

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ
(БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ)

УДК 591.31

РОЛЬ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ *APIS MELLIFERA*

© 2021 г. Д. В. Богуславский^а *, И. С. Захаров^а

^аИнститут биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

*e-mail: boguslavsky@rambler.ru

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.

После доработки 23.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Эмбриональное развитие медоносных пчел изучается уже более 150 лет (Bütschli, 1870) и накоплено множество данных об эмбриогенезе *Apis mellifera* L., но в современной эмбриологии насекомых пчелы как объект исследования используются пока мало. Помимо значения пчел как опылителей и продуцентов биологически активных веществ, представляет большой интерес участие социального поведения в контроле за ходом индивидуального развития этих перепончатокрылых. В настоящем обзоре приведены сведения о внешних факторах (биотических и абиотических), влияющих на эмбриогенез *A. mellifera*, в том числе связанных с социальным поведением.

Ключевые слова: медоносная пчела, эмбриогенез, пчелиная матка, пчелы-трутовки, партеногенез, полиандрия, оофагия, egg policing, *Apis mellifera*

DOI: 10.31857/S0475145021060021

ВВЕДЕНИЕ

Онтогенез одного из самых известных перепончатокрылых насекомых — *A. mellifera* обладает рядом особенностей, придающих, медоносной пчеле уникальность как объекту биологии развития. Главное в биологии медоносной пчелы — это ее существование как общественного насекомого в структурированной колонии-семье. Социальные взаимодействия регулируют структуру колонии пчел. В основе колонии *A. mellifera* находится пчелиная матка — в норме единственная яйцекладущая особь, которая откладывает от нескольких до 3000 яиц в сутки в период с февраля по октябрь (Nolan, 1927). На 7–10 день после выхода из маточника — специальной ячейки большого размера, — молодая матка совершает от одного до нескольких брачных вылетов, во время которых спаривается с несколькими трутнями (Тряско, 1951), сперматозоиды от которых сохраняют жизнеспособность в семяприемнике матки до восьми лет. Яйцекладущая матка не способна ни собирать пищу, ни кормить личинок, ни устраивать жилище. Все эти функции в семье выполняют рабочие пчелы. При соответствующих условиях пчелиная матка может жить до восьми лет (Seeley, 1995). Все остальные члены пчелосемьи имеют более короткий срок жизни: рабочие пчелы, выведшиеся летом, живут около месяца, осенние — до весны, трутни тоже живут не более нескольких месяцев,

погибая либо сразу после копуляции, либо в конце лета — начале осени, когда их перестают кормить рабочие пчелы. При отсутствии поступления в пчелосемью нектара в теплое время года матка может прерывать яйцекладку на длительный период, и тогда колония может погибнуть. При обильном поступлении нектара в пчелосемье может присутствовать несколько яйцекладущих маток, но к осени всегда остается лишь одна. Таким образом биологический цикл колонии во многом определяется циклом жизни пчелиной матки. Нарушение этих механизмов, как правило, приводит к гибели семьи. Например, при беспокоевстве колонии паразитами, вредителями, или при недостаточной естественной вентиляции гнезд в зимний период, а также в случае аномально теплой погоды, возможна ранняя яйцекладка маткой, что обычно вызывает гибель колонии пчел.

Большой интерес представляет египетский подвид медоносной пчелы, названный в честь Ж.Б. Ламарка — *Apis mellifera lamarckii*. В отличие от других представителей вида, египетские пчелы не собирают прополис, не собираются в зимний клуб, в их гнездах встречаются так называемые полуматки (вспомогательные матки) — промежуточные по морфологии особи, сочетающие признаки рабочих пчел и маток (Zeid, 2001). У полуматок развитый спермоприемник и возможно они спаривают-

ся с трутнями. Эмбриогенез *A. mellifera lamarckii* длится в среднем 66 ч (72 ч у представителей других подвидов), что предположительно является адаптацией к засушливому климату (Zeid, 2020).

Первое наиболее полное описание эмбриогенеза медоносной пчелы, выполненное с помощью светового микроскопа, опубликовано Нельсоном (Nelson, 1915). Его работа была расширена в отношении раннего эмбриогенеза Шнеттером (Schnetter, 1934). Дю Про, используя работы Нельсона и Шнеттера, а также свои наблюдения, выделил и описал десять стадий эмбриогенеза, видимых в яйце *A. mellifera* (Du Praw, 1967). Геном медоносной пчелы полностью секвенирован и опубликован в 2006 году (The Honey Bee Genome Sequencing, 2006 г.). В 2014 геном был пересмотрен с использованием новых технологий и проведено глубокое секвенирование транскриптома семи тканей пчелы (Elsik et al., 2014). Эти данные стимулируют исследования эпигенетических механизмов регуляции индивидуального развития пчел, а также формирования поведенческих программ, специфичных для пчелиных каст. Личиночная стадия развития пчелы особенно популярна в качестве модели эпигенетических перестроек (Sieber et al., 2021), однако исследования зародышевого развития — эмбриогенеза медоносной пчелы на молекулярном и генетическом уровне пока еще немногочисленны и неполны.

МОРФОЛОГИЯ ЯИЦ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ЯЙЦЕКЛЕТКИ

Яйцо медоносной пчелы представляет собой билатерально-симметричную клетку с плотной наружной оболочкой — хорионом, образовавшейся за счет отмерших клеток фолликулярного эпителия. Внутренняя часть яйца, ограниченная оболочкой, представлена ядром и цитоплазмой. Значительная часть цитоплазмы занята желтком, который служит запасом питательных веществ для развития зародыша.

Яйцо пчелы имеет вытянутую цилиндрическую форму и слегка изогнуто. Дорсальная сторона яйца вогнута, а вентральная выпуклая, что характерно для формы яйца у Двукрылых (Diptera) и Перепончатокрылых (Hymenoptera). В яйце выделяют передний и задний концы. Яйцо движется в яйцевоме задним, слегка зауженным концом вперед. В этой части яйца позднее будет формироваться брюшко личинки. В переднем, слегка расширенном конце яйца позднее будет развиваться голова личинки.

Длина яйца составляет 1.49 ± 0.12 (диапазон 1.12–1.85) мм, ширина — 0.35 ± 0.02 (диапазон 0.30–0.40) мм. Объем яйца — 0.10 ± 0.02 (диапазон 0.06–0.15) кубических мм (Woyke, 1998). В процессе созревания зародыша вес яйца уменьшается примерно на 30% (DuPraw, 1967; Woyke, 1998), а размер сначала уменьшается, но непосредственно перед вылуплением личинок размер яйца увеличивается. Яйца, которые могут откладываться рабочими пчелами, длиннее, шире, объемнее, тяжелее и более изменчивы по размеру, чем яйца, отложенные маткой (Woyke, 1994; Gençer, Woyke, 2006; Wegener et al., 2010). Это может быть связано с тем, что несколько рабочих пчел откладывают яйца.

Размер яиц отличается у разных подвидов и у маток одного подвида (Taber, Roberts, 1963; Roberts, 1965; Woyke, 1998; Gençer, Woyke, 2006). Он также коррелирует с величиной колонии и условиями жизни пчел — при неблагоприятных условиях размер яиц увеличивается. Более крупные яйца отличаются более высокой выживаемостью, что позволяет предположить, что матки медоносных пчел способны увеличивать размер яиц в неблагоприятных условиях, чтобы повысить выживаемость потомства. Высокая пластичность и генетическая изменчивость размера яиц у медоносных пчел может иметь большое значение для выживания колоний *A. mellifera* (Amiri et al., 2020). Сходный механизм регуляции обнаружен и у плодовой мухи *Drosophila melanogaster*. Особи, выращенные при недостатке пищи, откладывали на 3–6% более тяжелые яйца, чем мухи, выращенные на стандартной пище, несмотря на то, что они были на 30% легче мух с неограниченным питанием (Vijendravarma et al., 2010).

Из более крупных диплоидных яиц развиваются более крупные матки (Гейтманек, 1960) с большим количеством яйцевых трубочек (Бородачева, 1973). Вес яиц также влияет на большинство экстерьерных признаков рабочих пчел, но в меньшей степени, чем пчелиных маток, что, по-видимому, связано с обильным питанием последних на личиночной стадии развития (Бородачева, 1973). Показано различие между диплоидными яйцами, отложенными в ячейки, предназначенных для выращивания рабочих пчел, и яйцами, откладываемыми в ячейки (мисочки) для выращивания маток (Wei et al., 2019). Яйца, отложенные в мисочки на 13.26% тяжелее (157.51 ± 12.37 против 138.93 ± 10.90 , мкг), на 2.43% длиннее (1.56 ± 0.04 против 1.52 ± 0.05 , мм) и на 4.18% толще (0.374 ± 0.010 против 0.359 ± 0.013 , мм), чем яйца в пчелиных ячейках (Wei et al., 2019).

Оплодотворение яйцеклетки происходит непосредственно перед откладыванием яйца при прохождении его по яйцеводу. В переднем, расширенном конце яйца находится отверстие (микропиле), через которое из семяприемника матки во время прохождения яйца по яйцеводу проникают спермии. В остальное время микропиле непроницаемо как для бактерий, так и для вирусов. В семяприемнике пчелиной матки сохраняется около 5 миллионов сперматозоидов, полученных во время брачного облета от нескольких трутней. При этом около 60% оплодотворенных яиц получают по одному спермию (Woyke, 1962). Пчеломатка может откладывать как оплодотворенные яйца, из которых формируются женские особи, так и неоплодотворенные — из которых формируются трутни. Оплодотворенные и неоплодотворенные яйца пчелиных маток не различаются по размеру (Henderson, 1992; Gencer, Woyke, 2006). Выделения секрета придаточной железы со сперматозоидами запускается с участием механорецепторов передних ног матки (Koeniger, 1970). Неоплодотворенные яйца, из которых будут развиваться трутни, откладываются в ячейки больших размеров, чем предназначенные для рабочих пчел, что и выясняется маткой при ее освидетельствовании очередной ячейки сота.

Яйцо откладывается маткой на донышко восковой ячейки перпендикулярно средостению сота (рабочие пчелы откладывают по несколько яиц на стенку ячейки). В течение трех дней оно постепенно наклоняется и к концу эмбриогенеза ложится на дно ячейки. Через 72 ± 4 ч после откладки яйца его оболочка лопается, и из него выплывает личинка.

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ

Отличительной особенностью индивидуально-го развития медоносной пчелы является стабильность условий, в которых развивается эмбрион, личинка и куколка. Отдельные пчелы являются пойкилотермными животными, но пчелиная семья, как биологическая единица, гомойотермна. В гнезде пчел поддерживается постоянная температура и влажность. В части гнезда пчелиной колонии с разновозрастным расплодом (яйца, личинки, куколки) рабочими пчелами поддерживаются постоянная температура (35°C), влажность (75%) и концентрация углекислого газа (Еськов, 1990). Кондиционирование гнезда обеспечивается рабочими пчелами, но значительное количество тепла выделяется также трутнями и расплодом. Небольшие колебания этих показателей проис-

ходят при изменении температуры внешней среды и количества рабочих пчел в колонии (Seeley, 1985). Так при увеличении температуры внешней среды на двадцать градусов начиная с 6°C температура около расплода в центре гнезда почти не менялась — $35.4 \pm 0.02^\circ\text{C}$ ($C_v = 0.7\%$), на периферии гнезда — $35.3 \pm 0.03^\circ\text{C}$ ($C_v = 2\%$). Увеличение коэффициента вариации (C_v) с 0.7 до 2% показывает, что стабильность температуры в центре гнезда с расплодом выше, чем на периферии. Колебания влажности и содержания углекислого газа в гнезде больше зависят от внешней температуры. Так в зоне расплода концентрация CO_2 при внешней температуре $13.1\text{--}17.0^\circ\text{C}$ составляет $0.66 \pm 0.024\%$ ($C_v = 15.2\%$), а при $29.1\text{--}31.0^\circ\text{C}$ соответственно $0.25 \pm 0.012\%$ ($C_v = 23.0\%$) (Еськов, 1990).

В экспериментальных условиях показано, что температура существенно влияет на длительность эмбрионального развития — при понижении температуры с 38 до 30°C длительность зародышевого развития возрастает в 1.66 раза ($P > 0.999$). В данном температурном диапазоне зависимость между температурой (X) и продолжительностью эмбрионального развития (Y) можно выразить уравнением (Еськов, 1995):

$$Y = 135.63 - 1.71X + \frac{34.62}{X - 29}$$

Развитие эмбриона изменяется при резком снижении температуры. Охлаждение яиц до 0°C в течении 1.5 ч вызывает $16 \pm 4\%$ гибель. Особенно сильно влияет низкая температура на зародыш в возрасте 8–14 ч (третий—начало четвертого периода), когда происходит образование бластодермы. Действие низкой температуры 8– 13°C в этот период в течение 72–135 мин сильно нарушает процесс эмбриогенеза, из зародыша развивается особь, совмещающая признаки трутня и рабочей пчелы. У зародышей в более позднем возрасте меняются только сроки развития, удлиняясь при понижении температуры и сокращаясь при ее повышении. Эмбриональное развитие ускоряется до 66 ч при содержании яиц в термостате при $37\text{--}38^\circ\text{C}$ и относительной влажности 75–85%. Понижение температуры до $30\text{--}31^\circ\text{C}$ удлиняет период эмбрионального развития до 115 ч (Еськов, 1978).

Выживаемость эмбрионов также связана с температурой: максимальный процент личинок (около 97%) вылупляется при 35°C . Около 96% при $32\text{--}33^\circ\text{C}$, при 36°C — 92%, при 30°C — 85%, при 38°C — 52%, при 29°C — 5%.

Не обнаружены достоверные различия между гаплоидными и диплоидными эмбрионами по

продолжительности развития в зависимости от температуры (Еськов, 1995). При 30°C гаплоидные эмбрионы развиваются в течение 114 ч ($C_v = 6\%$), а диплоидные – 116 ч ($C_v = 15\%$). Соответственно, при 34°C – 80 ч ($C_v = 3\%$) и 79 ч ($C_v = 4\%$), при 38°C – 69 ч ($C_v = 3\%$) и 70 ч ($C_v = 5\%$).

Наибольшее количество личинок (95.5%) вылупляется из яиц при $75 \pm 2\%$ влажности. С повышением и понижением влажности процент гибели развивающихся эмбрионов возрастает. Влажность ниже $45 \pm 2\%$ приводит к 100% гибели эмбрионов. При 50–55% – выживаемость около 60% (Еськов, 1978).

Важный фактор, который может повлиять на эмбриогенез медоносной пчелы – освещенность. В норме гнездо защищено от попадания естественного освещения. Облучение яиц светом различной длины волны и временем экспозиции по-разному влияет на эмбриогенез. Так одномоментное облучение солнечным светом (освещенность $9.4 \times 10^4 \pm 0.2 \times 10^4$ лк) увеличивает элиминацию в 1.5 раз (контроль $3.6 \pm 2.4\%$), трехминутное – в 4.2 раза, пятиминутное – в 7.4 раза, семиминутное – в 15.3 раза, десятиминутное – в 18.7 раза и двадцатиминутное – в 22.7 раза (Еськов, 1995). Ультрафиолетовое облучение (360 нм) интенсифицирует элиминацию яиц пчелами: контроль (без облучения) – $5.6 \pm 3.6\%$, 1 с – увеличение элиминации в 1.1 раза, 3 с – в 3.0 раза, 5 с – в 12.4 раза, 10 с – в 17.1 раза (Еськов и др., 1991; Еськов, Чельцов, 1992).

Облучение яиц в сотах на стадии четвертого – пятого периода эмбриогенеза (30 ± 6 ч) синим светом (синий светодиод 0.6 мКд), модулированным низкой частотой 50, 500, 2000 или 20000 Гц, в течение 5–30 мин на расстоянии 10–50 см (20 мин – 10 см – 50 Гц; 1 мин – 20 см – 500 Гц; 30 мин – 50 см – 2000 Гц; 5 мин – 30 см – 20000 Гц) сокращает на трое суток продолжительность развития рабочих пчел до имаго (с 21 до 18 сут) (Егоров и др., 2010).

В настоящее время в естественных условиях обитания пчел на их развитие может оказывать влияние электромагнитное загрязнение. Электрическое поле 50 Гц при напряженности 10–20 кВ/м незначительно увеличивает удаление пчелами яиц: при 24 ч воздействии элиминация составляет 6.4%, в контроле – 5.9% (Еськов, 1995). Длительное воздействие низкочастотного электрического поля 50 Гц при напряженности 12–20 кВ/м на колонию пчел нарушает внутригнездовую терморегуляцию и повышает температуру в зоне расплода до $38.2 \pm 2^\circ\text{C}$ (Еськов, Тобоев, 2008), что укорачивает длительность эмбриогенеза.

ООФАГИЯ – МЕХАНИЗМ КОНТРОЛЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Если на личиночной стадии онтогенеза пчелы важнейший механизм управления направлением развития – это специфическое питание личинки, которое используют рабочие пчелы, то на эмбриональной стадии важный фактор социального контроля – выбраковка, элиминация яйца посредством его поедания. Этот механизм носит название оофагии и является одним из проявлений каннибализма в колониях социальных видов насекомых (Stark et al., 1990). Оофагия происходит на разных уровнях. Во-первых, это поедание яйцекладущими самками кладок других самок (Лопатин, Ишмуратова, 2010). У *Xylocopa sulcatipes* (пчела-плотник) многократная взаимная оофагия происходит в период формирования полигинно основанной колонии (Stark et al., 1990), когда устанавливается иерархия доминирования между самками. Схожее поведение обнаружено также в гнездах пчел *Euglossa fimbriata* (Augusto, Garófalo, 2009). В колониях эусоциальных ос семейства Настоящие осы также обнаружено и распознавание яиц, и дифференциальная оофагия (Dapporto et al., 2010). В использовании такого метода ревизии предполагается ключевое участие ювенильного гормона, как метки яиц доминантной самки (Oi et al., 2020).

Во-вторых, это поедание рабочими пчелами яиц, отложенных другими рабочими особями (пчелами-трутовками). У близкородственного *A. mellifera* вида – восточной медоносной пчелы (*Apis cerana*) – до 11.7% рабочих особей откладывают яйца, но они редко доживают до окукливания из-за интенсивной ревизии – распознавания рабочими пчелами таких яиц (egg policing) и личинок (Holmes et al., 2014). Матка медоносных пчел при откладке яиц предположительно помечает их секретом Дюфуровой железы и старается не пропускать ячейки сота (количество пустых ячеек служит индикатором качества матки). Яйца с “неправильной” меткой рабочие пчелы съедают, выявляя их с помощью антенн. Пчелы, возможно, не могут идентифицировать мертвые эмбрионы (яйца), поскольку они не удаляются (Martin et al., 2004; Beekman, Oldroyd 2005; Kärcher, Ratnieks, 2014). Это говорит о том, что не жизнеспособность как таковая используется как сигнал для удаления яйца.

Яйца, отложенные маткой, и яйцекладущими рабочими пчелами покрыты различными пептидами. Количество типов пептидов больше на яйцах, отложенных рабочими пчелами. В основном это пептиды входящие в состав пчелиного яда (в том числе мелиттин), их было в 10.3 раза больше, чем на яйцах, откладываемых матками. На

яйцах маток в 11.0 раз больше пептидов, производных сериновой протеазы, чем на яйцах пчел (Ernst, 2016). Механизм химической маркировки яиц пока полностью не изучен (Martin et al., 2004, 2018).

У медоносных пчел оофагия кроме того встречается при недостатке в гнезде пыльцы (перги) — источника аминокислот для пчел, и может достигать в таких случаях до 90% всех отложенных маткой яиц (Кашковский, Машинская, 1989; Schmickl, Crailsheim, 2001).

У пчел возможна полиспермия и гинандроморфизм (Aamidor et al., 2018), когда при оплодотворении в яйце происходит слияние не только сперматозоида и яйцеклетки, но и других спермиев с редуцированными тельцами. Гинандроморфы сочетают в себе морфологические признаки рабочей пчелы и трутня. Описан также пока единственный случай появления жизнеспособной пчелы, несущей лишь отцовский геном от двух трутней (Aamidor et al., 2018). Рождение таких особей в пчелиной семье, по-видимому, возможно лишь при нарушении распознавания пчелами яиц с необычным геномом (egg policing) и последующей оофагией.

ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ООЦИТОВ *A. MELLIFERA*

У медоносных пчел гаплодиплоидный тип определения пола (Dzierzon, 1845) — яйца, содержащие 16 хромосом, дают мужских особей (аррнотокция (arrhenotoky) или аррнотокный партеногенез). При 32 хромосомах в яйце, появляется женская особь — или рабочая пчела, или матка, что регулируется рабочими пчелами через механизм управления питанием в личиночный период. В случае гибели единственной пчеломатки структура колонии может быть восстановлена, если в семье еще сохранились диплоидные яйца или личинки до трехдневного возраста. В этот период рабочими пчелами может быть решена задача изменения траектории развития в направлении формирования пчелиной матки (Seeley, 1995). В противном случае часть рабочих пчел через 20–35 дней начинают откладку гаплоидных яиц, дающих начало мужским особям — трутням (Miller, Ratnieks, 2001). В отдельных случаях рабочие особи также способны откладывать диплоидные яйца (телитокция (thelytoky) — вид партеногенеза, при котором самки без оплодотворения производят самок). Таким образом, обе женские касты (матки и рабочие пчелы) способны откладывать как диплоидные, так и гаплоидные яйца, но только диплоидные яйца пчелиной матки оплодо-

творены сперматозоидами трутней, остальные яйца — партеногенетические. Не спарившиеся с трутнями матки способны откладывать лишь неоплодотворенные яйца, но в редких случаях возможен партеногенетический процесс — телитокция. Отсутствие оплодотворенных яиц ведет к вырождению семьи. Но исследование механизмов партеногенеза у пчел, возможно, позволит получать инбредные линии для закрепления эффекта гетерозиса с целью повышения продуктивности пчелосемей (Астауров, 1977).

Интересные, незаслуженно забытые эксперименты по искусственному партеногенезу в яйцах, отложенных пчелиными матками, проводила в семидесятых годах Виктория Владимировна Тряско — первооткрыватель полиандрии у медоносных пчел. Результаты были доложены на XXV конгрессе Апимондии (XXV Апимондия, 1975; Тряско, 1980), но не привлекли внимания, так как значительно опережали свое время. Тема телитокции у медоносных пчел станет популярной лишь через 17 лет после так называемого “Капского бедствия” 1992 года, когда более ста тысяч пчелосемей *Apis mellifera scutellata* были уничтожены псевдоматками *Apis mellifera capensis* (Martin et al., 2002). Подвид медоносных пчел *Apis mellifera capensis* склонен к социальному паразитизму — рабочие пчелы иногда проникают в колонии *Apis mellifera scutellata* и откладывают диплоидные яйца (телитокция), что связано с делецией 9 пар нуклеотидов во фланкирующем интроне ниже пятого экзона гена *gemin1* и изменением экспрессии 471 гена (Aumer et al., 2018). Аутомиктический партеногенез *Apis mellifera capensis* сводится к возникновению двуядерных яиц, второе ядро которых развивается из дистального производного деления первого направительного тельца.

Тряско индуцировала апомиктический партеногенез в гаплоидных яйцах, которые матка всегда откладывает вне пчелиных ячеек. Яйца активировались теплом или холодом и после инкубации (90–120 мин) их фиксировали (спирт—уксус 3 : 1), окрашивали ацетокармином и проверяли под микроскопом, произошло ли деление созревания. Успех термоактивации оценивали по проценту яиц с одним делением. Он был достаточно высок (35–89%) у яиц отдельных маток, в большинстве же яиц эффект отсутствовал. Причина этого в том, что судьба ядра ооцита определяется развитием окружающей цитоплазмы. Незрелая ооплазма меняет характер делений созревания и проявляет неспособность элиминировать лишние пронуклеусы (Тряско, 1980).

ХРОНОБИОЛОГИЯ ЯЙЦЕКЛАДКИ И ЭМБРИОГЕНЕЗА ПЧЕЛ

Плодовая муха *Drosophila melanogaster* была первым организмом, у которого обнаружили гены, регулирующие циркадные ритмы. Откладка яиц *Drosophila* также находится под циркадианным контролем (Allemand, 1977; Howlader, Sharma, 2006; Manjunatha et al., 2008). Яйцекладка у самок мух происходит ритмично, начиная с середины дня и достигая максимума к вечеру (McCabe, Birley, 1998; Sheeba et al., 2001; Manjunatha et al., 2008). У медоносных пчел матка играет важную роль в синхронизации циркадных ритмов колоний (Moritz, Sakofski, 1991). Что же касается суточных циркадных ритмов, то матки пчел демонстрируют циркадную пластичность в своем поведении при изоляции на одном из сотов (Nagano et al., 2007). Трехчасовая периодичность замера яйцекладки выявляет ритмическую структуру суточного хода откладки яиц маткой. В ней четко выделяются этапы нарастания яйцекладки в течение 12 ч с минимального суточного значения в 17 ч до максимума в 5 ч, затем идет снижение интенсивности яйцекладки до минимального в 17 ч. Этот эффект не зависит от количества принесенного в колонию пчелами пыльцы и нектара (Загретдинов, 2008). Дальнейшие исследования показали шестичасовые колебания уровня яйцекладки с меньшей амплитудой (Загретдинов, 2009). В естественных условиях без изоляции матки наблюдалось аритмичное откладывание яиц (Free et al., 1992; Johnson, 2010).

Длительность одного минимального митотического цикла в период синхронных делений ядер (τ_0 по Детлаф, 1995) у медоносной пчелы равна 30–35 мин. Учитывая, что эмбриогенез длится около 72 ч (τ_n), общая продолжительность развития зародыша в безразмерных единицах (τ_n/τ_0) будет равна 140, столько же, сколько и у *D. melanogaster* (Детлаф, 2001). Это говорит о сходстве временных закономерностей эмбриогенеза *D. melanogaster* и *A. mellifera*, хотя у пчел гастрюляция начинается позднее, чем у *D. melanogaster*. Использование безразмерных критериев для характеристики возраста зародышей, таких как τ_0 , может быть полезно как при изучении эмбриогенеза медоносных пчел, так и при изучении эволюции эмбриогенеза в надсемействе Пчелиные (Apoidea), в связи с эволюцией социальности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пчелы – удобная модель биологии развития, с хорошо аннотированным геномом и детально изученными стадиями эмбриогенеза. Медонос-

ная пчела как объект эмбриологии имеет множество преимуществ перед другими модельными организмами: возможность получения большого количества яиц, простота инкубирования эмбрионов, хорошо описанные методы работы с яйцами медоносных пчел. Эмбриогенез пчелы имеет как сходства, так и отличия от эмбрионального развития дрозофилы и заканчивается на менее зрелой стадии вылупления. Представители отряда Перепончатокрылые (Hymenoptera) предположительно появились на Земле около 350 млн лет назад, Двукрылые (Diptera) произошли около 160 млн лет назад (Misof et al., 2014). У медоносных пчел несколько вариантов партеногенетического развития ооцита, что также нетипично для большинства насекомых.

Значительное влияние на эмбриологию медоносных пчел оказывает их социальное поведение – поддержание постоянной температуры и влажности, ревизия яиц и оофагия, регуляция яйцекладки матки и размера яиц. Это существенно отличает эмбриологию пчел от других насекомых. Изучение эмбриогенеза отдельных видов насекомых важно для понимания их эволюции, в том числе эволюции социальности. Среди всего многообразия насекомых существует лишь одна группа, в которой представлены все известные типы социальной организации – надсемейство Пчелиные (Apoidea). Наивысшей социальной организацией среди пчел обладают колонии медоносной пчелы (*A. mellifera*). Эволюция социальности – один из важнейших и интереснейших разделов социобиологии – науки о биологических основах социального поведения и социальной организации у животных и человека. Глубокое исследование эмбриологии пчел не только прольет свет на происхождение и развитие эусоциальности, но и позволит значительно повысить выживаемость и продуктивность этих самых важных для человека насекомых.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН, № 0108-2019-0002.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л.* Партеногенез, андрогенез и полиплоидия. М.: Наука, 1977. 343 с.
- Бородачева В.Т.* Масса яиц и качество маток и пчел // Пчеловодство. 1973. № 9. С. 12–13.
- Гейтманек Я.* О разнообразии пчелиных яиц // Сельскохозяйственная литература Чехословакии. Реферативный журн. Прага. 1960. С. 96.
- Детлаф Т.А.* Безразмерные критерии развития зародышей, личинок и куколок дрозофилы и зародышей пчелы в таблицах нормального развития // Онтогенез. 1995. Т. 26. № 2. С. 125–131.
- Детлаф Т.А.* Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. С. 143–150.
- Егоров В.В., Козин Р.Б., Королев А.В.* Способ стимуляции эмбриогенеза пчел // Патент RU2395959С2. 2010.
- Еськов Е.К.* Микроклимат пчелиного улья и его регулирование. М.: Россельхозиздат, 1978. С. 46–47.
- Еськов Е.К.* Экология медоносной пчелы. М.: Росагропромиздат, 1990. 221 с.
- Еськов Е.К.* Экология медоносной пчелы. Рязань: Русское слово, 1995. 394 с.
- Еськов Е.К., Тобоев В.А.* Воздействие искусственно генерируемых электромагнитных полей на биологические объекты // Вестник Чувашского университета. 2008. № 2. С. 28–36.
- Еськов Е.К., Чельцов В.Н., Хрусталева Н.В.* Влияние искусственного ультрафиолетового облучения на жизнеспособность и морфогенез развивающихся рабочих пчел // Деп. в ВИНТИ. Рязань, 1991. № 4633-В91.
- Еськов Е.К., Чельцов В.Н.* Устойчивость развивающихся пчел к ультрафиолетовому облучению // Деп. в ВИНТИ. Рязань, 1992. № 1332-В92.
- Загреддинов А.Ф.* Временная организация процесса яйцекладки маткой // Пчеловодство. 2008. № 6. С. 18–20.
- Загреддинов А.Ф.* Биоритмы яйцекладки пчелиной матки в зависимости от видов медосбора, породы пчел и отбора пыльцы в течении трех суток // Аграрный вестник Урала. 2009. № 10(64). С. 89–91.
- Кашковский В.Г., Машинская Н.Д.* О каннибализме медоносных пчел // Пчеловодство. 1989. № 8. С. 10–13.
- Лопатин А.В., Ишмуратова Н.М.* Синтетические аналоги низкомолекулярных биорегуляторов медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в разведении земляного шмеля *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург. 2010. Т. 80(4). С. 188–195.
- Монахова М.А.* (ред.) Пчела медоносная (*Apis mellifera*) в генетическом поле. Эколого-генетические характеристики. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 154 с.
- Тряско В.В.* Признаки осеменности пчелиных маток // Пчеловодство. 1951. № 11. С. 25–31.
- Тряско В.В.* Женский партеногенез медоносной пчелы // Пчеловодство. 1980. № 4. С. 13–14.
- Aamidor Sarah E., Yagound Boris, Ronai Isobel et al.* Sex mosaics in the honeybee: how haplodiploidy makes possible the evolution of novel forms of reproduction in social Hymenoptera // Biology Letters. 2018. Nov. 28. V. 14. № 11. P. 20180670.
- Al-Kahtani S.N., Wegener J., Bienefeld K.* Variability of prenatal maternal investment in the honey bee (*Apis mellifera*) // J. Entomology. 2013. № 10. P. 35–42.
- Allemand R.* Influence de l'intensité d'éclairage sur l'expression du rythme journalier d'oviposition de *Drosophila melanogaster* en conditions lumineuses LD 12:12 // Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences. Paris. 1977. Ser. D. № 284. P. 1553–1556.
- Amiri E., Le K., Melendez CV et al.* Egg-size plasticity in *Apis mellifera*: Honey bee queens alter egg size in response to both genetic and environmental factors // J. Evolutionary Biology. 2020. Jan. 21.
- Augusto S., Garófalo C.* Bionomics and sociological aspects of *Euglossa fimbriata* (Apidae, Euglossini) // Genetics and Molecular Research. 2009. May 12. V. 8. № 2. P. 525–538.
- Bütschli O.* Zur Entwicklungsgeschichte der Biene // Zeit. Wis-sensch. Zool. 1870. № 19. P. 519–564.
- Cridge A.G., Lovegrove M.R., Skelly J.G. et al.* The honeybee as a model insect for developmental genetics // Genesis. 2017. May. V. 55. № 5.
- Cruz-Landim Carmina.* Abelhas: morfologia e função de sistemas. São Paulo: Editora UNESP, 2009.
- Dapporto L., Bruschini C., Cervo R. et al.* Hydrocarbon rank signatures correlate with differential oophagy and dominance behaviour in *Polistes dominulus* foundresses // J. Experimental Biology. 2010. Feb 1. V. 213. № 3. P. 453–458.
- DuPraw E.J.* Research on the honey bee egg // Gleanings in Bee Culture. 1960. № 88. P. 104–111.
- DuPraw E.J.* The honeybee embryo. // Methods in Developmental Biology / Eds. Wilt F., Wessels N. Crowell Press, N.Y. 1967. P. 183–217.
- Dzierżon Jan.* Bienenzeitung. 1845. № 1. P. 111.
- Ernst U.* The Honeybee as a Model to Study Worker Policing, Epigenetics, and Ageing. KU Leuven, Science, Engineering & Technology, 2016. 208 p.
- Free J.B., Ferguson A.W., Simpkins J.R.* The behavior of queen honeybees and their attendants // Physiological Entomology. 1992. № 17. P. 43–55.
- Gencer H.V., Woyke J.* Eggs from *Apis mellifera caucasica* laying workers are larger than from queens // J. Apicultural Research. 2006. № 45. P. 173–179.
- Harano K., Sasaki M., Sasaki K.* Effects of reproductive state on rhythmicity, locomotor activity and body weight in the European honeybee, *Apis mellifera* queens (Hymenoptera, Apini) // Sociobiology. 2007. № 50. P. 189–200.

- Henderson C.E. Variability in the size of emerging drones and of drone and worker eggs in honey bee (*Apis mellifera*) colonies // J. Apicultural Research. 1992. № 31. P. 114–118.
- Holmes M.J., Tan K., Wang Z. et al. Why acquiesce? Worker reproductive parasitism in the Eastern honeybee (*Apis cerana*) // J. Evolutionary Biology. 2014. May. V. 27. № 5. P. 939–949.
- Howlader Gitanjali, Sharma Vijay Kumar. Circadian regulation of egg-laying behavior in fruit flies *Drosophila melanogaster* // J. Insect Physiology. 2006. V. 52. № 8. P. 779–785.
- Johnson Jennifer N. Lack of rhythmicity in the honey bee queen: An investigation of temporal behavioral patterns in *Apis mellifera ligustica* // Electronic Theses and Dissertations. 2010. 1751.
- Jordan R. Über die beziehung der Eigrosse zum Umfang der Eiablage // Bienenvater. 1961. V. 82. № 5. P. 132–134.
- Koeniger N. Über die fähigkeit der bienenkonigin (*Apis mellifica* L.) zwischen arbeiterinnen-und drohnenzellen zu unterscheiden // Apidologie (Celle). 1970. № 1. P. 115–142.
- Manjunatha T., Dass Shantala Hari, Sharma Vijay Kumar. Egg-laying rhythm in *Drosophila melanogaster* // J. Genetics. 2008. V. 87. P. 495–504.
- Martin S.J., Beekman M., Wossler T.C. et al. Parasitic Cape honeybee workers, *Apis mellifera capensis*, evade policing // Nature. 2002. Jan. 10. V. 415(6868). P. 163–165.
- Martin Stephen J., Jones Graeme R. Conservation of Biosynthetic pheromone pathways in honeybees *Apis* // Naturwissenschaften. 2004. May. V. 91. № 5. P. 232–236.
- Martin S.J., Correia-Oliveira M.E., Shemilt S. et al. Is the salivary gland associated with honey bee recognition compounds in worker honey bees (*Apis mellifera*)? // J. Chem. Ecol. 2018. Aug. V. 44. № 7–8. P. 650–657.
- McCabe C., Birley A. Oviposition in the period genotypes of *Drosophila melanogaster* // Chronobiol. Int. 1998. Mar. V. 15. № 2. P. 119–133.
- Miller D.G., Ratnieks F.L.W. The timing of worker reproduction and breakdown of policing behaviour in queenless honey bee (*Apis mellifera* L.) societies // Insectes Soc. 2001. № 48. P. 178–184.
- Misof B., Liu S., Meusemann K. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // Science. 2014. Nov. 7. № 346(6210). P. 763–767.
- Moritz Robin F.A., Sakofski Fritz. The role of the queen in circadian rhythms of honeybees (*Apis mellifera* L.) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1991. № 29. P. 361–365.
- Nelson J.A. The Embryology of the Honey Bee. Princeton Univ. Press, 1915. 316 p.
- Nolan W.J. Do daily egg-laying rates of less than 3000 found by recent investigators indicate average queenbees? // J. Economic Entomology. 1927. V. 20. № 3. P. 501–507.
- Oi Cintia Akemi, Brown Robert L., da Silva Rafael Carvalho et al. Reproduction and signals regulating worker policing under identical hormonal control in social wasps // Scientific Reports. 2020. Nov. 4. V. 10. № 1. P. 18971.
- Roberts W.C., Taber S. Egg-weight variance in honey bees // Annals of the Entomological Society of America. 1965. № 58. P. 303–306.
- Schnetter M. Morphologische untersuchungen über das differenzierungszentrum in der embryonal-entwicklung der honigbiene // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 1934. № 29. P. 114–195.
- Seeley T.D. Honeybee Ecology: A Study of Adaptation in Social Life (Monographs in Behavior and Ecology). 1985. 212 p.
- Seeley T.D. The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies. 1995. 295 p.
- Schmickl T., Crailsheim K. Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages // J. Comp. Physiol. A. 2001. Sep. V. 187. № 7. P. 541–547.
- Sheeba V., Chandrashekar M.K., Joshi A. et al. Persistence of oviposition rhythm in individuals of *Drosophila melanogaster* reared in an aperiodic environment for several hundred generations // J. Exp. Zool. 2001. Sep. 15. V. 290. № 5. P. 541–549.
- Sieber K., Dorman T., Newell N. et al. (Epi) genetic mechanisms underlying the evolutionary success of eusocial insects // Insects. 2021. May 27. V. 12. № 6. P. 498.
- Stark R.E., Hefetz A., Gerling D. et al. Reproductive competition involving oophagy in the socially nesting bee *Xylocopa sulcatipes* // Naturwissenschaften. 1990. V. 77. № 1. P. 38–40.
- Taber S., Roberts W.C. Egg weight variability and its inheritance in the honey bee // Annals of the Entomological Society of America. 1963. № 56. P. 473–476.
- Vijendravarma R.K., Narasimha S., Kawecki T.J. Effects of parental larval diet on egg size and offspring traits in *Drosophila* // Biology Letters. 2010. V. 6. № 2.
- Wei H., He X., Liao C. et al. A maternal effect on queen production in honeybees // Current Biology. 2019. Jul. 8. V. 29. № 13. P. 2208–2213.
- Wegener J., Lorenz M.W., Bienefeld K. Differences between queen- and worker-laid male eggs of the honey bee (*Apis mellifera*) // Apidologie. 2010. V. 41. № 1. P. 116–126.
- Woyke J. Comparison of the size of eggs from *Apis mellifera* L. queens and laying workers // Apidologie. 1994. № 25. P. 179–187.
- Woyke J. Size change of *Apis mellifera* eggs during the incubation period // Journal of Apicultural Research. 1998. № 37. P. 239–246.
- Zeid A.S. Antennal sensilla of the queen, half-queen and worker of the Egyptian honey bee, *Apis mellifera lamarckii* // J. Apicultural Research January. 2001. V. 40. № 2. P. 53–58.
- Zeid A.S. Comparison of eggs produced by queens, halfqueens and worker bees and weight of emerging workers in *Apis mellifera lamarckii* // J. Apicultural Research. 2020. 04 Jun. P. 685–690.
- XXV международный конгресс по пчеловодству Гренобль—Франция 8–14 сентября 1975 // Апиомондия. Бухарест. 1975.

The Role of External Factors in the Embryogenesis of *Apis mellifera*

D. V. Boguslavsky^{1, *} and I. S. Zakharov¹

¹*Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilov 26, Moscow, 119334 Russia*

**e-mail: boguslavsky@rambler.ru*

The embryonic development of honeybees has been studied for more than 150 years (Bütschli, 1870) and a lot of data have been accumulated on the embryogenesis of *Apis mellifera* L., but in modern insect embryology, bees are still little used as an object of research. In addition to the importance of bees as pollinators and producers of biologically active substances, the participation of social behavior in controlling the course of individual development of these hymenopterans is of great interest. This review provides information on external factors (biotic and abiotic) affecting the embryogenesis of *A. mellifera*, including those associated with social behavior.

Keywords: honey bee, embryogenesis, queen honey bee, laying workers, parthenogenesis, polyandry, oophagy, egg policing, *Apis mellifera*