

УДК 595.422:595.799:571.6

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛЕЩЕЙ *VARROA UNDERWOODI* (ACARI: VARROIDAE) В ПОПУЛЯЦИИ *APIS CERANA USSURIENSIS* (HYMENOPTERA: APIDAE) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ, РОССИЯ

© 2022 г. Р. А. Ильясов^{1, 2, 3, *}, Д. И. Такахаша^{4, **}, М. Л. Ли², М. Ю. Прощалыкин⁵, А. С. Лелей^{5, ***}, Х. В. Квон^{2, ****}, В. Н. Даниленко^{1, *****}, А. Г. Николенко^{3, *****}

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН
ул. Губкина, 3, Москва, 119991 Россия

²Инчхонский национальный университет, Отделение наук о жизни, специализация в области биологических наук,
Центр исследований насекомых-переносчиков болезней
Академи-ро 119, Ёнсу-гу, Сонгдо-донг, Инчхон, 22012 Республика Корея

³Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра РАН
Просп. Октября, 71, Уфа, 450054 Россия

⁴Университет Киото Сангё, факультет естественных наук
Камигамо Мотояма, Кита Вард, Киото, 603-8555 Япония

⁵Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии, ДВО РАН
Просп. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия

*E-mail: apismell@hotmail.com

**E-mail: jit@cc.kyoto-su.ac.jp

***E-mail: lelej@biosoil.ru

****E-mail: hwkwon@inu.ac.kr

*****E-mail: valerid@vigg.ru

*****E-mail: a-nikolenko@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.08.2021 г.

После доработки 05.10.2021 г.

Принята к публикации 19.10.2021 г.

Виды рода *Varroa* являются эктопаразитическими клещами медоносных пчел рода *Apis*. В отличие от хорошо известных видов клещей *V. destructor* и *V. jacobsoni*, *V. underwoodi* остается мало изученным. Современный ареал *V. underwoodi* в популяции *A. cerana* включает Непал, Южную Корею, Японию, Малайзию, Индию, Индонезию, Папуа–Новую Гвинею, Вьетнам и Китай. Недавно он был найден в России (Приморский край) на *A. cerana ussuriensis*. Поскольку *V. destructor* и *V. jacobsoni* обладают способностью легко переходить на другие виды медоносных пчел, есть большая вероятность того, что *V. underwoodi* может в дальнейшем перейти в массовом порядке с *A. cerana* на *A. mellifera*. Первый случай паразитирования *V. underwoodi* в семьях пчел *A. mellifera* зафиксирован в Папуа–Новой Гвинее. *Varroa underwoodi* требует тщательного изучения, поскольку является новым потенциальным паразитом *A. mellifera* и способен принести с собой новые виды и штаммы вирусов и бактерий, изменить состав микробиома кишечника пчел, нарушить защитные и адаптивные механизмы их организма. В статье представлены данные морфометрии *V. underwoodi* и полиморфизма его гена *COX1* мтДНК. Проведено сравнение *V. underwoodi* с другими видами клещей *V. destructor* и *V. jacobsoni*. Средняя генетическая дивергенция и р-дистанция между *V. underwoodi* и другими видами *Varroa* составляли 9% и 0.09 соответственно, что согласуется со средним уровнем видовых различий у насекомых. Нуклеотидные последовательности гена *COX1* мтДНК *V. underwoodi* из Приморского края (Россия) LC532104 и провинции Цзилинь (Китай) MN205176 оказались идентичными и отнесены к гаплотипу *China 1 MN205176*. Предполагается, что между популяциями *A. cerana* России и Китая происходит непрерывный обмен, который привел к появлению *V. underwoodi* в природной популяции *A. cerana ussuriensis* в Приморском крае. Современная северная граница ареала *V. underwoodi* проходит по территории Дальнего Востока России и, вероятно, совпадает с таковой *A. cerana ussuriensis* (45.06° с.ш.). Вероятно, селекция семей пчел *A. mellifera* по гигиеническому поведению против клещей *V. destructor* может оказаться эффективной также против *V. underwoodi* и позволит предотвратить возможный переход *V. underwoodi* с азиатских пчел *A. cerana* на европейских пчел *A. mellifera*.

DOI: 10.31857/S0044459622010055

Паразитические клещи рода *Varroa* Oudemans, 1904 относятся к семейству Varroidae инфраотряда Gamasina отряда Mesostigmata надотряда Parasitiformes. Клещи р. *Varroa* являются эктопаразитами пчел р. *Apis* и представлены четырьмя видами (Anderson, Trueman, 2000; Rosenkranz et al., 2010): 1) *V. jacobsoni*, описанный с *A. cerana* (о-в Ява, Индонезия) (Oudemans, 1904), позднее найден и на *A. nigrocincta* в Индонезии (Hadisoelilo, Otis, 1998; Anderson, Trueman, 2000) и *A. mellifera* в Папуа-Новой Гвинее (Roberts et al., 2015); 2) *V. destructor* (первоначально ошибочно идентифицированный как *V. jacobsoni*) описан с *A. cerana* (Китай, Япония, Южная Корея, Таиланд), позднее найден и на *A. mellifera* в Японии (Anderson, 2000; Anderson, Trueman, 2000); 3) *V. rindereri* с *A. koschevnikovi* (Сабах, Малайзия) (Guzman, Delfinado-Baker, 1996), на других видах пчел пока не обнаружен; 4) *V. underwoodi*, описанный с *A. cerana* (Непал) (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987), позднее найден на *A. nigrocincta* в Индонезии (Anderson et al., 1997; Кузнецов, 2005).

Медоносная пчела *A. mellifera* поражается во всем мире преимущественно *V. destructor* (Traynor et al., 2020), а в Папуа-Новой Гвинее — *V. jacobsoni* (Roberts et al., 2015). Описано несколько митохондриальных гаплотипов *V. destructor*, из которых два — *K* (корейский) и *J* (японский) — способны размножиться и паразитировать в семьях *A. mellifera* (Anderson, 2000; Anderson, Trueman, 2000; Muñoz et al., 2008). Клещи *V. rindereri* и *V. underwoodi* в наименьшей степени изучены (Oudemans, 1904; Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987; Guzman, Delfinado-Baker, 1996; Anderson et al., 1997; Rath, 1999; Anderson, Trueman, 2000; Wang et al., 2019a).

Другой вид медоносной пчелы, *A. cerana*, поражается преимущественно клещом *V. destructor* и в меньшей степени *V. underwoodi*; последний встречается в меньшей численности (Wang et al., 2019a, b; Lin et al., 2021). Сравнительно недавно *V. underwoodi* выявлен и в России (Приморский край), описаны его морфометрия и полиморфизм гена *COX1* мтДНК в природной популяции *A. cerana* (Кузнецов, 2005; Кузнецов, Лелей, 2005; Ilyasov et al., 2021). Данные работы посвящены первому обнаружению *V. underwoodi* в природной популяции *A. cerana* в России, поэтому поверхностно и недостаточно детально обсуждают особенности эволюции и генетической структуры популяции *V. underwoodi*, не приводят детальный анализ полиморфизма нуклеотидной последовательности гена *COX1* мтДНК *Varroa underwoodi* из разных популяций, а также не характеризуют *V. underwoodi* как переносчика новых патогенов пчел — вирусов и бактерий. Существует необходимость в систематизации всех имеющихся знаний о клеще *V. underwoodi*, оценке возможных угроз *V. underwoodi* для других видов пчел р. *Apis*, на основе которых могут быть разработаны превентивные меры, на-

правленные на предотвращение расширения ареала этого вида клеща в странах Азии и России.

Наряду с расширением ареала *V. underwoodi* растет число его видов-хозяев: *A. cerana* в Непале (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987), *A. nuluensis* в Малайзии (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987; Guzman et al., 1996; Anderson et al., 1997), *A. nigrocincta* в Индонезии (Anderson et al., 1997; Hadisoelilo, 1997), *A. mellifera* в Папуа-Новой Гвинее (Lee, 1995; Anderson et al., 1997; Guzman, Rinderer, 1999). Клещи *V. underwoodi* успешно размножаются в семьях пчел *A. cerana*, но обнаружение его в семьях других видов медоносных пчел позволяет предположить способность этих клещей к межвидовой смене хозяев. Особенно опасен он может быть для семей *A. mellifera*, содержащихся рядом с семьями *A. cerana*, как это принято в большинстве азиатских стран (Zheng et al., 2011, 2018; Chantawannakul et al., 2016; Wang et al., 2019a, b; Roberts et al., 2020).

Поскольку разные гаплотипы клещей *Varroa* имеют разную способность к паразитированию на разных видах пчел р. *Apis* (Anderson, 2000; Anderson, Trueman, 2000; Muñoz et al., 2008) (гаплотипы *K* и *J* из шести гаплотипов клещей *V. destructor* способны паразитировать на пчелах *A. mellifera*), то существует высокая вероятность того, что некоторые гаплотипы *V. underwoodi* смогут паразитировать на пчелах *A. mellifera* и затем, подобно *V. destructor*, распространиться по всему миру. *V. underwoodi* характеризуется высоким уровнем генетического разнообразия (Navajas et al., 2010; Roberts et al., 2015; Wang et al., 2019a). Высокий уровень генетического разнообразия этого вида позволяет быстро сформировать гаплотипы *V. underwoodi*, способные паразитировать на *A. mellifera*. Это подтверждается и законом гомологических рядов Н.И. Вавилова (1920), согласно которому у близких форм могут параллельно развиваться сходные признаки и, таким образом, способность видов *V. destructor* и *V. jacobsoni* к паразитированию на *A. mellifera* может также проявляться и у *V. underwoodi*. Следовательно, *A. mellifera* является потенциальным хозяином для *V. underwoodi* в ходе его дальнейшей эволюции (Anderson, 2000; Anderson, Trueman, 2000; Muñoz et al., 2008; Wang et al., 2019a, b; Ilyasov et al., 2021).

Переход *V. underwoodi* на нового хозяина *A. mellifera* может сопровождаться трансмиссией новых видов и штаммов вирусов и бактерий, провоцированием новых болезней, ведущих к нарушению микробиома, снижению выживаемости и иммунитета (Sandionigi et al., 2015; Hubert et al., 2017; Raymann et al., 2017; Diaz et al., 2019; Marche et al., 2019; Wang et al., 2019a, b; Bleau et al., 2020; Chen et al., 2021). Исследование особенностей *V. underwoodi* позволит заранее разработать методы борьбы с новым паразитом (Guzman, Rinderer, 1999;

Kolar, Lodge, 2001; Woolhouse et al., 2005). Одним из таких методов является селекция семей пчел *A. mellifera* по гигиеническому поведению против клеща *V. destructor*, которая, вероятно, будет также работать и против клеща *V. underwoodi* (Mondragon et al., 2005; Allsopp, 2006; Locke, Fries, 2011; Çakmak, Fuchs, 2013; Locke, 2016; Conlon et al., 2018; McMullan, 2018; Alphen, Fernhout, 2020). В настоящей работе дана детальная характеристика клещей *V. underwoodi* в популяции *A. cerana ussuriensis* в Приморском крае на основе анализа морфометрии и полиморфизма гена *COX1* мтДНК, систематизированы все имеющиеся знания о клеще *V. underwoodi*, проведена оценка возможных угроз *V. underwoodi* для других видов пчел р. *Apis*, в частности *A. mellifera*, предложены превентивные меры, направленные на предотвращение расширения ареала этого вида клеща в странах Азии и России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Имаго клещей *Varroa underwoodi* собраны летом 2004 г. из выводковых ячеек двух семей № 2 и № 5 *Apis cerana ussuriensis* на пасеке в селе Ромашка Хасанского района Приморского края России (43.5° с.ш., 131.3° в.д.). Все собранные образцы клещей *V. underwoodi* были помещены в 70% этанол и хранились при –20°С.

Клещи *V. underwoodi* обнаружены только в семьях *A. cerana ussuriensis*, где уровень зараженности семей составлял 50%.

Для предварительного подтверждения видовой принадлежности морфометрические характеристики и размер взрослых самок клещей *V. underwoodi* ($n = 10$) сравнивали с литературными данными (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987; Woo, 1992; Anderson et al., 1997; Huang, 2004; Wang et al., 2019a). Перед оценкой морфометрии отобранные образцы клещей *V. underwoodi* высушивались при комнатной температуре в течение 1 мин. У клещей *V. underwoodi* для морфометрии использовался дорсальный щит с боковыми щетинками (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987; Woo, 1992; Anderson et al., 1997; Huang, 2004; Wang et al., 2019a). Измерение проводили с помощью цифрового микроскопа EOS Kiss X7 (Canon, Япония) с объективом MP-E 65mm f/2.8 1-5x Macro Photo (Canon, Япония) при увеличении $\times 150$.

Тотальную ДНК экстрагировали из трех клещей на семью *A. cerana ussuriensis* с использованием набора Qiagen DNEasy для тканей животных с использованием колонок для связывания ДНК (Qiagen, Валенсия, Калифорния). Последовательность гена *COX1* мтДНК использовали для идентификации вида клещей и определения гаплотипа мтДНК. ПЦР-амплификация гена *COX1* мтДНК *V. underwoodi* проведена по методике Вана и соавторов

(Wang et al., 2019a) с использованием пары праймеров (*COX1* 821_F: 5'-GGAGTAGGTACAGGTTGAACGG-3' и *COX1* 821_R: 5'-ACAACCCAGCAATAATAGCAA-3') с продуктом 821 п.н. (Wang et al., 2019a).

Все продукты ПЦР были очищены с помощью набора QIAquick PCR Purification Kit (250) (QIAGEN, Хильден, Германия) в соответствии с инструкциями производителя. Нуклеотидные последовательности гена *COX1* мтДНК образцов *V. underwoodi* определяли путем двухстороннего секвенирования продуктов ПЦР с использованием метода секвенирования Сэнгера (Sanger et al., 1977) и пары праймеров (F-V51: 5'-GTAATTTGTATACAAAGAGGG-3' и R-V1400: 5'-CAATATCAATAGAAGAATTAGC-3') (Warrit et al., 2004) на капиллярном секвенаторе ABI 3730xl (Applied Biosystems, Фостер-Сити, США) с помощью набора ABI PRISM BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit в соответствии с инструкциями производителя. Нуклеотидная последовательность гена *COX1* мтДНК *V. underwoodi* размером 458 п.н. загружена в базу данных Генбанка DDBJ/GenBank под регистрационным номером LC532104.

Последовательности гена *COX1* мтДНК *V. underwoodi* (MH205173 (Ханчжоу, Китай), MH205174 (Цзиньхуа, Китай), MH205175 (Наньчан, Китай), MH205176 (Цзилинь, Китай), MH205177 (Маомин, Китай)), *V. destructor* (KJ403739, KJ507740, KJ403742, KJ403744 (Эр-Рияд, Саудовская Аравия)) и *V. jacobsoni* (MF462134 (Порт-Морсби, Папуа-Новая Гвинея), AF010479 (Канберра, Австралия)) из Генбанка использованы для сравнительного анализа с *V. underwoodi* из Приморского края. Образцы клещей видов *V. destructor* и *V. jacobsoni* использованы также для сравнительного анализа в качестве внешних групп.

Уровень генетической дивергенции и р-дистанции между видами клещей *V. underwoodi*, *V. destructor* и *V. jacobsoni* оценивали на основе последовательностей гена *COX1* мтДНК с применением метода выравнивания CLUSTALW в MEGA 10.0.5 (Kumar et al., 2018). Дендрограмма филогенетических отношений методом ближайшего соседа, основанная на р-дистанции последовательностей гена *COX1* мтДНК построена с 2000 бутстрэп-репликациями в CLC Genomics Workbench 21 (Qiagen Inc., Миссиссога, Канада). Статистический анализ и анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) выполняли с использованием ARLEQUIN 3.5.2 (Excoffier, Lischer, 2010), STATISTICA 8.0 (StatSoft, США) и EXCEL 2010 (Microsoft, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая принадлежность образцов клеща *V. underwoodi* определена с использованием данных морфометрии и полиморфизма гена

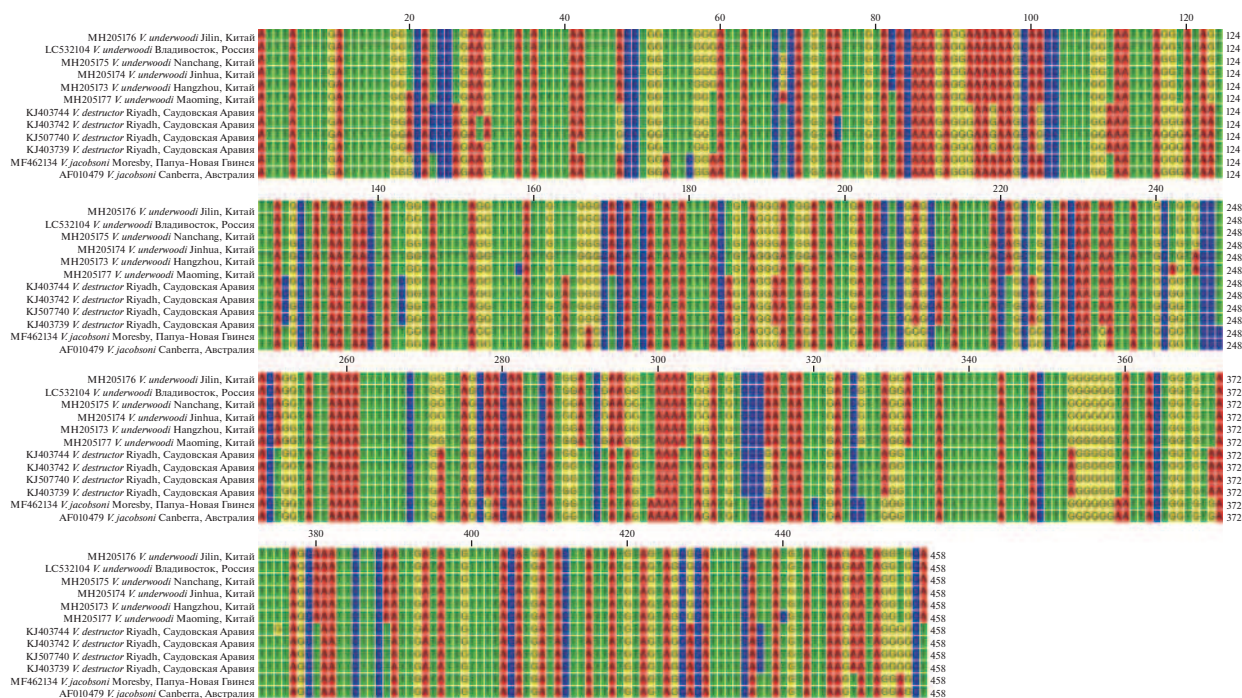


Рис. 1. Сравнительный анализ нуклеотидной последовательности гена *COX1* мтДНК клещей *Varroa underwoodi*, *V. destructor* и *V. jacobsoni*.

COX1 мтДНК. Эллипсоидальное тело самок *V. underwoodi* каштаново-коричневое. Поверхность дорсального щита слегка бороздчатая, сетчатая, с густыми наклоненными щетинками примерно одинаковой длины и небольшими шипиками. Боковые щетинки постепенно удлиняются кзади, последние три укорачиваются. Длина тела взрослой самки *V. underwoodi* 767.5 ± 20.5 мкм (среднее значение \pm стандартное отклонение), ширина 1300.5 ± 20.5 мкм ($n = 10$). Для сравнения, длина и ширина тела взрослых самок *V. underwoodi* в семьях *A. cerana* – 700–752 мкм \times 1089–1157 мкм ($n = 15$); в семьях *A. mellifera* – 700–735 мкм \times 1090–1120 мкм ($n = 6$); в семьях *A. cerana* (провинция Западное Папуа, Индонезия) – 690–730 мкм \times 1050–1130 мкм ($n = 5$); в семьях *A. cerana* (Сулавеси, Ява, Индонезия) – 720–780 мкм \times 1050–1080 мкм ($n = 2$); в семьях *A. nigrocincta* (Сулавеси) – 740–760 мкм \times 1120–1220 мкм ($n = 5$) (Anderson et al., 1997); в семьях *A. cerana* (Непал) – 741–780 мкм \times 1151–1168 мкм ($n = 2$) (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987); в семьях *A. cerana* (Южная Корея) – 703–784 мкм \times 1135–1324 мкм ($n = 2$) (Woo, 1992). Морфологические параметры наших экземпляров соответствуют ранее опубликованным данным по *V. underwoodi* (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987; Anderson et al., 1997; Huang, 2004; Wang et al., 2019a).

Был проведен сравнительный анализ нуклеотидной последовательности гена *COX1* мтДНК видов клещей *V. underwoodi*, *V. destructor* и *V. jacobsoni*.

Выровненные нуклеотидные последовательности гена *COX1* мтДНК позволяют рассчитать различия нуклеотидов в соответствующих позициях у разных образцов клещей (рис. 1).

Все различия между *V. underwoodi*, *V. destructor* и *V. jacobsoni* рассчитаны на основе полиморфизма последовательностей гена *COX1* мтДНК. В табл. 1 представлены усредненные попарные оценки числа нуклеотидных и аминокислотных замен, р-дистанции и процент генетической дивергенции на основе последовательностей гена *COX1* мтДНК клещей *V. underwoodi* (LC532104 (Приморский край, Россия), MH205173 (Ханчжоу, Китай), MH205174 (Цзиньхуа, Китай), MH205175 (Наньчан, Китай), MH205176 (Цзилинь, Китай), MH205177 (Маомин, Китай)), *V. destructor* (KJ403739, KJ507740, KJ403742, KJ403744 (Эр-Рияд, Саудовская Аравия)) и *V. jacobsoni* (MF462134 (Порт-Морсби, Папуа-Новая Гвинея), AF010479 (Канберра, Австралия)). Обнаружено, что нуклеотидные последовательности гена *COX1* мтДНК образцов *V. underwoodi* LC532104 из Приморского края (Россия) идентичны MH205176 из провинции Цзилинь (Китай) (Wang et al., 2019a).

Последовательности гена *COX1* мтДНК видов клещей *V. underwoodi*, *V. destructor* и *V. jacobsoni* различаются на статистически значимом уровне ($p \leq 0.05$). Нуклеотидная последовательность гена *COX1* мтДНК позволяет с 95%-й вероятностью различать виды клещей р. *Varroa*. Из трех видов клещей наиболее близки друг к другу *V. destructor* и *V. ja-*

Таблица 1. Оценка средних значений р-дистанции и генетической дивергенции (ниже диагонали) и замен нуклеотидов и аминокислот (выше диагонали) между видами клещей *Varroa* на основе последовательности гена *COX1* мтДНК

Виды <i>Varroa</i>		<i>V. underwoodi</i>	<i>V. destructor</i>	<i>V. jacobsoni</i>
		<i>n</i> = 6	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 2
		число нуклеотидных замен/ число аминокислотных замен		
<i>V. underwoodi</i>	р-дистанция/генетическая дивергенция, %		45/36	44/34
<i>V. destructor</i>		* 0.099/10		33/26
<i>V. jacobsoni</i>		* 0.097/10	* 0.072/7	

Примечание: * статистически значимые различия ($p \leq 0.05$).

cobsoni со значением генетической дивергенции 7%. *V. underwoodi* равноудален от *V. destructor* и *V. jacobsoni* и отличается от них по значению генетической дивергенции 10%.

В табл. 2 представлены попарные генетические дистанции, генетическая дивергенция, число замен нуклеотидов и аминокислот между каждым образцом *V. underwoodi* ($n = 6$), *V. destructor* ($n = 4$) и *V. jacobsoni* ($n = 2$), рассчитанные на основе сравнения последовательностей гена *COX1* мтДНК.

Между образцами гена *COX1* мтДНК *V. underwoodi* значения генетической дивергенции варьировали от 0 до 2%, р-дистанции — от 0.000 до 0.022, количества нуклеотидных замен — от 0 до 10, аминокислотных замен — от 0 до 8. Не наблюдалось генетических различий между образцами МН205176, *V. underwoodi* (Цзилинь, Китай) и LC532104, *V. underwoodi* (Приморский край, Россия), а также МН205175, *V. underwoodi*, (Наньчан, Китай) и МН205174, *V. underwoodi* (Цзиньхуа, Китай). Наименьшие генетические различия наблюдались между образцами МН205176, *V. underwoodi* (Цзилинь, Китай) и МН205175, *V. underwoodi* (Наньчан, Китай); LC532104, *V. underwoodi* (Приморский край, Россия) и МН205175, *V. underwoodi* (Наньчан, Китай); МН205176, *V. underwoodi* (Цзилинь, Китай) и МН205174, *V. underwoodi* (Цзиньхуа, Китай); LC532104, *V. underwoodi* (Приморский край, Россия) и МН205174, *V. underwoodi* (Цзиньхуа, Китай). Наибольшие генетические

различия наблюдались между МН205177 (Мао-мин, Китай) и остальными образцами *V. underwoodi*. Выравнивание нуклеотидных последовательностей гена *COX1* мтДНК МН205176 (Цзилинь, Китай) и LC532104 (Приморский край, Россия) показывает отсутствие нуклеотидных замен между ними. Эти последовательности гена *COX1* мтДНК обозначены как гаплотип *China 1 MH205176* (рис. 2) (Ilyasov et al., 2021).

Между образцами *V. destructor* генетическая дивергенция варьировала от 0 до 1%, р-дистанция — от 0.000 до 0.022, количество нуклеотидных замен — от 0 до 4, а количество аминокислотных замен — от 0 до 1. Наименьшие генетические различия наблюдались между образцами *V. destructor* KJ403744 и KJ403739 из Саудовской Аравии (Эр-Рияд). Не обнаружено генетических различий между образцами *V. destructor* KJ403742 и KJ403740 из Саудовской Аравии (Эр-Рияд), а также между образцами *V. jacobsoni* MF462134 из Папуа-Новой Гвинеи (Порт-Морсби) и AF010479 из Австралии (Канберра).

Нами построена дендрограмма филогенетических отношений методом ближайшего соседа с 2000 бутстрэп репликациями на основе р-дистанций между последовательностями гена *COX1* мтДНК трех видов клещей *V. underwoodi*, *V. destructor*, *V. jacobsoni*. Последовательность гена *COX1* мтДНК LC532104 *V. underwoodi* из России (Приморский край) (гаплотип *China 1 MH205176*) объединена в

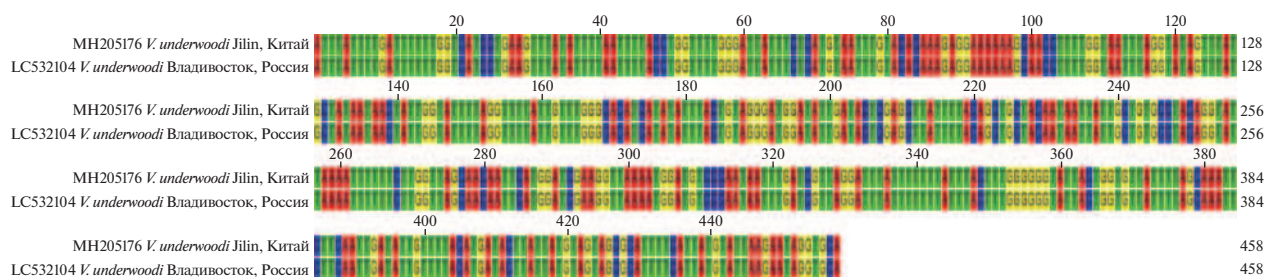


Рис. 2. Сравнительный анализ нуклеотидной последовательности гена *COX1* мтДНК *Varroa underwoodi* из Китая (Цзилинь) и России (Приморский край) — гаплотип *China 1 MH205176*.

Таблица 2. Парные различия и генетическая дивергенция между видами *Varroa*, рассчитанные на основе полиморфизма последовательностей гена *COXI*

Виды <i>Varroa</i>	p-дистанция/генетическая дивергенция %											
	1. MN205176, <i>V. underwoodi</i>	2. LC532104, <i>V. underwoodi</i>	3. MN205175, <i>V. underwoodi</i>	4. MN205174, <i>V. underwoodi</i>	5. MN205173, <i>V. underwoodi</i>	6. MN205177, <i>V. underwoodi</i>	7. KJ403744, <i>V. destructor</i>	8. KJ403742, <i>V. destructor</i>	9. KJ507740, <i>V. destructor</i>	10. KJ403739, <i>V. destructor</i>	11. MF462134, <i>V. jacobsoni</i>	12. AF010479, <i>V. jacobsoni</i>
	Число нуклеотидных замен / Число аминокислотных замен											
1. MN205176, <i>V. underwoodi</i> , Цзилнь, Китай	0.000/0	0.000/0	1/1	1/1	2/2	10/8	44/36	46/36	46/36	44/35	44/34	4 / 34
2. LC532104, <i>V. underwoodi</i> , Приморский край, Россия	0.002/0	0.002/0	0/0	1/1	2/2	10/8	44/36	46/36	46/36	44/35	44/34	44/34
3. MN205175, <i>V. underwoodi</i> , Наньчан, Китай	0.002/0	0.002/0	0/0	0/0	1/1	10/8	45/37	47/37	47/37	45/36	45/35	45/35
4. MN205174, <i>V. underwoodi</i> , Цзиньхуа, Китай	0.004/0	0.004/0	0.002/0	0.002/0	1/1	10/8	45/37	47/37	47/37	45/6	45/35	45/35
5. MN205173, <i>V. underwoodi</i> , Ханчжоу, Китай	0.022/2	0.022/2	0.002/0	0.002/0	0.020/2	9/7	45/37	47/37	47/37	45/36	45/35	45/35
6. MN205177, <i>V. underwoodi</i> , Маоин, Китай	0.096/10	0.096/10	0.098/10	0.098/10	0.098/10	0.092/9	42/36	44/36	44/36	42/35	44/36	44/36
7. KJ403744, <i>V. destructor</i> , Саудовская Аравия	0.100/10	0.100/10	0.103/10	0.103/10	0.103/10	0.096/10	0.009/1	0/0	0/0	4/1	34/27	34/27
8. KJ403742, <i>V. destructor</i> , Саудовская Аравия	0.100/10	0.100/10	0.103/0	0.103/0	0.103/10	0.096/10	0.009/1	0.000/0	0/0	4/1	34/27	34/27
9. KJ507740, <i>V. destructor</i> , Саудовская Аравия	0.096/10	0.096/10	0.098/10	0.098/10	0.098/10	0.092/9	0.004/1	0.009/1	0.009/1	0.009/1	32/26	32/26
10. KJ403739, <i>V. destructor</i> , Саудовская Аравия	0.096/10	0.096/10	0.098/10	0.098/10	0.098/10	0.096/10	0.070/7	0.074/7	0.074/7	0.070/7	0/0	0/0
11. MF462134 <i>V. jacobsoni</i> , Папуа-Новая Гвинея	0.096/10	0.096/10	0.098/10	0.098/10	0.098/10	0.096/10	0.070/7	0.074/7	0.074/7	0.070/7	0.000/0	0.000/0
12. AF010479, <i>V. jacobsoni</i> , Австралия	0.096/10	0.096/10	0.098/10	0.098/10	0.098/10	0.096/10	0.070/7	0.074/7	0.074/7	0.070/7	0.000/0	0.000/0

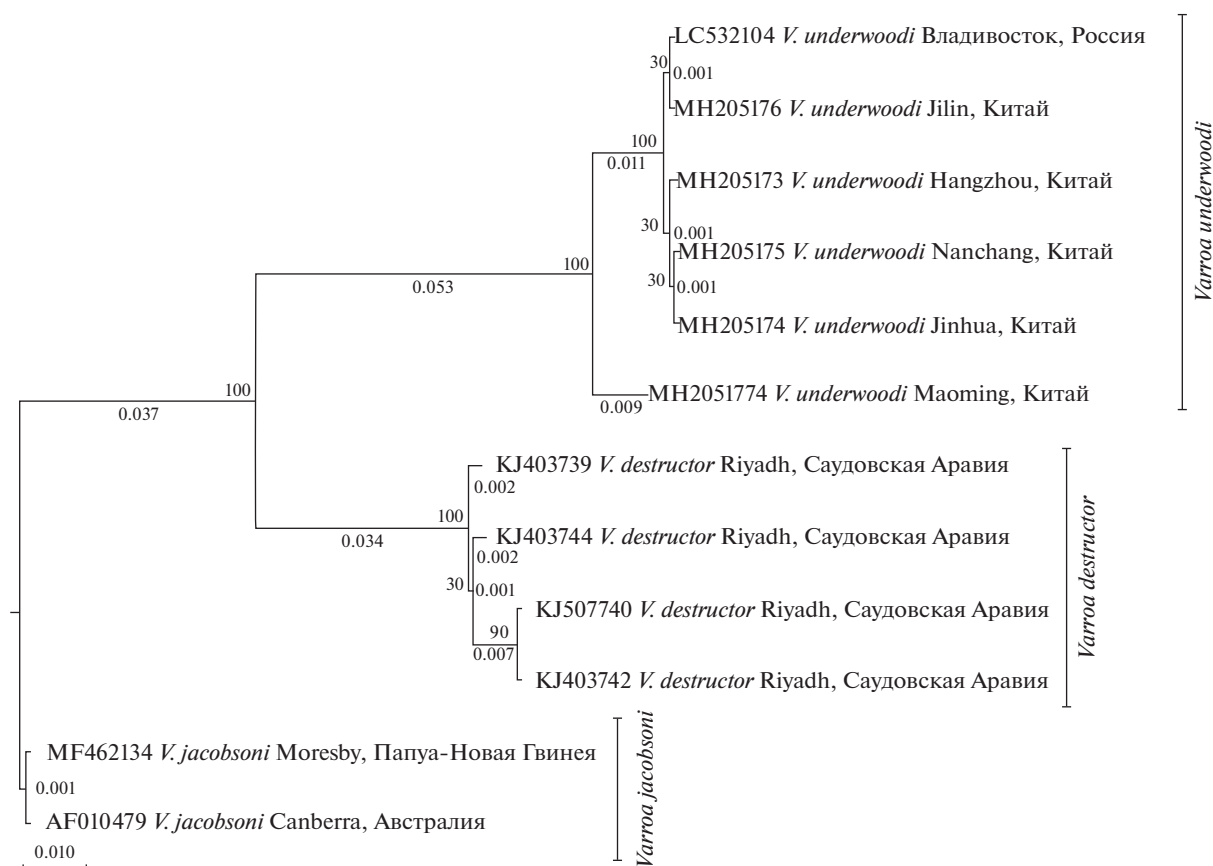


Рис. 3. Дендрограмма филогенетических отношений методом ближайшего соседа с 2000 бутстрэп-репликациями на основе р-дистанций между последовательностями гена *COX1* мтДНК трех видов *Varroa*. Цифры на каждой ветви указывают генетические дистанции.

один кластер со всеми последовательностями представителей *V. underwoodi* MN205173, MN205174, MN205176, MN205177 из Китая. Отдельными кластерами располагаются последовательности *COX1* мтДНК представителей *V. destructor* KJ403739, KJ403742, KJ403742 (Эр-Рияд, Саудовская Аравия) и представителей *V. jacobsoni* MF462134 (Порт-Морсби, Папуа-Новая Гвинея), AF010479 (Канберра, Австралия) (рис. 3).

На дендрограмме филогенетических отношений в кластере *V. underwoodi* образец LC532104 (Приморский край, Россия) располагается наиболее близко к самому северному образцу MN205176 (Цзилинь, Китай), находящемуся на удалении 450 км, а наиболее удаленно — от самого южного образца MN205177 (Маомин, Китай), находящегося на удалении 3000 км. Кластер *V. underwoodi* генетически ближе к кластеру *V. destructor*, чем к кластеру *V. jacobsoni*. Южный образец MN205177 *V. underwoodi* (Маомин, Китай) наиболее удален от остальных образцов *V. underwoodi* и ближе к кластеру *V. destructor* (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Клещ *Varroa underwoodi*, вероятно, произошел из южных регионов Азии, а позже распространился на север в результате совместной миграции с пчелами *Apis cerana*. Предыдущие исследования, основанные на изучении морфологии и гена *COX1* мтДНК, показали паразитирование клеща *V. underwoodi* в семьях пчел *A. cerana* в Непале (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987), Южной Корее (Woo, 1992; Кузнецов, 2005; Chantawannakul et al., 2016), Индонезии (Anderson et al., 1997; Chantawannakul et al., 2016), Папуа-Новой Гвинее (Lee, 1995; Anderson et al., 1997; Chantawannakul et al., 2016), Китае (Huang, 2004; Wang et al., 2019a), Вьетнаме и Японии (Guzman, Rinderer, 1999; Chantawannakul et al., 2016). Сравнительно недавно *V. underwoodi* выявлен и в России (Приморский край) (Кузнецов, 2005; Кузнецов, Лелей, 2005; Пыасов et al., 2021). Нами показано распространение *V. underwoodi* на Дальнем Востоке России в семьях пчел *A. cerana ussuriensis* с использованием методов морфометрии и секвенирования митохондриального гена *COX1* мтДНК (рис. 1, 2) (Пыасов et al., 2021). Место обнаружения *V. under-*

woodi в Приморье находится на удалении 450 км от места обнаружения этого вида в Северном Китае (Ilyasov et al., 2021). По результатам сравнительного анализа гена *COX1* мтДНК (рис. 3) все образцы *V. underwoodi* объединяются в один кластер, кроме образца МН205177 (Маомин, Китай), который группируется отдельно (рис. 3). Вероятно, данный образец следует отнести к новому подвиду *V. underwoodi* или даже новому виду в р. *Varroa*, что может выясниться после дополнительного специального исследования.

Клещи *V. underwoodi*, вероятно, всегда встречались в небольшом количестве в природной популяции диких пчел *A. cerana*, обитающих в дуплах деревьев в Приморском крае в России. В ульях *A. cerana* условия для размножения *V. underwoodi* оказались более благоприятными, чем в бортиках в дуплах деревьев, что привело к возрастанию численности клещей на пасеках. По данным В.Н. Кузнецова (2005), в 2002 г. в трутневом расплоде *A. cerana* на пасеке клещи *V. underwoodi* обнаружены только один раз, но в 2004 г. наблюдалось массовое размножение *V. underwoodi*. В 2004 г. расплод трутней на пасеке был заражен клещами *V. underwoodi* на 2.8% в июне, на 35% в июле и на 58% в августе, а рабочие пчелы были заражены только на 1%. Следует отметить, что отдельные трутневые ячейки *A. cerana* содержали до 5–6 имаго и 2–3 нимфы *V. underwoodi*. Имаго и нимфы *V. underwoodi* обнаружены на куколках трутней *A. cerana* и редко наблюдались в выводке рабочих пчел. Самки *V. underwoodi* в основном встречались на молодых трутнях и очень редко на молодых рабочих пчелах *A. cerana*. Летом 2004 г. до 16% молодых трутней были заражены клещами *V. underwoodi*, но осенью клещи у взрослых пчел отсутствовали. Возможно, что большое количество клещей на расплоде пчел способствовало активному роению семей *A. cerana* для очистки семьи пчел от клещей. В 2004 г. наблюдалось частое роение семей *A. cerana* на пасеке, сильно пораженной клещами *V. underwoodi* (Кузнецов, 2005). Сейчас в России пчелы *A. cerana* не разводятся в специальных ульях на пасеках для получения меда. Этот вид медоносной пчелы сохранился на Дальнем Востоке России в диком состоянии и обитает в лесах в дуплах деревьев.

Уровень заражения пчел клещами *V. underwoodi* значительно выше в северных провинциях Китая, чем в южных (Wang et al., 2019a). Это связано с тем, что массовое размножение клещей происходит в семьях пчел, выращивающих расплод в зимний безоблетный период. На более высокий уровень заражения *V. underwoodi* в Северной Азии влияет время выращивания расплода трутней, которое немного короче в холодном климате (Wang et al., 2019a). Идентичность последовательностей гена *COX1* мтДНК *V. underwoodi* из Приморского края (Россия) LC532104 и провинции Цзилинь

(Китай) МН205176 позволяет предположить, что гаплотип *China 1 МН205176 V. underwoodi* является адаптированным к паразитированию на пчелах *A. cerana*, обитающих в холодном климате Северной Азии. Возможно, что дальневосточный регион заселен единой популяцией *V. underwoodi* гаплотипа *China 1 МН205176*, распространенной на обширной территории Северной Азии в результате миграции семей *A. cerana* (Traynor et al., 2020; Ilyasov et al., 2021).

Клещи *Varroa*, собранные в Приморском крае (Россия), идентифицированы как *V. underwoodi* на основании их морфометрии, которая находится в диапазоне ранее описанных популяций этого вида (Delfinado-Baker, Aggarwal, 1987; Anderson et al., 1997; Huang, 2004; Wang et al., 2019a), а также последовательности гена *COX1* мтДНК, который был идентичен с образцом МН205176 из провинции Цзилинь (Китай) (табл. 2, рис. 2) (Wang et al., 2019a; Ilyasov et al., 2021). Длина и ширина тела взрослых самок *V. underwoodi* из Приморского края немного больше, чем у представителей этого вида из южных популяций, что можно объяснить его северным распространением. Скорость молекулярной эволюции у видов клещей р. *Varroa* очень низкая, а их геномы более консервативны, чем геномы их видов-хозяев пчел р. *Apis* (Ilyasov et al., 2021). Эти генетические особенности представителей *V. underwoodi* из удаленных друг от друга регионов Дальнего Востока России и Северного Китая можно объяснить паразитическим образом жизни внутри семей *A. cerana*. Аналогичным образом можно объяснить отсутствие различий между образцами *V. destructor* из отдаленных регионов Саудовской Аравии, с одной стороны, и Папуа-Новой Гвинеи и Австралии – с другой.

Средний уровень генетической дивергенции между *V. destructor* и *V. jacobsoni* в данной работе (7%) очень близок к таковой (6%) между *V. destructor* из семи стран (Южная Корея, Франция, Вьетнам, Китай, Япония, Непал, Шри Ланка) и *V. jacobsoni* из четырех стран (Индонезия, Малайзия, Лаос, Папуа-Новая Гвинея) (табл. 1) (Techer et al., 2019). Средняя генетическая дивергенция между тремя видами клещей *V. underwoodi*, *V. destructor* и *V. jacobsoni* по нуклеотидной последовательности гена *COX1* мтДНК варьирует в диапазоне от 7 до 10%, а р-дистанция – от 0.072 до 0.099. Это согласуется с диапазоном генетических различий между видами насекомых (8–17% и 0.100–0.200 соответственно) (Tan et al., 2007; Han et al., 2016; Eimanifar et al., 2017; Ilyasov et al., 2018, 2019).

Наличие клещей *V. underwoodi* в закрытых ячейках расплода рабочих в одной семье *A. mellifera* в Папуа-Новой Гвинее (Roberts et al., 2015) показывает, что может произойти межвидовая смена хозяина и переход *V. underwoodi* с *A. cerana* на *A. mellifera*. В настоящее время *V. underwoodi* не

выявлен в массовом порядке на пасеках в семьях *A. mellifera* на Дальнем Востоке России. Однако миграция *A. cerana* между Россией и Китаем может привести к появлению на Дальнем Востоке России новых гаплотипов *V. underwoodi* из Китая, способных к паразитированию в семьях *A. mellifera*. Клещ *V. underwoodi* генетически близок к *V. destructor*, который является обычным паразитом как *A. mellifera*, так и *A. cerana*, поэтому весьма вероятен переход *V. underwoodi* на *A. mellifera* (Roberts et al., 2020). Надо быть готовым к появлению у пчел *A. mellifera* нового паразита *V. underwoodi* с разрушительными эффектами для популяции (Anderson, 2000; Anderson, Trueman, 2000; Muñoz et al., 2008; Rosenkranz et al., 2010; Roberts et al., 2015; Wang et al., 2019a; Ilyasov et al., 2021).

Разрушительные эффекты для пчел *A. mellifera* могут быть вызваны больше не самими клещами, а трансмиссией новых, не характерных для данного вида патогенов – вирусов и бактерий. Паразитические клещи *V. destructor* и *V. underwoodi* имеют различный видовой состав микробиома кишечника и могут быть переносчиками разных видов вирусов (восемь РНК-вирусов и один ДНК-вирус) (Sandionigi et al., 2015; Wang et al., 2019b; Sacca, Lodesani, 2020; Chen et al., 2021). В популяции *A. cerana* клещи *V. destructor* переносят вирусы *DWV*, *IAPV*, *BQCV*, *KBV*, *CBPV*, *SBV* и *AmFV*, а *V. underwoodi* переносят вирусы *DWV*, *CBPV*, *AmFV*, *BQCV*, *IAPV* и *KBV* (Wang et al., 2019b; Chen et al., 2021). Кроме того, один и тот же вирус имеет разное действие на разные виды пчел. Так, вирус мешотчатого расплода Korean Sacbrood Virus (*kSBV*) уничтожил 95% популяции *A. cerana* и не был вирулентен для популяции *A. mellifera* (Choi et al., 2010; Koetz, 2013; Vung et al., 2017; Wang et al., 2019b). В семьях пчел *A. mellifera*, инфицированных паразитическим клещом *V. destructor*, наблюдается повышенное количество бактерий *Snodgrassella alvi* и уменьшение количества бактерий сем. Lactobacillaceae в кишечнике рабочих особей (Hubert et al., 2017; Marche et al., 2019; Bleau et al., 2020). Микробиом пораженных клещом личинок становится сходным с микробиомом *V. destructor*, что свидетельствует об обмене микробиомом кишечника между пчелой и эктопаразитическим клещом (Sandionigi et al., 2015). Искусственное заражение пчел патогенной микроспоридией *Nosema ceranae* также изменяет состав микробиома кишечника и провоцирует рост численности бактерии *Gilliamella apicola* (Rubanov et al., 2019). Заражение паразитическим клещом *V. destructor* является более важным фактором нарушения и изменения состава микробиома кишечника взрослых пчел *A. mellifera*, чем заражение микроспоридиями *N. ceranae*, *N. apis* и трипаносомой *Lotmaria passim* (Hubert et al., 2017). Для борьбы с этими паразитами пчеловоды часто используют химические вещества, такие как фумагиллин (против *Nosema*

spp.) и щавелевую кислоту (против *V. destructor*), которые, в свою очередь, уменьшают разнообразие и численность бактерий микробиома кишечника *A. mellifera* (Raymann et al., 2017; Diaz et al., 2019). Такие изменения микробиома кишечника пчел могут негативно влиять на физиологию, иммунитет, выживаемость и адаптацию к условиям окружающей среды (Bleau et al., 2020; Sacca, Lodesani, 2020; Ильясов и др., 2021).

Для борьбы с распространением *V. destructor* и предотвращения потенциального перехода *V. underwoodi* возможно применять селекцию пчел по гигиеническому поведению, устойчивых к паразитированию клещами *Varroa* spp. Сейчас в мире существует девять устойчивых к клещу *V. destructor* популяций медоносной пчелы *A. mellifera*, которые были получены путем целенаправленной селекции: 1) популяция медоносных пчел северного графства Дублин в Ирландии; 2) популяция медоносных пчел подвида *A. m. scutellata* в Бразилии и Южной Африке; 3) популяция медоносных пчел в Тулузе во Франции; 4) популяция медоносных пчел на острове Фернандо де Норонья в Бразилии; 5) приморская популяция медоносных пчел в Приморском крае России; 6) популяция медоносных пчел Готланд в Швеции; 7) популяция медоносных пчел Авиньон во Франции; 8) популяция медоносных пчел Арнотского леса в Итаке в штате Нью-Йорк США; 9) популяция медоносных пчел на острове Мармара в Турции (Mondragón et al., 2005; Allsopp, 2006; Locke, Fries, 2011; Çakmak, Fuchs, 2013; Locke, 2016; Conlon et al., 2018; McMullan, 2018; Alphen, Fernhout, 2020). Селекция семей медоносных пчел по гигиеническому поведению на устойчивость к клещу *V. destructor* позволит использовать меньше акарицидов и предотвратить нарушения микробиома кишечника, обеспечивающего защитную функцию организма и играющего важную роль в иммунитете и адаптации пчел к условиям окружающей среды (Çakmak, Fuchs, 2013). Селекция семей пчел по гигиеническому поведению против клеща *V. destructor* может также оказаться эффективной против клеща *V. underwoodi*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До недавнего времени известный ареал клещей *Varroa underwoodi* охватывал практически все страны, где встречается медоносная пчела *Apis cerana*, включая и Дальний Восток России. Идентичность последовательностей гена *COX1* у экзотипов *V. underwoodi* из Северного Китая и Приморского края России, удаленных между собой на 450 км, указывает на возможную свободную миграцию *A. cerana* и расселению паразита, а также на низкую скорость молекулярной эволюции генома *V. underwoodi* в результате паразитического образа жизни. Хотя северные границы аре-

ала *V. underwoodi* еще не исследованы, но в 2020 г. образцы *A. cerana ussuriensis* собраны в районе села Терней Приморского края (45.06° с.ш., 136.61° в.д.), северной границе ареала данного вида пчел. Возможно, таким образом, что северная граница ареала клеща *V. underwoodi* будет совпадать с северной границей ареала *A. cerana*. В дальнейшем планируется охарактеризовать популяцию *V. underwoodi* с помощью дополнительных маркеров *COX3*, *ATP6* и *CYTB*, которые позволят найти генетические различия между российскими и китайскими образцами *V. underwoodi* и выявить его биогеографические связи. Медоносная пчела *A. mellifera* может стать новым хозяином для паразитического клеща *V. underwoodi*, поскольку он широко встречается в семьях *A. cerana*, находящихся рядом с семьями *A. mellifera*. Возможный переход клеща *V. underwoodi* на нового хозяина *A. mellifera* может сопровождаться трансмиссией новых видов и штаммов вирусов и бактерий, изменением микробиома кишечника, подавлением иммунитета и адаптации к изменяющимся климатическим условиям. Селекция семей медоносных пчел по гигиеническому поведению на устойчивость к клещу *V. destructor* может стать эффективной защитой от перехода близкородственного клеща *V. underwoodi* с *A. cerana* на *A. mellifera*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Т.Ф. Долмацкой и В.Е. Гохману за рецензию и ревизию статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке государственного задания (регистрационный номер АААА-А21-121011990120-7) — И.Р., грантов Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (грант № 19-54-70002 e-Asia_t) — Н.А. и Программы постдокторских исследований в Инчхонском национальном университете (2017–2019 гг.) — И.Р.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов каких-либо исследований с использованием теплокровных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вавилов Н.И., 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Тр. 3-го Всеросс. съезда по селекции и семеноводству. Саратов: Губполиграфотдел, 3-е отд. С. 41–56.

Ильясов Р.А., Марсова М.В., Ковтун А.С., Ватлин А.А., Юнес Р.А. и др., 2021. Роль микробиома кишечника медоносных пчел // Пчеловодство. № 7. С. 18–20.

Кузнецов В.Н., 2005. Китайская восковая пчела *Apis cerana cerana* F. (Hymenoptera, Apidae) на Дальнем Востоке России. М.: Т-во науч. изд. КМК. 112 с.

Кузнецов В.Н., Лелей А.С., 2005. О паразитировании клещей рода *Varroa* Oudemans, 1904 (Acari: Varroidae) на китайской восковой пчеле *Apis cerana cerana* Fabricius, 1793 (Hymenoptera: Apidae) в Приморском крае // Чтения памяти А.И. Куренцова. № 16. С. 39–46.

Allsopp M.H., 2006. Analysis of *Varroa destructor* infestation of Southern African honeybee populations. MSc dissertation. Pretoria: Univ. Pretoria. 285 p.

Alphen J.J.M., van, Fernhout B.J., 2020. Natural selection, selective breeding, and the evolution of resistance of honeybees (*Apis mellifera*) against *Varroa* // Zool. Lett. V. 6. <https://doi.org/10.1186/s40851-020-00158-4>

Anderson D.L., 2000. Variation in the parasitic bee mite *Varroa jacobsoni* Oud. // Apidologie. V. 31. № 2. P. 281–292.

Anderson D.L., Trueman J.W., 2000. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species // Exp. Appl. Acarol. V. 24. № 3. P. 165–189.

Anderson D.L., Halliday R.B., Otis G.W., 1997. The occurrence of *Varroa underwoodi* (Acarina: Varroidae) in Papua New Guinea and Indonesia // Apidologie. V. 28. № 3–4. P. 143–147.

Bleau N., Bouzlama S., Giovenazzo P., Derome N., 2020. Dynamics of the honeybee (*Apis mellifera*) gut microbiota throughout the overwintering period in Canada // Microorganisms. V. 8. № 8. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8081146>

Çakmak I., Fuchs S., 2013. Exploring a treatment strategy for long-term increase of *Varroa* tolerance on Marmara Island, Turkey // J. Apic. Res. V. 52. № 5. P. 242–250.

Chantawannakul P., Guzman L.I., de, Li J., Williams G.R., 2016. Parasites, pathogens, and pests of honeybees in Asia // Apidologie. V. 47. P. 301–324.

Chen G., Wang S., Jia S., Feng Y., Hu F. et al., 2021. A new strain of virus discovered in China specific to the parasitic mite *Varroa destructor* poses a potential threat to honey bees // Viruses. V. 13. <https://doi.org/10.3390/v13040679>

Choi Y.S., Lee M.Y., Hong I.P., Kim N.S., Kim H.K., et al., 2010. Occurrence of sacbrood virus in Korean apiaries from *Apis cerana* (Hymenoptera: Apidae) // J. Apic. V. 25. P. 187–191.

Conlon B.H., Frey E., Rosenkranz P., Locke B., Moritz R.F.A., Rauttu J., 2018. The role of epistatic interactions underpinning resistance to parasitic *Varroa* mites in haploid honey bee (*Apis mellifera*) drones // J. Evol. Biol. V. 31. № 6. P. 801–809.

Delfinado-Baker M., Aggarwal K., 1987. A new *Varroa* (Acari: Varroidae) from the nest of *Apis cerana* (Apidae) // Int. J. Acarology. V. 13. № 4. P. 233–237.

Diaz T., Del-Val E., Ayala R., Larsen J., 2019. Alterations in honey bee gut microorganisms caused by *Nosema* spp. and pest control methods // Pest Manag. Sci. V. 75. № 3. P. 835–843.

- Eimanifar A., Kimball R.T., Braun E.L., Moustafa D.M., Haddad N. et al., 2017. The complete mitochondrial genome of the Egyptian honey bee, *Apis mellifera lamarkii* (Insecta: Hymenoptera: Apidae) // Mitochondrial DNA B Resour. V. 2. № 1. P. 270–272.
- Excoffier L., Lischer H.E., 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. V. 10. № 3. P. 564–567.
- Hadisoeso S., 1997. A comparative study of two species of cavity-nesting honey bees of Sulawesi, Indonesia. PhD thesis. Guelph: The Univ. Guelph. 199 p.
- Hadisoeso S., Otis G.W., 1998. Differences in drone capings of *Apis cerana* and *Apis nigrocincta* // J. Apic. Res. V. 37. № 1. P. 11–15.
- Han T., Lee W., Lee S., Park I.G., Park H., 2016. Reassessment of species diversity of the subfamily Denticollinae (Coleoptera: Elateridae) through DNA barcoding // PLoS One. V. 11. № 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148602>
- Huang S., 2004. The main kinds of honeybee ectoparasitic mites and the first found of *Varroa underwoodi* in China // Apic. China. V. 55. P. 6. (In Chinese).
- Hubert J., Bicianova M., Ledvinka O., Kamler M., Lester P.J. et al., 2017. Changes in the bacteriome of honey bees associated with the parasite *Varroa destructor*, and pathogens *Nosema* and *Lotmaria passim* // Microb. Ecol. V. 73. № 3. P. 685–698.
- Guzman L.I., de, Delfinado-Baker M., 1996. A new species of *Varroa* (Acari: Varroidae) associated with *Apis koschevnikovi* (Apidae: Hymenoptera) in Borneo // Int. J. Acarology. V. 22. № 1. P. 23–27.
- Guzman L.I., de, Rinderer T.E., 1999. Identification and comparison of *Varroa* species infesting honey bees // Apidologie. V. 30. № 2–3. P. 85–95.
- Guzman L.I., de, Rinderer T.E., Delatte G.T., Macchiavelli R.E., 1996. *Varroa jacobsoni* Oudemans tolerance in selected stocks of *Apis mellifera* L. // Apidologie. V. 27. № 4. P. 193–210.
- Ilyasov R.A., Park J., Takahashi J., Kwon H.W., 2018. Phylogenetic uniqueness of honeybee *Apis cerana* from the Korean peninsula inferred from the mitochondrial, nuclear, and morphological data // J. Apic. Sci. V. 62. № 2. P. 189–214.
- Ilyasov R.A., Han G.Y., Lee M.-L., Kim K.W., Proshchalykin M.Y. et al., 2019. Phylogenetic relationships of Russian Far-East *Apis cerana* with other North Asian populations // J. Apic. Sci. V. 63. № 2. P. 289–314.
- Ilyasov R.A., Takahashi J.I., Proshchalykin M.Y., Lelej A.S., Lee M.L. et al., 2021. First evidence of presence of *Varroa underwoodi* mites on native *Apis cerana* colonies in Primorsky Territory of Russia based on *COX1* gene // J. Apic. Sci. V. 65. № 1. P. 177–186.
- Koetz A.H., 2013. Ecology, behaviour and control of *Apis cerana* with a focus on relevance to the Australian incursion // Insects. V. 4. P. 558–592.
- Kolar C.S., Lodge D.M., 2001. Predicting invaders: Response from Kolar and Lodge // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 10. P. 546.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. V. 35. № 6. P. 1547–1549.
- Lee B., 1995. Mites, bees, and plagues that are and might be // Partners Res. Dev. № 8. P. 2–9.
- Lin Z., Wang S., Neumann P., Chen G., Page P. et al., 2021. Population genetics and host specificity of *Varroa destructor* mites infesting eastern and western honeybees // J. Pest Sci. V. 94. № 4. P. 1487–1504.
- Locke B., 2016. Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honeybee populations // Apidologie. V. 47. № 3. P. 467–482.
- Locke B., Fries I., 2011. Characteristics of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in Sweden surviving *Varroa destructor* infestation // Apidologie. V. 42. № 4. P. 533–542.
- Marche M.G., Satta A., Floris I., Pusceddu M., Buffa F., Ruiu L., 2019. Quantitative variation in the core bacterial community associated with honey bees from *Varroa*-infested colonies // J. Apic. Res. V. 58. № 3. P. 444–454.
- McMullan J., 2018. Adaptation in honey bee (*Apis mellifera*) colonies exhibiting tolerance to *Varroa destructor* in Ireland // Bee World. V. 95. № 2. P. 39–43.
- Mondragón L., Spivak M., Vandame R., 2005. A multifactorial study of the resistance of honeybees *Apis mellifera* to the mite *Varroa destructor* over one year in Mexico // Apidologie. V. 36. № 3. P. 345–358.
- Muñoz I., Dall'Olio R., Lodesani M., De La Rúa P., 2008. Sequence variation in the mitochondrial tRNA^{Leu}-COX2 intergenic region of African and African-derived honey bee populations // EurBee 3. 3rd European Conference of Apidology. Belfast: Queens Univ. P. 73.
- Navajas M., Anderson D.L., Guzman L.I., de, Huang Z.Y., Clement J. et al., 2010. New Asian types of *Varroa destructor*: A potential new threat for world apiculture // Apidologie. V. 41. P. 181–193.
- Oudemans A.C., 1904. On a new genus and species of parasitic Acari // Notes from the Leyden Museum. V. 24. P. 216–222.
- Rath W., 1999. Co-adaptation of *Apis cerana* Fabr. and *Varroa jacobsoni* Oud. // Apidologie. V. 30. № 2–3. P. 97–110.
- Raymann K., Shaffer Z., Moran N.A., 2017. Antibiotic exposure perturbs the gut microbiota and elevates mortality in honeybees // PLoS Biol. V. 15. № 3. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001861>
- Roberts J.M., Anderson D.L., Tay W.T., 2015. Multiple host shifts by the emerging honeybee parasite, *Varroa jacobsoni* // Mol. Ecol. V. 24. № 10. P. 2379–2391.
- Roberts J.M.K., Schouten C.N., Sengere R.W., Jave J., Lloyd D., 2020. Effectiveness of control strategies for *Varroa jacobsoni* and *Tropilaelaps mercedesae* in Papua New Guinea // Exp. Appl. Acarol. V. 80. № 3. P. 399–407.
- Rosenkranz P., Aumeier P., Ziegelmann B., 2010. Biology and control of *Varroa destructor* // J. Invert. Pathol. V. 103. Suppl. 1. P. 96–119.
- Rubanov A., Russell K.A., Rothman J.A., Nieh J.C., McFriederick Q.S., 2019. Intensity of *Nosema ceranae* infection is associated with specific honey bee gut bacteria and weakly associated with gut microbiome structure // Sci. Rep. V. 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40347-6>
- Sacca M.L., Lodesani M., 2020. Isolation of bacterial microbiota associated to honey bees and evaluation of po-

- tential biocontrol agents of *Varroa destructor* // *Benef. Microbes*. V. 11. № 7. P. 641–654.
- Sandionigi A., Vicario S., Prosdocimi E.M., Galimberti A., Ferri E. et al., 2015. Towards a better understanding of *Apis mellifera* and *Varroa destructor* microbiomes: Introducing 'phyloh' as a novel phylogenetic diversity analysis tool // *Mol. Ecol. Resour.* V. 15. № 4. P. 697–710.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R., 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 74. № 12. P. 5463–5467.
- Tan K., Warrit N., Smith D.R., 2007. Mitochondrial DNA diversity of Chinese *Apis cerana* // *Apidologie*. V. 38. P. 238–246.
- Techer M.A., Rane R.V., Grau M.L., Roberts J.M.K., Sullivan S.T. et al., 2019. Divergent evolutionary trajectories following speciation in two ectoparasitic honey bee mites // *Commun. Biol.* V. 2. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0606-0>
- Traynor K.S., Mondet F., Miranda J.R., de, Techer M., Kowallik V. et al., 2020. *Varroa destructor*: A complex parasite, crippling honey bees worldwide // *Trends Parasitol.* V. 36. № 7. P. 592–606.
- Vung N.N., Lee M.-L., Lee M.-Y., Kim H.K., Kang E.J. et al., 2017. Breeding and selection for resistance to Sacbrood Virus for *Apis cerana* // *J. Apic.* V. 32. № 4. P. 345–352.
- Wang S., Chen G., Lin Z., Wu Y., Hu F. et al., 2019a. Occurrence of multiple honeybee viruses in the ectoparasitic mites *Varroa* spp. in *Apis cerana* colonies // *J. Invertebr. Pathol.* V. 166. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2019.107225>
- Wang S., Lin Z., Dietemann V., Neumann P., Wu Y. et al., 2019b. Ectoparasitic mites *Varroa underwoodi* (Acarina: Varroidae) in eastern honeybees, but not in western honeybees // *J. Econom. Ent.* V. 112. № 1. P. 25–32.
- Warrit N., Hagen T.A.R., Smith D.R., Çakmak I., 2004. A survey of *Varroa destructor* strains on *Apis mellifera* in Turkey // *J. Apic. Res.* V. 43. № 4. P. 190–191.
- Woo K.S., 1992. New honeybee mite *Varroa underwoodi* on *Apis cerana* in South Korea // *Honeybee Sci.* V. 13. P. 173–174. (in Japanese).
- Woolhouse M.E., Haydon D.T., Antia R., 2005. Emerging pathogens: The epidemiology and evolution of species jumps // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. № 5. P. 238–244.
- Zheng H.-Q., Wei W.-T., Hu F.-L., 2011. Beekeeping industry in China // *Bee World*. V. 88. P. 41–44.
- Zheng H., Cao L., Huang S., Neumann P., Hu F., 2018. Current status of the beekeeping industry in China // *Asian Beekeeping in the 21st Century*. Heidelberg: Springer-Verlag. P. 129–158.

Characteristics of *Varroa underwoodi* mites (Acari: Varroidae) in the population of *Apis cerana ussuriensis* (Hymenoptera: Apidae) in the Primorsky Krai of Russia

R. A. Ilyasov^{a, b, c, *}, J. I. Takahashi^{d, **}, M. L. Lee^b, M. Yu. Proshchalykin^e, A. S. Lelej^{e, ***}, H. W. Kwon^{b, ****}, V. N. Danilenko^{a, *****}, and A. G. Nikolenko^{c, *****}

^aVavilov Institute of General Genetics, RAS
Gubkina, 3, Moscow, 119991 Russia

^bIncheon National University, Division of Life Sciences, Major of Biological Sciences, and Convergence Research Center for Insect Vectors
Academy-ro 119, Yeonsu-gu, Songdo-dong, Incheon, 22012 Republic of Korea

^cInstitute of Biochemistry and Genetics, Ufa Scientific Centre of RAS
Prosp. Oktyabrya, 71, Ufa, 450054 Russia

^dKyoto Sangyo University, Faculty of Life Sciences
Kamigamo Motoyama, Kita Ward, Kyoto, 603-8555 Japan

^eFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of RAS
Prosp. 100 years of Vladivostok, 159, Vladivostok, 690022 Russia

*e-mail: apismell@hotmail.com

**e-mail: jit@cc.kyoto-su.ac.jp

***e-mail: lelej@biosoil.ru

****e-mail: hwkwon@inu.ac.kr

*****e-mail: valerid@vigg.ru

*****e-mail: a-nikolenko@yandex.ru

Species of the genus *Varroa* are ectoparasitic mites of the *Apis* honey bees. Unlike the well-known species of mites *V. destructor* and *V. jacobsoni*, *V. underwoodi* is still poorly studied. According to foreign publications, the currently recognized distribution of *V. underwoodi* in the *A. cerana* population includes Nepal, South Korea, Japan, Malaysia, India, Indonesia, Papua New Guinea, Vietnam, and China. Recently it was discovered in the Russia (Primorsky Krai) on the honey bees *A. cerana ussuriensis*. Since *V. destructor* and *V. jacobsoni* have the ability to easily switch to other bee species, there is a possibility that later *V. underwoodi* may also extensively switch from Asian honey bees *A. cerana* to European honey bees *A. mellifera*. The first case of *V. underwoodi* parasitizing in *A. mellifera* colonies was recorded in Papua New Guinea. The parasitic mite *V. underwoodi* requires careful study, since it is a new potential parasite of honey bees *A. mellifera*, which can also bring

new species and strains of viruses and bacteria, change the composition of the gut microbiome, and disrupt the protective and adaptive mechanisms of the bees. The article presents the data on morphometry and polymorphism of the gene *COXI* of mtDNA. *Varroa underwoodi* was compared with other mite species *V. destructor* and *V. jacobsoni*. The mean genetic divergence and p-distance between *V. underwoodi* and other *Varroa* species were 9% and 0.09, respectively, which are consistent with the level of species differences in insects. The nucleotide sequences of the gene *COXI* of mtDNA of *V. underwoodi* from Primorsky Krai of Russia LC532104 and from the Jilin province of China MH205176 turned out to be identical and were assigned to the *China 1 MH205176* haplotype. It is assumed that there is continuous migration between the *A. cerana* populations of Russia and China, which led to the spread of *V. underwoodi* in the natural population of *A. cerana ussuriensis* in the Primorsky Krai of Russia, and the mite is currently distributed up to 45.06°N. Thus, the northern border of the *V. underwoodi* range is located on the territory of Russian Far East and, probably, coincides with the range of *A. cerana ussuriensis*. It is likely that the selection of *A. mellifera* bee colonies for hygienic behavior against the *V. destructor* mite may also be effective against *V. underwoodi* and will prevent the possible transition of *V. underwoodi* from Asian *A. cerana* to European *A. mellifera*.