Выделение проводили по ранее описанному методу смесью гуанидинтиоцианат-фенол-хлороформ [Chomzynski, Sacchi, 1986].

Были амплифицированы микросателлитные локусы ядерной ДНК (ядНК) Ap243, 4A110, A24 и Ap049, ранее предложенные в качестве маркеров для *A. mellifera* [Estoup et al., 1994, 1995; Franck et al., 1998]. Полимеразная цепная реакция (ПЦР) была выполнена в термоциклере «Терцик» в объеме 20 мкл, содержащем 50–200 нМ каждого праймера, 100 мкМ каждого dNTP, 1,2–1,5 mM MgCl₂, 1× буфер (10 mM Tris-HCl, pH 8,3, 50 mM KCl), 0,5 Ед Taq полимеразы и 2 мкл ДНК. Условия ПЦР: 3 мин при 94°C, далее 30 циклов с денатурацией 30 с при 94°C, отжигом 30 с при 55–60°C, элонгацией 60 с при 72°C и конечной элонгацией 3 мин при 72°C. Регион митохондриальной ДНК (мтДНК), включающий ген тРНК Ieu, межгенный участок COI-COII и 5'-конец COII субъединицы гена, был амплифицирован ранее разработанными праймерами [Николенко, Поскряков, 2002] с описанным выше составом реакционной смеси при температурном режиме 3 мин 94°C, 30 циклов с денатурацией 30 с при 94°C, отжигом 30 с при 45–50°C, элонгацией 60 с при 72°C и конечной элонгацией 3 мин при 72°C. Продукты ПЦР были визуализированы на фотосистеме Vilber Lourmat в 8% полиакриламидном и 1,5% агарозном гелях с использованием ТВЕ-буферного раствора и окрашивания бромистым этидием.

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

Географическое распределение вариантов локуса COI-COII мтДНК показано на рис. 5.10. Наблюдается разделение генофонда медоносной пчелы на три зоны. В центре присутствует только вариант PQQ, далее идут две области, где появляется вариант PQQQ, а в двух выборках – PQ. По периметру расположены выборки, включающие вариант Q.

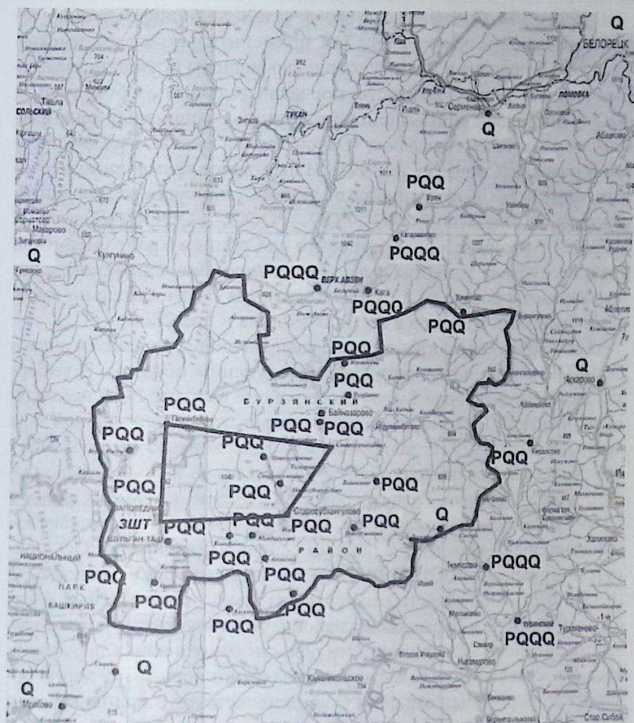


Рис. 5.10. Географическое распределение вариантов локуса COI-COII мтДНК. Черными точками отмечены пункты взятия проб. Обозначения: (PQQ) – в выборке присутствует только вариант PQQ; (PQQQ) – в выборке помимо PQQ присутствует вариант PQQQ; (Q) – в выборке помимо других присутствует вариант Q. Черный контур – ядро популяции по Г.А. Кожевникову [1930]. Серый контур в центре – Бурзянский район, в юго-восточной части района – заповедник бортевых пчел «Шульган-Таш» (ЗШТ), на западе – национальный парк «Башкирия»

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

Таким образом, географическое распределение вариантов локуса COI-COII можно интерпретировать следующим образом. В выборках на всей территории Бурзянского района вариант RQQ наблюдается с частотой 1.00, что, возможно, соответствует центральной зоне ареала. В 1928–1929 гг. экспедиция Г.А. Кожевникова отметила зону скопления обслуживаемых бортей на несколько меньшей территории, вблизи деревень Галиакберово, Гадельгареево, Мунасипово и Старосубхангулово [Кожевников, 1931]. На севере и юго-востоке наблюдаются две области, где помимо основного варианта RQQ, присутствует вариант RQQQ (0.29–1.00), а в двух выборках – вариант PQ (0.12 и 0.25). Обе области расположены вдоль транспортных магистралей на пути к Бурзянскому району, что допускает возможность завоза пчелиных семей извне. Эти области мы отнесли к периферии ареала – краевым зонам. Располагающаяся по периметру карты область с присутствием варианта Q свидетельствует о приближении к зоне гибридизации подвидов.

Для анализа полиморфизма четырех микросателлитных локусов Ar243, 4A110, A24 и Ar049 яДНК были использованы только выборки достаточного размера (близкие к величине 20 пчелиных семей из одного или двух близко расположенных населенных пунктов). Для сравнения взяты ранее полученные данные по аналогичным выборкам из популяций Урала и Прикамья, а также из популяций южных подвидов. Были рассчитаны величины Fst и построена дендрограмма, отражающая генетические отношения субпопуляций (рис. 5.11).

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

Кластер №1 включает в себя западные субпопуляции (заповедник «Шульган-Таш»), субпопуляции севера центральной части бурзянской популяции и почти всю северо-восточную периферию ареала вплоть до серменевской субпопуляции, где уже наблюдается появление варианта Q локуса COI-COII (табл. 5.7).

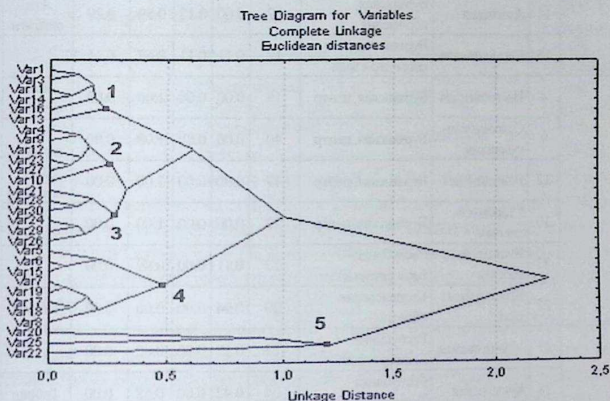


Рис. 5.11. Дендрограмма генетических отношений (F_{st}) субпопуляций медоносной пчелы на Урале, построенная на основе полиморфизма микросателлитных локусов Ar243, 4A110, A24 и Ar049 яДНК. Информация о субпопуляциях приведена в табл. 5.7. Кластеры субпопуляций: 1 – выборки из северной и западной (включая заповедник «Шульган-Таш») частей бурзянской популяции; 2 – выборки из центральной части бурзянской популяции; 3 – выборки из популяций *A.m.mellifera* Среднего Урала и Прикамья; 4 – выборки из южной и юго-восточной частей бурзянской популяции; 5 – выборки из популяций южных подвидов

Таблица 5.7

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

| Кластер по яДНК | Var | Субпопуляция | Популяция, зона по мтДНК (регион) | Кол. семей | Q | PQ | PQQ | PQQQ | Подвид |
|-----------------|-----|----------------------|-------------------------------------|------------|------|------|------|------|-----------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 1 | 1 | Бортевая | Бурзянская, центр, «Шульган-Таш» | 22 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 3 | Коранелгинская | Бурзянская, центр, «Шульган-Таш» | 46 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 11 | Новомусатовская | Бурзянская, центр | 16 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 13 | Байназаровская | Бурзянская, центр | 17 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 14 | Авзянская | Бурзянская, периферия | 17 | 0.00 | 0.12 | 0.59 | 0.29 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 16 | Серменевская | Бурзянская, гибридная зона | 19 | 0.11 | 0.11 | 0.67 | 0.11 | — |
| 2 | 4 | Иргизлинская | Бурзянская, центр | 18 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 9 | Старосубхангуловская | Бурзянская, центр | 40 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 12 | Байгазинская | Бурзянская, центр | 17 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 10 | Старомусатовская | Бурзянская, центр | 22 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 23 | Кушнаренковская | Республика Башкортостан | 27 | 0.11 | 0.00 | 0.89 | 0.00 | — |
| | 27 | Красноуфимская | Свердловская область | 20 | 0.94 | 0.00 | 0.06 | 0.00 | Гибрид |
| 3 | 21 | Улу-телякская | Республика Башкортостан | 17 | 0.18 | 0.00 | 0.82 | 0.00 | — |
| | 28 | Кукморская | Республика Татарстан | 24 | 0.42 | 0.00 | 0.58 | 0.00 | Гибрид |
| | 30 | Камбарская | Среднеуральская, Респ. Удмуртия | 23 | 0.00 | 0.09 | 0.56 | 0.35 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 24 | Уинская | Среднеуральская, Пермский край | 23 | 0.09 | 0.00 | 0.39 | 0.52 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 29 | Татышлинская | Среднеуральская, Респ. Башкортостан | 39 | 0.05 | 0.00 | 0.87 | 0.08 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 26 | Красновишерская | Красновишерская, Пермский край | 33 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |

Окончание таблицы 5.7

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|---|----|----------------|-------------------------------|----|------|------|------|------|-----------------------|
| 4 | 5 | Киекбаевская | Бурзянская, центр | 23 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 6 | Миндигуловская | Бурзянская, центр | 20 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 7 | Атиковская | Бурзянская, центр | 23 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 8 | Канская | Бурзянская, центр | 26 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 17 | Темясовская | Бурзянская, периферия | 24 | 0.00 | 0.00 | 0.67 | 0.33 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 18 | Тубинская | Бурзянская, периферия | 20 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 15 | Узянская | Бурзянская, периферия | 15 | 0.00 | 0.00 | 0.67 | 0.33 | <i>A.m. mellifera</i> |
| 5 | 19 | Матрасовская | Зилаирская | 22 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.00 | <i>A.m. mellifera</i> |
| | 20 | Григорьевская | Республика Алтай | 12 | 0.92 | 0.00 | 0.08 | 0.00 | <i>A.m. carpatica</i> |
| | 25 | Закарпатская | Закарпатская область, Украина | 15 | 1.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | <i>A.m. carpatica</i> |
| | 22 | Сочинская | Краснодарский край | 15 | 1.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | <i>A.m. caucasica</i> |

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

Анализ полиморфизма мтДНК (рис. 5.10) свидетельствует об отсутствии сколько-нибудь существенного завоза пчелиных семей на территорию Бурзянского района. Этому способствуют как менталитет жителей, так и меры администрации района. Маловероятен и значительный вывоз семей за пределы района. Основным фактором необычного, узко протяженного выравнивания генофонда по яДНК в обоих случаях может выступать лишь интенсивный поток генов в виде трутневого фона. В качестве дополнительного фактора сглаживания различий между центром и периферией можно предположить трутневый фон свободно обитающих пчел: субпопуляции кластеров расположены вдоль почти необитаемых лесов на хребтах Южного Урала и водозаборах рек Нугуш, Ик и др.

В кластер №3 группируются почти все выборки из популяций, расположенных значительно севернее района исследований. В наших предыдущих исследованиях генофонд локальных популяций *A.m.mellifera*, обнаруженных на Урале представлялся генетически однородным [Ильясов и др., 2007]. Четкое отделение кластера №3 от кластеров №1 и №4, с одной стороны позволяет говорить об определенной степени генетической уникальности бурзянской популяции и предположить существование в какой-либо форме границы между этой популяцией и популяциями *A.m.mellifera* Среднего Урала и Прикамья. Возможен плавный градиент, но более вероятно разделение популяций обширной гибридной зоной. В нашем исследовании возможности для поиска этой границы были лимитированы географическими рамками исследования. Другим следствием полученной кластеризации и ряда предварительных результатов может быть гипотеза о существовании генетически единой среднеуральской популяции, охватывающей как минимум север Республики Башкортостан и юг Пермского края (табл. 5.7). Кластер №2, в котором соседствуют выборки из центра бурзянской популяции и из двух гибридных северных субпопуляций, требует дальнейшего анализа и обсуждения полученных данных.

Таким образом, в последние годы консервационная генетика (conservation genetics) из раздела популяционной генетики постепенно превращается в равнозначное последней направление исследований. Именно в этом русле нами впервые в мире проведен детальный геногеографический анализ естественно сложившейся и длительное время существующей популяции темной лесной пчелы. Определены приблизительные границы ареала, показана генетическая подразделенность популяции, выделены центральная, периферическая и гибридная зоны. Определены основные направления интрогрессии южных подвидов (рис. 5.10).

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

Полученные результаты позволяют предполагать существование двойной генетической границы ареала, которая должна быть присуща естественной (длительно существующей) популяции медоносной пчелы в силу биологических особенностей вида: радиус удаления от семьи матки и трутней во время спаривания может достигать 12 км, дальность полета пчелиного роя – 40 км и более. Впрочем, двойная генетическая граница должна быть свойственна и популяциям многих видов с протяженным сплошным ареалом.

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

5.7. Полиморфизм митохондриальной ДНК темной лесной пчелы

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

Современный ареал *A.m.mellifera* существенно сократился из-за интенсивной вырубке лесов, агрессивной интродукции других рас пчел, распространения новых паразитов и болезней (варроатоз, аскосфероз), сосредоточения пасек, специализирующихся на разведе-

дении и продаже пчел, преимущественно на юге Европы. Благодаря человеку гибридные формы пчел получили широкое распространение, что существенно снизило уровень адаптированности популяций к окружающей среде [Черевко, 1995]. В настоящее время по всему ареалу темной лесной пчелы преобладают гибриды разных поколений с балканской краинкой, итальянской и серой горной кавказской пчелами. По данным ВИБВА (Bee Improvements and Bee Breeders' Association), приведенным в Интернете, за пределами России небольшие островки чистых линий *A.m.mellifera*, возможно, сохранились в Великобритании, на Скандинавском полуострове и в Польше.

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

Фактические данные о состоянии генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы в последнее десятилетие не публиковались. С одной стороны, специалисты отмечают критическое состояние генофонда, большую вероятность безвозвратной потери ценных местных пчел даже в тех районах, где они еще сохранились. В Республике Башкортостан резко снижается продуктивность и отмечается большая гибель пчел как следствие сплошной гибридизации [Шакиров, 1987; Фатхиев, 1991]. Длительное время под угрозой исчезновения из-за ввоза южных рас находится генофонд чистых линий бортовых пчел заповедника «Шульган-Таш» [Шафиков, 1978]. С другой стороны, Агентство по пчеловодству Республики Башкортостан сообщает о стабилизации и улучшении ситуации [Шагимухаметов, 1999]. Экспериментальная же оценка состояния генофонда башкирской пчелы не проводилась.

Положение усугубляется методической проблемой точной идентификации рас. Российские исследователи до недавнего времени были ограничены в работе вариантом морфометрического метода, предложенным В.В. Алпатовым [Алпатов, 1948]. Однако эффективность этого метода резко снижается в присутствии большого количества гибридных семей.

Разработка метода, позволяющего однозначно различать происхождение семьи по материнской линии от пчелиной матки *A.m.mellifera* или южных подвидов [Никоноров и др., 1998], позволила нам приступить к решению следующей задачи: молекулярно-генетической оценке соотношения генофондов *A.m.mellifera* и южных подвидов на территории Южного Урала. В основу метода было положено установленное ранее J.-M. Cornuet с соавт. [Cornuet et al., 1991] и подтвержденное нами методом сиквенса ДНК [Никоноров и др., 1998] строгое соответствие аллелей локуса отдельным подвидам. Локус COI-COII у подвида *A.m.mellifera* с частотой встречаемости более 0.99 представлен аллелем PQQ (описано всего два случая PQQQ). У южных подвидов *A.m.caucasica*, *A.m.armeniaca*, *A.m.carnica*, *A.m.carpatica* и *A.m.ligustica* (основной источник генетического загрязнения башкирской популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera*) аллель Q, возможно, фиксирован.

Наличие трех природно-климатических зон, распределение лесов на территории Республики Башкортостан и формы сельскохозяйственной эксплуатации экосистем обуславливают дифференциацию нектароносной кормовой базы Республики Башкортостан на три типа (рис. 5.12): липовый (А), липово-гречишный (Б) и гречишно-подсолнечниково-донниковый (В). Помимо этого при сборе проб мы учитывали плотность пчелиных семей. На рисунке показано распределение плотности пчелосемей, находящихся в общественной собственности (около 50% от общего числа), по нектароносным зонам.

Сбор проб проводился в 1996–1999 гг. Почти 10% всех пчел Республики Башкортостан приходится на Иглинский район (А-2), где расположены Башкирская опытная станция пчеловодства (БОСП), во многом определяющая состояние генофонда пчел Республики Башкортостан, и другие крупные хозяйства. Этот район мы изучали отдельно. Помимо него интерес представлял северный регион (А-1) липовой зоны медосбора. Также отдельно был обследован генофонд пчел в заповеднике «Шульган-Таш» и прилегающих к нему территориях (Бурзянский район, А-3). Охрана бортевых пчел является главной задачей заповедника [Петров, 1983]. В липово-гречишной зоне на общем фоне высокоразвитого пчеловодства можно выделить два региона: северо-западный (Б-1) и западный (Б-2). В степной зоне изучались северо-восточный (В-1), центральный (В-2) и восточный (В-3) регионы. Восточный и северо-восточный регионы этой зоны

были интересны как области возможного интенсивного потока генов южных рас пчел из Челябинской области (Г-1).

От каждой пчелосемьи отбирали по три рабочие особи. Выделение ДНК из индивидуальных особей проводили модифицированным методом экстракции смесью гуанидинтиоцианат-фенол-хлороформ [Chomzynski, Sacchi, 1987]. Для этого у пчел выделяли кишечник, грудные мышцы и растирали в 0.5 мл буфера, содержащего 4 М гуанидинтиоцианата, 25 мМ цитрата натрия, 100 мМ 2-меркаптоэтано-

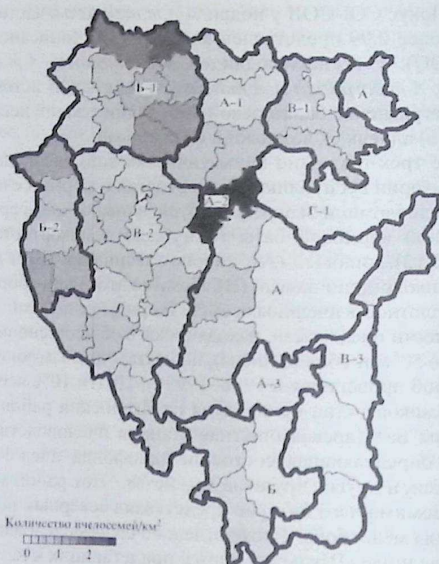


Рис. 5.12. Общая схема сбора проб. Буквы соответствуют основным типам нектароносной кормовой базы Республики Башкортостан (А – липовый, Б – липово-гречишный и В – гречишно-подсолнечниково-донниковый тип), интенсивность окраски отражает плотность распределения пчелиных семей на территории Республики Башкортостан. Сочетанием «буква-цифра» отмечены регионы, в которых проводился сбор проб; границы регионов обведены жирной линией

ла и 0.5% саркозила. Затем к лизату добавляли 0.1 объема 2 М трис-НС1-буфера рН 8.0 и энергично встряхивали с равным объемом водонасыщенного фенола рН 8.0 и 0.2 объемами смеси хлороформ-изоамиловый спирт (24:1) 15 мин. Смесь выдерживали 15 мин при 0°C и центрифугировали в течение 10 мин при 10 000 g. Водно-солевую фазу, содержащую ДНК, отбирали и смешивали с равным объемом изопропанола. Препарат ДНК выдерживали при -20°C до оформления видимого осадка и центрифугировали 10 мин при 10 000 g (центрифуга MPW-50) [Smith, Brown, 1988]. Осадок, содержащий ДНК, подсушивали, растворяли в лизирующем буфере и повторно осаждали добавлением двух объемов 96%-ного этанола. Осадок ДНК промывали 70%-ным этанолом, высушивали и растворяли в минимальном объеме бидистиллированной воды.

AFLP-PCR-анализ локуса COI-COI митохондриальной ДНК проводили описанным ранее методом [Никоноров и др., 1998]. Для статистической обработки полученных данных использовали программу RxC (Rows and Columns) на основе логарифма, описанного Роффом и Бенценом (Roff, Bentzen, 1989). Дендрограмму генетических взаимоотношений между субпопуляциями строили методом не взвешенного попарно-группового объединения. Кластерный анализ проводили с помощью пакета программ STATISTICA v.5.0.

Частоты встречаемости аллелей PQQ и Q локуса COI-COI мтДНК представлены в табл. 5.8. Как уже отмечалось выше, данный генетический маркер отражает (в определенной степени) соотношение генофондов *A.m.mellifera* (аллель PQQ) и пчел южных рас (аллель Q).

Приступая к исследованию, мы предполагали, что этот молекулярный маркер позволит нам выделить три типа регионов: приграничную восточную зону гибридного разведения (доля аллеля PQQ < 67%), значительную зону условно сохранившегося генофонда *A.m.mellifera* {61% < PQQ < < 95%) и резерваты чистых линий *A.m.mellifera* (PQQ > 95%). Однако результаты оказались иными.

В большинстве регионов частоты встречаемости аллелей PQQ и Q имели близкие значения – от 0.40 до 0.62 и от 0.60 до 0.38 соответственно, т.е. основной ареал обитания башкирской пчелы в настоящее время, вероятно, представляет собой сплошную гибридную зону.

Следует особо подчеркнуть, что в эту группу попадают пасеки БОСП (А-2), главной задачей которой долгие годы является сохранение генофонда и селекция темной лесной пчелы башкирской популяции, а

Таблица 5.8

Частоты аллелей PQQ и Q локуса COI-COII мтДНК на Южном Урале

| Регион | Объем выборки | | Встречаемость аллелей локуса COI-COII мтДНК | |
|--|---------------|-------------|---|-------------|
| | число пазек | число семей | PQQ | Q |
| А. Горно-лесная зона (липовый медосбор) | | | | |
| А-1. Северный | 3 | 28 | 0.46 ± 0.09 | 0.54 ± 0.09 |
| А-2. Иглинский | 6 | 62 | 0.55 ± 0.10 | 0.45 ± 0.10 |
| А-3. Бурзянский | 3 | 127* | 0.98 ± 0.01 | 0.02 ± 0.01 |
| Б. Лесостепная зона (липово-гречишный медосбор) | | | | |
| Б-1. Северо-западный | 8 | 67 | 0.46 ± 0.14 | 0.54 ± 0.14 |
| Б-2. Западный | 6 | 69 | 0.62 ± 0.07 | 0.38 ± 0.07 |
| В. Степная зона (медосбор с гречихи, подсолнечника, донника) | | | | |
| В-1. Северо-восточный | 4 | 64 | 0.09 ± 0.21 | 0.91 ± 0.21 |
| В-2. Центральный | 10 | 86 | 0.40 ± 0.11 | 0.60 ± 0.11 |
| В-3. Восточный | 4 | 35 | 0.54 ± 0.07 | 0.46 ± 0.07 |
| Г. Челябинская область | | | | |
| Г-1. Челябинский | 4 | 38 | 0.15 ± 0.12 | 0.85 ± 0.12 |

*В том числе бортевая темная лесная пчела.

также пчелы северо-западного региона (Б-1), где ряд специалистов предполагали наличие стихийно сохранившегося резервата *A. m. mellifera*.

Анализ гетерогенности субпопуляций медоносной пчелы Южного Урала по частоте аллелей локуса COI-COII мтДНК (с использованием программы RxC) приведен в табл. 5.9 и на рис. 5.13. На общем фоне выделяются три региона.

На территории специализированного заповедника бортевых пчел «Шульган-Таш» и прилегающих к нему пазеках (А-3) частота встречаемости аллеля PQQ составила 0.98. Таким образом, Республика Башкортостан располагает как минимум одним полноценным резерватом для восстановления генофонда башкирской популяции темной лесной пчелы.

Напротив, с очень низкой частотой 0.15 аллель PQQ встречался в выборке с территории Челябинской области (Г-1), где завоз южных рас особенно интенсивен, и нередко встречается пакетная (убойная) форма пчеловодства. Весной закупаются пчелопакеты с южных па-

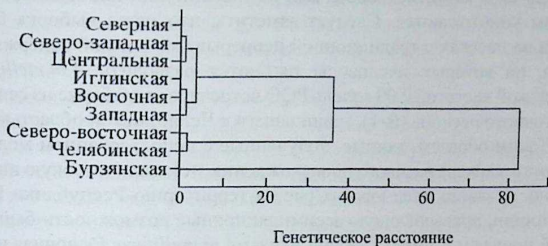


Рис. 5.13. Дендрограмма генетических взаимоотношений между субпопуляциями медоносной пчелы Южного Урала по данным о полиморфизме межгенного локуса COI-COII мтДНК

Таблица 5.9

Гетерогенность субпопуляций медоносной пчелы Южного Урала по частоте аллелей локуса COI- COII мтДНК (с использованием программы RxC)

| Субпопуляция | A-2 | A-3 | Б-1 | Б-2 | В-1 | В-2 | В-3 | Г-1 |
|-----------------------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|
| А-1. Северная | 1.62* | 67.10 | 0.00 | 5.15 | 34.30 | 0.73 | 1.28 | 22.70 |
| | 0.26 | 0.00 | 1.00 | 0.03 | 0.00 | 0.49 | 0.33 | 0.00 |
| А-2. Иглинская | | 51.40 | 1.62 | 1.01 | 48.60 | 4.51 | 0.02 | 35.20 |
| | | 0.00 | 0.26 | 0.39 | 0.00 | 0.05 | 1.00 | 0.00 |
| А-3. Бурзянская | | | 67.10 | 40.50 | 159.00 | 78.60 | 53.10 | 140.00 |
| | | | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| Б-1. Северо-западная | | | | 5.15 | 34.30 | 0.73 | 1.28 | 22.70 |
| | | | | 0.03 | 0.00 | 0.48 | 0.33 | 0.00 |
| Б-2. Западная | | | | | 61.30 | 9.68 | 1.31 | 46.60 |
| | | | | | 0.00 | 0.00 | 0.31 | 0.00 |
| В-1. Северо-восточная | | | | | | 26.00 | 46.90 | 1.70 |
| | | | | | | 0.00 | 0.00 | 0.27 |
| В-2. Центральная | | | | | | | 3.93 | 15.70 |
| | | | | | | | 0.07 | 0.00 |
| В-3. Восточная | | | | | | | | 33.70 |
| | | | | | | | | 0.00 |
| Г-1. Челябинская | | | | | | | | |

*Верхняя строка – значения χ^2 , нижняя – значения вероятности P.

сек, по окончании медосбора мед из ульев полностью изымается, а пчелы уничтожаются. Следует заметить, что наша выборка была взята на пасеках с традиционной непрерывной формой содержания пчел, на которых пчеловоды пытаются разводить *A.m.mellifera*. С близкой частотой 0.09 аллель RQQ встречался в выборке из северо-восточного региона (В-1), граничащего с Челябинской областью.

Таким образом, данные, полученные с использованием молекулярного маркера расового происхождения, показали высокую интенсивность завоза пчел южных рас на территорию Республики Башкортостан, превышающую ассимиляционные возможности башкирской популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera*. Основная часть бывшего ареала башкирской популяции темной лесной пчелы представляет собой гибридную зону. Сколько-нибудь крупных массивов *A.m.mellifera* не наблюдается. Проведенные нами исследования позволили выделить один сохранившийся резерват генофонда темной лесной пчелы – Бурзянский район.

Основное генетическое загрязнение башкирской популяции темной лесной пчелы, по-видимому, происходит со стороны Челябинской, Оренбургской и Самарской областей, в результате завоза пчел южных рас в центральные районы с развитыми транспортными коммуникациями и из-за распространения гибридных пчел местными «племенными» пасеками. Мы надеялись обнаружить на территории Республики Башкортостан как минимум несколько сохранившихся резерватов. К сожалению, высокая частота и равномерное распределение аллеля Q почти по всему ареалу популяции свидетельствуют о высокой интенсивности процессов миграции генов и гибридизации. Тем не менее, найденные нами в процессе работы отдельные пасеки с высокой частотой RQQ и наличие территорий с различной степенью заповедности практически в любом районе Республики Башкортостан позволяют надеяться на создание дополнительных резерватов и сохранение генофонда башкирской пчелы в целом.

5.8. Молекулярно-генетическая идентификация темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш»

За последние годы прошлого века усиленная антропогенная деятельность привела к тому, что с лица Земли исчезли сотни видов жи-

вотных и растений. Причиной этому, прежде всего, является нерациональная хозяйственная деятельность человека, игнорирующая эволюционно сложившуюся популяционную структуру видов [Алтухов, 2003].

Медоносная пчела (*Apis mellifera*) сформировалась в процессе эволюции, расширяя свой ареал в зависимости от изменений географических условий, и, в результате прогрессивных адаптационных процессов, образовала большое число естественных географических рас (подвидов), состоящих из локальных популяций, идеально приспособленных к местным условиям среды [Черевко и др., 2006; Саттаров, 2011].

Большинство видов животных до тех пор, пока они не стали объектами антропогенных воздействий, имели динамическую субпопуляционную структуру, и игнорирование этого в процессе хозяйственного использования вида является одной из главных причин изменений генетического разнообразия популяций [Алтухов, 2003].

Вследствие этого, современная методология механизмов сохранения таксономических групп медоносной пчелы должна основываться на мониторинге структур локальных популяций *Apis mellifera*. Основопологающим принципом при проведении данных работ является идентификация пчел с применением современных методов определения таксономической принадлежности.

Целью настоящей работы было проведение идентификации *Apis mellifera* на территории заповедника «Шульган-Таш» Бурзянского района Республики Башкортостан с помощью молекулярно-генетического метода.

Объектами исследований явились имаго рабочих пчел из 127 семей, занимающих ульи и борти. Экспедиционные исследования проводились в 1996–1999 гг. на территории заповедника «Шульган-Таш» Бурзянского района Республики Башкортостан. Камеральная обработка материала проведена в лаборатории биохимии адаптивности насекомых Института биохимии и генетики УНЦ РАН.

В работе использован молекулярно-генетический метод, основанный на полиморфизме локуса COI-COII мтДНК с применением технологии ПЦР.

Выделение ДНК из индивидуальных особей проводили стандартным методом гуанидинтиоционатно-фенольно-хлороформной экстракции [Chomzynski, Sacchi, 1987]. Амплификацию мтДНК про-

водили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в термоциклере «Циклотерм» [Chomzynski, Sacchi, 1987]. Фракционирование и электрофоретический анализ продуктов амплификации проводили в 1.5%-ном агарозном геле. После окончания электрофореза гель окрашивали в растворе бромистого этидия и просматривали в проходящем УФ-свете с длиной волны 312 нм (трансиллюминатор ТМ-36 фирмы «UV-Products») [Vieira, Messing, 1987].

Результаты и их обсуждение. По сведениям специалистов [Алтухов, 2003], благодаря своим особенностям, мтДНК успешно используется в различных исследованиях, связанных с эволюцией и филогенией, с анализом популяционной структуры и исторической филогеографии вида; в анализе гибридизации, последствий интродукции и акклиматизации. На современном этапе развития популяционной биологии исследования по мтДНК широко используются при идентификации таксономической принадлежности пчел [Монахова и др., 2007].

ДНК-анализ основан на полиморфизме межгенного участка COI-COII мтДНК и на полимеразной цепной реакции, которые позволяют оценить гетерогенность семей, благодаря наследованию исследуемого признака по материнской линии. У темной лесной пчелы участок мтДНК между COI-COII выглядит следующим образом 3' – конец гена – COI – ген тРНК^{Leu} – элемент Р – элемент Q – элемент Q – 5' – конец гена COII; у пчел «южных» подвидов: 3' – конец гена – COI – ген тРНК^{Leu} – элемент Q – 5' – конец гена COII. При этом у темной лесной пчелы длина составляет 600 пн, а у «южных» подвидов – 350 пн [Никоноров и др., 1998].

Результаты проведенных исследований показали наличие аллеля Q в трех семьях (частота встречаемости 0.01) и аллеля PQQ – в 124 (0.99) (табл. 5.10). Идентификация семей с аллелем Q свидетельствует о минимальной степени происходящих гибридизационных процессов на территории заповедника. Вполне возможно, что наблюдаемые «пятна» генетических загрязнений – это отдаленные последствия залетов роев из близлежащих пасек [Саттаров и др., 2005].

На наш взгляд, такой умеренный приток генов не должен вызывать серьезных нарушений в генофонде субпопуляции. К тому же при бортовом содержании интенсивность естественного отбора значительно выше, что также должно обеспечить стабильность генофонда. Тем не менее, обнаружение семей с аллелем Q показывает некоторые изменения внутривидовой структуры и свиде-

тельствует о необходимости проведения комплексных природоохранных и селекционно-племенных мероприятий.

Таким образом, проведенные нами исследования показывают, что высокая чувствительность метода полимеразной цепной реакции, основанного на полиморфизме межгенного участка COI-COI мтДНК медоносной пчелы, дает возможность оценить уровень гетерогенности каждой семьи даже при сравнительно небольшой выборке особей. По предварительным исследованиям удалось выявить наиболее достоверную картину таксономического разнообразия пчел заповедника «Шульган-Таш». Высокая частота встречаемости пчелосемей с аллелем PQQ (0.99) в заповеднике «Шульган-Таш» подчеркивает наличие динамической субпопуляционной структуры медоносной пчелы на территории Республики, что является основным механизмом сохранения и поддержания внутривидового генетического полиморфизма.

Согласно «островной модели» популяционной системы С. Райта [Wright, 1940], популяция состоит из «ядра» и периферических субпопуляций, которые постоянно обмениваются друг с другом генетическим материалом, подвержены случайному дрейфу генов, равно как и давлению различных форм. Иными словами, изолированная популяция, если она не исчезает в ходе истории, разветвляется «в

Таблица 5.10

Встречаемость аллелей PQQ и Q полиморфного локуса COI-COI мтДНК *Apis mellifera* в популяции пчел заповедника «Шульган-Таш» Бурзянского района Республики Башкортостан

| Пасека | Число семей | Встречаемость аллелей локуса COI-COI мтДНК | | | |
|----------------|-------------|--|---|---------------------------|---|
| | | Число семей с аллелем Q | Частота встречаемости семей с аллелем Q | Число семей с аллелем PQQ | Частота встречаемости семей с аллелем PQQ |
| Капова пещера | 57 | 2 | 0.04 | 55 | 0.96 |
| Коран-Елга | 35 | 0 | 0.00 | 35 | 1.00 |
| Галиакберово | 6 | 0 | 0.00 | 6 | 1.00 |
| Борти и колоды | 29 | 1 | 0.03 | 28 | 0.97 |
| Итого | 127 | 3 | 0.01* | 124 | 0.99* |

*Средние частоты.

самое себя», поддерживая динамическое равновесие с окружающей средой [Алтухов, 2003]. Согласно этому, мы можем предположить наличие «периферических» субпопуляций вокруг заповедника «Шульган-Таш». Игнорирование этой структуры видов в процессе их хозяйственного использования является одной из главных причин необратимых изменений генетического разнообразия биоты [Алтухов, 2003]. При этом одним из принципов природоохранной биологии остается создание новых систем популяций в тех регионах, где существуют необходимые естественно-исторические, природные и экономические условия.

Таким образом, на сегодняшний день решение проблемы сохранения локальной башкирской популяций *Apis mellifera* возможно только при создании эффективной научно-обоснованной сети трехступенчатой системы разведения пчел [Руттнер, 2006; Херольд, Вайс, 2007], состоящей из: племенных заводов, племенных репродукторов и товарных, а также личных пасек [Саттаров и др., 2010; Саттаров, 2012]. Племенные заводы следует располагать в «ядре» башкирской популяции темной лесной пчелы (горно-лесная зона), а племенные репродукторы – на периферии и некоторых центральных районах республики (периферические субпопуляции).

5.9. Морфотипы медоносной пчелы на территории Республики Башкортостан

Эусоциальный представитель надкласса насекомые, медоносная пчела *Apis mellifera* L. сформировались как таксономическая группа около 50 000 000 лет [Черевко, Аветисян, 2007]. В итоге, благодаря прогрессивным морфобиологическим изменениям, сформировались разнообразные подвиды и популяции пчел.

Однако, на сегодняшний день, бурное развитие антропосферы [Реймерс, 1991] вызвало неконтролируемые процессы разрушения эволюционно сложившихся генетических основ популяций многих живых организмов, в т.ч. *Apis mellifera* [Саттаров, 2007; Саттаров, 2009].

Анализ и оценка многолетних трудов ученых позволяют констатировать факт, что управление любой популяцией животных должно происходить с использованием фундаментальных методов оценки

внутрипопуляционной структуры и ее мониторинга, что в дальнейшем приведет к минимальной трансформации и регрессии внутривидового разнообразия животных [Саттаров, Мигранов, 2007].

Одним из доминантных факторов, влияющих на современные популяции пчел, является отрицательное антропогенное влияние [Саттаров, 2011; Саттаров и др., 2011; Саттаров и др., 2011а; Саттаров и др., 2011б], способствующее количественным и качественным изменениям медоносных пчел. С учетом сложившейся ситуации целью настоящей работы явилось проведение мониторинга [Биглова, 2013; Саттаров, Туктаров и др., 2014] встречаемости морфотипов медоносных пчел или определение морфотипной структуры (феноблика) популяции *Apis mellifera* на территории Республики Башкортостан.

В основу работы положены данные, полученные авторами в процессе лабораторных и пасечных исследований в 2013 г. на базе «Центра мониторинга биоресурсов и пчеловодства» при ФГБОУ ВПО «БГПУ им. М. Акмуллы».

Материалом для изучения послужили точечные сборы проб рабочих пчел из пасек девяти районов: Абзелиловский (300 пчел), Альшеевский (310 пчел), Аскинский (210 пчел), Бурзянский (600 пчел), Дюртюлинский (300 пчел), Иглинский (310 пчел), Илишевский (370 пчел), Миякинский (300 пчел), Нуримановский (300 пчел). Общее количество исследованных пчел составило около 3 000 особей.

Морфотипы (рис. 5.14) регистрировали с помощью фотоаппарата Canon EOS550D. Согласно методологии Ф. Руттнера, темная лесная пчела идентифицируются как классы О или Е [Руттнер, 2006]. Для анализа количественных показателей использовалось программное обеспечение Microsoft Office Excel 2007.

При проведении исследований нами учтен тот факт, что ранее на территории Республики Башкортостан были начаты исследования разнообразия морфотипов медоносных пчел в лесостепной природно-сельскохозяйственной зоне [Биглова, 2013]. Вследствие этого для дальнейшего мониторинга разнообразия классов морфотипов нами произведен точечный сбор проб рабочих пчел в девяти административных районах Республики Башкортостан, охватывающие все природно-сельскохозяйственные зоны: Абзелиловский, Альшеевский, Аскинский, Бурзянский, Дюртюлинский, Иглинский, Илишевский, Миякинский, Нуримановский.

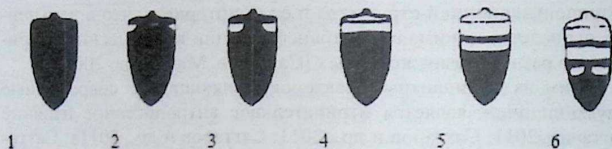


Рис. 5.14. Классы окраски рабочих пчел (морфотипы) по Ф. Руттнеру [2006]. 1. Класс О – полностью темная кутикула, без коричневых или желтых уголков; 2. Класс е – на кутикуле маленькие коричневые или желтые уголки до 1 мм²; 3. Класс Е – большие коричневые или желтые уголки на кутикуле от 1 мм²; 4. Класс 1R – на кутикуле коричневое или желтое одно кольцо; 5. Класс 2R – на кутикуле коричневые или желтые два кольца; 6. Класс 3R – на кутикуле коричневые или желтые основные три кольца

С учетом географической протяженности республики, наличием шести природно-сельскохозяйственных зон на ее территории и для равномерного распределения выборки в пространстве нами были исследованы районы, имеющие различное географическое положение на территории Республики Башкортостан. Полученные результаты исследований морфотипов *Apis mellifera* представлены на рис. 5.15 и в табл. 5.11.



Рис. 5.15. Классы морфотипов *Apis mellifera*, встречающиеся на территории Республики Башкортостан (фото Д.З. Шарифутдинова, Г.Н. Шакировой): 1. Класс (морфотип) е – на кутикуле маленькие коричневые или желтые уголки до 1 мм²; 2. Класс (морфотип) Е – большие коричневые или желтые уголки от 1 мм²; 3. Класс (морфотип) О – полностью темная кутикула, без коричневых или желтых уголков; 4. Класс (морфотип) 1R – на кутикуле коричневое или желтое одно кольцо; 5. Класс (морфотип) 2R – на кутикуле коричневые или желтые два кольца

По проведенным исследованиям можно выделить следующие основные результаты. Исследованная популяция медоносных пчел на территории Республики Башкортостан характеризуется наличием пяти классов морфотипов (табл. 5.11) с различной встречаемостью вариантов (%): е (72 пчелы или 2.4%); Е (257/8.6%); О (1634/54.5%); 1R (693 / 23.1%); и 2R (344 / 11.4%).

В двух районах: Абзелиловском (е (10 / 3.3%); Е (45 / 15%); О (144 / 48%); 1R (101 / 33.7%)) и Аскинском (е (10 / 4.8%); Е (60 / 28.6%); О (85 / 40.5%); 1R (55 / 26.2%)), зарегистрированы четыре класса морфотипа *Apis mellifera*: е, Е, О, 1R.

Таблица 5.11

Классы морфотипов *Apis mellifera*, встречающиеся на территории Республики Башкортостан

| № | Районы | Кол-во пчел, шт. | Классы морфотипов пчел, шт./% | | | | |
|---|---------------|------------------|-------------------------------|---------|-----------|----------|----------|
| | | | е | Е | О | 1R | 2R |
| 1 | Абзелиловский | 300 | 10/3.3 | 45/15 | 144/48 | 101/33.7 | – |
| 2 | Альшеевский | 310 | – | – | 200/64.5 | 110/35.5 | – |
| 3 | Аскинский | 210 | 10/4.8 | 60/28.6 | 85/40.5 | 55/26.2 | – |
| 4 | Бурзянский | 600 | – | – | 595/99.2 | 5/0.8 | – |
| 5 | Дюртюлинский | 300 | – | – | 55/18.4 | 100/33.3 | 145/48.3 |
| 6 | Иглинский | 310 | 2/0.7 | 2/0.7 | 302/97.2 | – | 4/1.4 |
| 7 | Илишевский | 370 | – | – | 85/23.0 | 100/27.0 | 185/50.0 |
| 8 | Миякинский | 300 | – | – | 118/39.3 | 182/60.7 | – |
| 9 | Нуримановский | 300 | 50/16.7 | 150/50 | 50/16.7 | 40/13.3 | 10/3.3 |
| | Всего | 3 000 | 72/2.4 | 257/8.6 | 1634/54.5 | 693/23.1 | 344/11.4 |

Менее разнообразными по морфотипам пчел были три района: Альшеевский (О (200 / 64.5%); 1R (110 / 35.5%)), Бурзянский (О (595 / 99.2%); 1R (5 / 0.8%)), Миякинский (О (118 / 39.3%), 1R (182 / 60.7%)), где выявлены два класса морфотипов: О и 1R.

В двух районах – Дюртюлинском (О (55 / 18.4%); 1R (100 / 33.3%); 2R (145 / 48.3%)) и Илишевском (О (85 / 23%), 1R (100 / 27%); 2R (185 / 50%)) – зарегистрированы три класса морфотипов *Apis mellifera*: О, 1R и 2R.

В Иглинском районе, также как и в Абзелиловском и Аскинском, идентифицированы четыре класса морфотипа *Apis* (е (2 / 0.7%); Е (2 / 0.7%); О (302 / 97.2%); 2R (4 / 1.4%)), но отличие заключалось в

том, что здесь выявлен класс 2R (на кутикуле коричневые или желтые два кольца), а не 1R, т.е.: е, Е, О и 2R.

Обнаружен единственный район (Нуримановский), где зарегистрированы пять классов морфотипов *Apis mellifera*: е (50 / 16.7%); Е (150 / 5066.6%), О (50 / 16.7%) и 1R (50 / 16.7%); 2R (10 / 3.3%); е, Е, О, 1R и 2R.

Из полученных результатов в целом можно сделать вывод, что на пасаках данных районов идут процессы гибридизации башкирской популяции темной лесной пчелы, характеризующиеся наличием морфотипов: Е, 1R и 2R. В численном отношении данная ситуация выглядит следующим образом: е (72 пчелы / 2%), Е (257 пчел / 8.6%), О (1634 пчелы / 54.5%), 1R (693 пчелы / 23.1%) и 2R (344 пчелы / 11.4%).

При этом морфотипная структура (фенооблик) медоносных пчел в Бурзянском и Иглинском районах говорит о некоторой генетической пластичности субпопуляционной структуры темной лесной пчелы на данных территориях [Саттаров и др., 2005; Саттаров, 2007; Саттаров, Мигранов, 2007], т.к. в этих двух районах выявлены доминантные количества пчел с морфотипами, соответствующими темной лесной пчеле (Бурзянский район: О – 595 пчел / 99.2% и Иглинский район: О – 302 пчелы / 97.2% и е – 2 / 0.7%).

Таким образом, результаты этой работы и анализ данных позволяют сделать заключение, что в структуре популяции медоносных пчел Республики Башкортостан на сегодняшний день распространяются особи, имеющие классы морфотипов е; Е; О; 1R; 2R. Наличие в данном ряду не свойственных темной лесной пчеле классов связано, прежде всего, с нарушениями механизмов саморегуляции стабильности как популяции в целом, так и ее структуры.

Анализ точечных выборок *Apis mellifera* на территории Республики Башкортостан выявил тенденцию, направленную в сторону увеличения разнообразия морфотипов, т.к. ранее проведенными исследованиями [Биглова, 2013] были идентифицированы три класса морфотипа с внутривариативными двумя классами: О; Е; 1R; а нами обнаружены пять вариантов морфотипов: е; Е; О; 1R; 2R.

Следует отметить, что разнообразная встречаемость вариантов морфотипов (%) *Apis mellifera* на пасаках административных районов на сегодняшний день объясняется двумя доминирующими факторами: потенциал генофонда субпопуляционной структуры и степень антропогенной нагрузки. В итоге вспомним, что по сведениям

Международного союза охраны природы, в современных экосистемах происходит «биологическое загрязнение», под которым подразумеваются процессы, связанные с переброской популяционных генофондов из одних участков видового ареала в другие [Алтухов, 2003]. Процессы появления «биологического загрязнения» и, в некоторых случаях, их доминирования мы часто наблюдаем в современных популяциях *Apis mellifera*, в частности, исследования морфотипной структуры пчел на территории Республики Башкортостан позволили выявить изменения фенооблика локальной популяции на территории естественного ареала темной лесной пчелы, что в целом характеризуется происходящими процессами гибридизации.

5.10. Генетическая структура северной башкирской популяции темной лесной пчелы

Естественный ареал *Apis mellifera* L. охватывает всю Африку, Европу и Ближний Восток. Отличительная черта вида – значительная внутривидовая дифференциация [Ruttner, 1988]. По современной классификации [Engel, 1999] вид подразделен примерно на 30 подвидов. В Европе встречается одиннадцать подвидов, десять из которых обитают в Южной и Центральной Европе, и только один подвид, *Apis mellifera mellifera* освоил лесостепную и лесную зоны Северной Европы, что делает его очень ценным для пчеловодства северных стран. Эволюция этого подвида проходила в суровых природно-климатических условиях, в результате чего он приобрел свойства, обеспечивающие его преимущество перед другими подвидами пчел в Северной Европе [Шафиков, Баймуратов, 2002; Гранкин с соавт., 2004; Ишемгулов, 2006; Кривцов, 2008].

Зональные перемещения пчел, скрещивание разных подвидов в программах улучшения и размножения привели к потере некоторых полезных свойств генофонда. За последние 60–70 лет во многих регионах России и странах Западной Европы произошла и происходит массовая гибридизация пчел, что привело к необратимым процессам, препятствующим восстановлению исходного местного генофонда. В результате сильно пострадала темная лесная пчела, которая практически исчезла в некоторых местах ее традиционного разведения [Черевко, 2008; Кривцов, 2000, 2008].

В России еще сохранились резервы генофонда *A.m.mellifera*, которые можно использовать для восстановления популяции на границах ее естественного ареала [Билаш, 1991; Лебедев, Билаш, 1991; Кривцов, 2011]. Одной из наиболее известных популяций темной лесной пчелы является башкирская, фактические данные о состоянии генофонда которой публиковались в последнее десятилетие лишь несколькими авторами. В 2000 г. на основе анализа полиморфизма межгенного локуса COI-COII мтДНК и морфометрических данных на территории Республики Башкортостан было показано существование лишь одной сохранившейся аборигенной бурзянской популяции *A.m.mellifera* [Саттаров, Николенко, 2000; Николенко, Поскряков, 2002]. В дальнейшем поиск сохранившихся резерватов генофонда этого подвида был продолжен, и на севере Республики была обнаружена еще одна локальная популяция *A.m.mellifera* в Татышлинском районе Республики Башкортостан [Ильясов с соавт., 2006]. Мы предположили, что ареал северной популяции *A.m.mellifera* Республики может быть шире [Шареева с соавт., 2009].

Для сохранения генофонда ценного подвида *A.m.mellifera* как в России, так и в Республике Башкортостан, необходимо иметь несколько генетических резерватов, располагать информацией об их популяционно-генетической структуре и границах ареалов составляющих его локальных популяций [Николенко, Поскряков, 2002].

Целью исследований было изучение структуры популяции медоносной пчелы северного ареала Республики Башкортостан в сравнительном популяционно-генетическом аспекте.

Исследования проведены в 2006–2009 гг. на кафедре биологии человека и животных при Бирской государственной социально-педагогической академии и в лаборатории биохимии адаптивности насекомых Уфимского научного центра РАН. Для чего были отобраны пчелы с 42 пасек трех северных районов (Бирский, Караидельский, Мишкинский). Всего были проанализированы пчелы из 211 семей исследуемых районов и из 84 сравниваемых семей из ранее собранной коллекции [Ильясов и др., 2006] Бурзянского, Татышлинского и Иглинского районов Республики Башкортостан.

Исследуемые популяции пчел изучали по результатам анализа морфометрии, полиморфизма межгенного локуса COI-COII мтДНК и микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК.

Измерение морфометрических показателей пчел проводили по методике В.В. Алпатов [1948], дополненной Г.Д. Билаш и Н.И. Кривцовым [1991].

ДНК выделяли из грудных мышц пчел, фиксированных в 96%-ном этаноле. Выделение проводили модифицированным методом экстракции смесью гуанидинтиоцианат-фенол-хлороформ [Chomzynski, Sacchi, 1986].

Аmplификацию ДНК проводили методом ПЦР в термоциклере «Циклотерм» при оптимальном для каждого локуса температурном режиме. Продукты ПЦР разделяли в полиакриламидном и агарозном гелях с использованием ТВЕ-буферного раствора и после окрашивания бромистым этидием фотографировали в трансиллюминаторе Vilber Lourmat, Франция. Определение нуклеотидной последовательности проводили на автоматическом секвенаторе ABI Prism 310 Genetic Analyser (PE Applied Biosystems, USA).

Полученные морфометрические данные обрабатывались методом вариационной статистики по Н.А. Плохинскому [1969], с проверкой достоверности результатов с помощью критерия Стьюдента. Для графического анализа экстерьерных показателей использовали статистическую программу STATGRAFICS Plus for Winfows 5.0, ver. 5.1, Copyright 2000, Manugistics (Cluster analysis).

Математическую обработку результатов молекулярно-генетических исследований проводили с использованием различных компьютерных программ: частоты наблюдаемых и ожидаемых аллелей и генотипов рассчитывались программой GENEPOP ver. 3.3 (2001) [Raymond, Rousset, 1995]; генетические расстояния M.Nei [1978] – POPULATION ver. 1.2.28 CNRS UPR9034; вероятности генной (P) и генотипической (G) дифференциаций исследуемых и сравниваемых популяций пчел – GENEPOP ver. 3.3 (2001), при попарном сравнении также использовали критерий χ^2 [Raymond and Rousset, 1995]; показатели F-статистики и гетерозиготности – GENEPOP ver. 3.3 (2001) [Raymond, Rousset, 1995], FSTAT ver. 1.2 JBrYme Goudet, POPULATION ver. 1.2.28 CNRS UPR9034; анализ нуклеотидных последовательностей и дендрограммы филогенетических отношений

на основе рассчитанных генетических дистанций осуществлялась в программах STATISTICA ver. 6.0 (StatSoft, Inc., 2003), STATGRAFICS Plus for Winfows 3.0, MEGA ver. 3.1 (1993–2005) [Kumar, Tamura, Nei, 2004]; – DNASTAR ver. 5.05 (1989–2002), PrimerPremier ver. 5, CHROMAS 1.45 [McCarthy, 1996], BioEdit version 5.0.0. [Hall, 1999].

Нами были изучены морфометрический полиморфизм и морфологическая характеристика популяции темной лесной пчелы северного ареала Республики Башкортостан.

На основе данных морфометрических исследований методом кластеризации ближайшего соседа нами была построена дендрограмма, отражающая родственные взаимоотношения популяций отдельных пасек на территории Бирского, Мишкинского и Караидельского районов. Анализ дендрограммы родства башкирской популяции темной лесной пчелы по пасекам республики, основанной на морфометрическом полиморфизме, показал, что основной массив пасек разбивается на 3 неравномерные группы (рис. 5.16). Первая группа объединила гибридные пасеки Иглинского района.

Вторая группа объединила 9 пасек: 3 пасеки Бирского, 2 пасеки Мишкинского и 4 пасеки Караидельского районов.

Третья группа объединила остальные 38 пасек. Внутри третьей группы наблюдаются две большие подгруппы, где одна объединяет пасеки Бирского, Мишкинского и Караидельского районов вместе с пасеками Бурзянского и Татышлинского районов, тогда как другая – только пасеки Бирского, Мишкинского и Караидельского районов (рис. 5.16).

По морфометрическим характеристикам пасеки третьей группы можно отнести к темной лесной пчеле подвида *Apis mellifera mellifera*: длина хоботка – 6.07–6.26; кубитальный индекс – 63.7–65.7; тарзальный индекс – 54.9–55.9; ширина третьего тергита – 4.96–5.14. Все морфометрические показатели данной группы соответствуют стандарту пределов нормы реакции темных лесных пчел. Согласно классификации Ф. Рутнера [1978], пасеки этой группы могут быть обозначены как морфотип М.

Наименьшая первая группа по морфометрическим характеристикам была отнесена к группе с высокой степенью гибридизации

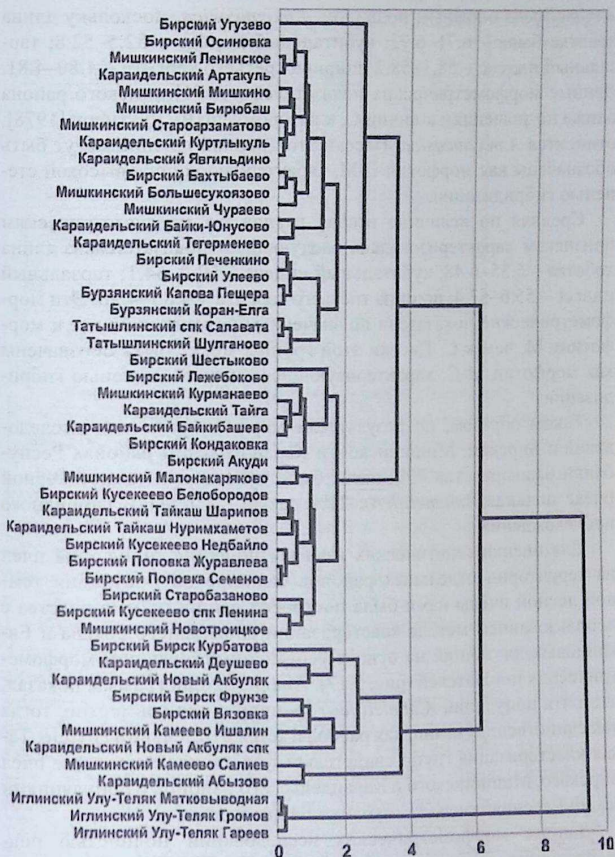


Рис. 5.16. Дендрограмма родственных взаимоотношений популяций пасек темной лесной пчелы северных районов Республики Башкортостан на основе морфометрического полиморфизма.

На дендрограмме группы обозначены римскими цифрами I, II и III

A.m.mellifera с южным подвидом *A.m.caucasica*, поскольку длина хоботка была – 6.71–6.72; кубитальный индекс – 52.5–52.8; тарзальный индекс – 58.1–58.2; ширина третьего тергита – 4.80–4.81. Данные морфометрических показателей пчел Иглинского района ближе по значениям к линии С, к которому, по Ф. Руттнеру [1978], относится *A.m.caucasica*. Пасеки этой первой группы могут быть обозначены как морфотип С-М, характеризующиеся высокой степенью гибридизации.

Средняя по величине вторая группа по морфометрическим признакам характеризовалась следующими показателями: длина хоботка – 6.35–6.48; кубитальный индекс – 59.9–64.1; тарзальный индекс – 55.6–57.4; ширина третьего тергита – 4.85–4.96. Эти морфометрические показатели по значениям находятся ближе к морфотипу М, чем к С. Пасеки этой группы могут быть обозначены как морфотип М-С, характеризующиеся низкой степенью гибридизации.

Таким образом, по результатам морфометрических исследований в Бирском, Мишкинском и Караидельском районах Республики Башкортостан 79% пасек были отнесены к темной лесной пчеле подвида *A.m.mellifera*, 21% пасек – к пчелам гибридного происхождения.

Для оценки генетических взаимоотношений популяций пчел на территории отдельных районов башкирской популяции темной лесной пчелы нами была построена дендрограмма родства с использованием метода кластеризации ближайшего соседа и Евклидовых дистанций на основе усредненных значений морфометрических показателей (рис. 5.17). Анализ дендрограммы показал, что пять популяций *A.m.mellifera* группируются совместно, тогда как единственная иглинская располагается в отдельной группе. Такая кластеризация групп свидетельствует о близком родстве пчел Бирского, Мишкинского и Караидельского районов с популяциями темной лесной пчелы Республики Башкортостан.

Данные морфометрических исследований полностью подтверждаются данными, полученными на основе полиморфизма межгенного локуса COI-COI мтДНК и результатами анализа вариабельности микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК.

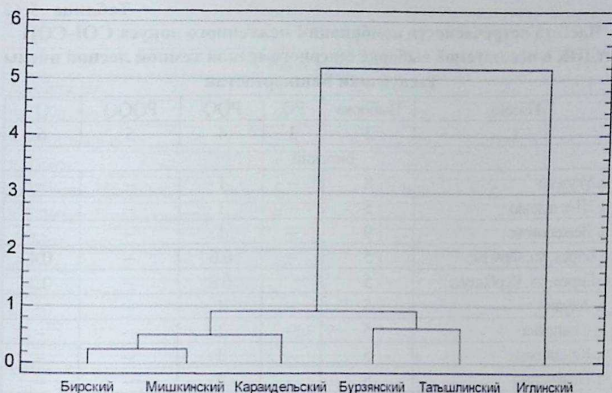


Рис. 5.17. Дендрограмма родственных взаимоотношений популяций пчел северных районов Республики Башкортостан на основе морфометрического полиморфизма

Результаты анализа полиморфизма межгенного локуса COI-COII мтДНК показали, что частота встречаемости комбинации PQQ (табл. 5.12) у пчел исследуемых районов варьировала от 0.00 (2 пасеки Бирского района – д. Вязовка и Старобазаново; 4 пасеки Караидельского района – д. Тайкаш, Байки-Юнусова и Новый Акбуляк) до 1.00 в абсолютном большинстве изучаемых пасек.

Другие комбинации (PQ, PQQQ), характеризующие также пчел *A.m.mellifera*, имели низкую частоту встречаемости. Так, комбинация PQ была обнаружена только у пчел трех пасек Караидельского района (д. Деушево и Новый Акбуляк) и составила 0.20 и 1.00 соответственно. Комбинация PQQQ обнаружена во всех районах: на 4-х пасеках Бирского района (д. Вязовка, Улеево, Старобазаново и Кусекеево) с частотой встречаемости 0.20–1.00; на 6-ти пасеках Караидельского района (д. Куртлыкуль, Тайга, Тайкаш, Байки-Юнусова и Тегерменево) с частотой встречаемости аналогичного предела и на одной пасеке д. Малонакаряково Мишкинского района с частотой встречаемости 0.60.

Частота встречаемости комбинации Q, характеризующая представителей ветви С (*A.m.caucasica*, *A.m.carnica*, *A.m.ligustica*), а именно уровень гибридизации с ними аборигенных пчел, варьировала в небольших пределах 0.00–0.40. Данная комбинация межгенного локуса COI-COII

**Частота встречаемости комбинаций межгенного локуса COI-COI
мтДНК в исследуемой выборке северного ареала темной лесной пчелы
Республики Башкортостан**

| Пасека | Выборка | PQ | PQQ | PQQQ | Q |
|---------------------------|---------|----|------|------|------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Бирский | | | | | |
| д. Угузево | 8 | — | 1 | — | — |
| д. Шестыково | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Лежебоково | 9 | — | 1 | — | — |
| г. Бирск, ул. Фрунзе | 5 | — | 0.6 | — | 0.4 |
| г. Бирск, ул. Курбагова | 5 | — | 0.8 | — | 0.2 |
| д. Акуди | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Осиновка | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Кондаковка | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Печенкино | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Вязовка | 5 | — | — | 0.6 | 0.4 |
| д. Улеево | 5 | — | 0.8 | 0.2 | — |
| д. Бахтыбасво | 3 | — | 1 | — | — |
| д. Старобазаново | 5 | — | — | 1 | — |
| д. Кусекеево, СПК | 9 | — | 0.8 | 0.2 | — |
| д. Кусекеево, Белобородов | 3 | — | 0.7 | 0.3 | — |
| д. Кусекеево, Недбайло | 3 | — | 1 | — | — |
| д. Поповка, Журавлева | 3 | — | 1 | — | — |
| д. Поповка, Семенов | 5 | — | 1 | — | — |
| Всего | 93 | — | 0.81 | 0.13 | 0.06 |
| Мишкинский | | | | | |
| с. Мишкино | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Курманасво | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Чураево | 3 | — | 1 | — | — |
| д. Большесухоязово | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Ленинское | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Камеево, Салиев | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Камеево, Ишалин | 5 | — | 0.8 | — | 0.2 |
| д. Новотронцкое | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Бирюбаш | 5 | — | 1 | — | — |
| д. Малонакаряково | 5 | — | 0.4 | 0.6 | — |
| д. Староарзаматово | 5 | — | 1 | — | — |
| Всего | 53 | — | 0.93 | 0.05 | 0.02 |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|-------------------------|----|------|------|------|------|
| Караидельский | | | | | |
| д. Абызово | 5 | – | 0.8 | – | 0.2 |
| д. Деушево | 5 | 0.2 | 0.8 | – | – |
| д. Куртлыккуль | 5 | – | 0.6 | 0.4 | – |
| д. Тайга | 5 | – | 0.8 | 0.2 | – |
| д. Тайкаш, Шарипов | 5 | – | 0.2 | 0.8 | – |
| д. Тайкаш, Нурымхаметов | 5 | – | – | 1 | – |
| д. Явгильдино | 5 | – | 1 | – | – |
| д. Артакуль | 5 | – | 1 | – | – |
| д. Байкибашево | 5 | – | 1 | – | – |
| д. Байки-Юнусово | 5 | – | – | 1 | – |
| д. Тегерменево | 5 | – | 0.8 | 0.2 | – |
| д. Нов. Акбуляк | 5 | 1 | – | – | – |
| д. Нов. Акбуляк, СПК | 5 | 1 | – | – | – |
| Всего | 65 | 0.17 | 0.53 | 0.28 | 0.02 |

мтДНК была обнаружена лишь на пяти исследуемых нами пасаках: пасеки г. Бирска по ул. Фрунзе (0.40) и ул. Курбатова (0.20), д. Вязовка (0.40) Бирского района; пасека Салиева д. Камеево (0.20) Мишкинского района и пасека д. Абызово (0.20) Караидельского района.

В сравниваемых выборках пчел ранее были обнаружены комбинации Q и RQQ: по Бурзянскому и Татышлинскому районам были взяты семьи с частотой встречаемости RQQ равной 1.00; иглинская выборка, в целом, была гибридной, частота RQQ которой варьировала в пределах 0.17–0.44 (в среднем 0.31).

Сопоставляя значения частот встречаемости комбинаций межгенного локуса COI-COII мтДНК, исследуемые и сравниваемые выборки пчел можно классифицировать следующим образом: пасеки со значениями частот PQ, RQQ, RQQQ – 0.95–1.00 относить к чистопородным с высоким уровнем содержания семей *A.m.mellifera* (или митотип М, по аналогии с классификацией Ruttner et al., 1978, основанной на общем фенотипе пчел); со значениями 0.51–0.94 – к гибридным пасакам с низким уровнем гибридизации (митотип М-С); со значениями 0.00–0.50 – к гибридным пасакам с высоким уровнем гибридизации (митотип С-М).

С учетом приведенной выше классификации, пять пасек изучаемых районов (г. Бирска ул. Фрунзе и ул. Курбатова, д. Вязовка Бирского района, пасека Салиева д. Камеево Мишкинского района и пасека д. Абызово Караидельского района) мы отнесли к митотипу М-С; иглинскую выборку – к митотипу С-М; остальные 42 пасеки – к митотипу М.

Таким образом, полученные нами высокие показатели частот встречаемости комбинаций PQ, PQQ, PQQQ межгенного локуса COI-COI мтДНК (0.94–0.98) позволяют утверждать о сохранении в исследуемых районах темной лесной пчелы.

По результатам анализа вариабельности микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК нами были рассчитаны генетические расстояния Nei [1978] между всеми выборками пчел по изучаемым районам Республики Башкортостан (табл. 5.13), которые изменялись в пределах от 0.0070 до 0.2362. Между популяциями *A.m.mellifera* генетические расстояния варьировали от 0.0070 до 0.1071 и были меньше, чем между гибридной иглинской и любой другой из популяций *A.m.mellifera* (0.0829–0.2362).

Для графического отображения уровня дифференциации популяций, на основе полученных генетических расстояний, была построена дендрограмма (рис. 5.18) с использованием метода ближайшего соседа. Анализ графика показал, что пять популяций *A.m.mellifera* (бирская, мишкинская, татышлинская, караидельская, бурзянская) группируются совместно, тогда как иглинская популяция располагается отдельной ветвью.

Это говорит о генетическом родстве между исследуемыми (бирская, мишкинская, караидельская) и сравниваемыми (бурзянская, татышлинская) выборками пчел *A.m.mellifera* и подтверждает данные, полученные на основе морфометрического полиморфизма и мтДНК.

Для оценки внутрипопуляционного и общего генетического разнообразия нами были рассчитаны F-коэффициенты и гетерозиготность. Анализ средних значений последних по микросателлитным локусам ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК (табл. 5.14) показал, что популяция северного ареала башкирской пчелы характеризуется низким уровнем генетической дифференциации ($F_{ST}=0.015$) между субпопуляциями, что свидетельствует о возможном единстве их происхождения.

Низкие значения коэффициентов инбридинга ($F_{IS}=0.122$ и $F_{IT}=0.135$) и близкие значения наблюдаемой (0.435) и ожидаемых

Генетические расстояния Nei [1978] между популяциями пчел Республики Башкортостан по результатам анализа варибельности микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК

| Популяция | Бирская | Мишкин- ская | Кара- идельская | Бурзян- ская | Татышлин- ская | Иглин- ская |
|---------------|---------|-----------------|--------------------|-----------------|-------------------|----------------|
| Бирская | 0 | 0.0122 | 0.0197 | 0.0738 | 0.0213 | 0.1374 |
| Мишкинская | | 0 | 0.0374 | 0.0379 | 0.007 | 0.1883 |
| Караидельская | | | 0 | 0.1071 | 0.0369 | 0.0829 |
| Бурзянская | | | | 0 | 0.0345 | 0.2362 |
| Татышлинская | | | | | 0 | 0.1508 |
| Иглинская | | | | | | 0 |

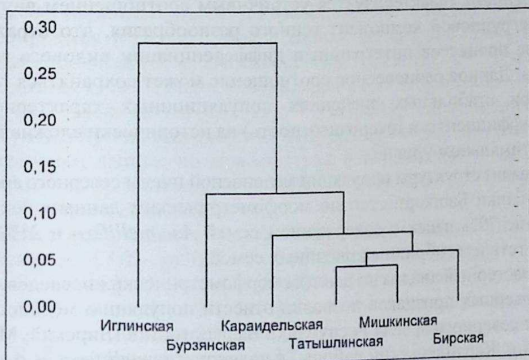


Рис. 5.18. Дендрограмма генетического родства пчел исследуемых районов Республики Башкортостан, построенная методом кластеризации ближайшего соседа на основе генетических расстояний Nei [1978] по результатам анализа варибельности микросателлитных локусов ядерной ДНК

(0.485 и 0.493) показателей гетерозиготности отражают баланс между инбридингом и аутбридингом как в отдельных субпопуляциях, так и во всей популяции в целом, а также свидетельствуют о том, что распределение генотипов по всем локусам приближается к равносному по Харди-Вайнбергу.

F-коэффициенты и гетерозиготность популяции северного ареала башкирской популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera*

| F_{ST} | F_{IS} | F_{IT} | H_O | H_S | H_T |
|----------|----------|----------|-------|-------|-------|
| 0.015 | 0.122 | 0.135 | 0.435 | 0.485 | 0.493 |

F_{ST} – средний уровень генетической дифференциации между субпопуляциями; F_{IS} – средний уровень инбридинга и отклонение от пропорций Харди-Вайнберга внутри субпопуляций; F_{IT} – средний уровень инбридинга и отклонение от пропорций Харди-Вайнберга во всей популяции; H_T – средняя ожидаемая гетерозиготность во всей популяции между локусами; H_O – средняя наблюдаемая гетерозиготность внутри субпопуляций между локусами; H_S – средняя ожидаемая гетерозиготность внутри субпопуляций между локусами.

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

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

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

Высокие уровни показателей частот встречаемости комбинаций, характеризующих пчел *A.m.mellifera* (PQ, PQQ, PQQQ), межгенного локуса COI-COII мтДНК, в целом, по исследуемым районам (0.94–0.98) позволяют говорить об их происхождении от темной лесной пчелы по материнской линии.

Анализ полиморфизма микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК выявил генетическое родство между исследуемой популяцией северного ареала башкирской пчелы и сравнимыми бурзянской и татышлинской. Анализ F-статистики и гетерозиготности в популяции северного ареала башкирской пчелы позволили

выявить отсутствие статистически значимой генетической дифференциации ($F_{ST} = 0.015$) и инбридинга ($F_{IS} = 0.122$ и $F_{IT} = 0.135$), а близкие значения наблюдаемых (0.435) и ожидаемых (0.485 и 0.493) значений гетерозиготности отражают равновесное состояние популяции по Харди-Вайнбергу.

5.11. Генетическая дифференциация уральской популяции темной лесной пчелы

Естественный ареал медоносной пчелы *Apis mellifera* Linnaeus [1758] включает Европу, Африку и Западную Азию [Ильясов, Поскряков, 2006; Miguel et al., 2011]. Вид подразделяется примерно на 30 подвидов [Garnery et al., 1992; Estoup et al., 1995, Franck et al., 2000b; Meixner et al., 2011; Papachristoforou et al., 2013], которые группируются в четыре эволюционные ветви: африканская (A), ближневосточная (O) и две европейские (C) и (M) [Ruttner, 1988; Sheppard et al., 1997; Engel, 1999; Sheppard and Meixner, 2003; Miguel et al., 2011; Meixner et al., 2013; Pinto et al., 2014]. Митохондриальная ДНК (мтДНК) и исследования по микросателлитным локусам также подтвердили данные по морфометрии о подразделении подвидов пчел на четыре эволюционные ветви [Estoup et al., 1995; Franck et al., 2001; Jensen et al., 2005].

Новая эволюционная ветвь Y была открыта на основе Drai RFLP локуса COI-COII мтДНК в Республике Йемен, где обитает *A.m.yemenitica* [Franck et al., 2001] и Z – в Сирии, где обитает *A.m.syriaca* [Alburaki et al., 2013]. Поэтому, согласно современным молекулярным данным, 29 подвидов пчел *A. mellifera* подразделяются на 6 эволюционных ветвей A, M, C, O, Y, Z [Alburaki et al., 2013].

Из 30 подвидов пчел только один *Apis mellifera mellifera* Linnaeus 1758, называемый в мире темной европейской, а в России – темной лесной пчелой, имеет огромный ареал распространения, протяженный вдоль всей Северной Европы, покрытой лесной и лесостепной растительностью. Этот подвид медоносной пчелы *A.m.mellifera* уникально адаптирован к экстремально холодным и длительным зимам и болезням длительных зимовок, таким как нозематоз, а также к сбору годового запаса меда в короткий период бурного цветения липы в условиях резко-континентального климата Европы [Meixner et al., 2014; Николенко, Поскряков, 2002].

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

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

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

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

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

Наш метод дифференциации подвида *A.m.mellifera* от подвидов *A.m.caucasica* и *A.m.carnica* эволюционной ветви С позволяет выполнить исследование по изучению сохранившегося генофонда темной лесной пчелы на территории Республики Башкортостан и Пермского края. Метод основан на четких различиях вариантов локуса COI-COII мтДНК у представителей эволюционных ветвей М

и С, где варианты PQ, PQQ и PQQQ встречаются только у подвида *A.m.mellifera* (эволюционная ветвь М), а Q – только у интродуцированных из южных регионов подвидов (эволюционная ветвь С) [Garnevy et al., 1992]. Этот метод был модифицирован сотрудниками Института биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН и позволяет амплифицировать фрагменты ДНК пчел на 200 п.н. короче, чем европейские исследователи, что ускоряет и упрощает анализ пчел [Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002].

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

Для исследования были отобраны образцы рабочих пчел из 11 пасек трех районов Республики Башкортостан и 11 пасек семи районов Пермского края. Образцы пчел были законсервированы в 96%-ном этаноле. Всего были проанализированы пчелы из 550 семей на Урале (Южный и Средний Урал) (рис. 5.19).

Тотальная ДНК была выделена из грудных мышц набором для выделения геномной ДНК из тканей животных «ДНК-Экстра-2» (Синтол). ПЦР локуса COI-COII мтДНК был выполнен по ранее опубликованному методу [Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002]. Статистическую обработку проводили с использованием программ FSTAT 2.9.3.2 и Генератор 4.2.2.

Межгенный локус COI-COII мтДНК, расположенный между 3'-концом гена COI и 5' концом гена COII, был амплифицирован с использованием локус-специфичных олигонуклеотидных праймеров F-Nik: CACATTTAGAAATTCATTA and R-Nik: АТАААТАТАААТ-CATGTGGA, используя модифицированные условия, описанные

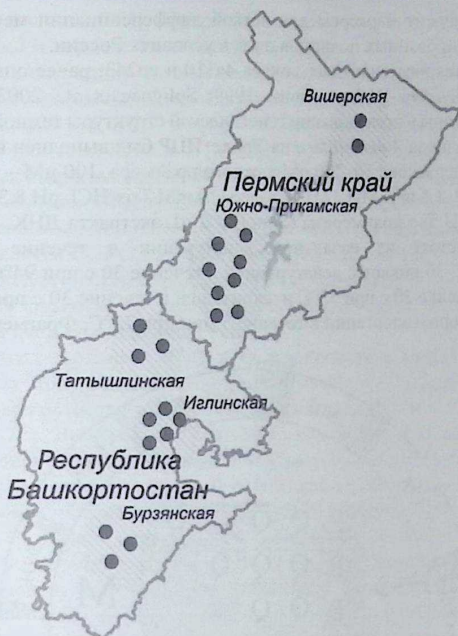


Рис. 5.19. Географическое расположение на территории Республики Башкортостан (Южный Урал) и Пермского края (Средний Урал) сохранившихся островков популяций темной лесной пчелы *A.m.mellifera*

Никоноровым и др. [1998], позволяющие получать более короткие амплифицированные фрагменты ДНК – на 200 п.н. короче разработанных ранее европейскими исследователями [Никоноров и др., 1998].

У медоносной пчелы подвида *A.m.mellifera* эволюционной ветви М амплифицируются фрагменты PQ размером 400 п.н., PQQ размером 600 п.н. и PQQQ размером 800 п.н., а у южных подвидов эволюционной ветви С – только фрагмент Q размером 300 п.н. (рис. 5.20) [Никоноров и др., 1998; Николенко А.Г., Поскряков, 2002]. Такой уникальный полиморфизм длин межгенного локуса COI-COII

анализ продуктов ПЦР был выполнен на автоматическом секвенаторе Applied Biosystem Sequencer. В изученных нами островках сохранившейся популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* на Урале были зафиксированы 3 аллеля микросателлитного локуса ar243 (254 п.н., 257 п.н. и 260 п.н.) и 3 аллеля микросателлитного локуса 4a110 (160 п.н., 163 п.н. и 168 п.н.).

Поиск сохранившихся островков популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* в Республике Башкортостан и Пермском крае был выполнен на основе полиморфизма длин амплифицированных фрагментов локуса COI-COII мтДНК, где более длинный фрагмент PQQ характеризует местных уральских пчел *A.m.mellifera*, тогда как более короткий фрагмент Q характеризует интродуцированные южные подвиды пчел эволюционной ветви С.

Частоты вариантов PQQ и Q варьировали в сохранившихся островках популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* Республики Башкортостан и Пермского края в пределах от 0.57 до 1.00 (табл. 5.15). Вишерская, Татышлинская и Бурзянская популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* характеризовались очень высокой частотой варианта PQQ – 0.99, а Южно-Прикамская популяция пчел – более низкой частотой 0.90. Высокая частота варианта PQQ (≥ 0.90) позволяет сделать заключение об их принадлежности к подвиду *A.m.mellifera* по материнской линии. Иглинская популяция медоносной пчелы характеризовалась более низкой частотой варианта PQQ – 0.57, что позволяет предположить о ее гибридизации с интродуцированными южными подвидами пчел эволюционной ветви С.

Частоты аллелей двух микросателлитных локусов ar243 и 4a110 распределялись в сохранившихся островках популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* неравномерно (табл. 5.15). В популяции темной лесной пчелы на Урале наиболее часто встречались аллели размером 254 и 257 п.н. локуса ar243, и аллели размером 160 и 168 п.н. локуса 4a110.

Генетические расстояния D [Nei, 1978] между островками сохранившейся популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* на Урале были рассчитаны с использованием программы FSTAT на основе частот аллелей микросателлитных локусов ar243 и 4a110 и изменялись от 0.01 до 0.12 (табл. 5.16). Генетические расстояния между остров-

ками *A.m.mellifera* на Урале – Вишерской, Южно-Прикамской, Татышлинской и Бурзянской варьировали от 0.01 до 0.03, тогда как расстояния с гибридной Иглинской популяцией варьировали от 0.05 до 0.12. Большие генетические расстояния между островками популяции пчел *A.m.mellifera* на Урале являются показателями их генетической отдаленности друг о друга, что может быть следствием гибридизации с неродственными подвидами.

На основе полученных частот микросателлитных локусов ar243 и 4a110 в популяции пчел *A.m.mellifera* на Урале были рассчитаны генетические характеристики и коэффициенты F-статистики [Wright, 1978] (табл. 5.17). В популяционной генетике медоносной пчелы F-статистика позволяет рассчитать статистически значимый наблюдаемый и ожидаемый по Харди-Вайнбергу уровни гетерозиготности в популяции.

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

Таблица 5.15

Частоты вариантов PQQ (ветвь M) и Q (ветвь C) локуса COI-COII мтДНК (26) и аллелей микросателлитных локусов ar243 и 4a110 [Haberl, Tautz, 1999; Solignac et al., 2003] в популяциях темной лесной пчелы *A.m.mellifera* на Урале

| Популяция | Бурзянская | Татышлинская | Вишерская | Южно-Прикамская | Иглинская |
|-------------------|------------|--------------|-----------|-----------------|-----------|
| Выборка | N = 66 | N = 111 | N = 33 | N = 111 | N = 229 |
| варианты COI-COII | | | | | |
| PQQ | 0.99 | 0.99 | 1.00 | 0.90 | 0.57 |
| Q | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.10 | 0.43 |
| аллели ar243 | | | | | |
| 254 п.н. | 0.45 | 0.37 | 0.36 | 0.38 | 0.77 |
| 257 п.н. | 0.32 | 0.54 | 0.43 | 0.45 | 0.16 |
| 260 п.н. | 0.23 | 0.09 | 0.21 | 0.17 | 0.07 |
| аллели 4a110 | | | | | |
| 160 п.н. | 0.58 | 0.48 | 0.57 | 0.48 | 0.71 |
| 163 п.н. | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| 168 п.н. | 0.42 | 0.52 | 0.43 | 0.51 | 0.28 |

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

Таблица 5.16

Генетические расстояния D [Nei, 1978] между популяциями медоносной пчелы *A.m.mellifera* на Урале, полученные на основе частот аллелей микросателлитных локусов ar243 и 4a110*

| Популяция | Бурзянская | Татышлинская | Вишерская | Южно-Прикамская | Иглинская |
|-----------------|------------|--------------|-----------|-----------------|-----------|
| Бурзянская | 0.00 | 0.03 | 0.01 | 0.02 | 0.05 |
| Татышлинская | | 0.00 | 0.02 | 0.01 | 0.12 |
| Вишерская | | | 0.00 | 0.01 | 0.09 |
| Южно-Прикамская | | | | 0.00 | 0.10 |
| Иглинская | | | | | 0.00 |

* $P < 0.05$.

Таблица 5.17

Коэффициенты F-статистики и гетерозиготность в популяции [Wright, 1978] темной лесной пчелы *A.m.mellifera* на Урале, полученные на основе частот аллелей микросателлитных локусов ar243 и 4a110

| F_{ST}^* | F_{IS} | F_{IT} | H_0 | H_s | H_T |
|------------|----------|----------|-------|-------|-------|
| 0.01 | 0.24 | 0.25 | 0.35 | 0.47 | 0.48 |

* F_{ST} – коэффициент подразделенности популяции; F_{IS} – коэффициент инбридинга особей в субпопуляциях; F_{IT} – коэффициент инбридинга особей во всей популяции; H_0 – наблюдаемая гетерозиготность во всей популяции; H_s – ожидаемая гетерозиготность в субпопуляциях; H_T – ожидаемая гетерозиготность во всей популяции.

интродукции и миграции и, вероятно, связан с особенностями биологии и развития пчел – гаплодиплоидная смена поколений большого количества семей, расположенных в резко ограниченном пространстве.

Дендрограмма, визуализирующая генетические взаимоотношения всех островков популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera* на Урале, была построена в программе STATISTICA 8.0 на основе генетических расстояний *D* [Nei, 1978] методом группировки ближайших соседей [Saitou, 1987] (рис. 5.21).

На дендрограмме Иглинская популяция располагается отдельно от всех остальных, которые, в свою очередь, группируются вместе. Такое расположение свидетельствует о значительной генетической отдаленности Иглинской популяции от других островков популяции темной лесной пчелы, что, вероятно, является результатом гибридизации местных пчел с интродуцированными южными подвидами эволюционной ветви *C*. Совместная группировка остальных четырех островков популяции темной лесной пчелы говорит об их генетическом родстве по ядерным локусам. Таким образом, на дендрограмме

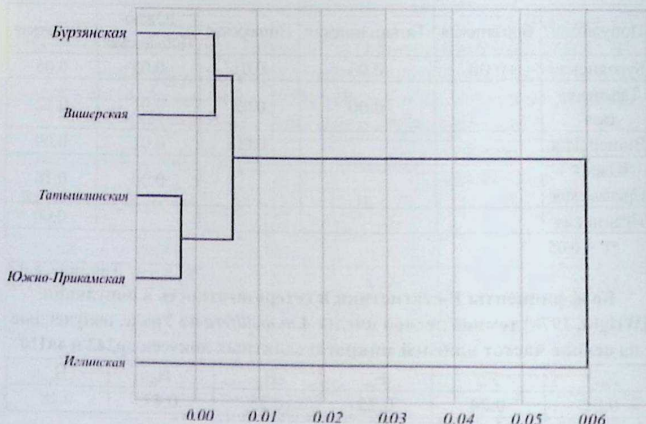


Рис. 5.21. Дендрограмма генетических взаимоотношений популяций темной лесной пчелы *A.m.mellifera* на Урале, построенная на основе изучения полиморфизма микросателлитных локусов *ap243* и *4a110*

четко выделяются четыре сохранившихся островка популяции темной лесной пчелы *A.m.mellifera*: Вишерская, Южно-Прикамская, Татышлинская и Бурзянская.

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

5.12. Диагностика темной лесной пчелы башкирской популяции на основе полиморфизма гена вителлогенина Vg

Вид медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в ходе длительной эволюции был генетически подразделен на 29 подвидов, географически изолированных в естественном ареале [Ильясов, Поскряков, 2006; Papachristoforou et al., 2013; Meixner et al., 2014]. Дивергенция не обеспечивает генетической изоляции, и пчелы разных подвидов подвержены гибридизации на границах их ареалов. Развитие пчеловодства усилило процесс гибридизации, благодаря транспортным перевозкам пчел одних подвидов в ареалы других. Гибридные пчелы, к сожалению, не могут быть успешно использованы в селекции по хозяйственно полезным и биологическим признакам по причине сложности контроля над процессом скрещивания – одна матка способна скрещиваться в полете с более 12 разными трутнями. Искусственное оплодотворение матки не способно решить все проблемы селекции, так как рабочие особи часто не принимают такую матку и заменяют ее своей, заново выведенной. С другой стороны, искусственное оплодотворение негативно влияет на здоровье матки и качество откладываемых яиц – не все яйца оказываются оплодотворенными, в результате чего в семье может увеличиться численность трутней, выращиваемых из неоплодотворенных яиц.

Считается, что пчеловодство может быть успешным лишь при разведении пчел одного подвида в регионе. Западная и Северная Европа – аборигенный ареал медоносной пчелы подвида *Apis mellifera mellifera*. Этот подвид пчелы, относящийся к эволюционной ветви М, чрезвычайно важен для северного пчеловодства, так как идеально приспособлен к жизни в условиях резко-континентального климата с продолжительными суровыми зимами [Ильясов и др., 2007].

На данный момент, в результате хозяйственной деятельности человека, остатки популяции этого северного подвида медоносной пчелы сохранились в виде небольших островков в России, Швейцарии, Дании, Швеции, Норвегии, Франции и Испании [Никоноров и др., 1998; Jensen et al., 2005]. Для успешной селекции и воспроизведения *A.m.mellifera* необходимы сохранение генетической чистоты генофонда и контроль подвидовой принадлежности экспортируемых и импортируемых пчелиных семей. Методы диагностики подвидов пчел, основанные только на анализе параметров хитиновых частей тела, полиморфизма микросателлитных локусов, а также структуры межгенного локуса COI-COII мтДНК [Николенко, Поскряков, 2002], малопригодны в условиях интенсивной гибридизации. В селекции и систематике в современном пчеловодстве очень эффективны маркеры на основе однонуклеотидных замен (SNP) [Whitfield et al., 2006]. У медоносной пчелы по одним данным известно 1 136 [Whitfield et al., 2006], а по другим данным – 1 183 SNP маркеров [Pinto et al., 2014], разбросанных по всему геному, которые используются в идентификации подвидов, определении уровня интродукции и селекции пчел во всем мире.

Для поиска SNP, дифференцирующих *A.m.mellifera* от пчел эволюционной ветви С, нами был выбран ген Vg, кодирующий основной предшественник яичного желтка медоносной пчелы вителлогенин, который представляет собой мономерный фосфолипогликопротеин высокой плотности с молекулярной массой 180 кДа [Chen et al., 1997; Sappington, Raikhel, 1998; Tufail, Takeda, 2008]. В литературе описывается плеiotропное действие вителлогенина, приводящее к различным фенотипическим проявлениям у пчелиной матки и рабочих особей медоносной пчелы [Amdam et al., 2003]. Известно, что титр вителлогенина в гемолимфе медоносной пчелы положительно коррелирует с величиной яйценоскости матки [Engels, 1974]. Показано, что вителлогенин играет важную роль в развитии кастовой дифференциации медоносной пчелы [Seehuus et al., 2006; Nelson et

al., 2007]. У пчел вителлогенин синтезируется в жировом теле, секретируется в гемолимфу и накапливается в ооцитах, обеспечивая в дальнейшем питание эмбриона [Tufail, Takeda, 2008].

В геноме медоносной пчелы встречается только одна копия гена вителлогенина (Vg), тогда как у некоторых видов насекомых содержится несколько [Kent et al., 2011]. У медоносной пчелы ген Vg состоит из 7 экзонов, нуклеотидные последовательности которых, кроме 1-го экзона, опубликованы в международном генетическом банке GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) (рис. 5.22).

Наша работа на основе сравнительного анализа нуклеотидной последовательности гена Vg медоносной пчелы была выполнена с целью обнаружения новых, ранее не известных, SNP, которые могут быть использованы в пчеловодстве в качестве генетических маркеров для дифференцирования пчел эволюционных ветвей М и С. Данные SNP, несомненно, будут полезны для селекции чистых линий медоносной пчелы подвида *A.m.mellifera*, проведения генетического штрихкодирования и создания генетического паспорта семей на пасеках.

Для исследования были отобраны 12 рабочих пчел из разных пчелиных семей с пасек, расположенных в ареалах генетических изолятов подвида *A.m.mellifera*: д. Кагарманово, с. Кага и Серменево Белорецкого района, д. Галиакберово, Яумбасво и Иргизлы Бурзянского района, д. Кустаревка, Сабанчи и Уядыбаш Татышлинского района Республики Башкортостан, д. Нытва Нытвенского района и двух пасек в д. Поршакова Красновишерского района

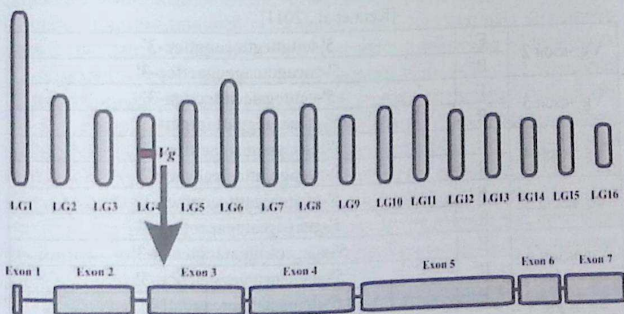


Рис. 5.22. Расположение гена вителлогенина на 4 хромосоме пчелы

и с. Юсьва Юсьвинского района Пермского края (ПК). Пчелы проверялись на принадлежность к подвиду *A. m. mellifera* по структуре межгенного локуса COI-COII мтДНК и спектрам аллелей 9 микросателлитных локусов: Ар243, 4a110, А24, А8, А43, А113, А88, Ар049 и А28 [Никоноров и др., 1998; Николенко, Поскряков, 2002; Ильясов и др., 2007].

ДНК экстрагировали из ткани грудных летательных мышц медоносной пчелы, используя набор для выделения ДНК «ДНК-ЭКСТРАН 2» (СИНТОЛ) (<http://www.syntol.ru>).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили на амплификаторе Терцик МС2 в 15 мкл реакционной смеси, содержащей 1U Taq ДНК полимеразы, 2–4 mM MgSO₄, 200 мкМ каждого dNTP, 0.5 мкМ каждого праймера и 20–100 нг ДНК. Для ПЦР и секвенирования 6 экзонов (со 2-го по 7-ой) гена Vg были использованы олигонуклеотидные праймеры, представленные в табл. 5.18. Первый экзон гена Vg не анализировался в связи с отсутствием данных, необходимых для проведения сравнительного анализа по этому экзону, в GenBank. Амплификаты очищались и секвенировались на автоматическом секвенаторе «APPLIED BIOSYSTEMS» в компании СИНТОЛ.

Полученные нуклеотидные последовательности гена Vg были проанализированы с использованием компьютерной программы MEGA 4.1. Нуклеотидные последовательности выравнивали отно-

Таблица 5.18

Праймеры для ПЦР экзонов гена Vg медоносной пчелы *Apis mellifera*
[Kent et al., 2011]

| | | |
|------------|---|----------------------------|
| Vg экзон 2 | F | 5'-tctgttctgtccagggtcc-3' |
| | R | 5'-gacagtttcagcccgactcc-3' |
| Vg экзон 3 | F | 5'-cctttcgatccattccttga-3' |
| | R | 5'-gtcaaaacggattggtgctt-3' |
| Vg экзон 4 | F | 5'-tcgaagggggaagaattcaa-3' |
| | R | 5'-acgagcaattcctcaacacc-3' |
| Vg экзон 5 | F | 5'-gtcggacaatttcacgtcct-3' |
| | R | 5'-gttcgagcatcgacacttca-3' |
| Vg экзон 6 | F | 5'-agagccagggatacgtcaaa-3' |
| | R | 5'-gagtcattctcagggtcacc-3' |
| Vg экзон 7 | F | 5'-ttctgctgaggtcaggatt-3' |
| | R | 5'-aatttcgaccagactcgac-3' |

сительно референсной нуклеотидной последовательности гена Vg *Apis mellifera*, опубликованной в генетическом банке (LG4; NC_007073.3 (4020743-4026919); AADG06005159.1 (56573-62749)), первый нуклеотид стартового кодона которой соответствовал положению 4020743 четвертой хромосомы LG4 медоносной пчелы (<http://hymenopteragenome.org/beebase>).

Результаты. Просеквенированные в ходе наших исследований нуклеотидные последовательности шести экзонов гена Vg пчел из уральского региона были депонированы в базу данных GenBank под следующими номерами: 2-й экзон (KJ572309 – KJ572320), 3-й экзон (KJ645883 – KJ645894), 4-й экзон (KJ572297 – KJ572308), 5-й экзон (KJ572285 – KJ572296), 6-й экзон (KJ532136 – KJ532147), 7-й экзон (KJ532124 – KJ532135). Все изученные рабочие пчелы были гомозиготны по гену Vg. Всего в GenBank нами были депонированы 72 нуклеотидные последовательности по проанализированным шести экзонам гена Vg медоносной пчелы.

На данный момент в GenBank содержатся данные о нуклеотидной последовательности со 2-го по 7-й экзон гена Vg для 19 образцов пчел из Африки (эволюционная ветвь А), 10 – из Восточной Европы (эволюционная ветвь С), 12 – из Западной Европы (15) и 12 – по Уральскому региону, депонированные нами (эволюционная ветвь М).

На основе сравнительного анализа полученных нуклеотидных последовательностей гена Vg с референсной были обнаружены SNP в виде транзиций (замена пуринового нуклеотида на пуриновый или пиримидинового на пиримидиновый) и трансверсий (замена пуринового нуклеотида на пиримидиновый и наоборот). Во 2-м экзоне гена Vg встречалось 2 транзиции, в 3-м экзоне – 3 транзиции, в 4-м экзоне – 2 транзиции, в 5-м экзоне – 4 транзиции и 2 трансверсии, в 6-м экзоне – 1 транзиция (единственная несинонимичная), в 7-м экзоне – 6 транзиций (табл. 5.19).

В сравниваемых последовательностях наблюдалось всего 20 SNP, из которых 18 замен – транзиции (90%), а 2 – трансверсии (10%). Обе трансверсии 5-го экзона гена Vg в позициях 4528 и 4533 были несинонимичными и приводили к заменам аминокислот Leu на Ile и Arg на Ser соответственно. Из 18 транзиций только 1 была несинонимичной (6%) в 6-м экзоне гена Vg в позиции 5229 и приводила к замене аминокислоты Ala на Thr.

В образце ДНК пчелы из д. Уядыбаш Татышлинского района Республики Башкортостан во 2-м экзоне гена Vg была обнаружена деле-

Таблица 5.19

Сайты нуклеотидных замен гена Vg у темной лесной пчелы уральской популяции относительно референсной последовательности из GenBank

| Ген Vg Сайты замен Образцы | Экзон 2 | | Экзон 3 | | Экзон 4 | | Экзон 5 | | | Экзон 6 | | Экзон 7 | | | | | | | | |
|--------------------------------------|---------|-----|---------|------|---------|------|---------|------|-----|---------|------|---------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 526 | 574 | 1373 | 1418 | 1793 | 2443 | 2458 | 3978 | 428 | 4533 | 4554 | 4800 | 4812 | 5229 | 5608 | 5677 | 5680 | 5692 | 5878 | 5935 |
| Reference sequence Vg GenBank | A | A | T | A | T | T | T | C | C | G | A | G | A | G | T | T | C | C | T | T |
| РБ, Белорецкий, д. Кагарманово | G | G | C | A | T | C | T | C | C | G | A | T | G | A | A*** | - | C | T | T | T |
| РБ, Белорецкий, с. Кага | G | G | C | A | T | C | T | C | C | G | A | T | G | A | A*** | C | C | T | T | C |
| РБ, Белорецкий, с. Серменево | G | G | C | A | T | C | T | C | C | G | A | T | G | A | A*** | C | C | T | T | C |
| РБ, Бурзянский, д. Галиакберово | G | G | C | G | T | T | T | A* | G | A | T | A | A | A*** | C | C | T | T | C | T |
| РБ, Бурзянский, д. Яумбаево | G | G | C | A | C | C | C | A* | G | C | A | G | A | A*** | C | C | T | T | C | T |
| РБ, Бурзянский, д. Иргизлы | G | G | C | A | T | T | T | C | C | G | A | T | A | G | C | C | T | T | C | T |
| РБ, Татышлинский, д. Кустаревка | A | A | C | A | T | T | T | C | C | G | A | T | G | A | A*** | C | C | T | T | C |
| РБ, Татышлинский, д. Сабанчи | G | G | C | A | T | T | T | C | C | G | A | T | G | A | A*** | C | T | C | T | C |
| РБ, Татышлинский, д. Уялыбаш | G | G | C | A | T | T | T | C | C | G | A | T | A | G | A*** | C | C | T | T | C |
| ПК, Красновишерский, д. Поршакова | A | G | C | A | T | T | T | C | C | G | A | T | G | A | A*** | C | C | T | T | T |
| ПК, Нытвенский, д. Нытва. | G | G | C | A | T | T | T | C | A* | G | A | T | G | A | A*** | C | C | T | T | C |
| ПК, Красновишерский, д. Поршакова | G | G | C | A | T | C | C | C | A* | G | C | G | A | A*** | C | C | T | T | C | T |

РБ – Республика Башкортостан; ПК – Пермский край. * – замена Leu на Ile; ** – замена Arg на Ser; *** – замена Ala на Thr. Знаком «-» обозначено отсутствие данных по данному сайту замен в связи с недостаточной просеквенированной длиной нуклеотидной последовательности гена Vg.

ция размером 9 нуклеотидов в позиции 794–802 нуклеотид, не приводящая к сдвигу рамки считывания и замене аминокислот, но укорачивающая последовательность вителлогенина на 3 аминокислоты. Подобная делеция встречалась в нуклеотидной последовательности 2-го экзона гена Vg медоносной пчелы в образцах, зарегистрированных в GenBank под номерами: JN557265 (изолят L2371 из Египта), JN557266 (изолят L2372 из Египта), JN557273 (изолят L2411 из Египта), JN557274 (изолят L2412 из Египта), JN557275 (изолят L2421 из Египта), JN557276 (изолят L2422 из Египта) [Kent et al., 2011].

Обсуждение. При сравнении просеквенированных нами нуклеотидных последовательностей гена Vg пчел из Уральского региона с последовательностями этого гена для пчел линии С, представленной в GenBank, было обнаружено 26 SNP, которые четко дифференцировали представителей двух эволюционных ветвей – М и С (табл. 5.20).

Эти SNP могут быть использованы в качестве генетических ядерных маркеров для поиска сохранившихся изолятов *A.m.mellifera* в России в условиях гибридизации с пчелиными семьями с Кавказа и из стран Средней Азии и Восточной Европы.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей гена Vg пчел эволюционных ветвей М и С (GenBank и наши данные) показал, что во 2-м экзоне встречались три дифференцирующие эти линии позиции SNP, в 3-м экзоне – 5, в 4-м экзоне – 5, в 5-м экзоне – 7, в 6-м экзоне – 6, в 7-м экзоне – не встречались. Таким образом, по результатам анализа гена Vg пчел эволюционных ветвей М и С были максимально информативны 5-й и 6-й экзоны, среднеинформативны – 2-й, 3-й и 4-й экзоны, и неинформативен 7-й экзон.

На основе кластерного анализа в программе MEGA 4.1. методом объединения ближайших соседей просеквенированных нами нуклеотидных последовательностей гена Vg пчел из уральского региона и нуклеотидных последовательностей пчел эволюционной ветви М (изоляты I2331, I2332, I2341, I2342, I2481, I2482, I2561, I2562 из Испании и M2271 M2272 из Польши), эволюционной ветви А (изоляты S2851, S2852, S2901, S2902, S2981, S2982, S2991, S2992, S3001, S3002 из Южной Африки) и эволюционной ветви С (изоляты C1811, C1812 из Германии, C2001, C2002 из Хорватии, C2731, C2732 из Словении, L2321, L2322 из Египта) из GenBank [Kent et al., 2011] была построена дендрограмма, наглядно отображающая

Таблица 5.20
 Сайты нуклеотидных замен гена Vg, по которым различаются пчелы эволюционных ветвей М и С

| Ген Vg | Экзон 2 | | | Экзон 3 | | | Экзон 4 | | | | Экзон 5 | | | | Экзон 6 | | | | | | | | | | |
|----------------------|---------|-----|------|---------|------|------|---------|------|------|------|---------|------|------|------|---------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 964 | 997 | 1039 | 1415 | 1460 | 1901 | 1970 | 1976 | 2788 | 2887 | 2920 | 2938 | 3981 | 4242 | 4288 | 4316 | 4500 | 4508 | 4509 | 5114 | 5210 | 5225 | 5306 | 5321 | 5328 |
| Сайты замен | Т | С | С | Т | С | С | С | С | Т | А | С | Т | Т | Т | С | А | Г | Г | Г | С | С | С | Г | Т | А |
| Пчелы | С | Т | Т | С | Т | Т | А | Т | С | Т | С | С | С | А | Т | А | А | А | А | Т | Т | Т | Т | А | А |
| Эволюционная ветвь М | Т | С | С | Т | С | С | С | С | Т | А | С | Т | Т | Т | С | А | Г | Г | Г | С | С | С | Г | Т | А |
| Эволюционная ветвь С | С | Т | Т | С | Т | Т | А | Т | С | Т | С | С | С | А | Т | А | А | А | А | Т | Т | Т | Т | А | А |

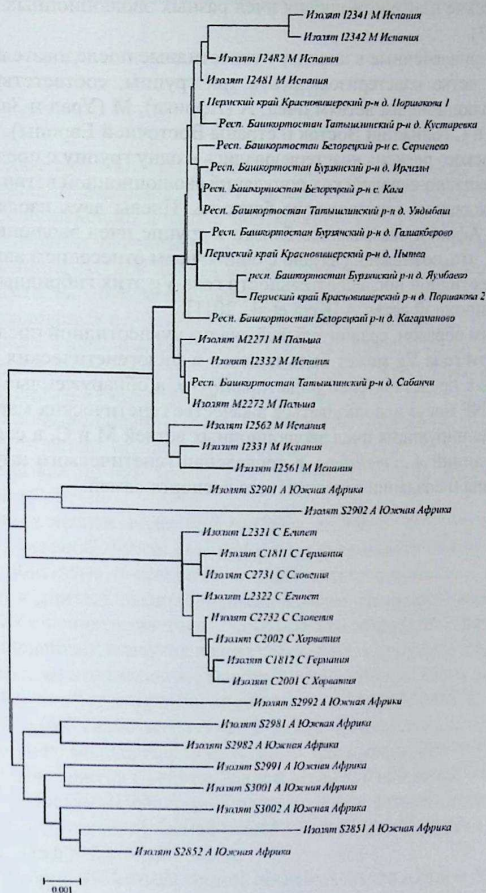


Рис. 5.23. Дендрограмма генетических взаимоотношений пчел эволюционных ветвей А, М и С, построенная на основе сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей гена Vg методом объединения ближайших соседей

генетические взаимоотношения пчел разных эволюционных ветвей (рис. 5.23).

Все привлеченные к анализу нуклеотидные последовательности гена *Vg* четко кластеризовались в три группы, соответствующие трем эволюционным ветвям пчел: А (Африка), М (Урал и Западная Европа) и С (Ближний Восток и страны Восточной Европы). Пчелы из Уральского региона кластеризовались в одну группу с представителями западно-европейских популяций эволюционной ветви М, что подтверждает их генетическую близость. Пчелы двух изолятов из Южной Африки оказывались близки к группе пчел эволюционной ветви С, что, возможно, связано с ошибочным отнесением авторами по нуклеотидной последовательности гена *Vg* этих гибридных пчел к эволюционной ветви А [Kent et al., 2011].

Таким образом, сравнительный анализ нуклеотидной последовательности гена *Vg* может быть полезен в филогенетических реконструкциях представителей вида *A.mellifera*, а обнаруженные 26 позиций SNP могут использоваться в качестве генетических маркеров, дифференцирующих пчел эволюционных ветвей М и С, в селекции чистых линий *A.m.mellifera*, в проведении генетического штрихкодирования и создании генетического паспорта семей.

Заключение

На современном этапе развития пчеловодства, на фоне массовой гибридизации подвидов пчел и потери генофонда темной лесной (среднеевропейской) пчелы в большинстве стран Европы, Российская Федерация располагает значительными массивами популяций чистых линий темной лесной пчелы *A.m.mellifera*. Наиболее известная популяция – бурзянская бортевая популяция темной лесной пчелы – сохраняется в условиях бортевого пчеловодства, дикого обитания и пасек с рамочными ульями в горно-лесной зоне Южного Урала на территории государственного природного биосферного заповедника «Шульган-Таш», регионального природного заказника «Алтын Солок» и национального парка «Башкирия». Дикие и бортевые пчелы представляют большой интерес для пчеловодов и ученых всего мира, так как по ним можно сделать реконструкцию естественной истории пчел.

Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* – уникальный подвид медоносной пчелы *Apis mellifera*, эволюционно приспособленный к обитанию в условиях континентального климата Северной Европы с длительными холодными зимами. На современном этапе развития пчеловодства пчелы этого подвида сохранились лишь в немногочисленных изолятах в виде небольших островков в Европе.

Самые многочисленные массивы предположительного обитания темной лесной пчелы в Европе имеются в Российской Федерации: около 300 000 слабо затронутых стихийной гибридизацией семей – в Республике Башкортостан на Южном Урале, около 200 000 семей – в Пермском крае на Среднем Урале и около 250 000 семей – в Республике Татарстан в Поволжье. Есть сведения о сохранении значительных массивов темной лесной пчелы в Республике Удмуртия, Кировской области и Алтайском крае.

Примерно 99% семей темной лесной пчелы на Южном Урале содержится в рамочных ульях и около 1% обитает в лесах в естественных и искусственных (бортях и колодах) дуплах в стволах деревьев, преимущественно в Бурзянском районе Республики Башкортостан.

Динамика численности бортевых пчелиных семей отличается ярко выраженной цикличностью с перепадами в 5–10 раз и средней обратной связью с солнечной активностью. Эволюция темной лесной пчелы здесь проходила совместно с липой сердцевидной *Tilia cordata*, поэтому их основной уникальный медосбор формируется во время цветения липы.

Многочисленные исследования в течение последних 100 лет на основе методов морфометрии, физиологии, генетики, биохимии, цитологии подтвердили сохранение генофонда башкирской пчелы и бурзянской бортевой пчелы до настоящего времени и определили ее принадлежность к темной лесной пчеле к подвиду *A. m. mellifera*.

Несмотря на наличие в разных частях республики значительного видового разнообразия цветущих растений, обычно основное количество меда пчелиные семьи собирают с двух-трех видов важнейших медоносных растений. Исходя из этого, в пчеловодной литературе тип медосборных условий называют по основным медоносным растениям зоны: липовый, липово-гречишный, гречишно-подсолнечниковый. Для Башкортостана характерны все три вида медосборных условий.

Бурзянский бортевой мед создается медоносными пчелами без вмешательства человека, без применения подкормок, искусственной вошины и лекарственных препаратов. При его отборе и хранении, как правило, не используются металлические инструменты и посуда. В отличие от меда из рамочных ульев бортевой мед собирается в течение всего сезона, поэтому он богаче по составу. Его своеобразные аромат, цвет и лечебные свойства объясняются значительной примесью пыльцы, воска и прополиса. Неповторимые пропорции меда и перги определяют особый вкус и уникальность этого продукта.

Темная лесная пчела башкирской популяции имеет разнообразные заразные (гнилец европейский, гнилец американский, нозематоз, аскосфероз, варроатоз) и незаразные заболевания (дистрофии, токсикозы, отравления, переохлаждения), при которых нарушаются питание, дыхание и другие жизненные процессы, укорачивается продолжительность жизни, снижаются медособирательная и опылительная деятельности. В результате этого наблюдается резкое ослабление или гибель семьи пчел, если не принять срочных мер к их оздоровлению. Основной причиной возникновения заболеваний яв-

ляется несоблюдение правил ухода, кормления и разведения пчел.

Темная лесная пчела башкирской и бортевой бурзянской популяций имеет много естественных врагов, которые ослабляют семьи и приводят их к гибели, таких как бурый медведь *Ursus arctos*, куница лесная *Martes martes*, мышь лесная *Apodemus uralensis*, большой пестрый дятел *Dendrocopos major*, золотистая щурка *Merops apiaster*, большая восковая моль *Galleria mellonella*, шершень обыкновенный *Vespa crabro*, рыжий лесной муравей *Formica rufa*, оса рыжая *Dolichovespula rufa*. Большой вред бурзянским пчелам наносят и современные болезни пчел, такие как варроатоз *Varroa destructor*, нозематоз *Nosema apis*, аскофероз *Ascosphaera apis*, американский гнилец *Paenibacillus larvae* и европейский гнилец *Melissococcus pluton*, которые в ульях проявляются сильнее, чем в бортах.

Башкирская популяция темной лесной пчелы, благодаря длительной эволюции в резко-континентальном климате Северной Европы, уникально адаптирована к холодной продолжительной зиме, сопутствующим длительной зимовке заболеваниям, бурному кратковременному летнему медосбору. Все эти свойства делают темную лесную пчелу башкирской популяции уникальным и ценным объектом пчеловодства, который представляет интерес пчеловодов стран Северной Европы.

Особый интерес для пчеловодов и ученых всего мира представляет бурзянская бортевая темная лесная пчела *A.m.mellifera*, так как по ней можно сделать реконструкцию естественной истории пчел. В 2011 г. на основании заявки НИИ пчеловодства и государственного заповедника «Шульган-Таш» пчелы этой популяции выделены как селекционное достижение в отдельный породный тип «Бурзянская бортевая пчела», который успешно прошел экспертизу в Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений и внесен в государственный реестр. Теперь этот породный тип успешно охраняется в заповеднике «Шульган-Таш», заказнике «Алтын Солок» и национальном парке «Башкирия», которые в 2012 г. получили статус комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО «Башкирский Урал» общей площадью 346 000 га, а региональный заказник «Алтын Солок» стал охраняться на государственном уровне Минэкологией Республики Башкортостан.

Надеемся, что данная коллективная научная монография смогла

представить всю уникальность темной лесной пчелы башкирской популяции и сложность сохранения чистоты ее генофонда. Также мы надеемся, что данная монография изменит отношение пчеловодов к темной лесной пчеле и приведет к рациональному бережному пчеловодству, сохранению и приумножению генофонда темной лесной пчелы Республики Башкортостан.

Литература

1. *Аветисян Г.А.* Зимовка пчел // Пчеловодство. 1995. № 5. С. 38–40.
2. *Алпатов В.В.* Породы медоносной пчелы. М.: МОИП, 1948. 183 с.
3. *Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 431 с.
4. *Антимиров С.В.* Фитогормоны при подготовке пчел к медосбору // Пчеловодство. 2004. № 3. С.18–19.
5. *Аренс Л.Е.* О родине медоносной пчелы, ее родичей и о расселении их по лику земли // Опытная пасака. 1930. С. 294–308.
6. *Бакалова М.В.* Симбионты медоносной пчелы в ульях заповедника “Шульган-Таш” // Пчеловодство. 2010. № 2. С. 12–13.
7. *Бартинкайте И.С.* Влияние энтобактеринного антигена на развитие устойчивости у насекомых к энтобактерину // Тр. АН ЛитССР, 1987. № 2 (98). С. 63–71.
8. *Батурич В.В., Батурич Л.И.* Особенности инфекционного процесса у чешуекрылых и прямокрылых насекомых при заражении их кристаллофорными бактериями группы *Thuringiensis*. Микроорганизмы в защите растений от вредных насекомых. Иркутск, 1978. С. 97–108.
9. *Батурич В.В., Батурич Л.Н.* Защитные реакции иммунизированных насекомых к кристаллообразующим бациллам // Энтомологические исследования в Киргизии. 1984. № 17. С. 102–112.
10. *Беккер Х., Домшке Г., Фангхенель Э., Фишер М.* Органикум. М.: Мир, 1992. Т. 1. 487 с.
11. *Белоногов А.П., Исакова Н.К., Новичихин С.В.* Причины эпизоотии аскосфероза // Пчеловодство. 2003. № 5. С. 15–16.
12. *Биглова Л.Ф.* Разнообразие морфотипов медоносной пчелы в популяции лесостепной природно-сельскохозяйственной зоны Республики Башкортостан // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 2. <http://www.science-education.ru/108-8908>.
13. *Билаш Г.Д., Кривцов Н.И.* Селекция пчел. М.: Агропромиздат, 1991. 412 с.
14. *Бойценюк Л.И., Антимиров С.В., Тимашева О.А., Вережца О.А.* Фитогормоны в жизни растений и пчел // Пчеловодство. 2006. № 10. С. 16–17.

15. *Болдырев М.И.* Четыре правила подготовки семей к зимовке // Пчеловодство. 2006. № 6. С. 48–49.
16. *Бородачев А.В., Савушкина Л.Н.* Состояние генофонда среднерусских пчел // Пчеловодство. 2007. № 5. С. 12–15.
17. *Бородачев А.В., Савушкина Л.Н.* Сохранение и рациональное использование генофонда пород медоносной пчелы // Пчеловодство. 2012. № 4. С. 3–5.
18. *Бояркин А.Н.* Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. 1951. Т. 16. (4). С. 352–357.
19. *Брандорф А.З., Ивойлова М.М.* Активность каталазы ректальных желез // Пчеловодство. 2011. № 8. С. 18–19.
20. *Брандорф А.З., Ивойлова М.М., Ильясов Р.А., Поскряков А.В., Николенко А.Г.* Популяционно-генетическая дифференциация медоносных пчел Кировской области // Пчеловодство. 2012. № 7. С. 14–16.
21. *Брехман И.И.* Элеутерококк. Л.: Наука, 1978. 151 с.
22. *Будникова Н.В.* Биологически активные соединения в трутневом расплоде // Пчеловодство. 2009. № 6. С. 12.
23. *Будникова Н.В.* Расплод медоносных пчел – важный прием повышения рентабельности пасеки // Пчеловодство. 2011. № 7. С. 48–49.
24. *Бурмистров А.Н., Никитина В.А.* Медоносные растения и их пыльца. М.: Росагропромиздат, 1990. 190 с.
25. *Бурмистрова Л.А.* Перспективный продукт пчеловодства // Пчеловодство. 2005. № 8. С. 18–19.
26. *Бурмистрова Л.А., Будникова Н.В.* Гомогенат трутневого расплода в меду // Инновационные технологии в пчеловодстве: мат-лы науч.-практ. конф. 21–23 ноября 2005 г. Рыбное: НИИП, 2006. С. 197–198.
27. *Валюкас Ю.Б., Заячкаускас П.А., Бабянскас М.А., Миселюнене И.С.* Влияние иммунных сывороток и энтомопатогенных бактерий на устойчивость у насекомых // Новейш. достижения с.-х. энтомол: мат-лы 8 съезда ВЭО. Вильнюс, 1981. С. 27–31.
28. *Василенко Н.П., Малькова С.А.* Роль некоторых физических ориентиров на матковыводных пасеках: сб. научн. трудов по пчеловодству. Орел, 2010. № 18. С. 41–46.
29. *Вахитов Р.Ш.* Пчелы и люди. Уфа: Башкирское книжное изд-во, 1992. 228 с.
30. *Веселов Д.С., Высоцкая Л.Б., Кудоярова Г.Р., Фархутдинов Р.Г.* Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водными обменом. М.: Наука, 2007. 158 с.

31. Газизов Р.И. История и современное состояние среднерусских пчел уральской популяции // Пчеловодство. 2007. № 6. С. 10–11.
32. Георгиевский В.П., Комиссаренко Н.Ф., Дмитрук С.Е. Биологические активные вещества лекарственных растений. М.: Наука, 1990. 333 с.
33. Глузов В.В. Некоторые аспекты иммунитета насекомых // Успехи современ. биологии, 1992. Т. 112. № 1. С. 62–73.
34. Глузов В.В., Бахвалов С.А. Механизмы резистентности насекомых при патогенезе // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 4. С. 466–481.
35. Гранкин Н.Н. Селекция и воспроизводство среднерусских пчел для центральных и северных областей России: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М.: ТСХА, 1997. 38 с.
36. Гранкин Н.Н. Тип среднерусских пчел «Орловский» // Пчеловодство. 2008. № 4. С. 8–9.
37. Гранкин Н.Н., Сафиуллин Р.Р., Стехин С.З. Сохранить генофонд среднерусских пчел // Пчеловодство. 2004. № 4. С. 16–18.
38. Гробов О.Ф., Лихотин А.К. Болезни и вредители пчел. М.: Агропромиздат, 1989. 237 с.
39. Гробов О.Ф., Лихотин А.К. Болезни и вредители пчел. М.: Мир, Колос, 2003. 287 с.
40. Гробов О.Ф., Смирнов А.М., Попов Е.Т. Болезни и вредители медоносных пчел. М.: Агропромиздат, 1987. 335 с.
41. Гурков В.С., Терехин С.Ф. Занятие издревле благородное. Минск: Польша, 1987. 135 с.
42. Дубровина И.В., Данилова Е.Е., Прихожан А.М. Психология. М.: ИЦ Академия, 2003. 464 с.
43. Ефремова Г.А. Биоценотические связи в нидиколоценозах гнезд птиц. Энтомологические исслед. в Сев. Азии // Сиб. зоол. конф: тезисы докл. Новосибирск, 2004. С. 372–373.
44. Жданов В.С. Периоды в годовом цикле жизни пчелиной семьи // Сб. XIII Международного конгресса по пчеловодству. М.: Колос, 1961. С. 36–43.
45. Жеребкин М.В. Зимовка пчел. М.: Россельхозиздат, 1979. 151 с.
46. Жеребкин М.В. Параметры зимостойкости пчел // Пчеловодство. 2012. № 10. С. 12–14.
47. Запольских О.В. Сравнительно-морфологическое и цитохимическое исследование клеток гемолимфы некоторых перепончатокрылых: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. С. 19.
48. Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология. М.: Мир, 1982. Т. 2. 438 с.

49. *Игнатьева Г.И., Сохликов А.Б., Чернышов А.А.* Профилактика инфекционных болезней пчел // Пчеловодство. 2013. № 7. С. 46–47.
50. *Ильясов Р.А., Петухов А.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г.* Локальные популяции *Apis mellifera mellifera* L. На Урале // Генетика, 2007. Т. 43. № 6. С. 855–858.
51. *Ильясов Р.А., Петухов А.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г.* На Урале сохранились четыре резервата пчелы среднерусской расы *Apis mellifera mellifera* L. // Пчеловодство. 2006. № 2. С. 19.
52. *Ильясов Р.А., Поскряков А.В.* Филогенетика подвидов *Apis mellifera* // Пчеловодство. 2006. № 7. С. 18–19.
53. *Ильясов Р.А., Поскряков А.В., Колбина Л.М., Николенко А.Г.* Сохранение *Apis mellifera mellifera* L. в Удмуртской Республике // Пчеловодство. 2007а. № 6. С. 13–14.
54. *Ильясов Р.А., Поскряков А.В., Николенко А.Г.* Бурзянский экотип бортевой пчелы среднерусской расы *Apis mellifera mellifera* // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: мат-лы Междунар. конф. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2008. Т. 1. С. 102–104.
55. *Ишемгулов А.М.* Башкирская порода медоносных пчел. Резервы повышения эффективности пчеловодства и апитерапии. Уфа, 2006. С. 20–24.
56. *Ишемгулов А.М.* Селекция башкирской популяции пчел. Уфа: АДИ, 2001. 80 с.
57. *Ишемгулов А.М., Бурмистров А.Н.* Медоносные ресурсы Башкортостана. Уфа: Информреклама, 2008. 260 с.
58. *Ишемгулов А.М., Фархутдинов Р.Г., Хисамов Р.Р., Юмагузин Ф.Г., Таибулатов Р.К., Хасанов Ф.Р.* Оценка кормовой базы заказника «Алтын Солок» как основа для сохранения и размножения башкирской бортевой пчелы // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 1 (39) С. 236–239.
59. *Кандыбин Н.В.* Бактериальные средства борьбы с грызунами и вредными насекомыми. М.: Агропромиздат, 1989. 176 с.
60. *Кейл Д.* Производство маток в США // Пчеловодство. 1965. № 11. С. 21–27.
61. *Клочко Р.Т.* Десять правил борьбы с аскосферозом // Пчеловодство. 1997. № 4. С. 60–65.
62. *Клочко Р.Т., Луганский С.Н.* Еще раз о проблеме борьбы с клещом варроа // Пчеловодство. 2011. № 1. С. 26–29.
63. *Клочко Р.Т., Луганский С.Н.* Лечение пчел от различных заболеваний // Пчеловодство. 2006. № 1. С. 31–34.

64. Клочко Р.Т., Луганский С.Н., Блинов А.В. Осенние ветеринарные мероприятия на пасеке // Пчеловодство. 2013. № 7. С. 48–50.
65. Ковалевский А.П. Книга Ахмеда ибн-Фадлана о его путешествии на Волгу в 921–922 гг. Харьков, 1956. 347 с.
66. Кожевников Г.А. Берегите местную породу // Пчеловодство. 1927. № 7. С. 189–190.
67. Кожевников Г.А. Естественная история пчелы. М., 1931. 235 с.
68. Комлацкий В.И., Логинов С.В., Плотников С.А. Пчеловодство. Ростов н/Д.: Феникс, 2009. 397 с.
69. Косарев М.Н. Современное бортевое пчеловодство. Уфа: Информреклама, 2014. 50 с.
70. Косарев М.Н. Сохранение генофонда башкирской пчелы // Пчеловодство. 2008. № 7. С. 8–10.
71. Косарев М.Н. Экологические и технологические аспекты сохранения генофонда бурзянской бортевой пчелы: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. п. Дивово Рыбновского района Рязанской обл., 2000. 19 с.
72. Косарев М.Н., Шарипов А.Я., Юмагузин Ф.Г., Савушкина Л.Н. Селекция породного типа «Бурзянская бортевая пчела» // Пчеловодство. 2011. № 6. С. 10–13.
73. Косарев М.Н., Шарипов А.Я., Юмагузин Ф.Г., Савушкина Л.Н. Сохранение генофонда и селекционная работа с бурзянской бортевой пчелой: Материалы международной научно-практической конференции «Медовый мир – 2011». Ярославль, 2011. С. 38–39.
74. Косарев М.Н., Юмагузин Ф.Г., Нугуманов Р.Г. О динамике численности семей пчел башкирской популяции, заселяемости бортей и колодных ульев в государственном природном заповеднике «Шульган-Таш» // Использование биологически активных продуктов пчеловодства в животноводстве и в ветеринарной медицине: Сб. науч. тр. Уфа, 1999. С. 118–121.
75. Косарев М.Н., Юмагузин Ф.Г., Сайфуллина Н.М. Расширение территории заповедника «Шульган-Таш» – путь сохранения генофонда дикой бортевой пчелы на Южном Урале // Экологические аспекты Юмагузинского водохранилища: Сб. науч. тр. Уфа: Гилем, 2002. С. 114–124.
76. Кремт Г.О. Палинологическая энциклопедия / под ред. Е.Д. Заклинской М.: Мир, 1967. С. 11–22.
77. Кривцов Н.И. Схема племенной работы на пасеке // Пчеловодство. 1988. № 10. С. 9.

78. Кривцов Н.И. Генофонд пчел *Apis mellifera mellifera* в России // Пчеловодство – XXI век // Темная пчела в России: мат-лы междунар. конф. М.: Международная промышленная академия, 2008. С. 22–27.
79. Кривцов Н.И. Порода пчел для северных областей России: мат-лы междунар. науч.-практ. конф. «Медовый мир – 2011». Ярославль, 2011. С. 25–26.
80. Кривцов Н.И. Пчеловодство. М.: Колос, 2000. 399 с.
81. Кривцов Н.И. Среднерусские пчелы. СПб.: Лениздат, 1995. 122 с.
82. Кривцов Н.И., Гранкин Н.Н. Среднерусские пчелы и их селекция. Рыбное: ГНУ НИИ пчеловодства Россельхозакадемии, 2004. 140 с.
83. Кривцов Н.И., Лебедев В.И. Получение и использование продуктов пчеловодства. М.: Нива России, 1993. 285 с.
84. Кривцов Н.И., Лебедев В.И., Морева Л.Я. Рост и развитие пчелиных семей. Рыбное: НИИП Россельхозакадемии, 2009. 78 с.
85. Кривцов Н.И., Лебедев В.И., Туников Г.М. // Пчеловодство. М.: Колос, 2007. С. 180–193.
86. Кривцова Л.С. Корреляция признаков гигиенической способности среднерусских пчел // Пчеловодство – XXI век: мат-лы междунар. науч. конф. Москва, 2–6 сентября. Рыбное, 2000. С. 97–99.
87. Кузманова Й., Терзийски Д., Карагеоргиев С. Электронно-микроскопско проучване на хистопатологичните промени на стомашния епител на ларви на *Leptinotarsa decemlineata* Say, третирани с препарат, съдържащ β -екзотоксин на *Bacillus thuringiensis* // Нац. конф. по ентомол. 28–30 окт. София, 1991. С. 46–51.
88. Кузнецов Н.Я. Основы физиологии насекомых. М.-Л.: АН СССР, 1948. Т. 1. 150 с. С. 124–131.
89. Куликов Ю.Н. Щелочная среда в жизни пчел // Пчеловодство. 2005. № 7. С. 31–32.
90. Курманов Р.Г., Шарипов А.Я., Косарев М.Н., Сайфуллина Н.М., Юмагузин Ф.Г., Ишибирдин А.Р. Медовые ресурсы заповедника «Шульган-Таш». Уфа: РИЦ БашГУ, 2010. 100 с.
91. Лакш Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
92. Лебедев В. Матка в клубке пчел // Пчеловодство. 1975. № 12. С. 20–21.
93. Лебедев В.И., Билаш Н.Г. Биология медоносной пчелы. М.: Агропромиздат, 1991. 239 с.
94. Лебедев В.И., Кривцов Н.И., Туников Г.М. Пчеловодство. М.: Колос, 2007. 400 с.
95. Лебедев В.И., Яковлев А.С. Восковая продуктивность семей // Пчеловодство. 1995. № 3. С. 60–63.

96. Лепехин И.И. Дневные записи путешествия доктора И. Лепехина по разным провинциям Российского государства 1768, 1769 гг. СПб. 1772.
97. Ломаев Г.В., Бондарева Н.В. Концепция экологического апимониторинга // Пчеловодство. 2007. № 3. С. 10–12.
98. Луценко Ю.В. Особенности ориентационного полета различных стаз медоносной пчелы *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) // Вестник зоологии. Киев: Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 2008. № 42 (6). С. 543–550.
99. Любарский Г.Ю., Егоров Л.В. К фауне Cryptophagidae и Languriidae (Insecta, Coleoptera) Чувашской республики. Роль особо охраняемых территорий в сохранении исчезающих степей и сурков Евразии // Науч. тр. ГПЗ «Присурский». Чебоксары – Москва: Клио, 2003. Т. 11. С. 206–217.
100. Мадебейкин И.И., Касеев Н.И. Состав шмелиного меда // Пчеловодство. 1998. № 2. С. 60.
101. Мажитов Н.А. Южный Урал в VII–XIV вв. М., 1977. 24 с.
102. Маннапов А.Г., Мишуковская Г.С., Ларионова О.С. Использование микробиологических препаратов в пчеловодстве // Пчеловодство. 2009. № 10. С. 14–15.
103. Мачнев А.Н., Яременко Н.А., Гробов О.Ф. Новое в борьбе с болезнями пчел // Пчеловодство. 1999. № 1. С. 24–26.
104. Миселюнене И. Изменения морфологии и соотношения различных типов клеток гемолимфы капустной белянки при заражении энтобактерином // Цитология. 1976. Т.18. С. 1220–1225.
105. Миселюнене И. Морфология клеток гемолимфы гусениц капустной белянки // Цитология. 1975, Т. 17. № 6. С. 645–652.
106. Монахова М.А., Горячева И.И., Кривцов Н.И. Медоносная пчела *Apis mellifera* в генетическом поле // Пчеловодство. 2007. № 4. С. 10–12.
107. Мукминов М.Н. Смирнов А.М. Интегрированная система профилактики микозов пчел и борьбы с ними // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук, 2008. № 2. С.74–77.
108. Муравская А.И., Мельник В. Борьба с варроатозом: не точка, а много-точие // Пчеловодство. 2005. № 10. С. 28–29.
109. Мурахтанов Е.С. // Пчеловодство в липняках. М.: Лесная промышленность, 1977. 313 с.
110. Назмиев Б.К., Салтыкова Е.С., Поскряков А.В., Николенко А.Г., Хамидиева А.Р., Кутлин Н.Г., Шареева З.В. Препараты на основе хитозана против клеща варроа // Пчеловодство. 2012. № 5. С. 26–27.

111. *Небольсин П.* Рассказы проезжего. СПб., 1887. С. 257–258.
112. *Немкова С.Н., Руденко Е.В.* Состояние жирового тела и продолжительность жизни медоносных пчел (*Apis mellifera*), инвазированных *Varroa jacobsoni* // *Vestnik Zoology*. 2003. 37 (2). С. 81–84.
113. *Николенко А.Г., Поскряков А.В.* Полиморфизм локуса COI-COII митохондриальной ДНК *Apis mellifera* L. на Южном Урале // *Генетика*, 2002. Т. 38. № 4. С. 458–462.
114. *Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В., Поскряков А.В.* и др. Использование метода ПЦР для контроля чистопородности пчелосемей *Apis mellifera mellifera* L. в условиях Южного Урала // *Генетика*. 1998. Т. 34. № 11. С. 1574–1577.
115. *Оцхели Т.А.* Изучение гемолимфы гусениц тутового шелкопряда в условиях измененного режима питания // *Тр. Инст. зоол. АН ГрузССР*, 1954. С. 215–222.
116. *Паллас П.С.* Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб.: При Имп. Акад. наук, 1773–1788. Т. 3. № 2, 1788. 480 с.
117. *Панин А.Н., Малик Н.И.* Пробиотики – неотъемлемый компонент рационального кормления животных // *Ветеринария*. 2006. № 7. С. 21–23.
118. *Пашаян С.А., Сидорова К.А., Калаишникова М.В.* Периоды в годовом цикле жизни пчел // *Пчеловодство*. 2012. № 6. С. 12–13.
119. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
120. *Петров Е.М.* Башкирская бортевая пчела. Уфа: Баш. кн. изд-во, 1970. 135 с.
121. *Петров Е.М.* Башкирская бортевая пчела. Уфа: Баш. кн. изд-во, 1980. 215 с.
122. *Петров Е.М.* Башкирская бортевая пчела. Уфа: Баш. кн. изд-во, 1983. 200 с.
123. *Петров Е.М.* Об истоках лесного пчеловодства Башкортостана. Уфа: Китап, 2004. 152 с.
124. *Петров Е.М.* Об истоках лесного пчеловодства Башкортостана. Уфа: Китап, 2009. 130 с.
125. *Петров Е.М., Анферова В.Н.* Кормовые ресурсы бортевых пчел на Бельском участке Башкирского государственного заповедника // *Сб. трудов заповедника*. М., 1963. Т. 2. С. 5–7.
126. *Петров Е.М., Гишиятуллин М.Г., Зарипов С.А.* 65 лет опытной станции пчеловодства // *Пчеловодство*. 1996. № 4. С. 2–3.
127. *Петухов А.В., Шураков А.И., Еськов Е.К.* и др. Морфологическая ха-

- рактика среднерусских пчел верхнекамской популяции // Пчеловодство. 1996. № 5. С. 8–10.
128. *Плохинский Н.А.* Руководство по биометрии для зоотехников. М.: Колос, 1969. 368 с.
129. *Подоба Е.Г.* Влияние подкормок на жизнедеятельность пчелиной семьи // Пчеловодство. 1955. № 4. С. 17.
130. *Пономарев А.С.* Актуальные вопросы российского и мирового пчеловодства // Пчеловодство. 2005. № 6. С. 4–5.
131. *Пономарев А.С.* Массовая гибель пчел: причины, следствия, уроки // Пчеловодство. 2008. № 9. С. 60–63.
132. *Попов В.П.* Летопись русского пчеловодства за тысячу лет (1912–1912). Пенза, 1913.
133. *Поправко С.А.* Защитные вещества медоносных пчел. М.: Колос, 1982. 159 с.
134. *Прокопович П.И.* Об учениках башкирах в школе пчеловодства господина Прокоповича // Земельный журнал, 1838.
135. *Протопопов И.П.* Отчет руководителя экспедиции о выборе участка для организации заповедника бортевых пчел в БАССР. М: Главохота РСФСР, 1948.
136. *Пишеничная Е.А.* Положительная роль стимулирующих подкормок // Пчеловодство. 2010. № 2. С.14–15.
137. *Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 544 с.
138. *Ремезов Н.В.* Очерки из жизни дикой Башкирии. М., 1889.
139. *Руденко С.И.* Башкиры. М.-Л., 1955. 386 с.
140. *Руттнер Ф.* Содержание маток в период спаривания. Матководство: биологические основы и технические рекомендации. Бухарест: Апи-мондия, 1982. С. 132.
141. *Руттнер Ф.* Техника разведения и селекционный отбор пчел. М.: АСТ: Астрель, 2006. 166 с.
142. *Рычков П.И.* Топография Оренбургская или полное географическое описание Оренбургской губернии. СПб., 1762. Ч. 1–2.
143. *Садекова Л.Х.* Биоценотические отношения между эктопаразитами лесной мыши и обитателями ее гнезд // Тез. докл. I всесоюз. съезда паразитологов. Киев: Наукова думка, 1978. С.68–69.
144. Сайт Mediterranean atlas: Mediterranean melissopalynology – <http://www.izsum.it/Melissopalynology/pollen.htm?3>

145. Сайт генетического банка – GenBank <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>
146. Сайт генома медоносной пчелы – <http://hymenoptera.genome.org/beebase>
147. Салтыкова Е.С. Адаптивное действие хитоолигосахаридов на *Apis mellifera*: автореферат дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2000. 18 с.
148. Салтыкова Е.С., Беньковская Г.В., Николенко А.Г. Внутривидовые различия в механизмах формирования защитных процессов у медоносной пчелы *Apis mellifera* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 2007. Т.43. № 2. С. 53–57.
149. Салтыкова Е.С., Поскряков А.В., Николенко А.Г., Хайруллин Р.М. Повышение адаптивности медоносной пчелы при использовании хитоолигосахаридов // Экологический императив сельского хозяйства Республики Башкортостан. Уфа, 1998. С. 67–68.
150. Саттаров В.Н. ДНК-анализ при оценке породного состава пчел // Пчеловодство. 2007. С. 9–10.
151. Саттаров В.Н. Морфология медоносных пчел *Apis mellifera* L. и стратегия сохранения их в Республике Башкортостан: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2011. 33 с.
152. Саттаров В.Н. Породный состав пчел горно-лесной зоны Башкортостана // Пчеловодство. 2009. № 7. С. 20–21.
153. Саттаров В.Н. Пути сохранения башкирской популяции среднерусской породы пчел // Пчеловодство. 2012. № 4. С. 12–13.
154. Саттаров В.Н., Борисов И.М., Туктаров В.Р. и др. Влияние автотранспорта на среду обитания медоносных пчел в Республике Башкортостан // Пчеловодство. 2011а. № 3. С. 10–11.
155. Саттаров В.Н., Борисов И.М., Шарипов Р.А. и др. Влияние пестицидов на медоносных пчел // Пчеловодство. 2011б. № 4. С. 7–9.
156. Саттаров В.Н., Мигранов М.Г. Башкирская бортевая пчела // Биология в школе. 2007. Т. 4. С. 15–18.
157. Саттаров В.Н., Мигранов М.Г., Николенко А.Г. ДНК-анализ в пчеловодстве // Пчеловодство. 2005. № 4. С. 25.
158. Саттаров В.Н., Николенко А.Г. Популяционно-генетический полиморфизм башкирской популяции медоносной пчелы // Научно-практическая конференция, посвященная 70-летию Башкирского государственного аграрного университета и факультета ТП и ППЖ. Уфа, 2000. С. 84.
159. Саттаров В.Н., Смирнов А.М., Туктаров В.Р., Мигранов М.Г. Пчеловодство. Уфа: Башкирский государственный педагогический университет (БГПУ), 2010. 434 с.

160. Саттаров В.Н., Туктаров В.Р. и др. Морфотипная структура популяции медоносных пчел (*Apis mellifera*) на территории Республики Башкортостан // Фундаментальные исследования, 2014. № 5 (3) С. 515–518.
161. Саттаров В.Н., Туктаров В.Р., Борисов И.М. и др. Влияние стационарных экотоксикантов на среду обитания медоносных пчел в Республике Башкортостан // Пчеловодство. 2011. № 2. С.8–9.
162. Севастьянов Б.Г. Анолит, католит // Пчеловодство. 2006. № 4. С. 22–24.
163. Севастьянов В.Д. Влияние ростовых веществ на размножение и развитие пчел // Пчеловодство. 1952. № 3. С. 28.
164. Сидоров Н.Г. Симбионты медоносной пчелы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1968. 24 с.
165. Сиротина М.И. Анализ гемолимфы вредителей. Гематологический контроль при разработке микробиологической борьбы с колорадским жуком // Доклады АН СССР, 1961. Т. 140. № 3. С. 720–723.
166. Смирнов А.М., Туктаров В.Р. Болезни и вредители медоносных пчел. М.: Пенаты, 2005. 136 с.
167. Смирнов А.М., Туктаров В.Р. Болезни и вредители медоносных пчел. Уфа: БГАУ, 2004. 134 с.
168. Смирнов А.М., Туктаров В.Р. Новое в обработке экстерьера // Пчеловодство. 1991. № 3. С.4–6.
169. Смирнов А.М., Туктаров В.Р., Абдрахманов И.Б., Закиров Н.И., Игнатъева Г.И., Мустафина А.Г. Средство для борьбы с бактериозами пчел / Патент РФ № 2121789. М., 1998. 6 с.
170. Смирнов А.М., Туктаров В.Р., Закиров Н.И. Болезни пчел: ветеринарные препараты в пчеловодстве. Учебное пособие. М.-Уфа: Изд-во БашГАУ, 2003. 131 с.
171. Смирнов А.М., Туктаров В.Р., Саттаров В.Н. и др. Методология фундаментальных исследований популяций *Apis mellifera* L., 1758: монография. Уфа: Башкирский ГАУ, 2012. 108 с.
172. Сотников А.Н., Гусева Л.Н., Гробов О.Ф., Казарян Л.Г. Бактопол – новый противогнильцовый препарат // Пчеловодство. 1997. № 4. С. 21–23.
173. Талитов А.Н., Янбаев Ю.А., Юмагузин Ф.Г. Морфологическая и генетическая изменчивость пчелы медоносной (*Apis mellifera mellifera* L.) в Башкирском Зауралье. Уфа, 2007. 110 с.
174. Таранов Г.Ф. Корма и кормление пчел. М.: Россельхозиздат, 1986. 160 с.
175. Тетюшев В.Е. О подкормке пчел дрожжами с гетероауксином // Пчеловодство. 1953. № 4. С. 57.
176. Тимашева О.А. Подбор фитогормонов и доз // Пчеловодство. 2004. № 3. С. 12–14.

177. Тимашева О.А., Бойценюк Л.И. Фитогормоны и зимовка пчел // Пчеловодство. 2003. № 6. С. 15–16.
178. Тимофеев Н.П. Эффект малых доз экдистероидов в пчеловодстве: мат-лы IV междунар. науч.-практ. конф. «Селекция, экология, технология возделывания и переработки нетрадиционных растений». Симферополь: Таврия, 1996. С. 231.
179. Титарев В.М. Болезни пчел и их предупреждение // Пчеловодство. 2007. № 8. С. 31–34.
180. Туктаров В.Р. Новое в лечении бактериальных болезней пчел // Сборник материалов международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы животноводства РБ». Уфа: Гилем, 2000. С. 158–160.
181. Туктаров В.Р., Галиуллин Д.А. Ветеринарные препараты в пчеловодстве. Уфа: БГАУ, 2011. 136 с.
182. Туктаров В.Р., Суюндукова Г.Я. Изыскание новых эффективных препаратов для лечения европейского гнильца пчел: мат-лы III Всеросс. науч.-практ. конф. «Устойчивое развитие территорий: теория и практика». 19 мая 2011 г. Сибай, 2011. С. 286–288.
183. Туктаров В.Р., Суюндукова Г.Я. Исследование бактерицидного воздействия новых препаратов на возбудителей европейского гнильца // Аграрная наука. 2012. № 1. С. 27–28.
184. Туктаров В.Р., Фархутдинов Р.Г., Саттаров В.Н., Юмагузин Ф.Г., Шелехов Д.В., Туктарова Ю.В. Оценка породной принадлежности медоносных пчел *Apis mellifera* L., 1758 // Методические рекомендации. Уфа: БГАУ, 2014. 104 с.
185. Туктарова Ю.В., Фархутдинов Р.Г. Особенности миграции спор *Ascosphaera apis* на территории продуктивного лета пчел // Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2013. № 1(9). С. 55–58.
186. Удина И.Г., Горячева И.И., Авдеев Н.В., Петухов А.В. Молекулярно-генетическая и морфометрическая характеристика популяций пчел Красновишерского района и Коми-Пермяцкого округа Пермского края: материалы международной конференции «Пчеловодство – XXI век. Темная пчела (*Apis mellifera mellifera* L.) в России». М., 2008. С. 108–110.
187. Фадеева Н.И., Шульгина М.В., Глушков Р.Г. Молекулярно-биологические особенности антибактериального действия производных 4-хинолон-3-карбоновой кислоты // Химико-фармацевтический журнал. 1993. Т. 27. № 5. С. 4–19.

188. *Фархутдинов Р.Г., Кудоярова Г.Р., Туктарова Ю.В., Веселов С.Ю.* Твердофазный иммуноферментный анализ содержания фитогормонов в нектаре, пыльце и меде // Вестник БГАУ, 2010. № 4 (16). С. 9–14.
189. *Фархутдинов Р.Г., Туктаров В.Р., Ишемгулов А.М.* Медоносные ресурсы. Практикум. Уфа: БГАУ, 2010. 100 с.
190. *Фархутдинов Р.Г., Туктаров В.Р., Ишемгулов А.М.* Медоносные ресурсы. Уфа: БГАУ, 2013. 224 с.
191. *Фархутдинов Р.Г., Хисамов Р.Р., Кулагин А.А., Юмагузин Ф.Г., Таибулатов Р.К., Хасанов Ф.Р.* Ресурсы медоносных растений заповедной горно-лесной зоны Республики Башкортостан // Аграрная Россия. 2013. № 10. С. 41–46.
192. *Фатхиев Ф.Ф.* Сохраним башкирскую бортевую пчелу // Пчеловодство. 1991. № 7. С. 10–11.
193. *Флоренсов В.А., Пестова И.М.* Очерки эволюционной иммуноморфологии. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 1990. 245 с.
194. *Фрунзе О.Н., Петухов А.В., Максимов А.Ю.* Активность каталазы пчел летней и осенней генераций // Пчеловодство. 2009. № 2. С. 23.
195. *Хайбуллина Л.А.* Не купите подделку бурзянского меда! Иргизлы: ФГБУ Государственный заповедник «Шульган-Таш», 2013.
196. *Хамадиева А.Р., Кутлин Н.Г., Шареева З.В., Назмиев Б.К., Салтыкова Е.С., Поскряков А.В., Николенко А.Г.* Влияние препарата на основе хитозана на зимостойкость пчел // Пчеловодство. 2012. № 3. С. 18–20.
197. *Харитонов Н.Н.* Влияние различных факторов на устойчивость пчел к заболеваниям // Пчеловодство. 2012. № 4. С. 24–27.
198. *Херольд Э., Вайс К.* Новый курс пчеловодства. Основы теоретических и практических знаний. М.: АСТ: Астрель, 2007. 368 с.
199. *Херольд Э., Лейбольд Г.* Лекарство из улья: мед, пыльца. М.: АСТ: Астрель, 2006. 238 с.
200. *Хидешети А.Л.* Испытания нуклеусов // Пчеловодство. 1970. № 9. С. 13–15.
201. *Чаньшиев З.Г., Смирнов А.М.* Диагностика и лечение варроатоза пчел. Пути повышения эффективности пчеловодства Башкирии. Ульяновск, 1977. С. 51–58.
202. *Черевко Ю.А.* Гетерозис при чистопородном разведении пчел // Пчеловодство. 1995. № 2. С. 17–19.
203. *Черевко Ю.А., Аветисян Г.А.* Пчеловодство. М.: АСТ: Астрель, 2007.
204. *Черевко Ю.А., Бойценок М.И., Верещака И.Ю.* Пчеловодство. М.: Колос, 2008. 384 с.
205. *Черевко Ю.А., Черевко Л.Д., Бойценок Л.И., Кочетов А.С.* Пчеловодство. М.: Колос, 2006. 296 с.

206. Черемшанский В.М. Описание Оренбургской губернии в хозяйственно-статистическом, этнографическом и промышленном отношении. Уфа: Тип. Оренбург. Губернского Правления, 1859. 472 с.
207. Чиглицев Г.И. О породных признаках бортевых пчел // Пчеловодство. 1962. № 2. С. 45–46.
208. Чупахин О.Н., Чарушин В.Н., Мокрушина Г.А., Котовская С.К., Капленко И.В., Карпин И.В., Петрова Г.М., Сидоров Е.О., Нефедов О.М., Волчков Н.В., Липкинд М.Б., Шайдулов В.С., Заболотских В.Ф., Шитилов А.И., Толстиков Г.А., Груздев В.А., Навашин С.М., Фомина И.П. Способ получения 1-этил-6-фтор-7-(4-метилпиперазинил)-4-оксо-1,4-дигидро-3-хинолинкарбоновой кислоты / Патент СССР № 1766921. М., 1992. 7 с.
209. Шагимухаметов Р.Б. Сохранить башкирских пчел // Пчеловодство. 1999. № 4. С. 14–15.
210. Шакиров Д.Т. Нужны не слова, а дела // Пчеловодство. 1987. № 12. С. 9.
211. Шангараева Г.С., Балтаев У.А., Одинокоев В.Н. Экдистерон как оздоравливающий и поддерживающий фактор при зимовке пчел // Пчеловодство. 1998, № 6. С. 18.
212. Шареева З.В., Ильясов Р.А., Кутлин Н.Г., Поскряков А.В., Николенко А.Г. // Пчеловодство северных районов Республики Башкортостан. Инновации в пчеловодстве: материалы международной научно-практической конференции (11–14 октября 2008 г., г. Адлер). Рыбное, 2009. С. 13–17.
213. Шарипов А.Я. Трофические конкуренты бурзянской бортевой пчелы // Пчеловодство. 2013. № 5. С. 10–12.
214. Шатров Д.Т. Улучшение и размножение местных (башкирских) пчел // Пчеловодство. 1963. № 4. С. 13–15.
215. Шафииков И.В. Изучение и селекция бурзянских бортевых пчел Башкирского государственного заповедника: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: ТСХА, 1978. 16 с.
216. Шафииков И.В. Искусство пчеловода. Уфа: Китап, 2009. 192 с.
217. Шафииков И.В., Аветисян Г.А. Аналитическая селекция бурзянских бортевых пчел // Пчеловодство. 1976. № 3.
218. Шафииков И.В., Баймуратов А.Г. Башкирские пчелы // Пчеловодство. 2002. № 4. С. 12–14.
219. Шафиикова В.М., Фархутдинов Р.Г. Влияние фитопрепарата «Фитоаск» на активность фермента каталазы и пероксидазы у пчелы медоносной *Apis mellifera mellifera* // Вестник Башкирского государственного университета. 2013. Т. 18. № 4. С. 1085–1087.

220. Шульгина М.В., Фадеева Н.И., Калинина Л.М., Тарасов В.А. Особенности ДНК-повреждающего действия некоторых антибактериальных препаратов // Химико-фармацевтический журнал. 1995. Т. 29. № 6. С. 10–12.
221. Шураков А.И., Еськов Е.К., Коробов Н.В. Петухов А.В., Симанков М.К., Субботин В.А. Сохранение генофонда среднерусских пчел и основные направления развития пчеловодства в Пермской области. Пермь: Перм. гос. пед. ун-т, 1999. 31 с.
222. Юмагузин Ф.Г. Из истории бортевых знаков // Изучение природы в заповедниках Башкортостана. Миасс: Геотур, 1999. С. 53–57.
223. Юмагузин Ф.Г. История и современное состояние бурзянской бортевой пчелы. Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. 112 с.
224. Юмагузин Ф.Г. История и современное состояние бурзянской бортевой пчелы. Уфа: Гилем, 2010. 107 с.
225. Юмагузин Ф.Г. Морфофункциональное развитие летательной мышцы, восковой железы и механизм генетико-популяционной изменчивости бурзянской бортевой пчелы: дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2000. 135 с.
226. Юмагузин Ф.Г. Популяционная морфология бурзянской бортевой пчелы *Apis mellifera mellifera* L.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2011. 24 с.
227. Юмагузин Ф.Г., Косарев М.Н., Маннапов А.Г., Нугуманов Р.Г. Экстерьерные признаки рабочих пчел материнских и отцовских семей пасеки № 2 «Капова пещера» природного заповедника «Шульган-Таш» // Сб. Морфологические, функциональные показатели систем организма в норме и при профилактике инфекционных, инвазионных болезней биологически активными препаратами. М. – Уфа, 1999. С. 228–235.
228. Юмагузин Ф.Г., Сафаргалин А.Б. Активность каталазы ректальных желез у медоносных пчел // Аграрная наука. 2009. № 10. С. 24–30.
229. Юмагузин Ф.Г., Сафаргалин А.Б. Сезонные изменения активности каталазы ректальных желез // Пчеловодство. 2013. № 8. С. 18–19.
230. Юрьев А.А. Отчет по исследованию состояния пчеловодства Уфимской губернии летом 1900 года // Сельскохозяйственный листок. 1901. № 1.
231. Яковлев В.П., Яковлев С.В. Моксифлоксацин. Новый антимикробный препарат из группы фторхинолонов. М.: Информэлектро, 2002. 160 с.
232. Alburaki M., Bertrand B., Legout H., Moulin S., Alburaki A., Sheppard W.S., Garnery L. A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria. BMC Genetics, 2013. V. 14 (117). doi:10.1186/1471-2156-14-117.
233. Amdam G.V., Norberg K., Hagen A., Omholt S.W. Social exploitation of vi-

- tellogenin. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003. V. 100. P. 1799–1802.
234. Ameline L.-P., Bertrand S., Edmond D., Floriane L. Preserving Local Bee Population And Beekeeping Heritage In A French National Park // XXXXIII International Apicultural Congress, 29 September – 04 October 2013, Kyiv, Ukraine, 2013. P. 125.
235. Anderson D.L., Trueman J.W.H. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species // Experimental and Applied Acarology, 2000. V. 24 (3). P. 165–189.
236. Aronstein K.A., Murray K.D., Saldivar E. Transcriptional responses in honey bee larvae infected with chalkbrood fungus // BMC Genomics, 2010. V. 11 (391). DOI: 10.1186/1471–2164–11–391
237. Ashhurst D.E., Glenn R.A. Some histochemical observations on the blood cells of the wax moth, *Galleria mellonella* L. J. morphol., 1964. V. 114. P. 247–253.
238. Bai C., Vanhaecke M., Degheele D. Cytopathology of *Spodoptera littoralis* Bois. midgut epithelium following treatment with δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* Berliner // Meded. Fac. Landbouwwetensch. Rijksuniv. Gent., 1984. V. 49. P.875–884.
239. Belloy L., Imdorf A., Berthoud H., Kuhn R., Charriere Jean-D., Fries I., Forsegren E. Spatial distribution of *Melissococcus plutonius* in adult honey bees collected from apiaries and colonies with and without symptoms of European foulbrood // Apidologie. 2007. № 38. P. 136–140.
240. Chen J.S., Sappington T.W., Raikhel A.S. Extensive sequence conservation among insect, nematode, and vertebrate vitellogenins reveals ancient common ancestry // Journal of Molecular Evolution, 1997. V. 44. P. 440–451.
241. Chomzynski P., Sacchi N. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chlorophorm extraction. // Anal. Biochem., 1987. V. 162. P. 156–159.
242. Clarke K.E., Olroyd B.P., Javier J. et al. Origin of honeybees (*Apis mellifera* L.) from the Yucatan peninsula inferred from mitochondrial DNA analysis // Molecular Ecology. 2001. V. 10. P. 1347–1355.
243. Clarke K.E., Rinderer T.E., Franck P., Quezada-Euan J.J.G., Oldroyd B.P. The Africanization of honey bees (*Apis mellifera* L.) of the Yucatan: a study of a massive hybridization event across time // Evolution. 2002. V. 56. No. 7. P. 1462–1474.
244. Cooper B.A. The honeybees of the British Isles. Derby, UK: British Isles Bee Breeder's Association, 1986. 152 p.

245. Cornuet J.-M., Garnery L. Mitochondrial DNA variability in honeybees and its phylogeographic implications // *Apidologie*, 1991. V. 22. P. 627-642.
246. Cornuet J.-M., Garnery L., Solignac M. Putative origin and function of the COI-COII intergenic region of *Apis mellifera* L. mitochondrial DNA // *Genetics*, 1991. V. 128. P. 393-403.
247. Czajka M.C., Lee R.E. A rapid cold-hardening response protecting against cold shock injury in *Drosophila melanogaster* // *J. Exp. Biol.*, 1990. V.148. P.245-254.
248. Davis B.J. Disc electrophoresis. 11. Methods and application to human serum proteins. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1964. V 121. P. 404-427.
249. Dews J.E., Milner E. Breeding better bees using simple modern methods, British Isle Bee Breeder's Association, Derby UK, 1991.
250. Diehl-Jones W.L., Mandato C.A., Whent G., Downer R.G.H. Monoaminergic regulation of hemocyte activity // *J. Insect Physiol.*, 1996. V. 42 (1). P. 13-19.
251. Doughty S., Luck J., Goodman R. Evaluating alternative antibiotics for control of European Foulbrood disease. Barton, 2004. 45 p.
252. Dunn P.E. Humoral immunity in insects immune strategy appeared to correspond to life-history characteristics // *Bioscience*, 1990. V. 40. (10). P. 738-744.
253. Engel M.S. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; *Apis*) // *J. Hym. Res.*, 1999. V. 8. P. 165-196.
254. Engels W. Occurrence and significance of vitellogenins in female castes of social Hymenoptera // *Integrative and Comparative Biology*, 1974. V. 14. P. 1229-1237.
255. Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Waltham. MASS., USA, 1943. P. 46-140.
256. Estoup A., Garnery L., Solignac M., Cornuet J. Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: Hierarchical genetic structure and tests of infinite allele and stepwise mutation models // *Genetics*, 1995. V. 140. P. 679-695.
257. Estoup A., Solignac M., Cornuet J. Precise assessment of the number of patriline and of genetic relatedness in honeybee colonies. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1994. V. 258. P. 1-7.
258. Feldlaufer M.F., Knox D.A., Lusby W.R., Shimanuki H. Antimicrobial activity of fatty acids against *Bacillus larvae*, the causative agent of American foulbrood disease // *Apidologie*. 1993. V. 24. P. 95-99.

259. Forsgren E., Lundhagen A.C., Indorf A., Fries I. Distribution of *Melissococcus plutonius* honeybee colonies with and without symptoms of European foulbrood // *Microbial Ecology*, 2005. V. 50 (3). P. 369–374.
260. Foti N., Lungu M., Pelimon P. et al. Studies on the morphological characteristics and biological traits of the bee populations in Romania // *Proc. Int. Beekeep. Congr.*, 1965. V. 20. P. 182–188.
261. Franck P., Garnery L., Celebrano G. et al. Hybrid origins of the Italian honeybees, *Apis mellifera ligustica* and *A.m.sicula* // *Mol. Ecol.*, 2000b. V. 9. P. 907–923.
262. Franck P., Garnery L., Loiseau A. et al. Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data // *Heredity*, 2001. V. 86. P. 420–430.
263. Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M. Molecular conformation of a fourth lineage in honeybees from Middle-East // *Apidologie*, 2000a. V. 31. P. 167–180.
264. Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M. The origin of West European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): New insights from microsatellite and mitochondrial data. *Evolution*, 1998. V. 52. P. 1119–1134.
265. Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation // *Journal of Experimental Botany*, 2011. V. 62. P. 2431–2452.
266. Fries I.M., Feng F., da Silva A.J. et al. *Nosema ceranae* sp (*Microspora*, *Nosematidae*), morphological and molecular characterization of a microsporidian parasite of the Asian honey bee *Apis cerana* (*Hymenoptera*, *Apidae*) // *Eur. J. Protistol.*, 1996. V. 32. P. 356–365.
267. Garnery L., Cornuet J.-M., Solignac M. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Mol. Ecol.*, 1992. V. 1. P. 145–154.
268. Garnery L., Franck P., Baudry E., Vautrin D., Cornuet J.-M., Solignac M. Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A.m.iberica*). I. Mitochondrial DNA. *Genetics, Selection, Evolution*, 1998a. V. 30. P. 31–47.
269. Garnery L., Franck P., Baudry E., Vautrin D., Cornuet J.-M., Solignac M. Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A.m.iberica*). II. Microsatellites. *Genetics, Selection, Evolution*, 1998b. V. 30. P. 49–74.
270. Garnery L., Mosshine E.H., Oldroyd B.P., Cornuet J.-M. Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honey bee populations // *Molecular Ecology*, 1995. V. 4. P. 465–471.

271. Gillespie J., Kanost M.R. Biological mediators of insect immunity. *Annu. Rev. Entomol.*, 1997. V. 42. P. 611–643.
272. Gilliam M., Taber S., Lorenz B.J., Prest D.B. Factors affecting development of chalkbrood disease in colonies of honey bees, *Apis mellifera*, fed pollen contaminated with *Ascosphaera apis* // *Journal of Invertebrate Pathology*. 1988. V. 52. P. 314–325.
273. Gorbachev K.A. Caucasian gray mountain bee, *Apis mellifera* var. *Caucasica*, and its position among the other bees. Tbilisi: Kavkazskaja shelkovodstvennaja stantsija, 1916. 39 p.
274. Haberl M., Tautz D. Tri- and tetranucleotide microsatellite loci in honey bees (*Apis mellifera*) – a step towards quantitative genotyping // *Molecular Ecology*, 1999. V. 8. P. 1351–1362.
275. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl Acids Symp Ser.*, 1999. V. 41. P. 95–98.
276. Hornitzky M. Fatty acids – an alternative control strategy for honeybee diseases. RIRDC Publication. 2003. V. 03–028. 18 p.
277. Hornitzky M. Treating European Foulbrood in Australian Honeybees. Rural Industries Research and Development Corporation Brochure. Barton: RIRDC, 2010. № 10–012. 27 p.
278. Ivanova E.N., Staykova T.A., Bouga M. Allozyme variability in honey bee populations from some mountainous regions in the southwest of Bulgaria // *J. Apic. Res.*, 2007. V. 46. P. 3–7.
279. Jahagirdar A.P., Milton G., Wiswanata T., Downer R.G.H. Calcium involvement in mediating the action of octopamine and hypertrehalosemic peptides on insect hemocytes. *FEBS*, 1987. V. 219. P. 83–87.
280. Jensen A.B., Palmer K.A., Boomsma J.J., Pedersen B.V. Varying degrees of *Apis mellifera ligustica* introgression in protected populations of the black honeybee, *Apis mellifera mellifera*, in northwest Europe. *Molecular Ecology*, 2005. V. 14. P. 93–106.
281. Jensen A.B., Pedersen B.V. Honeybee Conservation: a case story from Læsø island, Denmark, in: Lodesani M., Costa C. Beekeeping and conserving biodiversity of honeybee. Sustainable bee breeding. Northern Bee Books, Hebden Bridge, 2005. P. 142–164.
282. Kauhausen-Keller D., Keller R. Morphometrical control of pure race breeding of honeybee (*Apis mellifera* L.) // *Apidologie*, 1994. V. 25. P. 133–143.
283. Kent C., Issa A., Bunting A.C., Zayed A. Adaptive evolution of a key gene affecting queen and worker traits in the honey bee, *Apis mellifera* // *Molecular Ecology*. 2011. V. 20. P. 5226–5235.

284. *Kiesenwetter E.A.H.* von. Ueber die Bienen des Hymettus. Berliner Entomologische Zeitschrift, 1860. V. 4. P. 315–317.
285. *Kryger P., Francis R.M., Amiri E., Meixner M., Bouga M., Costa C.* Genetic Diversity And Honey Bee Vitality. XXXXIII International Apicultural Congress, 29 September - 04 October 2013, Kyiv, Ukraine, 2013. P. 110.
286. *Kumar S., Tamara K., Nei M.* MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment // Briefing in bioinformatics, 2004. V. 5 (2). P. 150–163.
287. *Lai-Fook J.* The structure of the hemocytes of *Calpodex ethlius* Lepidoptera // J. morphol., 1973. V. 139. P. 9–86.
288. *Lanot R., Zachary D., Holder F., Meister M.* Postembryonic hematopoiesis in *Drosophila* // Developmental Biology, 2001. V. 230. P. 243–257.
289. *Linnaeus C.* Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1758. 824 p.
290. *Matz G.* Acquisition d'une de l'encapsulation par les hemocytes de *Locusta migratoria* (L.) (Insecte Orthoptera). C.R. Acad. Sci., 1987. V. 305 (1). P. 11–13.
291. *Maul V., Hähnlle A.* Morphometric studies with pure bred stock of *Apis mellifera carnica* Pollmann from Hessen // Apidologie, 1994. V. 25. P. 119–132.
292. *Maurizio A., Louveaux J., Vorwohl G.* Methods of melissopalynology // Bee World, 1970. V. 51 (3). P. 125–138.
293. *McCarthy C.* Chromas: version 1.3. Brisbane, Griffith University. 1996.
294. *Meixner M.D., Büchler R., Costa C., Francis R.M., Hatjina F., Kryger P., Uzunov A., Carreck N.L.* Honey bee genotypes and the environment // Journal of Apicultural Research, 2014. V. 53 (2). P. 183–187.
295. *Meixner M.D., Leta M.A., Koeniger N., Fuchs S.* The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of *Apis mellifera* – *Apis mellifera simensis* n. ssp // Apidologie, 2011. V. 42. P. 425–437.
296. *Meixner M.D., Pinto M.A., Bouga M., Kryger P., Ivanova E., Fuchs S.* Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. In V Dietemann; J D Ellis; P Neumann (Eds). The COLOSS BEEBOOK. V. I: standard methods for *Apis mellifera* research // Journal of Apicultural Research, 2013. V. 52 (4).
297. *Miguel I., Baylac M., Iriondo M.* et al. Both geometric morphometric and microsatellite data consistently support the differentiation of the *Apis mellifera* M evolutionary branch // Apidologie, 2011. V. 42. P. 150–161.

298. Mitscher L.A. Bacterial topoisomerase inhibitors: Quinolone and pyridone antibacterial agents. Chem. Rev. 2005. № 105. P. 559–592.
299. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics, 1978. V. 2. P. 341–369.
300. Nelson C.M., Ihle K.E., Fondrk M.K. et al. The gene vitellogenin has multiple coordinating effects on social organization // PLoS Biology, 2007. V. 5. e62.
301. Neuwirth M. The structure of the hemocytes of *Galleria mellonella* Lepidoptera // J. morphol., 1973. V. 139. P. 105–113.
302. Ornstein L. Disk electrophoresis. I. Background and theory. Ann. New York Acad. Sci., 1964. V. 121. P. 321–349.
303. Oudemans A.C. On a new genus and species of parasitic acari. Notes Leiden Mus., 1904. V. 24. P. 216–222.
304. Papachristoforou A., Rortais A., Bouga M., Arnold G., Garnery L. Genetic characterization of the Cyprian honey bee (*Apis mellifera cypria*) based on microsatellites and mitochondrial DNA polymorphisms // J. apic. sci., 2013. V. 57 (2). P. 127–134. DOI: 10.2478/jas-2013-0023
305. Peer D.F. Further studies on the mating range of the honey bee. Can. Entomol., 1957. V. 89. P. 108–110.
306. Pinto M.A., Henriques D., Chávez-Galarza J., Kryger P., Garnery L., van der Zee R., Dahle B., Soland-Reckeweg G., de la Rúa P., Dall'Olio R., Carreck N.L., Johnston J.S. Genetic integrity of the Dark European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) from protected populations: a genome-wide assessment using SNPs and mtDNA sequence data // Journal of Apicultural Research, 2014. V. 53 (2). P. 269–278.
307. Podani J. SYN-TAX IV: Computer programs for data analysis in ecology and systematic on IBM-PC and Macintosh Computers // J. Podani. Trieste, 1990. 145 p.
308. Pollmann A. Wert der verschiedenen Bienennrassen und deren Varietäten. Berlin Leipzig: Voigt, 1879. 100 p.
309. Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity, 1995. V. 86. P. 248–249.
310. Rortais A., Strange J., Dechamp N., Arnold G., Sheppard W.S., Garnery L. Genetic structure and functioning of a honeybee population in South-West of France: Application to bee conservation // First European Conference of Apidology, Udine 19–23 September, 2004. P. 37–38.
311. Ruttner F. Biogeography and Taxonomy of Honey bees. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1988. 288 p.

312. Ruttner F., Tassencourt L., Louveaux J. Biometrical statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. // *Apidologie*. 1978. V. 9. P. 363–382.
313. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // *Molecular Biology and Evolution*. 1987. V. 4. P. 406–425.
314. Sandroock C., Tanadini M., Tanadini L.G., Fauser-Misslin A., Potts S.G., Neumann P. Impact of Chronic Neonicotinoid Exposure on Honeybee Colony Performance and Queen Supersedure. *PLoS ONE*, 2014. V. 9 (8). e103592. doi: 10.1371/journal.pone.0103592
315. Sappington T.W., Raikhel A.S. Molecular characteristics of insect vitellogenins and vitellogenin receptors // *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1998. V. 28. P. 277–300.
316. Seehuus S.C., Norberg K., Gimsa U. et al. Reproductive protein protects sterile honey bee workers from oxidative stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2006. V. 103. P. 962–967.
317. Sheppard W.S., Arias M.C., Greech A., Meixner M.D. *Apis mellifera ruttneri*, a new honey bee subspecies from Malta // *Apidologie*, 1997. V. 28. P. 287–293.
318. Sheppard W.S., Meixner M.D. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia // *Apidologie*, 2003. V. 34. P. 367–375.
319. Sheppard W.S., Smith D.R. Identification of African derived bees in the Americas: a survey of methods. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 2000. V. 93 (2). P. 159–176.
320. Shimanuki H., Knox D.A. Susceptibility of *Bacillus larvae* to Terramycin. *Am. Bee J.* 1994. V. 134. P. 125–126.
321. Skorikov A.S. Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Honigbienevarassen. *Rep. Ap. Ent.*, 1929. V. 4 (I-V). P. 1–60.
322. Smith D.R., Brown W.M. Polymorphisms in mitochondrial DNA of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera*). *Experientia*, 1988. V. 44. P. 257–260.
323. Smith D., Harris A., Johnson J., Silbergeld E., Morris Jr. J. Animal antibiotic use has an early but important impact on the emergence of antibiotic resistance in human commensal bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99. P. 6434–6439.
324. Soland-Reckeweg G., Heckel G., Neumann P., Fluri P., Excoffier L. Gene flow in admixed populations and implications for the conservation of the Western honeybee, *Apis mellifera*, *J. Insect Conserv.*, 2008. DOI: 10.1007/s10841-008-9175-0.

325. Solignac M., Vautrin D., Loiseau A., Mougel F., Baudry E., Estoup A., Garnery L., Haberl M., Cornuet J.-M. Five hundred and fifty microsatellite markers for the study of the honeybee (*Apis mellifera* L.) genome // Molecular ecology notes, 2003. V. 3. P. 307–311.
326. Spinola S.M. Insectorum Liguria. Genoa: P. Cajetani, 1806. 160 p.
327. Strachecka A., Olszewski K., Paleolog J., Borsuk G., Bajda M., Krauze M., Merska M., Chobotow J. Coenzyme Q10 treatments influence the lifespan and key biochemical resistance systems in the honeybee, *Apis mellifera* // Archives of insect biochemistry and physiology, 2014. V. 86 (3). P. 165–179.
328. Strange J.P., Garnery L., Sheppard W.S. Morphological and molecular characterization of the Landes honey bee (*Apis mellifera* L.) ecotype for genetic conservation // J. Insect Conserv., 2008. V. 12. P. 527–537.
329. Strange J.P., Garnery L., Sheppard W.S. Persistence of the Landes ecotype of *Apis mellifera mellifera* in southwest France: confirmation of a locally adaptive annual brood cycle trait // Apidologie. 2007. V. 38. P. 259–267.
330. Tielecke H. Der Einfluß sublethaler Dosen on Insektiziden auf die biologischen Daten und auf die Resistenz bildung einiger Insekten. Arch. Phytopathol. und Pflanzenschutz, 1997. V. 13. P. 277–288.
331. Tufail M., Takeda M. Molecular characteristics of insect vitellogenins // Journal of Insect Physiology. 2008. V. 54. P. 1447–1458.
332. Veselov S.U. et al. Modified Solvent Partitioning Scheme Providing Increased Specificity and Rapidity of Immunoassay for IAA. Physiol. Plantarum, 1992. V. 86. P. 93–96.
333. Vieira J., Messing J. Production of single-stranded plasmid DNA. Methods in enzymology. N.Y. Acad. Press, Inc., 1987. V. 153 (D). P. 3–11.
334. von der Ohe W., Oddo L.P., Piana M.L., Morlot M., Martin P. Harmonized methods of melissopalynology // Apidologie, 2004. V. 35. P. 18–25.
335. Waite R.J., Jackson S., Thompson H.M. Preliminary investigations into possible resistance to oxytetracycline in *Mellisococcus plutonius*, a pathogen of honey bees // Letters in Applied Microbiology. 2003. V. 36. P. 20–24.
336. Watson M.J.O., Hoffmann A.A. Acclimation, cross-generation effects, and the response to selectin for increased cold resistance in *Drosophila* // Evolution USA, 1996. V. 50. P. 1182–1192.
337. White G.F. The bacteria of the apiary, with special reference to bee diseases. Bureau of Entomology Technical Series no. 14. U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C., 1906.
338. Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H. et al. Thrice out of Africa: Ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera* // Science. 2006. V. 314. P. 642–645.

339. *Wright S.* Breeding structure of populations in relation to speciation // *American Naturalist*, 1940. V. 74. P. 232–248.
340. *Wright S.* *Evolution and the Genetics of Populations, Variability within and among natural populations*. Chicago: University of Chicago Press, 1978. 590 p.
341. *Yocum G.D., Denlinger D.L.* Anoxia blocks thermotolerance and the induction of rapid cold hardening in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis* // *Physiol. Entomol.*, 1994. V. 19. P. 152–158.
342. *Zander E.* Tierische Parasiten als Krankheitserreger bei der Biene, *Leipziger Bienenztg.*, 1909. V. 24. P. 147–166.
343. *Zhang Z.-Q.* Notes on *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) parasitic on honeybees in New Zealand. *Systematic and Applied Acarology*. Special Publications, 2000. V. 5. P. 9–14.

Оглавление

| | |
|---|-----------|
| Сведения об авторах | 3 |
| Пояснения к употреблению унифицированных терминов и определений, варианты их перевода на английский язык | 7 |
| Введение | 9 |
| Глава 1. История бортничества и пчеловодства | |
| Республики Башкортостан | 13 |
| 1.1. Формирование пчеловодства республики (Гиниятуллин М.Г., Туктаров В.Р., Мишуковская Г.С.) | 14 |
| 1.2. Возникновение и развитие добортowego пчеловодства республики (Косарев М.Н.) | 17 |
| 1.3. Развитие бортничества республики (Юмагужин Ф.Г.) | 20 |
| 1.4. Традиции бортничества республики (Косарев М.Н.) | 22 |
| 1.5. Современная популяция бурзянской бортовой темной лесной пчелы на Южном Урале (Ильясов Р.А., Косарев М.Н., Юмагужин Ф.Г.) | 27 |
| Глава 2. Особенности климата и медосбора | |
| в Республике Башкортостан | 34 |
| 2.1. Природно-климатические и медосборные условия Республики Башкортостан (Гиниятуллин М.Г., Мишуковская Г.С., Туктаров В.Р.) | 35 |
| 2.2. Нектароносные ресурсы заказника «Алтын Солок» и перспективы расширения ареала бурзянской бортовой темной лесной пчелы (Фархутдинов Р.Г., Юмагужин Ф.Г., Хисамов Р.Р.) | 40 |

| | |
|---|----|
| 2.3. Оценка содержания фитогормонов в нектаре, пыльце и меде темной лесной пчелы башкирской популяции (Фархутдинов Р.Г., Туктарова Ю.В.)..... | 47 |
| 2.4. Нектароносно-пыльценосная флора горно-лесной зоны заповедника «Шульган-Таш» (Курманов Р.Г., Ишбирдин А.Р.)..... | 60 |
| 2.5. Особенности пыльцевого состава липовых медов горно-лесной и лесостепной зон республики (Курманов Р.Г., Ишбирдин А.Р.)..... | 68 |
| 2.6. Особенности бурзянского бортевого меда (Косарев М.Н.)..... | 70 |
| 2.7. Характеристика меда бурзянской бортовой темной лесной пчелы и его качества (Юмагузин Ф.Г.)..... | 72 |

Глава 3. Разведение темной лесной пчелы

| | |
|--|-----|
| в Республике Башкортостан | 75 |
| 3.1. Особенности бурзянской бортовой темной лесной пчелы (Косарев М.Н.)..... | 76 |
| 3.2. Племенная работа в пчеловодстве республики (Гиниятуллин М.Г., Туктаров В.Р.)..... | 77 |
| 3.3. Получение плодных маток в условиях заповедника «Шульган-Таш» (Шарипов А.Я.)..... | 88 |
| 3.4. Изготовление и заселение бортей в заповеднике «Шульган-Таш» (Косарев М.Н.)..... | 93 |
| 3.5. Динамика численности и продуктивности бурзянской бортовой темной лесной пчелы (Косарев М.Н.)..... | 96 |
| 3.6. Особенности разведения бортовой темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш» (Косарев М.Н.)..... | 100 |
| 3.7. Экологическая связь нуклеусов с компонентами экосистем в заповеднике «Шульган-Таш» (Шарипов А.Я.) | 101 |

| | |
|--|-----|
| 3.8. Изучение полетов маток в естественных условиях обитания темной лесной пчелы (Шарипов А.Я.)..... | 105 |
| 3.9. Годовой жизненный цикл бурзянской бортевой темной лесной пчелы (Шарипов А.Я.)..... | 108 |
| 3.10. К вопросу о сохранении темной лесной пчелы (Сагтаров В.Н., Туктаров В.Р.)..... | 113 |

Глава 4. Болезни и иммунитет темной лесной пчелы

| | |
|---|-----|
| Республики Башкортостан..... | 121 |
| 4.1. Влияние степени заклещенности пчелиных семей на экстерьерные показатели рабочих пчел (Туктаров В.Р., Мишуковская Г.С.)..... | 122 |
| 4.2. Трофические и топические конкуренты бурзянской бортевой темной лесной пчелы (Шарипов А.Я.)..... | 125 |
| 4.3. Ветеринарно-санитарная характеристика башкирской популяции темной лесной пчелы при европейском гнильце (Туктаров В.Р., Суюндукова Г.Я.)..... | 130 |
| 4.4. Симбионты бортевой темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш» (Бакалова М.В.)..... | 151 |
| 4.5. Применение гомогената трутневого расплода в пчеловодстве для повышения продуктивности темной лесной пчелы башкирской популяции (Гиниятуллин М.Г., Сагтарова А.А.)..... | 155 |
| 4.6. Применение препаратов на основе хитозана против варроатоза темной лесной пчелы башкирской популяции (Салтыкова Е.С., Поскряков А.В., Николенко А.Г.)..... | 159 |
| 4.7. Применение фитосбора для лечения аскосфероза темной лесной пчелы башкирской популяции (Фархутдинов Р.Г., Ильясов Р.А., Юмагужин Ф.Г., Уразбахтина Н.А., Туктарова Ю.В., Шафикова В.М., Абдуллин М.Ф.)..... | 163 |
| 4.8. Реализация защитного ответа на действие бактериального препарата у темной лесной пчелы башкирской популяции | |

| | |
|---|-----|
| (Салтыкова Е.С., Гайфуллина Л.Р., Поскряков А.В., Николенко А.Г.)..... | 177 |
| 4.9. Различия в формировании клеточного иммунного ответа у разных подвидов пчел республики (Гайфуллина Л.Р., Салтыкова Е.С., Николенко А.Г.)..... | 183 |
| 4.10. Применение пробиотиков для повышения продуктивности темной лесной пчелы башкирской популяции (Мишуковская Г.С.)..... | 193 |

Глава 5. Идентификация темной лесной пчелы

| | |
|---|-----|
| в Республике Башкортостан | 198 |
| 5.1. Тарзальный индекс при идентификации темной лесной пчелы башкирской популяции (Юмагузин Ф.Г.)..... | 199 |
| 5.2. Морфометрические показатели темной лесной пчелы башкирской популяции в Зауралье (Юмагузин Ф.Г.)..... | 201 |
| 5.3. Кластерный анализ морфологических признаков бурзянской бортовой темной лесной пчелы (Юмагузин Ф.Г.)..... | 204 |
| 5.4. Сезонные изменения активности каталазы ректальных желез у темной лесной пчелы башкирской популяции (Юмагузин Ф.Г.)..... | 208 |
| 5.5. Оценка генофонда бурзянской бортовой темной лесной пчелы с использованием изоферментных маркеров (Юмагузин Ф.Г., Янбаев Ю.А.)..... | 212 |
| 5.6. Ареал бурзянской популяции темной лесной пчелы (Николенко А.Г., Ильясов Р.А., Поскряков А.В.)..... | 218 |
| 5.7. Полиморфизм митохондриальной ДНК темной лесной пчелы (Николенко А.Г., Поскряков А.В.)..... | 227 |
| 5.8. Молекулярно-генетическая идентификация темной лесной пчелы в заповеднике «Шульган-Таш» (Саттаров В.Н., Поскряков А.В., Николенко А.Г., Вахитов В.А.)..... | 234 |

| | |
|---|-----|
| 5.9. Морфотипы медоносной пчелы на территории Республики Башкортостан (Сагтаров В.Н., Туктаров В.Р., Земскова Н.Е.) | 238 |
| 5.10. Генетическая структура северной башкирской популяции темной лесной пчелы (Ильясов Р.А., Шареева З.В., Николенко А.Г.) | 243 |
| 5.11. Генетическая дифференциация уральской популяции темной лесной пчелы (Ильясов Р.А., Поскряков А.В., Петухов А.В., Николенко А.Г.) | 255 |
| 5.12. Диагностика темной лесной пчелы башкирской популяции на основе полиморфизма гена вителлогенина Vg (Ильясов Р.А., Поскряков А.В., Салтыкова Е.С., Николенко А.Г.) | 265 |
| Заключение | 275 |
| Литература | 279 |

Научное издание

Коллектив авторов

**ТЕМНАЯ ЛЕСНАЯ ПЧЕЛА
APIS MELLIFERA MELLIFERA L.
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**

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

Редактор: *Г.Р. Гайнуллина*
Технический редактор: *Ф.Д. Емалетдинов*
Компьютерная верстка: *А.Е. Вересов*

Подписано в печать 29.12.2015 г. Формат 60x84 ¹/₈. Бумага офисная «Снегурочка».
Гарнитура «TimesNewRoman». Печать на ризографе. Усл. печ. л. 17,96. Уч.-изд.л. 16,24.
Тираж 200 экз. Заказ №83

Издательство «Гилем» НИК «Башкирская энциклопедия».
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347)250-06-72, 250-06-80, 273-05-93
gilem@bashenc.ru, pr@bashenc.ru

Отпечатано в типографии НИК «Башкирская энциклопедия».
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347)250-06-72, 250-06-80, 273-05-93
gilem@bashenc.ru, pr@bashenc.ru