

УДК 574/577

КОЭВОЛЮЦИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ И ЧЕЛОВЕКА — АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ДВУХ ВИДОВ

© 2024 г. Р. А. Ильясов¹, Д. В. Богуславский¹, А. Ю. Ильясова¹,
В. Н. Саттаров^{2, *}, А. Г. Маннапов³

¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия

²Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, Уфа, Республика Башкортостан

³Российский государственный аграрный университет — МСХА

им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия

*e-mail: wener5791@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.05.2024 г.

После доработки 05.06.2024 г.

Принята в печать 09.06.2024 г.

Обсуждаются вопросы эволюции медоносной пчелы, формирования ее отношений с человеком, а также последствия domestikации на фоне селекции. Медоносная пчела (*Apis mellifera* L.) возникла более 100 млн л. н. на южном суперконтиненте Гондвана. Отношения между человеком и медоносной пчелой начали формироваться 10 тыс. л. н. До встречи с человеком пчела находилась в неизменном первоначальном виде. Сегодня этот вид в значительной степени изменен в результате одомашнивания и широко используется не только для производства меда, воска и маточного молочка, но и для опыления сельскохозяйственных культур во всем мире. Эволюция *A. mellifera* началась в Юго-Восточной Азии, а формирование подвидов — в Северной Африке, которые в дальнейшем распространились на север, в Западную Азию и Северную Европу. Встреча медоносной пчелы с человеком привела к революционным изменениям. Большинство подвидов пчел, сформированных около 100 тыс. л. н. были утеряны в результате гибридизации по вине человека. Данный процесс способствовал размыванию географических границ ареалов подвидов и создал новые угрозы для сохранения биологического и генетического разнообразия пчел. Использование локальных популяций медоносных пчел доказало их преимущества в устойчивости семей к факторам окружающей среды по сравнению с интродуцированными пчелами. Селекция подвидов и экотипов, адаптированных к условиям, формировавших их в процессе эволюции, играет важную роль в управлении медоносными пчелами, поскольку генетическое разнообразие поддерживает их эволюционный потенциал к адаптации. История взаимоотношений человека и медоносной пчелы является ключевым аспектом в понимании их современной экологической адаптации и для формирования дальнейшей стратегии взаимовыгодных отношений. Современный человек и пчела, несмотря на видимую независимость, стали взаимовыгодными партнерами, способными, благодаря сотрудничеству, повысить свою адаптацию, устойчивость и выживаемость в современном мире.

Ключевые слова: медоносная пчела, *Apis mellifera*, человек, коэволюция, одомашнивание, селекция, адаптация

DOI: 10.31857/S0042132424050042 **EDN:** OGQQEZ

ВВЕДЕНИЕ

Медоносная пчела (*Apis mellifera* L.) возникла на южном суперконтиненте Гондвана более 100 млн лет назад. Связь человека с пчелой насчитывает более 10 тыс. лет (Crane, 1975). В настоящее время этот вид в значительной степени одомашнен и используется не только для производства

продуктов пчеловодства, таких как мед, воск и маточное молочко, но и является основным видом насекомых, используемым для опыления сельскохозяйственных культур во всем мире (Aizen, Harder, 2009). *A. mellifera* первоначально эволюционировала в Африке, а затем распространилась на север через Западную Азию и За-

падную Европу (Whitfield et al., 2006), подразделившись аллопатрически на 33 физиологически, поведенчески и морфологически различных подвида (Ruttner, 1988; Ilyasov et al., 2020). Однако современное одомашнивание стерло различия между подвидами за счет их гибридизации практически на всем ареале (Parker et al., 2010). Воздействие человека на медоносных пчел за последние 150 лет усилилось до такой степени, что географические границы подвидов, которые когда-то считались четко определенными, радикально изменились (De la Rúa et al., 2009). Картина осложняется потоком генов между подвидами, который сейчас наблюдается в пределах географического региона вследствие импорта подвидов и гибридов из других местностей, а также трудностями в контроле скрещивания по сравнению с другими видами домашних животных (Franck et al., 2001; Soland-Reckeweg et al., 2009; Oleksa et al., 2013; Johnson, 2023). Из-за свободной торговли пчелиными семьями между странами и искусственного перемещения пчел в соответствии с предпочтениями промышленных пчеловодов формируется радикально иная картина границ ареалов популяций медоносных пчел по сравнению с той, которую можно было бы ожидать, исходя из их естественных границ и буферных зон. Значительное число подвидов *A. mellifera* по всей Европе и России в настоящее время сильно гибридизированы, что вызывает потерю биологического разнообразия и ведет к последующему исчезновению подвидов и экотипов (Soland-Reckeweg et al., 2009; Meixner et al., 2010; Pinto et al., 2014). Известно, что местные экотипы пчел являются максимально приемлемыми для использования в пчеловодстве благодаря их повышенной адаптации к местным условиям, и их утрата не может быть восполнена интродуцированными подвидами (Szabo, Lefkovitch, 1989; Parker et al., 2010; Parejo et al., 2016).

Многочисленные данные свидетельствуют о том, что использование местных популяций медоносных пчел также обеспечивает более высокие шансы на выживание семей в зимний период, а использование неадаптированных пчел приводит к большим потерям семей, что наблюдается во многих регионах мира (Büchler et al., 2014). Содержание пчелиных семей, адаптированных к местным условиям вследствие направленной селекции подвидов и экотипов, является важным инструментом их разведения (Neumann, Carreck, 2010). Поддержание генетического разнообразия пчел имеет решающее значение, поскольку формируется повышенный потенциал к адаптации путем естественного отбора (Tarry, 2003; Frankham et al., 2010; Allendorf et al., 2012; Mikheyev et al., 2015).

Взаимодействие между уникальными генотипами подвидов медоносных пчел и условиями их обитания влияет на процессы адаптации, которые, в свою очередь, воздействуют на численность, физиологию, продуктивность и выживаемость семей. Сохранение генетического разнообразия подвидов пчел и локальных адаптированных генотипов методом генетической селекции необходимо для предотвращения потерь семей, оптимизации устойчивой продуктивности и для обеспечения устойчивой адаптации к изменениям окружающей среды (Johnson, 2023).

Козволюция человека и медоносной пчелы, которая привела к формированию взаимовыгодных отношений, является ключевым направлением в процессах выживания и развития этих двух видов. Несмотря на то что пчелы не являются полностью одомашненными животными, способными жить в природе без антропогенного вмешательства, современные люди и пчелы не могут комфортно существовать друг без друга. Прежде всего, это заключается в опылительной деятельности пчел, а также в производстве продуктов, необходимых для лекарственных, косметических, пищевых и других жизненно важных целей. В свою очередь, пчелы нуждаются в лечении от возбудителей инфекционных и инвазионных заболеваний, защите от паразитов и врагов, которые быстро эволюционируют и неоднократно сменяют своих хозяев.

Следовательно, правильное понимание роли пчел в жизни человека и наоборот является основой для сохранения природных и антропогенных экосистем, а также для успешного развития пчеловодства.

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЧЕЛ

В мире насчитывается более 20 тыс. видов пчел (Michener, 2000). Они произошли от группы охотничьих ос, которые кормили свое потомство насекомыми или пауками. Дивергенция между осаами и пчелами произошла около 120 млн л. н. (Cardinal, Danforth, 2013; Almeida et al., 2023). Согласно современным данным пчелы произошли в раннем меловом периоде 124 млн л. н., а все расхождения между основными линиями, признанными подвидами, произошли между средним и поздним меловым периодом около 73–124 млн л. н. О меловом вымирании мало что известно, но оно, возможно, уничтожило другие основные линии пчел, а основные клады, представленные современными семействами, дифференцировались до начала мелового и третичного периодов (Almeida et al., 2023).

Пчелы эволюционно ближе к некоторым охотничьим осам, и по сути они являются таковыми, перешедшими на вегетарианство. Современные пчелы делятся на 7 семейств и 28 подсемейств (Danforth et al., 2006; Lo et al., 2010; Bossert et al., 2019; Danforth et al., 2019). Пчелы из семейства Melittidae ведут одиночный образ жизни и гнездятся в норах, являются опылителями растений. Megachilidae, Colletidae и Andrenidae — космополитические семейства, и пчелы из этих семейств являются также опылителями растений. Семейство Stenotritidae — немногочисленная группа, встречающаяся лишь в Австралии. Представители семейства Halictidae распространены по всему миру и широко используются как модельные организмы в научных исследованиях (Brady et al., 2006; Kocher et al., 2013; Johnson, 2023).

Около 10% всех пчел являются социальными, и они охватывают два семейства: Halictidae и Apidae (Michener, 2000; Danforth, 2002; Danforth et al., 2019). Эусоциальность подразделяется на три группы: зарождающаяся, примитивная и продвинутая (Michener, 1969; Johnson, Linksvayer, 2010). Эусоциальность подразумевает наличие трех признаков: перекрывающиеся поколения, совместный уход за расплодом и кастовая дифференциация (Wilson, 1971; Gruter et al., 2012). Организацию семей пчел вероятно будет правильной отнести к социальной физиологии (Seeley, 1995; Johnson, 2023).

Семейство Apidae насчитывает около 6 тыс. видов и 5 подсемейств. Это самое большое семейство пчел, и самые древние известные ископаемые происходят из этой группы (Danforth et al., 2019). Медоносная пчела относится к подсемейству Apinae (1200 видов), которое состоит из пяти триб: одиночные пчелы (Centridini), орхидные пчелы (Euglossini), шмели (Bombini), безжалые пчелы (Meliponini) и медоносные пчелы (Apini). Последние четыре группы составляют группу корбикюлятных пчел, у которых на задних ножках есть корзинка для сбора пыльцы (Danforth et al., 2019). Орхидные пчелы менее социальны, так как большинство из них одиночны или гнездятся скоплениями. Большинство шмелей эусоциальны (с небольшими семьями), а некоторые являются социальными паразитами. Медоносные и безжалые пчелы высоко эусоциальны и характеризуются большими семьями. Безжалые пчелы характеризуются большой вариативностью социальной структуры: размер семьи, наличие каст, биология развития. У медоносных пчел, по сравнению с безжалыми, вариативность социальной структуры незначительна (Johnson, 2023).

По современной классификации признаны следующие 9 видов рода *Apis*: *A. mellifera* Linnaeus

1758, *A. cerana* Fabricius 1793, *A. koschevnikovi* Enderlein 1906, *A. nuluensis* Tingek et al. 1996, *A. florea* Fabricius 1787, *A. andreniformis* Smith 1858, *A. dorsata* Fabricius 1793, *A. laboriosa* Smith 1871, *A. nigrocincta* Smith 1861 (Michener, 1974; Engel, Schultz, 1997; Hepburn, Radloff, 1998; Arias, Sheppard, 2005; Raffiudin, Crozier, 2007; Lo et al., 2010). Виды *Apis* делятся на три группы: (1) имеющие закрытые гнезда с несколькими сотами (*A. mellifera*; *A. cerana*, *A. koschevnikovi*, *A. nigrocincta*, *A. nuluensis*); (2) карликовые пчелы с открытыми сотами (*A. florea* и *A. andreniformis*) и (3) гигантские пчелы с открытыми сотами (*A. dorsata* и *A. laboriosa*) (Hadisoesilo et al., 1995; Hadisoesilo, Otis, 1996; Engel, 1999; Smith et al., 2003; Oldroyd, Wongsiri, 2006; Raffiudin, Crozier, 2007; Lo et al., 2010; Johnson, 2023). В целом биология всех видов пчел достаточно схожа между собой, а отличия наблюдаются в численности семей, кастовой дифференциации и фенотипах (Seeley, 1985; Winston, 1991; Oldroyd, Wongsiri, 2006; Woyke et al., 2012; Johnson, 2023).

На сегодня признано около 33 подвигов *A. mellifera* (Engel, Schultz, 1997; Hepburn, Radloff, 1998; Engel, 1999; Meixner et al., 2011; Chen et al., 2016; Ilyasov et al., 2020), подразделенных на четыре основные линии (Whitfield et al., 2006; Han et al., 2012): М (западно- и североευропейское, североафриканское распространение) с 2 подвидами, С (центрально- и восточноевропейское распространение) с 10 подвидами, О (северо-восточное, средиземноморское и ближневосточное распространение) с 3 подвидами и А (африканское распространение) с 10 подвидами с подгруппой Z (северо-восточноафриканское распространение) с 3 подвидами (Franck et al., 2001; Alburaki et al., 2011, 2013; Meixner et al., 2013). Также было предложено добавить еще четыре линии: Y (*A. m. jemenitica*), S (*A. m. syriaca*), U (*A. m. unicolor*) и L (*A. m. lamarckii*) (Ruttner, 1988; Franck et al., 2000; Whitfield et al., 2006; Alburaki et al., 2013; Tihelka et al., 2020; Dogantzis et al., 2021). Западная медоносная пчела обладает большим внутривидовым разнообразием и демонстрирует сложную локальную адаптацию от тропических до резко континентальных зон (Hepburn, Radloff, 1998). После естественного распространения западной пчелы в Африке и Евразии человек стал ответственным за нынешнее их космополитическое распространение. Пчел завезли в Южную Америку в начале XVI в., в Северную Америку — в начале XVII в., и в Австралию — в начале XIX в. (Whitfield et al., 2006; Johnson, 2023).

Существуют три сценария эволюционной экспансии медоносной пчелы в пределах естественного ареала (рис. 1).

Первый сценарий предложен (Ruttner, 1988) на основе анализа морфологических показателей. Согласно этому пчелы первоначально мигрировали на Ближний Восток, а оттуда — в Африку и Европу. В результате подвиды пчел всех эволюционных ветвей возникли от эволюционной ветви О (Ruttner, 1988).

Второй сценарий предложен (Arias, Sheppard, 2005) на основе анализа нуклеотидной последовательности гена *ND2* мтДНК, данных полиморфизма микросателлитных локусов и ПЦР-ПДРФ-анализа эндонуклеазой *DraI* локуса *COI-COII* мтДНК. По этому сценарию пчелы мигрировали в Восточную Европу через Ближний Восток. В это же время произошла их миграция в Африку. Далее они из Северо-Западной Африки мигрировали в Западную Европу. Гипотеза предполагает, что подвиды пчел эволюционных ветвей С и А возникли от пчел эволюционной ветви О, а подвиды пчел эволюционной ветви М возникли от эволюционной ветви А (Arias, Sheppard, 2005).

Третий сценарий предложен (Whitfield et al., 2006) на основе полногеномного анализа однонуклеотидных замен SNP. Согласно мнению этих ученых пчелы первоначально обитали в Африке, откуда произошли три последовательные экспансии на север, в Евразию: первая — в

Западную Европу, вторая — на Ближний Восток, третья — в Средиземноморье и Южную Европу. В итоге, подвиды пчел всех эволюционных ветвей возникли от ветви А (Whitfield et al., 2006). Данный сценарий был также подтвержден результатами изучения полных митохондриальных геномов 18 подвидов пчел всех эволюционных ветвей. Было сделано заключение о первоначальном ареале *A. mellifera* в Северной Африке и дальнейшей адаптивной экспансии на юг в направлении Южной Африки и на север — через Гибралтарский пролив и Западную Азию (Tihelka et al., 2020; Johnson, 2023).

Наиболее предпочтительным следует считать сценарий на основе полногеномного анализа однонуклеотидных замен, согласно которому все подвиды пчел Европы и Ближнего Востока возникли в результате многократных массовых экспансий из Африки в Евразию через средиземноморские острова, Иберийский и Аравийский полуострова. Дальнейшие микроэволюционные процессы на севере происходили под действием природно-климатических факторов. Основную роль в формировании подвидов сыграл плейстоценовый ледниковый период около 110 тыс. л. н., который создал географическую изоляцию популяций (Whitfield et al., 2006).

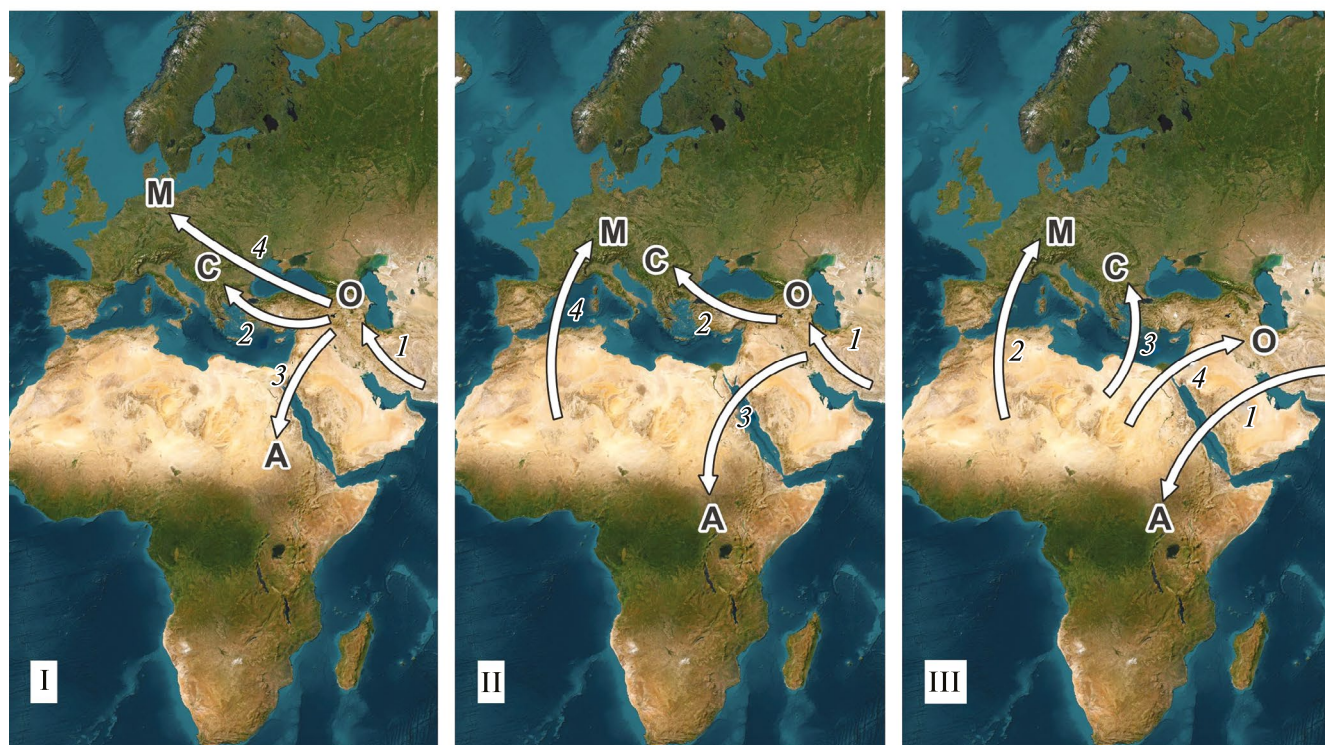


Рис. 1. Три сценария расселения подвидов медоносной пчелы: I — гипотеза (Ruttner, 1988), II — гипотеза (Arias, Sheppard, 1996), III — гипотеза (Whitfield et al., 2006). М, С, А и О — эволюционные ветви; 1–4 — порядок географической миграции пчел.

В Северную Америку, в США, первоначально массово завозили темную лесную пчелу *A. m. mellifera*. Однако с данным подвидом оказалась трудно работать из-за повышенной агрессивности. Изначально это не было проблемой, но стало таковой с изобретением современных методов пчеловодства, которые предполагают большое число манипуляций с семьями, по сравнению со старыми методами. Поэтому при последующих интродукциях стали отдавать предпочтение итальянской пчеле *A. m. ligustica* с более спокойным поведением (Kritsky, 1991; Schiff et al., 1994). В последнее время пчелы также импортируются из различных частей Восточной Европы (Cobey et al., 2012). Наконец, африканизированные пчелы, произошедшие в результате случайной гибридизации африканских (*A. m. scutellata*) и европейских подвидов (*A. m. ligustica*, *A. m. mellifera*), распространились на большей части юго-запада США, во всей Центральной и Южной Америке и превратились в инвазивных гибридных пчел, представляющих угрозу для человека и для развития пчеловодства в целом (Rinderer et al., 1991; Sheppard et al., 1999; Schneider et al., 2004; Pinto et al., 2005; Rangel et al., 2016). В северные части Европы и России импортируются подвиды пчел южного происхождения — *A. m. caucasia*, *A. m. carpathica*, *A. m. remipes*, *A. m. acervorum*, *A. m. ligustica* и др., в связи с их более ранним развитием на юге (Иyasov et al., 2020). Эксперименты с интродукцией европейских и африканских подвидов пчел в Южную Америку привели к возникновению популяции агрессивных и малопродуктивных африканизированных пчел (Requier et al., 2019).

Происхождение западной медоносной пчелы *Apis mellifera* вызывает споры. На основе анализа 251 генома 18 местных подвидов медоносной пчелы были получены подтверждения их азиатского происхождения, как минимум, с тремя экспансиями, приведшими к африканской и европейской линиям. Адаптивная экспансия медоносных пчел основывалась на отборе в нескольких геномных участках. Было обнаружено 145 генов с независимыми признаками отбора во всех линиях пчел, и эти гены были сильно связаны с признаками рабочих особей. Результаты анализа генома показали, что основной набор генов, связанных с признаками, проявляющимися в рабочих особях, способствовал адаптивной экспансии пчел на всем протяжении их обширного ареала. Было показано, что *A. mellifera* появилась в Азии вместе с остальными ныне живущими видами пчел, но затем распространилась в своем нынешнем ареале через Западную Азию, как минимум, в 3 этапа (Dogantzis et al., 2021). Современные популяции *A. mellifera*

сохраняют высокое генетическое разнообразие, что позволило им адаптироваться к различным климатическим условиям (Dogantzis et al., 2021).

ФОРМИРОВАНИЕ ОТНОШЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА И ПЧЕЛ

Вероятно, до появления *Homo sapiens* гоминиды взаимодействовали с медоносными пчелами посредством сбора меда из гнезд диких пчел (Boesch et al., 2009; Crickette et al., 2009). Наскальные рисунки в Испании, датированные примерно 7000–8000 л. н., изображают охоту за медом, но это не самые древние свидетельства взаимодействия человека с пчелами (Beltran 1982; Crane, 1999; Francis-Baker, 2021). Химические анализы выявили следы пчелиного воска в анатolianской керамике, возраст которой почти 9000 лет, однако это не подтверждает развитие пчеловодства, так как воск мог быть от диких пчел (Roffet-Salque et al., 2015). Настоящее пчеловодство включает создание искусственных гнезд для пчел, где они могут строить соты и хранить мед и пыльцу. Самые старые доказательства искусственных гнезд для пчел относятся к периоду с 3000 г. до н. э. по 500 г. н. э. (Dalley, 2002; Kritsky, 2010, 2017).

История пчеловодства насчитывает тысячелетние взаимоотношения между людьми и медоносными пчелами. Самые древние свидетельства пчеловодства относятся к Древнему Египту и датируются 2450 г. до н. э. Рельеф из Храма Солнца в Гизе изображает пчеловодов, работающих с ульями, указывая на устоявшуюся практику пчеловодства того времени (Kritsky, 2015). Египтяне использовали горизонтальные ульи из глины и соломы, а пчеловодство контролировалось государством (Cilliers, Retief, 2012). В Леванте пчеловодство было распространено к 1500 г. до н. э., что подтверждается хеттскими законами (Crane, 1999; Akkaya, Alkan, 2007). Самые старые ульи, найденные в Тель-Рехове, примерно датируются 875 г. до н. э., их использовали в основном для воска (Mazar, Panitz-Cohen, 2007). Как показывают древние документы, импорт медоносных пчел был обычным торговым ремеслом в I тысячелетии до н. э. (Saggs, 1984; Lunde, 2017).

Пчеловодство с горизонтальными ульями распространилось вдоль Средиземноморского региона. В 400 г. до н. э. в Греции использовались керамические ульи, имеющие длину около 65 см и сужающиеся от отверстия к закрытому концу. Внутри ульев были канавки для сот, а крышка удерживалась палкой и веревками. При необходимости ульи можно было легко увеличить, добавляя глиняные кольца к отверстию (Crane, 1998; Ransome, 2004). После использования ульи

часто использовались в качестве гробов для маленьких детей. В Древнем Риме ульи изготавливались из различных материалов, но преимущественно из керамики (Varro, 1934; Columella, 1941; Crane, Graham, 1985; Kritsky, 2017; Francis-Baker, 2021).

В Нижней Саксонии в Германии были обнаружены два бревенчатых улья, один датируемый вторым веком, а другой между 400 и 500 г. н.э. (Crane, Graham, 1985; Crane, 1999). Также был найден плетенный улей, датируемый 200 г. н.э. (Crane, Graham, 1985). Помимо самих ульев, многое известно о пчеловодстве и использовании меда из исторических письменных источников (Crane, 1999; Cilliers, Retief, 2012). Аристотель описывал мед как запечатанные соты для зимнего запаса и практику пчеловодства как задымление ульев для успокоения пчел (Jones et al., 1973; Davies Kathirithamby, 1986). Кочевое пчеловодство имело место еще в древности, как упоминается в переписке пчеловодов с греческими чиновниками в период Птолемея в Египте (Kritsky, 2015). Колумелла и Плиний также описывали транспортировку ульев к лучшим медоносным растениям (Pliny the Elder, 1855; Columella, 1941; Kritsky, 2017). В Средние века, несмотря на малое количество изображений ульев, в Европе пчеловодство процветало. Свидетельством этому служат упоминания медовухи в поэмах V в. и в эпосе о Беовульфе VIII в. (Herrod-Hempsall, 1937; Nye, 2004). Король Карл Великий приказал содержать пчел во всех поместьях и отдавать две трети произведенного меда королю (Johnston, 2011). Изучение письменных записей из Англии и Уэльса доказывает активное развитие пчеловодства в этот период (Crane, Walker 1985, 1999), а законы времен правления короля Альфреда строго наказывали “похитителей пчел” (Crane, Walker, 1999).

В начале Средневековья мед и воск были основными товарами для торговли в пчеловодстве. Уэдморский договор 879 г. способствовал торговле между Норвегией и Англией, включая обмен мехами и рыбой на шерсть, солод, пшеницу и мед. В то же время, в бассейне среднего Днепра пчеловодство стало прибыльным делом из-за спроса на мед и воск (Thompson, 1928). Пчелиный воск использовался для различных целей: изготовление клеев, гидроизоляция и т.д. (Galton, 1971).

Монахиня Святая Гобнейт в Ирландии использовала ульи в качестве оружия, чтобы отпугивать врагов, а во второй половине Средневековья ульи стали также использовать в качестве оружия при осадах (Herrod-Hempsall, 1937; Lunde, 2017). В средневековой Англии на территории Эссекса, Норфолка и Саффолка

каждый третий землевладелец содержал от четырех до пяти ульев, а всего в Эссексе было около 600 ульев. Западные графства использовали плетеные ульи, в то время как восточные предпочитали соломенные (Fraser, 1931, 1958; Kritsky, 2017). Производительность средневековых пчеловодов была впечатляющей. Анализ бухгалтерской книги аббатства Болье за 1269–1270 гг. показал, что монахи содержали около 300 ульев и производили 155 фунтов воска и 1782 фунта меда. Они считали воск более важным из-за его использования в религиозных целях, хотя пчел при их добыче приходилось убивать, что приводило к убыткам (Radford, 1949; Francis-Baker, 2021).

В Средние века в лесах Восточной Европы, включая территории Польши, Украины, России и других стран, процветало лесное пчеловодство, берущее свое начало из охоты за медом в диких гнездах, расположенных на деревьях. Пчеловоды начали расширять дупла деревьев, чтобы облегчить рост семей пчел, что, в дальнейшем, привело к созданию искусственных полостей в деревьях. Они создавали борти, выбирая прямые деревья с уже существующими отверстиями и вырезая отверстия в стволе на высоте от 5 до 25 м. Для защиты от грабежей борти маркировались, некоторые деревья имели по два или три борти. Использовались различные породы деревьев, но предпочтение отдавалось соснам и дубам. Ульи могли быть перенесены на пасеку после отмирания дерева. Ранние иллюстрации бортового пчеловодства встречаются в Свитках торжества, созданных в 1200-х гг. на юге Италии (Freeman, 1945; Crane, Graham, 1985; Samojlik, Jedrzejska, 2004; Jones, 2013; Kritsky, 2017).

На Урале железные инструменты, используемые при бортовом пчеловодстве, были обнаружены в погребениях финно-угорских народов VI–VII вв. Эти инструменты мало отличались от современных, применяемых башкирскими бортевиками на территории Бурзянского района Республики Башкортостан. Расцвет бортничества на Урале пришелся на XVIII в. (Вахитов, 1992). Первое письменное упоминание о бортовом пчеловодстве на Урале содержится в рукописи “Книга Большому Чертежу” 1627 г. (Петров, 2009). Первые описания бортового пчеловодства башкиров были сделаны П.И. Рычковым на основе материалов экспедиций 1760-х гг., где он отмечал, что некоторые башкиры имели по 500–1000 бортей, а каждый башкир может справляться с 200 бортями (Рычков, 1762). В 1854 г. П.И. Небольсин описал башкирских пчеловодов, проживающих в верховьях р. Инзер, где на каждые 100 деревенских семей приходилось по 1000–2000 бортей (Небольсин, 1854). К концу

XIX в. произошел переход от лесных бортей к пасечному содержанию пчел в ульях, что привело к упадку бортового пчеловодства в Приуралье. Тем не менее бортовое пчеловодство продолжает существовать в горно-лесной зоне в Бурзянском районе Республики Башкортостан (рис. 2) (Ильясов и др., 2016).

Первые изображения ульев встречаются в средневековых сборниках зоологических статей (бестиариях), где описываются как реальные, так и вымышленные животные. Так, бестиарий Уорксопа, написанный около 1185 г. в Англии, показывает пчеловода, выпускающего пойманный рой из мешка, а пчелы входят в улей. Абердинский бестиарий, написанный в XII в. в Англии, изображает пасеку из трех плетеных ульев (Avery, 1936; Crane 1971; Crane 1999; Kritsky, 2017). В рукописях XIV–XV вв. представлена эволюция защитной одежды пчеловодов. В рукописи Фламандского Псалтыря изображен пчеловод с простой вуалью, закрывающий голову и лицо (Kritsky, 2017). Рукопись Холкэма, написанная в 1400 г., показывает пчеловода в капюшоне (Crane 1971, 1999), а в рукописи Роулинсона описано,

как пчеловоды ловят рой (Avery, 1936; Crane 1971, 1999; Kritsky, 2017). В некоторых рукописях есть информация о конструируемых платформах для ульев. Например, рукопись “Прикосновение здоровья”, написанная в 1400 г., показывает ульи на полках, прикрепленных к стенам здания (Kritsky, 2017). В другой рукописи 1485 г. изображено убийство пчел во время отбора меда, где пчеловоды работают с коробчатыми ульями рядом с большой ямой для костра (Kritsky, 2017). Рукопись 1460 г. содержит сведения о защитных мерах для ульев: соломенные опоры, обмазывание ульев грязью, установка соломенных перьев (Crane 1999; Kritsky, 2017).

В Средние века в Леванте (территория восточной части Средиземного моря) практиковалось пчеловодство с использованием ульев из высушенной глины, напоминающих архитектурные формы древних храмов и гробниц (Tahel, 2006; Kritsky, 2015; Francis-Baker, 2021). Строительство пчелиных ниш в садовых стенах или по бокам зданий представляло собой более надежный метод защиты ульев от непогоды и краж. Ниши для ульев, начиная с 1250 г., имели различные формы



Рис. 2. Современное бортовое лесное пчеловодство в Бурзянском районе Республики Башкортостан на Южном Урале.

и материалы, часто с дверьми или решетками для защиты (Kritsky, 2010, 2015). В рукописи 1555 г. эпохи Возрождения описывается технология транспортировки ульев на телеге по болотистым и равнинным местностям к цветущим нектароносным растениям в целях повышения медовой продуктивности (Crane 1999; Kritsky, 2017; Lunde, 2017).

Первый рамочный улей был разработан Петром Ивановичем Прокоповичем в 1814 г. Кроме того, свои варианты рамочного улья разработали польский ученый Ян Дзержон в 1938 г. и немецкий ученый Август фон Берлепш в 1852 г. Прототип современной конструкции рамочного улья был запатентован американским ученым Лоренцом Лореном Лангстротом в 1851 г. и доработан американским ученым Амосом Ивсом Руттом (Прокопович, 1838; Dzierzon, 1845; Langstroth, 1857; von Berlepsch, 1869; Root, 1903).

ОДОМАШНИВАНИЕ ПЧЕЛ И ЕГО ПОСЛЕДСТВИЯ

Медоносные пчелы и шелкопряды часто называются единственными одомашненными насекомыми (Seeley, 2019; Zhou et al., 2020). Для шелкопряда одомашнивание очевидно, поскольку самцы не могут летать и вид довольно сильно отличается от своего дикого предка. Однако для медоносной пчелы все не так однозначно. Одомашнивание часто связано с уменьшением аддитивной генетической дисперсии, сексированием аллелей, связанных с признаками, имеющими экономическое значение, уменьшением размера мозга, увеличением послушности, изменением размера и конформации тела, а также с развитием специфических для подвида признаков (Hall, Bradley, 1995; Diamond, 2002). Многие породы домашних животных не способны жить в дикой природе, а их недавние дикие предки вымерли. В качестве примера можно привести домашнего шелкопряда *Bombyx mori* (Yukuhiko et al., 2002). Люди содержат медоносных пчел в искусственных ульях с древнейших времен. Возможно, за время взаимодействия с человеком в домашних пчелах также произошли некоторые генетические изменения, отличающие их от диких предков. Некоторые исследования медоносных пчел показали, что популяции пчел, как и других домашних животных, характеризуются пониженным генетическим разнообразием, и это низкое разнообразие возникло в результате одомашнивания (Schiff et al., 1994; Schiff, Sheppard 1996; Delaney et al., 2009; Vanengelsdorp, Meixner 2010; Jaffé et al., 2010; Meixner et al., 2010). Низкое генетическое разнообразие в популяциях пчел вызывает беспокойство, поскольку гене-

тическое разнообразие имеет большое значение для устойчивости пчелиных семей (Seeley, Tarpay, 2007) и жизнеспособности (Page, 1980; Mattila, Seeley, 2007; Oldroyd, Fewell, 2007). Действительно, некоторые авторы предполагают, что недавнее сокращение популяций медоносных пчел в Европе и Северной Америке (Vanengelsdorp et al., 2009; Vanengelsdorp, Meixner, 2010) и явление коллапса пчелиных семей (CCD) могут быть связаны с уменьшением генетического разнообразия (Oldroyd, 2007, 2012; Vanengelsdorp, Meixner, 2010). Однако другими авторами было показано, что одомашнивание пчел, в отличие от других видов животных, не только не уменьшило генетическое разнообразие популяции, а увеличило его. Некоторые линии медоносных пчел характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия, потому что вместо селекции на породные характеристики в рамках определенной популяции, селекция пчел часто происходит привнесением нового генетического материала из различных источников (Harpur et al., 2014; Johnson, 2023).

Основная проблема с рассмотрением медоносной пчелы как одомашненного вида заключается в том, что на большей части своего ареала этот вид является диким (Hepburn, Radloff, 1998). По мнению современных исследователей, она никогда не была должным образом одомашнена (Oxley, Oldroyd, 2010; Oldroyd, 2012). Вместо этого люди научились управлять ими, хотя и сложными способами, снабжая их ульями, из которых легче добывать мед и воск (Crane, 1999) и перемещать на новые территории. В большинстве случаев пчелы, содержащиеся на современных пасеках, остаются практически неизменными по сравнению со своими дикими сородичами (Oldroyd, 2012). Отсутствие одомашнивания пчел немного странно. Люди содержат пчел в ульях по меньшей мере 7000 лет (Bloch et al., 2010) — гораздо дольше, чем были одомашнены сельскохозяйственные животные. Надежное искусственное осеменение пчел было изобретено в 1940-х гг., вскоре после того, как оно было разработано для других видов животных (Laidlaw, 1944; Johnson, 2023). Существует развитая индустрия, занимающаяся разведением и размножением пчел для продажи промышленными производителями меда и для применения в качестве опылителей (Laidlaw, Page, 1997; Delaney et al., 2009). Однако, несмотря на достижения зоотехнии и некоторые ранние попытки сертификации поголовья (Witherell, 1976), так и не появились конкретные породы пчел, которых можно было бы надежно отличить от других линий пчел. Поэтому вместо того, чтобы называть породу, которую они держат, пчеловоды обычно описывают своих пчел

по подвидам или по заводчику, у которого они их купили (Oldroyd, 2012). Вероятно, этот факт можно объяснить следующим образом. Естественный ареал западной медоносной пчелы — это Африка, Европа и Ближний Восток. Африка во много раз больше, чем Европа и Ближний Восток, и современное пчеловодство там редко встречается, несмотря на наличие условий для проведения искусственного отбора. Сбор меда с диких пчел, конечно, распространен в Африке, но это ничем не отличается от охоты и не способствует развитию процессов доместикиции.

Таким образом, на большей части своего естественного ареала подвиды медоносной пчелы являются дикими, а не одичавшими, поскольку в тропиках они никогда не были одомашнены (Oldroyd, 2012; Johnson, 2023). Было показано, что дикие популяции *A. mellifera* во многих частях Европы еще сохраняются в неодомашненном, т. е. в диком состоянии и пока не испытывают сильного влияния со стороны селекционеров (Pinto et al., 2014; Groeneveld et al., 2020).

В последние десятилетия локальная адаптация все больше признается как один из важных факторов, влияющих на поведение, продуктивность и выживание пчел (Costa et al., 2012; Büchler et al., 2014; Hatjina et al., 2014; Uzunov et al., 2014). Несомненно, что дикие и одичавшие популяции медоносной пчелы являются максимально адаптированными к местным условиям. В своем естественном ареале дикие и одичавшие популяции имеют значительно более высокое генетическое разнообразие, по сравнению с пасечными популяциями (Whitfield et al., 2006; Wallberg et al., 2014), что обеспечивает им повышенную устойчивость к изменяющимся климатическим условиям (Pirk et al., 2017) и к новым патогенам (Moritz et al., 2005, 2007; Dietemann et al., 2009). Взаимодействие между пасечной популяцией и дикой или одичавшей может изменить генетическое разнообразие обеих популяций за счет гибридизации (Harpur et al., 2014; Johnson, 2023). Одичавшие и дикие популяции генетически отличаются от пасечных популяций медоносной пчелы (Sheppard, 1988; Lodesani, Costa, 2003) и представляют собой источник генетического разнообразия и адаптаций, которые также могут принести пользу пасечным популяциям (Chapman et al., 2016). В настоящее время как дикие, так и пасечные популяции в значительной степени смешаны, но не идентичны (Chapman et al., 2008; Oxley, Oldroyd, 2009; Chapman et al., 2016). Эти популяции испытывают различное давление отбора. Генетическое разнообразие в пасечных популяциях находится под влиянием искусственного отбора в целях поддержания “чистых” подвидов, а в диких по-

пуляциях — находится под влиянием естественного отбора по признакам, которые обеспечивают лучшую выживаемость и приспособленность (Harpur et al., 2015).

Следует отметить, что дикие и одичавшие популяции медоносной пчелы сейчас подвержены угрозе исчезновения, поскольку их существование не учитывается человеком при вырубке лесов и деревьев с дуплами (Jaffé et al., 2010). Интродуцированные подвиды могут оказывать значительное влияние на дикие популяции местной медоносной пчелы (De la Rúa et al., 2009). В какой-то степени совместное существование пасечных популяций пчел с дикими и одичавшими подвергает их интрогрессивной гибридизации (Whitfield et al., 2006; Jaffé et al., 2010), а также воздействию новых вредителей и патогенов (Fries et al., 2006; Graystock et al., 2013). Распространение эктопаразитического клеща *Varroa destructor* вызвало резкое сокращение диких и одичавших популяций *A. mellifera* (Pirk et al., 2017) почти до полного исчезновения в Европе (De la Rúa et al., 2009; Pyasov et al., 2015). Однако в дальнейшем популяции медоносной пчелы приобрели устойчивость к клещу *V. destructor*, но при этом потеряли свое генетическое разнообразие (Le Conte et al., 2007; Seeley, Tarpay, 2007; Johnson, 2023).

СЕЛЕКЦИЯ ПЧЕЛ И ЕЕ ПЕРСПЕКТИВЫ

Селекция медоносных пчел — довольно сложная задача. Матки и трутни спариваются в специальных местах скопления трутней, расположенных рядом с пасекой (Gary, 1962). Там неплодные матки спариваются в среднем с 15 трутнями из семей, разбросанных по всей территории (Tarpay, Nielsen, 2002). Поэтому подбирать пары для спаривания желательных маток и трутней было крайне сложно до 1940-х гг., пока не были разработаны методы искусственного осеменения (Laidlaw, 1944; Johnson, 2023).

Первые шаги в разведении устойчивых к болезням пчел были предприняты братом Адамом (Brother Adam, 1987), который утверждал, что устойчивость и продуктивность пчел можно селектировать, а спаривание контролировать с помощью искусственного осеменения (Brother Adam, 1987; Cobey et al., 2012). В 1898 г. в аббатстве Бакфаст в Великобритании в Девоне брат Адам путем скрещивания многих подвидов и их линий создал новую породу пчел Бакфаст, обладающую высокой продуктивностью, хорошей управляемостью и устойчивостью к болезням. Работы по выведению данных пчел проводились на географически изолированных пасеках, куда нежелательные трутни не могли залетать (Brother Adam, 1987). По мнению ученых, пчел

породы Бакфаст можно с уверенностью назвать одомашненными (Brother Adam, 1987; Crane, 1999; Johnson, 2023). Однако эти пчелы не используются повсеместно в мире, поскольку они достаточно дорогие, и всегда выгоднее использовать местные линии медоносных пчел. Следует отметить, что пчел Бакфаст нужно постоянно покупать у производителя и невозможно скрещивать самостоятельно, поскольку они являются гибридами десятка подвидов пчел, и их скрещивание приведет к расщеплению и потере полезных признаков. Кроме того, разведение пчел Бакфаст на территории, где сохранились локальные подвиды пчел, является угрозой для генофонда местных пчел, поскольку трутни от пчел Бакфаст способны скрещиваться с матками местных пчел и вносить в генофонд семей чужеродные гены, отрицательно влияющие на устойчивость и выживаемость местных пчел. Изменения в генофонде локальных популяций становятся необратимыми, поскольку происходит интрогрессивная гибридизация (Johnson, 2023).

В 1932 г. O.W. Park в штате Айова (США) начал проект по выведению пчел, устойчивых к американскому гнильцу. Работа продолжалась более 15 лет, и к 1949 г. были получены линии пчел не чувствительные к заболеваемости американским гнильцом. В дальнейшем G.H. Cale, Jr. создал гибридные линии пчел Starline и Midnite, которые продавались во всем мире до 1970-х гг., но затем исчезли с рынка из-за высоких затрат на поддержание гибридных линий (Borst, 2012).

Попытки создания более продуктивной пчелы в Бразилии привели к завозу африканских пчел, которые способствовали возникновению популяции агрессивных африканизированных пчел. Важным шагом стало изучение пчел с гигиеническим поведением, которые способны эффективно очищать соты, тем самым уменьшая количество патогенов. Были разработаны (Spivak et al., 2002) методы анализа гигиенических качеств пчел, используя жидкий азот и иглы для умерщвления расплода, на основе которых авторы метода могли проводить селекцию (Spivak et al., 2002; Borst, 2012).

С появлением клеща *Varroa* стало очевидно, что митициды не могут быть долгосрочным решением. В департаменте сельского хозяйства США запустили программу по селекции устойчивых к клещу *Varroa* линий пчел. В Приморском крае России были случайно обнаружены линии пчел с повышенной естественной устойчивостью к клещу *Varroa* и выраженным гигиеническим поведением. Импорт маток российских пчел в США начался в 1997 г., и к 2002 г. было приобретено 362 матки. К 2007 г. в США

была создана русская линия пчел, устойчивых к клещам и обладающих хорошей медовой продуктивностью (Borst, 2012).

Селекция медоносных пчел была всегда затруднена, однако известно, что пчеловоды постоянно отбирали пчел по признакам, выбраковывая агрессивных особей и сохраняя продуктивные семьи (Crane, 1999, Seeley, 2019). В целом, до появления улья, пчеловодство велось таким образом, что манипулировать семьями было довольно сложно. Семьи создавались весной, обычно отлавливались рои, которых содержали до медосбора, после чего семья обычно уничтожалась. Исторически сложилось так, что пчеловоды практически не управляли своими пчелами, поэтому защитное поведение пчел не имело большого значения. Количество собранного меда, конечно, имело значение, но, учитывая методы формирования семей и сбора меда, возможности для селекции пчел были невелики (Johnson, 2023). Современные ульи, содержащие съемные рамки позволяют осматривать семьи пчел и манипулировать ими, не нанося серьезного ущерба и не разрушая их (Langstroth, 1857; Nolan, 1929; Cobey et al., 2012). У европейских медоносных пчел произошел определенный отбор на производство меда, выживаемость, устойчивость и управляемость (Johnson, 2023).

Большинство пчел, которых держат пчеловоды, были селектированы для производства меда и для снижения агрессивности. В остальном они очень похожи на диких пчел. Самым ярким свидетельством этого является то, что в любой точке мира можно поймать диких пчел, поместить их в современные ульи и успешно использовать современные методы пчеловодства. На самом деле замена одомашненных животных их дикими сородичами и использование стандартных методов ведения сельского хозяйства в большинстве случаев было бы катастрофой, но это благотворно действует на медоносных пчел (De Jong, 1996), что подводит к мысли о разнице между управлением и одомашниванием. Так, азиатские слоны не одомашнены, хотя их можно увидеть работающими рядом с людьми во многих азиатских странах. По сути, их отлавливают в младенчестве или выращивают с момента рождения в неволе и тренируют с большим мастерством в течение многих лет. Это — процесс управления, а не одомашнивания (Johnson, 2023). То же можно сказать и о медоносных пчелах. Пчеловоды не изменили пчел каким-то фундаментальным образом; большей частью они научились управлять ими в течение многих лет. Например, дым, который применяется при открытии улья, отключает реакцию пчел на нападение. Реакция нападения все равно остается, но мы просто научились ее

подавлять. Точно также пчелы отвергают чужих пчелиных маток при подсаживании их в семьи, что делает процедуру замены маток, необходимой для пчеловода (но не для пчел), довольно сложной. Однако, поместив новую матку в клетку, пчеловод способствует феромонной адаптации у пчел, что позволяет в дальнейшем безопасно заселить пчелиную матку в семью или заменить старую матку на новую. И все же люди не изменили систему распознавания пчелами своих сородичей, а научились обходить ее, зная базовые основы биологии пчелиных семей. Даже если некоторые пчелы, например, Бакфаст, были искусственно селектированы настолько, что их можно назвать одомашненными, то это не такое одомашнивание, какое бывает у сельскохозяйственных животных.

Таким образом, выше представленные факты, позволяют отметить, что содержание и разведение медоносных пчел — это, в большей степени, управление ими, а не одомашнивание, а методы ведения пчеловодства эффективны как для одомашненных, так и для диких пчел. Кроме того, практика пчеловодства является не отбором пчел по желательным признакам, а скорее избавление от нежелательных признаков (Johnson, 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение истории взаимоотношений между человеком и медоносной пчелой (*A. mellifera*) раскрывает сложность идентификации статуса как одомашненного или дикого вида. Хотя процесс одомашнивания пчел вызывает определенные затруднения в определении, их роль в сельском хозяйстве и экосистемах неоспорима. Селекция и управление пчелиными семьями позволили сохранить высокий уровень генетического разнообразия, что является критическим фактором для их устойчивости и выживаемости. Исследования показывают, что разводимые пчелы, также как дикие или одичавшие, могут иметь высокие уровни генетической изменчивости, что может быть ключом к повышению их выживаемости, а также позволяет принимать научно-обоснованные решения по их сохранению. По причине несоблюдения стандартных селекционно-племенных требований в сельском хозяйстве и нарушения законов популяционной генетики и биологии (генетическая изменчивость внутри популяций или между популяциями, многообразие сред обитания, биотических сообществ и экологических процессов) адаптированные к локальным условиям дикие и одичавшие популяции медоносных пчел становятся уязвимыми перед изменениями в окружающей среде и другими угрозами, такими как распро-

странение новых возбудителей заболеваний и паразитов. Сохранение диких популяций является одним из основных условий для сохранения генетического разнообразия и адаптаций, необходимых для выживания антропогенных популяций, поскольку только в природной среде организмы подвержены естественному отбору, селектирующему только адаптированные генотипы. Практическая значимость содержания и разведения медоносных пчел должна быть направлена не только на получение продуктов пчеловодства (мед, прополис, воск, перга и т. д.), но и на сохранение и рациональное использование генофондов локальных популяций. Современное пчеловодство должно представлять собой не только отбор, содержание и разведение, но и научно обоснованное управление пчелами в соответствии с их эволюционно-сложившейся биологией.

Таким образом, понимание принципов и направлений коэволюции человека и пчел становится необходимой основой для сохранения генофонда местных пород пчел в качестве резервных популяций, использования в скрещивании, в целях создания новых генетических типов, лучше приспособленных к изменяющейся окружающей среде, а также для сохранения пород как резерва наследственных качеств, заложенных в процессе тысячелетней эволюции, и как экономико-биологического и культурно-исторического наследия.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в ИБР РАН в 2024 г. при поддержке гранта Российского научного фонда № 24-16-00179.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием человека или животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вахитов Р.Ш. Пчелы и люди. Записки башкирского пчеловода. Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1992. 287 с.
- Ильясов Р.А., Николенко А.Г., Сайфуллина Н.М. Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. Республики Башкортостан. М.: КМК, 2016. 320 с.
- Небольсин П. Рассказы проезжего. СПб.: тип. Штаба воен.-учеб. заведений, 1854. 345 с.

- Петров Е.М. Об истоках лесного пчеловодства Башкортостана. 2-е изд., перераб. и доп. Уфа: Китап, 2009. 238 с.
- Прокопович П.И. Об учениках башкирах в школе пчеловодства господина Прокоповича // Земледельческий журн. 1838. V. 6. P. 35–45.
- Рычков П.И. Топография Оренбургская: То есть: обстоятельное описание Оренбургской губернии / Сочиненное коллежским советником и Императорской Академии наук корреспондентом Петром Рычковым. СПб.: При Имп. Акад. наук, 1762. Ч. 1. 331 с. Ч. 2. 262 с.
- Aizen M.A., Harder L.D. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination // Curr. Biol. 2009. V. 19 (11). P. 915–918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Akkaya H., Alkan S. Beekeeping in Anatolia from the Hittites to the present day // J. Apic. Res. 2007. V. 46 (2). P. 120–124. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.46.2.10>
- Alburaki M., Bertrand B., Legout, H. et al. A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria // BMC Genet. 2013. V. 14. P. 117. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-117>
- Alburaki M., Moulin S., Legout H.E.E. et al. Mitochondrial structure of eastern honeybee populations from Syria, Lebanon and Iraq // Apidologie. 2011. V. 42 (5). P. 628–641. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0062-4>
- Allendorf F.W., Luikart G., Aitken S.N. Conservation and the genetics of populations. Hoboken: John Wiley & Sons, 2012. 664 p.
- Almeida E.A.B., Bossert S., Danforth B.N. et al. The evolutionary history of bees in time and space // Curr. Biol. 2023. V. 33 (16). P. 3409–3422. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.005>
- Arias M.C., Sheppard W.S. Molecular phylogenetics of honey bee subspecies (*Apis mellifera* L.) inferred from mitochondrial DNA sequence // Mol. Phylogenet. Evol. 1996. V. 5 (3). P. 557–566. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0050>
- Arias M.C., Sheppard W.S. Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae: Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data // Mol. Phylogenet. Evol. 2005. V. 37 (1). P. 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.02.017>
- Avery M. The exultet rolls of Italy. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1936. V. 2. 53 p.
- Beltran A. Rock art of the Spanish levant. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1982. 160 p.
- Bloch G., Francoy T.M., Wachtel I. et al. Industrial apiculture in the Jordan valley during Biblical times with Anatolian honeybees // PNAS USA. 2010. V. 107 (25). P. 11240–11244. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003265107>
- Boesch C., Head J., Robbins M.M. Complex tool sets for honey extraction among chimpanzees in Loango National Park, Gabon // J. Hum. Evol. 2009., V. 6. P. 560–569. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.04.001>
- Borst L.P. The history of bee breeding // Am. Bee J. 2012. V. 7. P. 679–683.
- Bossert S., Murray E.A., Almeida E.A.B. et al. Combining transcriptomes and ultraconserved elements to illuminate the phylogeny of Apidae // Mol. Phylogenet. Evol. 2019. V. 130. P. 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.012>
- Brady S.G., Sipes S., Pearson A., Danforth B.N. Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees // Proc. Biol. Sci. 2006. V. 273 (1594). P. 1643–1649. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3496>
- Brother A. Beekeeping at Buckfast Abbey with a section on mead making / Northern bee books. United Kingdom: Hebden Bridge, 1987. 122 p.
- Büchler R., Costa C., Hatjina F. et al. The influence of genetic origin and its interaction with environmental effects on the survival of *Apis mellifera* L. colonies in Europe // J. Apic. Res. 2014. V. 53 (2). P. 205–214. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.2.03>
- Cardinal S., Danforth B.N. Bees diversified in the age of eudicots // Proc. Biol. Sci. 2013. V. 280 (1755). P. 2012–2686. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2686>
- Chapman N.C., Harpur B.A., Lim J. et al. Hybrid origins of Australian honeybees (*Apis mellifera*) // Apidologie. 2016. V. 47 (1). P. 26–34. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0371-0>
- Chapman N.C., Lim J., Oldroyd B.P. Population genetics of commercial and feral honey bees in Western Australia // J. Econom. Entomol. 2008. V. 101 (2). P. 272–277. <https://doi.org/10.1093/jee/101.2.272>
- Chen C., Liu Z., Pan Q. et al. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinixinyuan* n. ssp // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33 (5). P. 1337–1348. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw017>
- Cilliers L., Retief F.P. Bees, honey and health in antiquity // Akroterion. 2012. V. 53 (2008). P. 7–19. <https://doi.org/10.7445/53-0-36>
- Cobey S., Sheppard W.S., Tarpy D.R. Status of breeding practices and genetic diversity in domestic US honey bees / Honey bee colony health: challenges and sustainable solutions. Boca Raton, FL: CRC, 2012. P. 39–49.
- Columella L.J.M. Lucius Junius Moderatus Columella on agriculture. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1941. V. II. 532 p.
- Costa C., Büchler R., Berg S. et al. A Europe-wide experiment for assessing the impact of genotype-environment interactions on the vitality and performance of honey bee colonies: experimental design and trait evaluation // J. Apic. Sci. 2012. V. 56 (1). P. 147–158. <https://doi.org/10.2478/v10289-012-0015-9>
- Crane E. For those interested in history // Bee World. 1971. V. 52 (2). P. 80–81.
- Crane E. Honey: a comprehensive survey. L.: Heinemann, 1975. 608 p.
- Crane E. Wall hives and wall beekeeping // Bee World. 1998. V. 79 (1). P. 11–22.

- Crane E.* The world history of beekeeping and honey hunting. New York: Routledge, 1999, 675 p.
- Crane E., Graham A.J.* Bee hives of the Ancient World // *Bee World*. 1985. V. 66 (1). P. 23–41.
- Crane E., Walker P.* Evidence on Welsh beekeeping in the past // *Folk Life*. 1985. V. 23 (1). P. 21–48.
<https://doi.org/10.1179/flk.1984.23.1.21>
- Crane E., Walker P.* Early English beekeeping: the evidence from local records up to the end of the Norman period // *Local Historian*. 1999. V. 29 (3). P. 130–151.
- Crickette M., Sanz C.M., Morgan D.B.* Flexible and persistent tool-using strategies in honey-gathering by wild chimpanzees // *Int. J. Primatol.* 2009. V. 30 (3). P. 411–427.
<https://doi.org/10.1007/s10764-009-9350-5>
- Dalley S.* Mari and Karana: two old Babylonian cities. Piscataway, New Jersey: Gorgias Press LLC, 2002. 203 p.
- Danforth B.N.* Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees // *PNAS USA*. 2002. V. 99 (1). P. 286–290.
<https://doi.org/10.1073/pnas.012387999>
- Danforth B.N., Minckley R.L., Neff J.L.* The solitary bees: biology, evolution, conservation. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 2019. 488 p.
<https://doi.org/10.1016/j.baee.2020.01.001>
- Danforth B.N., Sipes S., Fang J., Brady S.G.* The history of early bee diversification based on five genes plus morphology // *PNAS USA*. 2006. V. 103 (41). P. 15118–15123.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0604033103>
- Davies M., Kathirithamby J.* Greek insects. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 1986. 211 p.
- De Jong D.* Africanized honey bees in Brazil, forty years of adaptation and success // *Bee world*. 1996. V. 77 (2). P. 67–70.
<https://doi.org/10.1080/0005772X.1996.11099289>
- De la Rúa P., Jaffé R., Dall'Olio R. et al.* Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees // *Apidologie*. 2009. V. 40 (3). P. 263–284.
<https://doi.org/10.1051/apido/2009027>
- Delaney D.A., Meixner M.D., Schiff N.M., Sheppard W.S.* Genetic characterization of commercial honey bee (Hymenoptera: Apidae) populations in the United States by using mitochondrial and microsatellite markers // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 2009. V. 102 (4). P. 666–673.
<https://doi.org/10.1603/008.102.0411>
- Diamond J.* Evolution, consequences and future of plant and animal domestication // *Nature*. 2002. V. 418 (6898). P. 700–707.
<https://doi.org/10.1038/nature01019>
- Dietemann V., Walter C., Pirk W., Crewe R.* Is there a need for conservation of honeybees in Africa? // *Apidologie*. 2009. V. 40 (3). P. 285–295.
<https://doi.org/10.1051/apido/2009013>
- Dogantzis K.A., Tiwari T., Conflitti I.M. et al.* Thrive out of Asia and the adaptive radiation of the western honey bee // *Sci Adv*. 2021. V. 7 (49). eabj2151.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.abj2151>
- Dzierzon J.* Gutachten über die von Hrn. Direktor Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen // *Bienen-Zeitung* (Eichstädt). 1845. V. 1. P. 109–121.
- Engel M.S.* The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera, Apidae, *Apis*) // *J. Hymenoptera Res.* 1999. V. 8. P. 165–196.
https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4960-7_18
- Engel M.S., Schultz T.R.* Phylogeny and behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1997. V. 90 (1). P. 43–53.
<https://doi.org/10.1093/aesa/90.1.43>
- Francis-Baker T.* Bees and beekeeping. London, UK: Shire Publications, 2021. 83 p.
- Franck P., Garnery L., Celebrano G. et al.* Hybrid origins of honeybees from Italy (*Apis mellifera ligustica*) and Sicily (*Apis mellifera sicula*) // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9 (7). P. 907–921.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.00945.x>
- Franck P., Garnery L., Loiseau A. et al.* Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data // *Heredity*. 2001. V. 86 (4). P. 420–430.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00842.x>
- Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. et al.* Introduction to conservation genetics. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. 344 p.
- Fraser H.M.* Beekeeping in antiquity. London: Univ. of London Press, 1931. 157 p.
- Fraser H.M.* History of beekeeping in Britain. London: Bee research association, 1958. 106 p.
- Freeman M.B.* Lighting the Easter candle // *Metropolitan Museum of Art Bull.* 1945. V. 3. P. 194–200.
- Fries I., Imdorf A., Rosenkranz P.* Survival of mite infested (*Varroa destructor*) honey bee (*Apis mellifera*) colonies in a Nordic climate // *Apidologie*. 2006. V. 37. P. 564–570.
<https://doi.org/10.1051/apido>
- Galton D.* Beeswax as an import in Mediaeval England // *Bee World*. 1971. V. 52 (2). P. 68–74.
<https://doi.org/10.1080/0005772X.1971.11097355>
- Gary N.E.* Chemical mating attractants in the queen honey bee // *Science*. 1962. V. 136 (3518). P. 773–774.
<https://doi.org/10.1126/science.136.3518.773>
- Graystock P., Yates K., Evison S.E.F. et al.* The Trojan hives: pollinator pathogens, imported and distributed in bumblebee colonies // *J. Appl. Ecol.* 2013. V. 50 (5). P. 1207–1215.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12134>
- Groeneveld L.F., Kirkerud L.A., Dahle B. et al.* Conservation of the dark bee (*Apis mellifera mellifera*): estimating C-lineage introgression in Nordic breeding stocks // *Acta Agric. Scandinavica. A Anim. Sci.* 2020. V. 69 (3). P. 157–168.
<https://doi.org/10.1080/09064702.2020.1770327>
- Gruter C., Menezes C., Imperatriz-Fonseca V.L., Ratnieks F.L.* A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a neotropical eusocial bee // *PNAS USA*. 2012. V. 109 (4). P. 1182–1186.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1113398109>
- Hadisoetilo S., Otis G.W.* Drone flight times confirm the species status of *Apis nigrocincta* Smith, 1861 to be a species

- distinct from *Apis cerana* F, 1793, in Sulawesi, Indonesia // *Apidologie*. 1996. V. 27 (5). P. 361–369.
https://doi.org/10.1051/apido:19960504
- Hadisoeso S., Otis G.W., Meixner M.* Two distinct populations of cavity-nesting honey bees (Hymenoptera, Apidae) in South Sulawesi, Indonesia // *J. Kansas Entomol. Soc.* 1995. V. 68. P. 399–407.
- Hall S.J., Bradley D.G.* Conserving livestock breed biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* 1995. V. 10 (7). P. 267–270.
https://doi.org/10.1016/0169-5347(95)90005-5
- Han F., Wallberg A., Webster M.T.* From where did the Western honey bee (*Apis mellifera*) originate? // *Ecol. Evol.* 2012. V. 2 (8). P. 1949–1957.
https://doi.org/10.1002/ece3.312
- Harpur B.A., Chapman N.C., Krimus L. et al.* Assessing patterns of admixture and ancestry in Canadian honey bees // *Insectes Sociaux*. 2015. V. 62 (4). P. 479–489.
https://doi.org/10.1007/s00040-015-0427-1
- Harpur B.A., Kent C.F., Molodtsova D. et al.* Population genomics of the honey bee reveals strong signatures of positive selection on worker traits // *PNAS USA*. 2014. V. 111 (7). P. 2614–2619.
https://doi.org/10.1073/pnas.1315506111
- Hatjina F., Costa C., Büchler R. et al.* Population dynamics of European honey bee genotypes under different environmental conditions // *J. Apic. Res.* 2014. V. 53 (2). P. 233–247.
https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.2.05
- Hepburn H.R., Radloff S.E.* Honeybees of Africa. Berlin Heidelberg: Springer, 1998.
- Herrod-Hempsall W.* Bee-keeping new and old described with pen and camera. V. II. London: The British Bee Journal publisher, 1937. 772 p.
- Ilyasov R.A., Kosarev M.N., Neal A., Yumaguzhin F.G.* Burzyan wild-hive honeybee *A. m. mellifera* in South Ural // *Bee World*. 2015. V. 92 (1). P. 7–11.
https://doi.org/10.1080/0005772X.2015.1047634
- Ilyasov R.A., Lee M.L., Takahashi J.I. et al.* A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera* // *Saudi J. Biol. Sci.* 2020. V. 27 (12). P. 3615–3621.
https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.001
- Jaffé R., Dietemann V., Allsopp M.H. et al.* Estimating the density of honey bee colonies across their natural range to fill the gap in pollinator decline censuses // *Conserv. Biol.* 2010. V. 24 (2). P. 583–593.
https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01331.x
- Johnson B.R., Linksvayer T.A.* Deconstructing the super-organism: Social physiology, groundplans, and socio-genomics // *Quart. Rev. Biol.* 2010. V. 85 (1). P. 57–79.
https://doi.org/10.1086/650290
- Johnson B.R.* (Foreword by Seeley T.D.) Honey bee biology. Princeton, New Jersey, USA: Princeton Univ. Press, 2023. 489 p.
- Johnston R.A.* All Things Medieval: An Encyclopedia of the Medieval World. V. 1. Santa Barbara, CA: ABC-CLIO, 2011. 790 p.
- Jones J.E., Graham A.J., Sackett L.H.* An Attic country house below the cave of Pan at Vari. London, United Kingdom: Thames & Hudson Ltd., 1973. 97 p.
- Jones R.* A short history of beekeeping in the Ukraine // *Bee World*. 2013. V. 90 (1). P. 12–14.
https://doi.org/10.1080/0005772X.2013.11417518
- Kocher S.D., Li C., Yang W. et al.* The draft genome of a socially polymorphic halictid bee, *Lasioglossum albipes* // *Genome Biol.* 2013. V. 14 (12). R142.
https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-12-r142
- Kritsky G.* Lessons from history, the spread of the honey bee in North America // *Am. Bee J.* 1991. V. 131. P. 367–370.
- Kritsky G.* The Quest for the Perfect Hive. New York: Oxford University Press, 2010. 216 p.
- Kritsky G.* The tears of re: beekeeping in Ancient Egypt. New York: Oxford University Press, 2015. 160 p.
- Kritsky G.* Beekeeping from Antiquity through the Middle Ages // *Annu. Rev. Entomol.* 2017. V. 62. P. 249–264.
https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035115
- Laidlaw H.H.* Artificial insemination of the queen bee (*Apis mellifera* L.): morphological basis and results // *J. Morphol.* 1944. V. 74. P. 429–465.
https://doi.org/10.1002/jmor.1050740307
- Laidlaw J.H.H., Page R.E.* Queen rearing and bee breeding. Cheshire: Wicwas press, 1997.
https://API.SEMANTICSCHOLAR.ORG/CORPUSID:82811618
- Langstroth L.* A practical treatise on the hive and the honey Bee. New York: CM Saxton and Company, 1857.
- Le Conte Y., de Vaublanc G., Crauser D. et al.* Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor* // *Apidologie*. 2007. V. 38 (6). P. 566–572.
https://doi.org/10.1051/apido:2007040
- Lo N., Gloag R.S., Anderson D.L., Oldroyd B.P.* A molecular phylogeny of the genus *Apis* suggests that the giant honey bee of the Philippines, *A. breviligula* Maa, and the plains honey bee of southern India, *A. indica* Fabricius, are valid species // *Syst. Entomol.* 2010. V. 35 (2). P. 226–233.
https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00504.x
- Lodesani M., Costa C.* Bee breeding and genetics in Europe // *Bee World*. 2003. V. 84 (2). P. 69–85.
https://doi.org/10.1080/0005772X.2003.11099579
- Lunde M.* The History of Bees. New York, United States: Atria Books, 2017.
- Mattila H.R., Seeley T.D.* Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness // *Science*. 2007. V. 317 (5836). P. 362–364.
https://doi.org/10.1126/science.1143046
- Mazar A., Panitz-Cohen N.* It is the land of honey: beekeeping at Tel Rehov // *Near East. Archaeol.* 2007. V. 70 (4). P. 202–219.
https://doi.org/10.2307/20361335
- Meixner M.D., Costa C., Kryger P. et al.* Conserving diversity and vitality for honey bee breeding // *J. Apic. Res.* 2010. V. 49 (1). P. 85–92.
https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.12
- 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 (3). P. 425–437.
https://doi.org/10.1007/s13592-011-0007-y

- Meixner M.D., Pinto M.A., Bouga M. et al. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera* // J. Apic. Res. 2013. V. 52 (4). P. 1–28.
https://doi.org/10.3896/IBRA.1.52.4.05
- Michener C.D. Comparative social behavior of bees // Annu. Rev. Entomol. 1969. V. 14 (1). P. 299–342.
https://doi.org/10.1146/ANNUREV.EN.14.010169.001503
- Michener C.D. The social behavior of the bees. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1974. 404 p.
- Michener C.D. The bees of the world. Baltimore, London: John Hopkins Univ. Press, 2000.
https://doi.org/10.1002/mmnz.20020780209
- Mikheyev A.S., Tin M.M.Y., Arora J., Seeley T.D. Museum samples reveal population genomic changes associated with a rapid evolutionary response by wild honey bees (*Apis mellifera*) to an introduced parasite // Nat. Commun. 2015. V. 6. 7991.
https://doi.org/10.1038/ncomms8991
- Moritz R.F., Lattorff H.M., Neumann P. et al. Rare royal families in honeybees, *Apis mellifera* // Die Naturwissenschaften. 2005. V. 92 (10). P. 488–491.
https://doi.org/10.1007/s00114-005-0025-6
- Moritz R.F.A., Kraus F.B., Kryger P., Crewe R.M. The size of wild honeybee populations (*Apis mellifera*) and its implications for the conservation of honeybees // J. Insect Conserv. 2007. V. 11 (4). P. 391–397.
https://doi.org/10.1007/s10841-006-9054-5
- Neumann P., Carreck N.L. Honey bee colony losses // J. Apic. Res. 2010. V. 49 (1). P. 1–6.
https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.01
- Nolan W.J. Success in the artificial insemination of queen bees at the Bee Culture Laboratory // J. Econom. Entomol. 1929. V. 22. P. 544–551.
- Nye R. Beowulf. London: Orion Child. Books, 2004. 350 p.
- Oldroyd B.P. What's killing American honey bees? // PLoS Biol. 2007. V. 5 (6). P. e168.
https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050168
- Oldroyd B.P. Domestication of honey bees was associated with expansion of genetic diversity // Mol. Ecol. 2012. V. 21 (18). P. 4409–4411.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05641.x
- Oldroyd B.P., Fewell J.H. Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies // Trends Ecol. Evol. 2007. V. 22 (8). P. 408–413.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.001
- Oldroyd B.P., Wongsiri S. Asian honey bees (biology, conservation, and human interactions). Cambridge, Massachusetts and London, England: Harvard Univ. Press, 2006. 325 p.
- Oleksa A., Wilde J., Tofilski A. et al. Partial reproductive isolation between European subspecies of honey bees // Apidologie. 2013. V. 44 (5). P. 611–619.
https://doi.org/10.1007/s13592-013-0212-y
- Oxley P.R., Oldroyd B.P. The genetic architecture of honeybee breeding // Advances in insect physiology / Ed. S.J. Simpson, J. Casas. Burlington: Academic Press, 2010. P. 83–118.
- Page R.E. The evolution of multiple mating behavior by honey bee queens (*Apis mellifera* L.) // Genetics. 1980. V. 96 (1). P. 263–273.
https://doi.org/10.1093/genetics/96.1.263
- Parejo M., Wragg D., Gauthier L. et al. Using whole-genome sequence information to foster conservation efforts for the European dark honey bee, *Apis mellifera mellifera* // Front. Ecol. Evol. 2016. V. 4. P. 1–15.
https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00140
- Parker R., Melathopoulos A.P., White R. et al. Ecological adaptation of diverse honey bee (*Apis mellifera*) populations // PLoS One. 2010. V. 5 (6). P. e11096.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011096
- Pinto A.A., Teles B.R., Penteado-Dias A.M. First report of *Phanerotoma bennetti* Muesebeck (Hymenoptera, Braconidae, Cheloniinae) parasitizing *Hypsipyla grandella* (Zeller) and *Hypsipyla ferrealis* Hampson (Lepidoptera, Pyralidae) in crabwood in Brazil // Braz. J. Biol. 2014. V. 74 (1). P. 264–265.
https://doi.org/10.1590/1519-6984.23812
- Pinto M.A., Rubink W.L., Patton J.C. et al. Africanization in the United States: replacement of feral European honeybees (*Apis mellifera* L.) by an African hybrid swarm // Genetics. 2005. V. 170 (4). P. 1653–1665.
https://doi.org/10.1534/genetics.104.035030
- Pirk C.W.W., Crewe R.M., Moritz R.F.A. Risks and benefits of the biological interface between managed and wild bee pollinators // Func. Ecol. 2017. V. 31 (1). P. 47–55.
https://doi.org/10.1111/1365-2435.12768
- Pliny the Elder. The natural history // Book XXIX (Ch. XXXIX) / Eds J. Bostock, H.T. Riley, H.G. Bohn. 1855. 250 p.
- Raffiudin R., Crozier R.H. Phylogenetic analysis of honey bee behavioral evolution // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. V. 43 (2). P. 543–552.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.013
- Rangel J., Giresi M., Pinto M.A. et al. Africanization of a feral honey bee (*Apis mellifera*) population in South Texas: does a decade make a difference? // Ecol. Evol. 2016. V. 6 (7). P. 2158–2169.
https://doi.org/10.1002/ece3.1974
- Ransome H.M. The sacred bee / Ancient times and folklore. New York: Dover Publications, 2004. 308 p.
- Requier F., Garnery L., Kohl P.L. et al. The conservation of native honey bees is crucial // Trends Ecol. Evol. 2019. V. 34 (9). P. 789–798.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.04.008
- Radford U.M. The wax images found in Exeter cathedral // Antiquaries J. 1949. V. 29 (3–4). P. 164–168.
https://doi.org/10.1017/S0003581500017273
- Rinderer T.E., Stelszer J.A., Oldroyd B.P. et al. Hybridization between European and Africanized honey bees in the neotropical Yucatan Peninsula // Science. 1991. V. 253 (5017). P. 309–311.
https://doi.org/10.1126/science.253.5017.309
- Roffet-Salque M., Regert M., Evershed R.P. et al. Widespread exploitation of the honeybee by early Neolithic farmers // Nature. 2015. V. 527 (7577). P. 226–230.
https://doi.org/10.1038/nature15757

- Root A.I. The ABC of bee culture. Medina, Ohio, United States: A. I. Root Company, 1903. 472 p.
- Ruttner F. Biogeography and taxonomy of honeybees. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1988. 284 p.
- Saggs H.W.F. The might that was Assyria. London: Sidgwick and Jackson, 1984. 237 p.
- Samojlik T., Jedrzejewska B. Utilization of Białowieża Forest in the times of Jagiellonian dynasty and its traces in the contemporary forest environment // Sylwan. 2004. V. 148 (11). P. 37–50.
- Schiff N.M., Sheppard W.S. Genetic differentiation in the queen breeding population of the western United States // Apidologie. 1996. V. 27 (2). P. 77–86.
<https://doi.org/10.1051/apido:19960202>
- Schiff N.M., Sheppard W.S., Loper G.M., Shimanuki H. Genetic diversity of feral honey bee (Hymenoptera: Apidae) populations in the Southern United States // Ann. Entomol. Soc. Am. 1994. V. 87 (6). P. 842–848.
<https://doi.org/10.1093/aesa/87.6.842>
- Schneider S.S., Deeby T., Gilley D.C., DeGrandi-Hoffman G. Seasonal nest usurpation of European colonies by African swarms in Arizona, USA // Insectes Sociaux. 2004. V. 51 (4). P. 359–364.
<https://doi.org/10.1007/s00040-004-0753-1>
- Seeley T.D. Honeybee ecology. 1985. 220 p.
<http://www.jstor.org/stable/j.ctt7zvpgl>
- Seeley T.D. The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1995. 318 p.
- Seeley T.D. The lives of bees: the untold story of the honey bee in the wild. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 2019. 376 p.
<https://doi.org/0.1186/s12052-020-00131-x>
- Seeley T.D., Tarpy D.R. Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies // Proc. Biol. Sci. 2007. V. 274 (1606). P. 67–72.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3702>
- Sheppard W.S. Comparative study of enzyme polymorphism in United States and European honey bee (Hymenoptera: Apidae) populations // Ann. Entomol. Soc. Am. 1988. V. 81 (6). P. 886–889.
<https://doi.org/10.1093/aesa/81.6.886>
- Sheppard W.S., Rinderer T.E., Garnery L., Shimanuki H. Further analysis of Africanized honey bee mitochondrial DNA reveals diversity of origin // Genet. Mol. Biol. 1999. V. 22 (1). P. 73–75.
<https://doi.org/10.1590/S1415-47571999000100015>
- Smith A.R., Wcislo W.T., O'Donnell S. Assured fitness returns favor sociality in a mass provisioning sweat bee, *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2003. V. 54. P. 14–21.
<https://doi.org/10.1007/s00265-003-0602-y>
- Soland-Reckeweg G., Heckel G., Neumann P. et al. Gene flow in admixed populations and implications for the conservation of the Western honeybee, *Apis mellifera* // J. Insect Conserv. 2009. V. 13 (3). P. 317–328.
<https://doi.org/10.1007/s10841-008-9175-0>
- Spivak M., Masterman R., Ross R., Mesce K.A. Hygienic behavior in the honey bee (*Apis mellifera* L.) and the modulatory role of octopamine // J. Neurobiol. 2002. V. 55 (3). P. 341–354.
<https://doi.org/10.1002/neu.10219>
- Szabo T.I., Lefkovitch L.P. Effect of brood production and population size on honey production of honeybee colonies in Alberta, Canada // Apidologie. 1989. V. 20 (2). P. 157–163.
<https://doi.org/10.1051/apido:19890206>
- Tarpy D.R. Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes colony growth // Proc. Royal Soc. L. Series B: Biol. Sci. 2003. V. 270 (1510). P. 99–103.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2199>
- Tarpy D.R., Nielsen D.I. Sampling error, effective paternity, and estimating the genetic structure of honey bee colonies (Hymenoptera: Apidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 2002. V. 95 (4). P. 513–528.
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2002\)095\[0513:SEEPAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2002)095[0513:SEEPAE]2.0.CO;2)
- Taxel I. Ceramic evidence for beekeeping in Palestine in the Mamluk and Ottoman periods // Levant. 2006. V. 38 (1). P. 203–212.
<https://doi.org/10.1179/lev.2006.38.1.203>
- Thompson J.W. An economic and social history of the Middle Ages (300–1300). New York: Century Co., 1928. 900 p.
- Tihelka E., Cai C., Pisani D., Donoghue P.C.J. Mitochondrial genomes illuminate the evolutionary history of the Western honey bee (*Apis mellifera*) // Sci. Rep. 2020. V. 10 (1). P. 14515.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-71393-0>
- Uzunov A., Meixner M.D., Kiprijanovska H. et al. Genetic structure of *Apis mellifera macedonica* in the Balkan peninsula based on microsatellite DNA polymorphism // J. Apic. Res. 2014. V. 53 (2). P. 288–295.
<https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.2.10>
- Vanengelsdorp D., Evans J.D., Saegerman C. et al. Colony collapse disorder: a descriptive study // PLoS One. 2009. V. 4 (8). P. e6481.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006481>
- Vanengelsdorp D., Meixner M.D. A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them // J. Invertebr. Pathol. 2010. V. 103. P. 80–95.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.06.011>
- Varro M.T. De Re Rustica, on agriculture. Book III. London: Loeb Classical Library, 1934. 10 p.
- von Berlepsch A.F. Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben in Gegenden ohne Spätsommertracht. Mannheim: Druck und Verlag von J. Schneider, 1869. 584 p.
- Wallberg A., Han F., Wellhagen G., Dahle B. et al. A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera* // Nat. Genetics. 2014. V. 46 (10). P. 1081–1088.
<https://doi.org/10.1038/ng.3077>
- Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H. et al. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the hon-

- ey bee, *Apis mellifera* // Science. 2006. V. 314 (5799). P. 642–645.
<https://doi.org/10.1126/science.1132772>
- Wilson W.T. Resistance to American foulbrood in honey bees. XI. Fate of *Bacillus* larvae spores ingested by adults // J. Invertebr. Pathol. 1971. V. 17 (2). P. 247–251.
[https://doi.org/10.1016/0022-2011\(71\)90099-1](https://doi.org/10.1016/0022-2011(71)90099-1)
- Winston M.L. The biology of the honey bee. Harvard: University Press, 1991. 293 p.
- Witherell P.C. A story of success: the Starline and Midnite hybrid bee breeding programme // Am. Bee J. 1976. V. 116. P. 63–82.
- Woyke J., Wilde J., Phaincharoen M. First evidence of hygienic behaviour in the dwarf honey bee *Apis florea* // J. Apic. Res. 2012. V. 51 (4). 359–361.
<https://doi.org/10.3896/IBRA.1.51.4.11>
- Yukuhiro K., Sezutsu H., Itoh M. et al. Significant levels of sequence divergence and gene rearrangements have occurred between the mitochondrial genomes of the wild mulberry silkmoth, *Bombyx mandarina*, and its close relative, the domesticated silkmoth, *Bombyx mori* // Mol. Biol. Evol. 2002. V. 19 (8). P. 1385–1389.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004200>
- Zhou S., Morgante F., Geisz M.S. et al. Systems genetics of the *Drosophila* metabolome // Genome Res. 2020, V. 30 (3). P. 392–405.
<https://doi.org/10.1101/gr.243030.118>

Coevolution of Honeybees and Humans — Adaptive Evolution of Two Species

R. A. Ilyasov^a, D. V. Boguslavsky^a, A. Yu. Ilyasova^a, V. N. Sattarov^{b, *}, A. G. Mannapov^c

^aKoltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^bAkmulla Bashkir State Pedagogical University, Republic of Bashkortostan, Ufa, Russia

^cTimiryazev Russian State Agrarian University — Moscow Agricultural Academy, Moscow, Russia

*e-mail: wener5791@yandex.ru

The questions of the evolution of the honey bee, the formation of their relationship with humans, as well as the consequences of domestication against the background of selection are discussed. The honey bee (*Apis mellifera* L.) originated more than 100 million years ago on the southern supercontinent Gondwana. The relationship between humans and honeybees began to form 10 thousand years ago. Before meeting man, the bee remained unchanged in its original form for hundreds of millions of years. Today, the species has been largely modified by domestication and is widely used not only for the production of honey, wax and royal jelly, but also for pollinating crops throughout the world. The evolution of *A. mellifera* began in Southeast Asia, and the formation of subspecies in North Africa, which later spread north to Western Asia and Northern Europe. The meeting of the honey bee with man led to revolutionary changes. Most of the subspecies of bees, formed about 100 thousand years ago, were lost as a result of hybridization due to human fault. This process contributed to the blurring of the geographical boundaries of the subspecies' ranges and created new threats to the conservation of the biological and genetic diversity of bees. The use of local populations of honey bees has proven their advantages in the resistance of families to environmental factors compared to introduced bees. The selection of subspecies and ecotypes adapted to the conditions that shaped them during evolution plays an important role in the management of honey bees, since genetic diversity supports their evolutionary potential for adaptation. The history of the relationship between humans and the honey bee is a key aspect in understanding their modern ecological adaptation and for forming a further strategy for mutually beneficial relations. Modern man and bee, despite their apparent independence, have become mutually beneficial partners, capable, through cooperation, of increasing their adaptation, stability and survival in the modern world.

Keywords: honey bee, *Apis mellifera*, human, coevolution, domestication, breeding, adaptation